

8. Пономаренко Г.Н. // Физиотерапия: нац. рук.-во. М.: ГЭО-ТАР-Медиа, 2009. С. 302–333..
9. Смирнов-Каменский Е.А. Радоновые воды и их лечебное применение. М.: Медицина, 1966. 216 с.
10. Цитландзе Г. В. О бальнеологических свойствах Цхалтубских минеральных источников // Тер. архив. 1948. Т. 20, № 4. С. 88–102.
11. Akimochkina R.G, Sych L.I. Dynamics of the morphological changes in the skin of psoriasis, eczema and neurodermatitis patients under the influence of radon procedures // Vestn. Dermatol. Venerol. 1978. No. 6. P. 69–73 [Russian. PubMed PMID: 354248].
12. Iurchenko S.V. Efficacy of radon baths of different concentration in psoriatic arthritis // Vopr. Kurortol. Fizioter. Lech. Fiz. Kult. 2003. No. 2. P. 31–32 [Russian. PubMed PMID: 12924191].
13. Mar'iasis E.D, Militenko S.A, Shalygina I.E. Therapeutic efficacy of dry-air radon baths in the rehabilitation of patients with psoriatic arthritis // Vopr. Kurortol. Fizioter. Lech. FizKult. 1987. No. 6. P. 37–39 [Russian. PubMed PMID: 3445525].

Поступила в редакцию 14.10.2012.

К эффективности бальнеотерапии у больных хроническими дерматозами

А.В. Некителова

Институт повышения квалификации специалистов здравоохранения» министерства здравоохранения (680009, г. Хабаровск, ул. Краснодарская, 9)

Резюме. Оценивалась эффективность бальнеотерапии азотно-кремнистыми термальными радоновыми водами источника «Тумнин» у 105 больных хроническими дерматозами. В процессе лечения наблюдалось снижение индексов PASI у больных псориазом, EASI – у больных экземой и SCORAD – у больных атопическим дерматитом, а также выраженное противовоспалительное и противоаллергическое действие воды на отдельные биохимические показатели у дерматологических больных. Эффективность бальнеотерапии на собственном материале составила 92,4%, при этом клиническое выздоровление отмечено в 14,3%, значительное улучшение – в 29,5% и улучшение – в 42,9% случаев.

Ключевые слова: Тумнинская минеральная вода, радон, индексы тяжести заболевания.

УДК 597.5:591.486

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОБОНЯТЕЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗ МОРСКИХ РЫБ КАК ПРИМЕР КОНВЕРГЕНТНОЙ ТКАНЕВОЙ ЭВОЛЮЦИИ

М.А. Дорошенко

Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет (690087, г. Владивосток, ул. Луговая, 526)

Ключевые слова: отряд скорпенообразных, секреторная система, бокаловидные клетки, боуменовы железы.

MORPHOLOGICAL AND FUNCTIONAL FEATURES OF THE OLFACTORY GLANDS OF MARINE FISH AS AN EXAMPLE OF CONVERGENT TISSUE EVOLUTION

M.A. Doroshenko

Far Eastern State Technical Fisheries University (52b Lugovaya St. Vladivostok 690087 Russian Federation)

Background. Object – a histophysiological description of the multicellular olfactory glands of the olfactory organs of marine fish subject to the different ecology.

Methods. Studies of the olfactory organs of marine fish, representatives of group of the ray-finned fish (Scorpaeniformes) by the histological, histochemical and electron microscopical methods.

Results. Discovery of the olfactory glands in fishes of *Pleurogrammus azonus*, *Myoxocephalus yaok*, *Enophrys diceraus*, *Hemilepidotus gilberti*, *Hemitripterus villosus*, *Podothecus veterinus* and *Liparis dubius*. Olfactory glands are also highlighted in the olfactory organs of fish of the herring family (Clupeiformes) Salmonids (Salmoniformes) and Tetraodontiformes.

Conclusions. Morphology, localization and density of glands in the olfactory organs of fish associated with the characteristics of their environment. Morphofunctional organization of these glands is similar to that of the Bowman's glands of amphibians (Amphibia) and can be regarded as an example of convergent tissue evolution.

Keywords: Scorpaeniformes, secretion system, enterocytus caliciformis, Bowman's glands

Pacific Medical Journal, 2014, No. 1, p. 58–61.

Изучение роли слизи на поверхности обонятельного эпителия, химизм и структурирование которой имеют различный характер у водных и наземных позвоночных, направлено на решение одной из важных проблем

механизмов обонятельной рецепции. Исследования первичных механизмов трансдукции обонятельного сигнала, роли гликокаликса, гомеостаза ионного окружения апикальной части обонятельных рецепторных нейронов и защиты их от неблагоприятных эндогенных и экзогенных факторов является актуальным направлением сенсорной и эволюционной физиологии [2–4, 8, 12, 15]. Показано, что слизь вместе со жгутиками и микровиллами является неотъемлемой частью рецепторной клетки, и ее ионный состав обеспечивает возникновение генераторного потенциала. Электронно-микроскопические и гистохимические исследования подтвердили секреторную роль опорных и секреторных клеток обонятельного эпителия рыб, определили гетерогенную природу их химизма [2, 3, 6, 9, 11].

При анализе секретообразующих элементов исследователи, как правило, отрицают наличие обонятельных желез в органах обоняния рыб, связывая появление обонятельных желез типа боуменовых в филогенезе позвоночных с первыми представителями Tetrapoda – классом Amphibia [1, 2, 12]. Нами были выявлены железы в органах обоняния морских и проходных рыб тихоокеанского региона у следующих представителей отряда скорпенообразных (Scorpaeniformes): южный одноперый терпуг (*Pleurogrammus azonus*), керчак-яок (*Myoxocephalus yaok*), рогатый бычок (*Enophrys diceraus*), рогатка-альцихт (*Alcichthys elongatus*), бычок шлемоносец (*Gymnocanthus pistilliger*), получешуйник Гильберта (*Hemilepidotus gilberti*), тихоокеанская волосатка (*Hemitripterus villosus*), морская лисичка

Дорошенко Майя Андреевна – д-р биол. наук, профессор кафедры экологии и природопользования Института рыболовства и аквакультуры Дальрыбвтуза; e-mail: maya_dorosh@mail.ru

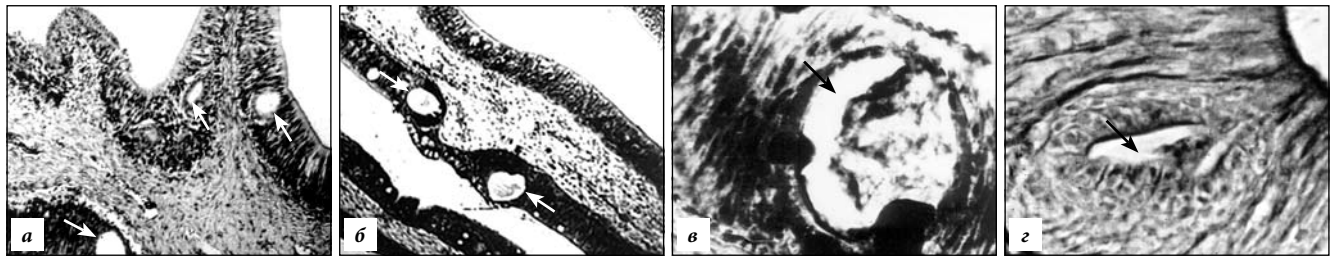


Рис. 1. Обонятельные железы (стрелки) в сенсорном эпителии представителей видов скорпенообразных (Scorpaeniformes): а – АОЖ в углублениях между складками керчака-яка, б – АОЖ на боковых поверхностях складок тихоокеанской волосатки, в – АОЖ на верхушке складки розетки керчака-яка, г – ТОЖ в сенсорном эпителии керчака-яка; а, б, г – окр. гематоксилином и эозином, в – окр. толуидиновым синим, а, б – $\times 80$, в, г – $\times 192$.

(*Podothecus veterinus*), липарис дубиус (*Liparis dubius*). Наличие желез также отмечено в органах обоняния рыб отрядов сельдеобразных (Clupeiformes), лососеобразных (Salmoniformes) и иглобрюхообразных (Tetraodontiformes) [2, 3, 5, 6, 11]. Цель данной работы – гистофизиологическая характеристика многоклеточных обонятельных желез в органах обоняния морских рыб отряда скорпенообразных с различной экологией.

Материал и методы. Объектами исследования были морские рыбы, представители отряда скорпенообразных: южный одноперый терпуг (*P. azonus*), керчак-яок (*M. yaok*), рогатый бычок (*E. diceraus*), полчешуйник Гильберта (*H. gilberti*), тихоокеанская волосатка (*H. villosus*), морская лисичка (*P. veterinus*), липарис дубиус (*L. dubius*).

Обонятельную выстилку рыб фиксировали в 10 % нейтральном формалине и формалин-кобальт-кальциевой смеси по Мак-Манусу. Общий белок выявляли с помощью реакции тетразониевого сочетания. Для изучения липидов применяли окраску суданом черным В. Протеогликаны идентифицировали с помощью диализованного железа по Хейлу, альцианового синего и толуидинового синего. Для выявления нейтральных мукополисахаридов применяли метод Шиффа. Активность цитохромоксидазы и сукцинатдегидрогеназы определяли с помощью солей тетразолия (Нитро-СТ), активность щелочной и кислой фосфатаз – методом Гомори. Для электронной микроскопии интактные обонятельные розетки у свежееотловленных особей обрабатывали и фиксировали жидкостью, содержащей 6 % раствор глutarальдегида, 0,4 % фосфатный буфер (рН 7,4) и 7 % раствор NaCl в соотношении 2 : 1 : 1 с последующей дофиксацией в забуференном 1 % растворе OsO_4 при 0–4 °С. Материал обезвоживали в абсолютном спирте и ацетоне и высушивали в жидком азоте при «критической точке». Образец напыляли платиной и углем в аппарате Jeol Jee 4C. Препараты изучали и фотографировали в сканирующих электронных микроскопах S-405A и YSM 3U. В исследовании были использованы современные классические гистофизиологические методы, описанные ранее [2, 3, 6, 11].

Результаты исследования. Многоклеточные обонятельные железы у исследованных видов расположены на боковых поверхностях складок и в углублениях между ними, в зонах сенсорного эпителия, а также на верхушках складок в зонах индифферентного эпителия.

По форме концевых отделов выделено два типа обонятельных желез: альвеолярные и трубчатые (рис. 1, а–г).

Альвеолярные обонятельные железы (АОЖ) характеризуются округлой формой концевых отделов. Они располагаются в зонах сенсорного и индифферентного эпителиев эндоэпителиально, когда их концевые отделы не выходят за пределы базальной мембраны (рис. 1, а, в), и экзоэпителиально – концевые отделы находятся частично или полностью в подлежащей соединительной ткани (рис. 1, б; 2 г). Диаметр концевых отделов альвеолярных желез 37–180 мкм. Плотность этих образований на поверхности складки обонятельной розетки различна: от 1–2 (керчак-яок) до 4–5 (тихоокеанская волосатка, липарис) штук (рис. 1, а, б).

Выводные протоки обонятельных желез, образованные однослойным кубическим эпителием, часто бывают очень короткие, так что железа открывается на поверхность обонятельной выстилки непосредственно выводным отверстием – устьицем или кратером (рис. 1, г; 2, б, в). Стенка альвеолярной железы керчака-яка образована двумя типами клеток: внешним слоем цилиндрических и внутренним слоем уплощенных элементов. От клеток обонятельной выстилки альвеолярная железа отделена тонкой соединительно-тканной капсулой. Ядра железистых клеток располагаются базально. Образование зерен секрета происходит по мерокриновому типу. В состав концевых отделов альвеолярных желез включены секреторные клетки I типа, что является отличительным признаком этих структур по сравнению с боуменовыми железами наземных животных (рис. 1, в; 2, г).

Трубчатые обонятельные железы (ТОЖ) расположены в углублениях сенсорного эпителия между обонятельными складками розеток. По морфогистохимическим характеристикам эти образования наиболее близки боуменовым железам наземных позвоночных. Выводные протоки трубчатых желез построены из слоя уплощенных клеток, концевые отделы сужены, их диаметр не превышает 30–40 мкм (рис. 1, г).

Структура и расположение обонятельных желез в органах обоняния различных видов рыб отряда скорпенообразных, несмотря на общий принцип организации, имеют особенности, связанные с их экологией. Наиболее многочисленны и разнообразны по форме и расположению эти образования в органах обоняния донных и придонных видов – у липариса дубиус, тихоокеанской волосатки, представителей семейства

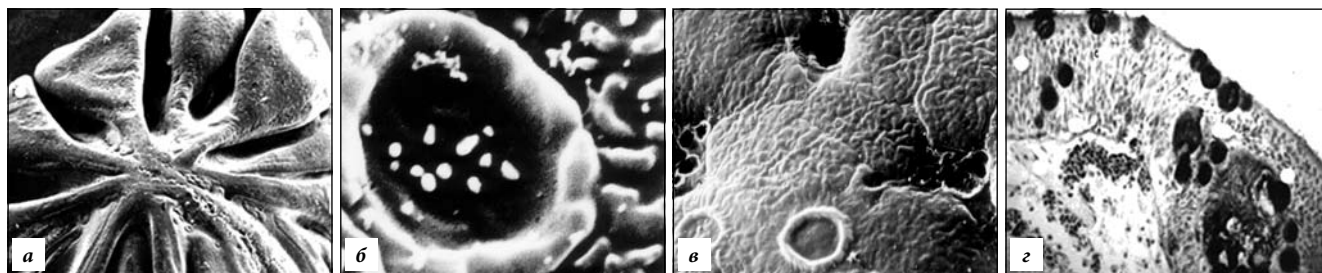


Рис. 2. Выводные протоки обонятельных желез в органах обоняния рыб:

а – отверстия выводных протоков обонятельных желез керчака-яка, б – кратер обонятельной железы в сенсорном эпителии южного одноперого терпуга, в – отверстия выводных протоков обонятельных желез липариса в индифферентном эпителии, г – сенсорный эпителий, обонятельные железы липариса; а–в – сканирующая электронная микроскопия, г – окр. толуидиновым синим, а – $\times 100$, б – $\times 10000$, в – $\times 3000$, г – $\times 192$.

керчаковых (рис. 1, а–г). Локализация концевых отделов обонятельных желез у донных рыб (липарис) не ограничивается зоной обонятельного эпителия, иногда они опущены частично или полностью в подлежащую соединительную ткань (рис. 2, г). В непосредственной близости от концевых отделов желез в соединительной ткани обычно просматриваются кровеносные сосуды, что свидетельствует о возможной двусторонней секреции этих образований у рыб (не только экскреторной, но и инкреторной), как это отмечено и для боуменовых желез наземных позвоночных [1].

Секрет обонятельных желез при окраске толуидиновым синим метакроматичен (рис. 1, в; 2, г), хорошо воспринимает окраску по Хейлу, альциановый синий и реактив Шиффа, слабо окрашивается в реакции тетразониевого сочетания и суданом черным В. Трубчатые обонятельные железы рыб, морфологически сходные с боуменовыми железами наземных животных, вырабатывают секрет, позитивно окрашивающийся на общий белок, липиды и полисахариды. Согласно данным гистохимических исследований секрет обонятельных желез изученных видов содержит нейтральные полисахариды, протеогликаны, сульфатированные полисахариды типа хондроитинсульфатов А и С. Кроме того, секрет обонятельных желез содержит вещества, близкие к гликопротеинам и липопротеинам. Значительная активность сукцинатдегидрогеназы, цитохромоксидазы, а также щелочной фосфатазы выявлена в слизи на поверхности обонятельной выстилки всех исследованных рыб и в концевых отделах обонятельных желез [2, 3]. Исследование поверхности обонятельной выстилки морских рыб в сканирующем электронном микроскопе позволило выявить порядок расположения обонятельных желез на складках розеток (рис. 2, а).

На сканограммах эпителиальные обонятельные железы представлены темными выводными протоками, окаймленными валиком плотной субстанции (рис. 2, а–в). В отличие от выводных отверстий бокаловидных клеток (секреторных клеток I типа) выводные протоки желез более широкие, они расположены в углублениях между складками обонятельной розетки, на границе индифферентного и сенсорного эпителиев. На всем протяжении обонятельной складки по направлению к основанию центральной септы обонятельной розетки просматривается цепочка таких

выводных отверстий (рис. 2, а). Часто выводные протоки альвеолярных желез очень короткие и ограничиваются только широким устьищем, что, вероятно, связано с небольшой толщиной слоя обонятельного эпителия по сравнению с объемом концевого отдела железы. В целом, процесс развития обонятельных желез в органах обоняния исследованных видов морских рыб сходен с таковым у наземных позвоночных: боуменовы железы развиваются из опорных элементов обонятельной выстилки, закладка железы погружается в подлежащую соединительную ткань вместе с переходом в нее центральных отростков обонятельных клеток [1, 2]. Поэтому в дифинитивном состоянии органа обоняния концевые отделы железы тесно соприкасаются с пучками обонятельного нерва и кровеносными сосудами.

Обсуждение полученных данных. В сравнительных эволюционно-морфологических исследованиях возникновения боуменовых желез в органах обоняния впервые в филогенезе отмечается у земноводных и связывается с общим явлением ароморфоза при выходе позвоночных на сушу [1, 10, 14]. В органах обоняния рыб констатируется отсутствие многоклеточных обонятельных желез [1]. Считается, что основными секретирующими структурами обонятельной выстилки у рыб являются одноклеточные структуры – бокаловидные клетки, малые секреторные клетки и опорные клетки. Появление боуменовых желез у наземных животных было, очевидно, обеспечено полифункциональными свойствами опорных клеток, многие из которых уже у круглоротых и рыб обладают секреторной активностью [1]. Однако в литературе отмечены более ранние свидетельства о наличии многоклеточных секреторных образований у низших водных позвоночных – бесчелюстных (Agnatha) и рассматриваются гипотезы о гомологичности описанных структур боуменовым железам наземных животных [13].

Морфология обонятельных желез, описанных нами в органах обоняния морских рыб, имеет значительное сходство с морфологией боуменовых желез (glandulae olfactoria) у наземных позвоночных (рис. 3, а, б). Концевые отделы данных структур у рыб в основном располагаются в обонятельной выстилке, однако у некоторых видов отряда скорпенообразных

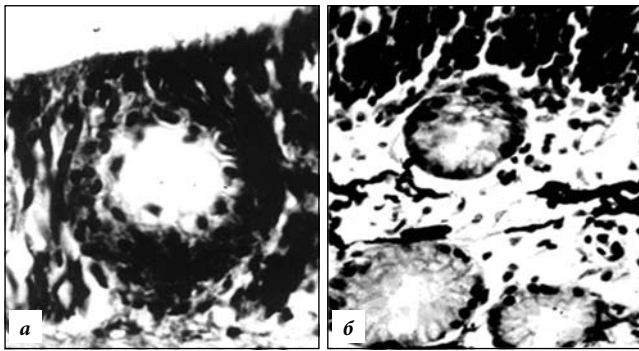


Рис. 3. Обонятельные железы в органах обоняния рыб и земноводных:

а – альвеолярная обонятельная железа в обонятельном эпителии бычка полумесяца Гилберта, б – боуменовы железы в органе обоняния травяной лягушки; окр. гематоксилином и эозином, $\times 192$.

(наиболее часто у липариса) наблюдается опускание дна концевых отделов обонятельных желез в слой соединительной ткани. Но в основном описанные структуры приурочены к слоям обонятельного или индифферентного эпителиев. Подобное положение отмечено для боуменовых желез обонятельной выстилки некоторых бесхвостых земноводных, у которых эпителиальное положение желез объясняется незначительной толщиной подлежащей соединительной ткани [1]. Такой характер локализации боуменовых желез у земноводных объясняется разными стадиями онтогенеза. Эпителиальное положение железистых структур в обонятельном эпителии морских рыб в складках розетки с тонкой прослойкой соединительной ткани (*tunica propria*) также можно объяснить, с одной стороны, узостью слоя сенсорного и индифферентного эпителиев, с другой – определенной стадией развития органа обоняния в онтогенезе рыб [2, 3].

Проведенные нами гистохимические исследования секрета желез в обонятельной выстилке рыб показали результаты, сходные с реакциями боуменовых желез наземных позвоночных. Различия отмечены в более высоком содержании протеогликанов в альвеолярных обонятельных железах, что связано с функцией секреторных клеток I типа, входящих в состав концевых отделов альвеолярных желез у рыб, в отличие от боуменовых желез наземных позвоночных [2, 3].

Таким образом, наличие альвеолярных и трубчатых желез в обонятельной выстилке рыб, их структура, локализация и плотность расположения обусловлены особенностями экологии. Наиболее многочисленны данные структуры у донных и придонных представителей морской ихтиофауны: семейств керчаковых (Cottidae) и липаровых (Liparidae).

Анализ многообразия структурно-функциональных особенностей организации обонятельной системы рыб позволяет сделать заключение, что эволюция органа обоняния позвоночных шла конвергентно по пути параллелизма, дивергенции, идиоадаптации на тканевом, клеточном и молекулярном уровнях вследствие приспособления видов к сходным условиям обитания [2, 3, 7]. Многоклеточные альвеолярные и трубчатые

обонятельные железы морских и проходных рыб по морфофункциональной организации представляют собой образования, аналогичные боуменовым железам (*glandulae olfactoria*) наземных позвоночных (Tetrapoda), и являются частным примером гистофизиологических параллелизмов дивергентной эволюции тканей.

Литература

1. Винников Я.А., Титова Л.К. Морфология органа обоняния. М.: Медгиз, 1957. 295 с.
2. Дорошенко М.А. Гистофизиология органов обоняния морских рыб. Владивосток: Изд-во ДВГУ, 2004. 226 с.
3. Дорошенко М.А. Железы в обонятельном эпителии морских рыб // Вопросы ихтиологии 2007. Т. 47, № 4. С. 529–536.
4. Дорошенко М.А. Нейрофизиология обонятельной системы морских рыб: эколого-эволюционные аспекты // Тихоокеанский медицинский журнал. 2012. № 2. С. 83–88.
5. Дорошенко М.А., Девицына Г.В. Сравнительное морфологическое исследование обонятельного эпителия трех видов тихоокеанских лососей (*Oncorhynchus*, *Salmonidae*, *Salmoniformes*) // Сенсорные системы, 2009. Т. 23, № 2. С. 126–136.
6. Дорошенко М.А., Мотавкин П.А. Структура поверхности органа обоняния морских костистых рыб // Архив анатомии, гистол. и эмбриол. 1986. № 10. С. 38–47.
7. Заварзин А.А. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 379 с.
8. Касумян А.О. Обонятельная система рыб. М.: Изд-во Московского ун-та, 2002. 87 с.
9. Мотавкин П.А. Курс лекций по гистологии. Владивосток: Медицина ДВ, 2007. 360 с.
10. Смит К.Ю.М. Биология сенсорных систем. М.: БИНОМ, 2005. 583 с.
11. Doroshenko M.A., Motavkin P.A. Olfactory epithelium of marine fishes in scanning electron microscopy // Acta Morphologica Hungarica. 1986. Vol. 34, No. 3. P. 143–155.
12. Eisthen H.L. Evolution of vertebrate olfactory system // Brain Behav. Evol. 1997. Vol. 50. P. 222–233.
13. Kleerecooper H.G. Olfaction in fishes. London: Indiana University Press, Bloomington, 1969. 222 p.
14. Laberge F., Hara T.J. Neurobiology of fish olfactory a review // Brain research. 2001, Vol. 36. P. 46–59.
15. Zelinski B.S., Hara T.J. Olfaction // Sensory Systems. Neuroscience. 2007. Vol. 25. P. 1–43.

Поступила в редакцию 02.02.2013.

Морфофункциональные особенности обонятельных желез морских рыб как пример конвергентной тканевой эволюции

М.А. Дорошенко

Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет (690087, г. Владивосток, ул. Луговая, 52б)

Резюме. Гистологическими, гистохимическими и электронно-микроскопическими методами изучались органы обоняния у морских рыб – представителей отряда скорпенообразных (*Scorpaeniformes*). У *Pleurogrammus azonus*, *Myoxocephalus yaok*, *Enophris diceraus*, *Hemilepidotus gilberti*, *Hemitripterus villosus*, *Podothecus veternus* и *Liparis dubius* обнаружены обонятельные железы. Обонятельные железы также отмечены в органах обоняния рыб отряда сельдеобразных (*Clupeiformes*), лососеобразных (*Salmoniformes*) и иглобрюхообразных (*Tetraodontiformes*). Морфология, локализация и плотность расположения желез в органах обоняния рыб связаны с особенностями их экологии. Морфофункциональная организация этих желез аналогична организации боуменовых желез земноводных (*Amphibia*) и может рассматриваться как пример конвергентной тканевой эволюции.

Ключевые слова: отряд скорпенообразных, секреторная система, бокаловидные клетки, боуменовы железы.