

УДК 591.4: 636.2

МОРФОГЕНЕЗ ПОЧЕК У КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА В ПРЕДПЛОДНЫЙ ПЕРИОД РАЗВИТИЯ

Г. А. Хонин, доктор ветеринарных наук, профессор
Ю. М. Гичев, кандидат ветеринарных наук, доцент
В. В. Семченко, доктор медицинских наук, профессор
С. Ф. Мелешков, доктор ветеринарных наук, профессор
Омский государственный аграрный университет,
Омск, Россия

E-mail: sf.meleshkov@omgau.org

Ключевые слова: крупный рогатый скот, эмбриогенез, мезонефрос, метанефрос, морфогенез, функциональная активность

Реферат. Проведено исследование мезонефроса и метанефроса у 12 эмбрионов крупного рогатого скота в возрасте от 35 до 60 суток. Эмбрионы или их части фиксировали в 4%-м нейтральном растворе формальдегида, жидкости Максимова, жидкости Карнуа и ацетоне, уплотняли путем заливки в парафин. Полученные срезы окрашивали гематоксилином и эозином, а также по методу Маллори. Гистохимическими методами определяли в структурах органа содержание белка и активность кислой фосфатазы. Результаты морфометрии структур метанефроса обработаны статистически. Работа выполнена в морфологической лаборатории Института ветеринарной медицины и биотехнологии Омского ГАУ. Установлено, что зачаток метанефроса появляется в каудальной части эмбриона в возрасте 35 суток. Он не имеет границ и состоит из расположенной вокруг ответвлений Вольфова протока метанефрогенной ткани. В возрасте 60 суток в метанефросе выявляется четыре генерации нефронов, отличающихся друг от друга строением и признаками функциональной активности. Метанефроны первой генерации имеют признаки высокой функциональной активности и начинающейся инволюции. Сохранившиеся и функционирующие в дегенерирующем мезонефросе нефроны имеют похожее строение, что свидетельствует о последовательной передаче функции от мезонефроса к метанефросу в эмбриогенезе крупного рогатого скота. Большое количество эпителиоцитов париетального листка капсулы метанефральных телец первой генерации и проксимальных канальцев имеют признаки апокриновой секреции, указывающей на их активное участие в экскреторной функции метанефроса.

THE MORPHOGENESIS OF KIDNEY IS OF CATTLE AT PRE-CALVING STAGE

Khonin G.A., Dr. of Veterinary Sc., Professor
Gichev Iu.M., Candidate of Veterinary Medicine, Associate Professor
Semchenko V.V., Dr. of Medical Sc., Professor
Meleshkov S.F., Dr. of Veterinary Sc., Professor
Omsk State Agrarian University, Omsk, Russia

Key words: cattle, embryogenesis, mesonephros, metanephric kidney, morphogenesis, functional activity.

Abstract. The authors investigated mesonephros and metanephros of 12 cattle embryos aged 35-60 days. The embryos and they parts were fixed in 4% solution of formaldehyde, Maximov's fluid, Carnoy's fluid and acetone and thickened by means of paraffin embedding. The slices were colored with haematoxylin and eosin and by means of Mallori method. The authors used histochemical methods for defining concentration of protein and activity of acid phosphatase in the organs. The results of morphometry were statistically processed in morphological laboratory of the Institute of Veterinary Medicine and Biotechnologies of Omsk State Agrarian University. The authors found out that metanephros appears in caudal part of embryo aged 35 days. It doesn't have any borders and consists of wolffian duct branches of metanephrogenic tissue. The researchers revealed four generations of nephrons in metanephric kidney (embryo aged 60 days) that differ in the structure and features of functional activity. Metanephrons of the 1st generation have features of high functional activity and

beginning involution. Those nephrons, which were kept and functioned, have similar structure. This speaks about functional transmission from mesonephros to metanephros in the cattle embryogenesis. The great number of epithelial cells of parietal layer of metanephric bodies of the 1st generation and proximal tubules have features of apocrine secretion that speaks about their active excretory function of metanephros.

Изучению эмбриогенеза первичной и вторичной почки, мезонефроса и метанефроса у человека, млекопитающих и птиц в последние годы посвящено большое количество научных исследований [1–10]. Интерес к этим органам, особенно в ранний период развития эмбрионов, обусловлен не только необходимостью углубления знаний о закономерностях развития органов и систем организма и механизме его регуляции, но и возможным прикладным значением [1, 2, 11]. Для более глубокого понимания механизмов регуляции эмбрионального нефрогенеза рядом исследователей проводились эксперименты по культивированию почки эмбрионов *in vivo* по Ф.М. Лазаренко [12]. Многими авторами установлено, что у человека и других млекопитающих закладка и начало функциональной активности метанефроса приходится на период, когда еще сохраняется активность мезонефроса, т. е. осуществляется постепенная передача функции [2, 8–10]. Высказывается мнение, что именно постепенной передачей мочеобразовательной функции от первичной почки к вторичной обусловлено морфологическое сходство мезо- и метанефронов [2]. В развитии мезонефроса, как и в развитии метанефроса, наблюдается последовательная смена генераций нефронов. Смена генераций мезо- и метанефронов рассматривается рядом авторов как проявление дивергенции морфогенеза промежуточной мезодермы [13–16].

Морфофункциональные особенности мезо- и метанефронов разных генераций свидетельствуют не только о провизорности этих структур, но и о провизорности их функций [4, 12, 17]. Онтогенетическая последовательность формирования нефронов метанефроса, по мнению авторов некоторых работ, является отражением филогенетических закономерностей возникновения прогрессивной краниокаудальной дифференцировки нефронов мезонефроса [12]. Смена генераций нефро-

нов в первичной почке происходит в краниокаудальном направлении, а во вторичной она связана с порядком ветвления дивертикула Вольфова протока [2].

Процессы органо- и гистогенеза мезо- и метанефроса достаточно глубоко изучены у эмбрионов человека, мышей, крыс, кроликов, некоторых сельскохозяйственных животных и птицы, но работ по изучению морфофункциональных особенностей мезонефроса и метанефроса у крупного рогатого скота в предплодный период развития в доступной литературе мы не обнаружили.

Цель исследований – изучить особенности гистологического строения мезонефроса и метанефроса у эмбрионов крупного рогатого скота в предплодный период развития, а также дать оценку функциональной активности их структур.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для разрешения поставленной задачи было исследовано 12 эмбрионов крупного рогатого скота красной степной породы в ранний предплодный (35–50 суток) и поздний предплодный (51–60 суток) периоды развития. Эмбрионы или их фрагменты фиксировали в нейтральном 4%-м растворе формальдегида, жидкости Максимова, жидкости Карнуа, холодном ацетоне и уплотняли путем заливки в парафин. Полученные на роторном микротоме срезы окрашивали гематоксилином и эозином, по методу Маллори, активность кислой фосфатазы выявляли по Гомори, наличие белка – по методу Елисеева [18].

Результаты измерения структур метанефроса обработаны статистически: методом описательной статистики и t-статистики.

Работа выполнена в морфологической лаборатории Института ветеринарной медицины и биотехнологии Омского ГАУ.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При гистологическом анализе препаратов нами установлено, что зачаток метанефроса появляется у эмбрионов крупного рогатого скота в раннем предплодном периоде (35 суток). Он располагается в конце каудальной части мезонефроса, над его дорсальной поверхностью, и не имеет четких границ с окружающей тканью. Он состоит из недифференцированной метанефрогенной ткани, которая вокруг ответвлений дивертикула Вольфова протока образует скопления метанефрогенной ткани, затем преобразуется в не имеющие просвета клеточные тяжи. В возрасте 40 суток происходит изгиб тела эмбриона, при этом зачаток метанефроса смещается в краниальном направлении и оказывается над средней частью первичной почки (мезонефроса), над её изгибом. В этот же период с внутренней стороны изгиба мезонефроса формируется зачаток половой гонады. К этому времени метанефрос отграничивается от окружающей ткани и приобретает характерную бобовидную форму.

В субкапсулярной области органа, в участках внедрения в метанефрогенную ткань от-

ветвлений дивертикула Вольфова протока, начинается формирование метанефронов. Эти ответвления первого порядка немногочисленны, соответственно немногочисленны и зачатки нефронов – на гистологических сагиттальных срезах насчитывается 5–6 почечных телец на незавершенной стадии формирования. Основную массу метанефроса в этот период составляет центральная зона, состоящая из недифференцированной соединительной ткани, в которой проходят ответвления дивертикула Вольфова протока. Кровеносные сосуды на этой стадии развития метанефроса не обнаруживаются ни в центральной, ни в периферической зонах. В эпителии ответвлений дивертикула, эпителии формирующихся нефронов и в окружающей их метанефрогенной ткани отмечается высокая активность кислой фосфатазы, что свидетельствует о высоком уровне обмена веществ в этих структурах. В каудальной части мезонефроса к 40-м суткам эмбриогенеза прекращаются процессы нефроногенеза, но активизируется секреторная и экскреторная активность дифференцированных мезонефронов и канальцев, в которых также выявляется высокая активность кислой фосфатазы (рис. 1).

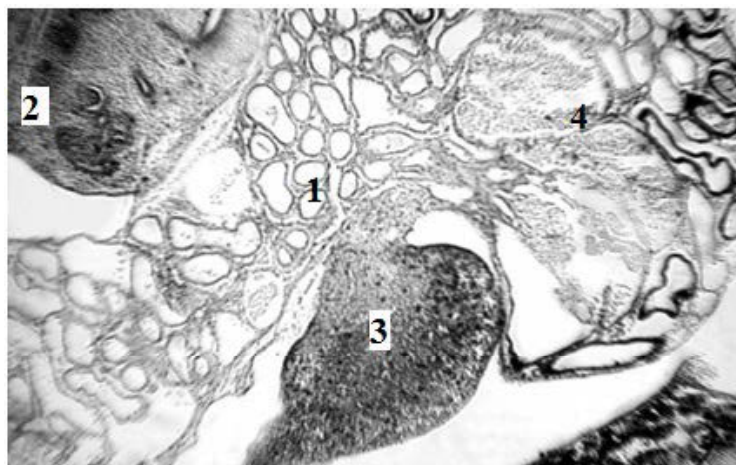


Рис. 1. Активность КФ в тканях 40-суточного эмбриона крупного рогатого скота: 1 – место изгиба мезонефроса; 2 – метанефрос; 3 – половая гонада; 4 – каудальная часть мезонефроса. Метод Гомори. Ув. × 50

Metanephros of the cattle embryo aged 60 days: 1 – colligation ducts; 2 – metanephral bodies of the 1st generation; 3 – metanephral body of the 2nd generation; 4 – metanephral body of the 3rd generation; 5 – formation of 4th generation metanephrons. Mallori colouring. Zoom × 50

В конце предплодного периода развития (60 суток) в сохранившейся каудальной части мезонефроса прогрессируют инволютивные процессы. Вместе с тем в нем сохраняются

мезонефральные тельца с признаками экскреторной активности сосудистых клубочков и апокриновой секреции призматических эпителиоцитов париетального листка капсулы.

Зачаток метанефроса в это время приобретает внешние очертания, свойственные дефинитивной почке крупного рогатого скота. Он имеет бобовидную форму, на его поверхности образуются борозды. Периферическая зона метанефроса становится значительно шире, в её субкапсулярной части располагается недифференцированная метанефрогенная ткань и происходит образование новых нефронов.

Наиболее крупные метанефральные тельца, тельца метанефронов первой генерации,

расположены в центральной части около ответвлений первого порядка дивертикула Вольфова протока. Они расположены группами и отделены друг от друга только стенками капсул и тонкими прослойками формирующейся рыхлой соединительной ткани (рис. 2). Такое расположение характерно и для мезонефральных телец.

Площадь полости капсулы метанефронов первой генерации расширена и составляет 50,46% от площади тельца (таблица).

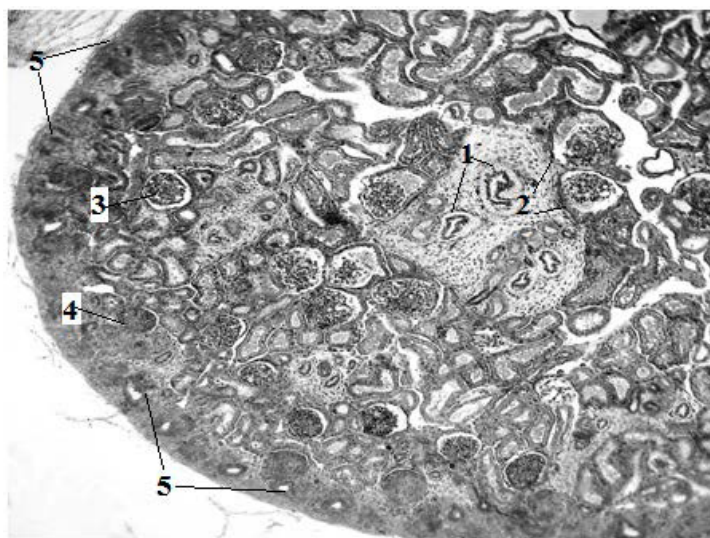


Рис. 2. Метанефрос 60-суточного эмбриона крупного рогатого скота: 1 – собирательные протоки; 2 – метанефральные тельца 1-й генерации; 3 – метанефральное тельце 2-й генерации; 4 – метанефральное тельце 3-й генерации; 5 – формирование метанефронов 4-й генерации. Окраска по методу Маллори. Ув.×50

Metanephros of the cattle embryo aged 60 days: 1 – colligation ducts; 2 – metanephral bodies of the 1st generation; 3 – metanephral body of the 2nd generation; 4 – metanephral body of the 3rd generation; 5 - formation of 4th generation metanephrons. Mallori colouring. Zoom×50

Морфометрические показатели структур метанефроса 60-суточных эмбрионов крупного рогатого скота (M±m) Morphometric parameters of the structures of the kidney development 60-day-old cattle embryos (M±M)

Показатель	Нефроны 1-й генерации	Нефроны 2-й генерации
1	2	3
Площадь, мкм ²		
тельца	15993,40±756,70	6652,90±321,60*
сосудистых клубочков	7923,10±401,15	4656,00±223,80*
полости капсулы	8070,30±412,20	1996,80±103,40*
Эпителиоциты капсулы		
высота, мкм	12,90±0,70	9,90±0,52*
площадь клетки, мкм ²	94,18±5,32	58,17±3,11*
площадь ядра, мкм ²	23,45±1,34	23,46±2,22
ЯЦО	0,25±0,01	0,40±0,02*
Эпителиоциты проксимальных канальцев		
высота, мкм	11,60±0,62	10,60±0,56
площадь клетки, мкм ²	96,65±4,94	62,97±3,32*
площадь ядра, мкм ²	24,34±3,17	21,69±2,44
ЯЦО	0,25±0,01	0,35±0,02*

Окончание таблицы

1	2	3
Эпителиоциты дистальных канальцев		
высота, мкм	8,55±0,49	7,55±0,92
площадь клетки, мкм ²	45,39±3,11	44,63±2,96
площадь ядра, мкм ²	16,73±1,32	29,69±2,13*
ЯЦО	0,37±0,02	0,48±0,02*

* Различия достоверны ($P < 0,05$) в сравнении с показателями нефронов 1-й генерации.

Сосудистые клубочки этих телят имеют округлую форму, кровеносные капилляры содержат большое количество безъядерных эритроцитов. В полостях капсул имеется большое количество содержимого в виде мелких шаровидных образований, слабо окрашивающихся обычными красителями и не содержащих белок. Эпителий париетального листка капсулы метанефральных телят по направлению от сосудистого полюса к устью проксимального

канальца изменяется от плоского однослойного до призматического. На апикальных концах эпителиоцитов имеются выпячивания, которые, отшнуровываясь, поступают в полость капсулы в виде описанных выше шаровидных образований. Эти морфологические признаки характерны для выделения секрета по макроапокриновому типу и наблюдаются также в мезонефральных тельцах (рис. 3).

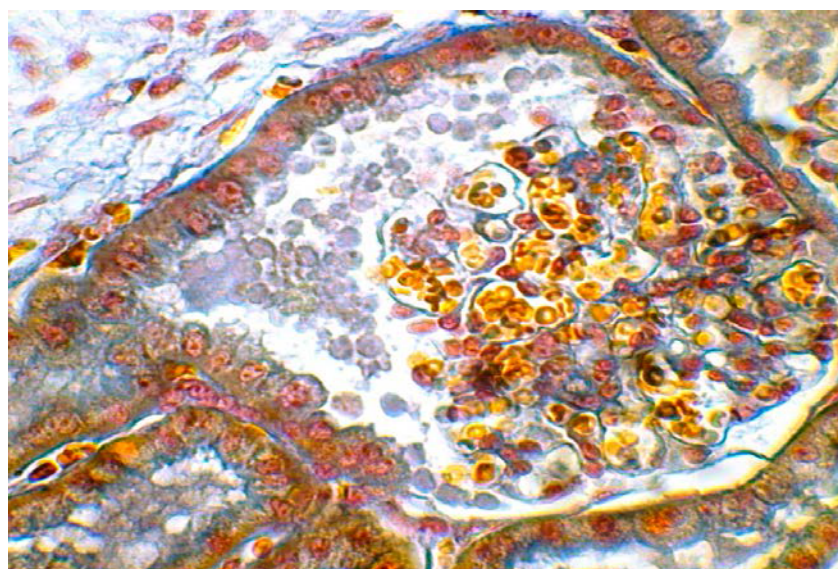


Рис. 3. Метанефрос 60-суточного эмбриона крупного рогатого скота. Почечное тельце и проксимальные канальцы метанефрона 1-й генерации. Окраска по методу Маллори. Ув. $\times 400$

Metanephros of the cattle embryo aged 60 days. Renal corpuscle and proximal metanephrons of the 1st generation. Mallori colouring. Zoom $\times 400$

В расширенных проксимальных канальцах метанефронов первой генерации также обнаруживается содержимое, имеющее глобулярную или аморфную структуру. Эпителиоциты этих канальцев, так же как эпителиоциты париетального листка капсулы, имеют признаки апокриновой секреции. Они имеют сходство также и по морфометрическим показателям ($P > 0,05$).

Дистальные канальцы выстланы призматическими эпителиальными клетками, имеющими меньшую, чем в проксимальных канальцах, высоту и площадь ($P < 0,05$) (см. таблицу). В просветах дистальных канальцев выявляется только аморфное или нитевидное содержимое.

В некоторых метанефронах первой генерации наблюдаются признаки дегенерации.

Сосудистые клубочки уменьшаются в размере за счет спадения кровеносных капилляров, их поверхность становится неровной, расширенная полость капсулы заполнена глобулярным содержимым. Проксимальные канальцы этих метанефронов также расширены и за-

полнены таким же, как и в полости капсул, содержимым, являющимся продуктом апокриновой секреции эпителиоцитов. В некоторых проксимальных канальцах отмечается дистрофия эпителиоцитов, их цитоплазма вакуолизована, ядра пикнотичны (рис. 4).

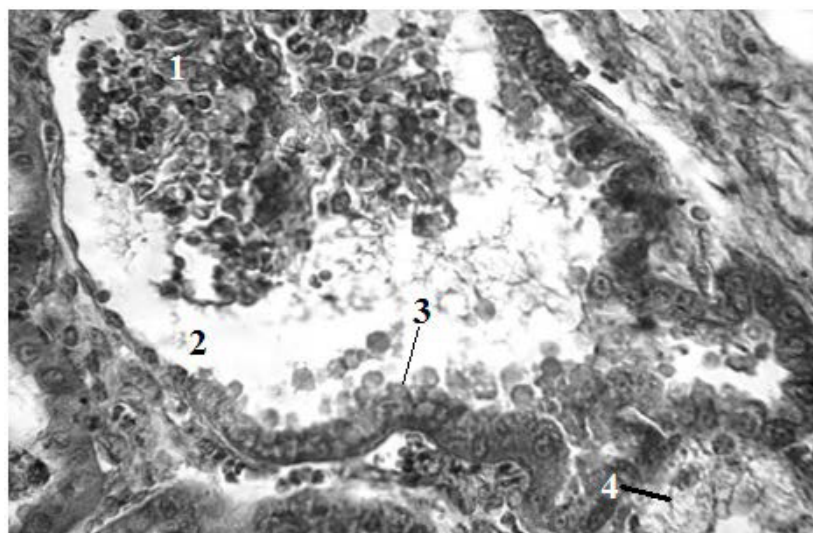


Рис. 4. Метанефрос 60-суточного эмбриона крупного рогатого скота. Дегенеративные изменения метанефрона 1-й генерации: 1 – деформированный и уменьшенный в размере сосудистый клубочек; 2 – расширенная полость капсулы; 3 – эпителиоциты париетального листка капсулы с признаками апокриновой секреции; 4 – вакуольная дистрофия эпителиоцитов проксимального канальца. Окраска по методу Маллори. Ув.×400

Metanephros of the cattle embryo aged 60 days. Degenerative changes of 1st generation metanephrons: 1 – strained and small glomerulus of the renal corpuscle; 2 – extended cavity of capsule; 3 – epithelial cells of parietal layer with features of apocrine secretion; 4 – hydropic degeneration of epithelial cells of proximal metanephrons. Mallori colouring. Zoom.×400

Метанефральные тельца метанефронов второй генерации расположены в средней зоне формирующегося коркового вещества (см. рис. 2). Они также имеют признаки морфофункциональной дифференцировки, но их площадь, а также площади сосудистых клубочков и полости капсулы значительно меньше этих показателей метанефронов первой генерации ($P<0,05$). Кровеносные капилляры сосудистых клубочков расширены, заполнены эритроцитами. В полостях капсул метанефральных телец имеется содержимое, которое, в отличие от метанефральных телец центральной зоны, имеет аморфную структуру. Высота эпителиоцитов париетального листка капсулы также увеличивается от сосудистого полюса к устью проксимального канальца, но

их морфометрические показатели отличаются от показателей эпителиоцитов телец метанефронов первой генерации ($P<0,05$) (см. таблицу).

На поверхности эпителиоцитов париетального листка капсулы имеется четко выраженная, окрашивающаяся по методу Маллори в синий цвет, щеточная каемка. Она выявляется и у эпителиоцитов проксимальных канальцев этих метанефронов. Их морфометрические показатели, так же как показатели эпителиоцитов проксимальных канальцев метанефронов первой генерации, близки к показателям эпителиоцитов париетального листка капсулы. В просвете проксимальных канальцев, как и в полости капсул клубочков, имеется аморфное содержимое. Такое же содержи-

мое обнаруживается и в просвете дистальных канальцев. Высота и площадь эпителиоцитов дистальных канальцев метанефронов второй генерации незначительно меньше, чем у нефронов первой генерации ($P > 0,05$), а значение ЯЦО эпителиоцитов больше ($P < 0,05$), что обусловлено большей площадью ядер эпителиальных клеток (см. таблицу).

В поверхностной зоне метанефроса 60-суточных эмбрионов крупного рогатого скота находятся не завершившие дифференцировку метанефроны третьей генерации (см. рис. 2), в которых, в отличие от метанефральных телец первой и второй генераций, эпителий париетального листка капсулы плоский во всех его участках и сеть капилляров в сосудистых клубочках слабо развита. Полости капсулы телец этих метанефронов имеют незначительную площадь и содержимое в них не выявляется. Дифференцировка проксимальных и дистальных канальцев в них не завершена.

Под самой капсулой закладываются метанефроны четвертой генерации (см. рис. 2). Формирование нефрона начинается с внедрения в метанефрогенную ткань концевых ответвлений дивертикула метанефрального протока – собирательных трубочек, дихотомического их разделения и соединения с образующимися около их концов клеточными тяжами. В этих тяжах образуется просвет и они принимают форму пузырьков. В последующем на стенках этих пузырьков образуются вдавливания, в которые начинают внедряться (инвагинировать) соседние с этим вдавливанием участки. Вместе с ними в полость пузырька внедряется и мезенхима. Эпителий противоположной инвагинату стенки пузырька постепенно уплощается, превращаясь в париетальный листок капсулы, а из клеточного материала, внедрившегося в полость пузырька, образуется висцеральный листок (рис. 5).

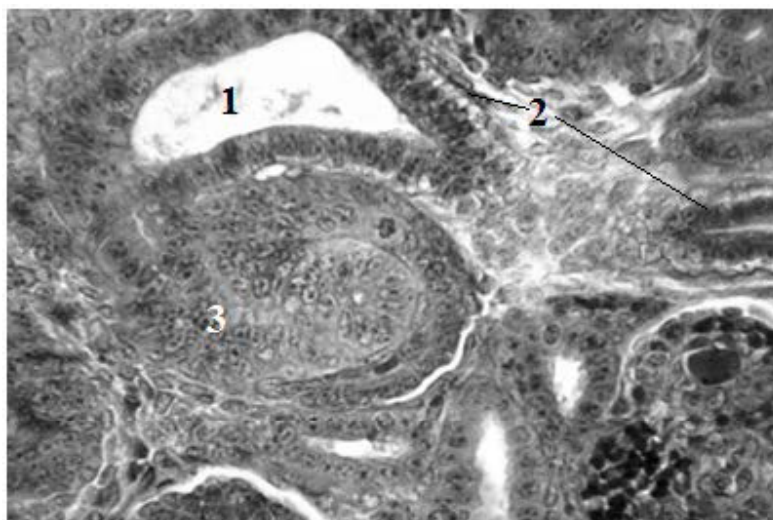


Рис. 5. Метанефрос 60-суточного эмбриона крупного рогатого скота: 1 – пузырьковидное расширение в месте контакта формирующегося метанефрона и собирательной трубочки; 2 – эпителиоциты собирательной трубочки с апикальным расположением ядер и неокрашенной базальной цитоплазмой; 3 – формирующееся почечное тельце. Окраска по методу Маллори. Ув.×200

Metanephros of the cattle embryo aged 60 days: 1 – vesicular extension in forming metanephron and collector tubule; 2 – epithelial cells of collector tubule with apical position of cores and not-colored basal cytoplasm; 3 – forming renal corpuscle. Mallori colouring. Zoom×200

Образование капиллярной сети клубочка, как было сказано выше, начинается с внедрения в полость пузырька, вместе с инвагинацией, окружающей пузырьки мезенхимы. Во

внедрившейся мезенхиме почти сразу появляются эритроциты, в то время как кровеносные капилляры во внедряющейся мезенхиме отсутствуют (рис. 6).

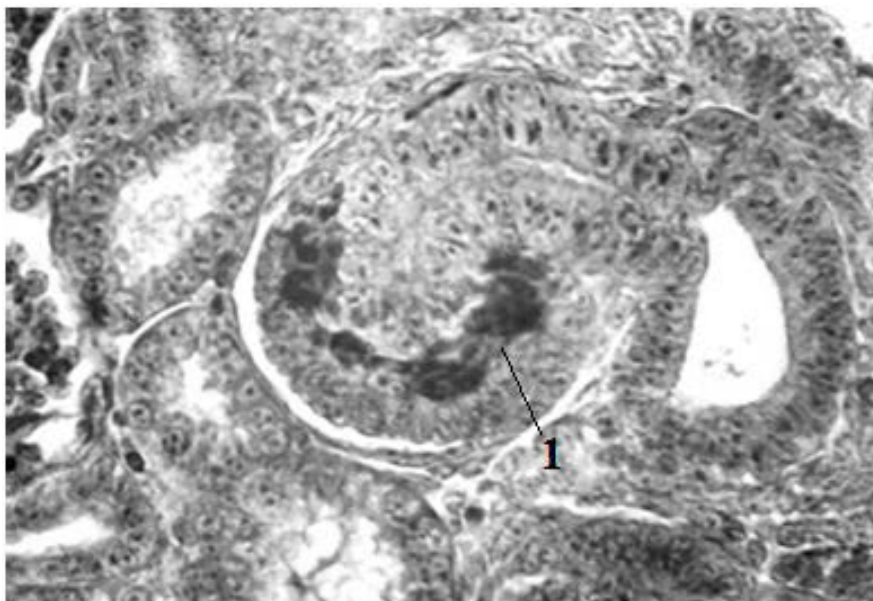


Рис. 6. Метанефрос 60-суточного эмбриона крупного рогатого скота: 1 – эритроциты в мезенхиме, внедрившейся в формирующееся метанефральное тельце.

Окраска по методу Маллори. Ув. ×200

Metanephros of the cattle embryo aged 60 days: 1 - erythrocytes in mesenchyme penetrated forming metanephron. Mallori colouring. Zoom ×200

По нашему мнению, формирование капилляров и эритропоэз происходят непосредственно во внедрившейся при инвагинации мезенхиме, а связь с приносящими и выносящими сосудами происходит позже. На возможный эритропоэз в формирующемся сосудистом клубочке может указывать полихроматофильность находящихся в них эритроцитов, проявляющаяся при окраске по методу Маллори. Л.В. Вихарева с соавторами [19] отмечают два этапа в формировании сосудов почечных телец метанефроса человека: первый – развитие капилляров во врастающей во время инвагинации мезенхиме, второй – встречное проникновение кровеносных сосудов из окружающей зачаток метанефрона мезенхимы. На возможность эритропоэза во внедрившейся мезенхиме авторы не указывают.

Система собирательных трубочек и протоков метанефроса эмбрионов крупного рогатого скота формируется из древовидно ветвящихся выростов дивертикула Вольфова протока. В области ворот метанефроса от этих выростов отделяются внутридольковые собирательные протоки. От них отходят ветви первого порядка, которые, внедрившись в ме-

танефрогенную ткань, инициируют образование нефронов первой генерации, отходящие от них ветви второго порядка связаны с нефронами второй генерации, ветви третьего и четвертого порядков – с нефронами третьей и четвертой генераций.

В области ворот метанефроса собирательные протоки окружены широкими прослойками соединительной ткани. По мере уменьшения диаметра ответвлений уменьшается и ширина окружающей их мезенхимы. Немногочисленные в этот период развития артериальные и венозные сосуды проходят рядом с этими прослойками, отдавая в них немногочисленные капилляры. Высота и площадь эпителиоцитов однорядного призматического эпителия, выстилающего собирательные протоки и трубочки, уменьшаются по мере уменьшения их диаметра. Так, в ветвях первого порядка они равны $20,12 \pm 1,53$ мкм и $102,36 \pm 6,24$ мкм², а в месте контакта с дистальными канальцами метанефрона в области пузырька эти показатели составляют $8,50 \pm 0,63$ мкм и $36,89 \pm 2,73$ мкм² соответственно. Отличительной особенностью эпителиоцитов формирующейся мочевыводящей системы у эмбрионов крупного рогатого

скота является расположение ядер в апикальных частях клеток. Базальные части эпителиоцитов обычными красителями не окрашиваются, что особенно заметно при окраске по методу Маллори. Именно эта особенность морфологии клеток позволила нам определить, что в начале формирования метанефронов собирательные трубочки соединяются с эпителиоцитами метанефрона в дистальной части пузырька, а с дифференцированными метанефронами они объединяются в концевых частях дистальных канальцев, прилежащих к сосудистым полюсам метанефральных телец. А. J. Nowie с соавторами [20], опираясь на результаты иммуногистохимических исследований, также указывают, что соединение собирательных трубочек и дистальных канальцев происходит в области «macula densa» у сосудистого полюса почечного тельца.

Таким образом, в период с 35-х до 60-х суток развития эмбрионов крупного рогатого скота происходит закладка метанефроса из нефрогенной мезодермы, приобретение органом характерной формы, образование в нем метанефронов трех генераций и начало формирования метанефронов четвертой генерации. У эмбрионов человека аналогичные процессы происходят в сопоставимые сроки [2].

Метанефральные тельца и сосудистые клубочки метанефронов первой генерации у 60-суточных эмбрионов значительно крупнее телец последующих генераций, но существенно меньше мезонефральных телец сохранившегося еще в этот период и проявляющего, наряду со значительными дегенеративными изменениями, признаки функциональной активности мезонефроса. Площадь мезонефральных телец составляет $647232,5 \pm 3613,2$ мкм², а площадь телец метанефронов первой генерации – $15993,4 \pm 756,7$ мкм². Вместе с тем отмечается и некоторое сходство. Так, высота эпителиоцитов париетального листка капсулы мезонефральных телец, как и у метанефральных телец первой генерации, увеличивается по направлению от сосудистого полюса к устью проксимального канальца и достигает $13,12 \pm 0,74$ мкм. Высота эпителиоцитов париетального листка капсулы

метанефронов первой генерации $12,90 \pm 0,73$ мкм. Эпителиоциты париетального листка капсулы также имеют признаки апокриновой секреции. Они наблюдаются и в проксимальных канальцах мезонефронов и метанефронов первой генерации. С. М. Пантелеев с соавторами [2] также отмечают сходство метанефронов первой генерации с мезонефронами первичной почки у крысы и человека и считают, что они выполняют провизорную роль при переходе экскреторной функции от мезонефроса к метанефросу. В нашем исследовании тоже отмечалось появление у 60-суточных эмбрионов крупного рогатого скота дегенеративных изменений в метанефронах первой генерации по мере увеличения количества дифференцированных метанефронов второй генерации. Как и у крыс и человека [2, 21], они проявлялись уменьшением размера сосудистых клубочков и, наоборот, увеличением полости капсулы и канальцев. Мы, кроме того, наблюдали в канальцах метанефронов первой генерации признаки вакуольной дистрофии.

В. Л. Янин с соавторами [1] также отмечали наличие призматических клеток в эпителии париетального листка капсулы мезонефральных телец человека, но на их апикальной поверхности имелись микроворсинки, а не характерные для апокриновой секреции выпячивания. Авторы обнаруживали признаки апокриновой секреции в эпителиоцитах канальцев второго порядка мезонефронов человека. По данным С. М. Пантелеева с соавторами [2], высота эпителия париетального листка метанефральных телец у крыс увеличивалась от сосудистого полюса к устью проксимального канальца, но на апикальной поверхности эпителиоцитов имелась щеточная каемка. В метанефральных тельцах эмбрионов человека в возрасте 8,5 недели (60 суток) авторы не отмечали наличия призматических клеток в эпителии париетального листка капсулы. По нашим наблюдениям, призматические эпителиоциты не образуются в париетальном листке капсулы метанефральных телец метанефронов третьей генерации, а в метанефронах второй генерации на апикальной поверхности

призматических эпителиоцитов капсулы имеется щеточная каемка. Она есть и у эпителиоцитов проксимальных канальцев этих метанефронов.

Отмеченные видовые различия в морфологии метанефронов разных генераций могут свидетельствовать о различиях в функциональном значении метанефроса у эмбрионов млекопитающих, связанных с различными филогенетическими путями их развития. Отмеченные нами признаки секреторной активности эпителия капсулы метанефральных телец первой и второй генерации и отличной от дефинитивных почек апокриновой секреции эпителиоцитами проксимальных канальцев свидетельствуют о том, что в формировании метанефральной мочи, наряду с ультрафильтратом, участвует секрет эпителия капсулы и проксимальных канальцев. Однако существует мнение о том, что наличие в париетальном листке капсулы телец мезо- и метанефронов столбчатых секретирующих эпителиоцитов является признаком их деструкции [15]. С.М. Пантелеев с соавторами [2] считают, что неспецифическая секреция эпителиоцитов проксимальных канальцев метанефрона у крыс свидетельствует о первичном становлении в филогенезе их секреторной способности и о вторичном – механизма реабсорбции. По нашему мнению, смена в процессе развития как мезонефроса, так и метанефроса нефронов разных генераций, обладающих различными морфологическими и функциональными особенностями, является признаком провизорности этих структур отражающей как этапы филогенеза, так и их функциональное значение в определенные периоды эмбриогенеза.

ВЫВОДЫ

1. Метанефрос у крупного рогатого скота, как и у других млекопитающих, закладывается и проявляет признаки функциональной активности в предплодный период, до прекращения функции и завершения инволюции мезонефроса.

2. В метанефросе предплодов крупного рогатого скота выявляется четыре генерации нефронов, отличающихся по строению и характеру функции. Метанефроны первой генерации по морфологическим признакам похожи на мезонефроны инволютирующего мезонефроса. В них, наряду с функциональной активностью, по мере увеличения количества дифференцированных метанефронов второй генерации нарастают деструктивные изменения, что свидетельствует о их провизорном значении.

3. На апикальной поверхности низких призматических эпителиоцитов париетального листка капсулы телец и эпителиоцитов проксимальных канальцев метанефронов второй генерации, в отличие от метанефронов первой генерации, имеется щеточная каемка. В не завершивших морфофункциональную дифференцировку метанефральных тельцах третьей генерации эпителий париетального листка плоский.

4. Морфологические признаки интенсивной апокриновой секреции эпителиоцитами париетального листка капсулы и проксимальных канальцев метанефронов первой генерации и наличие призматических эпителиоцитов со щеточной каемкой в париетальном листке капсулы метанефральных телец второй генерации могут отражать этапы становления функции почек в филогенезе крупного рогатого скота.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. *Мезонефрос* / В.Л. Янин, П.В. Дунаев, Г.С. Соловьев [и др.]. – Екатеринбург: УрО РАН, 2000. – 130 с.
2. *Метанефрос (нефроногенез)* / С.М. Пантелеев, Л.В. Вихарева, Г.С. Соловьев, В.Л. Янин. – Тюмень: Феликс, 2006. – 164 с.
3. *Динамика структурных показателей нефронов первичной почки человека и птицы на стадиях витального цикла* / В.Л. Янин, О.Г. Соловьева, О.Ф. Истомина [и др.] // *Морфология*. – 2013. – Т. 144, № 5. – С.137–138.

4. *Провизорные органогенезы при развитии первичной почки человека* / А. В. Маргарян, В. А. Шидин, Д. А. Мухамедьяров [и др.] // *Морфологические ведомости*. – 2013. – № 4. – С. 6–14.
5. *Структурная характеристика мезонефронов на стадиях витального цикла первичной почки человека и птицы* / А. В. Маргарян, В. А. Шидин, О. Ф. Истомина [и др.] // *Морфология*. – 2014. – Т. 145, № 3. – С. 123.
6. *Виноградова М. С., Боярская А. Р., Прокопьева Е. А. Особенности пренатального и постнатального развития почек у вазопрессин-дефицитных крыс линии Браттлборо* // *Морфология*. – 2013. – Т. 143, № 1. – С. 53–58.
7. *Сентюрова Л. Г., Ганина О. Г. Морфометрическая характеристика эпителиоцитов нефронов крыс в постнатальном онтогенезе* // *Естественные науки*. – 2012. – № 1. – С. 203–206.
8. *Patil K. G., Karim K. B., Janbandhu K. S. Development of Mesonephros and Metanephros in Indian Fruit Bat Rousettus Leschenaulti (Desmarest), Family – Pteropodidae, Chiroptera, Mammalia* // *International Journal of Biotechnology and Biosciences*. – 2012. – Vol.2. – P. 152–162.
9. *Patil K. G., Janbandhu K. S. Morphology and Histoarchitectural Observations on the Renal Organs of Indian Leaf-Nosed Bat Hipposideros speoris, Order – Chiroptera, Mammalia (Schnider)* // *Ibid.* – P. 64–70.
10. *Patil K. G., Janbandhu K. S. Development of Mesonephros and Metanephros in Phalange Stage Embryo of Leaf-Nosed Bat Hipposideros speoris (Schnider); Chiroptera, Mammalia* // *World Journal of Zoology*. – 2015. – Vol.10 (3). – P. 181–187.
11. *Takasato M., Little M. H. The origin of the mammalian kidneys: implication for recreating the kidneys in vitro* // *Development*. – 2015. – 142 с.
12. *Имплантационный рост и провизорность* / С. М. Пантелеев, Г. С. Соловьев, В. Л. Янин [и др.]. – Тюмень: Айвекс, 2014. – 160 с.
13. *Дивергенция морфогенеза промежуточной мезодермы при развитии первичной почки амниотов* / Г. С. Соловьев, А. В. Маргарян, В. А. Шидин [и др.] // *Морфология*. – 2014. – Т. 145, № 3. – С. 123.
14. *Shidin V. A. Divergence phenomenon of organogenesis in human and poultry primary kidney development* // 10th International Medical Student's Congress In Novi Sad, 16–19th of July, The Republic of Serbia. – 2015. – P. 182.
15. *Шидин В. А. Дивергенция органогенеза при развитии первичной почки человека и птицы* // *Морфология*. – 2016. – Т. 149, № 3. – С. 239–240.
16. *Пантелеев С. М., Вихарева Л. В., Маргарян А. В. Детерминация клеток каудального отдела промежуточной мезодермы* // *Морфология*. – 2012. – Т. 141, № 3. – С. 121.
17. *Провизорные органогенезы на стадиях витального цикла первичной почки птицы* / А. В. Маргарян, В. А. Шидин, Д. А. Мухамедьяров [и др.] // *Морфологические ведомости*. – 2014. – № 1. – С. 54–61.
18. *Гистологическая техника* / В. В. Семченко, С. А. Барашкова, В. И. Ноздрин, В. Н. Артемьев. – Омск: Ом. мед. акад., 2006. – 290 с.
19. *Механизмы формирования сосудистого русла окончательной почки человека в пренатальном развитии* / Л. В. Вихарева, О. Ф. Ярославцева, К. К. Мкртычева [и др.] // XII конгресс МАМ и VII съезд ВНОАГЭ, 28 мая–1 июня. – Тюмень, 2014. – Т. 145, № 3. – С. 43.
20. *Howie A. J., Smithson N., Rollason T. P. Reconsideration of the development of the distal tubule of the human kidney* // *J. Anat.* – 1993. – № 1. – P. 141–147.
21. *Пантелеев С. М., Вихарева Л. В., Маргарян А. В. Детерминация клеток каудального отдела промежуточной мезодермы* // *Морфология*. – 2012. – Т. 141, № 3. – С. 121.

REFERENCES

1. *Yanin V. L., P. V. Dunaev P. V., Solov'ev G. S. Mezonefros (Mezonefros)*, Ekaterinburg: UrO RAN, 2000, 130 p.
2. *Panteleev S. M., Vikhareva L. V., Solov'ev G. S., Yanin V. L. Metanefros (nefronogenez) Metanefros (nefronogenez)*, Tyumen': Feliks, 2006, 164 p.
3. *Yanin V. L., Solov'eva O. G., Istomina O. F. Morphology*, 2013, No. 5 (144), pp. 137–138. (In Russ.)
4. *Margaryan A. V., Shidin V. A., Mukhamed'yarov D. A. Morfologicheskie vedomosti*, 2013, No. 4, pp. 6–14. (In Russ.)
5. *Margaryan A. V., Shidin V. A., Istomina O. F. Morfologiya*, 2014, No. 3 (145), p. 123. (In Russ.)

6. Vinogradova M.S., Boyarskaya A.R., Prokop'eva E.A. *Morfologiya*, 2013, No. 1 (143), pp. 53–58. (In Russ.)
7. Sentyurova L.G., Ganina O.G. *Estestvennye nauki*, 2012, No. 1, pp. 203–206. (In Russ.)
8. Patil K.G., Karim K.B., Janbandhu K.S. *International Journal of Biotechnology and Biosciences*, 2012, Vol.2, pp. 152–162.
9. Patil K.G., Janbandhu K.S. *Morphology and Histoarchitectural Observations on the Renal Organs of Indian Leaf-Nosed Bat Hipposideros speoris*, Order – Chiroptera, Mammalia (Schnider), Ibid, pp.64–70.
10. Patil K.G. Janbandhu K.S. *World Journal of Zoology*, 2015, No. 3 (10), pp. 181–187.
11. Takasato M., Little M.H. *The origin of the mammalian kidneys: implication for recreating the kidneys in vitro*, Development, 2015, 142 p.
12. Panteleev S.M., Solov'ev G.S., Yanin V.L. *Implantatsionnyi rost i provizornost»* (Implantation growth and prophylaxis), Tyumen': Aiveks, 2014, 160 p.
13. Solov'ev G.S., Margaryan A.V., Shidin V.A. *Morfologiya*, 2014, No. 3 (145), p.123. (In Russ.)
14. Shidin V.A. Divergence phenomenon of organogenesis in human and poultry primary kidney development, 10th International Medical Student's Congress In Novi Sad, July 16–19, The Republic of Serbia, 2015, p.182.
15. Shidin V.A. *Morfologiya*, 2016, No. 3 (149), pp. 239–240. (In Russ.)
16. Panteleev S.M., Vikhareva L.V., *Morfologiya*, 2012, No. 3 (141), p.121.
17. Margaryan A.V., Shidin V.A., Mukhamed'yarov D.A., Solov'ev G.S. *Morfologicheskie vedomosti*, 2014, No. 1, pp.54–61. (In Russ.)
18. Semchenko V.V., Barashkova S.A., Nozdrin V.I., Artem'ev V.N. *Gistologicheskaya tekhnika* (Histological technique), Omsk: Om. med. akad., 2006, 290 p.
19. Vikhareva L.V., Yaroslavtseva O.F., Mkrtycheva K.K. *Mekhanizmy formirovaniya sosudistogo rusla okonchatel'noi pochki cheloveka v prenatal'nom razvitii*, KhII kongress MAM i VII s'ezd VNOAGE, 28 Maya-1 June, Tyumen», 2014, No. 3 (145), p. 43.
20. Howie A.J., Smithson N., Rollason T.P. *J. Anat.*, 1993, No. 1, pp. 141–147.
21. Panteleev S.M., Vikhareva L.V., Margaryan A.V. *Morfologiya*, 2012, No. 3 (141) p.121.