

УДК 591.53:597.6

ГЕМОПОЭЗ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ – СПЕЦИФИКА АДАПТАЦИОГЕНЕЗА ВИДОВ В СОВРЕМЕННЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

© 2004 г. В. Л. Вершинин

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

e-mail: wow@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 28.11.2002 г.

Изучение гематологических особенностей амфибий в градиенте антропогенной трансформации среды позволило установить существенные изменения, происходящие в крови животных из популяций, подверженных воздействию урбанизации и загрязнения. Отмечены качественные различия в адаптивной стратегии (на примере гемопоэза) трех видов рода *Rana* при антропогенных трансформациях среды. Показано, как различия в популяционном полиморфизме близких видов могут сказываться на их судьбе в условиях антропогенной трансформации среды.

Адаптациогенез – одно из важнейших свойств живой материи – протекает по-разному не только в различных систематических группах организмов, но и у близких видов и даже популяций. Поэтому сравнительный анализ гематологических характеристик трех видов рода *Rana* (*R. temporaria*, *R. arvalis* и *R. ridibunda*) позволяет увидеть видовую специфику путей адаптации на уровне одной из систем организма.

Известно, что такая динамично реагирующая ткань организма как кровь отражает любые функциональные изменения, происходящие в процессе жизнедеятельности животного. В особенности ярко это выражено у первых наземных позвоночных – амфибий, чья зависимость от внешних условий среды хорошо известна.

К настоящему времени исследований гематологических показателей земноводных сравнительно немного и посвящены они узкоспециальной проблематике либо выполнены в условиях лабораторных экспериментов (Michurina et al., 1999). Кроме того, за редким исключением (Сюзюмова и др., 1984; Сюзюмова, Гребенникова, 1987), в таких работах используются взрослые животные (Тарасенко, Тарасенко, 1988; Исаева, Вязов, 1997). Количество работ по изучению гематологии амфибий, населяющих преобразованные человеком территории, сравнительно невелико (Афонин, 1999; Исаева, Вязов, 1997; Чернышева, Старостин, 1997; Toktamyssova, 2000). Причем в этих публикациях практически не затронуты вопросы изменения гематологических показателей под действием урбанизации. Данная работа представляет собой первый этап исследования некоторых особенностей гемопоэза бесхвостых амфибий в условиях антропогенной трансформации городской среды.

К настоящему времени накоплен большой объем информации, анализ и объяснение которой в рамках используемых зоологических подходов к исследованиям не позволяет продвинуться дальше изящных гипотез. Чтобы установить, что стоит за рядом фактологических феноменов, требуется использование более точных методов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На территории городской агломерации г. Екатеринбурга за период с июня по конец сентября 2000, 2001, 2002 гг. был проведен сбор данных о гематологических показателях сеголеток трех видов бесхвостых амфибий (*Rana ridibunda*, *R. arvalis*, *R. temporaria*) из популяций, в разной степени подверженных действию урбанизации и загрязнения. Отлов производили в первые две недели наземной жизни сеголеток в непосредственной близости от водоемов, где протекало развитие личинок. В зависимости от уровня антропогенного воздействия мы выделяем в пределах крупного промышленного города четыре зоны, к которым приурочены места обитания земноводных (Вершинин, 1980). В основу разделения на зоны положена степень интенсивности жилой застройки (этажность, плотность и другие особенности застройки, освоенность территории человеком, а также наличие бытового и промышленного загрязнения). Зональная принадлежность конкретного местообитания определяется, главным образом, не его топографическим положением, а степенью суммарной антропогенной трансформированности данного участка территории.

I зона. Часть города (в большей мере центральная) с многоэтажной застройкой, массивными асфальтовыми покрытиями, водоемами с сильным промышленным загрязнением, мелкими

Таблица 1. Видовые различия гематологических показателей бесхвостых амфибий

| Показатель | <i>R. arvalis</i> (n = 378) | <i>R. ridibunda</i> (n = 76) | <i>R. temporaria</i> (n = 128) |
|--------------------------------|------------------------------|------------------------------|--------------------------------|
| Нейтрофилы, % | 11.1 ± 0.5 | 13.8 ± 1 | 10.2 ± 0.8 |
| Лимфоциты, % | | | |
| малые | 33.4 ± 1.0 | 42.8 ± 2.1 | 29.4 ± 1.7 |
| большие | 42.7 ± 1.0 | 30.3 ± 2.2 | 47.3 ± 1.7 |
| Эозинофилы, % | 7.3 ± 0.5 | 6.6 ± 1 | 4.4 ± 0.7 |
| Базофилы, % | 7.5 ± 0.3 | 8.4 ± 0.7 | 9.7 ± 0.5 |
| Эритроидные предшественники, % | 54.2 ± 1.2 | 66.1 ± 3.2 | 52.2 ± 2.1 |
| Эритроциты (2001–2002 гг.) | 186793.5 ± 10726.3 (n = 247) | 146045.5 ± 29345.4 (n = 33) | 84747.4 ± 17116.4 (n = 97) |

реками и ручьями, забранными в трубы. II зона. Районы многоэтажной застройки с осваиваемыми территориями, пустырями, участками с открытыми почвами, малыми водоемами с высоким уровнем загрязненности. III зона. Малоэтажная застройка, главным образом районы, занятые домами частного сектора с садами и огородами, пустыри, парки. Нередко биотопы этой зоны примыкают к лесопаркам. IV зона. Лесопарковый пояс города. Местообитания этой зоны находятся в основном под воздействием рекреационной нагрузки.

В качестве контрольного был выбран участок в 23 км от г. Екатеринбурга. Приемлемость настоящей типизации для подобного рода исследований в ходе работы была подтверждена данными гидрохимических анализов нерестовых водоемов.

Сеголетки остромордой лягушки из популяции, населяющей окрестности оз. Берданиш (юго-западный берег), на участке радиоактивного следа с начальной плотностью загрязнения по ^{90}Sr 500–1000 Ки/км², современная плотность 320–350 Ки/км² (территория Южно-Уральского заповедника вблизи Опытной научно-исследовательской станции, производственного объединения “Маяк”, Челябинская обл.) были любезно предоставлены нам М.В. Чибириком.

По общепринятым гематологическим методам от каждого обследованного животного готовили мазок крови (окраска по Романовскому – Гимзе), а также определяли количество лейкоцитов по унифицированному методу подсчета в счетной камере и процентное соотношение различных видов лейкоцитов по унифицированному методу морфологического изучения форменных элементов крови с дифференциальным подсчетом лейкоцитарной формулы. Кроме того, были собраны стандартные морфологические и морфофизиологические показатели (Шварц и др., 1968). Общее число обследованных животных 584 экз. Результаты обработаны с помощью мно-

гофакторного дисперсионного и регрессионного анализов в статистическом пакете Statgraf.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ полученных данных выявил ряд значимых различий на межвидовом, видовом, интэрзональном и популяционном уровнях.

Межвидовые различия (табл. 1) установлены по содержанию нейтрофилов ($F = 3.9$, $p = 0.02$), малых ($F = 12.6$, $p \leq 0.0001$) и больших ($F = 19.3$, $p \leq 0.0001$) лимфоцитов, а также эозинофилов ($F = 5.65$, $p = 0.0038$), базофилов ($F = 6.55$, $p = 0.0016$), предшественников эритроцитов ($F = 7.07$, $p = 0.0009$) и эритроцитов ($F = 12.84$, $p \leq 0.0001$).

Суммарно на межзональном уровне у *R. arvalis* найдены значимые различия (табл. 2) по доле лейкоцитов ($F = 3.515$, $p = 0.0155$), лимфоцитов ($F = 5.197$, $p = 0.016$) и эозинофилов ($F = 4.918$, $p = 0.0025$).

У особей разных форм озерной лягушки выявлена разница в содержании моноцитов ($F = 10.73$, $p = 0.0002$), а у травяной лягушки – интэрзональные различия в процентном содержании лейкоцитов ($F = 11.5$, $p \leq 0.0001$) $n = 127$, сегментоядерных нейтрофилов ($F = 3.5$, $p = 0.018$), больших лимфоцитов ($F = 3.45$, $p = 0.018$), общей доле лимфоцитов ($F = 3.02$, $p = 0.03$) и предшественников эритроцитов ($F = 2.64$, $p = 0.05$).

Увеличение доли эозинофилов в популяциях лесопарковой зоны и контрольной популяции (табл. 2), на наш взгляд, связано с паразитарными инвазиями, которые нередко более характерны для естественных популяций амфибий, чем для городских (Дубинина, 1950; Лебединский, Рыжкова, 1994) и так как один из ответов иммунной системы на инвазию – увеличение содержания эозинофилов в периферической крови (Чернышева, Старостин, 1997).

У остромордой и озерной лягушек выявлены различия, обусловленные внутривидовым генотипическим полиморфизмом, связанным с на-

Таблица 2. Межзональные различия гематологических показателей ($X \pm S_{(X)}$) бесхвостых амфибий

| Показатель | Зона II | Зона III | Зона IV | К |
|--------------------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|
| <i>R. arvalis</i> | | | | |
| Лимфоциты, % | (n = 87) 80.5 ± 1.6 | (n = 58) 72.7 ± 2.1 | (n = 95) 73.2 ± 1.6 | (n = 96) 72.8 ± 1.6 |
| Моноциты, % | 1.9 ± 0.2 | 1.5 ± 0.3 | 1.5 ± 0.2 | 2.6 ± 0.22 |
| Эозинофилы, % | 4.2 ± 1.1 | 6.5 ± 1.2 | 9.8 ± 1.0 | 8.0 ± 1.0 |
| Лейкоциты (общие) | 91989.7 ± 7001.6 | 76333.8 ± 8575.2 | 110901.5 ± 6700.3 | 96656.9 ± 6665.3 |
| <i>R. ridibunda</i> | | | | |
| Моноциты, % | 1.85 ± 0.3 (n = 41) | 5.2 ± 0.7 (n = 8) | 1.7 ± 0.4 (n = 28) | Нет данных |
| <i>R. temporaria</i> (2001–2002 гг.) | | | | |
| Эритроидные предшественники, % | (n = 29) 52.9 ± 4.2 | (n = 46) 47.8 ± 3.6 | (n = 32) 62.3 ± 4.4 | (n = 21) 46.8 ± 5.0 |
| Лимфоциты, % | | | | |
| большие | 50.5 ± 2.8 | 45.5 ± 2.3 | 52.8 ± 3.0 | 39.9 ± 3.3 |
| общие | 79.9 ± 2.6 | 75.0 ± 2.2 | 81.2 ± 2.8 | 70.1 ± 3.1 |
| Сегментоядерные нейтрофилы, % | 7.9 ± 1.2 | 8.9 ± 0.96 | 6.3 ± 1.3 | 11.9 ± 1.3 |
| Лейкоциты (общие) | 105003.5 ± 10149.9 | 75738.4 ± 8148.1 | 131374.9 ± 9662.5 | 151104.9 ± 11927.7 |

личием – отсутствием дорсомедиальной полосы (морфы *striata*).

Кровь из проб от сеголеток *R. arvalis* морфы *striata* из городских популяций (зоны II, III, IV только в 2000 г.) имела бледно-розовый цвет (Вершинин, Старовойтенко, 2001) и содержала значительно больше предшественников эритроцитов заметно – 70.8 ± 5.7 (здесь и далее $X \pm S_{(X)}$) по сравнению с таковым $51.2 \pm 3.7\%$ у сеголеток из загородной популяции ($F = 8.3, p = 0.007, n = 34$). Сходная картина была отмечена и в 2002 г. (рис. 2). В 2001 г. у морфы *striata* из этих зон подобных отличий не отмечалось.

Между морфой *striata* и бесполовыми животными по ряду показателей обнаружены достоверные различия (табл. 3), сохраняющиеся в течение двух лет наблюдений.

Нами отмечена большая доля нейтрофилов у сеголеток *R. arvalis* морфы *striata* – 10.1 ± 0.79 против 7.37 ± 0.56 у бесполовых сеголеток ($F = 7.995, p = 0.005$), а у *R. ridibunda* – 18.5 ± 2.4 и $12.2 \pm 2.4\%$ ($F = 5.1, p = 0.03, n = 76$). Эти данные свидетельствуют о высоких фагоцитарных возможностях гемопоэтической системы полосатых животных у обоих видов, что оказывается немаловажным свойством при техногенном загрязнении среды, когда происходит угнетение нейтрофильного листка гемопоэза (Чернышева, Старостин, 1997). Для крови особей морфы *striata* характерно большее количество ($F = 4.8, p = 0.003$) базофилов у *R. ridibunda*. Доля больших и общих лимфоцитов также значимо различается у полосатых и бесполо-

лых озерных лягушек (соответственно $F = 8.5, p = 0.005$ и $F = 7.1, p = 0.01$).

Известно, что при резких изменениях условий среды отмечается резкое повышение содержания предшественников эритроцитов в крови сеголеток (Гребенникова, 1979; Сюзюмова, Гребенни-

Таблица 3. Отличия показателей крови (%) морфы *striata* у остромордой и озерной лягушек (суммарно за 2000–2002 гг.)

| Показатели | <i>striata</i> | Бесполовые |
|---------------------|-------------------|----------------|
| | <i>R. arvalis</i> | |
| | <i>n</i> = 125 | <i>n</i> = 246 |
| Нейтрофилы | | |
| юные | 3.65 ± 0.35 | 4.6 ± 0.26 |
| общие | 10.1 ± 0.79 | 7.37 ± 0.56 |
| <i>R. ridibunda</i> | | |
| | <i>n</i> = 21 | <i>n</i> = 55 |
| Нейтрофилы | | |
| юные | 16.6 ± 2.0 | 11.3 ± 1.2 |
| общие | 18.5 ± 2.4 | 12.2 ± 1.4 |
| Базофилы | 10.5 ± 1.1 | 7.7 ± 0.7 |
| Лимфоциты | | |
| большие | 18.8 ± 4.6 | 34.4 ± 2.7 |
| общие | 66.1 ± 3.2 | 75.6 ± 1.8 |

кова, 1978). Т.е., большее исходное количество незрелых форм эритроцитов у сеголеток *R. arvalis* морфы *striata* (в 2000 и 2002 гг.) может способствовать более существенному повышению их доли при ускорении темпов эритропоэза в условиях урбанизации и загрязнения в начале наземной жизни. Следует также отметить высокую динамичность гемопоэтической системы – амплитуда и масштаб изменения показателей крови с усилением урбанизации у особей полосатой морфы заметно больше (рис. 1).

Особь с медиальной светлой полосой на спине (морфа *striata*) всегда присутствуют в популяциях остромордой лягушки. Проведенными скрещиваниями доказано (Щупак, 1977), что наличие – отсутствие светлой дорсомедиальной полосы у остромордой лягушки определяется действием одного диаллельного аутосомного гена “*striata*” при полном доминировании аллеля, определяющего наличие полосы. Аналогичные данные получены при экспериментальной гибридизации особей японской *R. limnocharis* (Moriwaki, 1952) и североамериканского вида бурых лягушек *R. sylvatica* (Browder et al., 1966). Таким образом, *striata* – хороший фенетический маркер, с помощью которого можно изучать фенотипические проявления изменений генетической структуры популяции.

Полиморфизм окраски давно отмечен у многих видов земноводных и имеет генетическую природу, что с высокой долей вероятности определяет физиологические различия между особями различных морф. Нейтральный полиморфизм в популяциях амфибий как, впрочем, и в других систематических группах, – явление сравнительно редкое (Gray, 1984). Как правило, определенные варианты получают селективные преимущества в конкретных условиях.

Нами неоднократно отмечалось, что частота встречаемости морфы *striata* в группировках ост-

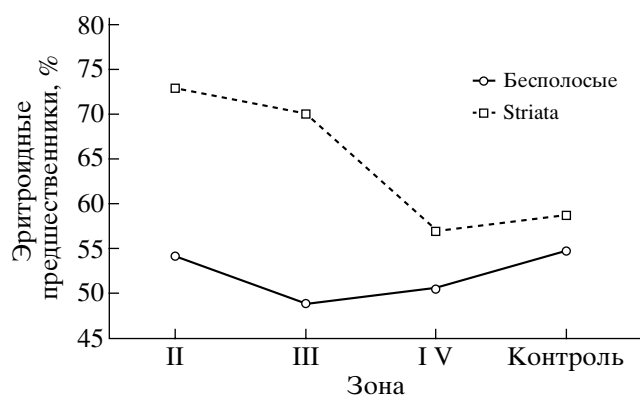


Рис. 1. Доля общих нейтрофилов у разных морф *R. arvalis* в зависимости от степени урбанизации (суммарно 2000–2002 гг.).

ромордой лягушки в г. Екатеринбурге возрастает с усилением антропогенного воздействия (Вершинин, 1980а, 1982, 1982а, 1983).

Наличие определенной доли бесполовых животных в этих группировках мы связываем с высокой жизнеспособностью гетерозигот, фенотипически проявляющихся как *striata*. В популяциях естественных экосистем с низкой степенью антропогенного воздействия доля особей *striata*, как правило, ниже. Очевидно, что животные этой морфы получают селективные преимущества в популяциях остромордой и озерной лягушек, населяющих антропогенно трансформированные, загрязненные территории. Изменение частот фенотипов, в том числе рост доли особей *striata* (Жукова и др., 1986; Гоголева, 1989; Колякин, 1993), с усилением урбанизации характерно как для представителей рода *Rana*, так и для других семейств бесхвостых (Пескова, 1995).

У близкого остромордой лягушке симпатрического вида – травяной лягушки – полосатая морфа отсутствует, что, возможно, является одной из причин низкой толерантности этого вида к антропогенной трансформации среды и загрязнению. Количественное преобладание остромордой лягушки над травяной неоднократно отмечалось в антропогенных ландшафтах (Гаранин, 1964; Астрадамов, 1973; Топоркова, 1973).

Электрофоретические и кариологические исследования свидетельствуют о том, что группа бурых лягушек имеет восточноазиатское происхождение (Nishioka et al., 1992), и остромордая лягушка раньше отделилась от общего филетического ствола. Вероятно, морфа *striata* была утрачена предками травяной лягушки, что возможно, связано с большей приуроченностью *R. temporaria* к воде. В условиях гипоксии или аноксии травяные лягушки могут существенно снизить обмен, но в основном, зимующие амфибии выдерживают гипоксию, используя кожное дыхание (Boutilier et al., 1997). Зимовка у этого вида протекает на дне водоемов, а при заморных явлениях, как известно, особи *striata* наиболее уязвимы (Шварц, Ищенко, 1968).

Показано, что остромордая и травяная лягушки характеризуются слабыми различиями в адаптации к абиотическим условиям (Северцов и др., 1998). Причиной имеющих различий, по мнению авторов, являются разные эволюционные пути формирования сравниваемых видов. Как известно, адаптации к дыханию в неблагоприятной газовой среде у земноводных решены путем увеличения количества крови и гемоглобина (Чугунов, 1974).

На популяционном уровне адаптивные реакции системы гемопоэза у остромордой и травяной лягушек на условия урбанизированной среды об- ладают серьезным качественным различием. Как

Таблица 4. Встречаемость (%) морфы striata на городской территории

| Возрастная группа | Зона II | Зона III | Зона IV | Контроль |
|---------------------|-------------------|-----------------|------------------|------------------|
| | <i>R. arvalis</i> | | | |
| Взрослые | 42.05 (n = 88) | 42.86 (n = 42) | 34.75 (n = 127) | 22.02 (n = 109) |
| Сеголетки | 44.73 (n = 2611) | 37.55 (n = 514) | 29.26 (n = 3835) | 19.51 (n = 2466) |
| <i>R. ridibunda</i> | | | | |
| Взрослые | 89.36 (n = 47) | 92 (n = 25) | 0 (n = 19) | Нет данных* |
| Сеголетки | 47.1 (n = 797) | 26.7 (n = 30) | 0 (n = 57) | Нет данных* |

* *R. ridibunda* – вид вселенец, не встречающийся вне города, n – число особей.

отмечалось выше, в крови сеголеток из городских популяций резко возрастает количество предшественников эритроцитов. В городских популяциях *R. arvalis* и *R. ridibunda* относительно высока встречаемость морфы striata (табл. 4, 5), обладающей комплексом генотипически обусловленных физиологических особенностей (Вершинин, 2002), в том числе высоким исходным уровнем предшественников эритроцитов в крови, как уже упоминалось нами ранее. Эта особенность в сочетании с высокой реагентностью морфы striata гарантирует от гемопоэтической депрессии (сравните рис. 2 и 3). Такой путь энергетически оптимальнее, поскольку представляет собой адаптацию более высокого уровня. В пользу этого предположения, на наш взгляд, свидетельствует наличие слабой мультипликативной связи ($R = 0.35$, $F = 13.5$, $p \ll 0.0001$) между долей эритроцитов и индексом печени у сеголеток травяной лягушки (суммарно за все годы). Интересно, что только у сеголеток озерной лягушки из популяции лесопарковой зоны, где не отмечено особей стриата, отмечается аналогичная модель взаимодействия между долей предшественников эритроцитов и индексом печени ($R = -0.62$, $F = 8.17$, $p = 0.01$).

У остромордой лягушки в зоне II в 2000 г. отмечалась мультипликативная зависимость $R = 0.52$ ($F = 4.4$, $p = 0.05$), а в 2002 г. мультипликативная зависимость $R = 0.85$ ($F = 12.8$, $p = 0.01$) между долей предшественников эритроцитов и индексом печени. В целом в зоне II (суммарно за все годы) существует слабая мультипликативная связь между вышеупомянутыми показателями $R = 0.35$ ($F = 11.3$, $p = 0.0017$). В 2002 г. мультипликативная зависимость ($F = 28.9$, $p = 0.0017$) между количеством эритроцитов и индексом печени у *R. arvalis* составила $R = 0.91$ в зоне многоэтажной застройки, а в других зонах заметно ниже – даже в контроле $R = 0.72$ ($F = 18.1$, $p = 0.0006$).

Таким образом, различия в полиморфизме двух близких видов могут привести к значительным качественным различиям в адаптиогенезе к новым факторам среды. Это, в свою очередь, способно существенным образом сказываться на направленности микроэволюционных преобразований в условиях современной биосферы.

Наиболее ярко специфика адаптивных процессов выражена в условиях экстремального воздействия новых факторов среды. Анализ результатов, полученных на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа, выявил значительное

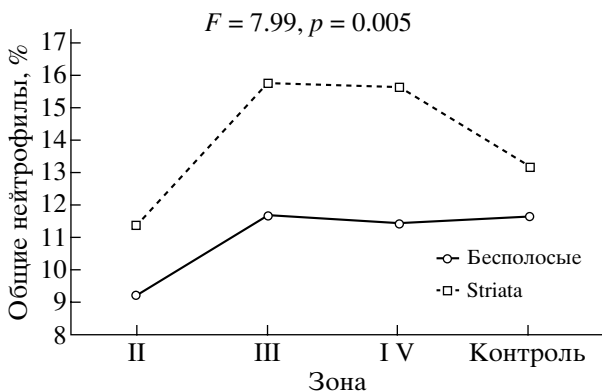


Рис. 2. Доля предшественников эритроцитов у сеголеток *R. arvalis* (2000 г.).

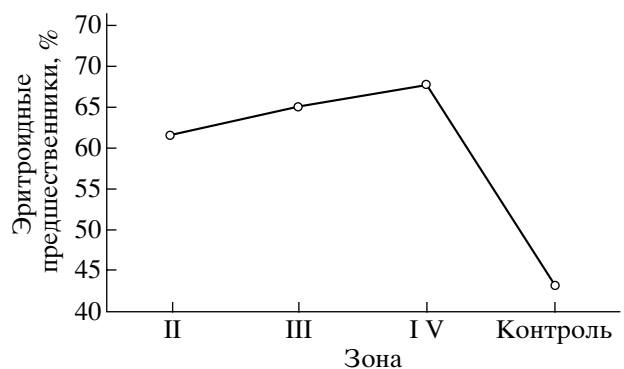


Рис. 3. Доля предшественников эритроцитов у сеголеток *R. temporaria* (2001 г.).

($F = 24.1$, $p \leq 0.0001$) увеличение доли моноцитов – 9.3 ± 0.7 ($n = 7$) против $2.5 \pm 0.2\%$ ($n = 100$) в загородной популяции. При этом у обследованных особей не обнаружено признаков лейкоза – доля большинства форм лейкоцитов оказалась в пределах среднестатистической нормы. Рост общей доли лейкоцитов – 167330.3 ± 26195.9 ($n = 7$) против 99422.9 ± 6930.8 ($n = 100$) ($F = 3.39$, $p = 0.005$) происходит в результате значительного содержания моноцитов, что обусловлено необходимостью усиления фагоцитоза продуктов распада тканей, вызванного действием радионуклидов. Сходная реакция (моноцитоз) отмечена у озерных лягушек в условиях химического загрязнения (Исаева, Вязов, 1997).

На основе анализа внутривидового полиморфизма был установлен ряд особенностей, свидетельствующих о направленном изменении генетической структуры (резкий рост доли *striata* до 63.6% против 18.2%) популяции под действием новых факторов среды, которое носит преадаптивный характер (Вершинин, 1997) и отмечается в популяциях остромордой лягушки на загрязненных территориях (Вершинин, 1987). Высокая эмбриональная смертность – до 30-й стадии доживают лишь $11.82 \pm 2.36\%$ эмбрионов (Пястолова и др., 1996), а также селективная элиминация сеголеток с низким уровнем обменных процессов (Пястолова, Вершинин, 1999) говорят о том, что высокий уровень загрязненности радионуклидами по-прежнему является серьезным фактором, влияющим на популяционные особенности и ведущим к векторизованному изменению генетической структуры этой популяции. То есть в данном случае мы имеем дело с “элементарным эволюционным явлением” (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Процесс адаптациогенеза популяции к условиям существования, сложившимся на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа, протекает за счет селективной смертности физиологически различных фенотипов (различия эти носят преадаптивный характер) и еще далек от своей финальной стадии.

Итак, установленная видовая специфика гематологических показателей во многом связана с различиями в полиморфизме изученных представителей рода *Rana*.

Межзональный уровень различий представляет собой результат адаптивных преобразований разного уровня, произошедших в популяциях амфибий под действием процессов урбанизации и загрязнения.

Особые морфы *striata* остромордой и озерной лягушек имеют сходные генотипически определенные физиологические особенности, что определяет различие в реакции полосатых и бесполовых на максимальный уровень преобразований и загрязненности.

Исследование динамики гемопоэза сеголеток трех видов бесхвостых амфибий на городской территории представляет интерес не только и не столько своим прагматическим аспектом – оценкой качества среды. Гораздо более важным, на наш взгляд, представляется изучение разнообразия популяционного ответа у различных видов в условиях в высшей степени разнородных биотопов урбанизированных территорий. Теоретическая значимость полученных данных состоит в том, что наглядно показаны механизмы адаптивного и преадаптивного преобразования популяций на основе генетической неоднородности особей.

В связи с вышеизложенным, можно заключить, что внутривидовой полиморфизм во многом определяет успешность существования и воспроизводства популяций в условиях мозаичной среды, а в перспективе может влиять на их дальнейшую эволюционную судьбу.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность лаборанту Ю.Л. Старовойтенко за участие в сборе материала.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (01-04-96406 и 01-04-49531).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астрадамов В.И.*, 1973. Роль антропогенных факторов в изменении природных комплексов и их компонентов (на примере Мордовской АССР) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань. 24 с.
- Афонин В.Ю.*, 1999. Апоптоз клеток костного мозга в мониторинге популяций диких амфибий // Лес, наука, молодежь: Матер. Междунар. науч. конф. мол. ученых, Гомель, 5–7 окт., 1999. Т. 2. Гомель. С. 8–9.
- Афонин В.Ю., Войтович А.М.*, 1998. Влияние ионизирующего облучения на гибель клеток в селезенке лягушек // Весці АН Беларусі. Сер. біял. н. № 4. С. 153–154, 160.
- Вершинин В.Л.*, 1980. Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска // Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск. С. 5–6. – 1980а. Предварительная оценка влияния антропогенных факторов на амфибий Свердловска // Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. Свердловск. С. 117–118. – 1982. Городские группировки земноводных как критерий оценки состояния мелких водоемов // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск. Ч. 1. С. 19–22. – 1982а. Состояние группировок амфибий в черте Свердловска // Вопросы экологии животных. Свердловск. С. 34. – 1983. Видовой состав и биологические особенности амфибий ряда промышленных городов Урала // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск. 24 с. – 1987. Некоторые особенности фенетической струк-

- туры группировок остромордой лягушки в условиях промышленного города // Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. Свердловск. С. 74–79. – 1997. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург. 47 с. – 2002. О роли внутривидового полиморфизма в процессах адаптации и микроэволюции в современной биосфере // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии. Нижний Тагил. С. 24–25.
- Вершинин В.Л., Старовойтенко Ю.Л., 2001. Специфика эритро- и лимфопоэза морфы *striata* у сеголеток *Rana arvalis* Nilss. и *R. ridibunda* L. на урбанизированной территории // Структура и функциональная роль животного населения в природных и трансформированных экосистемах. Днепропетровск: ДНУ. С. 123–124.
- Гаранин В.И., 1964. Материалы по распределению и численности амфибий Волжско-Камского края // Природные ресурсы Волжско-Камского края: (Животный мир). М.: Наука. С. 127–133.
- Гоголева Н.П., 1989. Полиморфизм в популяциях бесхвостых амфибий // Вопр. герпетол. Киев. С. 63–64.
- Гребенникова С.И., 1979. Влияние экологических особенностей личиночного развития на гематологические показатели у сеголеток остромордой и травяной лягушки // Экспериментальные исследования внутривидовой изменчивости. Свердловск. С. 14–19.
- Дубинина М.Н., 1950. Экологическое исследование паразитофауны озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) дельты Волги // Паразитол. сборник Зоол. ин-та АН СССР. Т. 12. С. 300–350.
- Жукова Т.И., Кубанцев Б.С., Бурлаченко Т.Л., 1986. Некоторые реакции популяций озерной лягушки на пестицидное загрязнение водоемов // Антропогенное воздействие на популяции животных. Волгоград. С. 61–81.
- Исаева Е.И., Вязов С.О., 1997. Общая оценка иммунного статуса // Экологическое состояние бассейна р. Чапаевка в условиях антропогенного воздействия: Биологическая индикация. Тольятти. С. 292–296.
- Колякин Н.Н., 1993. Эколого-фаунистический анализ животного компонента экосистем промышленного города (На прим. г. Волгограда) // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Волгоград. 25 с.
- Лебединский А.А., Рыжкова Н.А., 1994. Гельминтоинвазия как биологический фактор, влияющий на состояние лягушек в условиях антропогенного воздействия // Экология и охрана окружающей среды. Рязань. С. 95–96.
- Пескова Т.Ю., 1995. Краснобрюхая жерлянка (*Bombina orientalis* L.) как тест-объект биоиндикации пестицидного загрязнения водоемов в западном Предкавказье // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Краснодар. 18 с.
- Пястолова О.А., Вершинин В.Л., 1999. Некоторые цитологические особенности остромордой лягушки на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экол. № 1. С. 30–35.
- Пястолова О.А., Вершинин В.Л., Трубецкая Е.А., Гатиятуллина Э.З., 1996. Использование амфибий в биоиндикационных исследованиях территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экол. № 5. С. 378–382.
- Северцов А.С., Лялков С.М., Сурова Г.С., 1998. Соотношение экологических ниш травяной (*Rana temporaria* L.) и остромордой (*Rana arvalis* Nilss.) лягушек (Anura, Amphibia) // Журн. общ. биол. Т. 59. № 3. С. 279–301.
- Сюзюмова Л.М., Гребенникова С.И., 1978. Особенности эритропоэза у личинок бесхвостых амфибий в зависимости от условий развития // Экспериментальная экология низших позвоночных. Свердловск. С. 32–47. – 1987. Особенности крови у сеголеток остромордой лягушки в зависимости от продолжительности личиночного развития, сроков жизни на суше и сезонных изменений активности // Влияние условий среды на динамику структуры и численности популяций животных. С. 52–55.
- Сюзюмова Л.М., Гребенникова С.И., Иванова Н.Л., 1984. Влияние качества корма у личинок остромордой лягушки на клеточный состав крови сеголеток // Вопросы герпетологии. Наука. С. 13–14.
- Тарасенко С.Н., Тарасенко С.В., 1988. Сравнительная характеристика показателей крови бесхвостых амфибий различных по степени антропогенной освоенности экосистем // Материалы всес. совещания “Вид и его продуктивность в ареале”. Вильнюс. С. 137–138.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В., 1973. Очерк учения о популяции. М.: Наука. 278 с.
- Топоркова Л.Я., 1973. Амфибии и рептилии Урала // Фауна Европейского Севера, Урала и Западной Сибири. Свердловск. С. 84–117.
- Чернышева Э.В., Старостин В.И., 1997. Морфологические исследования клеток периферической крови // Экол. состояние бассейна р. Чапаевка в условиях антропог. воздействия. Биол. индикация. Тольятти. С. 296–298.
- Чугунов Ю.Д., 1974. Эколого-физиологические адаптации бесхвостых земноводных (Приспособления для жизни на границе воды и суши) // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток. 42 с.
- Шварц С.С., Ищенко В.Г., 1968. Динамика генетического состава популяций остромордой лягушки // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 73. № 4. С. 127–134.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н., 1968. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск. 387 с.
- Шупак Е.Л., 1977. Наследование спинной полосы особями остромордой лягушки // Информационные материалы института экологии растений и животных. Свердловск. С. 36.
- Boutilier R.G., Donohoe P.H., Tattersall G.J., West T.G., 1997. Hypometabolic homeostasis in overwintering aquatic amphibians // J. Exp. Biol. V. 200. № 2. P. 387–400.

- Browder L.W., Underhill J.C., Merrell D.C.*, 1966. Mid-dorsal stripe in the wood frog // *J. Heredity*. V. 57. № 2. P. 65–67.
- Gray R.H.*, 1984. Effective breeding size and adaptive significance of color polymorphism in the cricket frog (*Acris crepitans*) in Illinois, USA // *Amphibia-Reptilia*. V. 5. № 2. P. 101–107.
- Michurina T.V., Domaratskaya E.L., Khrushchov N.G.*, 1999. Hemopoietic recovery in ribbed newts followed irradiation and hematopoietic cell transplantation // [Тез. докл.] на Междунар. конф. Европ. ассоц. исследователей регенерации, Кельн, 29 сент.-окт., 1997. Онтогенез. Т. 30. № 2. С. 148.
- Moriwaki T.*, 1952. The inheritance of the dorsal-median stripe in *Rana limnocharis* Wiegmann // *J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 1 (zool.)*. V. 14. Art. 1–19. P. 159–164.
- Nishioka M., Sumida M., Borkin L., Wu Z.*, 1992. Genetic differentiation of 30 populations of 12 brown frog species distributed in the Palearctic region elucidated by the electrophoretic method // *Sci. Rept. Lab. Amphib. Biol. Hiroshima Univ.* V. 11. P. 109–160.
- Toktamyssova Z.S.*, 2000. Some ecological and morphophysiological aspects of marsh frog (*Rana ridibunda*) populations inhabiting the zone of technogenic pollution of Inland waters // *Advances in Amphibian Res. in the former Soviet Union*. V. 5. P. 283–288.

HEMOPOIESIS OF ANURANS – SPECIFIC FEATURES OF ADAPTIOTGENESIS IN SPECIES IN RECENT ECOSYSTEMS

V. L. Vershinin

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia
e-mail: wow@ipae.uran.ru

The studies of hematologic features of amphibians along the gradient of anthropogenic environmental transformation resulted in the determination of significant changes in blood of animals exposed to the influence of urbanization and pollution. The qualitative differences in the adaptive strategy between three species of the genus *Rana* are shown from the example of hemopoiesis. The differences in population polymorphism of close species are found to affect them under anthropogenic transformation of the environment. Adaptiogenesis (one of the most important properties of animate matter) proceeds differently not only in different taxonomic groups of organisms, but also in related species and populations. Therefore, the comparison of hematologic characteristics in three species of the genus *Rana* (*R. temporaria*, *R. arvalis*, and *R. ridibunda*) enables to find the species specificity of adaptation on the level of some organism's system.