

Ribogospod. nauka Ukr., 2017; 2(40): 78-98
DOI: <https://doi.org/10.15407/fsu2017.02.078>
УДК 597-111.12:597.442

ОСОБЛИВОСТІ ГЕМОПОЕЗУ У ОСЕТРОВИХ ВИДІВ РИБ (*ACIPENSERIDAE*) (ОГЛЯД)

І. І. Грициняк, info@if.org.ua, Інститут рибного господарства НААН, м. Київ
М. Ю. Симон, seemann.sm@gmail.com, Інститут рибного господарства НААН,
м. Київ

Мета. Проаналізувати наукові джерела щодо видоспецифічних особливостей гемопоезу та гісто-морфологічних характеристик гемопоетичних тканин і органів у осетрових видів риб (*Acipenseridae*). Розглянути загальні моменти їх будови на різних етапах онтогенезу. Висвітлити загальні риси диференціювання та проліферації формених елементів крові.

Результати. Огляд наукових праць виявив, що гемопоез у осетрових видів риб суттєво відрізняється від такого не лише у ссавців (*Mammalia*), а й у інших риб з класів хрящових (*Chondrichthyes*) та кісткових (*Osteichthyes*). Крім того, осетровим притаманна видоспецифічність в розвитку органів гемопоезу на кожному з етапів онтогенезу. Органами гемопоезу у осетрових є: гемопоетичний краніальний або лімфоїдний орган, зябра, селезінка, серце, тимус, шлунково-кишковий тракт (передній відділ травного каналу, пілорична залоза, середній відділ кишківника, спіральний клапан та печінка) і нирки (пронефрос та мезонефрос).

Практична значимість. Систематизовані дані стосовно специфіки перебігу гемопоезу та закономірностей розвитку гемопоетичних органів у осетрових видів риб стануть у пригоді як дослідникам, так і фермерам-рибоводам. Це обумовлено тим, що перебіг гемопоезу найбільш повно відображає певний етап розвитку осетрових риб і слугує миттєвою реакцією ряду тканинних систем організму на будь-які зміни як внутрішнього, так і зовнішнього середовища.

Ключові слова: осетрові види риб (*Acipenseridae*), гемопоез, гемоцитобласти, біла кров, червона кров, гематопоетичний краніальний орган, зябровий апарат, селезінка, серце, тимус, шлунково-кишковий тракт, мезонефрос, гепатолатеральний гемопоез.

ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМИ. МЕТА РОБОТИ

Гемопоез — це процес утворення клітин крові із гемопоетичних стовбурових клітин (гемоцитобластів). Останні є досить великими за розміром клітинами, з базофільною цитоплазмою, ядром з розпоросеним хроматином та добре вираженим активним ядрцем. Вони дають початок клітинам-попередникам, які інтенсивно проліферують та поступово диференціюються у зрілі форменні елементи крові (ФЕК). На початковому етапі гемопоезу відбувається диференціація на дві клітинні лінії: міелоїдну (дає початок еритроцитам, мегакаріоцитам, гранулоцитам та моноцитам) та лімфоїдну (дає початок В-лімфоцитам, Т-лімфоцитам та НК-клітинам) [1–4].

Специфічність гемопоезу осетрових риб виявляється у рівні його інтенсивності (про що свідчить постійна присутність в крові незрілих форм еритроцитів та білих клітин) та локалізації.

© І. І. Грициняк, М. Ю. Симон, 2017



Рівень інтенсивності гемопоезу осетрових риб залежить від численних зовнішніх та внутрішніх чинників. Це пояснюється тим, що він, в свою чергу, є елементом процесу гістогенезу, а отже, й відповідною реакцією низки тканинних систем організму на будь-які зміни [5, 6]. Наприклад, за дефіциту кисню спостерігається посилення еритропоезу (процесу утворення еритроцитів), при зниженні температури води або її забрудненні органічними речовинами — посилення лейкопоезу (процесу утворення лейкоцитів) за рахунок фагоцитуючих форм (нейтрофілів, еозинофілів, моноцитів тощо), а інфікування риби, крім фагоцитозу, підсилює й морфогенез лімфоцитів [7, 8].

Локалізацію гемопоезу у осетрових риб значною мірою визначає відсутність червоного кісткового мозку (основного гемопоетичного органу вищих хребетних) та лімфатичних вузлів. Відповідно, цю функцію виконують інші органи, які функціонально відрізняються від таких у теплокровних хребетних [9, 10]. Органами гемопоезу у осетрових є (табл. 1): гемопоетичний краніальний або лімфоїдний орган (ГКО), зябра, селезінка, серце, тимус, шлунково-кишковий тракт (передній відділ травного каналу, пілорична залоза, середній відділ кишечника, спіральний клапан та печінка) і нирки (пронефрос та мезонефрос) [11, 12].

Таблиця 1. Органи гемопоезу основних систематичних груп риб (за М. П. Грушко) [11]

Гемопоетичний орган	Систематична група риб		
	Хрящові (<i>Chondrichthyes</i>)	Хрящові ганоїди (<i>Chondrostei</i>)	Кісткові (<i>Osteichthyes</i>)
ГКО	—	усі ФЕК	усі ФЕК
Зябра	—	гранулоцити агранулоцити	гранулоцити агранулоцити
Селезінка	усі ФЕК	усі ФЕК	усі ФЕК
Серце	еритроцити гранулоцити агранулоцити	еритроцити гранулоцити агранулоцити	еритроцити гранулоцити агранулоцити
Тимус	—	лімфоцити гранулоцити	лімфоцити
ШКТ	гранулоцити агранулоцити	гранулоцити агранулоцити	гранулоцити агранулоцити
Нирки	еритроцити гранулоцити агранулоцити	еритроцити гранулоцити агранулоцити	еритроцити гранулоцити агранулоцити

Хрящові ганоїди (*Chondrostei*) — це підклас класу променеперих (*Actinopterygii*) риб, до якого належить ряд осетроподібних (*Acipenseriformes*) риб. В останніх всі центральні та периферичні органи гемопоезу, за винятком тимусу, в ранньому онтогенезі продукують усі клітинні лінії ФЕК. При цьому, нирка, селезінка, зябра, ГКО та гемопоетичні утворення шлунково-кишкового тракту (ШКТ) є органами, де відбувається розвиток плазматичних клітин (основних клітин, що продукують антитіла, будучи кінцевим етапом розвитку



β -лімфоцитів) [12]. Крім того, селезінка забезпечує утворення клітин еритроїдного ряду (базофільних еритробластів, поліхроматофільних еритробластів, оксифільних еритробластів, поліхроматофільних нормобластів, оксифільних нормобластів, ретикулоцитів та еритроцитів), які функціонально нагадують червоний кістковий мозок ссавців. Серце осетрових риб всередині вистелене одношаровим плоским епітелієм, який також причетний до процесу гемопоезу, як і ендотелій кровоносних судин. Наявність лімфоїдних конгломератів в слизовій оболонці травної трубки осетрових риб дозволяє асоціювати з гемопоезом й ШКТ. Зокрема, чимало дослідників вважають, що лімфоїдні утворення в ньому є резервуарами білих клітин, за рахунок яких відбувається постійне поповнення пулу білої крові (лейкоцитарної формули), що циркулює судинами. Крім того, важливе місце в процесі утворення білої крові відводиться тимусу та ГКО [8, 9].

Таким чином, всі клітини крові осетрових риб мають спільне походження від гемоцитобластів — гемопоетичних стовбурових клітин, які, в свою чергу, походять від клітин первинної ембріональної мезодерми (середнього зародкового листка). Згодом дозрівання окремих форм лейкоцитів відбувається в лімфоїдній тканині травної трубки, ГКО та тимусі. Дозрівання тромбоцитів, швидше за все, проходить в селезінці. Інтенсивність гемопоезу різних органів у осетрових видів риб характеризує табл. 2 [8, 9].

Таблиця 2. Вміст ФЕК в гемопоетичних органах та судинній крові осетрових видів риб, % (за М. П. Грушко) [8]

Вид клітин крові	Екстраваскулярний гемопоез						Інтраваскулярний гемопоез
	Зябра	Нирки	ШКТ	Серце	Селезінка	ГКО	
Еритробласти	7,6	3,3	—	2,50	2,5	3,3	1,0
Еозинофіли	3,5	6,0	1,0	8,00	15,2	18,2	1,8
Гемоцитобласти	1,0	2,9	—	—	3,0	2,5	1,5
Мієлобласти	1,0	2,0	—	—	2,0	—	1,0
Промієлобласти	2,5	2,2	—	1,00	2,5	1,0	3,5
Мієлоцити	3,6	3,4	—	2,50	5,2	7,0	2,7
Метамієлоцити	3,0	4,8	2,0	2,11	5,2	3,5	4,0
n-гранулоцити	6,5	9,6	2,0	5,00	9,1	20,0	10,6
c-гранулоцити	4,0	11,6	1,0	12,20	9,9	3,5	12,2
Лімфоцити	61,3	53,6	93,5	38,40	65,5	39,0	54,7
Моноцити	4,0	—	0,5	1,70	2,0	2,0	5,0

В ембріональному періоді розвитку осетровим рибам притаманний жовтковий гемопоез, який досліджували В. В. Мільштейн та З. С. Кауфман [13, 14]. Його утворення обумовлено зростаючими потребами ембріону у кисні. Він нерозривно пов'язаний з системою жовткового кровообігу — провізорного дихального органу, який зникає з появою зябрового дихання (в передличинковий період розвитку). Таким чином, жовтковий гемопоез відбувається під час



ембріонального періоду розвитку, який складається з двох періодів: власне ембріонального та передличинкового. Цей тип гемопоезу закінчується за повного розсмоктування жовткового мішка, до моменту переходу на активне живлення [12, 15]. В передличинковому періоді розвитку осетрових риб мезенхіма — пухка волокниста неоформлена ембріональна сполучна тканина — виконує роль мікрооточення. Згодом, починаючи з личинкового періоду розвитку, її замінюють ретикулярні клітини (ретикулоцити), які утворюють волокнисту сполучну тканину з колагену 3-го типу (ретикулярний синцитій). Ретикулоцити поділяються на чотири типи — сплячі, малоактивні, перехідні та активні. Причому перші три типи є своєрідним резервним фондом, а останній слугує мікрооточенням для клітин крові, що розвиваються. На одну таку клітину припадає, в середньому, 6–7 ретикулоцитів. Будова мікрооточення у осетрових видоспецифічна. Слід зазначити, що, починаючи з цього періоду розвитку, диференціація клітинних рядів (еритропоетичного, лімфоцитопоетичного та мієлоцитопоетичного) у осетрових риб відбувається гетерохронно — з асинхронністю фаз розвитку окремих органів та функцій [12].

У молоді осетрових віком 5 місяців всі гемопоетичні органи повністю сформовані і мають дефінітивні морфологічні риси [11, 12].

У статевозрілих осетрових гемопоетичні утворення в кишківнику та зябрах є місцем формування гранулоцитів (еозинофілів, нейтрофілів, базофілів) та агранулоцитів (лімфоцитів та моноцитів). Крім того, саме в них відбувається проліферація та диференціювання лімфоцитів та плазмоцитів. В селезінці розвиваються всі три (лейкоцити, еритроцити, тромбоцити) типи ФЕК, а в міжканальцевій тканині мезонефроса та пронефросі — два. Таким чином, основними гемопоетичними органами, в яких реалізується процес проліферації та диференціювання клітин крові у осетрових риб, є селезінка, мезонефрос та тимус [16].

Протягом всього життя у осетрових риб наявий розподіл гемопоезу на екстраваскулярний (поза судинами, в тканинах) та інтраваскулярний (всередині судин) типи. Однак, в ранньому онтогенезі їх інтенсивність видоспецифічна [11, 12, 16]. Екстраваскулярний гемопоез у осетрових видів риб в ранньому онтогенезі слабкіше розвинутий, ніж інтраваскулярний. Так, в периферичній (тій, яка циркулює судинами за межами кровотворних органів) крові на 36 стадії розвитку вже є поліоксифільні нормобласти, тоді як в мезонефросі — тільки базофільні нормобласти. Загалом, першим з усіх клітинних рядів формується еритропоетичний (на 39 стадії розвитку передличинкового періоду), другим — лімфоцитопоетичний (до 41 стадії), останнім — мієлоцитопоетичний (в мальковий період). У статевозрілих осетрових риб екстраваскулярний гемопоез найбільш інтенсивно відбувається в мезонефросі [12, 15]. Інтраваскулярний гемопоез забезпечує дозрівання моноцитів та гранулоцитів. В периферичній крові осетрових видів риб відбувається формування клітин еритропоетичного, агрануло- та гранулоцитопоетичного рядів [11].

Метою даної роботи є огляд та аналіз масиву інформації щодо гістологічних, фізіолого-біохімічних, морфологічних та генетичних особливостей гемопоезу на різних стадіях онтогенезу осетрових видів риб.



АНАЛІЗ ОСТАННІХ ДОСЛІДЖЕНЬ І ПУБЛІКАЦІЙ. ВИДІЛЕННЯ НЕВИРІШЕНИХ РАНІШЕ ЧАСТИН ЗАГАЛЬНОЇ ПРОБЛЕМИ

Гемопоетичним органам представників родини осетрових (*Acipenseridae*) видів риб притаманна низка відмінностей не лише від подібних органів класу ссавців (*Mammalia*), а й від таких у риб з класів хрящових (*Chondrichthyes*) та кісткових (*Osteichthyes*). Крім того, їм притаманна видоспецифічність розвитку органів гемопоезу, що робить останні актуальним об'єктом досліджень. Нижче ми розглянемо гемопоетичні утворення осетрових видів риб та особливості їх функціонування в різні онтогенетичні періоди.

Гемопоетичний краніальний орган (ГКО), або лімфоїдний орган, вперше був досліджений Н. Т. Івановою в 1970-х роках. Він являє собою скупчення лімфоїдної тканини і ретикулярного синцитію та знаходиться у осетрових риб під кришкою черепа, над довгастим мозком та мозочком [17, 18]. Між ГКО та мозком розташована судина, від якої відходять численні синусоїдні капіляри, переповнені кров'ю. Крім того, в самому органі є безліч кровоносних лакун, деякі з них поєднані між собою. В онтогенезі він розвивається пізніше інших гемопоетичних органів, вперше виявляючись в кінці личинкового періоду розвитку — на 15 добу активного живлення. Його гістологічна будова подібна до будови червоного кісткового мозку у ссавців. Таким чином, це перший в еволюції тварин приклад асоціації гемопоетичної тканини та скелету, що спостерігається у вищих хребетних [19]. Зовні він має пірамідальну форму з чітко позначеними межами та тонкою прозорою оболонкою. Його темно-сіре забарвлення зумовлене наявністю в ній численних пігментних клітин. Вміст ГКО — сірувато-рожевого кольору [10]. Усередині він розділений сполучнотканинними перетинками на лопаті, кожна з яких поділяється на центральну частину та периферичну. В останній острівці гемопоетичної тканини утворюють скупчення, тоді як в центральній частині вони розташовуються поодинокі, оточуючи кровоносні судини. Їм притаманна округла форма, завдяки чому їх скупчення нагадують грона винограду [20].

У статевозрілих осетрових риб маса цього органу досить висока: наприклад, у трирічної білуги (*Huso huso* Linnaeus, 1758) вона становить 0,8% загальної маси тіла [10]. Більшу частину маси становлять ретикулярна тканина та ФЕК, у співвідношенні 1:4. Найчастіше останні оточені активними ретикулоцитами, тоді як малоактивні, перехідні та сплячі ретикулоцити розташовуються групами по кілька клітин обабіч від гемопоетичних острівців. Так, середня частка активних ретикулоцитів найбільша, становлячи близько $62,8 \pm 2,25\%$, у малоактивних та перехідних вона трохи менша — $15,7 \pm 0,51$ і $12,6 \pm 1,01\%$ відповідно, а найменша — у сплячих: $8,9 \pm 0,05\%$ [21]. В ГКО у осетрових, як і у костистих риб, формуються всі типи ФЕК. Втім, якщо у останніх переважають клітини агранулоцитопоетичного ряду, то у осетрових — еритропоетичного (70%) [10, 11]. З його клітин домінують базofilні та поліоксифільні нормобласти, становлячи 29,6 та 26,7% відповідно. Оксифільних нормобластів близько 18,5%, а ортохромних — 8,1%. Нормобластів та еритробластів практично в рівній кількості — 8,1 та 8,9% відповідно. З клітин білої крові в ГКО осетрових риб домінують пролімфоцити (62,7%) та зрілі лімфоцити (18,6%). З бластних форм



переважають лімфобласти (10,2%) та мієлобласти (6,8%), а найменше — монобластів (1,6%) [10, 19–21].

Гемопоез у зябровому апараті осетрових, як і у костистих риб, відбувається поряд з дихальною та іншими функціями впродовж всього життя. В цьому органі він здійснюється за рахунок ендотелію судин та ретикулоцитів, зосереджених у ділянці зябрових дужок, біля основ зябрових пелюсток [7, 21, 22]. В цих острівцях гемопоетичної тканини розвиваються клітини грануло- та агранулоцитопоетичного рядів, мікрооточення яких утворюють ретикулоцити всіх чотирьох типів, з переважанням активного. На відміну від костистих риб, у яких клітин агрануло- та гранулоцитарних рядів приблизно порівну, у осетрових риб переважають клітини лімфоцитопоетичного ряду (72,0%) [11]. Наприклад, у білуги (*Huso huso* Linnaeus, 1758) частка лімфобластів від загальної клітин лімфоцитопоетичного ряду становить $14,0 \pm 0,42\%$, за діаметра лімфобластів $9,8 \pm 0,02$ мкм. Для пролімфоцитів ці показники — $13,0 \pm 0,21\%$ та $5,88 \pm 0,01$ мкм відповідно. Плазмобласти поодинокі, частка плазмочитів — $6,0 \pm 0,12\%$, діаметр — $9,8 \pm 0,03$ мкм. Кількість мієлобластів невелика — $6,0 \pm 0,05\%$, їх діаметр $17,36 \pm 0,02$ мкм, промієлоцитів — $6,0 \pm 0,06\%$ діаметром $15,19 \pm 0,01$ мкм, а еозинофільних мієлоцитів — $16,0 \pm 0,16\%$ та $13,02 \pm 0,02$ мкм відповідно [22].

Гемопоез у селезінці. У древніх риб (кістково-хрящових, хрящових та дводишних) будова цього органу досконаліша, ніж у костистих, — як і у ссавців, вона складається з червоної та білої пульпи з різним складом гемопоетичної тканини [23, 24]. Характерною відмінністю осетрових риб від костистих є можливість чіткого візуального поділу строми на білу та червону пульпу, в якій можна виділити центральну і периферичну зони [12, 15]. Крім того, в них площа білої пульпи менша, ніж у костистих [11]. В основі структури білої пульпи селезінки осетрових риб лежить спеціальна система венозних синусів, які пронизують товщу гемопоетичної тканини. Строма останньої утворює мережу розгалужених клітин ретикулярної тканини усіх 4-х типів у білій пульпі. Активні ретикулоцити оточують гетерогенну систему морфологічно невиразних камбіальних клітин та ФЕК, що диференціюються. Разом це створює складну картину розподілу різноманітних за рівнем та напрямом диференціювання клітинних елементів [25]. За своєю участю в гемопоезі вона є універсальним органом, оскільки в ній формуються клітини еритропоетичного, лімфоцитопоетичного і мієлоцито-поетичного рядів, а також відбувається тромбоцитопоез та імунцитопоез [25, 26]. Дослідження А. П. Скворцова вперше виявили властиву селезінці функцію фагоцитозу. Так, в ній накопичуються та руйнуються клітини крові [11, 27, 28]. І. І. Шмальгаузен, А. А. Заварзін та С. С. Щелкунов висунули гіпотезу про те, що селезінка риб та амфібій швидше нагадує червоний кістковий мозок, ніж селезінку у ссавців [7, 29–34]. Втім, А. А. Максимов та А. А. Заварзін вважають селезінку основним органом еритро- та тромбопоезу, що має певні розбіжності з думкою Н. Т. Іванової, яка вважає, що в селезінці здійснюється й лімфогранулопоез [7, 18, 35, 36]. В основі еритропоезу в селезінці лежать гемоцитобласти, які після диференціації утворюють еритробласти, що скупчуються в острівцях з 4–6 клітин. В міру накопичення гемоглобіну в них відбувається зміна здатності цитоплазми сприймати барвники: базофілія на початкових стадіях диференціювання змінюється оксифілією на кінцевих. Таким чином, в селезінці осетрових риб знаходяться базофільні, поліхроматофільні, еозинофільні та оксифільні еритробласти. Припинення



диференціації відбувається на стадії нормобластів. Підґрунтям для тромбоцитопоезу в селезінці є наявність великих мегакаріоцитів — попередників тромбоцитів. Загалом, для осетрових видів риб є характерним переважання в селезінці ФЕК еритропоетичного (52,0–68,0%) та тромбоцитопоеетичного (2,0–6,5%) рядів, в той час як у костистих риб — грануло- та агранулоцитопоеетичного (62,1%). Іншою відмінністю між осетровими і костистими видами риб в гемопоезі у селезінці є картина лейкоцитарної формули. Так, у осетрових риб переважають клітини гранулоцитопоеетичного (76,0–90,0%), тоді як у костистих — агранулоцитопоеетичного ряду (67,4%) [11].

У передличинок осетрових видів риб вперше виявляється закладка селезінки, а саме — на 45 стадії розвитку, до їх переходу на активне живлення. У цей момент вона являє собою щільне скупчення клітин мезенхіми [12, 15]. Вона формується на основі тканини біля кишківника, розташовуючись в його петлях, перед спіральним клапаном [23, 24].

У личинок осетрових риб селезінка представлена білою пульпою, в якій відбувається формування клітин еритропоетичного, лімфоцитопоеетичного та гранулоцитопоеетичного рядів. Зокрема, в ній містяться фолікулоподібні скупчення лімфоцитів, гранулоцитів та макрофагів [23]. В цей період розвитку строма органа містить високу кількість гемоцитобластів і до початку малькового періоду в ній відбувається активний розвиток ретикулярного синцитію [12, 15].

У молоді осетрових риб в селезінці остаточно формується структура червоної та білої пульпи, а також починають утворюватися макрофагальні центри [12, 15]. У білій пульпі, серед елементів ретикулярного синцитію, розвиваються клітини гранулоцитопоеетичного та агранулоцитопоеетичного рядів. Наприклад, у молоді російського осетра (*Acipenser gueldenstaedtii* Brandt, 1833) частка монобластів становить 4,0%, а їх діаметр — 17,64 мкм. Для мієлобластів ці показники 10,2% та 17,36 мкм відповідно. Гемопоетичні острівці налічують 10–15 клітин, в яких найбільша частка у лімфоцитів — 34,0%, трохи менша у лімфобластів — 32,8% і найменша у пролімфоцитів — 19,0%. Діаметр цих клітин наступний: у лімфоцитів — 3,92 мкм, у лімфобластів — 9,8 мкм, у пролімфоцитів — 5,88 мкм. Таким чином, в ретикулярній тканині білої пульпи селезінки молоді осетрових риб відбувається інтенсивний процес формування всіх клітинних елементів крові. При цьому, клітини червоної крові переважають над клітинами білої — 73,0 та 27,0% частки відповідно. Основна площа білої пульпи представлена ретикулоцитами всіх 4-х типів, з переважанням активних (53,2%). Їм властива чарункова цитоплазма та ядро, що містить тонке хроматинове мереживо і ядерце. Діаметр цих клітин — $8,4 \pm 0,23$ мкм. На 2-му місці за чисельністю (20,3%) — малоактивні ретикулоцити, більші діаметром ($9,8 \pm 0,34$ мкм) та з грубшим хроматиновим мереживом. 3-є місце (13,8%) посідають перехідні ретикулоцити, діаметром $12,8 \pm 0,09$ мкм, з базофільною цитоплазмою і великим ядром. Найменша чисельність (12,7%) у сплячих ретикулоцитів — найбільших (діаметром $13,2 \pm 0,59$ мкм) клітин овальної форми, з слабобазофільною цитоплазмою та блідим ядром, в якому найтонші нитки хроматину та відсутні ядерця. Червона пульпа становить близько 45% об'єму селезінки і складається з ретикулярного синцитію з хаотично розташованими в ньому клітинами крові та великої кількості макрофагів [23, 24]. У віці 5 місяців у осетрових видів риб відбувається завершення формування селезінки. В цей час вона являє собою



морфологічно розвинений орган, з дуже тонкою сполучнотканинною капсулою, що без чітких меж переходить в сполучнотканинний шар серози (тонкої та щільної сполучнотканинної мембрани, вистилаючої порожнину тіла). Від неї всередину органу відходять трабекули, які анастомозують одна з одною. Паренхіма селезінки пронизана капілярами, заповненими ФЕК [19, 20].

Гемопоез у серці осетрових видів риб відбувається за рахунок гемопоетичної тканини, асоційованої з епікардом, — вісцеральним листком перикарду (зовнішньої серозної оболонки серця) [37, 38]. Епікард у осетрових риб представлений сполучнотканинним прошарком, що складається в основному з колагенових та еластичних волокон, вкритий зовні мезотелієм (шаром плоских клітин, що розвиваються зі спланхотомів мезодерми). Йому притаманна розгалужена мережа кровеносних судин, відростки капілярів яких пронизують зовнішній шар міокарда [12, 15, 37]. Завдяки їй товщина епікарду досить значна. Цей показник у осетрових риб варіює в широких межах та є видоспецифічним. Наприклад, у білуги (*Huso huso* Linnaeus, 1758) він становить близько 1,59 мм, в той час як у севрюги (*Acipenser stellatus* Pallas, 1771) — 0,33 мм. Епікард рівномірно оточує серце з усіх боків, маючи практично однакову товщину. Гемопоетична тканина, асоційована з ним, складається з ретикулоцитів і ФЕК, що розвиваються [19, 20]. Розвиток гемопоезу у серці осетрових риб видоспецифічний. Так, у білуги він формується на 10 добу активного живлення, у російського осетра — на 15, а у севрюги лише на 30. На початковому етапі розвитку гемопоетична тканина, асоційована з епікардом, являє собою послідовно розташовані, компактні скупчення острівців гемопоезу, оточуючих шлуночок та відсутніх навколо передсердя. В середньому їх близько 40, з приблизним діаметром $6,2 \pm 0,34$ мкм. У процесі розвитку гемопоетичної тканини, асоційованої з епікардом, вони об'єднуються, утворюючи велику гемопоетичну стрічку, рівномірно оточуючу серце з усіх боків. Вона нагадує мереживо, складаючись з окремих гемопоетичних острівців різної форми і розміру [12, 15]. В ній формуються всі ФЕК (гранулоцитопоетичного, агранулоцитопоетичного та еритропоетичного рядів), крім тромбоцитів і моноцитів [11]. Однак, під час онтогенезу у осетрових видів риб в гемопоетичній тканині, асоційованій з епікардом, відбувається зміна домінуючих рядів клітин крові.

У личинок осетрових риб гемопоетична тканина асоційована з епікардом, на 95% представлена клітинами еритропоетичного ряду і лише на 5% — лейкоцитопоетичного. Для цього періоду розвитку притаманні великі острівці гемопоезу з 3–5 бластних клітин в центрі, навколо яких розташовані еритроцити на різних стадіях розвитку. За зменшенням кількості останніх логічно утворюється наступний ряд: поліоксифільні нормобласти (53,3%) → еритробласти (15,0%) → оксифільні нормобласти (13,3%) → базофільні нормобласти (11,5%) → зрілі ортохромні еритроцити (3,6%) → нормобласти (3,1%). Клітини білої крові окремих острівців гемопоезу не утворюють. Вони здебільшого (60,0%) представлені пролімфоцитами, а із зрілих форм клітин — лише пролімфоцитами (4,0%). З бластних форм — лімфобласти (16,0%) та мієлобласти (15%), а монобластів найменше — 5,0% [38].

У молоді осетрових вже повністю морфологічно сформована гемопоетична тканина, асоційована з епікардом. В ній активно розвиваються клітини лімфоцитопоетичного та мієлоцитопоетичного рядів. Наприклад, у молоді



російського осетра в мікрооточенні острівців гемопоезу серед ретикулоцитів домінують активні. Так, у російського осетра та севрюги їх 95,8 і 95,4%, а у білуги — 94,7% [12, 15, 38].

У цьоголіток осетрових риб кількість клітин бластного класу знижується, в ньому починають переважати лімфобласти та мієлобласти. Зокрема, найбільше бластоцитів у цьоголіток севрюги — 6,2% та білуги — 6,1%, а найменше у російського осетра — 5,7%. Серед ФЕК переважають агранулоцити, причому найбільше їх у білуги (16,7%) і трохи менше у російського осетра (12,5%) та севрюги (10,4%). В той же час, серед гранулоцитів найбільш активно відбувається дозрівання еозинофілів — їх кількість перевищує таку незрілих нейтрофілів в кілька разів. Зрілі ФЕК представлені ортохромними еритроцитами та лімфоцитами, причому останніх в понад десять разів більше [37, 38].

Відмінність гемопоезу в серці осетрових риб від костистих полягає у будові гемопоетичної тканини, асоційованої з епікардом, та співвідношенні клітин крові, що розвиваються. Так, в осетрових наявні горбки — фолікулярні вузлики овальної форми, зовні в тонкій сполучнотканинній капсулі, а всередині розділені сполучнотканинними перетинками на лопаті, в яких ретикулярний синцитій скупчений на периферії. З ФЕК у осетрових риб формується більше лейкоцитів та бластних клітин і менше — еритроцитів [11].

Гемопоєз у тимусі. Тимус осетрових, як і костистих риб, — це парний орган, розташований за ротовою порожниною на медіальній стороні зябрової кришки. Однак, на відміну від костистих, у цьоголіток осетрових риб він поділяється на частки [12, 15]. Дослідження О. В. Ложніченко показали, що в кожній частці є добре помітні мозкова та кіркова речовини, з переважанням останньої. Їм притаманний різний якісний склад: перша має острівці лімфоцитопоезу та мієлоцитопоезу з їх мікрооточенням, а друга — активні ретикулоцити і лімфоцити [11]. Хоча мозковий шар відповідає за уворення Т-лімфоцитів і в ньому містяться кулястої форми тільця Гесса, однак, в ранньому онтогенезі у осетрових тимус сприяє утворенню суто мієлоїдного ряду, лімфоїдні клітини відсутні [12, 15]. Слід зазначити, що, на відміну від ссавців, у риб тимус функціонує все життя [7, 20].

Гемопоєз в ШКТ у осетрових риб відбувається завдяки асоціюванню гемопоетичної тканини із слизовою оболонкою переднього відділу травного каналу, пілоричною залозою, середнім відділом кишківника, спіральним клапаном та печінкою. Утворені таким чином гемопоетичні острівці суттєво відрізняються від таких у костистих риб. Крім того, серед лейкоцитів у всіх відділах ШКТ осетрових риб переважають клітини лімфоцитопоетичного ряду [11, 38].

У передньому відділі травного каналу в гемопоетичній тканині, асоційованій із слизовою оболонкою, формуються агранулоцити та гранулоцити, причому найбільше — лімфоцитів [11].

У пілоричній залозі гемопоетичні острівці відрізняються за розмірами від таких у середньому відділі кишківника та спіральному клапані, однак у всіх цих трьох органах вони оточені щільною сполучнотканинною оболонкою [39].



У середньому відділі кишківника частка агранулоцитів, що формуються, видоспецифічна. Наприклад, у стерляді вона становить близько 87,0%, а у севрюги — 97,0% [11].

У спіральному клапані їхня частка також видоспецифічна. Наприклад, у російського осетра вона становить близько 96,0%, а у білуги — 97,0% [11].

Гепатолатеральний період гемопоезу у осетрових є тимчасовим — він триває з личинкового періоду розвитку (10 доба активного живлення) до віку цьоголіток. Літературних вказівок про існування подібного гемопоезу у нижчих хребетних не відзначено [40]. Гепатолатеральний гемопоез починає реалізовуватися з масивного розростання близькосудинної сполучної тканини, хоча печінка у осетрових риб закладається на 35 стадії розвитку у вигляді т. зв. печінкового дивертикула — випинання вентральної стінки первинної кишки [20].

У віці 10 діб активного живлення капіляри печінки розширені і заповнені ФЕК, а їх стінки зсередини вистелені великими клітинами Бровича-Купфера (зірчастого ендотелію). Власне печінці притаманна балочна структура, гепатоцити полігональної форми, їх ядра відрізняються поліморфізмом. За наявності ядер гепатоцити поділяють на 3 групи: з великими ядрами (світлі клітини, з кількома ядерцями), з темними пікнотичними ядрами та безядерні. Серед гепатоцитів розташовані численні клітини мезенхіми, які утворюють острівці гемопоезу. Діаметр останніх — видоспецифічний. Так, у личинок білуги він найбільший, становлячи $87,35 \pm 12,16$ мкм, а у російського осетра та у севрюги менший — $85,13 \pm 21,30$ і $76,44 \pm 18,34$ мкм відповідно. На периферії печінки розташовуються більші острівці гемопоезу, ніж в її центрі. В центрі острівців гемопоезу розташовані 1–2 напівстовбурові клітини крові, поруч з ними — уніпотентні клітини-попередниці, а потім бластні клітини. Навколо кожної з цих груп клітин розташоване мікрооточення [40]. Отже, в міру віддалення від центру острівця гемопоезу клітини крові все більш зрілі. Розвиток різних рядів клітин крові відбувається топографічно в різних острівцях, діаметр яких видоспецифічний (табл. 3).

Таблиця 3. Діаметр ФЕК в печінці личинок осетрових видів риб на 10 добу активного живлення, мкм (за О. В. Ложніченко) [40]

Вид риб	Процес розвитку клітинної лінії			
	Міелоцитопоез	Еритропоез	Моноцитопоез	Лімфоцитопоез
Білуга	589,34±35,61	452,18±32,10	387,50±35,64	276,59±25,64
Російський осетер	557,61±26,17	392,46±26,14	352,41±26,14	251,28±23,06
Севрюга	526,43±31,60	346,27±25,91	324,16±30,16	241,67±24,68

У віці 15 діб активного живлення, розростання гемопоетичної тканини охоплюють практично всю площу строми печінки. Гемопоетичні острівці набувають ознак видоспецифічності. Наприклад, у російського осетра вони становлять близько 35% від маси всього органа, а у личинок севрюги — до 45% [39]. Активно відбувається проліферація всіх клітинних рядів: еритропоетичного, лімфоцитопоетичного і міелоцитопоетичного, а також тромбоцитопоез (табл. 4) [11, 12, 15, 40].



Таблиця 4. Вміст ФЕК в печінці личинок осетрових видів риб, на 15 добу активного живлення, % (за О. В. Ложніченко) [40]

Вид ФЕК	Вид риб					
	Білуга		Російський осетер		Севрюга	
	доба активного живлення					
	10	15	10	15	10	15
Напівстовбурові	5,9	6,6	10,7	6,3	4,4	3,9
Уніпотентні клітини-попередниці	3,6	3,8		4,2		2,6
Еритробласти	7,8	4,6	6,2	5,1	6,1	5,9
Лімфобласти	5,2	4,1	3,4	3,8	5,1	5,5
Мієлобласти	4,4	4,0	1,4	1,6	1,8	1,6
Монобласти	1,1	1,2	0,6	0,7	0,9	0,8
Пронормобласти	6,3	5,0	2,1	1,8	2,6	1,8
Пролімфоцити	4,5	4,6	4,7	5,6	6,1	5,8
Базофільні нормобласти	10,8	6,0	4,8	3,9	3,5	2,2
Поліоксифільні нормобласти	17,6	9,8	7,5	8,8	7,0	9,1
Оксифільні нормобласти	17,9	4,2	16,9	19,4	10,6	14,3
Ортохромні еритроцити	5,7	4,2	23,1	18,6	16,8	17,7
Лімфоцити	8,9	6,4	15,7	14,9	22,1	11,4
Еозинофіли	12,3	16,4	2,7	1,5	15,0	14,6
Нейтрофіли	5,3	9,2	0,7	3,8	3,6	2,8

Таким чином, у віці 15 діб активного живлення в печінці осетрових риб чітко виділяються гепатоцити та острівці гемопоезу з ретикулоцитами і ФЕК, причому останнім притаманна видоспецифічність [11, 12, 15].

Гемопоєз у нирках. Нирка осетрових риб представлена парними тяжами, розташованими дорсально від вивідної протоки, з численними сечовими каналцями, які за В. Л. Яніним поділяють на 4 типи [41]. Канальці 1-го типу мають вигляд «перешийка» та безпосередньо взаємодіють з нирковим або мальпігієвим тільцем — клубочком найтонших судин з капсулою Боумена–Шумлянського (келихоподібним виопукленням каналця). Канальці 2-го типу — це найбільші сегменти, аналоги проксимального відділу нефрона, вистелені одношаровим призматичним епітелієм [42]. Канальці 3-го типу починаються з вигину каналців 2-го типу, аналоги дистального відділу метанефрального нефрона, вистелені одношаровим кубічним епітелієм [43]. Гемопоєз в нирці осетрових риб триває впродовж всього онтогенезу. Вона є одним з основних гемопоетичних органів цих риб. Зокрема, А. А. Заварзін та Н. Т. Іванова порівнювали її з червоним кістковим мозком ссавців [32–36]. Для неї характерний поділ на два відділи — пронефрос (головна) та мезонефрос (тулубова). Обидва



відділи є універсальними органами гемопоезу, яким притаманне переважання клітин грануло- та агранулоцитопоетичних рядів над еритроїдними [11].

Пронефрос виконує гемопоетичну та ендокринну функції. Його формування розпочинається в ранньому онтогенезі за рахунок розростання міжканальцевої тканини краніальної частини мезонефроса. На початкових стадіях розвитку він складається з ретикулярної тканини, в якій пізніше розвиваються інтерреналові тільця та хромафінна тканина, утворена нейроендокринними хромафінними клітинами наднирників [12, 15]. Йому притаманна трохи менша кількість клітин еритропоетичного ряду, з яких найбільше зрілих еритроцитів (37,0% у севрюги, 39,0% у стерляді), у порівнянні з мезонефросом. Основна маса лейкоцитів, що які у ньому формуються, представлена гранулоцитами (91,0% — у стерляді, 94,0% — у севрюги). Варто вказати, що вищезазначені показники значно перевищують такі у костистих риб [11]. Іншою характерною особливістю пронефросу осетрових риб є те, що в ньому вже на личинковому періоді розвитку рееструються гранулоцити на стадії метамієлоцитів, тоді як в інших органах гемопоезу вони диференціюються лише у молоді [12, 15].

Мезонефрос бере участь в становленні дефінітивної системи гемопоезу у осетрових риб, при цьому мезонефральний етап гемопоезу реалізується до моменту переходу предличинки на екзогенне живлення [44]. В ранньому онтогенезі, до кінця періоду ембріонального розвитку, він є високодиференційованим органом, починаючи виконувати екскреторну функцію. Відразу після вилуплення, коли організм вільного ембріона осетрових риб вступає в прямий контакт із зовнішнім середовищем, відбувається формування мезонефросу як універсального органу гемопоезу, в той час як інші органи гемопоезу знаходяться на стадії мезенхімних утворень [45, 46]. В його гемопоетичній тканині відбувається диференціювання еритроцитів, клітини яких становлять основну масу цього органу [39, 47]. Наприклад, у личинок білуги в гемопоетичній тканині мезонефросу найменший вміст монобластів та мієлобластів. За вмістом інших клітин крові формується наступний ряд (за збільшенням): гемоцитобласти (3,2%) → поліхроматофільні нормобласти (5,8%) → базофільні нормобласти (9,8%) → пронормобласти (27,0%) → еритробласти (29,1%). Клітини білої крові становлять приблизно 20,89%, з переважанням клітин лімфоцитопоетичного ряду: зокрема, пролімфоцитів близько 6,1%, а лімфобластів — 7,2% [11, 48].

Процес розвитку та диференціювання структур мезонефросу у осетрових риб видоспецифічний: динаміка його розвитку варіює в залежності від виду. Наприклад, процес диференціювання мезонефронів (з утворенням каналців 4 типу, що впадають у Вольфів протік) найшвидше завершується у білуги. Під час диференціювання відбувається зміна типів епітелію від багаторядного призматичного (в везикулах) до одношарового кубічного (у звивистих каналцях) та одношарового плоского (в мальпігієвих тільцях). У предличинки осетрових видів риб утворення сполучних відділів мезонефронів починається до переходу на активне живлення, на 45 стадії розвитку — за Т. А. Детлаф [43, 47–49].

У віці 10 діб активного живлення в структурі мезонефросу осетрових риб спостерігається видоспецифічність (табл. 5) [43, 50].



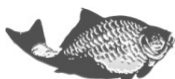
Таблиця 5. Мезонефрос личинок осетрових видів риб на 10 добу активного живлення (за О. В. Бобровою) [43]

Характеристика структури мезонефроса	Вид риб		
	Севрюга	Російський осетер	Білуга
S мальпігієвих тілець, мкм ²	3434,66±13,27	5215,82±5,90	7464,55±19,49
S судинних клубочків, дотичних до капсули Боумена–Шумлянського, мкм ²	1534,96±19,80	—	3181,37±15,07
Частка сечового простору, від S мальпігієвих тілець, %	55,31	41,67	57,38
Кількість клітин в судинних клубочках	45–48	30–37	45–64
S каналців 1-го типу, мкм ²	—	297,87±12,50	569,50±14,34
Частка епітелію, від S каналців 1-го типу, %	—	64,29	75,80
S каналців 2-го типу, мкм ²	1203,15±15,51	2051,68±19,72	3556,24±15,87
Частка епітелію, від S каналців 2-го типу, %	80,0	80,0	54,7
S каналців 3-го типу, мкм ²	586,62±13,47	820,67±13,09	1529,89±16,23
Частка епітелію, від S каналців 3-го типу, %	73,06	82,71	70,86

Примітка. Тут і далі S — площа.

В цей період у личинок осетрових риб не відбувається істотних структурних перетворень в мезонефросі, проте збільшуються розміри структурних компонентів мезонефронів. Сечовий простір має вигляд півмісяця, що оточує судинні клубочки. Мальпігієві тільця набувають витягнутої еліпсоподібної форми. Судинні клубочки найчастіше займають в них центральне положення [43, 44].

Вік 15 діб активного живлення — мезонефрос морфологічно сформований, вкритий власною капсулою та складається з функціонально активних структур (мезонефронів), пухкої волокнистої неоформленої сполучної тканини і міжканалцевої гемопоетичної тканини. У порожнинах проксимальних сегментів мезонефронів (каналцях 2-го типу), в результаті апокринової секреції (відриву апікальної частини епітеліоцитів з проникненням цитоплазми) присутній білок. Інтенсивність апокринової секреції видоспецифічна: так, у білуги вона найбільша, а у російського осетра — найменша [51]. Розташування капілярних клубочків в порожнині капсул Боумена–Шумлянського та їх розміри видоспецифічні [43] (табл. 6).



Таблиця 6. Мезонефрос личинок осетрових видів риб на 15 добу активного харчування (за О. В. Бобровою) [43]

Характеристика структури мезонефросу	Вид риб		
	Севрюга	Російський осетер	Білуга
S мальпігієвих тілець, мкм ²	7102,34±16,82	6836,38±15,42	14890,61±11,69
S судинних клубочків, дотичних до капсули Боумена–Шумлянського, мкм ²	4848,04±18,57	4630,20±10,47	9538,01±13,01
Частка сечового простору, від S мальпігієвих тілець, %	31,74	32,27	35,95
Кількість клітин в судинних клубочках	78–89	64–119	114–189

У мезонефросі молоді білуги у більшості мальпігієвих тілець судинні клубочки розташовуються на периферії капсул Боумена–Шумлянського, а сечовий простір оточує їх у вигляді півмісяця. У мезонефросі російського осетра вони, в основному, округлої форми з центрально розташованими капілярними клубочками. У севрюги їх форма витягнута, еліпсоїдна, рідше округла, а клубочки дотичні до стінок капсул Боумена–Шумлянського.

З вищезазначеного випливає, що органам гемопоезу осетрових риб властива морфофункціональна видоспецифічність на кожному з етапів онтогенезу.

ВИСНОВКИ

Крім клінічної діагностики, кров та органи гемопоезу є важлими об'єктами дослідження видових особливостей осетрових риб. Гістологічні дослідження, поряд з підрахунками ФЕК, здатні найбільш повно відображати кількісну та якісну сторону гемопоезу, його інтенсивність і локалізацію [11].

Осетровим риbam притаманна видова специфічність інтенсивності гемопоезу. Екстраваскулярний та інтраваскулярний гемопоез, а також розвиток клітин крові відбуваються у них гетерохронно. Зокрема, гемопоетична функція реалізується в ГКО на 10 добу активного живлення у осетра і севрюги, та на 15 — у білуги. В зябровому апараті та селезінці вона розпочинається з 10 доби активного живлення. В серці: на 10 добу активного живлення у російського осетра, 15 — у севрюги та 30 — у білуги. У тимусі російського осетра та севрюги — з 10 доби активного живлення, а у білуги — з 15. Гемопоетичні конгломерати асоційовані зі слизовою оболонкою ШКТ, — на 30 добу активного живлення, за виключенням гепатолатерального гемопоезу. Інтенсивності розвитку ФЕК також притаманна видова гетерохронність. При переході від личинкового періоду розвитку до віку молоді, динаміка утворення острівців лімфоцитопоезу та мієлоцитопоезу у білуги стрибкоподібна, а у російського осетра та севрюги — поступова [12].

Мезонефрос осетрових риб є основним органом гемопоезу, починаючи з 36 стадії розвитку і до кінця життєвого циклу. В ньому розвиваються всі клітинні ряди крові: еритропоетичний, лімфоцитопетичний, мієлоцитопетичний та моноцитарний. Впродовж всього передличинкового періоду розвитку його гістоморфологічна будова ускладнюється. Однак, на кожному з етапів онтогенезу осетрових риб їй притаманна видоспецифічність. Загальним є морфогенез



мезонефроса з утворенням диференційованих мезонефронів на ранніх стадіях розвитку предличинок. У личинковий період в цьому органі виокремлюються якісно нові морфофункціональні особливості та неспецифічні зміни в структурі мезонефронів. У молоді осетрових відбуваються перетворення в його структурі та функціях, з метою оптимізації адаптацій до умов навколишнього середовища [51, 52].

Лімфоцитопоез здійснюється у осетрових за відсутності виключно лімфоїдного типу гемопоетичних тканин. Навіть в тимусі відбувається не лише формування клітин лімфоцитопоетичного ряду, а й розвиток гранулоцитів — еозинофілів.

Диференціювання плазматичних клітин проходить в ГКО, селезінці, зябрах, гемопоетичних конгломератах ШКТ і нирці.

Мегакаріоцитопоез у осетрових риб локалізований в наступних органах: ГКО, селезінці, нирці і в ранньому онтогенезі — в печінці. Остання активно бере участь в продукції всіх клітинних рядів, здійснюючи гепатолатеральний тип гемопоезу, який є тимчасовим.

В міру онтогенетичного розвитку осетрових риб, в них у зябрах, серці, ШКТ та нирці відбувається зміна типів гемопоезу. Так, на передличинковій та личинковій стадіях розвитку, а також у молоді переважають клітини еритропоетичного ряду, у цьоголіток — клітини лімфоцитопоетичного та міелоцитопоетичного рядів. Втім, в ГКО, селезінці та мезонефросі впродовж всього життя зберігаються напівстовбурові клітини. Крім того, в залежності від стадії розвитку, мікрооточенням клітин крові слугують різні клітини. Так, на початку онтогенезу це клітини мезенхіми, а вже з личинкового періоду розвитку цю роль починають виконувати ретикулоцити. Причому, до віку цьоголіток як мікрооточення виступають активні та малоактивні ретикулоцити. Після чого ретикулярний синцитій набуває дефінітивних рис і в якості мікрооточення слугують виключно активні ретикулоцити.

ЛІТЕРАТУРА

1. Orkin S. H., Zon L. I. Hematopoiesis: An Evolving Paradigm for Stem Cell Biology//Cell. 2008. № 132. С. 631—644.
2. Hoffbrand V., Moss P., Pettit J. Essential Haematology: 5th edn. Malden, Mass.: Blackwell Pub., 2006. 380 p.
3. Molecular Biology of the Cell: 5th edn./Alberts B. et al. Garland Science, 2007.
4. Stem cell information. The National Institutes of Health resource for stem cell research. URL: <https://stemcells.nih.gov/info/scireport/chapter5.htm> (дата звернення 22.03.2017).
5. Пучков Н. В. Физиология рыб. Москва, 1954. 371 с.
6. Строганов Н. С. Физиологическая приспособляемость рыб к температуре воды. Москва, 1956. 152 с.
7. Органы, участвующие в процессе кроветворения. URL: <http://www.biofinder.ru/bfins-949-1.html>.
8. Грушко М. П. Морфо-физиологические особенности гемопоэза у осетровых: на примере половозрелых самок: дис. ... кандидата биол. наук: 03.00.13. Астрахань, 2002. 182 с.
9. Гемопоэз у рыб. URL: <http://medlec.org/lek-26182.html>. (дата звернення 22.03.2017).



10. Козий М. С., Шерман І. М. Особенности гистоморфофункциональной организации лимфоидного органа белуги (*Huso huso* Linnaeus, 1758)//Рибогосподарська наука України. 2012. № 2. С. 104—106.
11. Грушко М. П. Клеточный состав кроветворных органов половозрелых самок представителей класса рыб, земноводных и пресмыкающихся: дис. ... доктора биол. наук: 03.03.04. Астрахань, 2010. 364 с.
12. Ложниченко О. В. Цитогенез форменных элементов крови и особенности формирования органов кроветворения у осетровых рыб: дис. ... доктора биол. наук: 03.00.25. Астрахань, 2007. 471 с.
13. Мильштейн В. В. Осетроводство. Москва: Легкая и пищевая промышленность, 1982. 152 с.
14. Кауфман З. С. Эмбриология рыб. Москва: Агропромиздат, 1990. 204 с.
15. Житенева Л. Д. Экологические закономерности ихтиогематологии. Ростов-на-Дону: АзНИИРХ, 2000. 56 с.
16. Грушко М. П., Ложниченко О. В., Федорова Н. Н. Гемопоз у осетровых рыб: монография. Астрахань: Триада, 2009. 190 с.
17. Иванова Н. Т. Атлас клеток крови рыб. Сравнительная морфология и классификация форменных элементов крови рыб. Москва, 1982. 184 с.
18. Иванова Н. Т. Некоторые аспекты к основам ихтиогематологии. Ростов-на-Дону: РГПУ, 2002. 54 с.
19. Грушко М. П. Кроветворение в краниальном органе производителей осетровых рыб//Вестник АГТУ. 2006. № 3 (32). С. 141—144. (Серия: Рыбное хозяйство).
20. Дехтярьов П. А., Євтушенко М. Ю., Шерман І. М. Фізіологія риб: підручник. Київ: Аграрна освіта, 2008. 342 с.
21. Ложниченко О. В. Полустволовые клетки крови и их дифференцировка в разных органах кроветворения у молоди русского осетра//Вестник ВолГМУ. 2005. № 3 (15). С. 13—17.
22. Грушко М. П., Федорова Н. Н. Жабры осетровых рыб как органы кроветворения//Успехи современного естествознания. 2003. № 5. С. 49.
23. Ложниченко О. В. Полустволовые клетки и их дифференцировка в селезенке молоди русского осетра//Вестник АГТУ. 2005. № 3 (26). С. 85—88. (Серия: Рыбное хозяйство).
24. Ложниченко О. В. Полустволовые клетки крови и их дифференцировка в селезенке личинок осетровых рыб//Вестник АГТУ. 2006. № 3 (32). С. 135—140. (Серия: Рыбное хозяйство).
25. Валова В. Н. Физиологическое состояние молоди амурских осетровых рыб, выращиваемых в условиях лососевого рыбоводного завода//Известия ТИНРО. 2011. Т. 167. С. 207—222.
26. Справочник по физиологии рыб/Яржомбек А. А. и др.; ред. Яржомбек А. А. Москва: Агропромиздат, 1986. 192 с.
27. Скворцов А. П. О строении селезенки костистых рыб//ДАН СССР. 1947. Т. VIII, № 6. С. 94—98.
28. Скворцов А. П. Кровеносная система селезенки костистых рыб. Москва, 1947. 199 с.
29. Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Москва: АН СССР. 1938. 365 с.
30. Шмальгаузен И. И. Пути и возможности эволюционного процесса. Москва, 1939. 135 с.



31. Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной гистологии. Москва, 1947. 353 с.
32. Заварзин А. А. Очерки по эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. Избранные труды. Т. 4. Москва, 1953. 717 с.
33. Заварзин А. А. Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных. Ленинград: Наука, 1976. 411 с.
34. Заварзин А. А. Основы сравнительной гистологии. Ленинград: Ленинградский ун-т, 1985. 400 с.
35. Иванова Н. Т. Система крови. Материалы к сравнительной морфологии системы крови человека и животных. Ростов-на-Дону, 1995. 156 с.
36. Иванова Н. Т. Материалы к морфологии крови рыб. Ростов-на-Дону, 1970. 138 с.
37. Кульчицкий К. И., Роменский О. Ю. Сравнительная анатомия и эволюция кровеносных сосудов сердца. Киев: Здоров'я, 1985. 176 с.
38. Ложниченко О. В. Эпикардальный кроветворный орган сеголеток осетровых рыб//Вестник АГТУ. 2008. № 3 (44). С. 53—55. (Серия: Рыбное хозяйство).
39. Федорова Н. Н., Ложниченко О. В. К вопросу о кроветворении у личинок и молоди белуги//Фундаментальные исследования. 2004. № 2. С. 179—179.
40. Ложниченко О. В., Федорова Н. Н. Характеристика гепатолатерального типа кроветворения у осетровых рыб в раннем онтогенезе//Вестник АГТУ. 2008. № 3 (44). С. 56—60. (Серия: Рыбное хозяйство).
41. Янин В. Л. Мезонефрос. Структура и функции. Тюмень, 2000. 42 с.
42. Мезонефрос/Янин В. Л. и др. Екатеринбург, 2000. 130 с.
43. Боброва О. В. Морфологические особенности мезонефроса осетровых в предличиночный, личиночный и мальковый периоды развития: дис. ... кандидата биол. наук: 03.00.25. Астрахань, 2006. 148 с.
44. Лепилина И. Н. Состояние мезонефроса осетровых в современных экологических условиях//Вестник ОГУ. 2005. № 12. С. 47—50.
45. Романов А. А., Лепилина И. Н., Романов А. А. Морфофункциональные нарушения почек осетровых и костистых рыб Волго-Каспия в современных условиях//Цитология. 2006. Т. 48, № 1. С. 5—8.
46. Ложниченко О. В., Амплеева А. В., Хвостова С. М. Физиологические аспекты кроветворения в мезонефросе у осетровых рыб//Вестник АГТУ. 2010. № 2. С. 106—111. (Серия: Рыбное хозяйство).
47. Ложниченко О. В., Федорова Н. Н. Исследование клеток кроветворной ткани мезонефроса личинок и молоди осетровых//Успехи современного естествознания. 2003. № 9. С. 98—99.
48. Детлаф Т. А., Гинзбург А. С. Зародышевое развитие осетровых рыб (севрюги, осетра, белуги) в связи с вопросами их разведения. Москва: АН СССР, 1954. 216 с.
49. Детлаф Т. А., Гинзбург А. С., Шмальгаузен О. И. Развитие осетровых рыб. Созревание яиц, оплодотворение, развитие зародышей и предличинок. Москва: Наука, 1981. 228 с.
50. Лепилина И. Н. Развитие мезонефроса у предличинок осетровых (*Acipenseridae*) рыб//Вопросы ихтиологии. 2007. Т. 47, № 1. С. 86—92.
51. Боброва О. В. Формирование мочевыделительной функции в мезонефросе осетровых рыб на 36—45-й стадиях эмбриогенеза//Вестник АГТУ. 2005. № 3 (26). С. 73—78. (Серия: Рыбное хозяйство).



52. Особенности формирования воспроизводительной функции мезонефроса русского осетра при гормональной стимуляции/Ложниченко О. В. и др.//Вестник АГТУ. 2009. № 2. С. 60—66.

REFERENCES

- Orkin, S. H., & Zon, L. I. (2008). Hematopoiesis: An Evolving Paradigm for Stem Cell Biology. *Cell*, 132, 631-644.
- Hoffbrand, V., Moss, P., & Pettit, J. (2006). *Essential Haematology* (5-th edn). Malden, Mass.: Blackwell Pub.
- Alberts, B., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K., & Walter, P. (2007). *Molecular Biology of the Cell* (5th edn). Garland Science.
- Stem cell information. *stemcells.nih.gov*. The National Institutes of Health resource for stem cell research. Retrieved from <https://stemcells.nih.gov/info/scireport/chapter5.htm>.
- Puchkov, N. V. (1954). *Fiziologiya ryb*. Moskva.
- Stroganov, N. S. (1956). *Fiziologicheskaya prisposoblyаемost' ryb k temperature vody*. Moskva.
- Organy, uchastvuyushchie v protsesse krovetvoreniya. *biofinder.ru*. Retrieved from <http://www.biofinder.ru/bfins-949-1.html>.
- Grushko, M. P. (2002). Morfo-fiziologicheskie osobennosti gemopoeza u osetrovyykh: na primere polovozrelykh samok. *Candidate's thesis*. Astrakhan'.
- Gemopoez u ryb. *medlec.org*. Retrieved from <http://medlec.org/lek-26182.html>.
- Koziy, M. S., & Sherman, I. M. (2012). Osobennosti gistomorfofunktsional'noy organizatsii limfoidnogo organa belugi (*Huso huso* Linnaeus, 1758). *Ribogospodars'ka nauka Ukrayiny*, 2, 104-106.
- Grushko, M. P. (2010). Kletochnyy sostav krovetvornyykh organov polovozrelykh samok predstaviteley klassa ryb, zemnovodnykh i presmykayushchikhsya. *Doctor's thesis*. Astrakhan'.
- Lozhnichenko, O. V. (2007). Tsitogenez formennykh elementov krovi i osobennosti formirovaniya organov krovetvoreniya u osetrovyykh ryb. *Doctor's thesis*. Astrakhan'.
- Mil'shteyn, V. V. (1982). *Osetrovodstvo*. Moskva: Legkaya i pishchevaya promyshlennost'.
- Kaufman, Z. S. (1990). *Embriologiya ryb*. Moskva: Agropromizdat.
- Zhiteneva, L. D. (2000). *Ekologicheskije zakonomernosti ikhtioematologii*. Rostov-na-Donu: AzNIIRKh.
- Grushko, M. P., Lozhnichenko, N. N., & Fedorova, O. V. (2009). *Gemopoez u osetrovyykh ryb: monografiya*. Astrakhan': Triada.
- Ivanova, N. T. (1982). *Atlas kletok krovi ryb. Sravnitel'naya morfologiya i klassifikatsiya formennykh elementov krovi ryb*. Moskva.
- Ivanova, N. T. (2002). *Nekotorye aspekty k osnovam ikhtioematologii*. Rostov-na-Donu: RGPU.
- Grushko, M. P. (2006). Krovetvorenie v kranial'nom organe proizvoditeley osetrovyykh ryb. *Vestnik AGTU*, 3(32), 141-144.
- Dekhtiarov, P. A., Yevtushenko, M. Iu., & Sherman, I. M. (2008). *Fiziolohiia ryb: pidruchnyk*. Kyiv: Ahrar. osvita.



21. Lozhnichenko, O. V. (2005). Polustvolovye kletki krovi i ikh differentsirovka v raznykh organakh krovotvoreniya u molodi russkogo osetra. *Vestnik VolGMU*, 3(15), 13-17.
22. Grushko, M. P., & Fedorova, N. N. (2003). Zhabry osetrovyykh ryb kak organy krovotvoreniya. *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, 5, 49.
23. Lozhnichenko, O. V. (2005). Polustvolovye kletki i ikh differentsirovka v selezenke molodi russkogo osetra. *Vestnik AGTU*, 3(26), 85-88.
24. Lozhnichenko, O. V. (2006). Polustvolovye kletki krovi i ikh differentsirovka v selezenke lichinok osetrovyykh ryb. *Vestnik AGTU*, 3 (32), 135-140.
25. Valova, V. N. (2011). Fiziologicheskoe sostoyanie molodi amurskikh osetrovyykh ryb, vyrashchivaemykh v usloviyakh lososevogo rybovodnogo zavoda. *Izvestiya TINRO*, 167, 207-222.
26. Yarzombek, A. A., Limanskiy, V. V., & Shcherbina, T. V. et al. (1986). Spravochnik po fiziologii ryb. Yarzombek, A. A. (Ed.). Moskva: Agropromizdat.
27. Skvortsov, A. P. (1947). O stroenii selezenki kostistykh ryb. *DAN SSSR*. VIII, 6, 94-98.
28. Skvortsov, A. P. (1947). *Krovenosnaya sistema selezenki kostistykh ryb*. Moskva.
29. Shmal'gauzen, I. I. (1938). *Organizm kak tseloe v individual'nom i istoricheskom razvitii*. Moskva: AN SSSR.
30. Shmal'gauzen, I. I. (1939). *Puti i vozmozhnosti evolyutsionnogo protsessa*. Moskva.
31. Shmal'gauzen, I. I. (1947). *Osnovy sravnitel'noy gistologii*. Moskva.
32. Zavarzin, A. A. (1953). *Ocherki po evolyutsionnoy gistologii krovi i soedinitel'noy tkani*. *Izbrannye trudy*, 4.
33. Zavarzin, A. A. (1976). *Osnovy chastnoy tsitologii i sravnitel'noy gistologii mnogokletochnykh zhivotnykh*. Leningrad: Nauka.
34. Zavarzin, A. A. (1985). *Osnovy sravnitel'noy gistologii*. Leningrad: Leningradskiy un-t.
35. Ivanova, N. T. (1995). *Sistema krovi. Materialy k sravnitel'noy morfologii sistemy krovi cheloveka i zhivotnykh*. Rostov-na-Donu.
36. Ivanova, N. T. (1970). *Materialy k morfologii krovi ryb*. Rostov-na-Donu.
37. Kul'chitskiy, K. I., & Romenskiy, O. Yu. (1985). *Sravnitel'naya anatomiya i evolyutsiya krovenosnykh sudov serdtsa*. Kyiv: Zdorov'ya.
38. Lozhnichenko, O. V. (2008). Epikardial'nyy krovotvornyy organ segoletok osetrovyykh ryb. *Vestnik AGTU*, 3 (44), 53-55.
39. Fedorova, N. N., & Lozhnichenko, O. V. (2004). K voprosu o krovotvorenii u lichinok i molodi belugi. *Fundamental'nye issledovaniya*, 2, 179-179.
40. Lozhnichenko, O. V., & Fedorova, N. N. (2008). Kharakteristika gepatolateral'nogo tipa krovotvoreniya u osetrovyykh ryb v rannem ontogeneze. *Vestnik AGTU*, 3 (44), 56-60.
41. Yanin, V. L. (2000). *Mezonefros. Struktura i funktsii*. Tyumen'.
42. Yanin, V. L., Dunaev, P. V., Solov'ev, G. S., Pantelev, S. M., & Mataev, S. I. (2000). *Mezonefros*. Ekaterinburg.
43. Bobrova, O. V. (2006). Morfologicheskie osobennosti mezonefrosa osetrovyykh v predlichinochnyy, lichinochnyy i mal'kovyy periody razvitiya. *Candidate's thesis*. Astrakhan'.
44. Lepilina, I. N. (2005). Sostoyanie mezonefrosa osetrovyykh v sovremennykh ekologicheskikh usloviyakh. *Vestnik OGU*, 12, 47-50.



45. Romanov, A. A., Lepilina, I. N., & Romanov, A. A. (2006). Morfofunktsional'nye narusheniya pochetk osetrovyykh i kostistykh ryb Volgo-Kaspiya v sovremennykh usloviyakh. *Tsitologiya*, 1, 5-8.
46. Lozhnichenko, O. V., Ampleeva, A. V., & Khvostova, S. M. (2010). Fiziologicheskie aspekty kroektvoreniya v mezonefrose u osetrovyykh ryb. *Vestnik AGTU*, 2, 106-111.
47. Lozhnichenko, O. V., & Fedorova, N. N. (2003). Issledovanie kletok krovetvornoy tkani mezonefrosa lichinok i molodi osetrovyykh. *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, 9, 98-99.
48. Detlaf, T. A., & Ginzburg, A. S. (1954). *Zarodyshevoe razvitie osetrovyykh ryb (sevryugi, osetra, belugi) v svyazi s voprosami ikh razvedeniya*. Moskva: AN SSSR.
49. Detlaf, T. A., Ginzburg, A. S., & Shmal'gauzen, O. I. (1981). *Razvitie osetrovyykh ryb. Sozrevanie yaits, oplodotvorenie, razvitie zarodyshey i predlichinok*. Moskva: Nauka.
50. Lepilina, I. N. (2007). Razvitie mezonefrosa u predlichinok osetrovyykh (*Acipenseridae*) ryb. *Voprosy ikhtiologii*, 1, 86-92.
51. Bobrova, O. V. (2005). Formirovaniye mochevydelitel'noy funktsii v mezonefrose osetrovyykh ryb na 36–45-y stadiyakh embriogeneza. *Vestnik AGTU*, 3, 73-78.
52. Lozhnichenko, O. V., Zagriyuchuk, V. P., Kuchkova, A. V., & Myastsova, P. V. (2009). Osobennosti formirovaniya vosproizvoditel'noy funktsii mezonefrosa russkogo osetra pri gormonal'noy stimulyatsii. *Vestnik AGTU*, 2, 60-66.

ОСОБЕННОСТИ ГЕМОПОЭЗА У ОСЕТРОВЫХ ВИДОВ РЫБ (*ACIPENSERIDAE*) (ОБЗОР)

И. И. Грициняк, info@ifr.com.ua, Институт рыбного хозяйства НААН, г. Киев

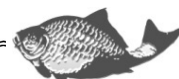
М. Ю. Симон, seemann.sm@gmail.com, Институт рыбного хозяйства НААН, г. Киев

Цель. Проанализировать данные из научных источников информации касательно видоспецифических особенностей гемопоэза и гисто-морфологических характеристик гемопоэтических тканей и органов у осетровых видов рыб (*Acipenseridae*). Рассмотреть общие моменты их строения на разных этапах онтогенеза. Представить общие черты дифференцировки и пролиферации форменных элементов крови.

Результаты. Обзор научных работ и литературы обнаружил, что гемопоэз у осетровых видов рыб существенно отличается от такового не только у млекопитающих (*Mammalia*), но и от других рыб из классов хрящевых (*Chondrichthyes*) и костных (*Osteichthyes*). Кроме того, осетровым рыбам присуща видоспецифичность в развитии органов гемопоэза на каждом из этапов онтогенеза. Органами гемопоэза у них являются: гемопоэтический краниальный или лимфоидный орган, жабры, селезенка, сердце, тимус, желудочно-кишечный тракт (передний отдел пищеварительного канала, пилорическая железа, средний отдел кишечника, спиральный клапан и печень) и почки (пронефрос и мезонефрос).

Практическая значимость. Систематизированные данные о специфике процессов гемопоэза и закономерностей развития гемопоэтических органов у осетровых видов рыб пригодятся как исследователям, так и фермерам-рыбоводам. Это обусловлено тем, что течение гемопоэза наиболее полно отражает каждый конкретный этап развития осетровых видов рыб, будучи мгновенной реакцией ряда тканевых систем организма на любые изменения как внутренней, так и внешней среды.

Ключевые слова: осетровые виды рыб (*Acipenseridae*), гемопоэз, гемоцитобласты, белая кровь, красная кровь, гемопоэтический краниальный орган, жаберный аппарат, селезенка, сердце, тимус, желудочно-кишечный тракт, мезонефрос, гепатолатеральный гемопоэз.



PECULIARITIES OF HEMOPOISIS IN STURGEONS
SPECIES (ACIPENSERIDAE) (A REVIEW)

I. Hrytsyniak, info@if.org.ua, Institute of Fisheries NAAS, Kyiv

M. Simon, seemann.sm@gmail.com, Institute of Fisheries NAAS, Kyiv

Purpose. To analyze data from scientific sources of information regarding the species-specific features of the hematopoietic and histo-morphological characteristics of hematopoietic tissues and organs of sturgeons (Acipenseridae). Consider the general aspects of their structure at different stages of ontogeny. To present the general features of differentiation and proliferation of blood elements.

Findings. A review of scientific papers and literature has revealed that hematopoiesis in sturgeon species of fish differs significantly from that of mammals (Mammalia), but also from other fish from cartilaginous (Chondrichthyes) and bony (Osteichthyes) classes. Moreover, sturgeon fishes are characterized by a species-specificity in the development of hemopoiesis organs on each stage of ontogenesis. The age-related changes of the developing blood cells, ranging from blast elements (erythroblasts, lymphoblasts, monoblasts, myeloblasts) to the appearance of mature (definitive) forms, are marked. The specific heterochrony is revealed in the development of sturgeon blood cells. The organs of hemopoiesis are: hemopoietic cranial or lymphoid organ, gills, spleen, heart, thymus, gastrointestinal tract (anterior part of the digestive canal, pyloric gland, middle intestine, spiral valve and liver) and kidneys (pronephros and mesonephros). Hepatic hematosis begins to be realized during the larval period of development from a massive spread near the vascular connective tissue. A little bit later in the age of 15 days of active feeding, a similar spread covers practically all area of the body. At this time in liver hepatocytes and reticular cells with developing blood corpuscle are precisely allocated. In this period, proliferation of all cellular lines: erythropoietic, lymphocytopoietic, myelocytopoietic, and also thrombocytopoiesis take place in liver. The plasmocyte differentiation occurs in cranial haematogenic organ of sturgeon. In reticular tissue of lymphoid organ, thrombocyte precursors — megakariocytes were found. Mesonephros is a hemopoietic organ, which first starts to perform the hemopoietic function, and executes it until the end of the life cycle of fish. Cell development of erythropoietic and lymphocytopoiesis series is over in the prolarvaperiod of the development in the hematopoietic tissue of the kidney, and the formation of the granular series occurs in the larval period, and eosinophilic myelocytes are marked much earlier than in other hematopoietic organs (the 43 stage of the development), and a bit later — neutrophil myelocytes.

Practical value. Systematized data on the specifics of hematopoiesis processes and patterns of development of hemopoietic organs in sturgeon species will be useful both for researchers and fish farmers. This is due to the fact that the course of hemopoiesis most fully reflects each specific stage of the development of sturgeon species, being an instant reaction of a number of body tissues to any changes in the internal and external environment.

Keywords: sturgeon species of fish (Acipenseridae), hemopoiesis, hemocytoblasts, white blood, red blood, hematopoietic cranial organ, branchial gill, spleen, heart, thymus, gastrointestinal tract, mesonephros, hepatolateral hemopoiesis.

