

ФГБОУ ВО «КРАСНОЯРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ МЕДИЦИНСКИЙ  
УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ ПРОФЕССОРА В.Ф.ВОЙНО-ЯСЕНЕЦКОГО»  
МИНИСТЕРСТВА ЗДРАВООХРАНЕНИЯ РФ

На правах рукописи

**Афанаскина Любовь Николаевна**

**МОРФОЦИТОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА  
НЕЙРОН-ГЛИАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ КРЫШИ СРЕДНЕГО МОЗГА И  
КОРЫ МОЗЖЕЧКА БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ**

Специальность 03.03.04 – клеточная биология, цитология, гистология

Диссертация на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
д.м.н., проф. Н.Н. Медведева

Красноярск – 2017

## ОГЛАВЛЕНИЕ:

<b>ВВЕДЕНИЕ .....</b>	<b>4</b>
<b>ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ ПО ИЗУЧАЕМОЙ ПРОБЛЕМЕ .....</b>	<b>13</b>
1.1. Экологические аспекты изучения земноводных на территории Красноярского края .....	13
1.2. Филогенетические преобразования нервной системы первых наземных позвоночных животных .....	19
1.3. Компенсаторно-приспособительные механизмы на уровне нейрон-глиальных клеточных популяций головного мозга при экзо- и эндогенных негативных воздействиях .....	26
<b>ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....</b>	<b>36</b>
2.1. Определение объектов и районов исследования .....	36
2.2. Отлов и определение вида земноводных .....	38
2.3. Определение пола и возраста амфибий .....	39
2.4. Забор и фиксация материала для исследования .....	39
2.5. Исследуемые структуры .....	40
2.6. Методы гистологического анализа.....	41
2.6.1. Изучение нейрон-глиальных популяций в отделах мозга амфибий (окраска тионином по методу Ниссля в модификации И.В. Викторова).....	41
2.6.2. Определение белкового фонда нейронов (окраска амидочерным 10 Б) .....	44
2.7. Статистическая обработка результатов .....	46
<b>ГЛАВА 3. МОРФОЦИТОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ НЕЙРОН-ГЛИАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ VI СЛОЯ КРЫШИ СРЕДНЕГО МОЗГА БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ .....</b>	<b>48</b>
3.1. Сравнительная характеристика клеточных популяций VI слоя крыши среднего мозга серой жабы ( <i>Bufo bufo L.</i> ).....	48
3.2. Сравнительная характеристика клеточных популяций VI слоя крыши среднего мозга остромордой лягушки ( <i>Rana arvalis N.</i> ) .....	53
3.3. Сравнительная характеристика клеточных популяций VI слоя крыши среднего мозга озерной лягушки ( <i>Pelophylax ridibundus P.</i> ) .....	61
3.4. Сравнительная характеристика клеточных популяций VI слоя крыши среднего мозга сибирской лягушки ( <i>Rana amurensis B.</i> ) .....	66
3.5. Вариативность морфоцитохимических параметров клеточных популяций VI слоя крыши среднего мозга бесхвостых земноводных.....	71
<b>ГЛАВА 4. МОРФОЦИТОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ НЕЙРОН-ГЛИАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ КОРЫ МОЗЖЕЧКА ЗЕМНОВОДНЫХ .....</b>	<b>83</b>
4.1. Сравнительная характеристика клеточных популяций коры мозжечка серой жабы ( <i>Bufo bufo L.</i> ).....	83

4.2. Сравнительная характеристика клеточных популяций коры мозжечка остромордой лягушки ( <i>Rana arvalis</i> N.) .....	89
4.3. Сравнительная характеристика клеточных популяций коры мозжечка озерной лягушки ( <i>Pelophylax ridibundus</i> P.) .....	101
4.4. Сравнительная характеристика клеточных популяций коры мозжечка сибирской лягушки ( <i>Rana amurensis</i> B.) .....	108
4.5. Вариативность морфоцитохимических параметров клеточных популяций слоев коры мозжечка бесхвостых земноводных .....	10815
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ</b> .....	<b>137</b>
<b>ВЫВОДЫ</b> .....	<b>149</b>
<b>Практические рекомендации:</b> .....	<b>151</b>
<b>Список сокращений:</b> .....	<b>152</b>
<b>Список использованной литературы</b> .....	<b>153</b>

## ВВЕДЕНИЕ

### Актуальность проблемы

Разносторонняя человеческая деятельность нарушает динамическое равновесие и хрупкий баланс в природных экосистемах, и требует всестороннего анализа адаптивных возможностей животных для приспособления к существованию в трансформированных условиях [Вершинина, 2011; Вершинин, Неустроева, 2011; Спирина, 2011; Вершинин, Вершинина, 2013; Вершинин, 2014].

Земноводные, обитающие в водно-наземной среде, в полной мере отражают состояние природы в целом и условия локального местообитания, что делает их подходящими и уникальными биоиндикаторами проблем окружающей среды [Иванова, Жигальский, 2011; Brito, 2008; Mazgalska, 2009; Bilal и др., 2011; Vershinin, Henle, 2011; Waddle и др., 2012].

Современными морфофизиологическими исследованиями доказано, что изменение химического состава водной среды и прибрежной зоны оказывает воздействие на земноводных, приводя к уменьшению их численности [Тропина, 2011; Фоминых, 2011; Фоминых, Ляпков, 2011; Toribio-Hernández, 2012], нарушению эмбриогенеза [Москвитина и др., 2011; Фоминых, Ляпков, 2011; Шиян, 2011; Северцова, 2012; Moskvitina и др., 2011; Arrighi и др., 2013], репродуктивной системы [Желев, 2011a, 2011b; McDaniel и др., 2008; Du Preez и др., 2009; Skelly и др., 2010; Storrs-Mendez, 2010], хромосом [Сурядная, 2012; Вершинин, 2015; Gabrielsen и др., 2013; Dubois, 2014] и морфологических параметров амфибий [Ben Hassine, 2011; Bionda, 2012; Toth, 2012; Puku, 2014; Henle, 2014; Lunde, 2014]. Нарушается число и симметрия кладок [Змеева, 2013], скорость роста амфибий [Замалетдинов и др., 2011; Sas, 2010], половозрастная структура популяции [Максимов, 2010; Иванова, 2011; Фоминых, Ляпков, 2011; Шиян, 2011a, 2011b; Янчуревич, 2012]. Изменяются трофические связи [Зарипова, 2011; Зарипова, Файзулин, 2012; Кузовенко, Файзулин, 2012], флуктуирующая асимметрия [Максимов, 2010; Желев, 2011; Пескова и др., 2011], морфофизиологические параметры

тела лягушек [Зарипова, Файзулин 2011; 2012; Неустроева, Вершинин, 2011; Спирина, 2011] и увеличивается инвазия гельминтами [Буракова, 2012; Зарипова, 2012].

Проведенные экологические исследования доказывают, что в результате антропогенного воздействия происходит формирование фенотипических и физиологических адаптаций у земноводных на уровне различных систем органов [Вершинин, 2014; Желев, 2011б; Файзулин, Кузовенко, 2012; Файзулин и др., 2013; Faizulin, 2010]. Так, рядом авторов отмечены изменения покровов [Желев, 2011в; 2011г; Ибрагимова, Стариков, 2011], опорно-двигательной [Вершинин, Неустроева, 2011; Ибрагимова, Стариков, 2011; Неустроева, 2011; 2012; Микитинец, 2012; Lada, 1999], кровеносной [Гассо, Клименко, 2011; Байгушикова и др., 2011; Шарпан, Жукова, 2011; Вершинин, Вершинина, 2013; Арзуманян и др., 2013; Kozlowski и др., 2010], иммунной [Пескова, Жукова, 2012], пищеварительной [Акуленко, Жалай, 2011; Акуленко, 2012; Мищенко, 2013] и половой систем амфибий [Байтимирова, 2013; Трофимов, 2013; Vaitimirova, Vershinin, 2014].

Изменение условий существования организмов, вынуждает их адаптироваться на уровне всех систем, начиная с ведущей интегративной системы – нервной (Воронцова, 2012; Солонский и др. 2015). Сведения об адаптационных возможностях нервной системы амфибий при действии неблагоприятных факторов крайне скудны. Имеется ряд фрагментарных работ, отражающих структурные и функциональные изменения на клеточном уровне в головном мозге земноводных при электрической и цветовой стимуляции, облучении, действии антибиотиков, влиянии L-глутамата и NO-генерирующего соединения и др. [Ларионова и др., 2001; Самосудова и др., 2007; Хренкова и др., 2008; Рыжова и др., 2013; Родичкин и др., 2015]. Рассмотрено влияние пропускной способности шумов и модуляции его амплитуды на маскирование в слуховых нейронах среднего мозга лягушек [Goense, Feng, 2012]. Проведен сравнительный гистохимический анализ кластера НАДФН-д и оксид азота синтетазы в мозге разных видов амфибий с

выявлением видовых различий в областях головного мозга [Huynh, Boyd, 2007; Pinelli et. al., 2015]. Исследованы структурные и нейрохимические особенности в миндалевидном комплексе конечного мозга земноводных и проведено сравнение его организации и хемоархитектуры с амниотами [Mono, Gonzalez, 2006]. Изучена иммуногистохимическая локализация кальций - связывающих белков calbindin-D28k и calretinin, регулирующих концентрацию внутриклеточного кальция в нейронах различных отделов головного мозга жаб и хвостатых земноводных [Morona, Gonzalez, 2009]. Также изучено строение коры мозжечка и крыши среднего мозга некоторых видов наземных амфибий с позиции их двигательной активности и филогенеза позвоночных животных [Орлянская, 2004; Орлянская, Самсонова, 2006; Орлянская, Крупкина, 2008].

Земноводные занимают важное место на пути филогенетического развития позвоночных животных и перехода из водной среды к наземному существованию, что обусловлено прогрессивными эволюционными преобразованиями их нервной системы и органов чувств [Никитенко, 1969]. У амфибий ихтиопсидный тип головного мозга с высшим интегрирующим центром в среднем мозге. Он, совместно с мозжечком, обеспечивает взаимосвязь с окружающей средой, регуляцию и координацию движений в наземно-водной среде обитания [Ноздрачев, Поляков, 1994; Андреева, Обухов, 1999].

Исследования компенсаторно-приспособительных процессов в ведущих отделах головного мозга земноводных при действии антропогенных факторов, в том числе в биоценозах южной части Красноярского края не проводились. Полученные данные об адаптивных изменениях параметров площади нервных клеток, увеличении плотности распределения нейронов и глиоцитов, повышении числа гипо- и гиперхромных клеток, снижении белкового фонда клеток в ведущих отделах головного мозга амфибий имеют значение для оценки влияния факторов окружающей среды и могут использоваться экологами для биомониторинга наземных и водных экосистем, оценки уровня

антропогенной нагрузки на данные территории. Данные вопросы являются предметом изучения диссертационной работы.

**Цель исследования:** изучение морфоцитохимических показателей нейрон-глиальных популяций эфферентного слоя крыши среднего мозга и слоев коры мозжечка бесхвостых амфибий в зависимости от их видовой принадлежности и степени антропогенной трансформации территорий южной части Красноярского края.

**Задачи исследования:**

1. Изучить особенности морфологических параметров нейрон-глиальных популяций VI слоя крыши среднего мозга и коры мозжечка (площадь клеток, их ядер, цитоплазмы и плотность распределения) в зависимости от видовой принадлежности земноводных.

2. Проанализировать цитохимические показатели популяций нейронов VI слоя крыши среднего мозга и коры мозжечка (белковый фонд и хроматофилия клеток) в зависимости от видовой принадлежности амфибий.

3. Изучить на популяционно-клеточном уровне морфоцитохимические показатели нейронов и глии VI слоя крыши среднего мозга и коры мозжечка бесхвостых земноводных, обитающих на территориях Красноярского края с разным уровнем загрязнения окружающей среды (низкий, повышенный, высокий).

4. Провести анализ изменений морфоцитохимических характеристик нейрон-глиальных популяций головного мозга амфибий при антропогенном воздействии.

5. Сопоставить морфоцитохимические показатели VI слоя крыши среднего мозга и коры мозжечка бесхвостых амфибий с уровнем антропогенной нагрузки на биотопы.

**Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Морфологические показатели нейрон-глиальных популяций VI слоя крыши среднего мозга и коры мозжечка бесхвостых амфибий зависят от их видовой принадлежности.

2. Специфический полиморфизм морфологических показателей нейрон-глиальных популяций VI слоя крыши среднего мозга и коры мозжечка земноводных обусловлен степенью антропогенной трансформации биотопов южной части Красноярского края.

3. Выявленная вариабельность цитохимических показателей нейронов VI слоя крыши среднего мозга и коры мозжечка земноводных связана с видовой принадлежностью и уровнем антропогенной нагрузки территорий южной части Красноярского края.

### **Научная новизна**

Впервые изучена и показана видовая специфичность в строении крыши среднего мозга (центрального серого вещества, его наружного зернистого слоя, являющегося эфферентным) и слоев коры мозжечка бесхвостых земноводных разных видов (*B. bufo*, *R. arvalis*, *P. ridibundus*, *R. amurensis*), которая проявляется разными значениями площади нейронов и их структур (цитоплазмы и ядра), плотности распределения нервных и глиальных клеток, хроматофилии нейронов, показателей белкового фонда клеток.

Впервые изучены пластические возможности и адаптационные морфоцитохимические перестройки нейрон-глиальных популяций крыши среднего мозга и коры мозжечка амфибий в зависимости от уровня загрязнения окружающей среды. Выявленные компенсаторно-приспособительные реакции проявляются увеличением площади нервных клеток, плотности распределения нейронов и глиоцитов (астроцитов и олигодендроцитов), процентного соотношения гипо- и гиперхромных клеток, снижением концентрации и содержания в нейронах общих водонерастворимых белков.

### **Теоретическое и практическое значение**

Результаты настоящего исследования вносят дополнительные сведения по строению отделов головного мозга (среднего мозга и мозжечка) бесхвостых амфибий изученных видов (*B. bufo*, *R. arvalis*, *P. ridibundus*, *R. amurensis*).

Полученные данные о компенсаторно-приспособительных реакциях нейрон-глиальных популяций крыши среднего мозга и коры мозжечка земноводных трансформированных территорий южной части Красноярского края могут использоваться для дальнейших фундаментальных исследований адаптивных перестроек нервной системы при антропогенных воздействиях. Полученные результаты также могут применяться как дополнительные маркеры экологами для биомониторинга наземных и водных экосистем, оценки уровня антропогенной нагрузки на данные территории.

Реорганизация нервной системы земноводных связана с их переходом к наземному образу жизни и способствовала общему морфофункциональному прогрессу нервной системы позвоночных животных в ходе их филогенетического развития. Полученные фундаментальные данные о нейрон-глиальных клеточных популяциях головного мозга бесхвостых амфибий могут быть применены в качестве дополнительных сведений по эволюционной нейроморфологии.

### **Методология и методы исследования**

Дизайн эксперимента и набор используемых в работе методов позволяют получить достоверную информацию о видовой специфичности амфибий на уровне морфологических показателей нейрон-глиальных популяций VI слоя крыши среднего мозга и слоев коры мозжечка, и спектре изменений морфоцитохимических характеристик популяций нейронов и глии головного мозга земноводных при воздействии антропогенных факторов.

Достаточное количество животных дает возможность провести обобщение полученных экспериментальных данных, сформулировать представление о комплексе адаптивных перестроек нервной системы амфибий в зависимости от уровня антропогенной нагрузки на территории южной части Красноярского края. В работе использован комплекс современных и традиционных гистологических, гистохимических, морфологических и статистических методов, способствующих получению

достоверной информации о морфоцитохимической характеристике нейрон-глиальных популяций отделов головного мозга бесхвостых амфибий.

### **Внедрение результатов диссертационной работы в практику**

Сведения о морфоцитохимическом состоянии нейронов VI слоя крыши среднего мозга и слоев коры мозжечка земноводных внедрены в лекционные и практические курсы на кафедре Биологии с экологией и курсом фармакогнозии ФГБОУ ВО КрасГМУ им. В.Ф. Войно-Ясенецкого Минздрава России, по дисциплине «Биология», в разделе «Популяционно-видовой уровень организации живых систем», по темам: «Филогенез нервной системы позвоночных животных», «Эволюционная биология. Первые наземные позвоночные», «Происхождение и систематика земноводных. Организация Бесхвостых земноводных». На кафедре биологии и экологии ФГБОУ ВО КГПУ им. В.П. Астафьева по дисциплине «Зоология», по темам: «Нервная система и органы чувств», «Основные закономерности воздействия факторов на организм», «Использование позвоночных животных в жизнедеятельности человека».

Научный материал по исследованию влияния антропогенных факторов на территории южной части Красноярского края на нервную систему земноводных внедрен в деятельность ООО «Красноярская экологическая лаборатория».

### **Личный вклад соискателя**

В диссертационной работе автором самостоятельно выполнены все этапы: забор экспериментального материала, определение вида, возраста и пола земноводных, забор и фиксация материала для исследования, гистологический анализ, изучение нейрон-глиальных популяций в отделах мозга амфибий, определение белкового фонда нейронов, статистическая обработка результатов, интерпретация и описание полученных данных, подготовка их к публикации.

### **Апробация работы и публикации**

Основные положения диссертации доложены на международных конференциях «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий»

(Абакан, 2008), IV съезде Российского герпетологического общества им. А.М. Никольского «Актуальные вопросы изучения и охраны амфибий и рептилий Северной Евразии» (Казань, 2009), X Конгрессе Международной ассоциации морфологов (Ярославль, 2010), IV Всероссийской научно-практической конференции «Мониторинг природных экосистем» (Пенза, 2010); V съезде Российского герпетологического общества им. А.М. Никольского «Итоги научных исследований и охрана биоразнообразия амфибий и рептилий Северной Евразии: проблемы и перспективы теории и практики» (Минск, 2012); Первой международной молодежной конференции герпетологов России и сопредельных стран (Санкт-Петербург, 2013); XII Конгрессе Международной ассоциации морфологов и VII съезде российского научного медицинского общества анатомов, гистологов и эмбриологов (Тюмень, 2014); VI съезде Российского герпетологического общества им. А.М. Никольского «Актуальные проблемы изучения и сохранения биоразнообразия земноводных и пресмыкающихся Евразии» (Пушино, 2015).

### **Публикации**

По теме диссертации опубликовано 15 работ, из которых 5 статей и 2 тезисов в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

### **Структура и объем диссертации**

Диссертация состоит из введения, 4 глав, заключения, выводов и списка использованной литературы. Диссертация изложена на 186 страницах компьютерного текста, иллюстрирована 41 таблицей и 18 рисунками. Список использованной литературы включает 273 источника, из них 85 на иностранных языках.

### **Благодарности**

Приношу благодарность научному руководителю д.м.н., профессору, заведующей кафедрой анатомии и гистологии человека КрасГМУ им. В.Ф. Войно-Ясенецкого Н.Н. Медведевой за консультации и рекомендации в интерпретации данных при написании диссертационной работы.

Отдельную благодарность выражаю д.б.н., доценту, заведующей кафедрой биологии ОмГМУ Т.Я. Орлянской и д.б.н., доценту, заведующему лабораторией функциональной экологии наземных животных Института Экологии Растений и Животных УрО РАН В.Л. Вершинину за ценные советы и замечания в ходе моей научной деятельности.

При сборе первоначальных материалов в полевых условиях большую помощь оказала Городилова С.Н. к.б.н. КГПУ им. В.П. Астафьева.

## **ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ ПО ИЗУЧАЕМОЙ ПРОБЛЕМЕ**

### **1.1. Экологические аспекты изучения земноводных на территории Красноярского края**

Загрязнение окружающей среды различными факторами сказывается на флоре [Харкевич, Филиппова, 2011; Щур и др., 2011; Горячкина, Сизых, 2012; Дементьев, 2012; Федотова, 2012] и фауне [Трофимова и др., 2012; Bolsunovsky, Bondareva, 2007; Kalacheva и др., 2011; Zotina и др., 2011] Красноярского края.

Пространственная структура экономики и населения Красноярского края вследствие природно-географических характеристик и неравномерного размещения производительных сил, отличается неравномерностью. В центральной зоне края (20% территории), прилегающей к полосе Транссибирской железной дороги, сосредоточен большой экономический потенциал. Данная территория наиболее обжита и хозяйственно освоена. Уровень её урбанизации 76% (23 города, 41 поселок городского типа и 1706 сел и деревень). Здесь сосредоточен промышленный производственный узел (Ачинский, Красноярский и Канский) и сельскохозяйственные предприятия, осуществляющие переработку сырья. Остальная часть края заселена слабо и мало освоена. Она относится к зоне Ближнего и Дальнего Севера с выходом к Северному Ледовитому океану [Схема территориального планирования Красноярского края, 2008]. С условиями рельефа и климата Красноярского края связано скудное видовое разнообразие земноводных, поэтому изучение и сохранение их биоразнообразия является крайне значимым для урбанизированных регионов, и одной из главнейших задач современной биологии [Городилова, 2010; 2015; Чупров, 2013].

Красноярский край имеет федеральное значение как крупная топливно-энергетическая база, район важнейших энергоемких и теплоемких производств, химической и нефтехимической промышленности, цветной металлургии, редких полезных ископаемых, лесозаготовок и переработки древесины, зернового и молочно-мясного сельского хозяйства.

Промышленный комплекс состоит из нескольких узлов топливно-энергетической направленности (Ачинского, Назаровского, Боготольского и Шарыповского предприятий) и формируется за счет металлургических производств (Красноярский металлургический завод, Красноярский алюминиевый завод, Красноярский завод цветных металлов). Крупнейшим предприятием энергетики края является Красноярская ГЭС (г. Дивногорск). Базовой отраслью промышленности является машиностроение, представленное крупными предприятиями (ОАО «Крастяжмашэнерго», ОАО «Красноярский завод холодильников «Бирюса», ОАО «Дивногорский завод низковольтной аппаратуры» и др.). Комплекс лесной промышленности представлен производством бумаги, картона и мебели, сосредоточены предприятия в краевом центре (Енисейский ЦБК, Красноярская мебельная фабрика, ЗАО «Красноярский ДОК», ОАО «Краслесмаш»).

Города Канск, Зеленогорск и Бородино являются крупными промышленными центрами. На территории этих районов находятся залежи полезных ископаемых: более 2,5 млрд. т. запасов бурого угля (г. Бородино, Канский, Партизанский, Ирбейский и Рыбинский районы), 60 млн. т. запасов известняка и перспективные запасы гранита в месторождениях Уярского и Иланского районов. В Канске, Зеленогорске и Уярском районах работают мясо- и лесоперерабатывающие производства.

Пространственная структура центрального района края представляет сочетание промышленных комплексов и сельскохозяйственных площадей, с развитым агропромышленным комплексом пригородной специализации, обеспечивающим растущий спрос на сельскохозяйственную продукцию промышленно-аграрного узла Красноярского края и приводя к разностороннему пагубному влиянию на окружающую среду.

На территории края наблюдается загрязнение поверхностных и подземных вод железом, марганцем, фтором и локально радионуклидами [Александрова, Болсуновский, 2012; Бондарева, 2012; Карпов, Болсуновский, 2012; Атурова и др., 2012; Bolsunovsky, 2010]. Лидерами сброса

загрязненных, условно-чистых и нормативно-очищенных (без очистки) сточных вод за счет предприятий энергетики являются: Красноярск, Норильск, Ачинск, Назарово, Железногорск и Зеленогорск, Шарыпово [Болсуновский, 2012; Русанов и др., 2012]. Ведущими районами по объемам сброса нормативно очищенных сточных вод являются: Шарыповский, Таймырский, Балахтинский, Рыбинский, Туруханский, Курагинский, Ужурский, Емельяновский, Большеулуйский, Краснотуранский, Кежемский, Енисейский и Канский районы [Схема территор. планирования Красноярского края, 2008].

Причины неудовлетворительного качества воды: природное и техногенное загрязнение источников водоснабжения, отсутствие обеззараживающих установок на водопроводах и очистных, дезинфекционных мероприятий после устранения аварий, высокая изношенность водопроводов и разводящих сетей. Воды поверхностного стока с городских территорий несут: смывную в процессе эрозии почву, биогены, входящие в удобрения, дорожную соль и вещества из дорожного покрытия, сажу и ядовитые вещества выхлопных газов транспорта, машинное масло, мусор и растительный опад. Основной объем сточных вод (99%) сбрасывается в поверхностные водоемы (реки и озера), малая часть стоков попадает в подземные скважины, накопители, впадины, поля фильтрации. Они оказывают пагубное воздействие на всех обитателей водных биогеоценозов [Карпов, Болсуновский, 2012], изменяя условия их существования, и в частности на земноводных, личиночное развитие, размножение и жизнедеятельность которых непосредственно связаны с водоемами.

Очаговое загрязнение атмосферного воздуха на территории края связано с промышленными узлами (Норильск, Красноярск, Ачинск, Назарово, Шарыпово, Лесосибирск, Канск и Минусинск), на них приходится 95% всех выбросов [Государственный доклад, 2009, 2010, 2011, 2012].

Почвы края характеризуются, в основном, низким естественным

плодородием, повышенной эрозионной опасностью и сильной уязвимостью к неблагоприятным внешним воздействиям природного и антропогенного происхождения. Увеличению площади нарушенных земель способствуют добыча полезных ископаемых открытым способом, нарушение экологических требований при размещении отходов производства и потребления. К загрязнению почв приводит внесение химических удобрений и ядохимикатов при ведении сельского хозяйства, осаждение загрязняющих атмосферных выбросов промышленных предприятий и автотранспорта, естественные и искусственные радионуклиды [Митев и др., 2012; Страховенко и др., 2012; Сухоруков и др., 2012].

В Красноярском крае нарушенные земли приурочены к густонаселенным промышленно развитым районам. В Северо-Енисейском и Мотыгинском районах находятся предприятия по добыче золота, в Назаровском, Рыбинском и Шарыповском районах – угольная промышленность, в Ачинском, Каратузском, Курагинском, Партизанском, Северо-Енисейском, Сухобузимском районах – черная и цветная металлургия. Большие площади заняты сельскохозяйственными угодьями и пашнями (Минусинский, Назаровский, Козульский и Большемуртинский районы). Техногенное воздействие на ландшафт важно снижать отраслями сельского хозяйства, путем совершенствования технологий возделывания культур и осуществления районирования агро массивов [Крупкин, Едимеичев, 2012]. Значительные территории заняты пастбищными лугами и используются для выпаса скота. Для этого сформирована крупная сеть оросительных каналов и искусственных водоемов, что сказывается на видоизменении батрахофауны.

Высокий уровень влияния антропогенного фактора на естественные экосистемы Красноярского края отражается на снижении жизнедеятельности обитателей биогеоценозов [Федотова, 2011; Орешков и др., 2012] и требует особого стратегического подхода для использования и сохранения

биологического разнообразия с особым вниманием к каждому отдельному виду, и ко всей экосистеме в целом.

Перечисленные факторы обуславливают своевременность и актуальность изучения адаптивных особенностей земноводных, обитающих на границе двух сред – водной и наземной, и в полной мере отражающих состояние экосистем урбанизированных районов Красноярского края.

Земноводные обладают значительным научно-теоретическим интересом, занимая важное место на пути становления наземных позвоночных, являются первыми и самыми примитивными наземными обитателями. Амфибии, обитая на границе водной и наземной среды, являются связующим звеном в трофических цепях пресноводных водоемов и экосистемах суши [Шварц, 1948; Ананьева и др., 1998; Городилова, 2010; 2015; Davis и др., 2012; Rowe, 2014]. Являясь консументами второго и третьего порядков, амфибии не позволяют фитофагам размножаться выше определенной нормы [Шварц, 1948; Ананьева и др., 1998]. Головастики потребляют органические остатки и одноклеточных водорослей. Взрослые лягушки являются хищниками, они питаются животной пищей и приносят пользу в садах, огородах, полях, лесах и лугах, уничтожая вредных насекомых. В пищу амфибий входят: оводы, слепни и их личинки, комары, москиты, черви и моллюски, которые являются переносчиками заболеваний и промежуточными хозяевами паразитических червей. Кровососущие насекомые причиняют вред как эктопаразиты человека, сельскохозяйственных и промысловых животных, являются переносчиками возбудителей болезней животных и людей. Так кровососущие комары способны сохранять и передавать через укус человеку и животным более 200 известных арбовирусных инфекций и других заболеваний [Мищенко, Татаринова, 2010], основными из которых являются малярия и туляремия. Герпетолог Б. А. Красавцев [1935] подсчитал, что одна особь травяной лягушки съедает в сутки около семи вредных животных и уничтожает за шесть месяцев в год примерно 1260 вредителей. Почти полное отсутствие пищевой специализации, которая определяется преимущественно

размерами пищевого объекта, обуславливает поедание амфибиями насекомых с криптической окраской, неприятным запахом и вкусом, значительно дополняя работу насекомоядных птиц [Шварц, 1948; Иванова, Жигальский, 2011].

Земноводные являются неотъемлемым компонентом пищевых цепей и кормовой базой пушных зверей (норки, выдры, барсука). Они в небольших количествах входят в пищевой рацион хищных животных и птиц. В реках и озёрах зимой многие промысловые рыбы употребляют в пищу лягушек.

Амфибии издавна используются в качестве подопытных животных, благодаря простоте препарирования, подходящим размерам и живучести [Пучковский, 2011]. На лягушек адаптированы приборы экспериментальной медицины и биологии, на них проводятся опыты, разрабатывается техника физиологического эксперимента.

Для полного понимания значения земноводных в природе и хозяйственной деятельности человека необходимо дальнейшее изучение амфибий на уровне ведущей интегративной системы – нервной, с оценкой адаптивных приспособлений и возможностей этих животных.

Анализ литературных источников показал, что биология и экология земноводных на территории Красноярского края является малоизученной. Особенный интерес вызывают краснокнижные виды: озерная лягушка, активно проникающая и осваивающаяся в нашем регионе в последние годы и сибирская лягушка, обнаруженная в некоторых водоемах Средней Сибири [Городилова, 2010; 2015; Красная книга Красноярского края, 2011; 2012]. Пагубное воздействие городских агломераций на фоновый вид региона не вызывает сомнения, поэтому изучение остромордой лягушки в районах с различным влиянием антропогенного фактора требует особого внимания.

Малоизученность земноводных обусловлена труднодоступностью и обширностью значительных территорий Красноярского края, малым количеством специалистов батрахологов. Исследования амфибий проведены в Алтайском заповеднике [Яковлев, 1990; Северо-восточный Алтай, 2009], по

южной тайге и в подтаежной зоне Средней Сибири [Миллер, 2003, Чупров, 2013], в Хакасии [Толмашова, 2009; Шек, 2012]. Инвентаризация батрахофауны лесостепи Средней Сибири проведена С. Н. Городиловой [Городилова, 2015]. В её комплексной работе выявлена региональная специфика территориального размещения земноводных, прослежена динамика ареалов озерной лягушки на территории края, изучено биотопическое распределение, численность, суточная активность, питание, размножение, развитие и морфофизиологические параметры амфибий рода *Rana* в зоне их симпатрии в Средней Сибири.

На значительной территории Красноярского края обитает всего четыре вида бесхвостых земноводных. Исходя из имеющихся данных, исследования экологических и биологических основ адаптивной устойчивости популяций амфибий в трансформированных условиях обитания на территории южной части Красноярского края весьма актуальны, своевременны и весьма скудны. Поэтому исследования морфоцитохимических перестроек нейрон-глиальных популяций мозга амфибий, как основы пластичности видов под влиянием антропогенных факторов, легли в основу данной диссертационной работы.

## **1.2. Филогенетические преобразования нервной системы первых наземных позвоночных животных**

Предками амфибий являются тетраподы, произошедшие из группы кистеперых рыб. В девонском периоде они освоились в экосистемах водоемов, что связано с формированием ряда адаптивных признаков, обеспечивших освоение ими новой наземной среды обитания.

В ходе эволюции от рыб к амфибиям не существовало единой линии, одновременно несколько филогенетических групп имели адаптивные приспособления, часть их остались эволюционными «тупиками», некоторые явились предками земноводных, вышедших на сушу [Northcutt, 1984].

В ходе эволюции первичноназемных животных и переходе от водного к наземному образу существования, происходили существенные

прогрессивные перестройки в организации и функционировании различных систем органов. Они привели к появлению новых специализированных приспособлений или значительному развитию, утрате или частичной редукции старых систем, органов или механизмов для обитания на суше. Двойственные преобразовательные процессы, связанные с адаптацией к новой среде обитания, в первую очередь сказались на морфофункциональных характеристиках центральной нервной системы земноводных, что отразилось на всех уровнях ее организации, где наблюдались признаки упрощения и прогрессивной дифференцировки [Карамян, 1970; Northcutt, 1984; Nieuwenhuys и др., 1998].

Сложный процесс филогенетического развития низших позвоночных животных неразрывно связан с развитием координационных систем и морфофункциональной эволюцией мозжечка и среднего мозга амфибий, выполняющих роль центра корреляции нервных функций, формирования временных связей, трофической, моторной и компенсаторной деятельности [Карамян, 1970; Андреева, Обухов, 1999; Фанарджян, 2000].

У амфибий ихтиопсидный тип головного мозга. Высшим интегрирующим центром служит средний мозг, являющийся зрительным центром. Его размеры меньше, чем у рыб, но структура также многослойна. Он содержит ростральные холмики – ведущий отдел зрительного анализатора и дополнительные бугорки – предшественники каудальных холмиков пластинки крыши. Средний мозг связан с органами зрения и слуха, осуществляя ориентировочные рефлексы на свет и звук, играя важную роль при взаимодействии организма с окружающей средой обитания.

В строении среднего мозга выделяют производное крыловидной пластинки - крышу среднего мозга, *tectum mesencephali*, и производное базальной пластинки - покрывку, *tegmentum mesencephali*. Крыша среднего мозга амфибий имеет три зоны: поверхностную и центральную зоны, сформированные отростками клеток и приходящими афферентными волокнами, и перивентрикулярную зону, содержащую тела клеток. У

земноводных с развитой зрительной системой в крыше выделяют до 9 слоев [Андреева, Обухов, 1999]. При этом VI слой крыши среднего мозга земноводных является эфферентным и расположен в перивентрикулярной зоне, его нейроны идентичны IV слою этого отдела мозга костистых рыб [Орлянская и др., 2006].

Совершенствуется оптическая система амфибий. Входы от сетчатки в основном контралатеральные (с небольшим количеством ипсилатеральных) и адресованы поверхностным слоям (6-9) [Андреева, Обухов, 1999].

Мозжечок у земноводных по сравнению с рыбами, имеющими довольно стереотипную локомоцию, имеет весьма редуцированный объем. Он представлен в зачаточном состоянии и регулирует двигательные, вегетативные и сенсорные функции, адаптационно-трофические и неспецифические влияния, относящиеся к условно-рефлекторным механизмам, является органом, стабилизирующим эфферентные и афферентные функции организма и функционирование центров соматических и вегетативных систем [Фанарджян, 2000]. Физиологическое значение мозжечка заключается в координации движений, поддержании тела в равновесии, определяя их четкость и плавность, осуществление рефлексов.

Прогрессивные морфофункциональные перестройки структур мозжечка определены переходом амфибий к наземной среде обитания, моторика и двигательная активность их при передвижении по суше менее совершенна по сравнению с филогенетически более древними рыбами [Ноздрачев, Поляков 1994; Андреева, Обухов, 1999].

Переход земноводных к наземному образу жизни явился критическим этапом в филогенезе позвоночных животных и сопровождался кардинальной перестройкой структуры и функции мозжечка. Нервная система в филогенезе, развиваясь, подвергается регрессивным изменениям, перестраивается и замещается новой. Так, например, мозжечок рыб постепенно исчезает, а формирующийся заново мозжечок амфибий не достигает высокого совершенства, отражая адаптационный процесс

приспособления организмов к меняющимся условиям среды путем неравномерного развития ЦНС. По сравнению с рыбами в мозжечке бесхвостых амфибий произошло упрощение одних систем связей и формирование других связей и конфигураций, впоследствии прогрессивно развивающихся в эволюции наземных позвоночных. Таким образом, перестройки центральной нервной системы способствовали переходу земноводных от водного образа жизни к наземной среде обитания [Карамян, 1970; Фанарджян, 2000; Kemali, Breitenberg., 1969].

Согласно классическим исследованиям, мозжечок, являясь центром моторной системы, благодаря специфической деятельности, является органом приспособления организма к влиянию разнообразных факторов внешней среды, таких как сила тяжести и инерция, влияющих на положение тела и перемещение животных [Ноздрачев, Поляков 1994]. Существование организмов в биоте невозможно без двигательных актов, обеспечивающих питание, оборонительные реакции и перемещение в окружающей среде. Двигательная активность земноводных тесно связана с образом жизни в определенной среде обитания (водной, наземно-водной и наземной) и характеризуется разными типами передвижения (плавание, ползание, прыгание), что предполагает высокую степень пластичности звеньев структурно-функциональной организации двигательного анализатора. Именно, локомоторная активность животных, являясь критерием оценки адаптивных возможностей организмов, может объяснить различные морфологические изменения и физиологические перестройки [Андреева, Обухов, 1999].

Нейронная организация мозжечка бесхвостых амфибий отличается однообразием [Ноздрачев, Поляков 1994; Андреева, Обухов, 1999; Kemali, 1969]. У взрослых особей кора мозжечка имеет вид единой гладкой пластины с тремя слоями: молекулярный слой обращен к крыше мозга, почти лишен миелизированных волокон, содержит звездчатые нейроны (ЗН); слой грушевидных нейронов с крупными клетками Пуркинье (КП); зернистый

слой с множеством зернистых клеток (ЗК) и светлым подслоем от входящего афферентного пучка.

В молекулярном слое наблюдаются достаточно крупные звездчатые клетки, не имеющие типичных «корзинок» на теле и дендритах с синаптическими контактами. Аморфный слой КП мозжечка амфибий является несколько примитивным, дендритное поле этих нейронов не столь стереотипно, имеет длинный первичный ствол, а одна клетка содержит 3-4 тысячи шипиков. Каждое лиановидное волокно образует около 300 синапсов на дендрите одной клетки Пуркинье. Тела зернистых нейронов с узким бесцветным ободком цитоплазмы, крупным ядром с ядрышком и хроматофильными глыбками. Аксон зернистых клеток может отходить от разных участков тела клетки, либо от дендрита и его разветвлений. Тела ЗК снабжены короткими, гладкими и немногочисленными дендритами, плотно прилегают друг к другу, и имеют высокую плотность распределения по сравнению с другими клеточными популяциями мозжечка. Дендриты ЗК улавливают и передают раздражение на дендриты КП терминальными разветвлениями в форме рогатки или коготка, что является наиболее ранней примитивной формой.

Наличие у амфибий среди ассоциативных клеток молекулярного и зернистого слоев крупных нейронов, следует связать с примитивным уровнем организации мозжечка, в молекулярном слое которого еще отсутствует дифференцировка звездчатых нейронов, которые расположены по слою крайне редко, а зернистый слой, занимая преобладающее положение в мозжечке, мало дифференцирован и представлен только зернистыми нейронами [Андреева, Обухов, 1999].

Мозжечок амфибий содержит клеточные элементы, свойственные этому отделу мозга для высших позвоночных, с аналогичным характером взаимодействия между ними: возбуждающее влияние оказывают моховидные, лиановидные, параллельные волокна; тормозное - клетки Гольджи, звездчатые клетки, коллатерали аксонов клеток Пуркинье

[Андреева, Обухов, 1999].

Отдельные адаптивные трансформации нервной системы (в частности мозжечка и среднего мозга) были вызваны изменениями опорно-двигательной системы, тканей и органов при выходе земноводных на сушу [Шеперд, 1987]. Данное преобразование способствовало регуляции запрограммированного движения, возникновению, усилению, ослаблению или прекращению каждого отдельного движения, закреплению суставов, сохранению равновесия и поддержанию позы, позволяя первично наземным позвоночным преодолевать силу действующих факторов – инерцию своего тела, водной среды и движение воды.

Таким образом, в процессе филогенеза центральной нервной системы основные эволюционные изменения первых наземных позвоночных животных касались преобразования интегративных отделов головного мозга и относительно умеренных модификаций периферических нервов и нейрогуморальных структур нервной системы, что обеспечило адаптационный процесс филогенеза земноводных и приспособление их к наземно-водному существованию [Шеперд, 1987].

Различия у амфибий разных таксономических групп проявляются на органном, тканевом, клеточном и субклеточном уровнях [Хандогий, Новицкий, 2012; Арзуманян и др., 2013; Plötner et. al., 2010; Nishikawa et. al., 2012]. Среди бесхвостых земноводных виды, входящие в семейство жабы (*Bufo*), менее связаны с водной средой, чем представители семейства лягушки (*Rana*). Данные семейства являются парафилетическими группами и имеют множественные анатомо-физиологические различия в строении [Frost et. al., 2006; Pyron, Wiens, 2011]. Головной мозг бесхвостых земноводных разных семейств также имеет некоторые отличительные особенности, связанные с его размером, уровнем развития и дифференцировки отделов. Так, головной мозг серой жабы по абсолютным размерам и относительному весу крупнее мозга озерной, остромордой и сибирской лягушек.

Передний мозг мощнее развит и более отчетливо дифференцирован на отделы у жаб (семейство *Bufo*). Его объем составляет 51 – 63% объема всего мозга. У представителей семейства *Rana* более удлиненная форма головного мозга и относительно меньшее развитие переднего мозга (14 – 23% объема всего мозга). У бесхвостых земноводных более развит архипаллиум, в нем появляются первые ганглиозные клетки, создающие зачаток пластинки неопаллиума. Заметнее это выражено у представителей семейства *Bufo*, чем у других земноводных, что объясняется их более тесной связью с сушей [Никитенко, 1969].

Уровень развития крыши среднего мозга – высшего оптического центра и его дифференцировка у земноводных связаны с эколого-функциональным значением органа зрения. У бесхвостых амфибий в среднем мозге возникает примитивное четверохолмие с большей степенью анатомического развития у представителей семейства *Bufo*. В их зрительном нерве содержится больше немиелиновых аксонов, что указывает также на высокую дифференцировку их органа зрения.

Черты прогрессивной морфофункциональной организации мозжечка обусловлены более развитой моторикой конечностей при перемещении животных на суше (ползание у представителей семейства *Bufo*) и лучшим развитием оптической системы, высший центр которой – средний мозг [Никитенко, 1969].

Проведение изысканий о строении коры мозжечка и крыши среднего мозга некоторых видов наземных амфибий на территории Омской области с позиции их двигательной активности и филогенеза позвоночных животных произведено Т.Я. Орлянской [2004; 2006; 2008].

При переходе амфибий от водного к наземному образу существования происходили прогрессивные перестройки в строении и функционировании координационных систем, морфофункциональная эволюция среднего мозга и мозжечка, являющихся центрами корреляции нервных функций, замыкания временных связей, моторной, компенсаторной и трофической деятельности.

Таким образом, состояние интегративных отделов головного мозга земноводных отражает филогенетические преобразования нервной системы первых наземных позвоночных животных в области становления идиоадаптаций, их отличительные видовые особенности и перестройки, происходящие на популяционно-клеточном уровне, связанные с приспособлением к обитанию в антропогенно-трансформированной среде. В настоящее время изучение адаптивных процессов в ведущих отделах головного мозга земноводных при действии антропогенных факторов в биоценозах южной части Красноярского края не проводилось и требует пристального внимания исследователей.

### **1.3. Компенсаторно-приспособительные механизмы на уровне нейрон-глиальных клеточных популяций головного мозга при экзо- и эндогенных негативных воздействиях**

Живые организмы являются открытыми системами с процессами саморазвития и саморегуляции, направленными на адаптационные изменения в строении и функционировании всех организменных структур, включая нервную систему. Она обеспечивает взаимосвязь организма со средой обитания, что является необходимым условием развития органического мира и осуществления эволюционных преобразований особей [Лебединский, 2012; Sas и др., 2010].

Нервная система представляет собой совокупность специализированных клеток, выполняющих специфические функции, несвойственные другим тканям. Пронизывая своими отростками все органы и ткани, нервная система объединяет все структуры организма и отдельные системы в единое целое, осуществляя его интеграцию [Шеперд, 1987]. Обладая высокими пластическими возможностями, нервная система активно участвует в регуляции и уравнивании физиологических процессов организма, чутко реагируя на возмущающие воздействия внешней среды и внутренние раздражители. Адаптация организма обеспечивается физиологическими

процессами, происходящими на клеточном, органном, системном и организменном уровнях [Шушпанова и др., 2013; Баев, 2013; Feliciano, 2013; Kazanis, 2013]. Нервная система осуществляет поддержание гомеостаза, и в ходе реакций адаптации защищает от негативных факторов среды, становясь объектом разнообразных, иногда глубоких структурно-функциональных изменений, обеспечивая выживаемость организмов и существование таксонов в меняющихся условиях среды [Петров, Быков, 1987].

В процессе эволюции нервная система приобрела особые черты организации, формирующие ее особенный химический состав и характерный метаболизм [Боголепов, 2001]. Специфические особенности обменных процессов в нервной ткани обеспечивают ее значительную пластичность, высокие компенсаторно-приспособительные возможности, позволяющие стабильно поддерживать определенный уровень физиологического и биохимического функционирования, проводить нервные импульсы, осуществлять процессы возбуждения и торможения, пролиферацию клеток и апоптоз [Петров, Быков, 1987; Kirn, 2010; Imayoshi, 2011; Pushchina, 2012; Grandel, 2013].

Несмотря на то, что формирование нервной системы завершается на ранних этапах развития животных, известная пластичность нервной системы сохраняется до конца онтогенеза (Seki, 2011; Puschina др., 2012; 2013, 2016; Carreira, 2012; Zupanc, 2013). Она заключается в появлении новых терминалей, установлении синаптических связей, формировании и росте дендритных и аксонных ветвлений и избирательной мобилизации секреции факторов, регулирующих пролиферацию и дифференцировку [Liu, 2011; Carreira, 2012; Kazanis, 2013]. Возникновение новых нейронов во многих структурах ЦНС в постэмбриональный период способствует росту и физиологической регенерации структур мозга [Обухов, Пущина, 2011; Обухова, 2013; Обухов и др., 2015; Teles, 2012; Frankland, 2013; Pushchina, 2014]. Нейрогенез проявляется в наибольшей степени в первый период после эмбриогенеза и частично проявляется у взрослых особей при

нейрогуморальной регуляции, травмах и других воздействиях тератогенных факторов [Григорьева, 2011; Chetverukhin, Polenov, 1993; Font et. al., 2001]. Влияние негативных факторов среды на клеточном уровне выражается в изменении морфометрических показателей нервных клеток, их числа, удлинении отростков и усилении секреции [Фетисов, 2011; Ильичева, 2013; Федоров, Ундарова, 2013; Худоерков и др., 2014; Федоров и др., 2015]. Хотя нейроны постоянны, их синаптические связи могут модифицироваться в течение всего онтогенеза путем уменьшения или увеличения их числа. Пластичность при незначительных повреждениях мозга проявляется в частичном восстановлении функций ЦНС, что позволяет сохранить в организме равновесие и поддержать гомеостаз на различных структурных уровнях организации нервной ткани [Петров, Быков, 1987].

Одной из характеристик реактивных изменений нервной системы при действии факторов внешней среды является изменение плотности распределения нейронов в различных отделах ЦНС [Воронцова, Смирнов, 2012; Радионов, 2013].

Нервная система содержит нейроглию, осуществляющую регуляцию внешней среды нервных клеток, участвующую в создании опоры нейронов, обеспечении репарации нервов после повреждения, изоляции и объединении нервных волокон и окончаний, модулирует ионный состав, медиаторы и метаболиты, играющие существенную роль в активации нервных клеток [Шеперд, 1987; Васильев, 2011; Воронцова, 2012]. Глиоциты формируют сложное и важное окружение для нейронов, выполняют барьерную, опорную, изолирующие функции, без которых специфическая деятельность клеток нервной ткани весьма затруднительна, играют определенную роль в развитии дегенеративных и репарационных процессов [Худоерков и др., 2008; Худоерков, Воронков, 2010; Васильев, 2011; Жданкина и др., 2013; Горяйнов, 2013]. Нейроглия обеспечивает условия для формирования потенциала действия и его передачи, контролирует процессы трофического обеспечения [Васильев, 2011].

Под воздействием изменения естественных факторов среды, целенаправленного экспериментального влияния или внедрения антропогенных факторов осуществляются комплексные структурные перестройки нервной системы на уровне реактивных структурных, функциональных, метаболических и количественных преобразований нейронов и глиального окружения [Орлянская, 2002; Худоерков и др., 2008; Скрипник и др., 2011; Пашкова и др., 2012; Воронцова и др., 2012; Коржевский, 2011]. Увеличивается пролиферационная и миграционная активность глиоцитов, количество перинейрональных сателлитов, величина глионейронального индекса [Дробленков, 2011; Фетисов и др., 2011; Варакута и др., 2012; Алексеева и др., 2012; Сафонова и др., 2012; Белоцерковский и др., 2013]. Известно, что астро- и олигодендроциты входят в состав сателлитно-глиальной популяции. Отличаясь друг от друга морфологически и функционально, эти два вида глии внутри нейрон-глиального комплекса представляют единую метаболическую систему, непосредственно влияющую на функциональное состояние нейронов. Установлено, что при повышенной физической и умственной нагрузке активность глиоцитов возрастает, повышается их фоновая активность, и увеличивается число сателлитных глиоцитов и нейронов, окруженных ими [Худоерков и др., 2014; Уранова и др., 2014]. Большой интерес представляют данные нейрону-глиальных взаимоотношений и проблемы их изучения, которым в литературе в настоящее время уделяется пристальное внимание [Воронков и др., 2013; Горяйнов и др., 2013; Но и др., 2011; Colognato, 2011].

При воздействии негативных факторов (свет, ионизирующее излучения, электромагнитное облучение, радиационное воздействие и др.) на организм животных наблюдается изменение морфометрических показателей нейронов, площади их цитоплазмы, ядер и ядрышек [Федоров и др., 2010; Сафонова, 2011; Маслов, 2011; 2012; Гундарова, 2014; Федоров и др., 2015]. Происходит нарушение контура клеток, округление сомы и ядер клеток, вздутие, эктопия ядер, укорочение отростков [Самосудова, 2012]. Поражение нейронов идет

по типу центрального хроматолиза. Такая морфологическая картина является ответной реакцией на различные патологические экзо- и эндогенные воздействия [Худоерков, 2008; Семенов и др, 2011; Сафонова, 2012; Белоцерковский, 2013; Отеллин, 2014]. В дальнейшем может наступать умеренный и резкий гиперхроматоз с появлением угловатых и втянутых контуров тел нейронов и их ядер, кариохромией и гиперхромией цитоплазматических структур. Необратимые изменения в нейронах протекают по типу нейрофагии и появления «клеток-теней» [Белоцерковский, 2013].

Согласно исследованиям ряда авторов [Дюжикова, 2007; Самосудова, 2011; Маслов, 2012; Белоцерковский, 2013; Гундарова, 2014], влияние негативных факторов сказывается на экспрессии генов нервных клеток, приводя к изменению конформации хроматина или снижению содержания ДНК в нейронах. Особый интерес представляют наиболее плотные, высококонденсированные участки хроматина – гетерохроматин. Он оказывает существенное влияние на важнейшие процессы: экспрессию генов эухроматина, пространственную организацию ядра, репликацию, транскрипцию, репарацию [Дюжикова и др., 2007; Дюжикова и др., 2011; Dimitri и др., 2005]. После эмоционально-болевого воздействия и долгосрочного влияния стресса площадь, занимаемая гетерохроматином, снижается, свидетельствуя об уменьшении общего количества гетерохроматина, что связано с избирательной деконденсацией части гетерохроматиновых районов вследствие активации определенных групп генов. В отдаленные сроки площадь гетерохроматина увеличивается, что свидетельствует о процессах конденсации хроматина и возможном подавлении активности определенных генов [Дюжикова и др., 2007; Дюжикова и др., 2011].

При адаптации организмов к условиям окружающей среды в нервных клетках происходят функциональные, химические и структурные перестройки, связанные с изменением в нейронных популяциях

тинкториальных свойств клеток. Тинкториальная гетерогенность нейронов является неспецифическим проявлением прижизненного состояния клеток, отражая уровень их функциональной и метаболической активности [Федоров и др., 2003; Федоров, Ундарова, 2013; Федоров и др., 2015]. Нейроны в гиперхромном состоянии имеют сниженные биосинтетические и биоэнергетические процессы, а в гипохромном состоянии работают с повышенной метаболической активностью. Способность к взаимопревращению нейронов в гипохромное и гиперхромное состояние, свидетельствует о динамичности светлых и темных нейронов.

Вещество Ниссля благодаря своей лабильности является оптимальным маркером для оценки функционального состояния нейронов. При проведении качественных реакций на рибонуклеопротеидные комплексы количество тигроида, его расположение и интенсивность восприятия красителя дает возможность оценить функциональное состояние нервных клеток функционирующих в естественных условиях и при воздействии экзогенных факторов [Калимулина, 2002; Орлянская, 2002; Фетисов, 2011]. Рибонуклеиновые кислоты участвуют в деятельности нервных клеток, обеспечении химической передачи нервного импульса, поэтому их содержание в клетках с большой функциональной нагрузкой и интенсивными процессами синтеза белка должно быть высоким. Исследованиями многих авторов достоверно доказано, что при действии неблагоприятных факторов уменьшается число нормохромных клеток и увеличивается число гипо- и гиперхромных нейронов [Федоров, 2010; Левина, 2011; Ильичева, 2013; Федоров и др., 2015].

Морфохимические исследования на уровне световой микроскопии способствуют изучению механизмов и теоретических основ компенсаторно-приспособительных возможностей нервной системы [Петров и др., 2003; Федоров и др., 2003; Худоевков, Воронков, 2010; Verkhatsky, Butt, 2007].

Нейроны характеризуются высоким уровнем синтетических процессов, развитием метаболического аппарата, интенсивностью биосинтеза РНК и

белков, необходимых для пополнения метаболических и структурных белков цитоплазмы нервных клеток и их отростков. Исследования многих авторов показывают, что при воздействиях негативных факторов концентрация РНК в нервных клетках изменяется [Маслов, 2012; Гундарова, 2014].

Белковый синтез в нервной системе отражает специфическую клеточную организацию и обуславливая стабильность клеточной популяции, без изменения клеточного состава. Обмен белков является модификацией процессов физиологической регенерации нервных клеток, обеспечивающих стабильное и длительное функционирование нейронов в меняющихся условиях обитания. Изменение содержания белков при воздействиях является показателем сдвигов в соотношении между ана- и катаболическими процессами, и рассматривается как объективный критерий состояния пластического обеспечения структур мозга [Герштейн, Корнева, 2008].

Белки нервной системы играют важную роль в специфической деятельности мозга, обеспечивая проводимость, функциональную активность нейронов, осуществление физиологических и мембранных процессов, ферментативных функций. Они участвуют в построении структурной основы ЦНС и её обменных этапах [Мац, 1994; Худоерков, Герштейн, 2000; 2010; Васильев, 2011; Siesjo, 1991; Torre, 1992].

Согласно анализу литературных источников, в функционально различающихся отделах и структурах мозга (зрительном, кожном, двигательном анализаторах) в разных типах нейронов позвоночных животных, содержание общих белков и аминокислот весьма отличается [Герштейн, 2000; Мац, 1994; Шпинькова, и др., 2000; Герштейн и др., 2010]. Неидентичность качественного и количественного состава белков, выявленного методами количественной автордиографии, отражает существование прямой связи между функциональными особенностями нейронов разных структур нервной системы и метаболизмом их белков [Худоерков, 1992; Герштейн и др., 2000; Berciano, 1990; Harvey, 1991].

Морфохимические особенности нейронов, отличающихся

функционально и морфологически, в корково-подкорковых структурах большого мозга выражаются в более высоких показателях количественного состояния и суммарного синтеза белка в нейронах проекционно-эфферентного типа в сравнении с ассоциативным типом клеток. Белковый фонд преобладает в нейронах коры по сравнению с нейронами подкорковых образований. Данная дифференцировка нейронов рассматривается как биологическая закономерность морфохимической пластичности структур нервной системы [Герштейн и др., 2000; Боголепов и др., 2001]. Имеются материалы, указывающие на более интенсивную скорость введения меченых аминокислот в белки нейронов коры мозга, по сравнению с нейронами спинного мозга. Отмечена значительная химическая подвижность белков в нейронах, реализующих более существенные функции [Герштейн, 2010].

Применение интерферометрических и цитометрических методов исследования белкового фонда дало возможность охарактеризовать количественные различия в содержании и концентрации белков, интенсивности ферментативного обмена между нейронами, имеющими морфологические различия (моно- и полимодальные; длинно- и короткоаксонные; сомато-, цито- и кариохромные и др.) и осуществляющими различные функции: ассоциативные, афферентные и эфферентные [Мац, 1994; Савоненко, 1994; Шпинькова, и др., 2000; Яценко, Лютикова, 2012].

Адекватное функциональное состояние нервной системы отражает уровень белкового синтеза и обмена [Герштейн, 2008; Васильев, 2011; Гордон и др., 2012]. Нервные клетки, неспособные к пролиферации, располагают мощной энерго- и белоксинтезирующей системой. Они осуществляют внутриклеточную регенерацию, позволяя клеткам своевременно адаптироваться к изменению воздействий окружающей среды и функционировать в рамках определенной нормы. Нервная система характеризуется гетерогенностью метаболических процессов на уровне клеток и нейронных популяций, что отражается в разных по интенсивности биосинтетических процессах и энергетическом обмене в нейронах. Под

действием различных факторов происходят функциональные изменения деятельности мозга, сопровождающиеся изменением экспрессии белков, их содержания и концентрации, или специфическими биохимическими модификациями и обратимыми трансформациями белковых молекул [Герштейн, 2010; Герштейн, 2012; Павлова и др., 2013; Чурилова и др., 2014; Моргун и др, 2015].

В нервных клетках различного типа при многообразных функциональных реакциях и воздействиях роль ядра в синтезе белков неоднозначна. Изменение метаболизма белков связано с расходом белка в цитоплазме клеток и модификациями в ядрах нейронов, отражающих реакции нервных клеток, как целостных систем [Герштейн, Корнева, 2008]. Нейроны характеризуются особым химическим составом, при этом наблюдаются существенные различия в разных структурах клетки по концентрации белковых веществ и их функциональным группам. Значительная концентрация и однородность распределения белков наблюдается в ядре нейронов и существенно отличается в цитоплазме, что обусловлено типом клеток, их функциональным состоянием и принадлежностью к определенным структурам [Герштейн, 2000; Крысова, 2012]. Белковый синтез свидетельствует о взаимоотношениях ядерных и цитоплазматических структур во внутриклеточном процессе. Между концентрацией РНК и белков в нейронах наблюдается корреляция, а изменение содержания РНК в перикарионе может привести к репарации белков всего нейрона [Григорьева, 1987].

Изучение протеиноархитектоники морфологически отличающихся нейронов позволило рассматривать процессы адаптации и компенсации с позиции химиоархитектоники, обусловленной функциональной и биохимической гетерогенностью нервных клеток и их компонентов [Худоевков, 1992; Савоненко, 1994; Герштейн и др., 2000]. Гетерогенность необходима для биохимической организации мозга, и она может выступать критерием оценки пластичности нервной системы [Герштейн, 2000].

Из анализа экспериментальных данных следует, что к компенсаторно – приспособительным реакциям на уровне химиоархитектоники относятся био- и цитохимические показатели белкового обмена нервных клеток, заключающиеся в увеличении синтеза и концентрации белка, повышении активности ферментов [Герштейн и др., 2000; Орлянская, 2004].

Одним из фундаментальных биологических свойств нервной системы является пластичность нервной ткани, заключающаяся в регенерации и сохранении метаболических процессов в пределах определенной нормы, восстановлении утраченных функций после повреждений и нарушений, вызванных негативными факторами окружающей среды [Григорьева, 2011; Johansson, 2000; Nieto-Samhedro, 2005]. К приспособительным реакциям нервной системы относят динамические колебания процессов метаболизма, морфологические и функциональные трансформации, гистохимические модификации, приводящие к интенсификации или снижению ферментативной активности, увеличению или уменьшению концентрации пластических веществ в нейронах. Данные преобразования отражают функциональные изменения, происходящие в ходе жизнедеятельности животных [Боголепов и др., 2001; Петров и др., 2003; Vergiano и др, 1990].

Исходя из анализа литературных источников следует, что нервная система обладает значительным адаптационным потенциалом. Компенсаторно-приспособительные реакции проявляются в виде морфологических нейрон-глиальных перестроек клеточных популяций, изменениях пластического обмена и цитохимических показателей нейронов. Данные модификации позволяют живым организмам приспособляться к различным экзо- и эндогенным воздействиям на популяционно-клеточном уровне одной из ведущих интегративных систем – нервной системы. В настоящее время исследование адаптационных возможностей нервной системы амфибий при действии антропогенных факторов в биоценозах южной части Красноярского края не проводилось.

## **ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

Отлов амфибий для исследования проведен на территории южной части Красноярского края в весенне-летнее время с 2008 по 2011 гг. Забор образцов головного мозга производился в лаборатории на кафедре биологии с экологией и курсом фармакогнозии ФГБОУ ВО КрасГМУ им. проф. В.Ф. Войно-Ясенецкого Минздрава России.

Экспериментальные исследования были одобрены Локальным Этическим комитетом ФГБОУ ВО КрасГМУ им. проф. В.Ф. Войно-Ясенецкого Минздрава России (протокол № 33/2011 от 2011) и проводились в соответствии с «Правилами проведения работ с использованием экспериментальных животных» (Приложение к приказу Министерства здравоохранения СССР от 12.08.1977 г. № 755), приказом Министерства здравоохранения и социального развития РФ от 23.08.2010 № 708н г. Москва «Об утверждении правил лабораторной практики», Национальным стандартом РФ ГОСТ Р 53434-2009 «Принципы надлежащей лабораторной практики».

### **2.1. Определение объектов и районов исследования**

Для исследования использовались все виды бесхвостых земноводных, обитающих на территории южной части Красноярского края (таблица 1).

На основании анализа Государственных докладов «О состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае» за 2008 – 2011 гг. и данных о загрязнении воздуха (таблица 2) районы, в которых осуществлялась выборка земноводных, были подразделены на три группы: районы с низким уровнем загрязнения (Абанский, Курагинский – НУЗ); районы с повышенным уровнем загрязнения (Шарыповский, Иланский – ПУЗ); районы с высоким уровнем загрязнения (Канский, Березовский – ВУЗ).

Подразделение районов на группы осуществлялось на основании данных о количестве выбросов загрязняющих веществ в атмосферу в районах края (таблица 2, рисунок 1), уровне загрязнения воды в водоемах по

санитарно-химическим и микробиологическим показателям, загрязнению почвы, доли эксплуатируемых земель и платы за негативное влияние на природу по районам края [Государственный доклад, 2009; 2010; 2011; 2012].

Таблица 1 – Систематическое положение и видовой состав амфибий

Класс	Отряд	Семейство	Род	Вид	№ и название биотопа, район исследования и выборка
Amphibia - Амфибии	Anura - Бесхвостые амфибии	Bufonidae - Жабы	Bufo - Жабы	<i>Bufo bufo</i> Linne, 1758 - серая (обыкновенная) жаба	1. пойма р. Берешь Шарыповский р-н (n = 5)
					2. пойма р. Канзыба Курагинский р-н (n = 7)
		Ranidae - Лягушки	Rana - Лягушки	<i>Rana arvalis</i> Nilsson, 1842 - остромордая лягушка	3. р. Березовка, Березовский р- н (n = 5)
					4. искусственный пруд Канский р-н (n = 5)
					5. пруд Татанщик Абанский р- н (n = 8)
					6. пруд Егоровка Абанский р-н (n = 10)
					7. р. Берешь Шарыповский р-н (n = 9)
					8. пруд п. Шарыпово (n = 10)
					9. пойма р. Берешь Шарыповский р-н (n = 7)
				<i>Rana amurensis</i> Boulenger, 1886 - сибирская лягушка	10. искусственный пруд Канский р-н (n = 6)
					11. оз. Кунгул Иланский р-н (n = 8)

Таблица 2 – Значения фоновых концентраций загрязняющих веществ в атмосферном воздухе населенных пунктов Красноярского края, мг/м<sup>3</sup>

Название населенного пункта, района	Взвешенные вещества	Диоксид серы	Оксид углерода	Диоксид азота
1. п. Шарыпово, Шарыповского района	0,31	0,024	3,2	0,054
2. п. Курагино, Курагинского района	0,22	0,025	2,5	0,074
3. с. Березовка, Березовского района	0,8	0,022	3,8	0,11
4. г. Канск, Канского района	0,5	0,12	2,0	0,09
5. п. Абан, Абанского района	0,17	0,015	1,5	0,05
6. г. Иланский, Иланского района	0,2	0,028	1,4	0,03

Примечание: В таблице использованы данные федеральной службы по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды ФГБУ «Среднесибирского УГМС» Территориального центра по мониторингу загрязнения окружающей среды за 2011 г.

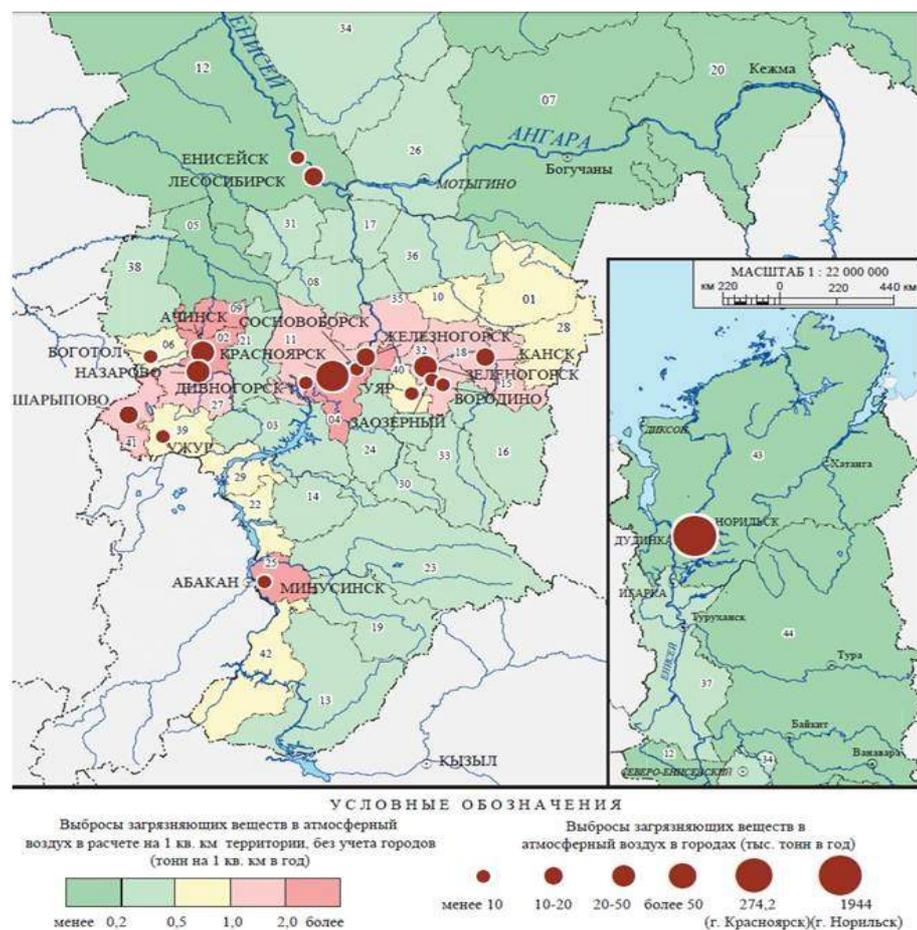


Рисунок 1 – Валовые выбросы загрязняющих веществ в муниципальных районах и городах Красноярского края в 2010 г. [Государственный доклад, 2011]

## 2.2. Отлов и определение вида земноводных

Отлов земноводных осуществлялся по методикам для полевых исследований земноводных [Ананьева и др., 1998]. Амфибии помещались в контейнеры для транспортировки и доставлялись в лабораторию для забора материала. Идентификация видов проведена по морфологическим признакам с помощью определителей земноводных [Банников и др., 1977; Ананьева и др., 1998; Кузьмин, 2012; Чупров, 2013]. При проведении исследования использованы общепринятые измерения морфологических признаков бесхвостых земноводных [Банников и др., 1977].

При определении необходимого числа особей для исследования использована формула:  $n = t \times t / k$ , где  $t$  – нормированное отклонение,  $k$  – коэффициент объема выборки (Автандилов, 1990; Лакин, 1990). Исходя из

расчетов количество материала необходимого для того, чтобы иметь основание сделать определенные выводы для исследования составляет не менее 3 – 5 особей.

Взвешивание земноводных проводилось на электронных весах с разрешающими возможностями от 0,1 до 500 г.

### 2.3. Определение пола и возраста амфибий

Половую принадлежность земноводных устанавливали по наличию (у самцов) резонаторов (*Pelophylax ridibundus*), а также брачных мозолей (у самцов всех видов) [Банников и др., 1977]. У отловленных амфибий половозрелость определяли по состоянию гонад [Ноздрачев, Поляков 1994].

### 2.4. Забор и фиксация материала для исследования

После воздушно-эфирного наркоза проводилась декапитация амфибий. Головной мозг извлекали и помещали в фиксатор (жидкость Карнуа), затем по общепринятым гистологическим методикам осуществлялась заливка образцов мозга и изготовление серийных срезов толщиной 5 – 6 мкм на санном микротоме «Slide 2002».

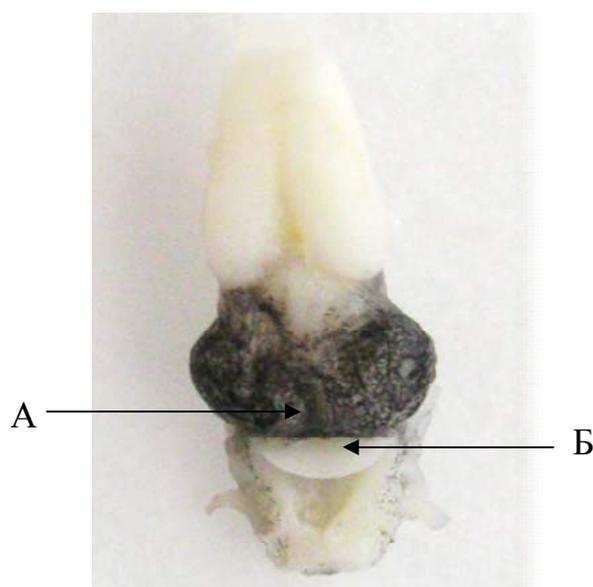


Рисунок 2 – Головной мозг остромордой лягушки

А – средний мозг, Б – мозжечок

На срезах, толщиной 5 – 6 мкм, проводили качественные реакции на рибонуклеопротеидные комплексы (РНП), окрашивали тионином по Нисслию в модификации И.В. Викторова (1969) [Викторов, 1969]. Для определения содержания общих водонерастворимых белков и метаболической активности нейронов срезы окрашивали амидочерным (АЧ 10 Б). На гистологических препаратах с помощью микроскопа Zeiss Axioskop со встроенной видеокамерой и прилагаемым программным обеспечением (Axio Vision LE Rel. 4.3) количественными методами исследованы популяции нейронов и глии слоев коры мозжечка и VI слоя крыши среднего мозга амфибий.

## **2.5. Исследуемые структуры**

У всех изучаемых видов животных исследование структур мозга проводилось по единой схеме, с использованием единых методик. Структуры головного мозга (рисунок 3) дифференцировали по атласам мозга земноводных [Kemali, 1969]. У амфибий ихтиопсидный тип головного мозга, следовательно, высшими интегрирующими центрами являются средний мозг и мозжечок. Данные структуры обеспечивают связь животных с окружающей средой, обеспечивая их координацию движений в пространстве [Андреева, Обухов, 1999].

Крыша среднего мозга земноводных состоит из поверхностного, центрального и перивентрикулярного слоев. Последние два слоя (центральный и перивентрикулярный) объединяются в так называемое центральное серое вещество, в котором выделяют 9 слоев. В перивентрикулярный слой входят 1 - 6 слои крыши среднего мозга [Герентьев, 1950; Ноздрачев, Поляков, 1994; Андреева, Обухов, 1999]. В данной работе изучены эфферентные нейроны VI (наружного зернистого слоя) крыши среднего мозга земноводных, идентичные IV слою крыши среднего мозга костных рыб [Андреева, Обухов, 1999; Орлянская, 2006].

В коре мозжечка, обеспечивающего координацию и регуляцию движений земноводных, исследованы нейрон-глиальные популяции

молекулярного слоя представлены звездчатыми нейронами (ЗН), слоя грушевидных нейронов с эфферентными клетками Пуркинье (КП) и нейронные популяции зернистого слоя с многочисленными зернистыми клетками (ЗК).

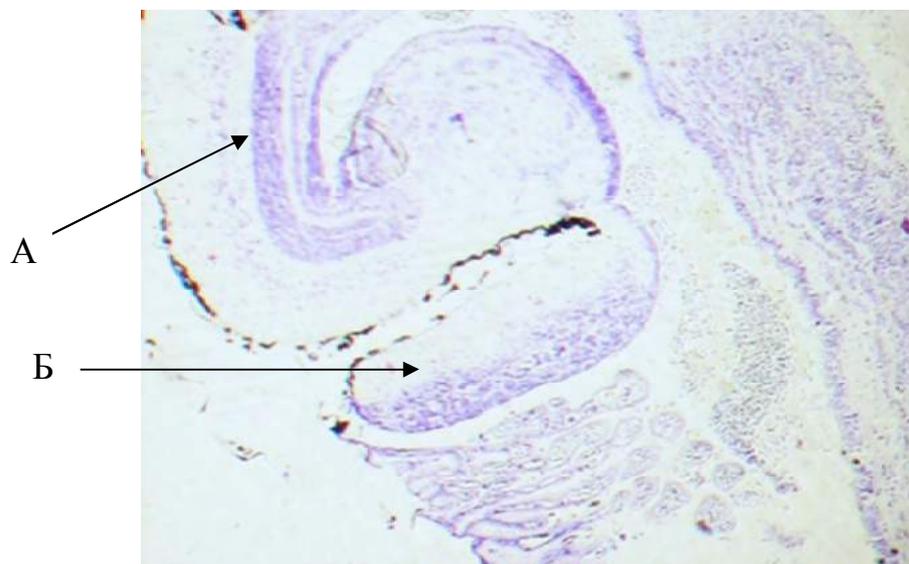


Рисунок 3 – Сагиттальный гистологический срез мозга остромордой лягушки. А – средний мозг, Б – мозжечок. Окраска по Ниссию, ув. 10x4.

## 2.6. Методы гистологического анализа

### 2.6.1. Изучение нейрон-глиальных популяций в отделах мозга амфибий (окраска тионином по методу Ниссля в модификации И.В. Викторова)

Для вычисления плотности нейронов и глиоцитов рассчитывалось число клеток, приходящихся на единицу площади стандартной микрометрической сетки (квадратно-сетчатая окулярная вставка с 289 точками) с площадью одного деления  $112,78 \text{ мкм}^2$ , затем производили перерасчет на  $1 \text{ мм}^2$  [Автандилов, 1990]. Снятие параметров проводилось при увеличении микроскопа 10x40 и толщине срезов 5-6 мкм. На препаратах морфометрировали по 100 полей зрения на срезах мозжечка и среднего мозга, изготовленных от 5 - 10 амфибий. Плотность в  $1 \text{ мм}^2$  определяли, используя данные среднего количества клеток в 100 полях зрения.

В VI слое среднего мозга, в молекулярном слое и в слое грушевидных нейронов мозжечка подсчитывали плотность свободных (астроцитов и олигодендроцитов) и перинеурональных (сателлитных олигодендроцитов) глиоцитов [Мац, 1994]. За сателлиты принимали клетки, примыкающие к нейрону или удаленные от тела нейрона на расстояние, не превышающее диаметр ядра глиоцита [Худоевков, Воронков, 2010; Алексеева и др., 2012; Боголепова и др., 2015; Elson, 2004]. Количество глиальных клеток, приходящихся на один нейрон (ГНИ), рассчитывали как соотношение числа глиальных клеток к числу нервных клеток ( $N_{гл} / N_{нк}$ ).

Нейроглия в настоящее время рассматривается не только как среда, обеспечивающая нормальное состояние нейронов, но и как равноправный партнер, взаимодействующий с нейронами на нейротрансмиттерном и метаболических уровнях [Худоевков, 2010; Verkhratsky, 2007]. Глионейрональные индексы (ГНИ) характеризуют трофическую потребность нейронов и указывают на возможность развития процессов декомпенсации при воздействии неблагоприятных факторов.

Количественные морфологические исследования клеточных популяций нервной системы являются одними из основных методов, дающих возможность получения объективных критериев структурной организации отделов мозга, и выявления закономерностей становления нервной системы в ходе эволюции позвоночных животных [Автандилов, 1990].

Для морфометрии препараты срезов мозга, окрашенные тионином по методу Ниссля в модификации И.В. Викторова (1969), фотографировали на микроскопе Olympus BX45 насадкой для фото-видеодокументации Olympus DP25 и пакетом компьютерного программного обеспечения Cell<sup>^</sup>D (объектив  $\times 40$ ). Морфометрию проводили на клетках с сохранной структурой в программах «NIS-Elements D» и «JMicroVision 1.2.7» (Жуков, 2015). Изучены площади (S): тела клетки (S клетки) – St; цитоплазмы (S цитоплазмы) – Sц; ядра (S ядра) – Sя; структурный ядерно-цитоплазматический коэффициент (сЯЦК), отношение Sя / Sц (рисунок 4).

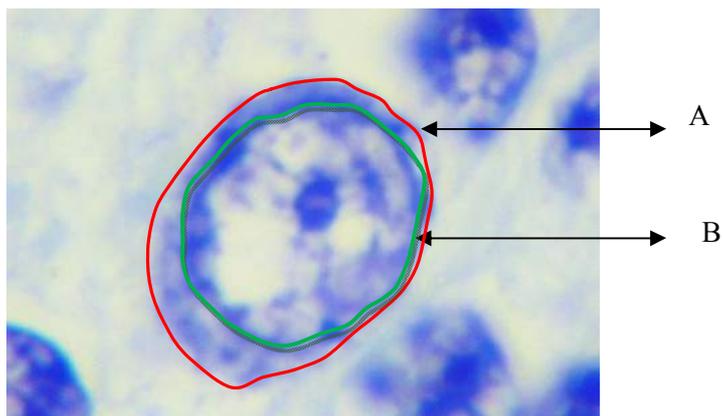


Рисунок 4 – Клетки Пуркинье слоя грушевидных нейронов и снимаемые морфологические параметры. Окраска по Нисслю, ув. 10x100.

А – площадь цитоплазмы, В – площадь ядра.

В популяциях клеток слоя грушевидных нейронов коры мозжечка и VI слоя крыши среднего мозга подсчитывали число нейронов без деструктивных нарушений, функционирующих в пределах нормы, с разной степенью хроматофилии цитоплазмы по методике модифицированной Т.М. Лютиковой [Лютикова, 2011]. Фиксировали количество нейронов каждого типа в поле зрения. Вычисляли процентное отношение клеток каждого типа к их суммарному количеству.

Хроматофилия характеризует функциональную и метаболическую активность нейронов, позволяя оценивать и прогнозировать состояние нервных клеток. По степени хроматофилии цитоплазмы клетки разделяли на [Федоров, 2003; Фетисов и др., 2008, Калимуллина, 2012]:

- нормохромные, имеющие бледно окрашенное ядро, с дифференцированным базофильным ядрышком расположенным в центре, умеренно базофильной цитоплазмой с хорошо различимыми равномерно распределенными глыбками тигроида;

- гипохромные, имеющие бледно окрашенную цитоплазму, практически лишенную тигроида, четко очерченное ядро (с повышенной функциональной активностью);

– гиперхромные, имеющие интенсивно окрашенную базофильную цитоплазму со светлым ядром и четко различимым ядрышком (находятся в состоянии покоя).

Функционирование нейронов зернистого слоя коры мозжечка оценивалось по числу гетерохроматиновых глыбок в ядрах и характеру их распределения в зернистых нейронах [Григорьева, 1987]. Анализировали число глыбок в 10 клетках в 10 полях зрения у особей каждого вида земноводных, расчет производили на 100 клеток от каждой особи. Дифференцировали ЗК по числу глыбок хроматина на три группы: 1 – с низким содержанием (2 – 3 крупных глыбки); 2 – средним содержанием (от 4 до 7 глыбок средних размеров); 3 – с высоким содержанием (8-9 и более мелких глыбок хроматина).

Фотографии слоев изученных отделов головного мозга амфибий сделаны на микроскопе Olympus BX45 с насадкой для фото-видеодокументации Olympus (объектив  $\times 20$ ,  $\times 40$ ).

### **2.6.2. Определение белкового фонда нейронов (окраска амидочерным 10 Б)**

Информативным количественным цитохимическим методом (цифровой микроскопией) проведен анализ белкового фонда популяций нейронов коры мозжечка и VI слоя крыши среднего мозга бесхвостых земноводных.

Для количественного определения общих водонерастворимых белков в цитоплазме и ядрах нейронов слоев коры мозжечка и VI слоя крыши среднего мозга использовали окраску амидочёрным 10 Б [Лютикова и др., 2011]. Определяли суммарное содержание водонерастворимых белков, составляющих основу сухого веса клеточных структур, в единицах оптической плотности ( $\text{пкг/мкм}^2$ ) с помощью микроскопа Zeiss Axioskop со встроенной видеокамерой и программным обеспечением (Axio Vision LE Rel. 4.3) в монохроматическом свете при длине волны  $\lambda = 620$  нм (100 клеток каждого слоя) (рисунок 5, 6).

При работе использованы следующие показатели: Мя - содержание белков в ядре; Мц – содержание белков в цитоплазме; фЯЦК - функциональный ЯЦК

(Мя / Мц); Ся - концентрация белков в ядре; Сц - концентрация белков в цитоплазме; рЯЦК - регуляторный ЯЦК (Ся / Сц). Для подсчета показателей Мц и Мя использованы линейные параметры: St, Sя, Sц [Мац, 1994].

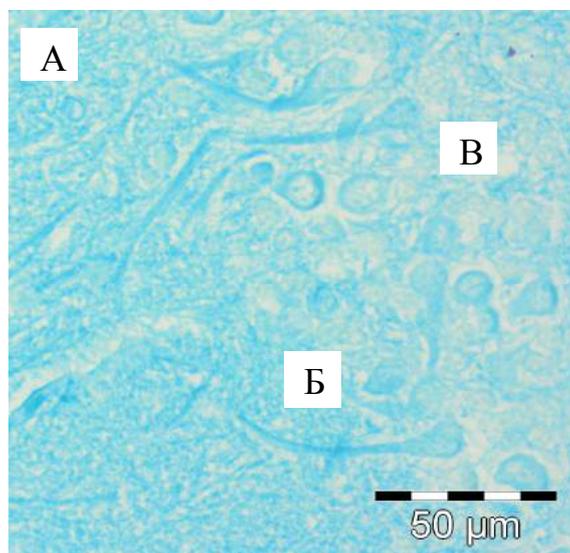


Рисунок 5 – Нейроны слоев коры мозжечка остромордой лягушки. Окраска амидочерным 10 Б, ув. 10x40. А – звездчатые нейроны (ЗН), Б – клетки Пуркинье (КП), В – зернистые клетки (ЗК)

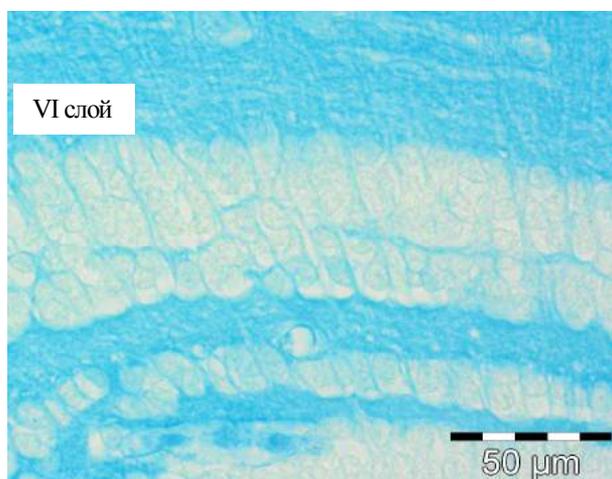


Рисунок 6 – Нейроны VI слоя крыши среднего мозга остромордой лягушки. Окраска амидочерным 10 Б, ув. 10x40.

При проведении исследования белкового обмена в нервных клетках показатели плотности содержания белка в ядре (Мя) и цитоплазме (Мц) анализируются как показатели функционального уровня, а концентрация белка показатель регуляторного уровня [Савоненко, 1994].

цитоплазматические коэффициенты отражают уровень метаболических взаимоотношений между ядром и цитоплазмой в различных условиях жизнедеятельности клеток [Леонтюк, 1998].

Гистохимические исследования проводились в клетках и тканях с сохранной структурой, с возможностью качественного и количественного анализа продуктов ассимиляции и диссимиляции на месте их прижизненной локализации. Поэтому определение интегральных характеристик белкового обмена информативно в отношении адаптаций амфибий к влиянию антропогенных факторов среды.

### **2.7. Статистическая обработка результатов**

На основании анализа научных работ в области морфологии для статистического анализа морфометрических данных были использованы методы описательной статистики, позволяющие осмыслить характер полученных данных, обобщить первичные результаты, характер расположения выборки относительно числовой прямой и форму ее распределения. Полученные цифровые данные морфометрических признаков обсчитывали, используя общепринятые формулы, предложенные в руководствах по морфометрии [Автандилов, 1990; Леонтюк, 1998]. Для расчета морфологических параметров использовались площади профильного поля сечения тела клетки, цитоплазмы и ядра.

Обработка цифрового материала проводилась с использованием пакета программ “Statistica 6.0” и статистического пакета MS Excel 2003. Для выбора критерия оценки значимости различий проверяли соответствие формы распределения нормальному закону, используя критерий Колмогорова–Смирнова с поправкой Лилиефорца. Учитывая, что этим условиям удовлетворяла лишь часть эмпирических распределений признаков, проверку гипотезы о равенстве генеральных средних во всех случаях проводили с помощью непараметрических критериев. Общее межгрупповое различие оценивалось при помощи H-критерия Крускала-

Уоллиса. Для сравнения показателей в двух группах земноводных одного вида применяли критерий Манна–Уитни (программа “Statistica 6.0”). Для многогрупповых сравнений в выборках равного объема у амфибий разных видов, использовали непараметрический вариант критерия Ньюмана-Кейлса (по формуле:  $q = \frac{R_A - R_B}{\sqrt{\frac{n^2 l (n+1)}{12}}}$ , где  $R_A$   $R_B$  – суммы рангов двух сравниваемых выборок,  $n$  – объем каждой выборки,  $l$  – интервал сравнения) в программе EXCEL STAT [Малета, 1992; Гланц, 1999]. Различия между сравниваемыми показателями при всех методах считали статистически значимыми при  $p < 0,05$ . Статистические данные представлены в виде Me [25%; 75%], где - 25 – квартиль называется первым (нижним) квартилем, 75-квартиль третьим (верхним) квартилем. Интерквартильным размахом называется разность между третьим и первым квартилями, являющейся характеристикой разброса распределения величины и является непараметрическим аналогом дисперсии.

Перечисленные критерии статистики достаточно полно описывают свойства исследуемых характеристик, позволяют сравнивать их, абстрагировавшись от особенностей единичного наблюдения, и делать выводы об основных тенденциях изменений структур клеточных популяций.

Изучение морфоцитохимических параметров клеточных популяций VI слоя крыши среднего мозга и слоев коры мозжечка у изученных видов амфибий велось в направлении сравнительного анализа компенсаторно-приспособительных реакций на уровне нейрон-глиальных комплексов структур мозга земноводных, обитающих на территории Красноярского края с разным уровнем антропогенного воздействия.

### ГЛАВА 3. МОРФОЦИТОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ НЕЙРОН-ГЛИАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ VI СЛОЯ КРЫШИ СРЕДНЕГО МОЗГА БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

У земноводных средний мозг является высшим интегрирующим центром, поэтому он получает мощное развитие по сравнению с другими отделами, особенно передним мозгом. Крыша среднего мозга земноводных вздута в виде парных зрительных долей и насчитывает девять слоев [Андреева, Обухов, 1999]. Она выполняет значение основного центра соматической, слуховой и особенно зрительной рецепции, позволяя адаптироваться в новой наземной среде обитания. В среднем мозге амфибий VI слой является эфферентным слоем крыши, выносящим информацию за пределы данного отдела в текто-спинальный тракт, и характеризуется наличием карихромных нейронов с крупным ядром и небольшим ободком цитоплазмы Андреева, Обухов, 1999; [Орлянская и др, 2006, 2004].

#### 3.1. Сравнительная характеристика клеточных популяций VI слоя крыши среднего мозга серой жабы (*Bufo bufo* L.)

Серая жаба (*Bufo Bufo*), распространена в черневой и светлохвойной тайге, в островных лесостепях подтаежной зоны, а также в северных и южных лесостепях Средней Сибири (рисунок 7). Жаба предпочитает увлажненные интразональные биотопы (поймы крупных и малых рек, кочкарниковые болота, заболоченные и сенокосные луга; искусственные пруды) [Городилова, 2010; Баранов, Городилова, 2015].

На территории края серая жаба отловлена из двух биотопов: 1 биотоп – пойма реки Берешь Шарыповский район ( $n = 5$ ,  $m = 35,7 \pm 1,5$  г), 2 биотоп – пойма р. Канзыба Курагинский район ( $n = 7$ ,  $m = 48,6 \pm 0,9$  г).

В VI слое показатели St нервных клеток имеет диапазон от  $14,8 \text{ мкм}^2$  у особей биотопа 1 до  $20,7 \text{ мкм}^2$  у особей биотопа 2. Площадь цитоплазмы у серой жабы (биотоп 2) составила  $7,4 \text{ мкм}^2$ , у жаб 1 биотопа показатели значимо ниже ( $6,0 \text{ мкм}^2$ ) в 1,2 раза (таблица 3).



Рисунок 7 – Серая жаба (*Bufo bufo*), пойма р. Берешь Шарыповский район, июль 2009 г.

Таблица 3 – Сравнительные морфоцитохимические характеристики нейронных популяций VI слоя крыши среднего мозга серой жабы (*B. bufo*)

Показатель	1 - биотоп <i>B. bufo</i>	2 - биотоп <i>B. bufo</i>	Значения p
	Me [25%; 75%]		
	Морфологические параметры нейронов (мкм <sup>2</sup> ) и их производные		
St	14,8 [13,0; 17,7]	20,7 [17,4; 23,6]	p < 0,001
Ся	8,9 [7,9; 11,3]	13,1 [10,7; 15,4]	p < 0,001
Сц	6,0 [5,2; 6,6]	7,4 [6,5; 8,2]	p < 0,001
сЯЦК	1,6 [1,5; 1,7]	1,7 [1,6; 2,0]	p < 0,001
Показатели системы «нейрон-глия» (1 мм <sup>2</sup> ), абс. число			
ρ нейронов	9143,9 [8312,6; 9698,1]	8617,4 [7943,2; 9421,0]	p = 0,016
ρ глии своб.	3879,2 [3325,1; 4433,4]	2770,9 [2216,7; 3325,1]	p < 0,001
ρ глии сат.	2493,8 [2216,7; 2770,9]	1939,6 [1662,5; 2216,7]	p < 0,001
ГНИ своб.	0,4 [0,4; 0,5]	0,3 [0,3; 0,3]	p < 0,001
ГНИ сат.	0,3 [0,3; 0,3]	0,2 [0,2; 0,3]	p < 0,001
Хроматофилия нейронов, %			
нормохромные	61,9 [60,0; 66,7]	63,5 [57,1; 69,4]	p = 0,522
гиперхромные	22,9 [20,6; 24,2]	20,8 [17,5; 26,7]	p = 0,222
гипохромные	15,0 [12,9; 16,7]	14,6 [11,8; 17,5]	p = 0,384
Состояние фонда общих водонерастворимых белков, пкг/мкм <sup>2</sup>			
Сц	0,5 [0,5; 0,6]	0,5 [0,5; 0,5]	p < 0,001
Ся	0,2 [0,2; 0,3]	0,2 [0,2; 0,3]	p = 0,105
рЯЦК	0,5 [0,4; 0,6]	0,5 [0,4; 0,6]	p = 0,618
Мц	3,1 [2,6; 3,6]	3,6 [3,1; 4,0]	p < 0,001
Мя	2,4 [1,6; 3,2]	2,7 [2,0; 3,6]	p = 0,003
фЯЦК	0,7 [0,6; 1,0]	0,8 [0,6; 1,0]	p = 0,128

Примечание: St – площадь тела нервной клетки; Сц – цитоплазмы, Ся – ядра; сЯЦК –

структурный ядерно-цитоплазматический коэффициент;  $\rho$  - плотность; своб. – свободная глия; сат. – сателлитная глия; ГНИ – глио-нейрональный индекс; Мя – содержание общих водонерастворимых белков в ядре; Мц – содержание белков в цитоплазме; фЯЦК – функциональный ЯЦК (Мя/Мц); Ся – концентрация белков в ядре; Сц – концентрация белков в цитоплазме; рЯЦК – регуляторный ЯЦК (Ся/Сц); значимость различий по сравнению с показателями особей биотопа 1 (критерий Манна-Уитни).

Нейроны VI слоя являются карохромными ( $S_{я} > S_{ц}$ ), площади ядер у жаб из разных биотопов варьируют от 8,9 мкм<sup>2</sup>, до 13,1 мкм<sup>2</sup>. Структурный ЯЦК клеток составил 1,6 у жаб биотопа 1 и 1,7 у жаб биотопа 2, т.е. Ся во всех нейронах данного слоя превышает Сц (таблица 3).

По оценке хромотофильной субстанции в популяциях нейронов VI слоя у *B. bufo* в сравниваемых биотопах наблюдается однонаправленная вариабельность распределения тигроидного вещества в цитоплазме нейронов: преобладали нормохромные клетки, в меньшем количестве присутствовали темные гиперхромные и реже встречались светлые гипохромные нейроны. Варьирование нейрональной популяции земноводных по анализируемому показателю свидетельствует о приспособлении на клеточном уровне к условиям среды с помощью перестройки функционирования белоксинтезирующей системы (таблица 3).

Значения показателей плотности нервных клеток в VI слое крыши среднего мозга жаб разных биотопов различаются не достоверно. Плотность глиоцитов (свободных (3879) и сателлитных (2493)) в VI слое преобладает у жаб биотопа 1, что свидетельствует о более интенсивных пролиферативных процессах. В нейрональных популяциях ГНИ своб. у жаб биотопа 1 в 1,3 раза выше, чем у жаб биотопа 2. Показатель ГНИ сат. преобладал в 1,5 раза у жаб биотопа 1 по сравнению с особями биотопа 2 (таблица 3), что указывает на усиление интенсивности пролиферации глиальных клеток, выполняющих трофическую функцию и обеспечивая нервным клеткам питательными веществами, восстанавливая и усиливая их функциональные способности.

Вариабельность плотности распределения нейронов в популяциях клеток VI слоя крыши среднего мозга *B. bufo* двух биотопов, можно объяснить их размерными характеристиками. Выявляется обратная зависимость: в биотопе 1 St, Sц и Sя нейроцитов меньше, чем в биотопе 2, а плотность мелких нейронов выше в биотопе 1 (рисунок 8).

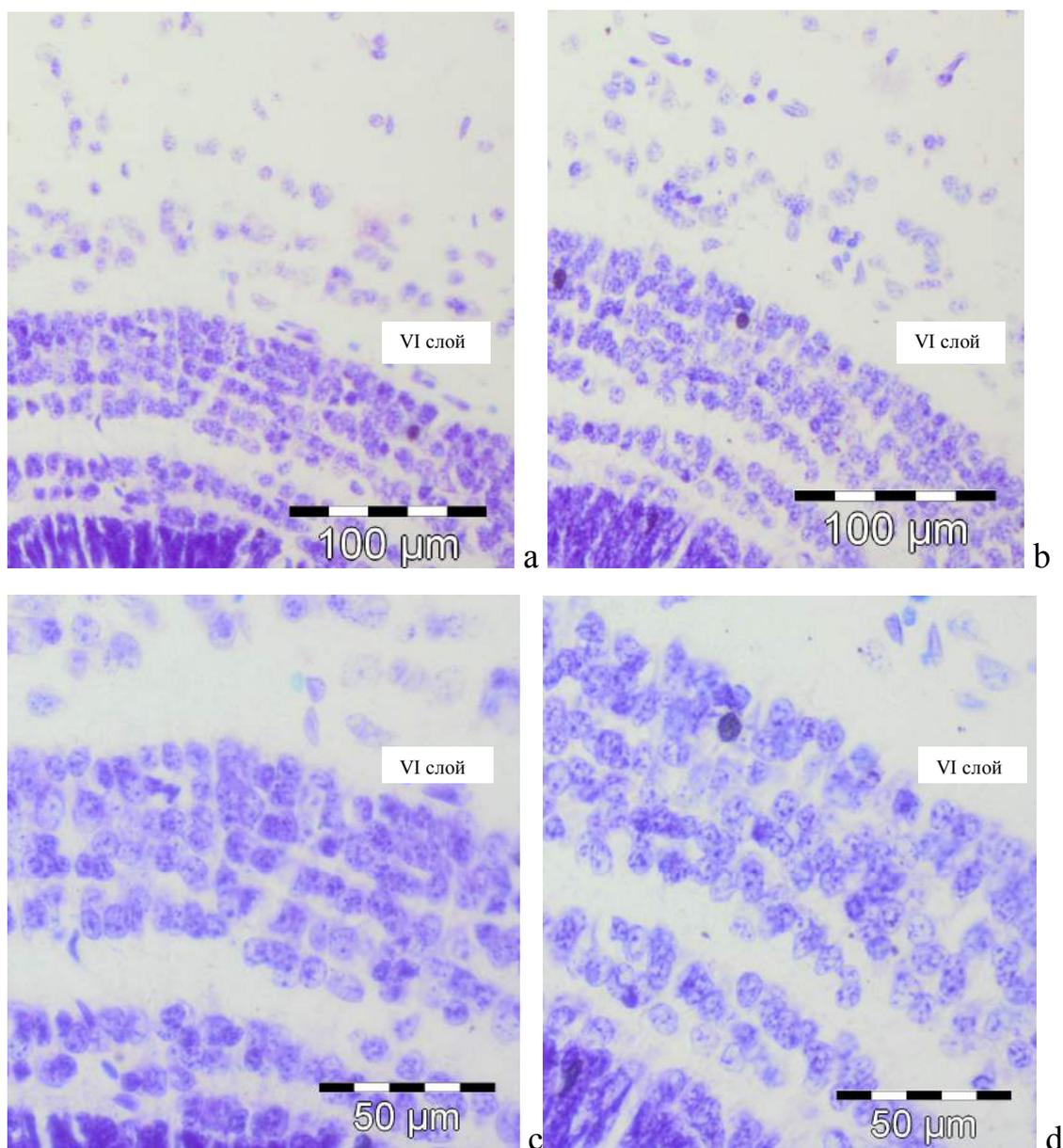


Рисунок 8 – Плотность нейронов крыши среднего мозга серой жабы, I – VI слои. Окраска по Нисслю. а, с – *B. bufo* пойма р. Берешь Шарыповский район, б, d – *B. bufo* пойма р. Канзыба Курагинский район, ув. 10x20; с, d – нейроны VI слоя, ув. 10x40

Таким образом, в VI слое крыши среднего мозга *B. bufo* 1 биотопа нервные клетки имеют меньшую площадь клеток с более высокой плотностью глиоцитов для обеспечения оптимальной деятельности мозга серой жабы в условиях существования в пойме р. Берешь Шарыповского района, на территории с повышенным уровнем загрязнения.

У *B. bufo* биотопов 1 и 2 средние значения концентрации белков в цитоплазме нейронов (Сц) превышают их значения в ядре (Ся) в 2,5 раза. Значения рЯЦК жаб изученных биотопов достоверно не различаются. Содержание белков в цитоплазме (Мц) превышает содержание белков в ядре (Мя) в 1,3 раза. Повышение значений показателей Мц и Мя у *B. bufo* 2 биотопа свидетельствует об увеличении содержания белков в цитоплазме и ядрах нейронов, повышении функциональной активности нервных клеток данного слоя. Значения фЯЦК у жаб изучаемых биотопов имеют близкие значения 0,7 – 0,8 и свидетельствуют о преобладании белков в цитоплазме по сравнению с ядрами клеток (таблица 3).

Нейрон-глиальные популяции VI слоя крыши среднего мозга серой жабы имеют характерные отличительные видовые особенности: Ст нейронов 20,7 [17,4; 23,6] мкм<sup>2</sup>, Ся 13,1 [10,7; 15,4] мкм<sup>2</sup>, Сц 7,4 [6,5; 8,2] мкм<sup>2</sup>, плотность нервных клеток 8617,4 [7943,2; 9421,0], плотность свободных глиоцитов 2770,9 [2216,7; 3325,1], плотность сателлитных глиоцитов 1939,6 [1662,5; 2216,7], количество нормохромных клеток 63,5 [57,1; 69,4], гиперхромных 20,8 [17,5; 26,7], гипохромных 14,6 [11,8; 17,5], концентрация общих водонерастворимых белков в цитоплазме 0,5 [0,5; 0,5] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах 0,2 [0,2; 0,3] пкг/мкм<sup>2</sup> нейронов, содержание их в цитоплазме 3,6 [3,1; 4,0] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах 2,7 [2,0; 3,6] пкг/мкм<sup>2</sup> нейронов белков.

В клеточных популяциях VI слоя *B. bufo* поймы реки Берешь Шарыповского района (биотоп 1), обитающих на территории с повышенным уровнем загрязнения, наблюдается достоверное снижение площади тела нервных клеток (на 28,5%), увеличение плотности распределения свободных (на 28,6%) и сателлитных (на 22,2%) глиоцитов, уменьшение содержания в

цитоплазме (на 13,8%) и ядрах (на 11%) нейронов общих водонерастворимых белков. В клеточных популяциях данного слоя у особей обоих биотопов наблюдается снижение доли нормохромных клеток и увеличение количества гипо- и гиперхромных нейронов. Данные изменения свидетельствуют об адаптивных перестройках в изучаемых клеточных популяциях по сравнению с жабами из района с низким уровнем загрязнения (поймы р. Канзыба, биотоп 2), и направлены на поддержание гомеостаза в биотопе с повышенным уровнем антропогенной трансформации.

### **3.2. Сравнительная характеристика клеточных популяций VI слоя крыши среднего мозга остромордой лягушки (*Rana arvalis* N.)**

Остромордая лягушка (рисунок 9) является фоновым видом на территории южной части Средней Сибири, заселяя благоприятные для жизни биотопы: старицы, заливные и заболоченные луга, низинные болота, искусственные озера, пойменные леса и временные водоемы [Городилова, 2010; Баранов, Городилова, 2015].



Рисунок 9 – Остромордая лягушка (*R. arvalis*), искусственный пруд Канского района, июль 2009 г.

На территории Красноярского края был произведен забор пяти групп *Rana arvalis* из следующих биотопов:

- 3 биотоп - р. Березовка, Березовский район (n = 5, m = 17,5 ± 1,8 г),
- 4 биотоп - искусственный пруд Канского района (n = 5, m = 16,1 ± 1,2 г),
- 5 биотоп - пруд Татанщик Абанского района (n = 8, m = 19,3 ± 1,6 г),
- 6 биотоп - пруд Егоровка Абанского района (n = 10, m = 18,8 ± 1,9 г),
- 7 биотоп - пойма р. Берешь Шарыповского района (n = 9, m = 16,8 ± 1,5 г).

Сопоставление параметров площади St клеток VI слоя крыши среднего мозга *Rana arvalis* выявило в исследуемых биотопах вариабельность показателей в диапазоне: 16,2 мкм<sup>2</sup> > 16,0 мкм<sup>2</sup> > 15,5 мкм<sup>2</sup> > 14,9 мкм<sup>2</sup> > 14,8 мкм<sup>2</sup>. Самые крупные нейроны в VI слое у остромордой лягушки из поймы р. Берешь (биотоп 7), близкие к ним показатели у особей биотопа 3 (таблица 4).

Таблица 4 – Морфологические характеристики нейронных популяций VI слоя крыши среднего мозга остромордой лягушки (*R. arvalis*)

№ и название биотопа	St	Ся	Сц	сЯЦК
	Me [25%; 75%], мкм <sup>2</sup>			
3 - р. Березовка, Березовский р-н	16,0 [14,2; 18,5]	9,3 [8,1; 11,3]	6,5 [5,8; 7,4]	1,4 [1,3; 1,6]
4 - искусственный пруд Канский р-н	15,5 [13,6; 17,3]	9,6 [8,4; 11,0]	5,8 [5,3; 6,5]	1,6 [1,5; 1,8]
	p = 0,155	p = 0,822	p < 0,001	p < 0,001
5 - пруд Татанщик Абанский р-н	14,9 [12,9; 17,0]	9,2 [7,9; 10,4]	5,6 [5,0; 6,5]	1,6 [1,4; 1,8]
	p <sub>5,3</sub> = 0,971 p <sub>5,4</sub> = 0,148	p <sub>5,3</sub> = 0,243 p <sub>5,4</sub> = 0,321	p <sub>5,3</sub> = 0,013 p <sub>5,4</sub> = 0,042	p <sub>5,3</sub> < 0,001 p <sub>5,4</sub> = 0,495
6 - пруд Егоровка Абанский р-н	14,8 [12,2; 17,2]	9,2 [7,2; 10,8]	5,8 [5,1; 6,5]	1,6 [1,4; 1,7]
	p <sub>6,3</sub> = < 0,001 p <sub>6,4</sub> = 0,008 p <sub>6,5</sub> < 0,001	p <sub>6,3</sub> = 0,010 p <sub>6,4</sub> = 0,003 p <sub>6,5</sub> < 0,001	p <sub>6,3</sub> < 0,001 p <sub>6,4</sub> = 0,147 p <sub>6,5</sub> = 0,001	p <sub>6,3</sub> = 0,034 p <sub>6,4</sub> = 0,002 p <sub>6,5</sub> = 0,022
	16,2 [13,4; 18,8]	9,8 [8,2; 12,5]	6,0 [5,1; 6,7]	1,7 [1,5; 2,0]
7 - пойма р. Берешь Шарыповский р-н	p <sub>7,3</sub> = 0,746 p <sub>7,4</sub> = 0,298 p <sub>7,5</sub> = 0,749 p <sub>7,6</sub> = 0,001	p <sub>7,3</sub> = 0,186 p <sub>7,4</sub> = 0,204 p <sub>7,5</sub> = 0,809 p <sub>7,6</sub> < 0,001	p <sub>7,3</sub> < 0,001 p <sub>7,4</sub> = 0,710 p <sub>7,5</sub> = 0,101 p <sub>7,6</sub> = 0,072	p <sub>7,3</sub> < 0,001 p <sub>7,4</sub> = 0,067 p <sub>7,5</sub> = 0,03 p <sub>7,6</sub> < 0,001

Примечание: St – площадь тела нервной клетки; Сц – цитоплазмы, Ся – ядра; сЯЦК – структурный ядерно-цитоплазматический коэффициент; значимость различий по сравнению с показателями особей биотопа 3 – 7 (критерий Ньюмана-Кейлса).

Самые мелкие клетки отмечались в популяции нейроцитов у земноводных биотопа 6, обитающих в пруду Егоровка Абанского района. Промежуточное положение занимали показатели St нейронов *R. arvalis* из биотопа 4. Наличие в популяциях нейронов VI слоя остромордой лягушки в разных биотопах клеток с крупными и мелкими размерами свидетельствует о формировании крупных нейронов или набухании нейронов, приводящем к увеличению St, либо уменьшению их размеров вследствие истощения, дистрофии, и угнетению пластического обмена под действием антропогенных факторов среды.

В популяциях VI слоя крыши среднего мозга *R. arvalis* наблюдается значимое варьирование показателей Sц и Ся. Во всех изученных биотопах у лягушек значения площади ядра превышали площади цитоплазмы, поэтому значения сЯЦК нейронов больше единицы. В биотопе 5 и 6 ядра нейронов меньше, чем в клетках лягушек 3, 4, 7 биотопов (таблица 4).

Вариабельность параметров нейронов (St, Sц и Ся) у *R. arvalis* исследуемых биотопов связана с реактивностью клеток, направленной на адаптацию функционирования и поддержания постоянства внутренней среды, оптимального пластического и энергетического баланса в нервных клетках. Приспособление амфибий к водно-наземным условиям существования в биотопах с комплексом разнообразных экологических факторов требует переадаптации интегративной системы на клеточном уровне, включая вариабельность площади тела, цитоплазмы и ядер нейронов.

В нейрональных популяциях VI слоя крыши среднего мозга амфибий по оценке базофильной субстанции во всех биотопах у *R. arvalis* преобладали нормохромные клетки. Значения показателя варьировали в близких пределах: от 58,6 до 68,7. Наряду с ними в клеточной популяции чаще наблюдались темные гиперхромные клетки и реже гипохромные светлые нейроны. В биотопах 3, 4 в клетках VI слоя наблюдалось незначительное нарастание количества гиперхромных клеток (таблица 5).

Таблица 5 – Соотношение клеток VI слоя крыши среднего мозга остромордой лягушки (*Rana arvalis*) по степени хромотофилии

№ и название биотопа	Нормохромные нейроны	Гипохромные нейроны	Гиперхромные нейроны
	Me [25%; 75%], %		
3 - р. Березовка, Березовский р-н	58,6 [55,0; 68,0]	10,5 [8,6; 13,6]	23,5 [18,2; 27,8]
4 - искусственный пруд Канский р-н	58,8 [52,4; 65,0]	11,1 [8,3; 14,3]	26,8 [21,7; 33,3]
	p < 0,001	p < 0,001	p < 0,001
5 - пруд Татанщик Абанский р-н	68,7 [62,5; 76,2]	15,4 [11,1; 19,3]	20,0 [16,1; 23,3]
	p <sub>5,3</sub> < 0,001	p <sub>5,3</sub> = < 0,001	p <sub>5,3</sub> = 0,001
	p <sub>5,4</sub> = 0,016	p <sub>5,4</sub> = < 0,001	p <sub>5,4</sub> < 0,001
6 - пруд Егоровка Абанский р-н	66,7 [57,7; 73,1]	15,5 [12,0; 20,0]	23,3 [16,7; 26,3]
	p <sub>6,3</sub> = < 0,001	p <sub>6,3</sub> < 0,001	p <sub>6,3</sub> = 0,409
	p <sub>6,4</sub> < 0,001	p <sub>6,4</sub> < 0,001	p <sub>6,4</sub> < 0,001
	p <sub>6,5</sub> = 0,058	p <sub>6,5</sub> = 0,699	p <sub>6,5</sub> = 0,006
7 - пойма р. Берешь Шарыповский р-н	61,1 [56,0; 67,7]	14,3 [11,1; 20,0]	23,3 [18,2; 28,6]
	p <sub>7,3</sub> = 0,688	p <sub>7,3</sub> = 0,977	p <sub>7,3</sub> = 0,803
	p <sub>7,4</sub> < 0,001	p <sub>7,4</sub> < 0,001	p <sub>7,4</sub> < 0,001
	p <sub>7,5</sub> < 0,001	p <sub>7,5</sub> < 0,001	p <sub>7,5</sub> = 0,002
	p <sub>7,6</sub> < 0,001	p <sub>7,6</sub> < 0,001	p <sub>7,6</sub> = 0,416

Примечание: значимость различий по сравнению с показателями особей биотопа 3 – 7 (критерий Ньюмана-Кейлса).

Гиперхромные нейроны накапливают рибонуклеопротеидные комплексы, создают запасающий фонд в клетках, свидетельствуя об интенсификации адаптационных механизмов. Наличие в популяции в небольшом соотношении активных светлых нейронов указывает на активацию клеток для восстановления функционирования под воздействием негативных факторов среды.

Плотность распределения нейронов в исследуемом слое у особей различных биотопов существенно варьирует. Показатели плотности нейронов VI слоя можно расположить в виде сравнительного ряда по нарастанию плотности от минимального значения – 5403,2 (биотоп 5), до максимальной плотности – 8589,7 (биотоп 3). Показатели плотности нейронов *R. arvalis* варьируют в диапазоне следующих значений: 8589,7 > 7943,2 > 7204,3 > 5911,2 > 5403,2 (рисунок 10).

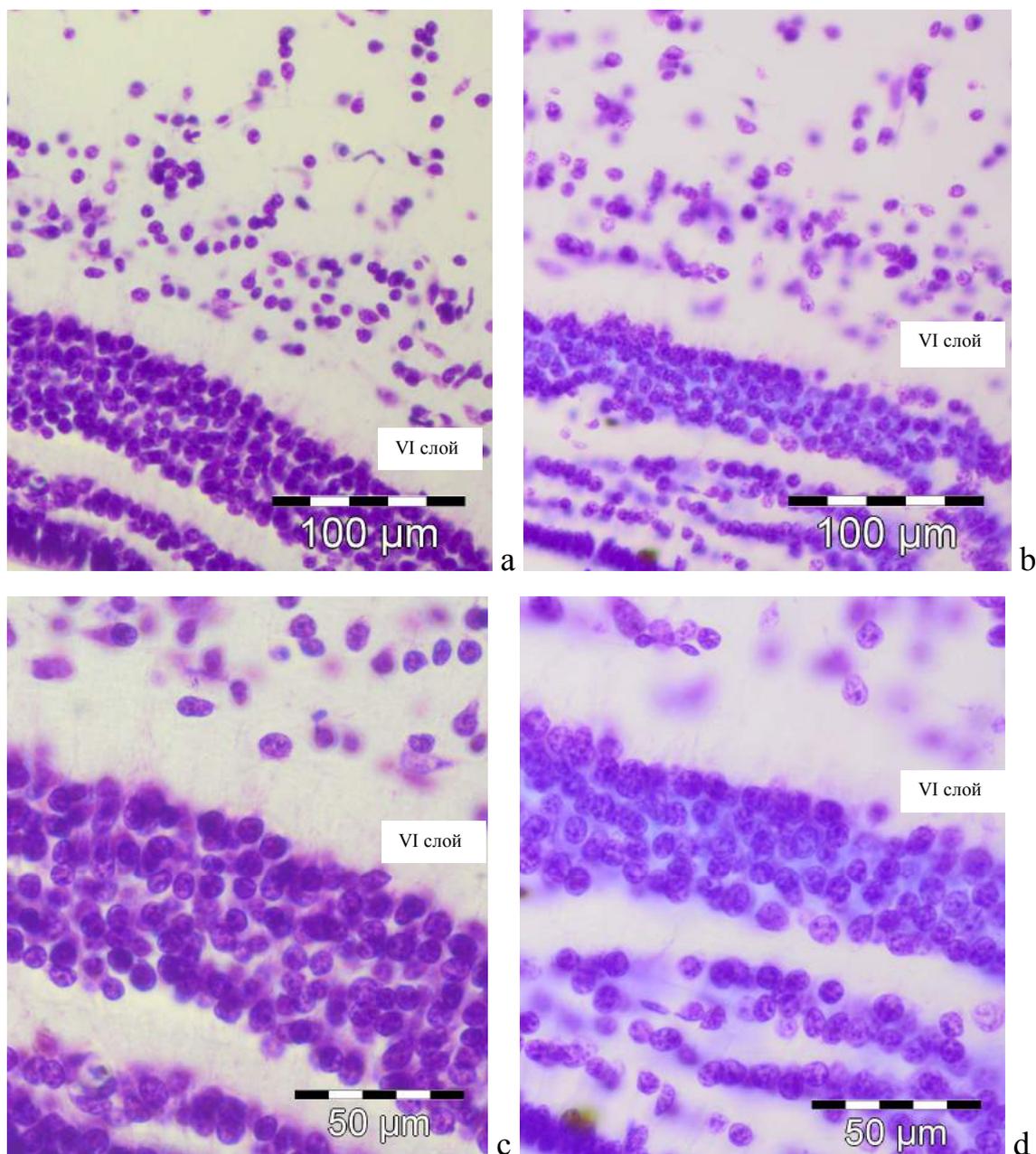


Рисунок 10 – Плотность нейронов крыши среднего мозга остромордой лягушки, I – VI слои. Окраска по Нислю. а, с – *R. arvalis* р. Березовка, Березовский район, б, d – *R. arvalis* пруд Татанщик Абанский район, ув. 10x20; с, d – нейроны VI слоя, ув. 10x40

Наибольшие показатели плотности распределения свободных и сателлитных глиоцитов в VI слое крыши среднего мозга *R. arvalis* исследуемых биотопов наблюдаются у животных 3 биотопа из р. Березовка, Березовского района. Минимальные значения плотности глиоцитов у лягушек биотопа 5 из пруда Татанщик Абанского района (таблица 6).

Таблица 6 – Показатели плотности ( $\rho$ ) нейронов и глиоцитов VI слоя крыши среднего мозга остромордой лягушки (*R. arvalis*) на фиксированной площади (1 мм<sup>2</sup>)

№ и название биотопа	$\rho$ нейронов	$\rho$ глии своб.	$\rho$ глии сат.	ГНИ своб.	ГНИ сат.
	Me [25%; 75%], абс. число				
3 - р. Березовка, Березовский р-н	8589,7 [7758,5; 9975,2]	4433,4 [3602,1; 4987,6]	2863,2 [2493,8; 3325,1]	0,5 [0,4; 0,6]	0,3 [0,3; 0,4]
4 - искусственный пруд Канский р-н	7943,2 [7019,6; 9421,0]	4064,0 [3325,1; 4710,5]	2689,6 [2216,7; 2955,6]	0,5 [0,4; 0,6]	0,3 [0,3; 0,4]
	$p = 0,005$	$p = 0,084$	$p < 0,001$	$p = 0,608$	$p = 0,065$
5 - пруд Татанщик Абанский р-н	5403,2 [4710,5; 6095,9]	2586,2 [2216,7; 3140,3]	1662,5 [1385,4; 2216,7]	0,5 [0,4; 0,6]	0,3 [0,3; 0,4]
	$p_{5,3} < 0,001$	$p_{5,3} < 0,001$	$p_{5,3} < 0,001$	$p_{5,3} = 0,834$	$p_{5,3} = 0,180$
	$p_{5,4} < 0,001$	$p_{5,4} < 0,001$	$p_{5,4} < 0,001$	$p_{5,4} = 0,806$	$p_{5,4} = 0,941$
6 - пруд Егоровка Абанский р-н	5911,2 [5541,8; 6650,1]	3325,1 [2770,9; 4156,3]	2216,7 [1847,3; 2493,8]	0,6 [0,5; 0,7]	0,4 [0,3; 0,4]
	$p_{6,3} < 0,001$	$p_{6,3} < 0,001$	$p_{6,3} < 0,001$	$p_{6,3} < 0,001$	$p_{6,3} = 0,002$
	$p_{6,4} < 0,001$	$p_{6,4} < 0,001$	$p_{6,4} < 0,001$	$p_{6,4} < 0,001$	$p_{6,4} < 0,001$
	$p_{6,5} < 0,001$	$p_{6,5} < 0,001$	$p_{6,5} < 0,001$	$p_{6,5} < 0,001$	$p_{6,5} < 0,001$
7 - пойма р. Берешь Шарыповский р-н	7204,3 [6373,0; 7758,5]	3463,6 [2493,8; 4433,4]	2432,3 [2216,7; 2798,0]	0,5 [0,4; 0,6]	0,3 [0,3; 0,4]
	$p_{7,3} < 0,001$	$p_{7,3} < 0,001$	$p_{7,3} < 0,001$	$p_{7,3} = 0,374$	$p_{7,3} = 0,482$
	$p_{7,4} < 0,001$	$p_{7,4} < 0,001$	$p_{7,4} = 0,001$	$p_{7,4} = 0,618$	$p_{7,4} = 0,293$
	$p_{7,5} < 0,001$	$p_{7,5} < 0,001$	$p_{7,5} < 0,001$	$p_{7,5} = 0,618$	$p_{7,5} = 0,557$
	$p_{7,6} < 0,001$	$p_{7,6} = 0,818$	$p_{7,6} = 0,361$	$p_{7,6} < 0,001$	$p_{7,6} < 0,001$

Примечание:  $\rho$  - плотность; своб. – свободная глия; сат. – сателлитная глия; ГНИ – глио-нейрональный индекс; значимость различий по сравнению с показателями особей биотопа 3 – 7 (критерий Ньюмана-Кейлса).

Во всех биотопах у земноводных прослеживается взаимосвязь между плотностью нейронов и плотностью глии: чем выше плотность нейронов, тем интенсивнее пролиферация и миграция глиоцитов. Такое распределение клеточных популяций указывает на включение механизмов компенсации для стабилизации и поддержания гомеостаза, восстановления функционирования нейронов интегративного отдела мозга.

Оценка состояния белкового фонда нейронов VI слоя крыши среднего мозга показала, что значения концентрации белков в цитоплазме нейронов во всех биотопах практически идентичны и превышают значения концентрации белков в ядре. У остромордой лягушки 4, 5, 7 биотопов значения

концентрации белков в цитоплазме нервных клеток превышают значения в ядре в 1,7 раза. Меньшие показатели Ся были у особей биотопа 6 (1,3 раза), а наибольшие (2,5 раза) у особей биотопа 3 (таблица 7).

Таблица 7 – Состояние фонда общих водонерастворимых белков в нейронных популяциях VI слоя крыши среднего мозга остромордой лягушки (*R. arvalis*)

№ и название биотопа	Сц	Ся	рЯЦК	Мц	Мя	фЯЦК
	Me [25%; 75%], пкг/мкм <sup>2</sup>					
3 - р. Березовка, Березовский р-н	0,5 [0,4; 0,5]	0,2 [0,1; 0,2]	0,4 [0,2; 0,5]	2,7 [2,4; 3,2]	1,5 [1,1; 2,2]	0,6 [0,4; 0,8]
4 - искусственный пруд Канский р-н	0,5 [0,4; 0,5] p = 0,316	0,3 [0,2; 0,4] p < 0,001	0,7 [0,6; 0,8] p < 0,001	2,8 [2,3; 3,1] p < 0,001	2,3 [1,9; 3,0] p < 0,001	0,6 [0,4; 0,9] p < 0,001
5 - пруд Татанщик Абанский р-н	0,5 [0,5; 0,5] p <sub>5,3</sub> < 0,001 p <sub>5,4</sub> < 0,001	0,3 [0,3; 0,4] p <sub>5,3</sub> < 0,001 p <sub>5,4</sub> = 0,214	0,6 [0,5; 0,7] p <sub>5,3</sub> < 0,001 p <sub>5,4</sub> < 0,001	3,5 [2,7; 3,9] p <sub>5,3</sub> < 0,001 p <sub>5,4</sub> = 0,004	2,9 [2,1; 3,7] p <sub>5,3</sub> < 0,001 p <sub>5,4</sub> < 0,001	0,9 [0,7; 1,0] p <sub>5,3</sub> < 0,001 p <sub>5,4</sub> < 0,001
6 - пруд Егоровка Абанский р-н	0,5 [0,5; 0,6] p <sub>6,3</sub> = 0,006 p <sub>6,4</sub> < 0,001 p <sub>6,5</sub> = 0,162	0,4 [0,3; 0,4] p <sub>6,3</sub> = 0,001 p <sub>6,4</sub> < 0,001 p <sub>6,5</sub> < 0,001	0,7 [0,6; 0,8] p <sub>6,3</sub> < 0,001 p <sub>6,4</sub> = 0,274 p <sub>6,5</sub> < 0,001	3,1 [2,7; 3,6] p <sub>6,3</sub> < 0,001 p <sub>6,4</sub> < 0,001 p <sub>6,5</sub> = 0,207	3,5 [2,9; 4,5] p <sub>6,3</sub> < 0,001 p <sub>6,4</sub> < 0,001 p <sub>6,5</sub> < 0,001	1,1 [1,0; 1,4] p <sub>6,3</sub> < 0,001 p <sub>6,4</sub> = 0,004 p <sub>6,5</sub> < 0,001
7 - пойма р. Берешь Шарыповский р-н	0,5 [0,5; 0,6] p <sub>7,3</sub> = 0,002 p <sub>7,4</sub> < 0,001 p <sub>7,5</sub> = 0,271 p <sub>7,6</sub> < 0,001	0,3 [0,3; 0,3] p <sub>7,3</sub> < 0,001 p <sub>7,4</sub> < 0,001 p <sub>7,5</sub> < 0,001 p <sub>7,6</sub> = 0,002	0,6 [0,4; 0,7] p <sub>7,3</sub> = 0,017 p <sub>7,4</sub> < 0,001 p <sub>7,5</sub> < 0,001 p <sub>7,6</sub> = 0,003	3,0 [2,6; 4,0] p <sub>7,3</sub> < 0,001 p <sub>7,4</sub> = 0,044 p <sub>7,5</sub> = 0,392 p <sub>7,6</sub> = 0,031	3,0 [2,6; 3,4] p <sub>7,3</sub> < 0,001 p <sub>7,4</sub> = 0,001 p <sub>7,5</sub> = 0,221 p <sub>7,6</sub> = 0,051	0,9 [0,8; 1,2] p <sub>7,3</sub> < 0,001 p <sub>7,4</sub> < 0,001 p <sub>7,5</sub> = 0,183 p <sub>7,6</sub> = 0,604

Примечание: Мя – содержание общих водонерастворимых белков в ядре; Мц – содержание белков в цитоплазме; фЯЦК – функциональный ЯЦК (Мя/Мц); Ся – концентрация белков в ядре; Сц – концентрация белков в цитоплазме; рЯЦК – регуляторный ЯЦК (Ся/Сц); значимость различий по сравнению с показателями особей биотопа 3 – 7 (критерий Ньюмана-Кейлса).

Значения рЯЦК у особей всех биотопов варьируют в пределах от 0,4 до 0,7, что обусловлено преобладанием концентрации плотных веществ в цитоплазме над таковыми в ядре, при более высоких параметрах площади последних. Полученные данные также свидетельствуют о снижении интенсивности биосинтеза белка в ядрах клеток и пластического обмена в нейронах в целом.

Содержание общих водонерастворимых белков в цитоплазме (Мц) превышает содержание белков в ядре (Мя) у животных из 5 и 4 биотопов в 1,2 раза, а у особей биотопа 3 в 1,8 раз. У лягушек 6 и 7 биотопа Мя и Мц имели близкие значения. Высокие показатели содержания белков в цитоплазме и ядрах клеток свидетельствуют о повышенной функциональной активности нейронов VI слоя у *R. arvalis* 3, 4 и 7 биотопов, и преобладанием процессов биосинтеза белков. Высокие значения фЯЦК (0,6 - 1,2) у особей всех биотопов связаны с превышением содержания белков в цитоплазме нейронов по сравнению с ядром (таблица 7).

Нейрон-глиальные популяции VI слоя крыши среднего мозга *R. arvalis* имеют характерные отличительные видовые особенности: Ст нейронов 14,8 [12,2; 17,2] мкм<sup>2</sup>, Ся 9,2 [7,2; 10,8] мкм<sup>2</sup>, Сц 5,8 [5,1; 6,5] мкм<sup>2</sup>, плотность нервных клеток 5403,2 [4710,5; 6095,9], плотность свободных глиоцитов 2586,2 [2216,7; 3140,3], плотность сателлитных глиоцитов 1662,5 [1385,4; 2216,7], количество нормохромных клеток 68,7 [62,5; 76,2], гиперхромных 20,0 [16,1; 23,3], гипохромных 15,4 [11,1; 19,3], концентрация общих водонерастворимых белков в цитоплазме 0,5 [0,5; 0,6] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах 0,4 [0,3; 0,4] пкг/мкм<sup>2</sup> нейронов, содержание белков в цитоплазме 3,5 [2,7; 3,9] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах 2,9 [2,1; 3,7] пкг/мкм<sup>2</sup> нейронов.

Для остромордых лягушек из Абанского района (биотопы 5, 6 – с низким уровнем загрязнения) характерно наличие нейронов с типичной организацией, повышение количества гиперхромных клеток (на 25,4%), находящихся в состоянии покоя и накапливающих тигроид, умеренная плотность распределения нейронов и пролиферативная активность глиоцитов, снижение показателей концентрации (на 20 – 23%) и содержания (на 23 – 50%) общих водонерастворимых белков. Данные показатели расцениваются как позитивные нейроморфологические адаптации нейронов, отражающие обитание амфибий в благоприятных условиях.

В районах с высоким (Канском и Березовском – биотопы 3, 4) и повышенным (Шарыповском – биотоп 7) уровнем загрязнения у *R. arvalis*

наблюдается увеличение площади клеток, повышение числа гипохромных нейронов (на 26 – 32%), увеличение плотности распределения нейроцитов (на 25 – 37%), усиление пролиферативной активности свободных (на 25 – 42%) и сателлитных (на 32 – 42%) глиоцитов, снижение концентрации и содержания белков в клетках. Морфоцитохимические перестройки нейрон-глиальных популяций указывают на наличие в среде обитания у *R. arvalis* неблагоприятных факторов, ведущих к включению компенсаторных механизмов, находящихся на границе нормы, и нарастание деструктивных процессов. Переадаптации нейроморфологических характеристик нейронов позволяют амфибиям адаптироваться к воздействиям среды и поддерживать жизнеспособность в трансформированных биотопах.

### **3.3. Сравнительная характеристика клеточных популяций VI слоя крыши среднего мозга озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus* P.)**

Озерная лягушка (рисунок 11) является новым видом на территории Красноярского края, куда была занесена случайно, вероятно, с молодьёю карпа из Европейской части страны [Чупров, 2013]. Как полуводный вид *P. ridibundus* заселяет проточные и сточные водоемы (от мелких луж до крупных рек и водохранилищ). Она предпочитает открытые хорошо прогреваемые водоемы с густой травяной растительностью [Городилова, 2010; Баранов, Городилова, 2015]. *P. ridibundus* характеризуется высоким полиморфизмом окраски и рисунком тела [Stepanyan, 2011]. Она терпимо относится к повышенным концентрациям растворенных в воде солей (0,9–8,3 %) [Ананьева, 1998; Кузьмин, 2012] и обитает в водоемах, загрязненных бытовыми отходами и удобрениями, в окрестностях крупных металлургических и химических предприятий, где другие виды амфибий не способны адаптироваться [Вершинин, 2014; Файзулин, 2012].

Озерные лягушки выловлены из биотопов: 8 биотоп - пруд п. Шарыпово ( $n = 10$ ,  $m = 45,1 \pm 5,0$  г), 9 биотоп - пойма р. Берешь Шарыповского района ( $n = 7$ ,  $m = 38,4 \pm 4,2$  г).



Рисунок 11 – Озерная лягушка, *Pelophylax ridibundus*, пойма р. Берешь Шарыповский район, июль 2008 г.

Популяции эфферентных нейронов VI слоя озерной лягушки биотопа 8 характеризуются наибольшей St, чем аналогичные показатели у лягушек 9 биотопа. В карихромных клетках данного слоя преобладают показатели Sя (в 1,7 раза у особей биотопа 8, и 1,5 раза у амфибий биотопа 9) над Sц. У особей обеих групп значения сЯЦК примерно одинаковые (таблица 8).

Плотность нейронов и сателлитных глиоцитов VI слоя у лягушек биотопов 8 и 9 достоверно не отличается. Плотность свободных глиоцитов данного слоя выше у особей биотопа 8, что указывает на оптимизацию пролиферативных процессов и миграцию глиоцитов, направленную на функционирование нервных клеток в оптимальных пределах. Показатели ГНИ своб. выше значений ГНИ сат. у лягушек обоих биотопов, но у особей разных биотопов значения этих показателей различаются незначимо (таблица 8).

В популяциях эфферентных нейронов VI слоя по оценке хроматофильной субстанции у *P. ridibundus* 8 и 9 биотопов, доминировал нормохромный тип клеток с небольшим содержанием гиперхромных

нейроцитов и минимальным количеством гипохромных клеток (таблица 8, рисунок 12). Такое соотношение в популяции нейронов VI слоя свидетельствует о функционировании клеток в пределах нормы.

Таблица 8 – Сравнительные морфоцитохимические характеристики нейронных популяций VI слоя крыши среднего мозга озерной лягушки (*P. ridibundus*)

Показатель	8 - биотоп <i>P. ridibundus</i>	9 - биотоп <i>P. ridibundus</i>	Значения p
	Me [25%; 75%]		
	Морфологические параметры нейронов (мкм <sup>2</sup> ) и их производные		
St	14,9 [12,9; 16,5]	21,8 [18,8; 25,3]	p < 0,001
Ся	9,3 [7,6; 10,6]	13,0 [11,3; 15,2]	p < 0,001
Сц	5,5 [5,0; 6,0]	8,8 [7,8; 10,1]	p < 0,001
сЯЦК	1,6 [1,5; 1,8]	1,5 [1,3; 1,7]	p < 0,001
Показатели системы «нейрон-глия» (1 мм <sup>2</sup> ), абс. число			
ρ нейронов	6650,1 [5818,9; 8312,6]	6580,8 [5911,2; 7758,5]	p = 0,349
ρ глии своб.	3463,6 [2770,9; 4433,4]	3048,0 [2632,3; 3602,1]	p < 0,001
ρ глии сат.	2216,7 [1847,3; 2493,8]	2147,4 [1773,4; 2493,8]	p = 0,529
ГНИ своб.	0,5 [0,4; 0,7]	0,5 [0,4; 0,5]	p = 0,002
ГНИ сат.	0,3 [0,3; 0,4]	0,3 [0,3; 0,4]	p = 0,895
Хроматофилия нейронов, %			
нормохромные	65,0 [57,1; 72,2]	70,6 [59,4; 76,2]	p = 0,004
гиперхромные	23,3 [16,7; 30,0]	17,0 [12,8; 22,2]	p < 0,001
гипохромные	12,5 [8,7; 14,3]	12,0 [10,3; 14,0]	p = 0,389
Состояние фонда общих водонерастворимых белков, пкг/мкм <sup>2</sup>			
Сц	0,5 [0,5; 0,5]	0,5 [0,4; 0,5]	p < 0,001
Ся	0,2 [0,2; 0,3]	0,3 [0,2; 0,4]	p < 0,001
рЯЦК	0,5 [0,3; 0,6]	0,7 [0,5; 0,8]	p < 0,001
Мц	2,8 [2,3; 3,2]	4,0 [3,5; 4,7]	p < 0,001
Мя	2,0 [1,5; 2,5]	3,9 [2,9; 5,0]	p < 0,001
фЯЦК	0,8 [0,6; 1,0]	1,0 [0,7; 1,2]	p < 0,001

Примечание: St – площадь тела нервной клетки; Сц – цитоплазмы, Ся – ядра; сЯЦК – структурный ядерно-цитоплазматический коэффициент; ρ - плотность; своб. – свободная глиа; сат. – сателлитная глиа; ГНИ – глио-нейрональный индекс; Мя – содержание общих водонерастворимых белков в ядре; Мц – содержание белков в цитоплазме; фЯЦК – функциональный ЯЦК (Мя/Мц); Ся – концентрация белков в ядре; Сц – концентрация белков в цитоплазме; рЯЦК – регуляторный ЯЦК (Ся/Сц); значимость различий по сравнению с показателями особей биотопа 8 (критерий Манна-Уитни).

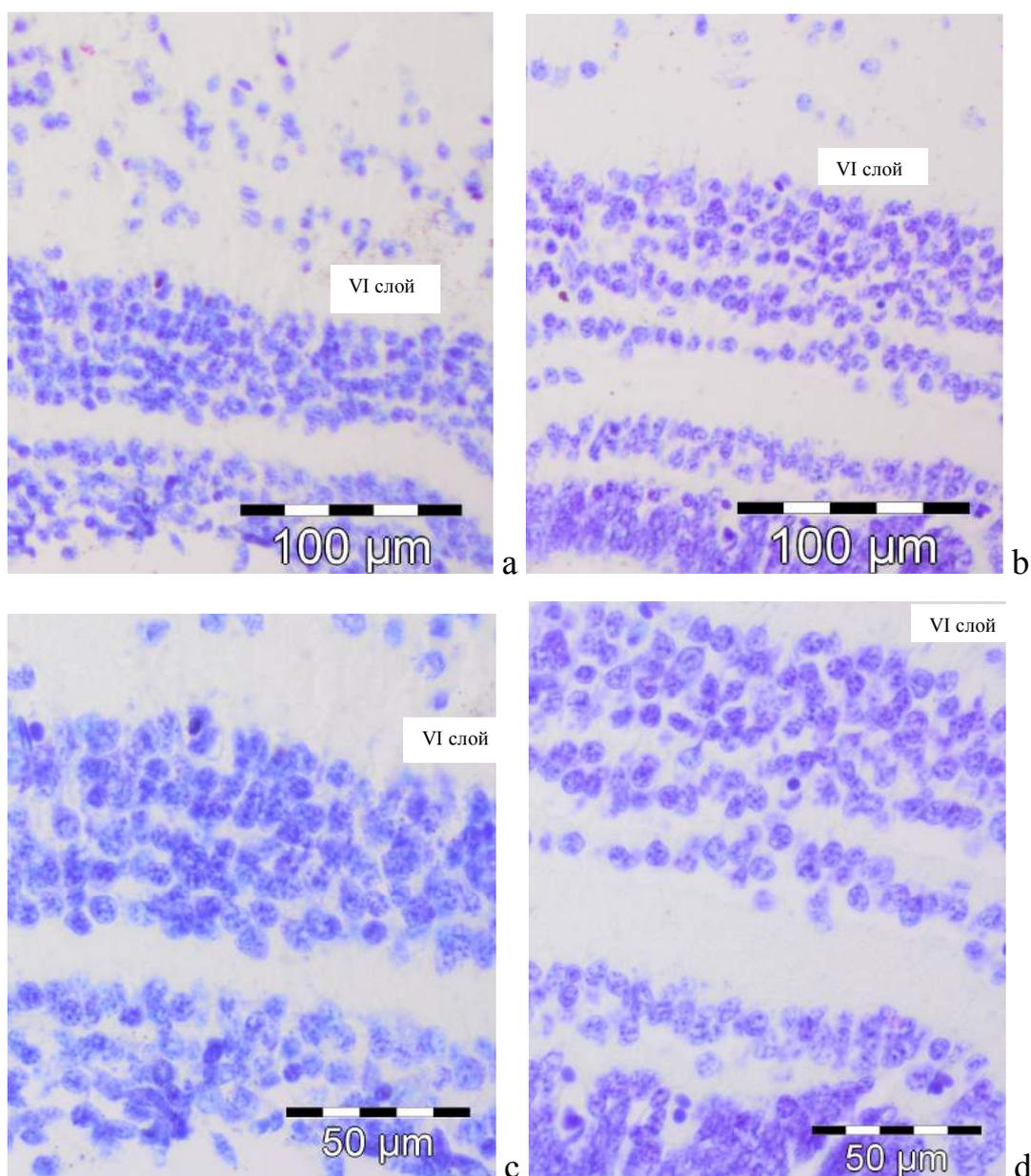


Рисунок 12 – Хроматофилия нейронов крыши среднего мозга озерной лягушки, I – VI слои. Окраска по Нисслю. а, с – *P. ridibundus* пруд п. Шарыпово, b, d – *P. ridibundus* пойма р. Бересь Шарыповский район, ув. 10x20; c, d – нейроны VI слоя, ув. 10x40

У *P. ridibundus* биотопа 8 в нейрональной популяции наблюдается уменьшение числа нормохромных клеток и увеличение гиперхромных нейронов, накапливающих тигроид, что свидетельствует о компенсаторных механизмах, как адаптации к обитанию в пруде п. Шарыпово.

У озерной лягушки 8 и 9 биотопов концентрация белков в цитоплазме

нейронов превышает их значения в ядре в 2,5 и 1,7 раза соответственно. При этом значения рЯЦК особей биотопа 9 в 1,4 раза превышают показатели концентрации плотных веществ у особей биотопа 8 (таблица 8). Полученные данные свидетельствуют о компенсаторных процессах в нейронах VI слоя, направленных на восстановление в клетках запаса белков, играющих важную роль в функционировании нейронов и передаче нервных импульсов. При этом скорость биосинтеза белков преобладает над их использованием.

У *P. ridibundus* биотопа 8 содержание белков в цитоплазме нейронов (Мц) в 1,4 раза превышает содержание белков в ядре (Мя). У лягушек биотопа 9 показатели Мц и Мя клеток имеют аналогично высокие и практически идентичные показатели, что свидетельствует о повышении пластического обмена и функциональной активности нейронов (интенсивный синтез и использование белка). Значения фЯЦК у лягушек биотопа 9 выше в 1,3 раза, чем у лягушек биотопа 8 (таблица 8).

Нейрон-глиальные популяции VI слоя крыши среднего мозга озерной лягушки имеют характерные отличительные видовые особенности: St нейронов 21,8 [18,8; 25,3] мкм<sup>2</sup>, Ся 13,0 [11,3; 15,2] мкм<sup>2</sup>, Сц 8,8 [7,8; 10,1] мкм<sup>2</sup>, плотность нервных клеток 6580,8 [5911,2; 7758,5], плотность свободных глиоцитов 3048,0 [2632,3; 3602,1], плотность сателлитных глиоцитов 2147,4 [1773,4; 2493,8], количество нормохромных клеток 70,6 [59,4; 76,2], гиперхромных 17,0 [12,8; 22,2], гипохромных 12,0 [10,3; 14,0], концентрация общих водонерастворимых белков в цитоплазме 0,5 [0,4; 0,5] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах 0,3 [0,2; 0,4] пкг/мкм<sup>2</sup> нейронов, содержание белков в цитоплазме 4,0 [3,5; 4,7] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах 3,9 [2,9; 5,0] пкг/мкм<sup>2</sup> нейронов.

Анализ полученных данных о морфоцитохимическом состоянии клеток VI слоя крыши среднего мозга *P. ridibundus*, обитающих на территории с повышенным уровнем загрязнения, показал наличие компенсаторно-приспособительных реакций со стороны нейрон-глиальных популяций в ответ на воздействие антропогенных факторов. В популяциях клеток VI слоя *P. ridibundus* (биотоп 8, п. Шарыпово) наблюдается достоверное уменьшение

параметров площади нейронов (на 31,7%), числа нормохромных клеток (на 7,9%), увеличение плотности свободных глиоцитов (на 12%) и количества гиперхромных нейронов (на 27%), уменьшение содержания в цитоплазме (на 30%) и ядрах (на 48,7%) клеток общих водонерастворимых белков. Полученные данные свидетельствуют о более активных адаптивных морфоцитохимических преобразованиях нейрон-глиальных клеточных популяций VI слоя озерных лягушек из п. Шарыпово (по сравнению с лягушками из поймы р. Бересь Шарыповского района), направленных на поддержание гомеостаза в урбанизированной среде обитания земноводных.

#### **3.4. Сравнительная характеристика клеточных популяций VI слоя крыши среднего мозга сибирской лягушки (*Rana amurensis* B.)**

Локальные популяции *Rana amurensis* (рисунок 13) обитают у больших открытых водоемов, в некоторых местах с интенсивно заросшими берегами гидро- и гигрофитными травянистыми (рогоз, камыш, хвощ, осока) и кустарниковыми растениями: ива, смородина, сведина [Городилова, 2010; Кузьмин, 2012; Баранов, Городилова, 2015].



Рисунок 13 – Сибирская лягушка (*Rana amurensis*), искусственный пруд Канского района, июль 2009 г.

На территории Красноярского края *Rana amurensis* отловлены из биотопов: 10 биотоп – искусственный пруд Канского района ( $n = 6$ ,  $m = 19,1 \pm 1,2$  г), 11 биотоп – оз. Кунгул Иланского района ( $n = 5$ ,  $m = 21,6 \pm 0,9$  г).

В VI слое крыши среднего мозга *R. amurensis* наибольшую St нейронов  $19,2 \text{ мкм}^2$  имеют лягушки биотопа 11, наименьшую  $15,6 \text{ мкм}^2$  биотопа 10. Кариохромные клетки имеют показатели Ся, преобладающие над Сц (в 1,5 раза у особей биотопа 10 и в 1,4 раза у амфибий биотопа 11). У особей разных биотопов значения сЯЦК находятся примерно на одном уровне (1,4 – 1,6) (таблица 9).

Таблица 9 – Сравнительные морфоцитохимические характеристики нейронных популяций VI слоя крыши среднего мозга сибирской лягушки (*R. amurensis*)

Показатель	10 - биотоп <i>R. amurensis</i>	11 - биотоп <i>R. amurensis</i>	Значение p
	Me [25%; 75%]		
	Морфологические параметры нейронов ( $\text{мкм}^2$ ) и их производные		
St	15,6 [13,2; 18,8]	19,2 [16,3; 22,0]	$p < 0,001$
Ся	9,5 [7,9; 12,0]	11,1 [9,2; 12,9]	$p = 0,004$
Сц	6,2 [5,4; 6,9]	7,9 [6,8; 9,3]	$p < 0,001$
сЯЦК	1,6 [1,4; 1,8]	1,4 [1,2; 1,6]	$p < 0,001$
Показатели системы «нейрон-глия» ( $1 \text{ мм}^2$ ), абс. число			
$\rho$ нейронов	8728,3 [7204,3; 9605,7]	7619,9 [6650,1; 8589,7]	$p < 0,001$
$\rho$ глии своб.	3602,1 [2770,9; 4433,4]	2355,2 [1662,5; 2770,9]	$p < 0,001$
$\rho$ глии сат.	2216,7 [1662,5; 2586,2]	1662,5 [1330,0; 1939,6]	$p < 0,001$
ГНИ своб.	0,4 [0,4; 0,5]	0,3 [0,3; 0,4]	$p < 0,001$
ГНИ сат.	0,3 [0,2; 0,3]	0,2 [0,2; 0,3]	$p < 0,001$
Хроматофилия нейронов, %			
нормохромные	70,2 [66,7; 73,9]	61,7 [56,7; 67,7]	$p < 0,001$
гиперхромные	17,5 [13,6; 22,2]	25,0 [21,1; 30,0]	$p < 0,001$
гипохромные	11,9 [8,8; 13,6]	12,3 [8,7; 16,0]	$p = 0,478$
Состояние фонда общих водонерастворимых белков, $\text{пкг/мкм}^2$			
Сц	0,5 [0,4; 0,5]	0,5 [0,4; 0,5]	$p = 0,015$
Ся	0,2 [0,2; 0,3]	0,3 [0,2; 0,4]	$p = 0,002$
рЯЦК	0,6 [0,4; 0,6]	0,6 [0,5; 0,8]	$p < 0,001$
Мц	2,9 [2,6; 3,3]	3,7 [3,2; 4,4]	$p < 0,001$
Мя	2,5 [1,7; 3,2]	3,2 [2,5; 4,3]	$p < 0,001$
фЯЦК	0,8 [0,7; 1,0]	0,9 [0,6; 1,0]	$p = 0,692$

Примечание: St – площадь тела нервной клетки; Сц – цитоплазмы, Ся – ядра; сЯЦК – структурный ядерно-цитоплазматический коэффициент;  $\rho$  - плотность; своб. –

свободная глия; сат. – сателлитная глия; ГНИ – глио-нейрональный индекс; Мя – содержание общих водонерастворимых белков в ядре; Мц – содержание белков в цитоплазме; фЯЦК – функциональный ЯЦК (Мя/Мц); Ся – концентрация белков в ядре; Сц – концентрация белков в цитоплазме; рЯЦК – регуляторный ЯЦК (Ся/Сц); значимость различий по сравнению с показателями особей биотопа 10 (критерий Манна-Уитни).

Показатели плотности эфферентных нейронов VI слоя в 1,5 раза выше у лягушек биотопа 10, чем у лягушек биотопа 11. Плотность свободных и сателлитных глиоцитов у лягушек биотопа 10 в 1,5 и в 1,3 раза преобладает над аналогичными показателями у сибирских лягушек 11 биотопа. У лягушек биотопа 10 ГНИ своб. выше в 1,3 раза, а ГНИ сат. выше в 1,5 раза, чем у сибирских лягушек 11 биотопа. Оценивая соотношение плотности нейронов и глиии в VI слое, следует отметить более высокие значения показателей у особей биотопа 10, что отражает оптимизацию работы глиоцитов, направленную на адаптацию амфибий к обитанию в искусственном пруду Канского района (таблица 9).

У *R. amurensis* 10 и 11 биотопов в популяциях VI слоя преобладают клетки с нормальным распределением тигроида в цитоплазме (60 - 70 %). Присутствуют гиперхромные нейроны (17 до 25 %) и небольшое количество гипохромных клеток, работающих в активном режиме (12 %). Данная вариабельность свидетельствует о функционировании нейрональных популяций в пределах нормы. У *R. amurensis* оз. Кунгул Иланского района наблюдается уменьшение числа нормохромных клеток и увеличение гиперхромных и гипохромных нейронов (таблица 9, рисунок 14).

У сибирской лягушки биотопов 10 и 11 показатели концентрации белков в цитоплазме (Сц) нейронов превышают значения в ядре (Ся) в 2,5 и 1,7 раза соответственно. При этом значения рЯЦК у особей обоих биотопов достоверно не различаются (таблица 9).

Содержание белков в цитоплазме (Мц) превышает содержание белков в ядре (Мя) в 1,2 раза у лягушек обоих биотопов. Значения фЯЦК у лягушек обоих биотопов значимо не различаются.

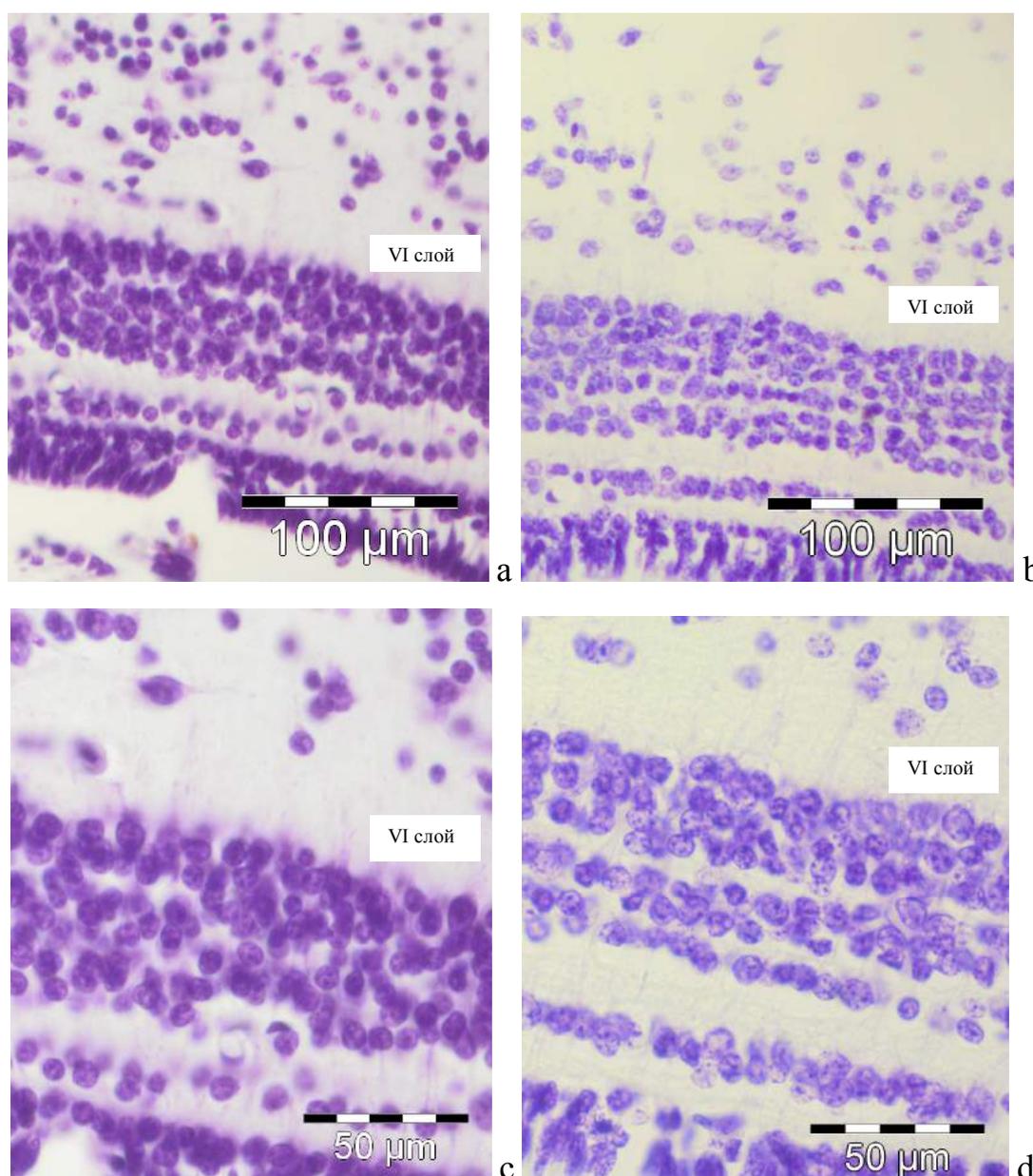


Рисунок 14 – Хроматофилия нейронов крыши среднего мозга сибирской лягушки, I – VI слои. Окраска по Ниссляу. а, с – *R. amurensis* искусственного пруда Канский район, б, d – *R. amurensis* оз. Кунгул Иланский район, ув. 10x20; с, d – нейроны VI слоя ув. 10x40

Высокие показатели Мц и Мя свидетельствуют об увеличении содержания белков в цитоплазме и ядрах клеток у *R. amurensis* из оз. Кунгул (биотоп 11) и повышении функциональной активности нейроцитов данного слоя, направленных на восстановление белкового запаса после его активного использования для оптимального функционирования нейронов.

Нейрон-глиальные популяции VI слоя крыши среднего мозга сибирской лягушки имеют характерные отличительные видовые особенности: St нейронов 19,2 [16,3; 22,0] мкм<sup>2</sup>, Sя 11,1 [9,2; 12,9] мкм<sup>2</sup>, Sц 7,9 [6,8; 9,3] мкм<sup>2</sup>, плотность нервных клеток 7619,9 [6650,1; 8589,7], плотность свободных глиоцитов 2355,2 [1662,5; 2770,9], плотность сателлитных глиоцитов 1662,5 [1330,0; 1939,6], количество нормохромных клеток 61,7 [56,7; 67,7], гиперхромных 25,0 [21,1; 30,0], гипохромных 12,3 [8,7; 16,0], концентрация общих водонерастворимых белков в цитоплазме 0,5 [0,4; 0,5] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах 0,3 [0,2; 0,4] пкг/мкм<sup>2</sup> нейронов, содержание белков в цитоплазме 3,7 [3,2; 4,4] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах 3,2 [2,5; 4,3] пкг/мкм<sup>2</sup> нейронов.

В клеточных популяциях VI слоя *R. amurensis* искусственного пруда Канского района (биотоп 10), населяющих территории с высоким уровнем загрязнения, отмечается достоверное уменьшение параметров площади нервных клеток на 18,8%, увеличение плотности распределения нейронов (на 12,7%), свободных (на 34,6%) и сателлитных (на 25%) глиоцитов, уменьшение количества гиперхромных нейронов на 30%, снижение содержания и концентрации в нейронах (на 22%) общих водонерастворимых белков. Данные изменения свидетельствуют об адаптивных перестройках в изучаемых клеточных популяциях под действием негативных факторов среды. У сибирских лягушек из района с повышенным уровнем загрязнения (Иланский район, биотоп 11) также отмечаются морфocyтохимические преобразования нейрон-глиальных популяций: увеличение площади тела, ядер и цитоплазмы нервных клеток, уменьшение числа нормохромных (на 12%) и увеличение в популяции доли гипо- и гиперхромных нейронов, увеличение на 22% содержания общих водонерастворимых белков. Данные преобразования направлены на поддержание гомеостаза в организме амфибий в условиях повышенной антропогенной трансформации среды обитания.

### 3.5. Вариативность морфоцитохимических параметров клеточных популяций VI слоя крыши среднего мозга бесхвостых земноводных

Нервная система, обладая универсальным свойством – пластичностью структур мозга, подвергается физиологическим, биохимическим и морфологическим изменениям признаков, обеспечивая приспособление организмов к меняющимся условиям среды. Сравнение разных видов амфибий позволяет рассмотреть вариабельность морфоцитохимических характеристик изученных нейронных популяций VI слоя крыши среднего мозга и оценить компенсаторно-приспособительные особенности на уровне морфологии ведущего отдела ихтиопсидного типа мозга.

Морфологические параметры (St, Ся, Сц) клеточных популяций нейронов и их производные (ЯЦК) позволяют судить о степени упорядоченности и величине диапазона показателей площади нервных клеток при сравнении на внутри- и межвидовом уровне с учетом степени антропогенной нагрузки на территории обитания амфибий. В пределах исследуемой выборки земноводных в параметрах St наблюдается разброс: минимальные размеры клеток выявлены среди нейронных популяций VI слоя крыши среднего мозга у *B. bufo* (биотоп 1 с повышенным уровнем загрязнения) и *R. arvalis* (биотоп 6 с низким уровнем загрязнения). Максимальные показатели St выявлены в нейронах VI слоя у *P. ridibundus* пойма р. Берешь Шарыповский район (биотоп 9 с повышенным уровнем загрязнения), они характеризуются более высокой гетерогенностью клеточных популяций среди всех изученных нейронных популяций особей различных биотопов. Мелкие клетки, близкие к минимальному значению, отмечались в популяции нейроцитов у *R. arvalis* (биотоп 5 с низким уровнем загрязнения) и *P. ridibundus* (биотоп 8 с повышенным уровнем загрязнения) (таблица 10). Наличие мелких клеток в нейронных популяциях VI слоя крыши среднего мозга сопровождается высокой степенью однородности нейрональной популяций, отражая стабильное функционирование организмов в определенном биотопе.

Таблица 10 – Морфологические характеристики нейронных популяций VI слоя крыши среднего мозга изученных видов земноводных

№ и название биотопа	Ст	Ся	Сц	сЯЦК
	Me [25%; 75%], мкм <sup>2</sup>			
1 - <i>B. bufo</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	14,8 [13,0; 17,7]	8,9 [7,9; 11,3]	6,0 [5,2; 6,6]	1,6 [1,5; 1,7]
2 - <i>B. bufo</i> пойма р. Канзыба Курагинский р-н	20,7 [17,4; 23,6] <sub>1</sub>	13,1 [10,7; 15,4] <sup>1</sup>	7,4 [6,5; 8,2] <sub>1</sub>	1,7 [1,6; 2,0] <sup>1</sup>
3 - <i>R. arvalis</i> р. Березовка, Березовский р-н	16,0 [14,2; 18,5] <sub>1,2</sub>	9,3 [8,1; 11,3] <sup>2</sup>	6,5 [5,8; 7,4] <sub>1,2</sub>	1,4 [1,3; 1,6] <sub>2</sub> <sup>1</sup>
4 - <i>R. arvalis</i> искусственный пруд Канский р-н	15,5 [13,6; 17,3] <sub>2</sub>	9,6 [8,4; 11,0] <sup>2</sup>	5,8 [5,3; 6,5] <sub>2,3</sub>	1,6 [1,5; 1,8] <sub>3</sub> <sup>1</sup>
5 - <i>R. arvalis</i> пруд Татанщик Абанский р-н	14,9 [12,9; 17,0] <sub>1-4</sub>	9,2 [7,9; 10,4] <sup>1,2</sup>	5,6 [5,0; 6,5] <sub>2,3</sub>	1,6 [1,4; 1,8] <sub>2,3</sub>
6 - <i>R. arvalis</i> пруд Егоровка Абанский р-н	14,8 [12,2; 17,2] <sub>1-4</sub>	9,2 [7,2; 10,8] <sup>1,2</sup>	5,8 [5,1; 6,5] <sub>2,3</sub>	1,6 [1,4; 1,7] <sub>2,3</sub>
7 - <i>R. arvalis</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	16,2 [13,4; 18,8] <sub>1,2,4-6</sub>	9,8 [8,2; 12,5] <sup>1,2</sup>	6,0 [5,1; 6,7] <sub>2,3</sub>	1,7 [1,5; 2,0] <sub>3-6</sub> <sup>1</sup>
8 - <i>R. ridibunda</i> пруд п. Шарыпово	14,9 [12,9; 16,5] <sub>2,3,5-7</sub>	9,3 [7,6; 10,6] <sup>2,7</sup>	5,5 [5,0; 6,0] <sub>1-7</sub>	1,6 [1,5; 1,8] <sub>2,3,7</sub>
9 - <i>R. ridibunda</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	21,8 [18,8; 25,3] <sub>1-8</sub>	13,0 [11,3; 15,2] <sub>1,3-8</sub>	8,8 [7,8; 10,1] <sub>1-8</sub>	1,5 [1,3; 1,7] <sub>8</sub> <sup>1</sup>
10 - <i>R. amurensis</i> искусственный пруд Канский р-н	15,6 [13,2; 18,8] <sub>2,4-6,8,9</sub>	9,5 [7,9; 12,0] <sup>2,9</sup>	6,2 [5,4; 6,9] <sub>2,3,8,9</sub>	1,6 [1,4; 1,8] <sub>3,7,9</sub> <sup>2</sup>
11 - <i>R. amurensis</i> оз. Кунгул Иланский р-н	19,2 [16,3; 22,0] <sub>1-10</sub>	11,1 [9,2; 12,9] <sub>10</sub> <sup>1</sup>	7,9 [6,8; 9,3] <sub>1-10</sub>	1,4 [1,2; 1,6] <sub>2,4-10</sub> <sup>1</sup>

Примечание: значимость различий по сравнению с показателями особей биотопов 1 – 10 (критерий Ньюмана-Кейлса,  $p < 0,05$ ). В таблице индексы, указанные цифрами с 1 по 10, обозначают наличие статистической значимости между биотопом, у которого стоит индекс и биотопом, на который он указывает.

Крупные нейроны, близкие к максимальному значению, выявлены в популяциях у *B. bufo* (биотоп 2 с низким уровнем загрязнения) и *R. amurensis* (биотоп 11 с повышенным уровнем загрязнения). Промежуточное положение занимали показатели Ст нейронов у представителей бесхвостых амфибий остальных изучаемых биотопов (таблица 10). Таким образом, в сравниваемой группе земноводных степень гетерогенности популяций нейронов VI слоя у особей разных видов и биотопов имеет существенный разброс: от крайних вариантов (*B. bufo*, *P. ridibundus*, *R. arvalis*) до доминирования близких, оптимальных параметров (*R. arvalis*).

Показатели средних значений профильных полей Sц и Ся варьировали у земноводных разных видов и разных биотопов. Размеры площади цитоплазмы у *P. ridibundus* поймы р. Берещь (биотоп 9) составили наибольшие значения, а наименьшие показатели наблюдались у особей – *P. ridibundus* пруд п. Шарыпово (биотоп 8), что обусловлено адаптацией озерной лягушки к условиям существования в биотопах с повышенным уровнем загрязнения. Значения площади ядер карихромных нейроцитов в VI слое у земноводных изучаемых биотопов характеризовались значительным полиморфизмом. Минимальные значения Ся выявлены в биотопах 1, 5 и 6, максимальные значения Ся клеток в биотопах 2 и 9, что обеспечивает оптимальную жизнедеятельность амфибий в биотопах с высоким и повышенным уровнем загрязнения. В сравнительном ряду амфибий изученных биотопов в эфферентных нейронах VI слоя крыши среднего мозга структурный ЯЦК варьирует в диапазоне от 1,4 (биотопы 3 и 11) до 1,7 (биотопы 2 и 7) (таблица 10). Соотношение ядра и цитоплазмы у разных видов характеризуется определенным своеобразием и отражает на клеточном уровне длительный путь преобразований и становления идиоадаптаций к наземно-водной среде обитания земноводных.

Сравнение нейронных популяций VI слоя у изученных видов амфибий по их тинкториальным свойствам показали однонаправленную вариабельность соотношения нормохромных, гипохромных и гиперхромных клеток, рассматриваемых нами, как вариант нормы. Нормохромные нейроны со стабильностью метаболических процессов характеризуются невысокой степенью вариабельности показателя (в диапазоне 58% - 71%) (таблица 11).

Гипохромные «светлые» нейроны в популяциях VI слоя крыши среднего мозга представителей всех сравниваемых видов земноводных во всех биотопах варьируют в диапазоне от 11 до 15%. Минимальные значения показателя в изученных нейронных популяциях выявлены у *R. arvalis* (биотоп 3 с высоким уровнем загрязнения), а максимальные – у *R. arvalis* (биотоп 5 с низким уровнем загрязнения).

Таблица 11 – Соотношение нейронального ряда клеток VI слоя крыши среднего мозга по степени хромотофилии

№ и название биотопа	Нормохромные нейроны	Гипохромные нейроны	Гиперхромные нейроны
	Me [25%; 75%], %		
1 - <i>B. bufo</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	61,9 [60,0; 66,7]	15,0 [12,9; 16,7]	22,9 [20,6; 24,2]
2 - <i>B. bufo</i> пойма р. Канзыба Курагинский р-н	63,5 [57,1; 69,4]	14,6 [11,8; 17,5]	20,8 [17,5; 26,7]
3 - <i>R. arvalis</i> р. Березовка, Березовский р-н	58,6 [55,0; 68,0] <sup>1</sup>	10,5 [8,6; 13,6] <sup>1,2</sup>	23,5 [18,2; 27,8]
4 - <i>R. arvalis</i> искусственный пруд Канский р-н	58,8 [52,4; 65,0] <sup>1,2</sup>	11,1 [8,3; 14,3] <sup>1-3</sup>	26,8 [21,7; 33,3] <sub>1-3</sub>
5 - <i>R. arvalis</i> пруд Татанщик Абанский р-н	68,7 [62,5; 76,2] <sup>1-4</sup>	15,4 [11,1; 19,3] <sub>4</sub> <sup>3,</sup>	20,0 [16,1; 23,3] <sub>3,4</sub>
6 - <i>R. arvalis</i> пруд Егоровка Абанский р-н	66,7 [57,7; 73,1] <sup>1-4</sup>	15,5 [12,0; 20,0] <sup>3,4</sup>	23,3 [16,7; 26,3] <sup>5</sup>
7 - <i>R. arvalis</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	61,1 [56,0; 67,7] <sup>4-6</sup>	14,3 [11,1; 20,0] <sub>6</sub> <sup>1,3-</sup>	23,3 [18,2; 28,6] <sub>4,5</sub>
8 - <i>R. ridibunda</i> пруд п. Шарыпово	65,0 [57,1; 72,2] <sup>3,5-7</sup>	12,5 [8,7; 14,3] <sup>1-7</sup>	23,3 [16,7; 30,0] <sub>4,5</sub>
9 - <i>R. ridibunda</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	70,6 [59,4; 76,2] <sub>4,6-8</sub> <sup>1-</sup>	12,0 [10,3; 14,0] <sub>7</sub> <sup>1-</sup>	17,0 [12,8; 22,2] <sub>1-8</sub>
10 - <i>R. amurensis</i> искусственный пруд Канский р-н	70,2 [66,7; 73,9] <sub>4,6-8</sub> <sup>1-</sup>	11,9 [8,8; 13,6] <sub>-7</sub> <sup>1-3,5</sup>	17,5 [13,6; 22,2] <sub>1-8</sub>
11 - <i>R. amurensis</i> оз. Кунгул Иланский р-н	61,7 [56,7; 67,7] <sub>8-10</sub> <sup>4-6,</sup>	12,3 [8,7; 16,0] <sup>1-7</sup>	25,0 [21,1; 30,0] <sub>1-3,5-10</sub>

Примечание: значимость различий по сравнению с показателями особей биотопов 1 - 10 (критерий Ньюмана-Кейлса,  $p < 0,05$ ).

Содержание в популяциях VI слоя «светлых» нейронов, работающих в активном режиме, свидетельствует об интенсивных процессах синтеза и распада на уровне клеток, функциональной и метаболической активности клеток. В популяциях VI слоя крыши среднего мозга у представителей всех изученных биотопов было типичное варьирование гиперхромных нейронов в более высоком диапазоне: 17 – 27 %. Наибольший процент гиперхромных клеток выявлен в популяциях нейронов у *R. arvalis* (биотоп 4 с высоким уровнем загрязнения) (таблица 11).

У особей биотопов 1, 3, 6, 7 и 8 в нейронных популяциях VI слоя содержание гиперхромных клеток имело близкие значения (23%). Для

нейронных популяций VI слоя крыши среднего мозга *P. ridibundus* (биотоп 9 с повышенным уровнем загрязнения), среди сравниваемых биотопов, характерно самое низкое содержание гиперхромных нейронов с низкой функциональной активностью, что рассматривается, как резерв для дальнейшей активации при функциональных нагрузках (таблица 11).

В нейронных популяциях VI слоя крыши среднего мозга у земноводных изученных биотопов имеются нормохромные клетки (минимальные значения) и повышенные процентные соотношения гипо- и гиперхромных клеток (1, 3, 4, 7 и 11 - *B. bufo*, *R. arvalis* и *R. amurensis*).

Выявлено высокое процентное соотношение нормохромных клеток и невысокие показатели гипо- и гиперхромных нейронов (биотопы 10, 9, 5, 6 - *R. amurensis*, *P. ridibundus* и *R. arvalis*). Данные показатели свидетельствуют о протекающих разнонаправленных адаптационных перестройках на клеточном уровне, обеспечивающих выживание организмов в трансформированных биотопах.

Наличие в популяциях VI слоя низкого содержания «светлых» нейронов и достаточно высокого «темных» клеток эволюционно закрепленное приспособление, связанное с особенностями организации ЦНС земноводных, обеспечивающее стабильность метаболических процессов в наземно-водной среде обитания. Полиморфизм хроматофилии цитоплазмы клеток нейронных популяций VI слоя амфибий является результатом действия факторов отбора. Выявленное клеточное соотношение объясняется и функциональной ролью среднего мозга – высшего центра интеграции и регуляции двигательных и поведенческих функций организма [Андреева, Обухов, 1999] в обеспечении адаптации амфибий к среде их существования.

Во всех биотопах изученных видов земноводных плотность распределения нейронов в популяциях VI слоя крыши среднего мозга варьирует в близких диапазонах от 5 до 10 тысяч на фиксированную единицу площади (1 мм<sup>2</sup>). У амфибий исследуемых видов в нейронных популяциях VI слоя крыши среднего мозга самая низкая плотность распределения клеток

выявлена у *R. arvalis* (биотоп 5 с низким уровнем загрязнения). Невысокие значения выявлены у *R. arvalis* (биотоп 6 с низким уровнем загрязнения) и *P. ridibundus* (биотоп 8 и 9 с повышенным уровнем загрязнения) (таблица 12).

Таблица 12 – Показатели плотности ( $\rho$ ) нейронов и глиоцитов VI слоя крыши среднего мозга на фиксированной площади (1 мм<sup>2</sup>)

№ и название биотопа	$\rho$ нейронов	$\rho$ глии своб.	$\rho$ глии сат.	ГНИ своб.	ГНИ сат.
1 - <i>B. bufo</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	9143,9 [8312,6; 9698,1]	3879,2 [3325,1; 4433,4]	2493,8 [2216,7; 2770,9]	0,4 [0,4; 0,5]	0,3 [0,3; 0,3]
2 - <i>B. bufo</i> пойма р. Канзыба Курагинский р-н	8617,4 [7943,2; 9421,0] <sup>1</sup>	2770,9 [2216,7; 3325,1] <sup>1</sup>	1939,6 [1662,5; 2216,7] <sup>1</sup>	0,3 [0,3; 0,3] <sup>1</sup>	0,2 [0,2; 0,3] <sup>1</sup>
3 - <i>R. arvalis</i> р. Березовка, Березовский р-н	8589,7 [7758,5; 9975,2]	4433,4 [3602,1; 4987,6] <sup>1,2</sup>	2863,2 [2493,8; 3325,1] <sup>1,2</sup>	0,5 [0,4; 0,6] <sup>1,2</sup>	0,3 [0,3; 0,4] <sup>1,2</sup>
4 - <i>R. arvalis</i> искусственный пруд Канский р-н	7943,2 [7019,6; 9421,0] <sup>1,2,3</sup>	4064,0 [3325,1; 4710,5] <sup>2</sup>	2689,6 [2216,7; 2955,6] <sup>2</sup>	0,5 [0,4; 0,6] <sup>1,2</sup>	0,3 [0,3; 0,4] <sup>1,2</sup>
5 - <i>R. arvalis</i> пруд Татанщик Абанский р-н	5403,2 [4710,5; 6095,9] <sup>1-4</sup>	2586,2 [2216,7; 3140,3] <sup>1,3,4</sup>	1662,5 [1385,4; 2216,7] <sup>1-4</sup>	0,5 [0,4; 0,6] <sup>1,2,4</sup>	0,3 [0,3; 0,4] <sup>1,2</sup>
6 - <i>R. arvalis</i> пруд Егоровка Абанский р-н	5911,2 [5541,8; 6650,1] <sup>1-5</sup>	3325,1 [2770,9; 4156,3] <sup>1-5</sup>	2216,7 [1847,3; 2493,8] <sup>1-5</sup>	0,6 [0,5; 0,7] <sup>1-5</sup>	0,4 [0,3; 0,4] <sup>1-5</sup>
7 - <i>R. arvalis</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	7204,3 [6373,0; 7758,5] <sup>1-6</sup>	3463,6 [2493,8; 4433,4] <sup>1-5</sup>	2432,3 [2216,7; 2798,0] <sup>2,3,5</sup>	0,5 [0,4; 0,6] <sup>1,2,6</sup>	0,3 [0,3; 0,4] <sup>1,2,6</sup>
8 - <i>R. ridibunda</i> пруд п. Шарыпово	6650,1 [5818,9; 8312,6] <sup>1-6</sup>	3463,6 [2770,9; 4433,4] <sup>1-5</sup>	2216,7 [1847,3; 2493,8] <sup>1-5</sup>	0,5 [0,4; 0,7] <sup>1,2,6</sup>	0,3 [0,3; 0,4] <sup>1,2,6</sup>
9 - <i>R. ridibunda</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	6580,8 [5911,2; 7758,5] <sup>1-7</sup>	3048,0 [2632,3; 3602,1] <sup>1-8</sup>	2147,4 [1773,4; 2493,8] <sup>1-5,7</sup>	0,5 [0,4; 0,5] <sup>2-5,6,8</sup>	0,3 [0,3; 0,4] <sup>1,2,6</sup>
10 - <i>R. amurensis</i> искусственный пруд Канский р-н	8728,3 [7204,3; 9605,7] <sup>1,5-9</sup>	3602,1 [2770,9; 4433,4] <sup>1-5,9</sup>	2216,7 [1662,5; 2586,2] <sup>1-5</sup>	0,4 [0,4; 0,5] <sup>2-9</sup>	0,3 [0,2; 0,3] <sup>1-9</sup>
11 - <i>R. amurensis</i> оз. Кунгул Иланский р-н	7619,9 [6650,1; 8589,7] <sup>1-10</sup>	2355,2 [1662,5; 2770,9] <sup>1-10</sup>	1662,5 [1330,0; 1939,6] <sup>1-4,6-10</sup>	0,3 [0,3; 0,4] <sup>1-10</sup>	0,2 [0,2; 0,3] <sup>1,3-10</sup>

Примечание: значимость различий по сравнению с показателями особей биотопов 1 - 10 (критерий Ньюмана-Кейлса,  $p < 0,05$ ).

У земноводных наземно-водной среды обитания наблюдается своеобразное перераспределение параметров плотности нейронов с тенденцией к уплотнению крупноклеточных популяций (биотопы 1, 2, 3, 4, 10). Максимальная плотность нейронов VI слоя выявлена у *B. bufo* (биотоп 1 с повышенным уровнем загрязнения). Наибольшие показатели плотности

распределения свободных и сателлитных глиоцитов в VI слое среди исследуемых видов наблюдаются у *R. arvalis* (биотоп 3 с высоким уровнем загрязнения). Минимальные значения плотности распределения свободных глиоцитов характерны для *R. amurensis* (биотоп 11 с повышенным уровнем загрязнения), а сателлитных глиоцитов для *R. arvalis* (биотоп 5 с низким уровнем загрязнения) и *R. amurensis* (биотоп 11 с повышенным уровнем загрязнения).

У разных видов амфибий прослеживается взаимосвязь между плотностью нервных клеток и плотностью распределения свободной и сателлитной глии: чем выше плотность нейронов, тем интенсивнее пролиферация и миграция глиоцитов. Показатели ГНИ своб. у амфибий во всех изученных биотопах варьировали в пределах от 0,3 (биотопы 2, 11) до 0,6 (биотоп 6). Показатели ГНИ сат. находятся в диапазоне значений: от 0,2 (биотопы 2, 11) до 0,4 (биотоп 6). Резкого различия в численном соотношении между нейронами и сателлитными глиоцитами не выявлялось, что свидетельствует о функционировании нейронов ведущего отдела мозга в пределах нормы, без перенапряжения в функционировании нейроглии.

Исследование нейронов VI слоя позволило выявить существенные различия показателей содержания белков в популяциях нейронов в пределах отдельно взятых видов земноводных при сравнении представителей различных биотопов. Значения Сц нейронов VI слоя во всех биотопах практически идентичны и превышают значения Ся. У земноводных биотопов 4, 5, 7, 9, 11  $Сц > Ся$  в 1,7 раза, что отражает оптимальный режим функционирования нейронов VI слоя крыши среднего мозга (таблица 13).

У земноводных биотопов 1, 2, 3, 8, 10 выявлена высокая Сц по сравнению с Ся (в 2,5 раза), что отражает высокую функциональную нагрузку нейронов данного слоя и обусловлено активным транспортом белков из цитоплазмы в аксон клеток. Максимальные показатели Ся выявлены в нейронах VI слоя у *R. arvalis* биотопа 6 с высоким уровнем загрязнения ( $Сц > Ся$  в 1,3 раза), что отражает повышение активности

нервных клеток при низкой реализации белкового фонда. Значения рЯЦК у особей всех биотопов варьируют в пределах от 0,4 (биотоп 3) до 0,7 (биотопы 4, 6, 9) (таблица 13).

Таблица 13 – Состояние фонда общих водонерастворимых белков в нейронных популяциях VI слоя крыши среднего мозга

№ и название биотопа	Сц	Ся	рЯЦК	Мц	Мя	фЯЦК
	Ме [25%; 75%], пкг/мкм <sup>2</sup>					
1 - <i>B. bufo</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	0,5 [0,5; 0,6]	0,2 [0,2; 0,3]	0,5 [0,4; 0,6]	3,1 [2,6; 3,6]	2,4 [1,6; 3,2]	0,7 [0,6; 1,0]
2 - <i>B. bufo</i> пойма р. Канзыба Курагинский р-н	0,5 [0,5; 0,5] <sup>1</sup>	0,2 [0,2; 0,3]	0,5 [0,4; 0,6]	3,6 [3,1; 4,0] <sup>1</sup>	2,7 [2,0; 3,6] <sup>1</sup>	0,8 [0,6; 1,0]
3 - <i>R. arvalis</i> р. Березовка, Березовский р-н	0,5 [0,4; 0,5] <sup>1,2</sup>	0,2 [0,1; 0,2] <sup>1,2</sup>	0,4 [0,2; 0,5] <sup>1,2</sup>	2,7 [2,4; 3,2] <sup>1,2</sup>	1,5 [1,1; 2,2] <sup>1,2</sup>	0,6 [0,4; 0,8] <sup>1,2</sup>
4 - <i>R. arvalis</i> искусственный пруд Канский р-н	0,5 [0,4; 0,5] <sup>1,2</sup>	0,3 [0,2; 0,4] <sup>1-3</sup>	0,7 [0,6; 0,8] <sup>1-3</sup>	2,8 [2,3; 3,1] <sup>1,2</sup>	2,3 [1,9; 3,0] <sup>2,3</sup>	0,6 [0,4; 0,9] <sup>1,2</sup>
5 - <i>R. arvalis</i> пруд Татанщик Абанский р-н	0,5 [0,5; 0,5] <sup>1,3,4</sup>	0,3 [0,3; 0,4] <sup>1-4</sup>	0,6 [0,5; 0,7] <sup>1-4</sup>	3,5 [2,7; 3,9] <sup>1,3,4</sup>	2,9 [2,1; 3,7] <sup>1,3,4</sup>	0,9 [0,7; 1,0] <sup>1-4</sup>
6 - <i>R. arvalis</i> пруд Егоровка Абанский р-н	0,5 [0,5; 0,6] <sup>2-5</sup>	0,4 [0,3; 0,4] <sup>1-5</sup>	0,7 [0,6; 0,8] <sup>1-3,6</sup>	3,1 [2,7; 3,6] <sup>2-5</sup>	3,5 [2,9; 4,5] <sup>1-5</sup>	1,1 [1,0; 1,4] <sup>1-5</sup>
7 - <i>R. arvalis</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	0,5 [0,5; 0,6] <sup>2-5</sup>	0,3 [0,3; 0,3] <sup>1-6</sup>	0,6 [0,4; 0,7] <sup>1-4,6</sup>	3,0 [2,6; 4,0] <sup>2-5</sup>	3,0 [2,6; 3,4] <sup>1-4,6</sup>	0,9 [0,8; 1,2] <sup>1-4,6</sup>
8 - <i>R. ridibunda</i> пруд п. Шарыпово	0,5 [0,5; 0,5] <sup>1,3,4,6,7</sup>	0,2 [0,2; 0,3] <sup>3-7</sup>	0,5 [0,3; 0,6] <sup>3-7</sup>	2,8 [2,3; 3,2] <sup>2,3,5-7</sup>	2,0 [1,5; 2,5] <sup>1-7</sup>	0,8 [0,6; 1,0] <sup>3-7</sup>
9 - <i>R. ridibunda</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	0,5 [0,4; 0,5] <sup>1,2,5-8</sup>	0,3 [0,2; 0,4] <sup>1-3,6-8</sup>	0,7 [0,5; 0,8] <sup>1-3,6-8</sup>	4,0 [3,5; 4,7] <sup>1-8</sup>	3,9 [2,9; 5,0] <sup>1-8</sup>	1,0 [0,7; 1,2] <sup>1-8</sup>
10 - <i>R. amurensis</i> искусственный пруд Канский р-н	0,5 [0,4; 0,5] <sup>1,2,5-8</sup>	0,2 [0,2; 0,3] <sup>3-7,9</sup>	0,6 [0,4; 0,6] <sup>1-4,6,8,9</sup>	2,9 [2,6; 3,3] <sup>2,3,5,9</sup>	2,5 [1,7; 3,2] <sup>2,3,5-9</sup>	0,8 [0,7; 1,0] <sup>1,3-7,9</sup>
11 - <i>R. amurensis</i> оз. Кунгул Иланский р-н	0,5 [0,4; 0,5] <sup>1,2,5-8</sup>	0,3 [0,2; 0,4] <sup>1-3,5-8,10</sup>	0,6 [0,5; 0,8] <sup>1-4,6,8-10</sup>	3,7 [3,2; 4,4] <sup>1-10</sup>	3,2 [2,5; 4,3] <sup>1-10</sup>	0,9 [0,6; 1,0] <sup>1,3,6,9</sup>

Примечание: значимость различий по сравнению с показателями особей биотопов 1 – 10 (критерий Ньюмана-Кейлса,  $p < 0,05$ ).

Концентрация белков в цитоплазме нейронов преобладает над их концентрацией в ядрах, при более высоких параметрах площади последних, что свидетельствует о снижении пластического обмена в нейронах VI слоя. У *R. arvalis* биотопа 6 с низким уровнем загрязнения в цитоплазме клеток выявлено меньшее содержание белков, чем в ядре, что свидетельствует о превалирующих процессах накопления белков при сниженной их

реализации. У особей биотопов 7 и 9 с повышенным уровнем загрязнения содержание белков в ядрах нейронов и цитоплазме имеет практически идентичные значения. У *P. ridibundus* биотопа 9 наблюдаются процессы активного синтеза и использования белков, и дальнейшее длительное возбужденное состояние таких нервных клеток может привести к деструктивным процессам в нейронах.

У *R. arvalis* биотопа 3 с высоким уровнем загрязнения показатели содержания белков в ядре и цитоплазме самые низкие среди изучаемых видов земноводных, что отражает снижение интенсивности биосинтеза белка и пластического обмена в нейронах в целом. Нейронные популяции VI слоя крыши среднего мозга земноводных во всех остальных биотопах характеризуются высоким содержанием белков в цитоплазме и преобладанием этого показателя над содержанием белка в ядре клеток, указывая на активный синтез и использование белков для выполнения нейронами их функций.

У амфибий 2, 5, 9 и 11 биотопов концентрация белков в нейронах средняя при их высоком содержании, что отражает повышение активности клеток при низкой реализации белкового фонда. Лягушки биотопа 6 с низким уровнем загрязнения имеют высокие показатели концентрации белков при высоких значениях содержания белков в ядре, что отражает трансформационные перестройки белковых молекул, либо пассивное накопление белков клетками. У амфибий биотопов 1, 8 и 10 (с повышенным и высоким уровнем загрязнения) концентрация белков в цитоплазме высокая, в ядре низкая, при среднем содержании белков в цитоплазме и низком - в ядре. Данное сочетание отражает высокую функциональную нагрузку нейронов у особей, испытывающих воздействие факторов естественного отбора. Высокие значения фЯЦК (от 0,6 до 1,0) у амфибий изученных биотопов связаны со значительным превышением содержания белков в цитоплазме нейронов по сравнению с ядром (таблица 13).

Осуществление локомоций в наземно-водной среде обитания требует

больших затрат энергии и быстрых пластических перестроек на уровне клеточных популяций среднего мозга, связанных с накоплением резерва для восприятия информации, поступающей в средний мозг, её преобразования и последующей передачи. В пределах популяций VI слоя крыши среднего мозга амфибий у большинства видов показатели белкового фонда (содержание и концентрация белков) в цитоплазме нейронов выше, чем в ядре, обеспечивая нормализацию метаболических процессов и адаптацию к воздействию факторов среды, и рассматриваются как компенсаторные проявления в клеточных популяциях.

В изученных популяциях нейронов VI слоя крыши среднего мозга диапазон варьирования переменной содержания белков в цитоплазме клеток характеризуется разбросом от небольших (2,7) до высоких (4,0) значений; вариации показателя содержания белков в ядрах нейронов находятся в диапазоне от 1,5 до 3,9.

Полученные новые данные расширяют исследования содержания белков в различных типах нейронов сенсомоторной системы головного мозга и позволяют сделать вывод о наличии химической гетерогенности среди эфферентных нейронов VI слоя крыши среднего мозга амфибий, играющей адаптивную роль на популяционно-клеточном уровне [Савоненко, 1994; Герштейн 2000; Шпинькова, 2000; Боголепов, 2001].

Отличительные видовые особенности проявляются на популяционно-клеточном уровне организации VI слоя крыши среднего мозга амфибий. *B. bufo* имеет высокую гетерогенность по показателям площади тела нервных клеток, высокие и средние значения плотности распределения нейронов и глиоцитов, низкую и среднюю вариабельность показателей хроматофилии и белкового фонда клеток. *R. arvalis* характеризуется средними значениями показателей площади клеток, высокой вариабельностью хроматофилии нервных клеток, средне-низкой плотностью нейронов, глии и общих водонерастворимых белков. У *P. ridibundus* также наблюдается большой разброс показателей площади клеток и запасов белка, умеренные значения

степени хроматофилии нейронов, плотности нервных и глиальных клеток. *R. amurensis* отличаются средне-высокими значениями показателей площади клеток, содержания и концентрации белков, плотности распределения нейронов, средними и низкими значениями плотности глиоцитов, низкой степенью хроматофилии цитоплазмы нейронов.

Выявленная вариабельность морфоцитохимических характеристик нейрон-глиальных популяций VI слоя крыши среднего мозга амфибий свидетельствует об микроэволюционных преобразованиях на клеточном уровне, обеспечивающих идиоадаптацию бесхвостых земноводных к наземно-водной среде обитания на территории южной части Красноярского края.

Полученные данные по морфоцитохимическим характеристикам нейронных популяций VI слоя крыши среднего мозга амфибий, рассмотренные в комплексе, дают ориентировочную информацию о прогнозировании существования изученных видов амфибий на данной территории. Наличие в нейрональных популяциях клеток с крупным набухшим ядром, появление светлых – гипохромных клеток, активно синтезирующих и выводящих белки, снижение плотности нейронов и повышение пролиферативной активности глиоцитов указывает на наличие компенсаторно-приспособительных изменений для адаптации к обитанию *R. arvalis* и *P. ridibundus* в среде с воздействием терратогенных факторов. Они ведут к включению вариантов компенсации, находящихся на границе нормы, но близкие к деструктивным процессам, и прогнозируют неблагоприятный исход при нарастании антропогенного воздействия.

В популяциях нейронов VI слоя крыши среднего мозга у *B. bufo*, *R. arvalis* и *R. amurensis* наблюдается преобладание клеток с типичной организацией, появление гиперхромных нейронов, накапливающих тигроид, высокие показатели плотности нервных клеток, усиление пролиферативной активности глиоцитов. Данные проявления нейроморфологических характеристик являются пластичными переадаптациями, дающими возможность поддерживать оптимальную жизнеспособность амфибиям в

биотопах с незначительным антропогенным воздействием.

Сопоставление морфоцитохимических параметров нейрон-глиальных популяций VI слоя крыши среднего мозга у амфибий разных видов выявляет общую морфоцитохимическую специфику, обусловленную обитанием в биотопах с разным уровнем антропогенного воздействия. В биотопах с повышенным и высоким уровнем загрязнения наблюдается увеличение параметров площади нервных клеток, увеличение плотности распределения нейронов и глиоцитов, повышение числа гипо- и гиперхромных клеток, снижение концентрации и содержания в цитоплазме и ядрах нейронов общих водонерастворимых белков.

## ГЛАВА 4. МОРФОЦИТОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ НЕЙРОН-ГЛИАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ КОРЫ МОЗЖЕЧКА ЗЕМНОВОДНЫХ

### 4.1. Сравнительная характеристика клеточных популяций коры мозжечка серой жабы (*Bufo bufo* L.)

Серая жаба отловлена из двух биотопов: 1 биотоп – пойма р. Берешь Шарыповский район, 2 биотоп – пойма р. Канзыба Курагинский район.

В молекулярном слое коры мозжечка наибольшую площадь тела ЗН имеют жабы биотопа 2, наименьшую – серые жабы биотопа 1. У особей разных биотопов значения сЯЦК находятся примерно на одном уровне. В слое грушевидных нейронов показатели площади тела клетки варьируют от 25,9 до 29,6 мкм<sup>2</sup> у особей разных биотопов. Площадь цитоплазмы у серой жабы (биотоп 1) 16,2 мкм<sup>2</sup>, у особей биотопа 2 показатели ниже – 14,2 мкм<sup>2</sup>. Площади ядер составили 10,4 – 14,9 мкм<sup>2</sup>. В этом слое сЯЦК клеток составил 0,7 у жаб 1 биотопа, 1,0 у жаб биотопа 2, т.е. площадь цитоплазмы во всех КП превышает площадь ядер (таблица 14).

В зернистом слое ЗК имеют площадь тела 6,9 мкм<sup>2</sup> у жаб биотопа 1 и достоверно выше 11,1 мкм<sup>2</sup> ( $p < 0,001$ ) у жаб 2 биотопа. Незначительно различаются сЯЦК у жаб обоих биотопов. Показатели плотности ЗН молекулярного слоя и КП слоя грушевидных нейронов у жаб биотопа 1 выше, чем у жаб 2 биотопа (рисунок 15). В зернистом слое этот показатель преобладает у жаб 2 биотопа. Плотность свободных и сателлитных глиоцитов молекулярного слоя и слоя грушевидных нейронов преобладает у жаб биотопа 1, что указывает на интенсификацию пролиферативных процессов. Показатели ГНИ своб. в молекулярном слое у жаб обоих биотопов достоверно не различаются, а в слое грушевидных нейронов преобладают у особей 2 биотопа. Значения ГНИ сат. преобладают у жаб биотопа 1 в 1,8 раза в молекулярном слое и в 1,3 раза в слое грушевидных нейронов по сравнению с жабами биотопа 2, что отражает умеренную пролиферацию и миграционную активность глии (таблица 14).

Таблица 14 – Сравнительные морфологические характеристики нейронных популяций слоев коры мозжечка серой жабы (*Bufo bufo*)

Показатель	Молекулярный слой		Слой грушевидных нейронов		Зернистый слой	
	1 - <i>B. bufo</i>	2 - <i>B. bufo</i>	1 - <i>B. bufo</i>	2 - <i>B. bufo</i>	1 - <i>B. bufo</i>	2 - <i>B. bufo</i>
Морфологические параметры нейронов (мкм <sup>2</sup> ) и их производные Me [25%; 75%]						
St	7,8 [5,9; 8,7]	10,4 [9,3; 11,6]	25,9 [23,1; 30,2]	29,6 [25,1; 33,3]	6,9 [6,3; 7,5]	11,1 [8,7; 12,9]
	p < 0,001		p = 0,002		p < 0,001	
Ся	3,7 [2,9; 4,6]	5,5 [4,8; 6,3]	10,4 [7,3; 13,5]	14,9 [11,3; 18,1]	3,5 [3,0; 4,0]	5,7 [4,4; 7,1]
	p < 0,001		p < 0,001		p < 0,001	
Сц	3,7 [3,1; 4,4]	4,9 [4,3; 5,6]	16,2 [14,1; 17,8]	14,2 [11,9; 16,9]	3,3 [2,9; 3,8]	5,1 [4,2; 6,0]
	p < 0,001		p = 0,008		p < 0,001	
сЯЦК	1,0 [0,8; 1,2]	1,1 [1,0; 1,3]	0,7 [0,5; 0,9]	1,0 [0,7; 1,3]	1,1 [0,9; 1,2]	1,1 [0,9; 1,3]
	p = 0,002		p < 0,001		p = 0,071	
Показатели системы «нейрон-глия» (1 мм <sup>2</sup> ), абс. число						
ρ нейронов	1370,3 [1156,3; 1602,1]	1249,1 [831,3; 1477,8]	2863,2 [2216,7; 3325,1]	712,5 [554,2; 923,6]	36344,7 [31957,5; 40824,3]	43890,8 [37494,0; 50540,9]
	p < 0,001		p < 0,001		p = 0,003	
ρ глии своб.	905,2 [662,5; 969,8]	779,5 [554,2; 923,6]	1662,5 [1385,4; 2216,7]	639,9 [484,9; 923,6]	-	-
	p < 0,001		p < 0,001		-	
ρ глии сат.	878,5 [816,7; 997,5]	554,2 [403,0; 692,7]	1325,1 [1048,0; 1602,1]	277,1 [184,7; 369,5]	-	-
	p < 0,001		p < 0,001		-	
ГНИ своб.	0,6 [0,5; 0,7]	0,6 [0,4; 1,0]	0,6 [0,5; 0,8]	1,0 [0,7; 1,4]	-	-
	p = 0,754		p < 0,001		-	
ГНИ сат.	0,7 [0,6; 0,9]	0,4 [0,3; 0,8]	0,5 [0,4; 0,6]	0,4 [0,3; 0,5]	-	-
	p < 0,001		p < 0,001		-	

Примечание: St – площадь тела нервной клетки; Сц – цитоплазмы, Ся – ядра; сЯЦК – структурный ядерно-цитоплазматический коэффициент; ρ - плотность; своб. – свободная глия; сат. – сателлитная глия; ГНИ – глио-нейрональный индекс; значимость различий по сравнению с показателями особей биотопа 1 (критерий Манна-Уитни).

Гетерогенность нейронных популяций КП слоя грушевидных нейронов коры мозжечка серой жабы обусловлена специфическим соотношением нейронов: преобладанием нормохромных клеток - результат умеренной метаболической активности мозга, доминирование гиперхромных клеток, находящихся в состоянии покоя, над активно функционирующими гипохромными нейронами (таблица 15).

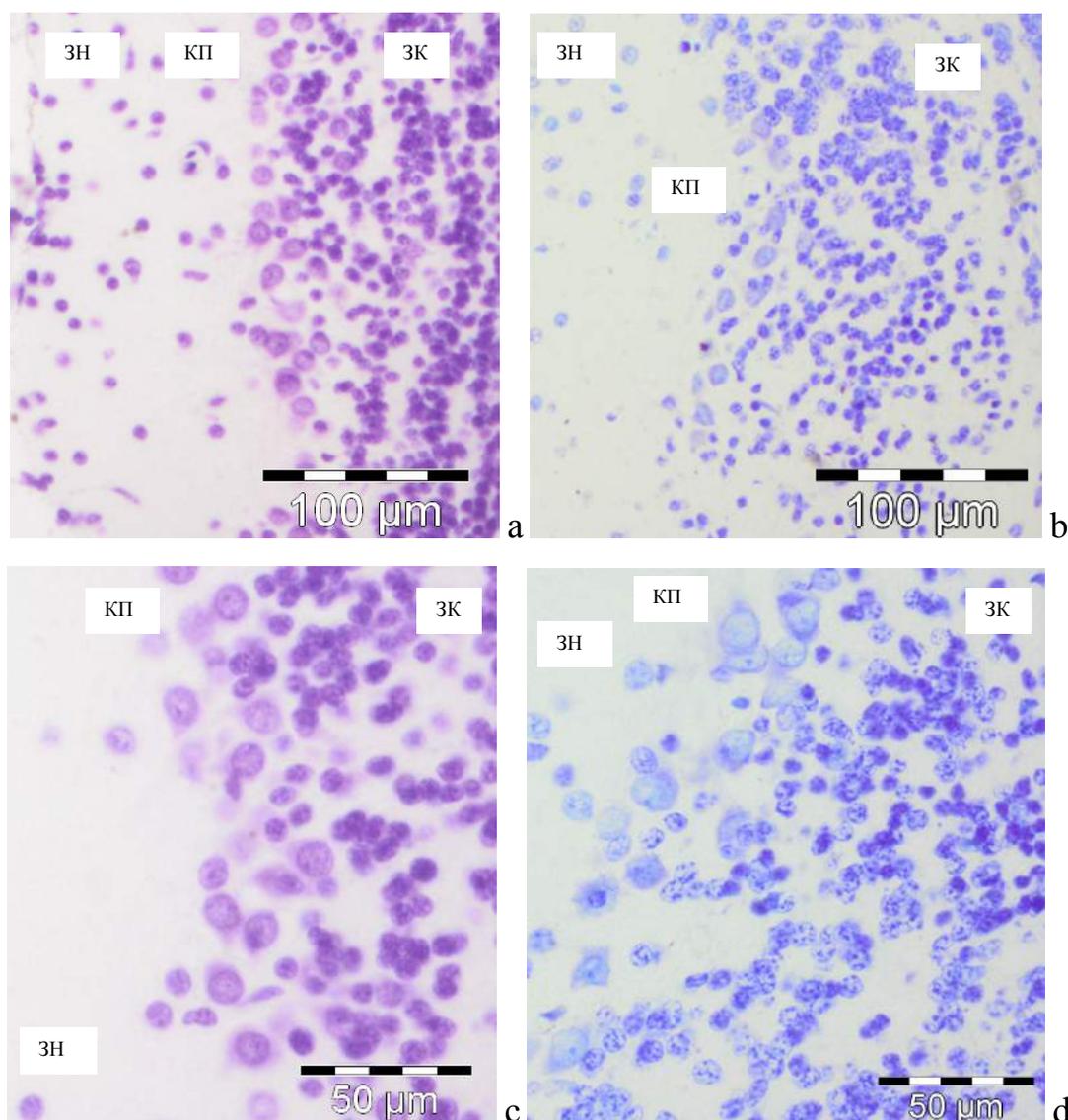


Рисунок 15 – Хроматофилия КП слоя грушевидных нейронов коры мозжечка серой жабы. Окраска по Ниссля; а, с – *B. bufo* пойма р. Берешь Шарыповский район, b, d – *B. bufo* пойма р. Канзыба Курагинский район, ув. 10x20; с, d – ув. 10x40

Таблица 15 – Степень хроматофилии клеток Пуркинье слоя грушевидных нейронов коры мозжечка серой жабы (*Bufo bufo*)

Тип клеток по степени хроматофилии	1 - <i>B. bufo</i>	2 - <i>B. bufo</i>	Значение p
	Me [25%; 75%], %		
нормохромные	57,1 [50,0; 71,4]	80,0 [69,2; 85,7]	p < 0,001
гиперхромные	19,1 [12,5; 33,3]	14,3 [10,6; 25,0]	p = 0,007
гипохромные	18,3 [11,1; 25,0]	0,0 [0,0; 9,1]	p < 0,001

Примечание: значимость различий по сравнению с показателями особей биотопа 1 (критерий Манна-Уитни).

В популяции ЗК зернистого слоя коры мозжечка у жаб обоих биотопов доминировали нейроны с умеренно-средним и средне-высоким числом глыбок хроматина, что отражает умеренный процесс экспрессии генов и трансляции белков в клетках, обеспечивая жизнедеятельность амфибий в условиях антропогенной трансформации (таблица 16).

Таблица 16 – Соотношение зернистых клеток зернистого слоя коры мозжечка серой жабы (*Bufo bufo*) по содержанию глыбок хроматина

Количество глыбок хроматина	1 - <i>B. bufo</i>	2 - <i>B. bufo</i>	Значение p
	Me [25%; 75%], абс. число		
2-3 низкое	1,0 [1,0; 2,0]	1,0 [1,0; 2,0]	p = 0,952
4-5 умеренно-среднее	4,0 [3,0; 4,0]	5,0 [5,0; 7,0]	p < 0,001
6-7 средне-высокое	3,0 [2,0; 4,0]	2,0 [2,0; 3,0]	p < 0,001
8-9 высокое	1,0 [1,0; 2,0]	0,0 [0,0; 1,0]	p < 0,001
10 и более крайне высокое	0,0 [0,0; 1,0]	0,0 [0,0; 0,0]	p < 0,001

Примечание: значимость различий по сравнению с показателями особей биотопа 1 (критерий Манна-Уитни).

В популяциях ЗК преобладали нейроны со смещенным к периферии ядрышком: 68,7% у серой жабы биотопа 1 и 52% у особей биотопа 2, что свидетельствует о понижении биосинтетических процессов в клетках.

### **Состояние белкового фонда**

Значения концентрации белков в цитоплазме нейронов (Сц) в молекулярном слое превышают концентрацию белков в ядре (Ся) в 1,5 раза у серой жабы 1 биотопа, у жаб биотопа 2 в 1,7 раза. Содержание общих водонерастворимых белков в цитоплазме (Мц) превышает содержание белков в ядре (Мя) в 1,4 раза у особей биотопа 1 и в 2,1 раза у особей биотопа 2. Высокие показатели Мц свидетельствуют об увеличении функциональной активности нейронов. Значения рЯЦК и фЯЦК у жаб биотопа 1 выше в 1,4 раза (p = 0,0001), чем у жаб 2 биотопа (таблица 17).

В слое грушевидных нейронов КП значения концентрации белков в цитоплазме (Сц) нейронов превышают концентрацию белков в ядре (Ся) в 1,2 раза у серой жабы 1 биотопа, в 1,7 раза у особей 2 биотопа.

Таблица 17 – Состояние фонда общих водонерастворимых белков в нейронных популяциях слоев коры мозжечка серой жабы (*Bufo bufo*)

Показатель	Молекулярный слой		Слой грушевидных нейронов		Зернистый слой	
	1 - <i>B. bufo</i>	2 - <i>B. bufo</i>	1 - <i>B. bufo</i>	2 - <i>B. bufo</i>	1 - <i>B. bufo</i>	2 - <i>B. bufo</i>
	Me [25%; 75%], пкг/мкм <sup>2</sup>					
Сц	0,6 [0,5; 0,6]	0,5 [0,4; 0,6]	0,6 [0,6; 0,6]	0,5 [0,5; 0,5]	0,5 [0,5; 0,6]	0,5 [0,5; 0,5]
	p < 0,001		p < 0,001		p = 0,267	
Ся	0,4 [0,3; 0,5]	0,3 [0,1; 0,3]	0,5 [0,4; 0,5]	0,3 [0,3; 0,4]	0,3 [0,3; 0,4]	0,3 [0,2; 0,3]
	p < 0,001		p < 0,001		p < 0,001	
рЯЦК	0,7 [0,6; 0,8]	0,5 [0,3; 0,6]	0,8 [0,7; 0,9]	0,7 [0,6; 0,8]	0,7 [0,6; 0,8]	0,5 [0,4; 0,6]
	p < 0,001		p < 0,001		p < 0,001	
Мц	2,1 [1,7; 2,7]	2,5 [2,0; 2,9]	9,5 [8,4; 10,4]	6,9 [6,2; 8,8]	1,7 [1,4; 2,1]	2,5 [2,2; 3,0]
	p = 0,017		p < 0,001		p < 0,001	
Мя	1,5 [1,1; 1,9]	1,2 [0,7; 1,8]	4,8 [3,6; 6,4]	4,9 [3,5; 5,8]	1,2 [0,9; 1,5]	1,4 [1,0; 2,0]
	p = 0,012		p = 0,662		p = 0,001	
фЯЦК	0,7 [0,5; 0,8]	0,5 [0,3; 0,7]	0,5 [0,4; 0,7]	0,7 [0,4; 0,9]	0,7 [0,5; 1,0]	0,6 [0,5; 0,7]
	p < 0,001		p = 0,002		p = 0,003	

Примечание: Мя – содержание общих водонерастворимых белков в ядре; Мц – содержание белков в цитоплазме; фЯЦК – функциональный ЯЦК (Мя/Мц); Ся – концентрация белков в ядре; Сц – концентрация белков в цитоплазме; рЯЦК – регуляторный ЯЦК (Ся/Сц); значимость различий по сравнению с показателями особей биотопа 1 (критерий Манна-Уитни).

Содержание общих водонерастворимых белков в цитоплазме Мц превышает содержание белков в ядре Мя в 2,0 раза у особей биотопа 1 и в 1,4 раза у особей биотопа 2. Высокие показатели Мц и Мя у особей 2 биотопа свидетельствует о повышении содержания белков в цитоплазме и ядрах клеток, снижении интенсивности обмена белков, и переходу нейроцитов данного слоя в гиперхромное состояние. Значения рЯЦК выше у жаб биотопа 1, а фЯЦК выше у жаб биотопа 2 в 1,4 раза.

В ЗК зернистого слоя значения концентрации белков в цитоплазме (Сц) нейронов превышают их концентрацию в ядре (Ся) в 1,7 раза у особей обоих биотопов. Содержание белков в цитоплазме (Мц) превышает содержание белков в ядре (Мя) в 1,4 раза у особей биотопа 1 и в 1,8 раза у особей биотопа 2, что отражает повышение функциональной нагрузки в нейронах у особей 2

биотопа. Значения показателей рЯЦК и фЯЦК преобладали у жаб биотопа 1 поймы р. Берешь Шарыповского района (таблица 17).

Анализируя полученные данные, можно сделать вывод, что *B. bufo* имеет видовые особенности на клеточном уровне организации слоев коры мозжечка. Так, Ст нейронов молекулярного слоя составляет 10,4 [9,3; 11,6] мкм<sup>2</sup>, Ся 5,5 [4,8; 6,3] мкм<sup>2</sup>, Сц 4,9 [4,3; 5,6] мкм<sup>2</sup>, плотность нервных клеток 1249,1 [831,3; 1477,8], плотность свободных глиоцитов 779,5 [554,2; 923,6], плотность сателлитных глиоцитов 554,2 [403,0; 692,7], концентрация водонерастворимых белков в цитоплазме 0,5 [0,4; 0,6] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах 0,3 [0,1; 0,3] пкг/мкм<sup>2</sup> нейронов, содержание белков в цитоплазме 2,5 [2,0; 2,9] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах 1,2 [0,7; 1,8] пкг/мкм<sup>2</sup> нейронов.

В слое грушевидных нейронов клетки имели показатели Ст 29,6 [25,1; 33,3] мкм<sup>2</sup>, Ся 14,9 [11,3; 18,1] мкм<sup>2</sup>, Сц 14,2 [11,9; 16,9] мкм<sup>2</sup>, плотность нейронов 712,5 [554,2; 923,6], плотность свободных 639,9 [484,9; 923,6] и сателлитных глиоцитов 277,1 [184,7; 369,5], число нормохромных 80,0 [69,2; 85,7], гиперхромных 14,3 [10,6; 25,0], гипохромных 0,0 [0,0; 9,1] клеток, концентрация белков в цитоплазме 0,5 [0,5; 0,5] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах нейронов 0,3 [0,3; 0,4] пкг/мкм<sup>2</sup>, содержание белков в цитоплазме 6,9 [6,2; 8,8] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах клеток 4,9 [3,5; 5,8] пкг/мкм<sup>2</sup>.

Для зернистого слоя характерно: Ст 11,1 [8,7; 12,9] мкм<sup>2</sup>, Ся 5,7 [4,4; 7,1] мкм<sup>2</sup>, Сц 5,1 [4,2; 6,0] мкм<sup>2</sup>, плотность нейронов 43890,8 [37494,0; 50540,9], концентрация белков в цитоплазме 0,5 [0,5; 0,5] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах клеток 0,3 [0,2; 0,3] пкг/мкм<sup>2</sup>, содержания в цитоплазме 2,5 [2,2; 3,0] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах нейронов 1,4 [1,0; 2,0] пкг/мкм<sup>2</sup> белков.

В клеточных популяциях слоев коры мозжечка *B. bufo* поймы реки Берешь Шарыповского района (биотоп 1), обитающих на территории с повышенным уровнем загрязнения, наблюдается достоверное уменьшение параметров площади нервных клеток (на 12 – 38%), увеличение плотности распределения нейронов в молекулярном слое (на 9%) и слое грушевидных нейронов (на 75%), свободных (на 14 – 62%) и сателлитных (на 40 – 79%)

глиоцитов, снижение в нейрональных популяциях слоя грушевидных нейронов числа нормохромных клеток (на 28,6%) и увеличение доли гипохромных (на 83%) и гиперхромных (на 25%) нейронов, появление в нейрональной популяции зернистого слоя коры мозжечка ЗК с высоким (8-9) количеством глыбок хроматина, повышение содержания на 16 – 27% общих водонерастворимых белков в нейронах молекулярного слоя и слоя грушевидных нейронов коры мозжечка. Данные изменения указывают на адаптивные перестройки в изучаемых нейрон-глиальных популяциях коры мозжечка амфибий под действием негативных факторов среды по сравнению с жабами из Курагинского района, обитающих на территории с низким уровнем загрязнения среды (поймы р. Канзыба, биотоп 2).

#### **4.2. Сравнительная характеристика клеточных популяций коры мозжечка остромордой лягушки (*Rana arvalis* N.)**

*R. arvalis* отловлены из биотопов: 3 биотоп – р. Березовка, Березовский район, 4 биотоп – искусственный пруд Канского района, 5 биотоп – пруд Татанщик Абанского района, 6 биотоп - пруд Егоровка Абанского района, 7 биотоп - пойма р. Берешь Шарыповский район.

Анализ средних значений  $St$  ЗН молекулярного слоя выявил в исследуемых биотопах разброс показателей в диапазоне:  $9,8 \text{ мкм}^2 > 9,6 \text{ мкм}^2 > 9,0 \text{ мкм}^2 > 8,0 \text{ мкм}^2 > 7,1 \text{ мкм}^2$ . Самые крупные нейроны выявлены в молекулярном слое у *R. arvalis* р. Березовка (биотоп 3), близкие к ним показатели были в популяции у животных биотопов 4 и 7. Самые мелкие ЗН отмечались в мозжечке земноводных биотопа 5. Промежуточное положение занимали показатели  $St$  ЗН молекулярного слоя нейронов *R. arvalis* в биотопе 6. Наблюдается достоверное варьирование показателей  $S_{ц}$  и  $S_{я}$  звездчатых нейронов молекулярного слоя коры мозжечка. Во всех биотопах в ЗН площадь ядра превышала значения цитоплазмы, поэтому  $S_{ЯЦК}$  имел значения больше единицы. В биотопах 5 и 6 в ЗН ядра существенно меньше (таблица 18).

Таблица 18 – Морфологические характеристики нейронных популяций слоев коры мозжечка остромордой лягушки (*Rana arvalis*)

№ и название биотопа	Молекулярный слой Me [25%; 75%], мкм <sup>2</sup>			
	Ст	Ся	Сц	сЯЦК
3 - р. Березовка, Березовский р-н	9,8 [8,9; 11,5]	5,3 [4,3; 6,6]	4,7 [4,1; 5,3]	1,1 [1,0; 1,4]
4 - искусственный пруд Канский р-н	9,6 [8,6; 10,7]	5,0 [4,2; 5,8]	4,5 [4,1; 5,1]	1,1 [0,9; 1,3]
	p < 0,001	p < 0,001	p = 0,001	p = 0,023
5 - пруд Татанщик Абанский р-н	7,1 [6,1; 8,1]	3,7 [3,0; 4,1]	3,4 [3,0; 4,1]	1,1 [0,9; 1,2]
	p <sub>5,3</sub> < 0,001	p <sub>5,3</sub> = 0,914	p <sub>5,3</sub> < 0,001	p <sub>5,3</sub> < 0,001
	p <sub>5,4</sub> = 0,326	p <sub>5,4</sub> < 0,001	p <sub>5,4</sub> < 0,001	p <sub>5,4</sub> < 0,001
6 - пруд Егоровка Абанский р-н	8,0 [6,8; 9,0]	4,8 [3,9; 5,6]	3,2 [2,8; 3,5]	1,5 [1,3; 1,7]
	p <sub>6,3</sub> < 0,001	p <sub>6,3</sub> = 0,006	p <sub>6,3</sub> < 0,001	p <sub>6,3</sub> < 0,001
	p <sub>6,4</sub> = 0,001	p <sub>6,4</sub> = 0,152	p <sub>6,4</sub> < 0,001	p <sub>6,4</sub> < 0,001
	p <sub>6,5</sub> < 0,001	p <sub>6,5</sub> = 0,003	p <sub>6,5</sub> < 0,001	p <sub>6,5</sub> = 0,104
7 - пойма р. Берешь Шарыповский р-н	9,0 [8,1; 10,1]	5,2 [4,6; 5,9]	3,8 [3,4; 4,1]	1,4 [1,2; 1,6]
	p <sub>7,3</sub> < 0,001	p <sub>7,3</sub> < 0,001	p <sub>7,3</sub> < 0,001	p <sub>7,3</sub> = 0,014
	p <sub>7,4</sub> < 0,001	p <sub>7,4</sub> < 0,001	p <sub>7,4</sub> < 0,001	p <sub>7,4</sub> = 0,901
	p <sub>7,5</sub> < 0,001	p <sub>7,5</sub> < 0,001	p <sub>7,5</sub> = 0,011	p <sub>7,5</sub> < 0,001
	p <sub>7,6</sub> = 0,001	p <sub>7,6</sub> < 0,001	p <sub>7,6</sub> = 0,004	p <sub>7,6</sub> < 0,001
Слой грушевидных нейронов Me [25%; 75%], мкм <sup>2</sup>				
3 - р. Березовка, Березовский р-н	24,6 [20,4; 29,8]	7,4 [5,7; 9,5]	17,3 [13,4; 19,6]	0,5 [0,4; 0,6]
4 - искусственный пруд Канский р-н	22,6 [18,7; 27,0]	6,3 [4,6; 7,9]	15,4 [12,6; 19,8]	0,4 [0,3; 0,5]
	p = 0,016	p < 0,001	p = 0,156	p = 0,027
5 - пруд Татанщик Абанский р-н	28,2 [23,1; 35,0]	10,4 [7,9; 13,5]	17,1 [13,6; 24,9]	0,6 [0,4; 0,8]
	p <sub>5,3</sub> = 0,001	p <sub>5,3</sub> < 0,001	p <sub>5,3</sub> = 0,005	p <sub>5,3</sub> < 0,001
	p <sub>5,4</sub> < 0,001	p <sub>5,4</sub> < 0,001	p <sub>5,4</sub> = 0,022	p <sub>5,4</sub> < 0,001
6 - пруд Егоровка Абанский р-н	28,2 [21,5; 33,9]	11,1 [8,3; 14,7]	14,7 [11,1; 19,7]	0,8 [0,6; 1,0]
	p <sub>6,3</sub> = 0,006	p <sub>6,3</sub> < 0,001	p <sub>6,3</sub> = 0,004	p <sub>6,3</sub> < 0,001
	p <sub>6,4</sub> < 0,001	p <sub>6,4</sub> < 0,001	p <sub>6,4</sub> = 0,142	p <sub>6,4</sub> < 0,001
	p <sub>6,5</sub> = 0,486	p <sub>6,5</sub> = 0,001	p <sub>6,5</sub> = 0,001	p <sub>6,5</sub> < 0,001
7 - пойма р. Берешь Шарыповский р-н	29,6 [27,1; 34,3]	12,9 [11,5; 15,9]	16,1 [14,1; 18,9]	0,8 [0,7; 1,0]
	p <sub>7,3</sub> = 0,045	p <sub>7,3</sub> < 0,001	p <sub>7,3</sub> = 0,019	p <sub>7,3</sub> < 0,001
	p <sub>7,4</sub> < 0,001	p <sub>7,4</sub> < 0,001	p <sub>7,4</sub> = 0,312	p <sub>7,4</sub> < 0,001
	p <sub>7,5</sub> = 0,166	p <sub>7,5</sub> = 0,081	p <sub>7,5</sub> = 0,002	p <sub>7,5</sub> < 0,001
	p <sub>7,6</sub> = 0,545	p <sub>7,6</sub> = 0,114	p <sub>7,6</sub> = 0,719	p <sub>7,6</sub> = 0,207
Зернистый слой Me [25%; 75%], мкм <sup>2</sup>				
3 - р. Березовка, Березовский р-н	11,1 [9,7; 12,6]	5,7 [5,0; 6,7]	5,2 [4,6; 6,0]	1,1 [0,9; 1,4]
4 - искусственный пруд Канский р-н	12,5 [10,5; 14,6]	6,1 [4,6; 7,9]	6,1 [5,3; 7,0]	1,1 [0,8; 1,3]
	p < 0,001	p < 0,001	p < 0,001	p = 0,447
5 - пруд Татанщик Абанский р-н	9,1 [7,6; 10,0]	5,6 [4,6; 6,4]	3,3 [3,0; 3,8]	1,7 [1,4; 1,9]
	p <sub>5,3</sub> = 0,131	p <sub>5,3</sub> = 0,006	p <sub>5,3</sub> < 0,001	p <sub>5,3</sub> < 0,001
	p <sub>5,4</sub> < 0,001	p <sub>5,4</sub> = 0,018	p <sub>5,4</sub> < 0,001	p <sub>5,4</sub> < 0,001
6 - пруд Егоровка Абанский р-н	9,6 [8,3; 11,6]	6,0 [4,9; 7,5]	3,6 [3,2; 4,0]	1,7 [1,5; 2,0]
	p <sub>6,3</sub> = 0,413	p <sub>6,3</sub> < 0,001	p <sub>6,3</sub> < 0,001	p <sub>6,3</sub> < 0,001
	p <sub>6,4</sub> < 0,001	p <sub>6,4</sub> = 0,798	p <sub>6,4</sub> < 0,001	p <sub>6,4</sub> < 0,001
	p <sub>6,5</sub> = 0,003	p <sub>6,5</sub> = 0,002	p <sub>6,5</sub> = 0,060	p <sub>6,5</sub> = 0,017

1	2	3	4	5
7 - пойма р. Берешь Шарьповский р-н	9,8 [8,3; 10,9]	6,1 [5,1; 7,0]	3,6 [3,1; 4,0]	1,8 [1,6; 1,9]
	$p_{7,3} = 0,277$	$p_{7,3} < 0,001$	$p_{7,3} < 0,001$	$p_{7,3} < 0,001$
	$p_{7,4} < 0,001$	$p_{7,4} = 0,907$	$p_{7,4} < 0,001$	$p_{7,4} < 0,001$
	$p_{7,5} = 0,003$	$p_{7,5} = 0,003$	$p_{7,5} = 0,010$	$p_{7,5} = 0,062$
	$p_{7,6} = 0,622$	$p_{7,6} = 0,777$	$p_{7,6} = 0,509$	$p_{7,6} = 0,811$

Примечание: St – площадь тела нервной клетки; Sc – цитоплазмы, Ся – ядра; сЯЦК – структурный ядерно-цитоплазматический коэффициент; значимость различий по сравнению с показателями особей биотопов 3 – 7 (критерий Ньюмана-Кейлса).

Варьирование средних значений Ся связано с реактивностью нейронов, обеспечивающих поддержание относительного постоянства внутренней среды организма, необходимой для выполнения конкретных функций, требующих оптимального пластического и энергетического баланса.

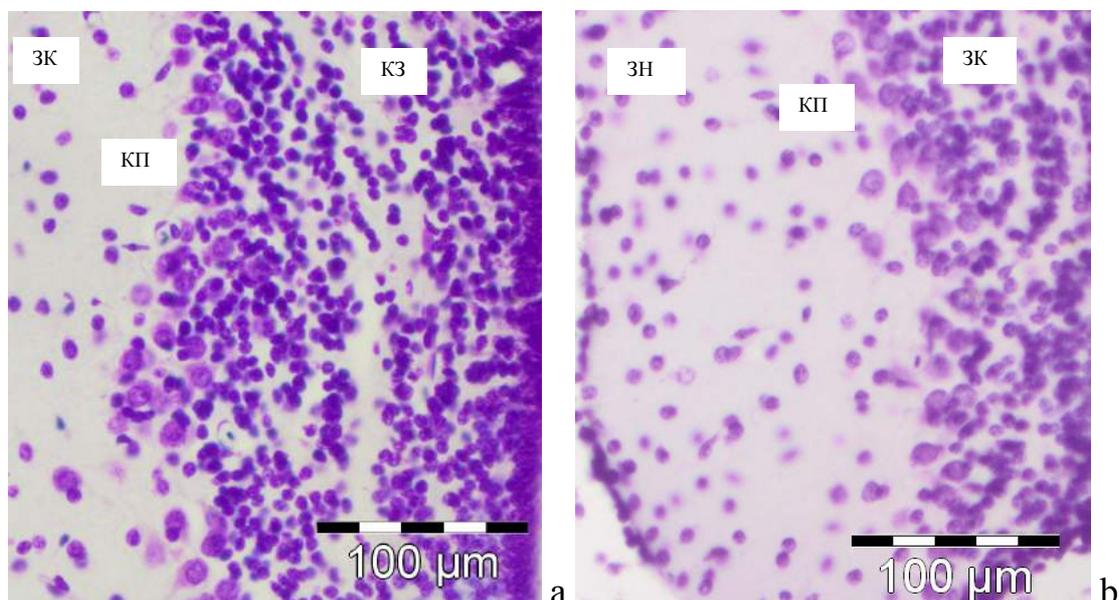
В популяциях КП слоя грушевидных нейронов значения St варьируют в диапазоне большего разброса:  $29,6 \text{ мкм}^2 > 28,2 \text{ мкм}^2 > 24,6 \text{ мкм}^2 > 22,6 \text{ мкм}^2$ . При этом в биотопах 5, 6, 7 выявляются крупные нейроны. КП относятся к цитохромному типу нейронов, имеют широкий ободок цитоплазмы и незначительного объема ядро. Минимальные значения St КП выявлены в слое грушевидных нейронов коры мозжечка *R. arvalis* Канского района (биотоп 4). В таких нейронах показатели Sc приблизительно на 70% превышают значения Ся, поэтому их сЯЦК (как отношение Ся/Sc) составляет значение меньше единицы. У животных биотопов 6 и 7 показатели Ся самые высокие, а Sc довольно низкие, сЯЦК таких КП имеют значения близкие к 1 (таблица 18).

В зернистом слое значения St ЗК варьируют в небольшом интервале аналогично ЗН молекулярного слоя:  $12,5 \text{ мкм}^2 > 11,1 \text{ мкм}^2 > 9,8 \text{ мкм}^2 > 9,6 \text{ мкм}^2 > 9,1 \text{ мкм}^2$ . У остромордой лягушки всех изученных биотопов в популяциях зернистого слоя зернистые клетки имеют более крупные размеры, чем звездчатые нейроны молекулярного слоя, но значительно меньше КП слоя грушевидных нейронов коры мозжечка. У *R. arvalis* 5

биотопа ЗК самые мелкие с небольшим ядром. В биотопах 3, 4, 7 кариохромные ЗК имеют средние показатели размеров тел и цитоплазмы и крупные ядра, их сЯЦК составил высокие значения (1,7 – 1,8). В биотопах 3 и 4 сЯЦК имеет значения близкие к 1 (таблица 18).

Варьирование показателей площади тел клеток, ядер и цитоплазмы у *R. arvalis* исследуемых групп следует связать с их длительным существованием в среде с комплексом разнообразных по действию экологических факторов, требующих для выживания переадаптации интегративной системы на всех уровнях организации, включая популяционно-клеточный. Данная вариабельность параметров площади является вариантом реактивности *R. arvalis*, приспособливающегося к водно-наземным условиям существования в биотопах с разными экологическими условиями.

В исследуемых нейрональных популяциях цитохромных КП *R. arvalis* по оценке базофильной субстанции во всех биотопах преобладал нормохромный тип клеток. На фоне нормохромных клеток у особей во всех биотопах чаще встречались темные – гиперхромные с сохранной структурой и реже, светлые – гипохромные нейроны, что указывает на невысокий разброс данного показателя в пределах нормального функционирования (таблица 19, рисунок 16).



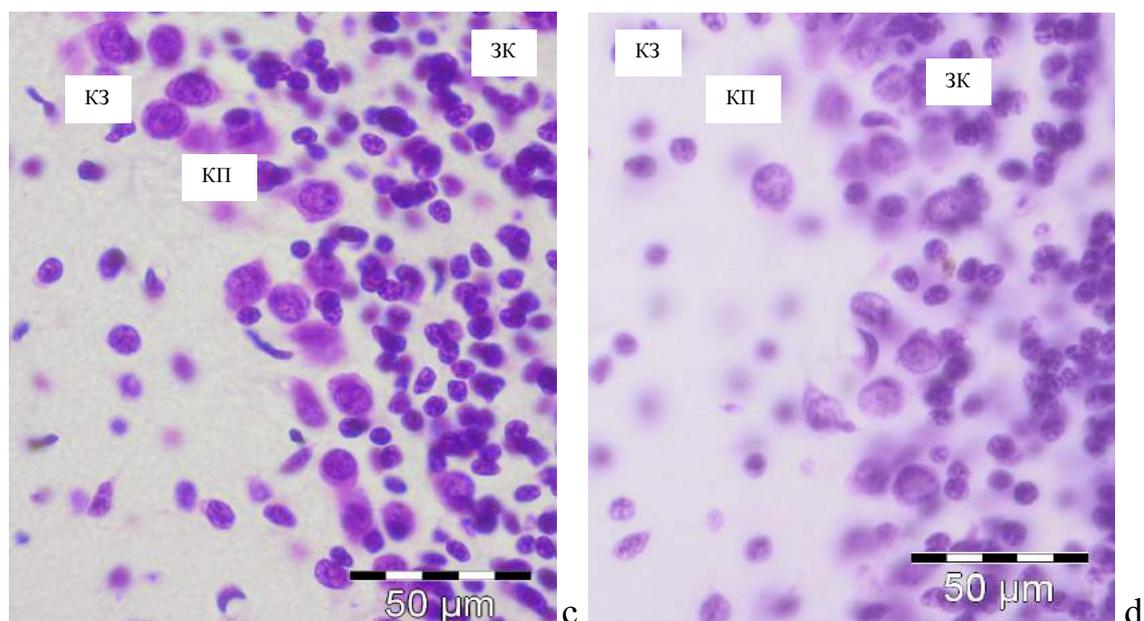


Рисунок 16 – Хроматофилия КП слоя грушевидных нейронов коры мозжечка остромордой лягушки. Окраска по Нисслю. а, с – *R. arvalis* р. Березовка, Березовский район, b, d – *R. arvalis* пруд Татанщик Абанский район, ув. 10x20; с, d –ув. 10x40

Таблица 19 – Соотношение клеток Пуркинье слоя грушевидных нейронов остромордой лягушки (*Rana arvalis*) по степени хроматофилии

№ и название биотопа	Нормохромные нейроны	Гипохромные нейроны	Гиперхромные нейроны
	Me [25%; 75%], %		
3 - р. Березовка, Березовский р-н	64,6 [50,0; 80,8]	9,1 [0,0; 12,5]	25,0 [0,0; 38,1]
4 - искусственный пруд Канский р-н	62,5 [50,0; 75,0]	0,0 [0,0; 25,0]	25,0 [11,1; 42,9]
	p = 0,107	p = 0,438	p = 0,394
5 - пруд Татанщик Абанский р-н	91,3 [87,1; 100,0]	0,0 [0,0; 7,9]	0,0 [0,0; 11,1]
	p <sub>5,3</sub> < 0,001 p <sub>5,4</sub> < 0,001	p <sub>5,3</sub> < 0,001 p <sub>5,4</sub> = 0,001	p <sub>5,3</sub> < 0,001 p <sub>5,4</sub> < 0,001
6 - пруд Егоровка Абанский р-н	92,3 [87,0; 100,0]	0,0 [0,0; 4,3]	0,0 [0,0; 10,0]
	p <sub>6,3</sub> < 0,001 p <sub>6,4</sub> < 0,001 p <sub>6,5</sub> = 0,572	p <sub>6,3</sub> < 0,001 p <sub>6,4</sub> < 0,001 p <sub>6,5</sub> = 0,427	p <sub>6,3</sub> < 0,001 p <sub>6,4</sub> < 0,001 p <sub>6,5</sub> = 0,896
7 - пойма р. Берешь Шарыповский р-н	82,5 [74,8; 91,7]	0,0 [0,0; 6,5]	0,0 [0,0; 9,1]
	p <sub>7,3</sub> < 0,001 p <sub>7,4</sub> < 0,001 p <sub>7,5</sub> = 0,330 p <sub>7,6</sub> = 0,629	p <sub>7,3</sub> < 0,001 p <sub>7,4</sub> < 0,001 p <sub>7,5</sub> = 0,622 p <sub>7,6</sub> = 0,691	p <sub>7,3</sub> < 0,001 p <sub>7,4</sub> < 0,001 p <sub>7,5</sub> = 0,804 p <sub>7,6</sub> = 0,945

Примечание: значимость различий по сравнению с показателями особей биотопов 3 – 7 (критерий Ньюмана-Кейлса).

В биотопах 5, 6, 7 доминируют нормохромные КП (до 92%). Они расположены диффузно, в просветленной части цитоплазмы содержат равномерно распределенные глыбки тигроидного вещества (РНП). В 3 и 4 биотопах достоверно нарастание гиперхромных КП, активно накапливающих рибонуклеопротеиды, что свидетельствует о создании запасающего фонда и включении компенсаторно-приспособительных механизмов (рисунок 16). Появление в популяции небольшого процента светлых, активно работающих нейронов, указывает на интенсивное функционирование клеток Пуркинье слоя грушевидных нейронов коры мозжечка.

Показатели плотности ЗН в молекулярном слое варьируют от 339 клеток (биотоп 6), до максимальной плотности – 885 клеток (биотоп 4). Плотность КП слоя грушевидных нейронов в мозжечке *R. arvalis* имеет меньший диапазон: от 1108 клеток (биотоп 5) до 1787 (биотоп 3). Показатели плотности ЗК в зернистом слое коры мозжечка во всех биотопах достоверно высокие: 30590 (биотоп 4) > 28424 (биотоп 7) > 28373 (биотоп 6) > 26600 (биотоп 3) > 19881 (биотоп 5). Наибольшие показатели плотности распределения свободных и сателлитных глиоцитов молекулярного слоя и слоя грушевидных нейронов наблюдаются у *R. arvalis* биотопа 4. Минимальные значения плотности распределения глиоцитов характерны для изученных слоев коры мозжечка лягушек биотопов 5 и 6 (таблица 20).

Усиление пролиферативных процессов и миграционной активности в глиальном окружении *R. arvalis* биотопов 3, 4, 7 указывает на включение компенсаторных механизмов, направленных на стабилизацию функционирования нейронов коры мозжечка земноводных.

В зернистом слое коры мозжечка оценка кариохромных зернистых клеток по количеству хроматиновых глыбок в ядре показала разброс в диапазоне от 2-3 крупных до 10 и более мелких. Во всех биотопах у особей в популяции ЗК доминировали нейроны с умеренно-средним, средне-высоким содержанием глыбок хроматина, что отражает оптимальный процесс функционирования белоксинтезирующей системы в ЗК зернистого слоя.

Таблица 20 – Показатели плотности ( $\rho$ ) нейронов и глиоцитов слоев коры мозжечка остромордой лягушки (*Rana arvalis*) на фиксированной площади (1 мм<sup>2</sup>)

№ и название биотопа	Молекулярный слой Me [25%; 75%], абс. число				
	$\rho$ нейронов	$\rho$ глии своб.	$\rho$ глии сат.	ГНИ своб.	ГНИ сат.
3 - р. Березовка, Березовский р-н	646,5 [461,8; 775,8]	383,8 [270,0; 456,6]	221,7 [138,5; 316,7]	0,6 [0,5; 0,8]	0,3 [0,2; 0,5]
4 - искусственный пруд Канский р-н	885,4 [542,7; 1108,4]	554,2 [369,5; 923,6]	369,5 [184,7; 554,2]	0,6 [0,4; 0,8]	0,3 [0,2; 0,4]
	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p = 0,006$	$p < 0,001$
5 - пруд Татанщик Абанский р-н	369,5 [227,1; 461,8]	184,7 [110,8; 221,7]	163,1 [143,3; 182,6]	0,5 [0,3; 0,7]	0,5 [0,3; 0,6]
	$p_{5,3} < 0,001$	$p_{5,3} < 0,001$	$p_{5,3} < 0,001$	$p_{5,3} = 0,004$	$p_{5,3} < 0,001$
	$p_{5,4} < 0,001$	$p_{5,4} < 0,001$	$p_{5,4} < 0,001$	$p_{5,4} = 0,002$	$p_{5,4} < 0,001$
6 - пруд Егоровка Абанский р-н	339,2 [307,7; 399,4]	184,7 [138,5; 237,5]	110,8 [0,0; 138,5]	0,6 [0,4; 0,7]	0,3 [0,0; 0,4]
	$p_{6,3} < 0,001$	$p_{6,3} < 0,001$	$p_{6,3} < 0,001$	$p_{6,3} = 0,024$	$p_{6,3} < 0,001$
	$p_{6,4} < 0,001$	$p_{6,4} < 0,001$	$p_{6,4} < 0,001$	$p_{6,4} = 0,019$	$p_{6,4} < 0,001$
	$p_{6,5} = 0,773$	$p_{6,5} = 0,162$	$p_{6,5} < 0,001$	$p_{6,5} < 0,001$	$p_{6,5} < 0,001$
7 - пойма р. Берешь Шарыповский р-н	554,2 [461,8; 665,0]	221,7 [184,7; 277,1]	221,7 [158,3; 227,1]	0,4 [0,3; 0,5]	0,4 [0,3; 0,6]
	$p_{7,3} < 0,001$	$p_{7,3} = 0,003$	$p_{7,3} = 0,991$	$p_{7,3} < 0,001$	$p_{7,3} < 0,001$
	$p_{7,4} < 0,001$	$p_{7,4} < 0,001$	$p_{7,4} < 0,001$	$p_{7,4} < 0,001$	$p_{7,4} < 0,001$
	$p_{7,5} < 0,001$	$p_{7,5} = 0,515$	$p_{7,5} < 0,001$	$p_{7,5} < 0,001$	$p_{7,5} < 0,001$
	$p_{7,6} = 0,192$	$p_{7,6} = 0,062$	$p_{7,6} < 0,001$	$p_{7,6} < 0,001$	$p_{7,6} < 0,001$
Слой грушевидных нейронов Me [25%; 75%], абс. число					
3 - р. Березовка, Березовский р-н	1787,2 [1108,4; 2105,9]	727,4 [554,2; 969,8]	554,2 [415,6; 738,9]	0,5 [0,3; 0,7]	0,3 [0,2; 0,6]
4 - искусственный пруд Канский р-н	1477,8 [1108,4; 1801,1]	923,6 [738,9; 1108,4]	554,2 [415,6; 738,9]	0,7 [0,5; 0,8]	0,4 [0,3; 0,5]
	$p = 0,005$	$p < 0,001$	$p = 0,539$	$p < 0,001$	$p < 0,001$
5 - пруд Татанщик Абанский р-н	1108,4 [886,7; 1330,0]	227,1 [184,7; 415,6]	221,7 [138,5; 369,5]	0,3 [0,2; 0,4]	0,2 [0,1; 0,3]
	$p_{5,3} < 0,001$	$p_{5,3} < 0,001$	$p_{5,3} = 0,001$	$p_{5,3} < 0,001$	$p_{5,3} < 0,001$
	$p_{5,4} < 0,001$	$p_{5,4} < 0,001$	$p_{5,4} < 0,001$	$p_{5,4} < 0,001$	$p_{5,4} < 0,001$
6 - пруд Егоровка Абанский р-н	1154,5 [831,3; 1662,5]	277,1 [138,5; 369,5]	221,7 [138,5; 369,5]	0,2 [0,1; 0,3]	0,2 [0,1; 0,3]
	$p_{6,3} < 0,001$	$p_{6,3} < 0,001$	$p_{6,3} < 0,001$	$p_{6,3} < 0,001$	$p_{6,3} < 0,001$
	$p_{6,4} < 0,001$	$p_{6,4} < 0,001$	$p_{6,4} < 0,001$	$p_{6,4} < 0,001$	$p_{6,4} < 0,001$
	$p_{6,5} = 0,032$	$p_{6,5} = 0,188$	$p_{6,5} = 0,341$	$p_{6,5} = 0,091$	$p_{6,5} = 0,183$
7 - пойма р. Берешь Шарыповский р-н	1246,9 [961,1; 1662,5]	484,7 [410,7; 555,2]	415,6 [372,3; 554,2]	0,4 [0,3; 0,5]	0,4 [0,3; 0,5]
	$p_{7,3} < 0,001$	$p_{7,3} < 0,001$	$p_{7,3} < 0,001$	$p_{7,3} < 0,001$	$p_{7,3} < 0,001$
	$p_{7,4} < 0,001$	$p_{7,4} < 0,001$	$p_{7,4} < 0,001$	$p_{7,4} < 0,001$	$p_{7,4} = 0,146$
	$p_{7,5} = 0,311$	$p_{7,5} < 0,001$	$p_{7,5} < 0,001$	$p_{7,5} = 0,031$	$p_{7,5} < 0,001$
	$p_{7,6} = 0,341$	$p_{7,6} = 0,002$	$p_{7,6} < 0,001$	$p_{7,6} < 0,001$	$p_{7,6} < 0,001$

Примечание:  $\rho$  - плотность; своб. – свободная глия; сат. – сателлитная глия; ГНИ – глио-нейрональный индекс; значимость различий по сравнению с показателями особей

биотопов 3 – 7 (критерий Ньюмана-Кейлса).

Высокое и крайне высокое содержание глыбок хроматина у амфибий биотопов 3 и 4 показывает снижение метаболизма в ЗК. В популяциях зернистого слоя у амфибий из биотопа 3 (62%) и 6 (63%) преобладали нейроны с центральным равномерным расположением ядрышек (таблица 21).

Таблица 21 – Соотношение зернистых клеток в зернистом слое коры мозжечка остромордой лягушки (*Rana arvalis*) по содержанию глыбок хроматина

№ и название биотопа	Количество глыбок хроматина Me [25%; 75%]				
	2-3 низкое	4-5 умеренно- среднее	6-7 средне- высокое	8-9 высокое	10 и более крайне высокое
3 - р. Березовка, Березовский р-н	0,0 [0,0; 1,0]	3,0 [2,0; 4,0]	4,0 [4,0; 4,0]	2,0 [1,0; 3,0]	0,0 [0,0; 1,0]
4 - искусственный пруд Канский р-н	0,0 [0,0; 1,0]	4,0 [3,0; 5,0]	4,0 [3,0; 5,0]	1,0 [1,0; 2,0]	0,0 [0,0; 0,0]
	p = 0,259	p = 0,001	p = 0,190	p = 0,003	p = 0,017
5 - пруд Татанщик Абанский р-н	2,0 [1,0; 2,0]	5,0 [4,0; 6,0]	3,0 [2,0; 3,0]	0,0 [0,0; 0,0]	0,0 [0,0; 0,0]
	p <sub>5,3</sub> < 0,001	p <sub>5,3</sub> < 0,001	p <sub>5,3</sub> < 0,001	p <sub>5,3</sub> < 0,001	p <sub>5,3</sub> < 0,001
	p <sub>5,4</sub> < 0,001	p <sub>5,4</sub> < 0,001	p <sub>5,4</sub> < 0,001	p <sub>5,4</sub> < 0,001	p <sub>5,4</sub> < 0,001
6 - пруд Егоровка Абанский р-н	1,0 [0,0; 2,0]	5,0 [4,0; 7,0]	3,0 [2,0; 4,0]	0,0 [0,0; 1,0]	0,0 [0,0; 0,0]
	p <sub>6,3</sub> < 0,001	p <sub>6,3</sub> < 0,001	p <sub>6,3</sub> < 0,001	p <sub>6,3</sub> < 0,001	p <sub>6,3</sub> < 0,001
	p <sub>6,4</sub> = 0,003	p <sub>6,4</sub> < 0,001	p <sub>6,4</sub> < 0,001	p <sub>6,4</sub> < 0,001	p <sub>6,4</sub> = 0,001
	p <sub>6,5</sub> = 0,007	p <sub>6,5</sub> = 0,928	p <sub>6,5</sub> = 0,184	p <sub>6,5</sub> = 0,003	p <sub>6,5</sub> = 0,052
7 - пойма р. Берешь Шарыповский р-н	1,0 [0,0; 2,0]	5,0 [4,0; 6,0]	3,0 [2,0; 4,0]	0,0 [0,0; 1,0]	0,0 [0,0; 0,0]
	p <sub>7,3</sub> = 0,001	p <sub>7,3</sub> < 0,001	p <sub>7,3</sub> < 0,001	p <sub>7,3</sub> < 0,001	p <sub>7,3</sub> < 0,001
	p <sub>7,4</sub> = 0,107	p <sub>7,4</sub> < 0,001	p <sub>7,4</sub> = 0,001	p <sub>7,4</sub> < 0,001	p <sub>7,4</sub> = 0,006
	p <sub>7,5</sub> < 0,001	p <sub>7,5</sub> = 0,151	p <sub>7,5</sub> = 0,011	p <sub>7,5</sub> = 0,001	p <sub>7,5</sub> = 0,018
	p <sub>7,6</sub> = 0,153	p <sub>7,6</sub> = 0,215	p <sub>7,6</sub> = 0,118	p <sub>7,6</sub> = 0,466	p <sub>7,6</sub> = 0,622

Примечание: значимость различий по сравнению с показателями особей биотопов 3 – 7 (критерий Ньюмана-Кейлса).

Эксцентричное расположение ядрышек, смещенных к периферии, наблюдалось среди ЗК зернистого слоя коры мозжечка у особей биотопов: 4 – 63%, 5 – 60%, 7 – 73,7%.

Анализ количественных параметров клеточных популяций слоев коры мозжечка *R. arvalis* свидетельствует о включении компенсаторно-

приспособительных процессов, направленных на поддержание гомеостаза нервной системы бесхвостых земноводных в трансформированных условиях обитания.

### Состояние белкового фонда

Наибольшие значения показателей концентрации белков в цитоплазме ЗН в молекулярном слое имеют *R. arvalis* биотопов 5 и 6. У особей биотопов 3, 4 и 7 этот показатель имеет более низкие и близкие значения. Показатели концентрации белков в цитоплазме нейронов превышают данные значения в ядре у особей биотопа 5 в 1,5 раза, а биотопов 3, 4 и 7 в 1,7 раза, что свидетельствует о функционировании белоксинтезирующей системы в оптимальных пределах (таблица 22).

Таблица 22 – Состояние фонда общих водонерастворимых белков в нейронных популяциях слоев коры мозжечка остромордой лягушки (*Rana arvalis*)

№ и название биотопа	Сц	Ся	рЯЦК	Мц	Мя	фЯЦК	
	Молекулярный слой Me [25%; 75%], пкг/мкм <sup>2</sup>						
3 - р. Березовка, Березовский р-н	0,5 [0,5; 0,5]	0,3 [0,2; 0,3]	0,5 [0,5; 0,6]	1,7 [1,5; 2,1]	1,3 [1,1; 1,6]	0,7 [0,6; 0,9]	
4 - искусственный пруд Канский р-н	0,5 [0,4; 0,5]	0,3 [0,2; 0,4]	0,7 [0,5; 0,8]	1,6 [1,3; 1,8]	1,2 [0,9; 1,5]	0,8 [0,5; 1,0]	
	p = 0,500	p = 0,001	p < 0,001	p = 0,007	p = 0,584	p = 0,002	
5 - пруд Татанщик Абанский р-н	0,6 [0,5; 0,6]	0,4 [0,3; 0,4]	0,7 [0,7; 0,8]	2,3 [2,1; 2,7]	2,0 [1,6; 2,5]	0,8 [0,7; 1,0]	
	p <sub>5,3</sub> < 0,001 p <sub>5,4</sub> < 0,001	p <sub>5,3</sub> = 0,032 p <sub>5,4</sub> = 0,005					
6 - пруд Егоровка Абанский р-н	0,6 [0,5; 0,6]	0,5 [0,4; 0,5]	0,8 [0,7; 0,9]	2,6 [2,3; 2,9]	2,1 [1,7; 2,5]	0,8 [0,7; 1,0]	
	p <sub>6,3</sub> < 0,001 p <sub>6,4</sub> < 0,001 p <sub>6,5</sub> = 0,243	p <sub>6,3</sub> < 0,001 p <sub>6,4</sub> < 0,001 p <sub>6,5</sub> < 0,001	p <sub>6,3</sub> = 0,010 p <sub>6,4</sub> < 0,001 p <sub>6,5</sub> < 0,001	p <sub>6,3</sub> < 0,001 p <sub>6,4</sub> < 0,001 p <sub>6,5</sub> = 0,031	p <sub>6,3</sub> < 0,001 p <sub>6,4</sub> < 0,001 p <sub>6,5</sub> = 0,027	p <sub>6,3</sub> = 0,001 p <sub>6,4</sub> = 0,018 p <sub>6,5</sub> = 0,497	
	0,5 [0,5; 0,5]	0,3 [0,3; 0,4]	0,7 [0,6; 0,8]	1,8 [1,6; 2,1]	1,5 [1,0; 2,0]	0,9 [0,6; 1,1]	
7 - пойма р. Берешь Шарыповский р-н	p <sub>7,3</sub> = 0,261 p <sub>7,4</sub> = 0,039 p <sub>7,5</sub> < 0,001 p <sub>7,6</sub> < 0,001	p <sub>7,3</sub> < 0,001 p <sub>7,4</sub> = 0,434 p <sub>7,5</sub> < 0,001 p <sub>7,6</sub> < 0,001	p <sub>7,3</sub> < 0,001 p <sub>7,4</sub> = 0,004 p <sub>7,5</sub> = 0,497 p <sub>7,6</sub> < 0,001	p <sub>7,3</sub> = 0,003 p <sub>7,4</sub> = 0,001 p <sub>7,5</sub> < 0,001 p <sub>7,6</sub> < 0,001	p <sub>7,3</sub> = 0,029 p <sub>7,4</sub> = 0,001 p <sub>7,5</sub> < 0,001 p <sub>7,6</sub> < 0,001	p <sub>7,3</sub> < 0,001 p <sub>7,4</sub> < 0,001 p <sub>7,5</sub> < 0,001 p <sub>7,6</sub> < 0,001	
	Слой грушевидных нейронов Me [25%; 75%], пкг/мкм <sup>2</sup>						
	3 - р. Березовка, Березовский р-н	0,5 [0,5; 0,6]	0,3 [0,2; 0,4]	0,6 [0,5; 0,7]	7,9 [6,1; 11,5]	3,1 [2,4; 4,5]	0,4 [0,3; 0,6]
	4 - искусственный пруд Канский р-н	0,6 [0,5; 0,6]	0,4 [0,3; 0,4]	0,6 [0,5; 0,7]	8,2 [6,5; 11,1]	2,8 [2,1; 3,4]	0,3 [0,2; 0,5]
	p < 0,001	p = 0,004	p = 0,992	p = 0,046	p = 0,025	p < 0,001	

1	2	3	4	5	6	7
5 - пруд Татанщик Абанский р-н	0,6 [0,5; 0,6]	0,4 [0,4; 0,5]	0,7 [0,7; 0,8]	8,9 [6,8; 10,9]	6,5 [4,2; 7,9]	0,7 [0,4; 1,1]
	$p_{5,3} < 0,001$	$p_{5,3} < 0,001$	$p_{5,3} < 0,001$	$p_{5,3} = 0,287$	$p_{5,3} < 0,001$	$p_{5,3} < 0,001$
	$p_{5,4} = 0,005$	$p_{5,4} = 0,346$	$p_{5,4} < 0,001$	$p_{5,4} = 0,665$	$p_{5,4} < 0,001$	$p_{5,4} < 0,001$
6 - пруд Егоровка Абанский р-н	0,6 [0,5; 0,6]	0,5 [0,4; 0,6]	0,9 [0,8; 1,0]	9,8 [7,4; 11,7]	3,8 [2,8; 5,4]	0,4 [0,3; 0,6]
	$p_{6,3} < 0,001$	$p_{6,3} < 0,001$	$p_{6,3} < 0,001$	$p_{6,3} = 0,009$	$p_{6,3} = 0,623$	$p_{6,3} = 0,464$
	$p_{6,4} = 0,031$	$p_{6,4} < 0,001$	$p_{6,4} < 0,001$	$p_{6,4} = 0,346$	$p_{6,4} = 0,012$	$p_{6,4} < 0,001$
7 - пойма р. Берешь Шарыповский р-н	0,6 [0,5; 0,6]	0,5 [0,4; 0,5]	0,8 [0,7; 0,9]	8,5 [6,7; 12,8]	3,8 [2,8; 5,4]	0,4 [0,2; 0,5]
	$p_{7,3} < 0,001$	$p_{7,3} < 0,001$	$p_{7,3} < 0,001$	$p_{7,3} = 0,007$	$p_{7,3} = 0,007$	$p_{7,3} = 0,008$
	$p_{7,4} = 0,004$	$p_{7,4} < 0,001$	$p_{7,4} < 0,001$	$p_{7,4} = 0,918$	$p_{7,4} < 0,001$	$p_{7,4} < 0,001$
	$p_{7,5} = 0,789$	$p_{7,5} < 0,001$	$p_{7,5} = 0,002$	$p_{7,5} = 0,127$	$p_{7,5} < 0,001$	$p_{7,5} < 0,001$
	$p_{7,6} = 0,013$	$p_{7,6} = 0,53$	$p_{7,6} < 0,001$	$p_{7,6} = 0,346$	$p_{7,6} = 0,029$	$p_{7,6} = 0,255$
Зернистый слой Me [25%; 75%], пкг/мкм <sup>2</sup>						
3 - р. Березовка, Березовский р-н	0,5 [0,4; 0,5]	0,3 [0,3; 0,4]	0,7 [0,7; 0,8]	1,7 [1,5; 1,9]	1,6 [1,4; 1,9]	1,0 [0,8; 1,1]
4 - искусственный пруд Канский р-н	0,5 [0,5; 0,5]	0,4 [0,4; 0,5]	0,7 [0,6; 0,8]	1,7 [1,5; 2,0]	1,6 [1,2; 2,2]	0,9 [0,6; 1,3]
	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p = 0,784$	$p = 0,502$	$p = 0,678$	$p = 0,343$
5 - пруд Татанщик Абанский р-н	0,5 [0,5; 0,5]	0,3 [0,2; 0,3]	0,6 [0,5; 0,7]	2,1 [1,7; 2,5]	2,4 [2,0; 2,9]	1,1 [0,9; 1,5]
	$p_{5,3} < 0,001$	$p_{5,3} = 0,001$				
	$p_{5,4} = 0,853$	$p_{5,4} < 0,001$				
6 - пруд Егоровка Абанский р-н	0,5 [0,5; 0,6]	0,3 [0,3; 0,4]	0,7 [0,6; 0,9]	3,1 [2,6; 3,7]	2,6 [1,9; 3,3]	0,8 [0,6; 1,0]
	$p_{6,3} = 0,005$	$p_{6,3} = 0,879$	$p_{6,3} = 0,111$	$p_{6,3} < 0,001$	$p_{6,3} < 0,001$	$p_{6,3} < 0,001$
	$p_{6,4} = 0,148$	$p_{6,4} < 0,001$	$p_{6,4} = 0,423$	$p_{6,4} < 0,001$	$p_{6,4} < 0,001$	$p_{6,4} < 0,001$
7 - пойма р. Берешь Шарыповский р-н	0,5 [0,4; 0,6]	0,4 [0,3; 0,4]	0,8 [0,7; 0,9]	1,9 [1,6; 2,1]	2,2 [1,7; 3,0]	1,2 [1,0; 1,5]
	$p_{7,3} < 0,001$	$p_{7,3} < 0,001$	$p_{7,3} < 0,001$	$p_{7,3} = 0,009$	$p_{7,3} < 0,001$	$p_{7,3} < 0,001$
	$p_{7,4} = 0,845$	$p_{7,4} = 0,054$	$p_{7,4} < 0,001$	$p_{7,4} = 0,085$	$p_{7,4} < 0,001$	$p_{7,4} < 0,001$
	$p_{7,5} = 0,497$	$p_{7,5} < 0,001$	$p_{7,5} < 0,001$	$p_{7,5} < 0,001$	$p_{7,5} = 0,324$	$p_{7,5} = 0,834$
	$p_{7,6} = 0,036$	$p_{7,6} < 0,001$	$p_{7,6} < 0,001$	$p_{7,6} < 0,001$	$p_{7,6} = 0,039$	$p_{7,6} < 0,001$

Примечание: Мя – содержание общих водонерастворимых белков в ядре; Мц – содержание белков в цитоплазме; фЯЦК – функциональный ЯЦК (Мя/Мц); Ся – концентрация белков в ядре; Сц – концентрация белков в цитоплазме; рЯЦК – регуляторный ЯЦК (Ся/Сц); значимость различий по сравнению с показателями особей биотопов 3 – 7 (критерий Ньюмана-Кейлса).

Содержание белков в цитоплазме превышает содержание белков в ядре ЗН молекулярного слоя у особей биотопа 5, 6, 7 в 1,2 раза, а у биотопов 3 и 4 в 1,3 раза. Повышенные значения Мц и Мя нейронов у особей 5 и 6 биотопов свидетельствуют о снижении функциональной активности нейронов и уменьшении содержания белков в нейронах. У *R. arvalis* всех изученных биотопов показатели фЯЦК преобладают над показателями рЯЦК. В слое

грушевидных нейронов КП значения концентрации белков в цитоплазме (Сц) нейронов превышают значения концентрации белков в ядре (Ся) у особей 6 и 7 биотопов в 1,2 раза, у *R. arvalis* 4 и 5 биотопов в 1,5 раза, а у особей биотопа 3 в 1,7 раза.

Значения рЯЦК у лягушек варьировали в диапазоне от 0,6 до 0,9. Содержание белков в цитоплазме (Мц) превышает содержание белков в ядре (Мя) у особей биотопа 5 в 1,4 раза, у особей биотопа 7 в 2,2 раза, у особей биотопа 3 в 2,5 раза, а у особей биотопов 6 и 4 в 2,6 и 2,9 раза соответственно. Высокие показатели Мц и Мя нейронов у *R. arvalis* всех биотопов отражают интенсивный трансляционный процесс и накопление белков в цитоплазме и ядрах клеток слоя грушевидных нейронов, и свидетельствуют о снижении функциональной активности нейронов. У особей биотопов 6 и 7 увеличена концентрация белков в нейронах при их высоком содержании, данное сочетание отражает повышенную активность нейронов при низкой реализации их белкового фонда. Значения фЯЦК (0,3 – 0,7) у лягушек изученных биотопов отражают превышение содержания белков в цитоплазме по сравнению с содержанием белков в ядрах клеток (таблица 22).

В ЗК зернистого слоя коры мозжечка значения концентрации белков цитоплазме (Сц) нейронов превышают значения концентрации белков в ядре (Ся) у особей 4 и 7 биотопов в 1,3 раза, а у особей 3, 5, 6 биотопов в 1,7 раза. Значение рЯЦК варьировали в узком диапазоне от 0,6 до 0,8. Содержание общих водонерастворимых белков в цитоплазме превышает содержание белков в ядре у *R. arvalis* 3, 4, 6 биотопов, что отражает активацию синтеза белков над их распадом. У особей 5 и 7 биотопов Мя превышает Мц, что свидетельствует о снижении белкового обмена в нейронах данного слоя. Значения фЯЦК у особей всех биотопов варьируют в пределах от 0,8 до 1,2. Данные показатели обусловлены преобладанием концентрации плотных веществ в ядре клеток при более низких параметрах площади, что

свидетельствует об интенсивности биосинтеза белка в ядрах клеток и пластического обмена в нейронах зернистого слоя (таблица 22).

Видовые особенности *R. arvalis* проявляются на клеточном уровне организации слоев коры мозжечка. Так, в молекулярном слое Ст нейронов составляет 7,1 [6,1; 8,1] мкм<sup>2</sup>, Ся 3,7 [3,0; 4,1] мкм<sup>2</sup>, Сц 3,4 [3,0; 4,1] мкм<sup>2</sup>, плотность нервных клеток 339,2 [307,7; 399,4], плотность свободных 184,7 [138,5; 237,5] и сателлитных 110,8 [0,0; 138,5] глиоцитов, концентрация водонерастворимых белков в цитоплазме 0,6 [0,5; 0,6] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах нейронов 0,5 [0,4; 0,5] пкг/мкм<sup>2</sup>, содержание белков в цитоплазме 2,6 [2,3; 2,9] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах клеток 2,1 [1,7; 2,5] пкг/мкм<sup>2</sup>.

В слое грушевидных нейронов клетки имели показатели Ст 28,2 [23,1; 35,0] мкм<sup>2</sup>, Ся 10,4 [7,9; 13,5] мкм<sup>2</sup>, Сц 17,1 [13,6; 24,9] мкм<sup>2</sup>, плотность нейронов 1108,4 [886,7; 1330,0], плотность свободных 227,1 [184,7; 415,6] и сателлитных глиоцитов 221,7 [138,5; 369,5], число нормохромных 92,3 [87,0; 100,0], гиперхромных 0,0 [0,0; 10,0], гипохромных 0,0 [0,0; 4,3] клеток, концентрация белков в цитоплазме 0,6 [0,5; 0,6] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах нейронов 0,5 [0,4; 0,6] пкг/мкм<sup>2</sup>, содержание белков в цитоплазме 9,8 [7,4; 11,7] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах клеток 3,8 [2,8; 5,4] пкг/мкм<sup>2</sup>.

Для зернистого слоя коры мозжечка характерно: Ст 9,1 [7,6; 10,0] мкм<sup>2</sup>, Ся 5,6 [4,6; 6,4] мкм<sup>2</sup>, Сц 3,3 [3,0; 3,8] мкм<sup>2</sup>, плотность нейронов 19881,1 [17733,6; 22167,1], концентрация белков в цитоплазме 0,5 [0,5; 0,6] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах клеток 0,3 [0,3; 0,4] пкг/мкм<sup>2</sup>, содержание белков в цитоплазме 3,1 [2,6; 3,7] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах нейронов 2,6 [1,9; 3,3] пкг/мкм<sup>2</sup>.

Анализируя морфоцитохимические результаты исследования слоев коры мозжечка *R. arvalis* по районам выборок земноводных, можно сделать вывод о наличии целого ряда адаптивных перестроек на уровне нейрон-глиальных популяций в зависимости от степени загрязнения района, в котором обитает остромордая лягушка. В нейрональных популяциях слоев коры мозжечка у особей, обитающих в районах с высоким (Березовский и Канский районы – биотопы 3 и 4) и повышенным (Шарыповский район – биотоп 7) уровнем

загрязнения, крупных клеток с большим ядром – St увеличивается на 20% в слое грушевидных нейронов и до 28% в молекулярном и зернистом слоях. В слое грушевидных нейронов происходит уменьшение числа нормохромных нейронов на 32% и увеличение числа светлых – гипохромных и гиперхромных нейронов, накапливающих тигроид. В молекулярном слое (на 61,7%) и в слое грушевидных нейронов (на 38%) наблюдается наличие увеличения показателей плотности распределения нейроцитов, усиление пролиферативной активности в глиальном окружении (до 70%). В зернистом слое отмечается появление зернистых нейронов с высоким (8-9) содержанием глыбок хроматина. Во всех слоях коры мозжечка снижается содержание белков в цитоплазме и ядрах клеток (в молекулярном слое до 43%, в слое грушевидных нейронов до 57%, в зернистом слое до 45%). Данные показатели расцениваются как переадаптации нейроморфологических характеристик нейронов, позволяющие амфибиям адаптироваться к негативным воздействиям среды и поддерживать жизнеспособность в Березовском, Канском и Шарыповском районах обитания.

Сохранение и поддержание в популяциях нейронов с типичной организацией, умеренная плотность распределения нейронов и пролиферативная активность глиоцитов, средние показатели концентрации и содержания белков в ядрах клеток (Ся и Мя) указывают на наличие в среде обитания у *R. arvalis* биотопов Абанского района с низким уровнем загрязнения благоприятных факторов, позволяющих осуществлять земноводным нормальную жизнедеятельность без включения компенсаторных механизмов в нервной системе.

#### **4.3. Сравнительная характеристика клеточных популяций коры мозжечка озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus* P.)**

Озерные лягушки отловлены из двух биотопов Красноярского края: 8 биотоп – п. Шарыпово, 9 биотоп – пойма р. Берешь Шарыповский район. В молекулярном слое наибольшую St имеют ЗН у *P. ridibundus* биотопа 9,

наименьшую особи биотопа 8. Кариохромные ЗН характеризуются преобладанием Ся у особей биотопа 8 в 1,2 раза, у амфибий биотопа 9 в 1,0 раз над Сц. У особей 8 и 9 биотопа сЯЦК находится примерно на одном уровне (таблица 23).

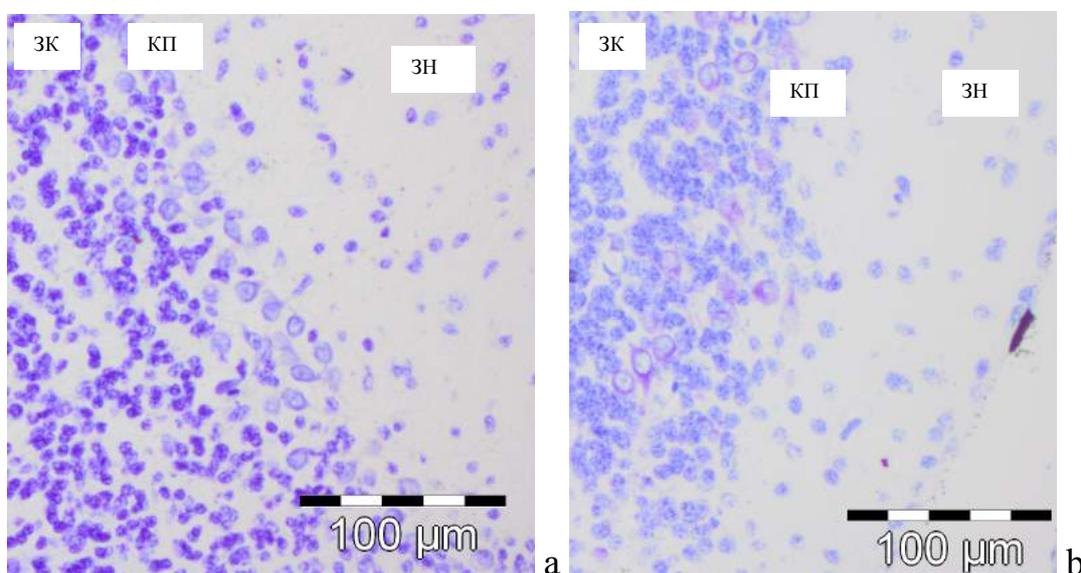
Таблица 23 – Сравнительные морфологические характеристики нейронных популяций слоев коры мозжечка озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus*)

Показатель	Молекулярный слой		Слой грушевидных нейронов		Зернистый слой	
	8 - <i>P. ridibundus</i>	9 - <i>P. ridibundus</i>	8 - <i>P. ridibundus</i>	9 - <i>P. ridibundus</i>	8 - <i>P. ridibundus</i>	9 - <i>P. ridibundus</i>
Морфологические параметры нейронов (мкм <sup>2</sup> ) и их производные, Ме [25%; 75%]						
St	10,1 [9,1; 11,0]	13,7 [11,3; 16,6]	30,4 [27,2; 34,5]	41,3 [36,8; 45,3]	10,5 [9,8; 11,9]	15,9 [13,8; 18,5]
	p < 0,001		p < 0,001		p < 0,001	
Ся	5,4 [4,8; 6,1]	6,6 [5,0; 8,7]	15,0 [12,5; 17,2]	17,6 [13,1; 21,5]	6,4 [5,5; 7,1]	8,2 [6,8; 9,8]
	p < 0,001		p < 0,001		p < 0,001	
Сц	4,5 [4,0; 5,3]	6,8 [6,0; 7,9]	15,7 [13,3; 18,8]	22,7 [19,6; 27,6]	4,3 [3,8; 4,9]	7,6 [6,7; 8,7]
	p < 0,001		p < 0,001		p < 0,001	
сЯЦК	1,2 [1,0; 1,4]	1,0 [0,8; 1,1]	1,0 [0,8; 1,2]	0,8 [0,6; 1,0]	1,5 [1,2; 1,7]	1,0 [0,9; 1,2]
	p < 0,001		p < 0,001		p < 0,001	
Показатели системы «нейрон-глия» (1 мм <sup>2</sup> ), абс. число						
ρ нейронов	475,0 [415,6; 633,3]	609,6 [484,9; 785,1]	1108,4 [738,9; 1662,5]	725,7 [475,0; 1108,4]	29238,1 [25729,6; 33712,4]	29246,7 [24910,2; 32169,9]
	p < 0,001		p < 0,001		p = 0,189	
ρ глии своб.	633,3 [492,6; 775,8]	643,0 [453,4; 862,1]	1246,9 [1108,4; 1477,8]	735,4 [401,4; 979,7]	-	-
	p < 0,001		p < 0,001		-	
ρ глии сат.	277,1 [221,7; 369,5]	184,7 [138,0; 283,4]	692,7 [554,2; 923,6]	461,8 [316,7; 554,2]	-	-
	p < 0,001		p < 0,001		-	
ГНИ своб.	1,3 [1,0; 1,8]	1,1 [0,6; 1,5]	1,0 [0,7; 1,7]	0,9 [0,7; 1,2]	-	-
	p = 0,239		p < 0,001		-	
ГНИ сат.	0,5 [0,5; 0,8]	0,3 [0,2; 0,5]	0,6 [0,4; 1,0]	0,6 [0,4; 1,0]	-	-
	p < 0,001		p = 0,497		-	

Примечание: St – площадь тела нервной клетки; Сц – цитоплазмы, Ся – ядра; сЯЦК – структурный ядерно-цитоплазматический коэффициент; ρ - плотность; своб. – свободная глиа; сат. – сателлитная глиа; ГНИ – глио-нейрональный индекс; значимость различий по сравнению с показателями особей биотопа 8 (критерий Манна-Уитни).

В слое грушевидных нейронов показатели St варьируют от 30,4 до 41,3 мкм<sup>2</sup>. Цитохромные КП характеризуются преобладанием Sц у лягушек биотопа 9, чем у особей биотопа 8 в 1,4 раза. У лягушек разных биотопов Sя КП варьируют от 15 до 17,6 мкм<sup>2</sup>. Цитоплазма в КП превышает площадь ядра на 60 - 70%, поэтому значения сЯЦК близко к единице. Зернистый слой характеризуется ЗК с St от 10,5 (биотоп 8) до 15,9 мкм<sup>2</sup> (биотоп 9). Кариохромные ЗК имеют преобладание Sя над Sц у лягушек обоих биотопов. Показатели сЯЦК у *P. ridibundus* варьируют от 1,0 до 1,5.

Показатели плотности ЗН молекулярного слоя в 1,3 раза выше у лягушек биотопа 9, а плотность КП слоя грушевидных нейронов выше у лягушек биотопа 8 в 1,5 раза (рисунок 17). Плотность ЗК зернистого слоя коры мозжечка выше у *P. ridibundus* 8 и 9 биотопов достоверно не различаются. Плотность свободных глиоцитов молекулярного слоя биотопов 8 и 9 имеет близкие показатели, а плотность сателлитных глиоцитов преобладает у *P. ridibundus* биотопа 8. В слое грушевидных нейронов плотность свободных и сателлитных глиоцитов преобладает у особей 8 биотопа. ГНИ своб. и ГНИ сат. в молекулярном слое выше у особей биотопа 8 в 1,2 и 1,7 раза соответственно, чем у лягушек 9 биотопа. Показатели ГНИ свободных глиоцитов, в слое грушевидных нейронов преобладают у лягушек биотопа 8. Показатели ГНИ сат. у особей обоих биотопов различаются не достоверно (таблица 23).



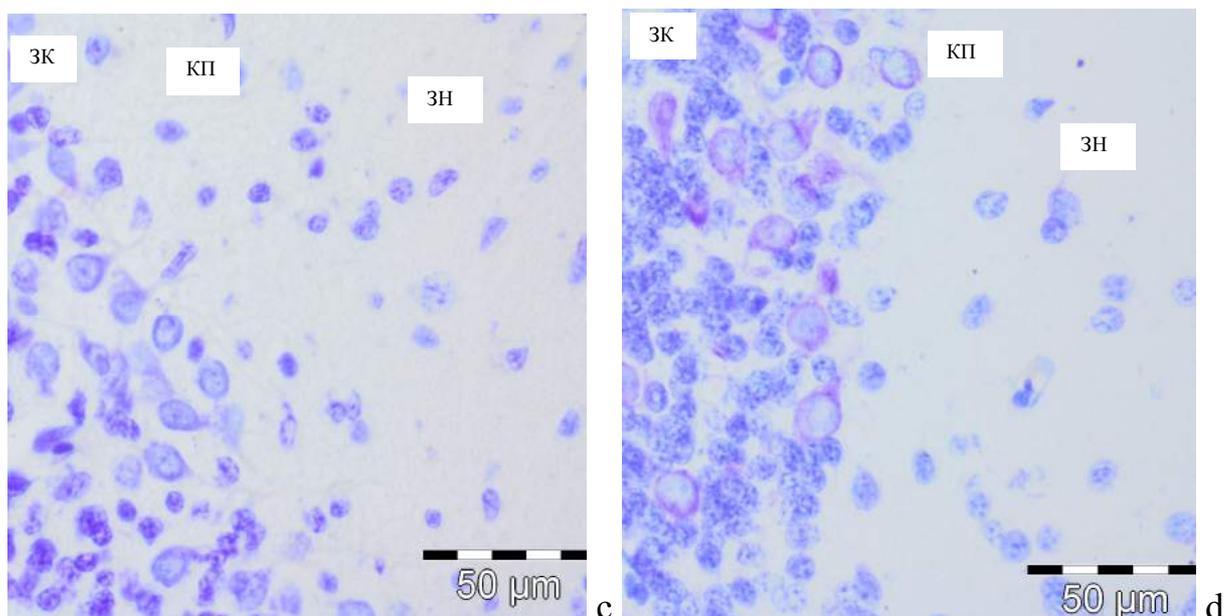


Рисунок 17 – Плотность нейронов слоев коры мозжечка озерной лягушки. Окраска по Нисслю; а, с – *P. ridibundus* п. Шарыпово, b, d – *P. ridibundus* пойма р. Берешь Шарыповский район, ув. 10x20; с, d –ув. 10x40

По оценке хромотофильной субстанции в популяциях КП у *P. ridibundus* обоих биотопов преобладали нормохромные КП, на фоне которых чаще встречались гиперхромные и реже гипохромные нейроны, отражая функционирование клеток в пределах нормы, с подключением компенсаторных реакций (таблица 24).

Таблица 24 – Степень хромотофилии клеток Пуркиньюе слоя грушевидных нейронов коры мозжечка озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus*)

Тип клеток по степени хромотофилии	8 - <i>P. ridibundus</i>	9 - <i>P. ridibundus</i>	Значения p
	Me [25%; 75%]		
нормохромные	66,7 [58,3; 75,0]	85,7 [66,7; 100,0]	p < 0,001
гиперхромные	21,2 [16,7; 25,0]	0,0 [0,0; 25,0]	p < 0,001
гипохромные	14,3 [9,5; 17,6]	0,0 [0,0; 0,0]	p < 0,001

Примечание: значимость различий по сравнению с показателями особей биотопа 8 (критерий Манна-Уитни).

В популяции ЗК у *P. ridibundus* биотопа 8 доминировали нейроны с низким, умеренно-средним и средне-высоким содержанием хроматиновых глыбок, что отражает оптимальное функционирование белоксинтезирующей системы. У особей биотопа 9 в популяции ЗК преобладали нейроны с умеренно-средним, средне-высоким и высоким содержанием глыбок хроматина, что отражает снижение экспрессии генов и белоксинтезирующей системы в зернистых клетках, под воздействием факторов среды. В популяциях ЗК преобладали нейроны со смещенным к периферии ядрышком: 59,3% у особей биотопа 8 и 63,0% у особей биотопа 9, что свидетельствует о снижении белкового синтеза в клетках данного слоя (таблица 25).

Таблица 25 – Соотношение зернистых клеток зернистого слоя коры мозжечка озерной лягушки (*P. ridibundus*) по содержанию глыбок хроматина

Количество глыбок хроматина	8 - <i>P. ridibundus</i>	9 - <i>P. ridibundus</i>	Значения p
	Me [25%; 75%], абс. число		
2-3 низкое	1,0 [0,0; 2,0]	0,0 [0,0; 0,0]	p < 0,001
4-5 умеренно-среднее	5,0 [4,0; 6,0]	2,0 [1,0; 2,3]	p < 0,001
6-7 средне-высокое	3,0 [2,0; 4,0]	4,0 [4,0; 5,0]	p < 0,001
8-9 высокое	0,0 [0,0; 1,0]	3,0 [2,0; 3,0]	p = 0,010
10 и более крайне высокое	0,0 [0,0; 0,0]	1,0 [0,0; 1,0]	p < 0,001

Примечание: значимость различий по сравнению с показателями особей биотопа 8 (критерий Манна-Уитни).

### Состояние белкового фонда

Значения концентрации белков в цитоплазме (Сц) нейронов в молекулярном слое ЗН превышают значения концентрации белков в ядре (Ся) озерной лягушки 8 и 9 биотопов в 1,7 раза. Содержание белков в цитоплазме (Мц) превышает их содержание в ядре (Мя) в 1,7 раза у особей биотопов 8 и 9.

Высокие показатели Мц у особей 9 биотопа свидетельствуют об увеличении содержания белков в цитоплазме клеток, снижении их функциональной активности и переходу нейронов в гиперхромное состояние.

Значения показателей рЯЦК и фЯЦК у лягушек изученных биотопов различаются незначимо (таблица 26).

Таблица 26 – Состояние фонда общих водонерастворимых белков в нейронных популяциях слоев мозжечка озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus*)

Показатель	Молекулярный слой		Слой грушевидных нейронов		Зернистый слой	
	8 - <i>P. ridibundus</i>	9 - <i>P. ridibundus</i>	8 - <i>P. ridibundus</i>	9 - <i>P. ridibundus</i>	8 - <i>P. ridibundus</i>	9 - <i>P. ridibundus</i>
	Me [25%; 75%], пкг/мкм <sup>2</sup>					
Сц	0,5 [0,5; 0,6]	0,5 [0,4; 0,5]	0,5 [0,5; 0,6]	0,5 [0,4; 0,5]	0,5 [0,5; 0,5]	0,5 [0,4; 0,5]
	p < 0,001		p < 0,001		p < 0,001	
Ся	0,3 [0,2; 0,4]	0,3 [0,2; 0,3]	0,4 [0,3; 0,5]	0,3 [0,3; 0,4]	0,3 [0,3; 0,4]	0,3 [0,3; 0,3]
	p = 0,423		p < 0,001		p = 0,012	
рЯЦК	0,5 [0,4; 0,7]	0,6 [0,5; 0,7]	0,7 [0,7; 0,8]	0,6 [0,6; 0,7]	0,6 [0,6; 0,8]	0,7 [0,6; 0,7]
	p = 0,027		p < 0,001		p = 0,853	
Мц	2,5 [2,0; 2,8]	3,1 [2,8; 3,6]	8,3 [7,2; 10,3]	11,6 [9,6; 13,3]	2,2 [1,9; 2,5]	3,5 [3,1; 4,0]
	p < 0,001		p < 0,001		p < 0,001	
Мя	1,5 [1,1; 2,0]	1,8 [1,3; 2,5]	6,2 [5,1; 7,6]	5,4 [4,0; 6,9]	2,0 [1,6; 2,5]	2,5 [1,9; 3,2]
	p = 0,003		p = 0,012		p = 0,001	
фЯЦК	0,6 [0,5; 0,8]	0,6 [0,4; 0,7]	0,7 [0,5; 0,9]	0,5 [0,4; 0,6]	1,0 [0,7; 1,2]	0,7 [0,5; 0,9]
	p = 0,143		p < 0,001		p < 0,001	

Примечание: Мя – содержание общих водонерастворимых белков в ядре; Мц – содержание белков в цитоплазме; фЯЦК – функциональный ЯЦК (Мя/Мц); Ся – концентрация белков в ядре; Сц – концентрация белков в цитоплазме; рЯЦК – регуляторный ЯЦК (Ся/Сц); значимость различий по сравнению с показателями особей биотопа 8 (критерий Манна-Уитни).

В слое грушевидных нейронов КП значения концентрации белков в цитоплазме (Сц) нейронов превышают аналогичные значения в ядре (Ся) в 1,3 раза у особей 8 биотопа, в 1,7 раза у особей биотопа 9. Содержание белков в цитоплазме (Мц) превышает их содержание в ядре (Мя) в 1,3 раза у особей биотопа 8 и в 2,1 раза у особей биотопа 9. Высокие показатели Мц свидетельствует об увеличении содержания белков в цитоплазме клеток и снижении интенсивности обмена белков, накоплении их в КП в наибольшей степени у особей биотопа 9 и переходе в гиперхромное состояние. Значения рЯЦК у лягушек биотопа 8 выше на 1,2 раза, чем у лягушек биотопа 9, а

показатель фЯЦК выше у лягушек биотопа 9 в 1,4 раза (таблица 26).

В ЗК зернистого слоя значения концентрации белков в цитоплазме (Сц) превышают аналогичные значения в ядре (Ся) в 1,7 раза у особей обоих биотопов. Значения рЯЦК в ЗК у *P. ridibundus* имеют близкие значения показателя. Содержание общих водонерастворимых белков в цитоплазме Мц превышает содержание белков в ядре Мя в 1,4 раза у особей биотопа 9, что отражает повышение функциональной нагрузки в нейронах и снижение интенсификации белоксинтезирующей системы в ЗК данного слоя. Значения фЯЦК выше в 1,4 раза у лягушек биотопа 8 (таблица 26).

Изученный вид земноводных - *P. ridibundus* имеет видовые особенности на клеточном уровне организации слоев коры мозжечка. В молекулярном слое Ст составляет 13,7 [11,3; 16,6] мкм<sup>2</sup>, Ся 6,6 [5,0; 8,7] мкм<sup>2</sup>, Сц 6,8 [6,0; 7,9] мкм<sup>2</sup>, плотность нервных клеток 609,6 [484,9; 785,1], плотность свободных 643,0 [453,4; 862,1] и сателлитных 184,7 [138,0; 283,4] глиоцитов, концентрация водонерастворимых белков в цитоплазме 0,5 [0,4; 0,5] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах нейронов 0,3 [0,2; 0,3] пкг/мкм<sup>2</sup>, содержание белков в цитоплазме 3,1 [2,8; 3,6] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах нейронов 1,8 [1,3; 2,5] пкг/мкм<sup>2</sup>.

Для слоя грушевидных нейронов характерны значения Ст 41,3 [36,8; 45,3] мкм<sup>2</sup>, Ся 17,6 [13,1; 21,5] мкм<sup>2</sup>, Сц 22,7 [19,6; 27,6] мкм<sup>2</sup>, плотность нейронов 725,7 [475,0; 1108,4], плотность свободных 735,4 [401,4; 979,7] и сателлитных глиоцитов 461,8 [316,7; 554,2], число нормохромных 85,7 [66,7; 100,0], гиперхромных 0,0 [0,0; 25,0], гипохромных 0,0 [0,0; 0,0] клеток, концентрация белков в цитоплазме 0,5 [0,4; 0,5] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах нейронов 0,3 [0,3; 0,4] пкг/мкм<sup>2</sup>, содержание белков в цитоплазме 11,6 [9,6; 13,3] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах клеток 5,4 [4,0; 6,9] пкг/мкм<sup>2</sup>.

В зернистом слое мозжечка клеткам свойственна Ст 15,9 [13,8; 18,5] мкм<sup>2</sup>, Ся 8,2 [6,8; 9,8] мкм<sup>2</sup>, Сц 7,6 [6,7; 8,7] мкм<sup>2</sup>, плотность нейронов 29246,7 [24910,2; 32169,9], концентрация белков в цитоплазме 0,5 [0,4; 0,5] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах клеток 0,3 [0,3; 0,3] пкг/мкм<sup>2</sup>, содержание белков в цитоплазме 3,5 [3,1; 4,0] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах нейронов 2,5 [1,9; 3,2] пкг/мкм<sup>2</sup>.

Анализ морфоцитохимического состояния нейрон-глиальных популяций слоев коры мозжечка *P. ridibundus*, обитающих на территории с повышенным уровнем загрязнения, показал наличие ряда компенсаторно-приспособительных реакций со стороны нейрон-глиальных популяций коры мозжечка в ответ на негативное воздействие факторов среды. В клеточных популяциях коры мозжечка *P. ridibundus* биотопа 8, обитающих в п. Шарыпово, наблюдается уменьшение параметров площади нейронов (на 26% в молекулярном слое и в слое грушевидных нейронов, и на 34% в зернистом слое), увеличение в слое грушевидных нейронов плотности распределения нервных клеток на 34,5% и свободных глиоцитов на 41%. Плотность сателлитных глиоцитов в молекулярном слое и в слое грушевидных нейронов возросла на 33,3%. Также уменьшилось количество нормохромных КП на 22% и увеличилось доля гипо- и гиперхромных нейронов. Во всех слоях коры мозжечка наблюдается снижение содержания в цитоплазме и ядрах нейронов белков в диапазоне от 16 до 37%. Полученные данные свидетельствуют о более активных адаптивных перестройках морфоцитохимических характеристик клеточных популяций коры мозжечка озерных лягушек, обитающих в трансформированных условиях п. Шарыпово по сравнению с лягушками из поймы р. Бересь Шарыповского района.

#### **4.4. Сравнительная характеристика клеточных популяций коры мозжечка сибирской лягушки (*Rana amurensis* B.)**

*R. amurensis* отловлены из двух биотопов: 10 биотоп – искусственный пруд Канского района, 11 биотоп – оз. Кунгул Иланского района.

В молекулярном слое коры мозжечка наибольшую площадь тела ЗН имеют лягушки 11 биотопа – 11 мкм<sup>2</sup>, наименьшую – 9,5 мкм<sup>2</sup> особи 10 биотопа. Кариохромные ЗН характеризуются преобладанием Ся над Сц. Значения сЯЦК в молекулярном слое значимо не различаются. В слое грушевидных нейронов показатели St клетки варьируют от 21,6 мкм<sup>2</sup> до 30,1 мкм<sup>2</sup> у амфибий разных биотопов. Цитохромные КП характеризуются

преобладанием размеров Сц над Ся. У сибирской лягушки биотопа 10 этот показатель варьировал от 13,5 до 15,4 мкм<sup>2</sup>. Площади ядер КП у сибирской лягушки 11 биотопа выше в 2,1 раза. В этом слое сЯЦК клеток имел диапазон 0,5 - 0,9, т.е. цитоплазма во всех КП превышает площадь ядра. Зернистый слой характеризуется ЗК с показателями St 10,2 мкм<sup>2</sup> у особей биотопа 11 и выше 10,9 мкм<sup>2</sup> у особей биотопа 10. Клетки данного слоя являются карихромными, с преобладанием Ся над Сц. У сибирской лягушки обоих биотопов сЯЦК варьирует в пределах от 1,0 до 1,2 (таблица 27).

Таблица 27 – Сравнительные морфологические характеристики нейронных популяций слоев коры мозжечка сибирской лягушки (*Rana amurensis*)

Показатель	Молекулярный слой		Слой грушевидных нейронов		Зернистый слой	
	10 - R. <i>amurensis</i>	11 - R. <i>amurensis</i>	10 - R. <i>amurensis</i>	11 - R. <i>amurensis</i>	10 - R. <i>amurensis</i>	11 - R. <i>amurensis</i>
Морфологические параметры нейронов (мкм <sup>2</sup> ) и их производные, Ме [25%; 75%]						
St	9,5 [8,3; 12,7]	11,0 [9,7; 12,9]	21,6 [18,1; 27,8]	30,1 [27,3; 35,3]	10,9 [9,8; 12,5]	10,2 [9,0; 11,6]
	p = 0,007		p < 0,001		p = 0,041	
Ся	5,0 [4,7; 6,8]	5,8 [5,1; 6,9]	7,3 [5,7; 10,2]	15,2 [12,9; 17,9]	5,5 [4,3; 6,8]	5,7 [4,9; 6,6]
	p = 0,008		p < 0,001		p = 0,270	
Сц	4,5 [3,9; 5,8]	5,0 [4,5; 5,7]	13,5 [11,1; 16,1]	15,4 [13,6; 18,0]	5,4 [4,9; 5,8]	4,7 [4,0; 5,3]
	p = 0,017		p < 0,001		p < 0,001	
сЯЦК	1,1 [0,9; 1,3]	1,2 [1,0; 1,3]	0,5 [0,4; 0,7]	0,9 [0,8; 1,2]	1,0 [0,8; 1,3]	1,2 [1,1; 1,4]
	p = 0,160		p < 0,001		p < 0,001	
Показатели системы «нейрон-глия» (1 мм <sup>2</sup> ), абс. число						
ρ нейронов	914,0 [778,0; 1293,1]	692,7 [665,0; 831,3]	2466,1 [1979,2; 2955,6]	2826,3 [2549,2; 3114,2]	33946,4 [28342,2; 36991,3]	38127,3 [34358,9; 39235,7]
	p < 0,001		p < 0,001		p = 0,001	
ρ глии своб.	554,2 [395,1; 955,6]	886,7 [738,9; 1108,4]	1108,4 [831,3; 1477,8]	1154,5 [886,7; 1662,5]	-	-
	p = 0,914		p = 0,047		-	
ρ глии сат.	633,3 [395,8; 968,8]	443,3 [332,5; 554,2]	859,0 [554,2; 1108,4]	775,8 [649,5; 1108,4]	-	-
	p < 0,001		p = 0,830		-	
ГНИ своб.	0,7 [0,4; 1,2]	1,2 [1,0; 1,6]	0,5 [0,3; 0,6]	0,4 [0,3; 0,6]	-	-
	p < 0,001		p = 0,685		-	
ГНИ сат.	0,7 [0,5; 0,9]	0,6 [0,4; 0,8]	0,4 [0,3; 0,5]	0,3 [0,2; 0,3]	-	-
	p = 0,282		p = 0,007		-	

Примечание: St – площадь тела нервной клетки; Sc – цитоплазмы, Ся – ядра; сЯЦК – структурный ядерно-цитоплазматический коэффициент; ρ - плотность; своб. – свободная глия; сат. – сателлитная глия; ГНИ – глио-нейрональный индекс; значимость различий по сравнению с показателями особей биотопа 10 (критерий Манна-Уитни).

Показатели плотности ЗН молекулярного слоя в 1,3 раза выше у лягушек биотопа 10, а КП слоя грушевидных нейронов и ЗК зернистого слоя выше у лягушек 11 биотопа. Плотность свободных глиоцитов преобладает у лягушек биотопа 11 в 1,6 раза. Плотность сателлитных глиоцитов в молекулярном слое в 10 биотопе преобладает в 1,4 раза. В слое грушевидных нейронов плотность глиоцитов имеет сходные показатели у особей обоих биотопов. ГНИ своб. в молекулярном слое выше у лягушек биотопа 11 в 1,7 раза, что указывает на повышение пролиферативных процессов. Показатели ГНИ своб. и ГНИ сат. в слое грушевидных нейронов имеют не значимые различия (таблица 27).

В популяциях КП у *R. amurensis* обоих биотопов преобладал нормохромный тип клеток с небольшим числом гипер- и гипохромных нейронов, что свидетельствует о функционировании нейрональных популяций в пределах нормы, с подключением компенсаторных реакций (таблица 28, рисунок 18).

Таблица 28 – Степень хроматофилии клеток Пуркинье слоя грушевидных нейронов коры мозжечка сибирской лягушки (*Rana amurensis*)

Тип клеток по степени хроматофилии	10 - <i>R. amurensis</i>	11 - <i>R. amurensis</i>	Значение p
	Me [25%; 75%], %		
нормохромные	51,9 [33,3; 66,7]	61,7 [57,9; 66,7]	p < 0,001
гиперхромные	24,0 [14,3; 42,9]	20,9 [16,7; 23,1]	p = 0,071
гипохромные	21,8 [15,4; 30,0]	16,7 [11,1; 19,0]	p < 0,001

Примечание: значимость различий по сравнению с показателями особей биотопа 10 (критерий Манна-Уитни).

В популяции ЗК зернистого слоя коры мозжечка у *R. amurensis* 10 биотопа (искусственный пруд Канский район) доминировали нейроны с умеренно-средним и средне-высоким содержанием глыбок хроматина.

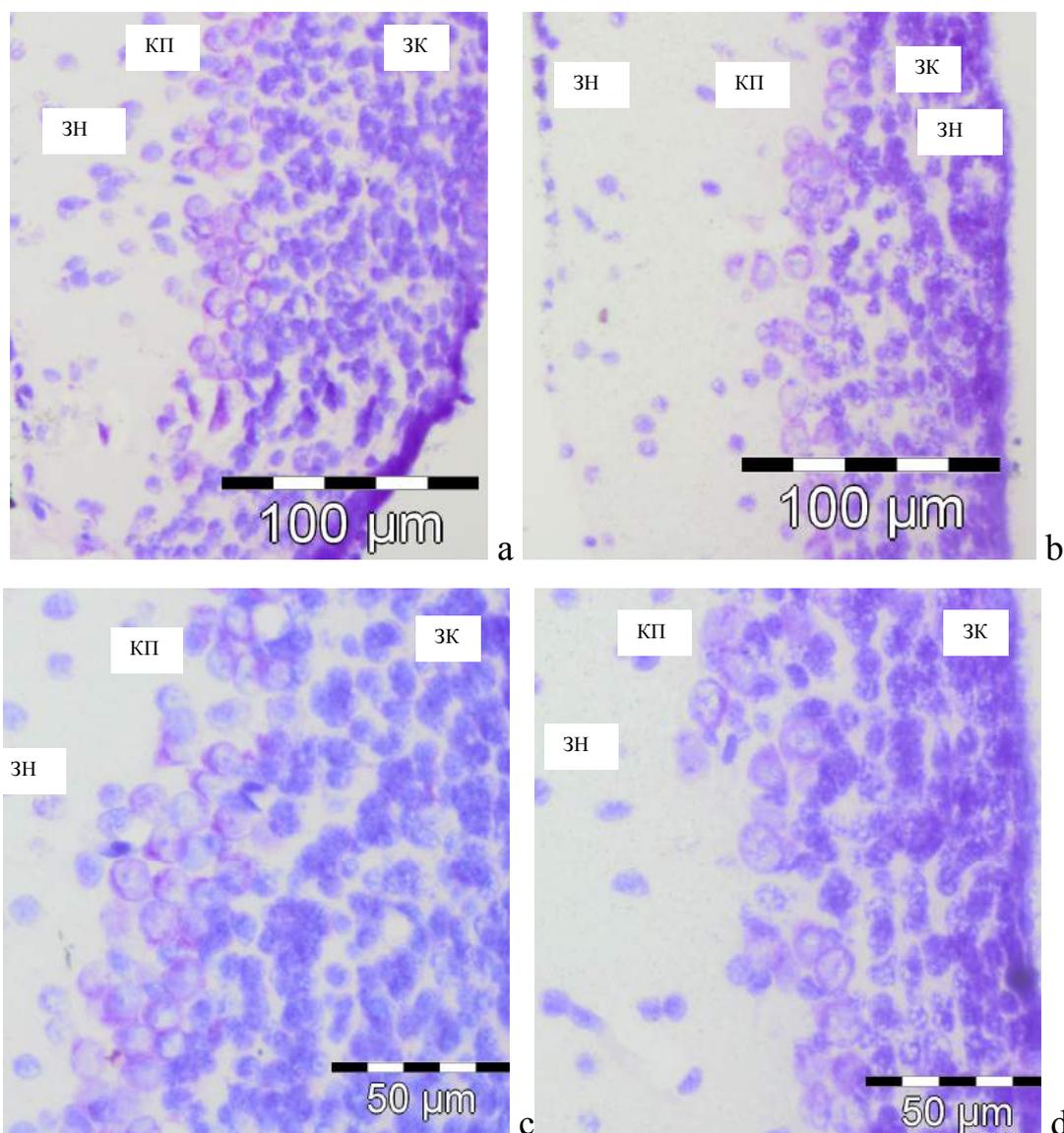


Рисунок 18 – Хроматофилия КП слоя грушевидных нейронов коры мозжечка сибирской лягушки. Окраска по Нисслю. а, с – *R. amurensis* искусственный пруд Канский район, b, d – *R. amurensis* оз. Кунгул Иланский район, ув. 10x20; с, d –ув. 10x40

У лягушек биотопа 11 (оз. Кунгул Иланский район) наблюдается увеличение числа глыбок хроматина, в их клетках доминировали нейроны со средне-высоким и высоким содержанием глыбок, что отражает понижение в нейронах экспрессии генов и белоксинтезирующей системы (таблица 29).

В популяциях ЗК у *R. amurensis* 10 биотопа преобладали нейроны с эксцентричным расположением ядрышка (68,3 %), а у особей 11 биотопа с центральным ядрышком (51 %), что говорит об оптимизации синтеза белка.

Таблица 29 – Соотношение зернистых нейронов зернистого слоя коры мозжечка сибирской лягушки (*R. amurensis*) по содержанию глыбок хроматина

Количество глыбок хроматина	10 - <i>R. amurensis</i>	11 - <i>R. amurensis</i>	Значения p
	Me [25%; 75%], абс. число		
2-3 низкое	1,0 [0,0; 2,0]	0,0 [0,0; 1,0]	p < 0,001
4-5 умеренно-среднее	4,5 [4,0; 5,0]	2,0 [1,0; 2,0]	p < 0,001
6-7 средне-высокое	3,0 [2,0; 4,0]	4,0 [3,0; 4,0]	p < 0,001
8-9 высокое	1,0 [1,0; 2,0]	3,0 [2,0; 4,0]	p < 0,001
10 и более крайне высокое	0,0 [0,0; 0,0]	1,0 [1,0; 2,0]	p < 0,001

Примечание: значимость различий по сравнению с показателями особей биотопа 10 (критерий Манна-Уитни).

### Состояние белкового фонда

Значения концентрации белков в цитоплазме нейронов молекулярного слоя превышают значения концентрации белков в ядре в 1,7 раза у *R. amurensis* 10 биотопа, и в 1,3 раза у лягушек 11 биотопа. Содержание общих водонерастворимых белков в цитоплазме (Мц) превышает содержание белков в ядре (Мя) в 1,6 раза у особей биотопа 10 и в 1,3 раза у особей биотопа 11. Высокие показатели Мц свидетельствуют об уменьшенном содержании белков в цитоплазме клеток и повышении функциональной активности нейронов. Значения показателей рЯЦК и фЯЦК значимо выше у *R. amurensis* биотопа 11 (таблица 30).

В слое грушевидных нейронов в КП значения концентрации белков в цитоплазме (Сц) нейронов превышают значения концентрации белков в ядре (Ся) в 1,5 раза у особей 10 биотопа, в 1,3 раза у особей 11 биотопа. Содержание белков в цитоплазме (Мц) превышает содержание белков в ядре (Мя) в 2,4 раза у особей 10 биотопа и в 1,6 раза у особей 11 биотопа. Высокие показатели Мц и Мя свидетельствует о повышении содержания белков в цитоплазме и ядрах клеток, усилении трансляции, накоплении в КП белков без

их выведения, что вызвано действием негативных факторов среды. Значения рЯЦК преобладает у лягушек 10 биотопа, а показатель фЯЦК выше у лягушек 11 биотопа в 1,5 раза (таблица 30).

Таблица 30 – Состояние фонда общих водонерастворимых белков в нейронных популяциях слоев коры мозжечка сибирской лягушки (*Rana amurensis*)

Показатель	Молекулярный слой		Слой грушевидных нейронов		Зернистый слой	
	10 - <i>R. amurensis</i>	11 - <i>R. amurensis</i>	10 - <i>R. amurensis</i>	11 - <i>R. amurensis</i>	10 - <i>R. amurensis</i>	11 - <i>R. amurensis</i>
	Me [25%; 75%], пкг/мкм <sup>2</sup>					
Сц	0,5 [0,5; 0,6]	0,5 [0,4; 0,6]	0,6 [0,5; 0,6]	0,5 [0,5; 0,6]	0,5 [0,4; 0,5]	0,5 [0,5; 0,5]
	p = 0,006		p = 0,003		p = 0,008	
Ся	0,3 [0,2; 0,4]	0,4 [0,3; 0,4]	0,4 [0,3; 0,5]	0,4 [0,3; 0,4]	0,3 [0,3; 0,4]	0,3 [0,3; 0,4]
	p = 0,003		p < 0,001		p = 0,604	
рЯЦК	0,6 [0,5; 0,7]	0,8 [0,6; 0,8]	0,8 [0,7; 0,8]	0,7 [0,6; 0,7]	0,8 [0,6; 0,9]	0,7 [0,6; 0,8]
	p < 0,001		p < 0,001		p = 0,030	
Мц	2,5 [2,1; 3,0]	2,5 [2,1; 3,0]	7,4 [6,0; 8,9]	8,5 [6,9; 9,5]	2,4 [2,0; 3,0]	2,3 [1,9; 2,6]
	p = 0,742		p = 0,009		p = 0,069	
Мя	1,6 [1,2; 2,2]	2,0 [1,6; 2,8]	3,1 [2,2; 4,5]	5,3 [4,2; 6,4]	1,8 [1,3; 2,3]	1,9 [1,6; 2,5]
	p < 0,001		p < 0,001		p = 0,051	
фЯЦК	0,7 [0,5; 0,9]	0,8 [0,7; 1,0]	0,4 [0,3; 0,6]	0,6 [0,5; 0,8]	0,7 [0,5; 0,9]	0,9 [0,8; 1,0]
	p < 0,001		p < 0,001		p = 0,001	

Примечание: Мя – содержание общих водонерастворимых белков в ядре; Мц – содержание белков в цитоплазме; фЯЦК – функциональный ЯЦК (Мя/Мц); Ся – концентрация белков в ядре; Сц – концентрация белков в цитоплазме; рЯЦК – регуляторный ЯЦК (Ся/Сц); значимость различий по сравнению с показателями особей биотопа 10 (критерий Манна-Уитни).

В ЗК зернистого слоя значения концентрации белков цитоплазме (Сц) нейронов превышают значения концентрации белков в ядре (Ся) в 1,7 раза у особей обоих биотопов. Значения рЯЦК у лягушек изученных биотопов значимо не различаются. Содержание общих водонерастворимых белков в цитоплазме (Мц) превышает содержание белков в ядре (Мя) в 1,3 раза у особей биотопа 10 и в 1,2 раза у особей биотопа 11, отражая повышение функциональной нагрузки в нейронах у особей обоих биотопов. Значения фЯЦК выше в 1,3 раза у лягушек биотопа 11, чем у лягушек 10 биотопа

(таблица 30).

На основании анализа полученных данных, можно сделать вывод о наличии видовых особенностей на клеточном уровне организации слоев коры мозжечка у *R. amurensis*. Так, для нейронов молекулярного слоя характерно: Ст 11,0 [9,7; 12,9] мкм<sup>2</sup>, Ся 5,8 [5,1; 6,9] мкм<sup>2</sup>, Сц 5,0 [4,5; 5,7] мкм<sup>2</sup>, плотность нервных клеток 692,7 [665,0; 831,3], плотность свободных 886,7 [738,9; 1108,4] и сателлитных 443,3 [332,5; 554,2] глиоцитов, концентрация общих водонерастворимых белков в цитоплазме 0,5 [0,4; 0,6] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах нейронов 0,4 [0,3; 0,4] пкг/мкм<sup>2</sup>, содержание белков в цитоплазме 2,5 [2,1; 3,0] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах нейронов 2,0 [1,6; 2,8] пкг/мкм<sup>2</sup>.

В слое грушевидных нейронов клетки имели показатели Ст 30,1 [27,3; 35,3] мкм<sup>2</sup>, Ся 15,2 [12,9; 17,9] мкм<sup>2</sup>, Сц 15,4 [13,6; 18,0] мкм<sup>2</sup>, плотность нейронов 2826,3 [2549,2; 3114,2], плотность свободных 1154,5 [886,7; 1662,5] и сателлитных глиоцитов 775,8 [649,5; 1108,4], число нормохромных 61,7 [57,9; 66,7], гиперхромных 20,9 [16,7; 23,1], гипохромных 16,7 [11,1; 19,0] клеток, концентрация белков в цитоплазме 0,5 [0,5; 0,6] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах нейронов 0,4 [0,3; 0,4] пкг/мкм<sup>2</sup>, содержание белков в цитоплазме 8,5 [6,9; 9,5] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах клеток 5,3 [4,2; 6,4] пкг/мкм<sup>2</sup>.

Нейроны зернистого слоя обладали показателями Ст 10,2 [9,0; 11,6] мкм<sup>2</sup>, Ся 5,7 [4,9; 6,6] мкм<sup>2</sup>, Сц 4,7 [4,0; 5,3] мкм<sup>2</sup>, плотность нейронов 38127,3 [34358,9; 39235,7], концентрация белков в цитоплазме 0,5 [0,5; 0,5] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах клеток 0,3 [0,3; 0,4] пкг/мкм<sup>2</sup>, содержание белков в цитоплазме 2,3 [1,9; 2,6] пкг/мкм<sup>2</sup> и ядрах нейронов 1,9 [1,6; 2,5] пкг/мкм<sup>2</sup>.

В нейрон-глиальных клеточных популяциях слоев коры мозжечка сибирских лягушек искусственного пруда Канского района (биотоп 10), обитающих на территории с высоким уровнем загрязнения, наблюдается достоверное уменьшение параметров площади нервных клеток молекулярного слоя на 13,6%, слоя грушевидных нейронов на 28,2%. Происходит увеличение плотности распределения нейронов в молекулярном слое (на 24,2%) и сателлитных глиоцитов в молекулярном (на 30%) слое и

слое грушевидных нейронов (на 9,7%). В слое грушевидных нейронов выявлено уменьшение числа нормохромных нервных клеток на 15,9%, повышение доли гипо- (до 23%) и гиперхромных (до 13%) нейронов. В зернистом слое виден рост числа зернистых нейронов с низким и умеренно-средним числом глыбок хроматина. Во всех слоях коры мозжечка происходит снижение содержания и концентрации в цитоплазме и ядрах нейронов общих водонерастворимых белков до 42 %. Данные изменения свидетельствуют об адаптивных перестройках в изучаемых клеточных популяциях под действием негативных факторов среды.

У *R. amurensis* из Иланского района с повышенным уровнем загрязнения (биотоп 11) отмечаются морфоцитохимические преобразования нейрон-глиальных популяций: увеличение площади тела, ядер и цитоплазмы нервных клеток, плотности нейронов слоя грушевидных нейронов и зернистого слоя на 11 – 13%, количества свободных глиоцитов в молекулярном слое и слое грушевидных нейронов до 37,5%, наблюдается уменьшение числа нормохромных и увеличение в популяции слоя грушевидных нейронов числа гипо- и гиперхромных КП, увеличение содержания и концентрации белков. Данные преобразования направлены на поддержание гомеостаза при обитании амфибий в трансформированных условиях.

#### **4.5. Вариативность морфоцитохимических параметров клеточных популяций слоев коры мозжечка бесхвостых земноводных**

Нейропластичность рассматривается как способность нервной системы в ответ на модификацию информационной среды адаптироваться к этим изменениям путем оптимальной структурной перестройки и обеспечивается высокой гетерогенностью структурно-функциональной организации отделов центральной нервной системы.

В морфологических параметрах ЗН молекулярного слоя исследуемой выборки амфибий выявлен разброс показателей: от 7 до 14 мкм<sup>2</sup>, при этом

минимальные размеры клеток (St) выявлены среди нейронных популяций у *R. arvalis* (биотоп 5 с низким уровнем загрязнения), максимальные у особей *P. ridibundus* (биотоп 9 с повышенным уровнем загрязнения). Нейроны молекулярного слоя у *P. ridibundus* (биотопы 8, 9) и *R. amurensis* (биотопы 10, 11) имеют более крупные размеры, чем ЗН *R. arvalis* (биотопы 3 - 7) и *B. bufo* (биотопы 1, 2), что отражает различия на видовом уровне (таблица 31).

Таблица 31 – Морфологические характеристики нейронных популяций молекулярного слоя коры мозжечка земноводных изученных биотопов

№ и название биотопа	St	Ся	Сц	сЯЦК
	Ме [25%; 75%], мкм2			
1 - <i>B. bufo</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	7,8 [5,9; 8,7]	3,7 [2,9; 4,6]	3,7 [3,1; 4,4]	1,0 [0,8; 1,2]
2 - <i>B. bufo</i> пойма р. Канзыба Курагинский р-н	10,4 [9,3; 11,6] <sup>1</sup>	5,5 [4,8; 6,3] <sup>1</sup>	4,9 [4,3; 5,6] <sup>1</sup>	1,1 [1,0; 1,3] <sup>1</sup>
3 - <i>R. arvalis</i> р. Березовка, Березовский р-н	9,8 [8,9; 11,5] <sup>1</sup>	5,3 [4,3; 6,6] <sup>1</sup>	4,7 [4,1; 5,3] <sup>1</sup>	1,1 [1,0; 1,4] <sup>1</sup>
4 - <i>R. arvalis</i> искусственный пруд Канский р-н	9,6 [8,6; 10,7] <sup>1,2</sup>	5,0 [4,2; 5,8] <sup>1</sup>	4,5 [4,1; 5,1] <sup>1,2</sup>	1,1 [0,9; 1,3] <sup>1</sup>
5 - <i>R. arvalis</i> пруд Татанщик Абанский р-н	7,1 [6,1; 8,1] <sup>2-4</sup>	3,7 [3,0; 4,1] <sup>1-4</sup>	3,4 [3,0; 4,1] <sup>1-</sup> <sub>4</sub>	1,1 [0,9; 1,2] <sup>1-</sup> <sub>3</sub>
6 - <i>R. arvalis</i> пруд Егоровка Абанский р-н	8,0 [6,8; 9,0] <sup>2-5</sup>	4,8 [3,9; 5,6] <sup>1,2</sup> <sub>3,5</sub>	3,2 [2,8; 3,5] <sup>1-</sup> <sub>5</sub>	1,5 [1,3; 1,7] <sup>1</sup> <sub>-5</sub>
7 - <i>R. arvalis</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	9,0 [8,1; 10,1] <sup>1-6</sup>	5,2 [4,6; 5,9] <sup>1,5</sup>	3,8 [3,4; 4,1] <sup>2-</sup> <sub>6</sub>	1,4 [1,2; 1,6] <sup>1</sup> <sub>-6</sub>
8 - <i>R. ridibunda</i> пруд п. Шарыпово	10,1 [9,1; 11,0] <sup>1</sup> <sub>3-7</sub>	5,4 [4,8; 6,1] <sup>1,5</sup> <sub>6</sub>	4,5 [4,0; 5,3] <sup>1</sup> <sub>2,5-7</sub>	1,2 [1,0; 1,4] <sup>1</sup> <sub>4-7</sub>
9 - <i>R. ridibunda</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	13,7 [11,3; 16,6] <sup>1</sup> <sub>-8</sub>	6,6 [5,0; 8,7] <sup>1-</sup> <sub>8</sub>	6,8 [6,0; 7,9] <sup>1-</sup> <sub>8</sub>	1,0 [0,8; 1,1] <sup>2</sup> <sub>-8</sub>
10 - <i>R. amurensis</i> искусственный пруд Канский р-н	9,5 [8,3; 12,7] <sup>1,5-</sup> <sub>7,9</sub>	5,0 [4,7; 6,8] <sup>1,5</sup> <sub>8,9</sub>	4,5 [3,9; 5,8] <sup>1</sup> <sub>2,5-7,9</sub>	1,1 [0,9; 1,3] <sup>1</sup> <sub>6-9</sub>
11 - <i>R. amurensis</i> оз. Кунгул Иланский р-н	11,0 [9,7; 12,9] <sup>1,3-</sup> <sub>10</sub>	5,8 [5,1; 6,9] <sup>1,3</sup> <sub>-10</sub>	5,0 [4,5; 5,7] <sup>1,3</sup> <sub>-10</sub>	1,2 [1,0; 1,3] <sup>1</sup> <sub>4-7,9</sub>

Примечание: St – площадь тела нервной клетки; Сц – цитоплазмы, Ся – ядра; сЯЦК – структурный ядерно-цитоплазматический коэффициент; значимость различий по сравнению с показателями особей биотопов 1 - 10 (критерий Ньюмана-Кейлса,  $p < 0,05$ ).

Наличие в популяциях *R. arvalis* мелкоклеточных ЗН свидетельствует о наличии возможностей для действия факторов отбора. Кариохромные ЗН характеризуются преобладанием Ся над Сц во всех биотопах, кроме 1 и 9, у

представителей которых Ся и Сц ЗН имеют близкие значения. Такое соотношение размеров ядра и цитоплазмы связано с повышением функциональной активности клеток и изменением метаболических процессов в ЗН *B. bufo* и *P. ridibundus*. Значения сЯЦК составили от 1,0 до 1,5.

Минимальные значения St КП выявлены у амфибий из биотопов: *R. amurensis* (биотоп 10 с высоким уровнем загрязнения) и *R. arvalis* (биотоп 4 с низким уровнем загрязнения), а максимальные у *P. ridibundus* из биотопа 9 с повышенным уровнем загрязнения. Цитохромные КП имеют широкий ободок цитоплазмы и ядро меньшего объема (таблица 32).

Таблица 32 – Морфологические характеристики нейронных популяций клеток Пуркинье слоя грушевидных нейронов коры мозжечка

№ и название биотопа	St	Ся	Сц	сЯЦК
	Me [25%; 75%], мкм2			
1 - <i>B. bufo</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	25,9 [23,1; 30,2]	10,4 [7,3; 13,5]	16,2 [14,1; 17,8]	0,7 [0,5; 0,9]
2 - <i>B. bufo</i> пойма р. Канзыба Курагинский р-н	29,6 [25,1; 33,3] <sub>1</sub>	14,9 [11,3; 18,1] <sup>1</sup>	14,2 [11,9; 16,9] <sup>1</sup>	1,0 [0,7; 1,3] <sup>1</sup>
3 - <i>R. arvalis</i> р. Березовка, Березовский р-н	24,6 [20,4; 29,8] <sub>2</sub>	7,4 [5,7; 9,5] <sup>1,2</sup>	17,3 [13,4; 19,6] <sup>1,2</sup>	0,5 [0,4; 0,6] <sub>2</sub> <sup>1</sup>
4 - <i>R. arvalis</i> искусственный пруд Канский р-н	22,6 [18,7; 27,0] <sub>1-3</sub>	6,3 [4,6; 7,9] <sup>1-</sup> <sub>3</sub>	15,4 [12,6; 19,8] <sup>1-3</sup>	0,4 [0,3; 0,5] <sub>-3</sub> <sup>1</sup>
5 - <i>R. arvalis</i> пруд Татанщик Абанский р-н	28,2 [23,1; 35,0] <sub>1,3,4</sub>	10,4 [7,9; 13,5] <sub>2-4</sub>	17,1 [13,6; 24,9] <sup>1,2,4</sup>	0,6 [0,4; 0,8] <sub>-4</sub> <sup>2</sup>
6 - <i>R. arvalis</i> пруд Егоровка Абанский р-н	28,2 [21,5; 33,9] <sub>3,4</sub>	11,1 [8,3; 14,7] <sub>1-5</sub>	14,7 [11,1; 19,7] <sup>1,3,5</sup>	0,8 [0,6; 1,0] <sub>-5</sub> <sup>1</sup>
7 - <i>R. arvalis</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	29,6 [27,1; 34,3] <sub>3,4</sub>	12,9 [11,5; 15,9] <sup>1-6</sup>	16,1 [14,1; 18,9] <sup>2-5</sup>	0,8 [0,7; 1,0] <sub>-5</sub> <sup>1</sup>
8 - <i>R. ridibunda</i> пруд п. Шарыпово	30,4 [27,2; 34,5] <sub>1,3-7</sub>	15,0 [12,5; 17,2] <sup>1,3-7</sup>	15,7 [13,3; 18,8] <sup>2,3,5</sup>	1,0 [0,8; 1,2] <sub>3-7</sub> <sup>1</sup>
9 - <i>R. ridibunda</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	41,3 [36,8; 45,3] <sub>1-8</sub>	17,6 [13,1; 21,5] <sup>1-8</sup>	22,7 [19,6; 27,6] <sup>1-8</sup>	0,8 [0,6; 1,0] <sub>-5,8</sub> <sup>1</sup>
10 - <i>R. amurensis</i> искусственный пруд Канский р-н	21,6 [18,1; 27,8] <sub>1-3,5-9</sub>	7,3 [5,7; 10,2] <sub>2,4-9</sub> <sup>1</sup>	13,5 [11,1; 16,1] <sup>1,3-5,7-9</sup>	0,5 [0,4; 0,7] <sub>2,4-9</sub> <sup>1</sup>
11 - <i>R. amurensis</i> оз. Кунгул Иланский р-н	30,1 [27,3; 35,3] <sub>1,3-7,9,10</sub>	15,2 [12,9; 17,9] <sup>1,3-7,9,10</sup>	15,4 [13,6; 18,0] <sup>2,5,9,10</sup>	0,9 [0,8; 1,2] <sub>3-7,9,10</sub> <sup>1</sup>

Примечание: St – площадь тела нервной клетки; Сц – цитоплазмы, Ся – ядра; сЯЦК – структурный ядерно-цитоплазматический коэффициент; значимость различий по сравнению с показателями особей биотопов 1 - 10 (критерий Ньюмана-Кейлса,  $p < 0,05$ ).

В КП показатели Sц превышают значения Sя до 70%, поэтому их сЯЦК составляет значения меньше единицы. Самые высокие показатели Sя и Sц у *P. ridibundus* (биотоп 9 с повышенным уровнем загрязнения). У *R. arvalis* (биотоп 6 с низким уровнем загрязнения) самые низкие значения Sц, а у *R. amurensis* (биотоп 10 с высоким уровнем загрязнения) самые низкие значения Sя среди всех сравниваемых видов. У *P. ridibundus* размеры КП достоверно выше, чем у представителей других видов амфибий, что демонстрирует отличия на межвидовом уровне. В КП сЯЦК варьирует в диапазоне от 0,4 (биотоп 4) до 1,0 (биотопы 2 и 8) (таблица 32). Полученные значения показателя отражают адаптационные перестройки на клеточном уровне в процессе адаптации организмов к среде обитания.

В зернистом слое значения площади тела (St) ЗК варьируют в небольшом интервале аналогично ЗН молекулярного слоя: от 6,9 мкм<sup>2</sup> (биотоп 1) до 15,9 мкм<sup>2</sup> (биотоп 9). В изученных биотопах практически у всех видов амфибий в популяциях зернистого слоя ЗК имеют более крупные размеры, чем ЗН молекулярного слоя, но значительно меньше КП слоя грушевидных нейронов коры мозжечка. В биотопе 1 с повышенным уровнем загрязнения *B. bufo* ЗК самые мелкие и имеют минимальные значения Sя и Sц. Практически идентичные минимальные показатели Sц имеют ЗК *R. arvalis* (биотоп 5 с низким уровнем загрязнения) (таблица 33).

ЗК у *P. ridibundus* 9 биотопа – с повышенным уровнем загрязнения, максимальные показатели Sя и Sц. Зернистые нейроны у особей изученных видов выглядят как типичные кариохромные клетки со средними показателями размеров тел, цитоплазмы и крупными ядрами. В ЗК сЯЦК находится в диапазоне значений 1,0 – 1,8, обычно близок к 1, реже больше 1 (у *R. arvalis* биотопы 5, 6, 7 и *P. ridibundus* биотоп 8, в районах с низким и повышенным уровнем загрязнения).

Полученные данные позволяют говорить о широком вариационном ряде показателей ядерно-цитоплазматических отношений ЗК нейронных популяций зернистого слоя коры мозжечка амфибий, что указывает на

преобразования на уровне структурных компонентов нейронов, имеющие адаптивный характер.

Таблица 33 – Морфологические характеристики нейронных популяций зернистого слоя коры мозжечка земноводных

№ и название биотопа	St	Ся	Сц	сЯЦК
	Me [25%; 75%], мкм <sup>2</sup>			
1 - <i>B. bufo</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	6,9 [6,3; 7,5]	3,5 [3,0; 4,0]	3,3 [2,9; 3,8]	1,1 [0,9; 1,2]
2 - <i>B. bufo</i> пойма р. Канзыба Курагинский р-н	11,1 [8,7; 12,9] <sup>1</sup>	5,7 [4,4; 7,1] <sup>1</sup>	5,1 [4,2; 6,0] <sup>1</sup>	1,1 [0,9; 1,3]
3 - <i>R. arvalis</i> р. Березовка, Березовский р-н	11,1 [9,7; 12,6] <sup>1</sup>	5,7 [5,0; 6,7] <sup>1</sup>	5,2 [4,6; 6,0] <sup>1</sup>	1,1 [0,9; 1,4]
4 - <i>R. arvalis</i> искусственный пруд Канский р-н	12,5 [10,5; 14,6] <sup>1</sup> <sub>-3</sub>	6,1 [4,6; 7,9] <sup>1</sup>	6,1 [5,3; 7,0] <sup>1-2</sup> <sub>3</sub>	1,1 [0,8; 1,3]
5 - <i>R. arvalis</i> пруд Татанщик Абанский р-н	9,1 [7,6; 10,0] <sup>1-4</sup>	5,6 [4,6; 6,4] <sup>1</sup> <sub>4</sub>	3,3 [3,0; 3,8] <sup>2-</sup> <sub>4</sub>	1,7 [1,4; 1,9] <sup>1</sup> <sub>-4</sub>
6 - <i>R. arvalis</i> пруд Егоровка Абанский р-н	9,6 [8,3; 11,6] <sup>1-4</sup>	6,0 [4,9; 7,5] <sup>1</sup> <sub>5</sub>	3,6 [3,2; 4,0] <sup>2-</sup> <sub>4</sub>	1,7 [1,5; 2,0] <sup>1</sup> <sub>-4</sub>
7 - <i>R. arvalis</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	9,8 [8,3; 10,9] <sup>1-4</sup>	6,1 [5,1; 7,0] <sup>1</sup> <sub>5</sub>	3,6 [3,1; 4,0] <sup>2-</sup> <sub>4</sub>	1,8 [1,6; 1,9] <sup>1</sup> <sub>-4</sub>
8 - <i>R. ridibunda</i> пруд п. Шарыпово	10,5 [9,8; 11,9] <sup>1</sup> <sub>4,5</sub>	6,4 [5,5; 7,1] <sup>1</sup> <sub>-3,5</sub>	4,3 [3,8; 4,9] <sup>1-</sup> <sub>7</sub>	1,5 [1,2; 1,7] <sup>1</sup> <sub>-7</sub>
9 - <i>R. ridibunda</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	15,9 [13,8; 18,5] <sup>1</sup> <sub>-8</sub>	8,2 [6,8; 9,8] <sup>1</sup> <sub>-8</sub>	7,6 [6,7; 8,7] <sup>1-</sup> <sub>8</sub>	1,0 [0,9; 1,2] <sup>5</sup> <sub>-8</sub>
10 - <i>R. amurensis</i> искусственный пруд Канский р-н	10,9 [9,8; 12,5] <sup>1,4</sup> <sub>-7,9</sub>	5,5 [4,3; 6,8] <sup>1</sup> <sub>4,8,9</sub>	5,4 [4,9; 5,8] <sup>1,4</sup> <sub>-9</sub>	1,0 [0,8; 1,3] <sup>2</sup> <sub>5-8</sub>
11 - <i>R. amurensis</i> оз. Кунгул Иланский р-н	10,2 [9,0; 11,6] <sup>1</sup> <sub>4,5,9,10</sub>	5,7 [4,9; 6,6] <sup>1</sup> <sub>8,9</sub>	4,7 [4,0; 5,3] <sup>1-</sup> <sub>7,9,10</sub>	1,2 [1,1; 1,4] <sup>1</sup> <sub>-10</sub>

Примечание: St – площадь тела нервной клетки; Сц – цитоплазмы, Ся – ядра; сЯЦК – структурный ядерно-цитоплазматический коэффициент; значимость различий по сравнению с показателями особей 1 - 10 (критерий Ньюмана-Кейлса,  $p < 0,05$ ).

Наличие мелкоклеточных структур во всех слоях коры мозжечка представляет собой результат некоторой специализации на уровне нейронных популяций. Такая адаптация морфометрических параметров нейронов обеспечивает осуществление функций мозжечка, связанных с координацией движений и передвижения в наземно-водной среде обитания.

Гетерогенность морфологических характеристик в нейронных популяциях коры мозжечка амфибий свидетельствует о значительных

потенциальных возможностях на популяционно-клеточном уровне для влияния факторов отбора на жизнедеятельность амфибий, обитающих на территории Красноярского края.

В нейронах вещество Ниссля используется для индикации прижизненного состояния клеток. Количество тигроида, его расположение и интенсивность восприятия красителя при качественных реакциях на РНП, дает возможность оценить функциональное состояние нейронов в клеточных популяциях, функционирующих в естественных условиях и под действием тератогенных факторов.

В слое грушевидных нейронов коры мозжечка в КП при оценке тинкториальных свойств выявлена гетерогенность, проявляющаяся наличием в популяциях нейронов с умеренным распределением тигроида в цитоплазме, «темных» и «светлых» нервных клеток. При сравнении популяций нейронов КП коры мозжечка земноводных относительно нормохромных клеток выявляется вариабельность показателя 60% - 93%, при этом наименьший диапазон свойственен сибирской лягушке (биотопы 10 и 11 с высоким и повышенным уровнем загрязнения). Более широкий диапазон, смещенный в сторону высоких значений, имеется в популяциях КП остромордой лягушки (биотопы 5, 6, 7 - с низким и повышенным уровнем загрязнения). Наибольший процент нормохромных клеток выявлен в популяции КП у *R. arvalis* биотоп 5 с низким уровнем загрязнения, а наименьший у *R. amurensis* биотоп 10 с высоким уровнем загрязнения. У представителей всех изученных биотопов в популяциях КП слоя грушевидных нейронов присутствуют гиперхромные «темные» клетки, варьирующие в диапазоне от 0 до 25. Наибольшее число «темных» нейронов, находящихся в состоянии покоя, выявлено в нейронных популяциях КП у *R. arvalis* (биотопы 3 и 4 с высоким уровнем загрязнения), что свидетельствует о синтезе и накоплении белка, его медленном распаде на уровне клеток, функциональной и метаболической активности нейронов (таблица 34).

Гипохромные «светлые» нейроны также типичны для КП нейронных

популяций коры мозжечка представителей всех сравниваемых видов земноводных во всех биотопах, но в меньших соотношениях: от 0 до 21,8. Максимальное число гипохромных клеток среди изученных нейронных популяций выявлено у *R. amurensis* (биотоп 10 с высоким уровнем загрязнения).

Таблица 34 – Соотношение клеток Пуркинье слоя грушевидных нейронов коры мозжечка земноводных по степени хроматофилии

№ и название биотопа	Нормохромные нейроны	Гипохромные нейроны	Гиперхромные нейроны
	Me [25%; 75%], %		
1 - <i>B. bufo</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	57,1 [50,0; 71,4]	18,3 [11,1; 25,0]	19,1 [12,5; 33,3]
2 - <i>B. bufo</i> пойма р. Канзыба Курагинский р-н	80,0 [69,2; 85,7] <sup>1</sup>	0,0 [0,0; 9,1] <sup>1</sup>	14,3 [10,6; 25,0] <sup>1</sup>
3 - <i>R. arvalis</i> р. Березовка, Березовский р-н	64,6 [50,0; 80,8] <sup>1,2</sup>	9,1 [0,0; 12,5] <sup>1,2</sup>	25,0 [0,0; 38,1] <sup>2</sup>
4 - <i>R. arvalis</i> искусственный пруд Канский р-н	62,5 [50,0; 75,0] <sup>2</sup>	0,0 [0,0; 25,0] <sup>1,2</sup>	25,0 [11,1; 42,9] <sup>2</sup>
5 - <i>R. arvalis</i> пруд Татанщик Абанский р-н	91,3 [87,1; 100,0] <sup>1-4</sup>	0,0 [0,0; 7,9] <sup>1-4</sup>	0,0 [0,0; 11,1] <sup>1-4</sup>
6 - <i>R. arvalis</i> пруд Егоровка Абанский р-н	92,3 [87,0; 100,0] <sup>1-4</sup>	0,0 [0,0; 4,3] <sup>1-4</sup>	0,0 [0,0; 10,0] <sup>1-4</sup>
7 - <i>R. arvalis</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	82,5 [74,8; 91,7] <sup>1,3-6</sup>	0,0 [0,0; 6,5] <sup>1-4</sup>	0,0 [0,0; 9,1] <sup>1-4</sup>
8 - <i>R. ridibunda</i> пруд п. Шарыпово	66,7 [58,3; 75,0] <sup>1,2,5-7</sup>	14,3 [9,5; 17,6] <sup>1-3,5-7</sup>	21,2 [16,7; 25,0] <sup>2,5-7</sup>
9 - <i>R. ridibunda</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	85,7 [66,7; 100,0] <sup>1-4,8</sup>	0,0 [0,0; 0,0] <sup>1-4,8</sup>	0,0 [0,0; 25,0] <sup>1-4,8</sup>
10 - <i>R. amurensis</i> искусственный пруд Канский р-н	51,9 [33,3; 66,7] <sup>2-9</sup>	21,8 [15,4; 30,0] <sup>1-9</sup>	24,0 [14,3; 42,9] <sup>2,5-7,9</sup>
11 - <i>R. amurensis</i> оз. Кунгул Иланский р-н	61,7 [57,9; 66,7] <sup>1,2,5-10</sup>	16,7 [11,1; 19,0] <sup>2-10</sup>	20,9 [16,7; 23,1] <sup>2,5-7,9</sup>

Примечание: значимость различий по сравнению с показателями особей 1 – 10 (критерий Ньюмана-Кейлса,  $p < 0,05$ ).

Своеобразие соотношения КП с разной степенью хроматофилии в нейронных популяциях коры мозжечка объяснимо функциональной ролью этого отдела мозга, влияющего на двигательные и поведенческие функции организма, обеспечивая адаптацию земноводных к наземно-водной среде

[Андреева, Обухов, 1999]. Наличие в популяциях мозжечка довольно высокого процента «темных» нейронов и низкого «светлых» эволюционно закрепленная адаптация, обеспечивающая оптимальную стабильность метаболических процессов в специфической наземно-водной среде обитания.

Плотность распределения нейронов в нейронных популяциях коры мозжечка во всех биотопах изученных видов амфибий варьирует в однотипных популяциях в близких диапазонах: от сотен клеток в молекулярном слое, десятков клеток в слое грушевидных нейронов, до десятков тысяч клеток – в зернистом слое на 1 мм<sup>2</sup> (таблица 35, 36, 37).

Показатели плотности ЗН в молекулярном слое варьируют в диапазоне: от наименьшего значения - 339 клеток *R. arvalis* (биотоп 6 с низким уровнем загрязнения), до максимальной плотности - 1370 *B. bufo* (биотоп 1 с повышенным уровнем загрязнения). У амфибий изученных биотопов наблюдается своеобразное перераспределение показателей плотности с тенденцией к уплотнению крупноклеточных популяций у *B. bufo* (биотопы 1, 2), *R. arvalis* (биотопы 4) и *R. amurensis* (биотопы 10, 11).

У *R. arvalis* (биотопы 3, 5, 6, 7) и *P. ridibundus* (биотопы 8, 9) показатели плотности варьировали в небольшом диапазоне: от 339 до 646, что отражает оптимальный уровень функционирования нейронов данного слоя. Наибольшие показатели плотности распределения свободных и сателлитных глиоцитов в молекулярном слое среди исследуемых видов наблюдаются у *B. bufo* биотоп 1 с повышенным уровнем загрязнения. Минимальные значения плотности распределения глиоцитов характерны для *R. arvalis* из биотопов с низким уровнем загрязнения: свободных глиоцитов биотопы 5 и 6, а сателлитных – биотоп 6. В биотопах 1 (*B. bufo*), 4 (*R. arvalis*) и 10, 11 (*R. amurensis*) наблюдается увеличение количества сателлитной глии, усиление пролиферации и миграции глиоцитов к нейронам, что обеспечивает нормальное функционирование нервных клеток в биотопах с повышенным и высоким уровнями загрязнения. Показатели ГНИ свободные глиоциты у амфибий во всех изученных биотопах варьировали в пределах от 0,4 (биотоп

7) до 1,3 (биотоп 8). При этом максимальные значения показателя принадлежат *P. ridibundus* (биотопы 8 и 9 с повышенным уровнем загрязнения), что отражает процесс стабилизации функционирования ЗН молекулярного слоя у вида, осваивающего новые биотопы на территории края (таблица 35).

Таблица 35 – Показатели плотности ( $\rho$ ) нейронов и глиоцитов молекулярного слоя коры мозжечка на фиксированной площади (1 мм<sup>2</sup>)

№ и название биотопа	$\rho$ нейронов	$\rho$ глии своб.	$\rho$ глии сат.	ГНИ своб.	ГНИ сат.
	Ме [25%; 75%], абс. число				
1 - <i>B. bufo</i> пойма р. Берещь Шарыповский р-н	1370,3 [1156,3; 1602,1]	905,2 [662,5; 969,8]	878,5 [816,7; 997,5]	0,6 [0,5; 0,7]	0,7 [0,6; 0,9]
2 - <i>B. bufo</i> пойма р. Канзыба Курагинский р-н	1249,1 [831,3; 1477,8] <sup>1</sup>	779,5 [554,2; 923,6] <sup>1</sup>	554,2 [403,0; 692,7] <sup>1</sup>	0,6 [0,4; 1,0] <sup>1</sup>	0,4 [0,3; 0,8] <sup>1</sup>
3 - <i>R. arvalis</i> р. Березовка, Березовский р-н	646,5 [461,8; 775,8] <sup>1,2</sup>	383,8 [270,0; 456,6] <sup>1,2</sup>	221,7 [138,5; 316,7] <sup>1,2</sup>	0,6 [0,5; 0,8] <sup>2</sup>	0,3 [0,2; 0,5] <sup>1,2</sup>
4 - <i>R. arvalis</i> искусственный пруд Канский р-н	885,4 [542,7; 1108,4] <sup>1-3</sup>	554,2 [369,5; 923,6] <sup>1-3</sup>	369,5 [184,7; 554,2] <sup>1-3</sup>	0,6 [0,4; 0,8] <sup>2</sup>	0,3 [0,2; 0,4] <sup>1,2</sup>
5 - <i>R. arvalis</i> пруд Татанщик Абанский р-н	369,5 [227,1; 461,8] <sup>1-4</sup>	184,7 [110,8; 221,7] <sup>1-4</sup>	163,1 [143,3; 182,6] <sup>1-4</sup>	0,5 [0,3; 0,7] <sup>1-4</sup>	0,5 [0,3; 0,6] <sup>1-4</sup>
6 - <i>R. arvalis</i> пруд Егоровка Абанский р-н	339,2 [307,7; 399,4] <sup>1-4</sup>	184,7 [138,5; 237,5] <sup>1-4</sup>	110,8 [0,0; 138,5] <sup>1-5</sup>	0,6 [0,4; 0,7] <sup>1-3,5</sup>	0,3 [0,0; 0,4] <sup>1-3,5</sup>
7 - <i>R. arvalis</i> пойма р. Берещь Шарыповский р-н	554,2 [461,8; 665,0] <sup>1-5</sup>	221,7 [184,7; 277,1] <sup>1-4</sup>	221,7 [158,3; 227,1] <sup>1,2,4-6</sup>	0,4 [0,3; 0,5] <sup>1-6</sup>	0,4 [0,3; 0,6] <sup>1,3-6</sup>
8 - <i>R. ridibunda</i> пруд п. Шарыпово	475,0 [415,6; 633,3] <sup>1,2,4-7</sup>	633,3 [492,6; 775,8] <sup>1-7</sup>	277,1 [221,7; 369,5] <sup>1-7</sup>	1,3 [1,0; 1,8] <sup>1-7</sup>	0,5 [0,5; 0,8] <sup>1-4,6,7</sup>
9 - <i>R. ridibunda</i> пойма р. Берещь Шарыповский р-н	609,6 [484,9; 785,1] <sup>1,2,4,5,8</sup>	643,0 [453,4; 862,1] <sup>1-7</sup>	184,7 [138,0; 283,4] <sup>1,2,4-6,8</sup>	1,1 [0,6; 1,5] <sup>1-8</sup>	0,3 [0,2; 0,5] <sup>1,2,5,7,8</sup>
10 - <i>R. amurensis</i> искусственный пруд Канский р-н	914,0 [778,0; 1293,1] <sup>1-9</sup>	554,2 [395,1; 955,6] <sup>1-3,5-9</sup>	633,3 [395,8; 968,8] <sup>2-9</sup>	0,7 [0,4; 1,2] <sup>1-9</sup>	0,7 [0,5; 0,9] <sup>2-9</sup>
11 - <i>R. amurensis</i> оз. Кунгул Иланский р-н	692,7 [665,0; 831,3] <sup>1-10</sup>	886,7 [738,9; 1108,4] <sup>2-10</sup>	443,3 [332,5; 554,2] <sup>1-10</sup>	1,2 [1,0; 1,6] <sup>1-7,9,10</sup>	0,6 [0,4; 0,8] <sup>1-10</sup>

Примечание:  $\rho$  - плотность; своб. – свободная глия; сат. – сателлитная глия; ГНИ – глио-нейрональный индекс; значимость различий по сравнению с показателями особей биотопов 1 - 10 (критерий Ньюмана-Кейлса,  $p < 0,05$ ).

Показатели ГНИ сат. у амфибий во всех изученных биотопах варьировали в более узком диапазоне значений: от 0,3 (биотопы 3, 6) до 0,7

(биотопы 1, 10). При этом в 1 биотопе ГНИ сат. преобладает над ГНИ своб. в численном соотношении, а в биотопах 5, 7 и 10 ГНИ своб. примерно равен ГНИ сат., что свидетельствует о смещении условий функционирования ЗН данного слоя в негативную сторону, и подключения компенсаторных механизмов (таблица 35).

Плотность распределения КП слоя грушевидных нейронов у изученных видов имеет разброс: от 712 клеток (биотоп 2 с низким уровнем загрязнения) до 2863 (биотоп 1 с повышенным уровнем загрязнения). При этом очевидна зависимость между St клеток и их плотностью: чем крупнее размеры КП, тем меньше их плотность и наоборот, в нейронных популяциях с мелкими КП, количество их увеличивается, что связано с оптимальным выполнением функций эфферентными КП слоя грушевидных нейронов (таблица 32, 36).

Таблица 36 – Показатели плотности ( $\rho$ ) нейронов и глиоцитов слоя грушевидных нейронов коры мозжечка на фиксированной площади ( $1 \text{ мм}^2$ )

№ и название биотопа	$\rho$ нейронов	$\rho$ глии своб.	$\rho$ глии сат.	ГНИ своб.	ГНИ сат.
	Me [25%; 75%], абс. число				
1 - <i>B. bufo</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	2863,2 [2216,7; 3325,1]	1662,5 [1385,4; 2216,7]	1325,1 [1048,0; 1602,1]	0,6 [0,5; 0,8]	0,5 [0,4; 0,6]
2 - <i>B. bufo</i> пойма р. Канзыба Курагинский р-н	712,5 [554,2; 923,6] <sup>1</sup>	639,9 [484,9; 923,6] <sup>1</sup>	277,1 [184,7; 369,5] <sup>1</sup>	1,0 [0,7; 1,4] <sup>1</sup>	0,4 [0,3; 0,5] <sup>1</sup>
3 - <i>R. arvalis</i> р. Березовка, Березовский р-н	1787,2 [1108,4; 2105,9] <sup>1,2</sup>	727,4 [554,2; 969,8] <sup>1</sup>	554,2 [415,6; 738,9] <sup>1,2</sup>	0,5 [0,3; 0,7] <sup>1,2</sup>	0,3 [0,2; 0,6] <sup>1,2</sup>
4 - <i>R. arvalis</i> искусственный пруд Канский р-н	1477,8 [1108,4; 1801,1] <sup>1-3</sup>	923,6 [738,9; 1108,4] <sup>1-3</sup>	554,2 [415,6; 738,9] <sup>1,2</sup>	0,7 [0,5; 0,8] <sup>1-3</sup>	0,4 [0,3; 0,5] <sup>1,3</sup>
5 - <i>R. arvalis</i> пруд Татанщик Абанский р-н	1108,4 [886,7; 1330,0] <sup>1-4</sup>	227,1 [184,7; 415,6] <sup>1-4</sup>	221,7 [138,5; 369,5] <sup>1,3,4</sup>	0,3 [0,2; 0,4] <sup>1-4</sup>	0,2 [0,1; 0,3] <sup>1-4</sup>
6 - <i>R. arvalis</i> пруд Егоровка Абанский р-н	1154,5 [831,3; 1662,5] <sup>1-4</sup>	277,1 [138,5; 369,5] <sup>1-4</sup>	221,7 [138,5; 369,5] <sup>1,3,4</sup>	0,2 [0,1; 0,3] <sup>1-5</sup>	0,2 [0,1; 0,3] <sup>1-4</sup>
7 - <i>R. arvalis</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	1246,9 [961,1; 1662,5] <sup>1-5</sup>	484,7 [410,7; 555,2] <sup>1-6</sup>	415,6 [372,3; 554,2] <sup>1-5</sup>	0,4 [0,3; 0,5] <sup>1-6</sup>	0,4 [0,3; 0,5] <sup>1,3,5,6</sup>
8 - <i>R. ridibunda</i> пруд п. Шарыпово	1108,4 [738,9; 1662,5] <sup>1-4,7</sup>	1246,9 [1108,4; 1477,8] <sup>1-7</sup>	692,7 [554,2; 923,6] <sup>1-7</sup>	1,0 [0,7; 1,7] <sup>1,3-7</sup>	0,6 [0,4; 1,0] <sup>1-7</sup>
9 - <i>R. ridibunda</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	725,7 [475,0; 1108,4] <sup>1,3-8</sup>	735,4 [401,4; 979,7] <sup>1-2,4-8</sup>	461,8 [316,7; 554,2] <sup>1,2,5-8</sup>	0,9 [0,7; 1,2] <sup>1-8</sup>	0,6 [0,4; 1,0] <sup>1-7</sup>
10 - <i>R. amurensis</i> искусственный пруд Канский р-н	2466,1 [1979,2; 2955,6] <sup>1-9</sup>	1108,4 [831,3; 1477,8] <sup>1-9</sup>	859,0 [554,2; 1108,4] <sup>1-9</sup>	0,5 [0,3; 0,6] <sup>1-9</sup>	0,4 [0,3; 0,5] <sub>1,3-6,8,9</sub>
11 - <i>R. amurensis</i> оз.	2826,3 [2549,2; 3113,4]	1154,5 [886,7; 1422,3]	775,8 [649,5; 901,1]	0,4 [0,3; 0,6]	0,3 [0,2; 0,4]

Кунгул Иланский р-н	3114,2] <sup>2-10</sup>	1662,5] <sup>1-10</sup>	1108,4] <sup>1-9</sup>	1-6,8-10	0,3] <sup>1,24-10</sup>
---------------------	-------------------------	-------------------------	------------------------	----------	-------------------------

Примечание:  $\rho$  - плотность; своб. – свободная глия; сат. – сателлитная глия; ГНИ – глио-нейрональный индекс; значимость различий по сравнению с показателями особей биотопов 1 – 10 (критерий Ньюмана-Кейлса,  $p < 0,05$ ).

Наибольшие показатели плотности распределения глиоцитов слоя грушевидных нейронов и молекулярного слоя наблюдаются у *B. bufo* биотопа 1 с повышенным уровнем загрязнения. Минимальные значения плотности распределения глиоцитов изученных слоев коры мозжечка характерны для *R. arvalis* (биотопы 5, 6 с низким уровнем загрязнения). У особей в биотопах 1 – 4, 8 – 11 увеличивается число глиальных клеток, что указывает на включение компенсаторных механизмов, направленных на стабилизацию функционирования КП в трансформированных биотопах (таблица 36).

Показатели глио-нейронального индекса свободные глиоциты в слое грушевидных нейронов коры мозжечка земноводных варьировали от 0,2 (биотоп 6) до 1,0 (биотопы 2, 8), а глио-нейронального индекса сателлитные глиоциты находятся в диапазоне: 0,2 (биотопы 5, 6) – 0,6 (биотопы 8, 9). Показатели ГНИ своб. имеют идентичные показатели с ГНИ сат. в биотопах 6 и 7, что указывает на усиление трофики и компенсаторного воздействия глиоцитов на нейроны (таблица 36).

Плотность нейронов зернистого слоя коры мозжечка у амфибий находится в диапазоне от 19 до 43 тысяч. Наибольшая плотность ЗК у *B. bufo* (биотопы 1, 2) и у *R. amurensis* (биотопы 10, 11), что отражает межвидовые особенности амфибий и позволяет ЗК оптимально функционировать. Наименьшая плотность ЗК выявлена у *R. arvalis* (биотоп 5 с низким уровнем загрязнения). У *R. arvalis* изученных биотопов наблюдается варьирование показателя плотности нейронов в диапазоне от 20 до 30 тыс. ЗК на площади 1 мм<sup>2</sup>. Высокие значения плотности ЗК находятся у *P. ridibundus* (биотопы 8 и 9 с повышенным уровнем загрязнения), отражая межвидовые особенности амфибий (таблица 37).

Степень конденсации хроматина в ядре отражает его метаболическую активность и функциональную нагрузку: чем сильнее диффузен хроматин,

тем выше его синтетические процессы. Большинство ЗК зернистого слоя коры мозжечка изученных видов имели ядра с умеренно-средним и средне-высоким количеством глыбок хроматина, обеспечивая нормальное функционирование нейронов (таблица 38).

Таблица 37 – Показатели плотности ( $\rho$ ) нейронов зернистого слоя коры мозжечка на фиксированной площади (1 мм<sup>2</sup>)

№ и название биотопа	Плотность нейронов, Ме [25%; 75%], абс. число
1 - <i>B. bufo</i> пойма р. Бересь Шарыповский р-н	36344,7 [31957,5; 40824,3]
2 - <i>B. bufo</i> пойма р. Канзыба Курагинский р-н	43890,8 [37494,0; 50540,9] <sup>1</sup>
3 - <i>R. arvalis</i> р. Березовка, Березовский р-н	26600,5 [24764,8; 29553,2] <sup>1,2</sup>
4 - <i>R. arvalis</i> искусственный пруд Канский р-н	30590,5 [26600,5; 33693,9] <sup>1-3</sup>
5 - <i>R. arvalis</i> пруд Татанщик Абанский р-н	19881,1 [17733,6; 22167,1] <sup>1-4</sup>
6 - <i>R. arvalis</i> пруд Егоровка Абанский р-н	28373,8 [23940,4; 33102,8] <sup>1,2,4,5</sup>
7 - <i>R. arvalis</i> пойма р. Бересь Шарыповский р-н	28424,6 [24753,2; 32419,3] <sup>1,2,4,5</sup>
8 - <i>R. ridibunda</i> пруд п. Шарыпово	29238,1 [25729,6; 33712,4] <sup>1-5</sup>
9 - <i>R. ridibunda</i> пойма р. Бересь Шарыповский р-н	29246,7 [24910,2; 32169,9] <sup>1-5</sup>
10 - <i>R. amurensis</i> искусственный пруд Канский р-н	33946,4 [28342,2; 36991,3] <sup>1-3,5-9</sup>
11 - <i>R. amurensis</i> оз. Кунгул Иланский р-н	38127,3 [34358,9; 39235,7] <sup>1-10</sup>

Примечание: значимость различий по сравнению с показателями особей биотопов 1 - 10 (критерий Ньюмана-Кейлса,  $p < 0,05$ ).

Нейронные популяции зернистого слоя коры мозжечка земноводных имеют определенный полиморфизм: у *B. bufo* биотопа 2 с низким уровнем загрязнения популяция имела 20% высокоактивных ЗК с низким числом глыбок хроматина (2-3 глыбки). У *R. ridibundus* (биотоп 9) и *R. amurensis* (биотоп 11) в популяции ЗК 30% клеток с высоким количеством в ядре мелких глыбок хроматина (8 – 9 глыбок). Наличие в популяции клеток с ядром с большим числом мелких глыбок хроматина говорит о снижении функционирования ЗК в биотопах с повышенным уровнем воздействия аноропогенных факторов (таблица 38).

Белки играют важную роль в специфической деятельности мозга: процессах проводимости, в мембранных процессах и ферментативных функциях [Худоерков, 1992; Мац, 1994; Герштейн, 2000]. Полученные

результаты настоящей работы дают возможность выяснить роль белков в жизнедеятельности земноводных с позиций точной количественной оценки состояния плотных веществ, представленных водонерастворимыми белками, которыми отличаются отдельные образования мозга.

Таблица 38 – Соотношение зернистых клеток в зернистом слое коры мозжечка по содержанию глыбок хроматина

№ и название биотопа	Содержание глыбок хроматина Me [25%; 75%], абс. число				
	2-3 низкое	4-5 умеренно- среднее	6-7 средне- высокое	8-9 высокое	10 и более крайне высокое
1 - <i>B. bufo</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	1,0 [1,0; 2,0]	4,0 [3,0; 4,0]	3,0 [2,0; 4,0]	1,0 [1,0; 2,0]	0,0 [0,0; 1,0]
2 - <i>B. bufo</i> пойма р. Канзыба Курагинский р-н	1,0 [1,0; 2,0]	5,0 [5,0; 7,0] 1	2,0 [2,0; 3,0] 1	0,0 [0,0; 1,0] <sup>1</sup>	0,0 [0,0; 0,0] <sup>1</sup>
3 - <i>R. arvalis</i> р. Березовка, Березовский р-н	0,0 [0,0; 1,0] <sup>1,2</sup>	3,0 [2,0; 4,0] 1,2	4,0 [4,0; 4,0] 1,2	2,0 [1,0; 3,0] <sup>1,2</sup>	0,0 [0,0; 1,0] <sup>2</sup>
4 - <i>R. arvalis</i> искусственный пруд Канский р-н	0,0 [0,0; 1,0] <sup>1,2</sup>	4,0 [3,0; 5,0] 2,3	4,0 [3,0; 5,0] 1,2	1,0 [1,0; 2,0] <sup>2,3</sup>	0,0 [0,0; 0,0] <sup>1,3</sup>
5 - <i>R. arvalis</i> пруд Татанщик Абанский р-н	2,0 [1,0; 2,0] <sup>3,4</sup>	5,0 [4,0; 6,0] 1,3,4	3,0 [2,0; 3,0] 2,3,4	0,0 [0,0; 0,0] <sup>1-4</sup>	0,0 [0,0; 0,0] <sup>1,2</sup> -4
6 - <i>R. arvalis</i> пруд Егоровка Абанский р-н	1,0 [0,0; 2,0] <sup>3,4,5</sup>	5,0 [4,0; 7,0] 1,3,4	3,0 [2,0; 4,0] 2-4	0,0 [0,0; 1,0] <sup>1,3-5</sup>	0,0 [0,0; 0,0] <sup>1,3</sup> -5
7 - <i>R. arvalis</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	1,0 [0,0; 2,0] <sup>1-3,5</sup>	5,0 [4,0; 6,0] 1-4	3,0 [2,0; 4,0] 2-5	0,0 [0,0; 1,0] <sup>1,3-5</sup>	0,0 [0,0; 0,0] <sup>1,3</sup> -5
8 - <i>R. ridibunda</i> пруд п. Шарыпово	1,0 [0,0; 2,0] <sup>1-7</sup>	5,0 [4,0; 6,0] 1-7	3,0 [2,0; 4,0] 1-7	0,0 [0,0; 1,0] <sup>1-7</sup>	0,0 [0,0; 0,0] <sup>1-</sup> 7
9 - <i>R. ridibunda</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	0,0 [0,0; 0,0] 1,2,4,5,7,8	2,0 [1,0; 2,3] 1-5,7,8	4,0 [4,0; 5,0] 2-4,7,8	3,0 [2,0; 3,0] <sup>1-5,7,8</sup>	1,0 [0,0; 1,0] <sup>1-</sup> 5,7,8
10 - <i>R. amurensis</i> искусственный пруд Канский р-н	1,0 [0,0; 2,0] <sup>3-6,8,9</sup>	4,5 [4,0; 5,0] 1-9	3,0 [2,0; 4,0] 2-4,7,8	1,0 [1,0; 2,0] <sup>2,3,5,9</sup>	0,0 [0,0; 0,0] <sup>1,3</sup> 5,9
11 - <i>R. amurensis</i> оз. Кунгул Иланский р-н	0,0 [0,0; 1,0] 1,2,5-8,10	2,0 [1,0; 2,0] 1-7,9,10	4,0 [3,0; 4,0] 1-3,5,6,8-10	3,0 [2,0; 4,0] <sup>1-7,10</sup>	1,0 [1,0; 2,0] <sup>1-</sup> 10

Примечание: значимость различий по сравнению с показателями особей биотопов 1 - 10 (критерий Ньюмана-Кейлса,  $p < 0,05$ ).

С помощью цифровой микроскопии проведено изучение белкового фонда нейронов: количественная оценка содержания и концентрации общих водонерастворимых белков в нейронных популяциях коры мозжечка земноводных различных биотопов Красноярского края. Результаты

исследования различных типов нейронов коры мозжечка амфибий выявили наличие существенных различий показателей содержания белковых веществ в нейронных популяциях коры мозжечка в пределах отдельно взятых видов амфибий при сравнении различных биотопов (таблица 39, 40, 41).

В различных клеточных популяциях коры мозжечка, у представителей амфибий изучаемых биотопов концентрация белков в цитоплазме и ядре нейронов существенно варьирует. Для нейронов молекулярного слоя значения Сц ЗН во всех биотопах варьируют от 0,5 до 0,6 и превышают значения Ся. У амфибий биотопов 2 – 4, 7 – 10 Сц > Ся в 1,7 раза, что отражает оптимальное функционирование нейронов, с преобладанием процессов синтеза белка над их использованием (таблица 39).

Таблица 39 – Состояние фонда общих водонерастворимых белков в нейронных популяциях молекулярного слоя коры мозжечка

№ и название биотопа	Сц	Ся	рЯЦК	Мц	Мя	фЯЦК
	Ме [25%; 75%], пкг/мкм <sup>2</sup>					
1 - <i>B. bufo</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	0,6 [0,5; 0,6]	0,4 [0,3; 0,5]	0,7 [0,6; 0,8]	2,1 [1,7; 2,7]	1,5 [1,1; 1,9]	0,7 [0,5; 0,8]
2 - <i>B. bufo</i> пойма р. Канзыба Курагинский р-н	0,5 [0,4; 0,6] <sup>1</sup>	0,3 [0,1; 0,3] <sup>1</sup>	0,5 [0,3; 0,6] <sup>1</sup>	2,5 [2,0; 2,9] <sup>1</sup>	1,2 [0,7; 1,8] <sup>1</sup>	0,5 [0,3; 0,7] <sup>1</sup>
3 - <i>R. arvalis</i> р. Березовка, Березовский р-н	0,5 [0,5; 0,5] <sup>1</sup>	0,3 [0,2; 0,3] <sup>1</sup>	0,5 [0,5; 0,6] <sup>1</sup>	1,7 [1,5; 2,1] <sup>1,2</sup>	1,3 [1,1; 1,6] <sup>1</sup>	0,7 [0,6; 0,9] <sup>2</sup>
4 - <i>R. arvalis</i> искусственный пруд Канский р-н	0,5 [0,4; 0,5] <sup>1</sup>	0,3 [0,2; 0,4] <sup>1-3</sup>	0,7 [0,5; 0,8] <sup>2, 3</sup>	1,6 [1,3; 1,8] <sup>1-3</sup>	1,2 [0,9; 1,5] <sup>1</sup>	0,8 [0,5; 1,0] <sup>1-3</sup>
5 - <i>R. arvalis</i> пруд Татанщик Абанский р-н	0,6 [0,5; 0,6] <sup>2-4</sup>	0,4 [0,3; 0,4] <sup>2-4</sup>	0,7 [0,7; 0,8] <sup>2, 3</sup>	2,3 [2,1; 2,7] <sup>1,3,4</sup>	2,0 [1,6; 2,5] <sup>1-4</sup>	0,8 [0,7; 1,0] <sup>1-3</sup>
6 - <i>R. arvalis</i> пруд Егоровка Абанский р-н	0,6 [0,5; 0,6] <sup>2-4</sup>	0,5 [0,4; 0,5] <sup>1-5</sup>	0,8 [0,7; 0,9] <sup>1-5</sup>	2,6 [2,3; 2,9] <sup>1,3-5</sup>	2,1 [1,7; 2,5] <sup>1-4</sup>	0,8 [0,7; 1,0] <sup>1-3</sup>
7 - <i>R. arvalis</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	0,5 [0,5; 0,5] <sup>1,5,6</sup>	0,3 [0,3; 0,4] <sup>1-5</sup>	0,7 [0,6; 0,8] <sup>2,3,5,6</sup>	1,8 [1,6; 2,1] <sup>1-6</sup>	1,5 [1,0; 2,0] <sup>2-6</sup>	0,9 [0,6; 1,1] <sup>1-6</sup>
8 - <i>R. ridibunda</i> пруд п. Шарыпово	0,5 [0,5; 0,6] <sup>1-7</sup>	0,3 [0,2; 0,4] <sup>1-3,5-7</sup>	0,5 [0,4; 0,7] <sup>1,2,4-7</sup>	2,5 [2,0; 2,8] <sup>1,3-7</sup>	1,5 [1,1; 2,0] <sup>2-6</sup>	0,6 [0,5; 0,8] <sup>1-7</sup>
9 - <i>R. ridibunda</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	0,5 [0,4; 0,5] <sup>1,3,5-8</sup>	0,3 [0,2; 0,3] <sup>1-7</sup>	0,6 [0,5; 0,7] <sup>1-8</sup>	3,1 [2,8; 3,6] <sup>1-8</sup>	1,8 [1,3; 2,5] <sup>1-8</sup>	0,6 [0,4; 0,7] <sup>1-7</sup>
10 - <i>R. amurensis</i> искусственный пруд Канский р-н	0,5 [0,5; 0,6] <sup>1-7,9</sup>	0,3 [0,2; 0,4] <sup>1-3,5-7, 9</sup>	0,6 [0,5; 0,7] <sup>1-6,8</sup>	2,5 [2,1; 3,0] <sup>1,3-7,9</sup>	1,6 [1,2; 2,2] <sup>1-9</sup>	0,7 [0,5; 0,9] <sup>2,4-9</sup>
11 - <i>R. amurensis</i> оз. Кунгул Иланский р-н	0,5 [0,4; 0,6] <sup>1,5,6,8-10</sup>	0,4 [0,3; 0,4] <sup>1-10</sup>	0,8 [0,6; 0,8] <sup>2,3,5-10</sup>	2,5 [2,1; 3,0] <sup>1,3-7,9</sup>	2,0 [1,6; 2,8] <sup>1-4,6-10</sup>	0,8 [0,7; 1,0] <sup>1-3,7-10</sup>

Примечание: Мя – содержание общих водонерастворимых белков в ядре; Мц – содержание белков в цитоплазме; фЯЦК – функциональный ЯЦК (Мя/Мц); Ся – концентрация белков в ядре; Сц – концентрация белков в цитоплазме; рЯЦК – регуляторный ЯЦК (Ся/Сц); значимость различий по сравнению с показателями особей биотопов 1 - 10 (критерий Ньюмана-Кейлса,  $p < 0,05$ ).

У представителей других видов земноводных показатель Сц ниже,  $S_c > S_y$  в 1,5 раза (биотопы 1, 5), 1,3 и 1,2 раза (биотопы 11 и 6 соответственно), что указывает на повышенную активность нейронов при сниженной реализации их белкового фонда. Значения рЯЦК (Ся/Сц) у особей всех изученных биотопов варьируют в пределах: 0,5 (биотопы 2, 3, 8) – 0,8 (биотопы 6, 11). Такое значение показателей обусловлено преобладанием Сц над Ся карохромных ЗН и свидетельствует об оптимизации интенсивности биосинтеза белков в ядрах клеток и пластического обмена в нейронах молекулярного слоя.

У всех амфибий изучаемых биотопов показатели белкового фонда Мц ЗН выше, чем Мя, что обеспечивает нормализацию метаболических процессов в оптимальные сроки, в ответ на воздействия среды. Наибольшее значение показателя Мц имеется у *B. bufo* (биотоп 2 с низким уровнем загрязнения)  $M_c > M_y$  в 2,1 раза, у особей *P. ridibundus* (биотопы 8, 9 с повышенным уровнем загрязнения) выше в 1,7 раза и отражает интенсивный синтез структурных и метаболических белков шероховатой эндоплазматической сетью в цитоплазме и аксоне нервных клеток. Высокие значения фЯЦК (от 0,5 до 0,9) у всех изученных видов связаны с весомым превышением содержания белков в цитоплазме нейронов по сравнению с содержанием белков в ядре (таблица 39).

В эфферентных КП слоя грушевидных нейронов амфибий выявлено преобладание концентрации и содержания белков в цитоплазме над аналогичными показателями в ядрах нейронов. В цитоплазме КП Сц превышает Ся от 1,2 раза у *B. Bufo* биотоп 1 и *R. arvalis* биотоп 6, до 1,7 раза у *B. Bufo* биотоп 2, *R. arvalis* биотоп 3 и *P. ridibundus* биотоп 9 (таблица 40).

У амфибий изученных биотопов в цитоплазме и ядрах КП выявлена умеренная концентрация белков при высоких значениях их содержания и крупных размерах нейронов, что характеризует высокую функциональную нагрузку и связано с активным транспортом белков из цитоплазмы в аксон клеток.

Таблица 40 – Состояние фонда общих водонерастворимых белков в нейронных популяциях слоя грушевидных нейронов коры мозжечка

№ и название биотопа	Сц	Ся	рЯЦК	Мц	Мя	фЯЦК
	Ме [25%; 75%], пкг/мкм <sup>2</sup>					
1 - <i>B. bufo</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	0,6 [0,6; 0,6]	0,5 [0,4; 0,5]	0,8 [0,7; 0,9]	9,5 [8,4; 10,4]	4,8 [3,6; 6,4]	0,5 [0,4; 0,7]
2 - <i>B. bufo</i> пойма р. Канзыба Курагинский р-н	0,5 [0,5; 0,5] <sup>1</sup>	0,3 [0,3; 0,4] <sup>1</sup>	0,7 [0,6; 0,8] <sup>1</sup>	6,9 [6,2; 8,8] <sup>1</sup>	4,9 [3,5; 5,8]	0,7 [0,4; 0,9] <sup>1</sup>
3 - <i>R. arvalis</i> р. Березовка, Березовский р-н	0,5 [0,5; 0,6] <sup>1</sup>	0,3 [0,2; 0,4] <sup>1</sup>	0,6 [0,5; 0,7] <sup>1,2</sup>	7,9 [6,1; 11,5] <sup>1,2</sup>	3,1 [2,4; 4,5] <sup>1,2</sup>	0,4 [0,3; 0,6] <sup>1,2</sup>
4 - <i>R. arvalis</i> искусственный пруд Канский р-н	0,6 [0,5; 0,6] <sup>2,3</sup>	0,4 [0,3; 0,4] <sup>1-3</sup>	0,6 [0,5; 0,7] <sup>1,2</sup>	8,2 [6,5; 11,1] <sup>1,2</sup>	2,8 [2,1; 3,4] <sup>1-3</sup>	0,3 [0,2; 0,5] <sup>1-3</sup>
5 - <i>R. arvalis</i> пруд Татанщик Абанский р-н	0,6 [0,5; 0,6] <sup>2,3</sup>	0,4 [0,4; 0,5] <sup>1-4</sup>	0,7 [0,7; 0,8] <sup>1,3,4</sup>	8,9 [6,8; 10,9] <sup>1,2</sup>	6,5 [4,2; 7,9] <sup>1-4</sup>	0,7 [0,4; 1,1] <sup>1,3,4</sup>
6 - <i>R. arvalis</i> пруд Егоровка Абанский р-н	0,6 [0,5; 0,6] <sup>2,3</sup>	0,5 [0,4; 0,6] <sup>2-5</sup>	0,9 [0,8; 1,0] <sup>1-5</sup>	9,8 [7,4; 11,7] <sup>2-5</sup>	3,8 [2,8; 5,4] <sup>1,2,4,5</sup>	0,4 [0,3; 0,6] <sup>1,2,4,5</sup>
7 - <i>R. arvalis</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	0,6 [0,5; 0,6] <sup>2,3</sup>	0,5 [0,4; 0,5] <sup>2-5</sup>	0,8 [0,7; 0,9] <sup>2-6</sup>	8,5 [6,7; 12,8] <sup>1,2,6</sup>	3,8 [2,8; 5,4] <sup>1,2,4,5</sup>	0,4 [0,2; 0,5] <sup>1,2,4,5</sup>
8 - <i>R. ridibunda</i> пруд п. Шарыпово	0,5 [0,5; 0,6] <sup>1,4-7</sup>	0,4 [0,3; 0,5] <sup>1-3,5-7</sup>	0,7 [0,7; 0,8] <sup>1,3,4,6,7</sup>	8,3 [7,2; 10,3] <sup>1,2,6</sup>	6,2 [5,1; 7,6] <sup>1-4,6,7</sup>	0,7 [0,5; 0,9] <sup>1,3,4,6,7</sup>
9 - <i>R. ridibunda</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	0,5 [0,4; 0,5] <sup>1,4-8</sup>	0,3 [0,3; 0,4] <sup>1,4-8</sup>	0,6 [0,6; 0,7] <sup>1,2,5-8</sup>	11,6 [9,6; 13,3] <sup>1-8</sup>	5,4 [4,0; 6,9] <sup>1-8</sup>	0,5 [0,4; 0,6] <sup>2-8</sup>
10 - <i>R. amurensis</i> искусственный пруд Канский р-н	0,6 [0,5; 0,6] <sup>1-3,8,9</sup>	0,4 [0,3; 0,5] <sup>1-3,5-7,9</sup>	0,8 [0,7; 0,8] <sup>2-6,8,9</sup>	7,4 [6,0; 8,9] <sup>1,4-9</sup>	3,1 [2,2; 4,5] <sup>1,2,4,5,8,9</sup>	0,4 [0,3; 0,6] <sup>1,2,4,5,7-9</sup>
11 - <i>R. amurensis</i> оз. Кунгул Иланский р-н	0,5 [0,5; 0,6] <sup>1,2,4-7,9,10</sup>	0,4 [0,3; 0,4] <sup>1-3,5-7,9,10</sup>	0,7 [0,6; 0,7] <sup>1,3-10</sup>	8,5 [6,9; 9,5] <sup>1,2,6,9,10</sup>	5,3 [4,2; 6,4] <sup>3-8,10</sup>	0,6 [0,5; 0,8] <sup>1-10</sup>

Примечание: Мя – содержание общих водонерастворимых белков в ядре; Мц – содержание белков в цитоплазме; фЯЦК – функциональный ЯЦК (Мя/Мц); Ся – концентрация белков в ядре; Сц – концентрация белков в цитоплазме; рЯЦК – регуляторный ЯЦК (Ся/Сц); значимость различий по сравнению с показателями особей биотопов 1 - 10 (критерий Ньюмана-Кейлса,  $p < 0,05$ ).

Значения рЯЦК КП варьировали в диапазоне от 0,6 до 0,9.

Минимальные значения показателя принадлежат *R. arvalis* из биотопов (3, 4) с высоким и повышенным уровнем загрязнения и *P. ridibundus* (биотоп 9), что характеризует активный синтез и использование клетками белков. Максимальное значение рЯЦК принадлежит *R. arvalis* (биотоп 6 с низким уровнем загрязнения) и отражает повышенное содержание белков в ядрах нейронов и превалирование процесса накопления белков при сниженной их реализации (таблица 40).

Содержание белков в цитоплазме КП превышает содержание продуктов ассимиляции в ядрах карихромных клеток в диапазоне от 1,4 раза (*R. arvalis* биотоп 5 с низким уровнем загрязнения), до 2,9 раза (*R. arvalis* биотоп 4 с высоким уровнем загрязнения), что выявляет морфоцитохимическую специфику и свидетельствует о значительной биосинтетической активности нейронов и интенсивном потреблении клетками белкового резерва. В КП фЯЦК (Мя/МЦ) отражает преобладание концентрации белков в ядрах нейронов амфибий биотопов 2 (*B. bufo*), 5 (*R. arvalis*) и 8 (*P. ridibundus*) и свидетельствует об изменении интенсивности синтетических процессов, структурных изменениях биосинтетического и энергетического аппарата клетки в сторону накопления биосинтетических продуктов без их активного потребления (таблица 40).

Усредненные варианты данных выявлены по переменным содержания и концентрации белков в компонентах ЗК зернистого слоя коры мозжечка амфибий. У земноводных изученных видов при небольших размерах ЗК зернистого слоя концентрация белков средняя при их достаточно высоком содержании, что отражает повышение активности клеток при сниженной реализации белкового фонда. У *B. bufo* (биотоп 1) концентрация белков в ядре и цитоплазме низкая при среднем содержании белков в цитоплазме и низком – в ядре, что отражает высокую функциональную нагрузку ЗК у особей, испытывающих действие естественного отбора в биотопах с повышенным уровнем загрязнения (таблица 41).

В зернистом слое  $S_{ц} > S_{я}$  в 1,7 раза у особей всех биотопов, кроме 4 и 7.

В данном слое рЯЦК имеет диапазон значений от 0,5 (биотоп 2) до 0,8 (биотопы 7, 10), что обуславливает гетерогенность популяций в норме и отражает стабильное функционирование ЗК. У *R. arvalis* (биотопы 5, 7 с низким и повышенным уровнем загрязнения) ЗК имеют высокие показатели содержания Мя > Мц при средних значениях концентрации белков и размеров клеток, что отражает трансформационные перестройки молекул белка, либо пассивное накопление белков в нейронах. Содержание белка в цитоплазме ЗК остальных биотопов превышает содержание белка в ядрах нейронов (до 1,8 раза биотоп 2), обеспечивая их оптимальное функционирование (таблица 41).

Таблица 41 – Состояние фонда общих водонерастворимых белков в нейронных популяциях зернистого слоя коры мозжечка

№ и название биотопа	Сц	Ся	рЯЦК	Мц	Мя	фЯЦК
	Ме [25%; 75%], пкг/мкм <sup>2</sup>					
1 - <i>B. bufo</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	0,5 [0,5; 0,6]	0,3 [0,3; 0,4]	0,7 [0,6; 0,8]	1,7 [1,4; 2,1]	1,2 [0,9; 1,5]	0,7 [0,5; 1,0]
2 - <i>B. bufo</i> пойма р. Канзыба Курагинский р-н	0,5 [0,5; 0,5]	0,3 [0,2; 0,3] <sup>1</sup>	0,5 [0,4; 0,6] <sup>1</sup>	2,5 [2,2; 3,0] <sup>1</sup>	1,4 [1,0; 2,0] <sup>1</sup>	0,6 [0,5; 0,7] <sup>1</sup>
3 - <i>R. arvalis</i> р. Березовка, Березовский р-н	0,5 [0,4; 0,5] <sup>1</sup>	0,3 [0,3; 0,4] <sup>2</sup>	0,7 [0,7; 0,8] <sup>1,2</sup>	1,7 [1,5; 1,9] <sup>2</sup>	1,6 [1,4; 1,9] <sup>1,2</sup>	1,0 [0,8; 1,1] <sup>1,2</sup>
4 - <i>R. arvalis</i> искусственный пруд Канский р-н	0,5 [0,5; 0,5] <sup>3</sup>	0,4 [0,4; 0,5] <sup>1-3</sup>	0,7 [0,6; 0,8] <sup>2,3</sup>	1,7 [1,5; 2,0] <sup>2</sup>	1,6 [1,2; 2,2] <sup>1,2</sup>	0,9 [0,6; 1,3] <sup>1-3</sup>
5 - <i>R. arvalis</i> пруд Татанщик Абанский р-н	0,5 [0,5; 0,5] <sup>3</sup>	0,3 [0,2; 0,3] <sup>1,3,4</sup>	0,6 [0,5; 0,7] <sup>1-4</sup>	2,1 [1,7; 2,5] <sup>1-4</sup>	2,4 [2,0; 2,9] <sup>1-4</sup>	1,1 [0,9; 1,5] <sup>1-4</sup>
6 - <i>R. arvalis</i> пруд Егоровка Абанский р-н	0,5 [0,5; 0,6] <sup>3</sup>	0,3 [0,3; 0,4] <sup>2,4,5</sup>	0,7 [0,6; 0,9] <sup>2,5</sup>	3,1 [2,6; 3,7] <sup>1-5</sup>	2,6 [1,9; 3,3] <sup>1-4</sup>	0,8 [0,6; 1,0] <sup>1-5</sup>
7 - <i>R. arvalis</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	0,5 [0,4; 0,6] <sup>3</sup>	0,4 [0,3; 0,4] <sup>1-6</sup>	0,8 [0,7; 0,9] <sup>1-6</sup>	1,9 [1,6; 2,1] <sup>1-6</sup>	2,2 [1,7; 3,0] <sup>1-4,6</sup>	1,2 [1,0; 1,5] <sup>1-6</sup>
8 - <i>R. ridibunda</i> пруд п. Шарыпово	0,5 [0,5; 0,5] <sup>3</sup>	0,3 [0,3; 0,4] <sup>2-5,7</sup>	0,6 [0,6; 0,8] <sup>2-7</sup>	2,2 [1,9; 2,5] <sup>1-4,6,7</sup>	2,0 [1,6; 2,5] <sup>1-7</sup>	1,0 [0,7; 1,2] <sup>1,2,4-7</sup>
9 - <i>R. ridibunda</i> пойма р. Берешь Шарыповский р-н	0,5 [0,4; 0,5] <sup>1,2,4-8</sup>	0,3 [0,3; 0,3] <sup>2-4,6-8</sup>	0,7 [0,6; 0,7] <sup>2-7</sup>	3,5 [3,1; 4,0] <sup>1-8</sup>	2,5 [1,9; 3,2] <sup>1-4,6,8</sup>	0,7 [0,5; 0,9] <sup>2-8</sup>
10 - <i>R. amurensis</i> искусственный пруд Канский р-н	0,5 [0,4; 0,5] <sup>1,2,4,8</sup>	0,3 [0,3; 0,4] <sup>2-5,7</sup>	0,8 [0,6; 0,9] <sup>2,5,8,9</sup>	2,4 [2,0; 3,0] <sup>1,3-9</sup>	1,8 [1,3; 2,3] <sup>1,2,5-7,9</sup>	0,7 [0,5; 0,9] <sup>2-8</sup>
11 - <i>R. amurensis</i> оз. Кунгул Иланский р-н	0,5 [0,5; 0,5] <sup>3,6,7,9,10</sup>	0,3 [0,3; 0,4] <sup>2-5,7</sup>	0,7 [0,6; 0,8] <sup>2,3,5,7,8,10</sup>	2,3 [1,9; 2,6] <sup>2,5-7,9,10</sup>	1,9 [1,6; 2,5] <sup>1,2,5-7,9</sup>	0,9 [0,8; 1,0] <sup>1-3,5-10</sup>

Примечание: Мя – содержание общих водонерастворимых белков в ядре; Мц – содержание белков в цитоплазме; фЯЦК – функциональный ЯЦК (Мя/Мц); Ся – концентрация белков в ядре; Сц – концентрация белков в цитоплазме; рЯЦК – регуляторный ЯЦК (Ся/Сц); значимость различий по сравнению с показателями особей биотопов 1 – 10 (критерий Ньюмана-Кейлса,  $p < 0,05$ ).

В нервных клетках данного слоя фЯЦК имеет диапазон значений: от 0,6 (биотоп 2), до 1,0 (биотопы 3, 8) и до 1,2 (биотоп 7). Такой сдвиг показателя свидетельствует об изменении процессов жизнедеятельности и работы нейроцитов зернистого слоя, включении механизмов накопления белковых веществ в ЗК для сохранения оптимального баланса функционирования нейронов под действием факторов среды (таблица 41).

Максимальные значения содержания белковых веществ в цитоплазме нейронов молекулярного слоя, слоя грушевидных нейронов и зернистого слоя коры мозжечка выявлено у *P. ridibundus* (биотоп 9 с повышенным уровнем загрязнения). Минимальные значения Мц выявлены у *R. arvalis* (биотоп 4 с высоким уровнем загрязнения) в молекулярном слое, у *B. bufo* (биотоп 2 с низким уровнем загрязнения) в эфферентных нейронах слоя грушевидных нейронов и у *B. bufo* и *R. arvalis* биотопы 1, 3, 4 (с повышенным и высоким уровнем загрязнения) в зернистом слое. Максимальные значения содержания суммарных белков в ядрах ассоциативных нейронах (Мя) определены в ЗН *R. arvalis* из биотопов с низким уровнем загрязнения (в молекулярном и зернистом слоях – биотоп 6, в слое грушевидных нейронов – биотоп 5). Минимальные значения Мя характерны для амфибий биотопов 1, 2 и 4 в изученных слоях коры мозжечка (таблица 39, 40, 41).

Исследования клеточных популяций коры мозжечка амфибий выявили, что во всех изученных нейронных популяциях коры мозжечка содержание белков в цитоплазме клеток выше, чем в ядре. В эфферентных нейронах содержание белковых веществ в цитоплазме и ядре выше, чем во вставочных. Значения показателей содержания белков в цитоплазме и ядре снижаются в

ряду функционально различающихся нейронов: КП > ЗК > ЗН, по концентрации КП > ЗН > ЗК.

Сопоставление данных по слоям коры мозжечка земноводных выявило более высокий белковый фонд в цитоплазме и ядрах эфферентных КП слоя грушевидных нейронов во всех анализируемых биотопах амфибий, чем в ассоциативных ЗН и ЗК молекулярного и зернистого слоев (таблица 39, 40, 41). Количественные отличия в интенсивности метаболизма обусловлены восприимчивостью к воздействиям внешних факторов, адекватном ответном изменении в структурах биосинтетического и энергетического аппарата клетки для поддержания стабильности функционирования нейронных популяций. Они рассматриваются как компенсаторно-приспособительные перестройки в одноименных и функционально различных клеточных популяциях коры мозжечка земноводных.

Полученные данные о состоянии белкового фонда клеток слоев коры мозжечка бесхвостых земноводных дополняют проведенные исследования содержания белков в разных типах клеток мозга [Савоненко, 1994; Герштейн, 2000; Шпинькова, 2000]. Химическая гетерогенность, выявленная в нейронных популяциях коры мозжечка амфибий, обусловлена полиморфизмом показателей содержания общих водонерастворимых белков в нейронах. Она играет адаптивную роль на популяционно-клеточном уровне, позволяя животным приспособиться к жизнедеятельности в конкретных биотопах края.

Характерные видовые особенности проявляются на популяционно-клеточном уровне организации слоев коры мозжечка амфибий. *B. bufo* имеет высокую плотность мелких нейронов и умеренно-высокую плотность распределения глиоцитов, высокую и среднюю вариабельность показателей белкового фонда клеток. Нейрон-глиальные клеточные популяции *R. arvalis* характеризуются средними значениями показателей площади нервных клеток, средне-низкой плотностью нейронов и глии, высокой вариабельностью показателей содержания и концентрации общих

водонерастворимых белков. У *P. ridibundus* наблюдается значительная гетерогенность показателей площади клеток, умеренные значения плотности нервных и глиальных клеток, средне-высокие показатели содержания белков. *R. amurensis* отличаются высокими значениями показателей площади клеток, умеренно-высокой плотностью распределения нейронов и глиоцитов, средне-высокими значениями содержания белков в нервных клетках.

Вариабельность морфоцитохимических характеристик нейрон-глиальных популяций слоев коры мозжечка бесхвостых земноводных отражает микроэволюционные преобразования на популяционно-клеточном уровне, обеспечивающие приспособление амфибий к наземно-водной среде обитания на территории южной части Красноярского края.

Полученные морфоцитохимические характеристики нейрон-глиальных популяций слоев коры мозжечка амфибий представляют ориентировочное прогнозирование дальнейшего существования изученных видов амфибий на территории южной части Красноярского края. Так, рост в нейрональных популяциях числа клеток с увеличением площади тела и набухшим ядром, активных гипохромных нейронов, снижение плотности распределения нервных клеток и повышение пролиферативной активности глиоцитов указывает на наличие активных компенсаторно-приспособительных изменений для адаптации к обитанию *R. arvalis* и *P. ridibundus* в среде с воздействием тератогенных факторов. Включение компенсаторных механизмов, находящихся на границе нормы, но близких к деструктивным процессам, при дальнейшем нарастании воздействия антропогенного фактора прогнозируют истощение нервной системы и неблагоприятный исход для обитания земноводных в конкретном биотопе. У *P. ridibundus* полученные характеристики нервной системы, могут отражать процесс активного приспособления к распространению и обитанию в Шарыповском районе, как нового интродуктивного вида для данной территории.

В популяциях нейронов коры мозжечка у *B. bufo*, *R. arvalis* и *R. amurensis* наблюдается преобладание клеток с характерной организацией,

появление темных гиперхромных нейронов, накапливающих тигроид, высокая плотность распределения нервных клеток, умеренная пролиферативная активность глиоцитов. Данные нейроморфологические показатели являются пластичными переадаптациями. Они обеспечивают возможность амфибиям поддерживать оптимальную жизнеспособность в биотопах с незначительным воздействием антропогенного фактора.

Сопоставление морфоцитохимических параметров нейрон-глиальных популяций слоев коры мозжечка у разных видов амфибий выявляет морфоцитохимическую специфику, обусловленную обитанием в биотопах с разным уровнем антропогенного воздействия. В биотопах с повышенным и высоким уровнем загрязнения наблюдается увеличение параметров площади нервных клеток, увеличение плотности распределения нейронов и глиоцитов, повышение числа гипо- и гиперхромных клеток, снижение концентрации и содержания в цитоплазме и ядрах нейронов общих водонерастворимых белков. Выявленный полиморфизм морфоцитохимических характеристик нейронных популяций, изученных слоев мозга амфибий является результатом действия факторов отбора, закрепляющих адаптации к обитанию земноводных в биотопах Красноярского края с разной степенью антропогенной трансформации.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Первостепенными проблемами современности являются прогрессирующие темпы урбанизации, развитие промышленности, рост населения, расширение территорий населенных пунктов и их агломераций, что приводит к сокращению угодий, относительно нетронутых человеком, пагубно влияя на живую природу, как среду обитания, и снижая качество окружающей биоты. Потеря среды обитания земноводных приводит к изменению их ареала, уменьшению численности, возникновению морфологических аномалий и локальному вымиранию [García-Munoz, 2010; Machado, 2010; Burgmeier et al., 2011; Peltzer 2011; Henle, 2012; Mori, 2012].

Антропогенное загрязнение среды вызывает различные адаптивные реакции у животных, обитающих на трансформированных территориях [Вершинин, Неустроева, 2011; Зарипова, Файзулин, 2011; Мальцева, 2011; Вершинин, 2014; Denton, 2013; Vershinin и др., 2015]. Выявление механизмов устойчивости амфибий в биотопах с возрастающими темпами урбанизации представляет несомненный интерес, так как антропогенные загрязнители приводят к снижению численности особей, структурно-функциональным изменениям сообществ и экосистем в целом и могут быть важнейшими факторами отбора и микроэволюции земноводных в антропогенно-трансформированной среде [Файзулин, 2012; Фоминых, 2011; Лебединский, 2012; Вершинин, 2014; Touchon, Warkentin, 2010; Hopkins, 2012].

Земноводные являются индикаторами чистоты окружающей среды, позволяя оценить степень её антропогенной трансформации [Вершинин, 2011; Вершинин, 2014; Mester, 2013; Dubois, 2014б]. Поэтому исследование адапционных функциональных и физиологических перестроек организмов амфибий позволит получить сведения об устойчивости этих животных в условиях трансформированных территорий и перспективы жизнедеятельности в конкретных биотопах Красноярского края.

Красноярский край занимает огромную территорию площадью 2339,7

тыс. км. с разнообразными климатическими зонами, но является бедным в разнообразии батрахофауны. На территории края обитают всего 4 вида бесхвостых амфибий [Чупров, 2013], из них два вида занесены в Красную книгу [Дунаев, 2012; Красная книга Красноярского края, 2011; 2012]. Столь низкое видовое разнообразие герпетофауны связано с суровыми природно-климатическими условиями региона и историей его формирования [Преловский, 2013]. При этом Красноярский край – это стремительно развивающийся агропромышленный центр, с высоким уровнем влияния техногенных факторов на природную среду, включая все ее компоненты: вода, воздух, почва, растительный и животный мир.

Амфибии благодаря циклу развития со сменой среды обитания (водная – наземная), продолжительного онтогенеза (5 – 8 лет), привязанности к водным местам обитания и повышенной проницаемостью покровов подвергаются длительному и интенсивному воздействию негативных факторов окружающей среды. При антропогенном воздействии наблюдается изменение фенотипического состава и показателей физиологического состояния земноводных [Вершинин, 2014].

Изменение условий существования организмов приводит к адаптационным перестройкам за счет активного включения интегративных систем и механизмов тканевого, клеточного и субклеточного уровней, что необходимо для поддержания жизнедеятельности особей в трансформированной среде [Вершинин, 2011, 2014]. Нервная система очень чувствительна к изменению факторов среды. Нейрональные адаптационные перестройки обеспечивают стабильность белкового фонда клеток, накопление и перераспределение рибонуклеопротеидных комплексов, и поддержание внутриклеточных процессов регенерации.

Вопрос морфологии структур нервной системы и отдельных ее отделов при активации компенсаторно-приспособительных способностей организма под действием факторов внешней среды в настоящее время является актуальным для современной биологической науки, поскольку позволяет

понять диапазон компенсаторных возможностей организма и нервной системы в частности [Дробленков, Шабанов, 2011; Радионов и др., 2013].

Нервная система, осуществляя специфическую деятельность, имеет особый химический состав, характерный метаболизм, специфический пластический обмен, обеспечивающий непрерывную внутриклеточную регенерацию и значительную адаптационную способность в меняющихся условиях существования, сложившиеся в ходе её длительного эволюционного становления.

Нейронная организация среднего мозга и мозжечка амфибий аналогична организации позвоночных животных, но их клеточные элементы несовершенны. В перивентрикулярной зоне среднего мозга земноводных, относящейся к центральному серому веществу, расположен VI слой с кариохромными нейронами, являющийся эфферентным слоем. В молекулярном слое коры мозжечка выявлены некрупные звездчатые клетки, в слое грушевидных нейронов располагаются крупные клетки Пуркинье, а в зернистом слое зернистые клетки имеют высокую плотность распределения.

Бесхвостые земноводные, ведущие водно-наземный образ жизни, имеют специфические черты в организации мозжечка, обеспечивающие их передвижение на земле: при малых размерах мозжечка в нем хорошо выделено тело и менее выражены ушные дольки.

С помощью различных методов исследования: гистологических, морфометрических, гистохимических и статистических дана морфофункциональная характеристика видовым особенностям нервной системы амфибий, а именно оценка состояния нейронов VI слоя крыши среднего мозга и слоев коры мозжечка земноводных, обитающих на территории Красноярского края в биотопах с разным уровнем загрязнения.

Большое количество факторов свидетельствует о высокой структурной пластичности нервной системы и позволяет предполагать наличие функционально обусловленной перестройки нервных структур в обычных условиях жизнедеятельности организма животных, при изменении

функционального состояния нервной системы и развитии патологических процессов [Радионых и др., 2013].

Исследование приспособительных механизмов, обеспечивающих жизнедеятельность амфибий на территориях с различным уровнем антропогенного воздействия, представляется своевременным и необходимым для сохранения земноводных, как важного звена биоценозов.

Районы Красноярского края, в которых осуществлялась выборка земноводных, были подразделены на три группы в зависимости от степени загрязнения биотопа (на основании анализа Государственных докладов «О состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае» за 2008 – 2011 гг.) [Государственный доклад, 2009; 2010; 2011; 2012]: районы с низким уровнем загрязнения – Абанский, Курагинский; районы с повышенным уровнем загрязнения – Шарыповский, Иланский; районы с высоким уровнем загрязнения – Канский, Березовский.

Проведенные нейрогистологические исследования показали, что нейрон-глиальные популяции VI слоя крыши среднего мозга и слоев коры мозжечка земноводных имеют специфические морфофункциональные особенности (площадь тела нейронов, ядра и цитоплазмы клеток), связанные с видовой принадлежностью амфибий и уровнем антропогенного воздействия на биотопы Красноярского края.

Морфологические параметры нейронов VI слоя крыши среднего мозга исследуемой выборки земноводных характеризуются определенной видоспецифичностью. В популяции нейронов данного слоя *B. bufo*, *P. ridibundus* и *R. amurensis* наблюдаются крупные клетки с большой St. А в популяции нейронов *R. arvalis* показатели площади тела клеток находятся в диапазоне средних и низких значений. Выявлена аналогичная вариабельность у особей изученных видов относительно показателей Sц и Sя (таблица 10). Такие показатели свидетельствуют об особенностях адаптаций особей конкретного вида амфибий к специфическим условиям существования в биотопах с разным уровнем антропогенного воздействия.

В пределах исследуемой выборки амфибий морфологические параметры ЗН молекулярного слоя коры мозжечка у *P. ridibundus* (биотопы 8, 9) и *R. amurensis* (биотопы 10, 11) имели более крупные размеры, чем клетки *R. arvalis* (биотопы 3 - 7) и *B. bufo* (биотопы 1, 2), отражая различия на видовом уровне. Наличие мелкоклеточных нейронов в популяциях молекулярного слоя фонового вида *R. arvalis* на территории Красноярского края свидетельствует о значительных потенциальных возможностях для действия факторов отбора. Кариохромные ЗН характеризуются преобладанием  $S_{\alpha}$  над  $S_{\beta}$  во всех биотопах. В биотопах с повышенным уровнем загрязнения 1 (*B. bufo*) и 9 (*P. ridibundus*) показатели размеров ядра и цитоплазмы имеют близкие значения, что связано с повышением функциональной активности нейронов и изменением метаболических процессов в ЗН (таблица 31).

В популяциях КП слоя грушевидных нейронов коры мозжечка значения  $S_{\alpha}$  варьируют в диапазоне: от 21,6 до 41,3  $\mu\text{m}^2$ . Минимальные значения  $S_{\alpha}$  выявлены в биотопах с высоким уровнем загрязнения у *R. amurensis* (биотоп 10) и *R. arvalis* (биотоп 4), а максимальные значения у *P. ridibundus* (биотоп 9) с повышенным уровнем загрязнения. В цитохромных КП показатели  $S_{\beta}$  почти на 70% превышают значения  $S_{\alpha}$ , поэтому их  $S_{\alpha}/S_{\beta}$  имеет значения меньше единицы. У *P. ridibundus* размеры КП достоверно выше, чем у представителей других видов амфибий (таблица 32), демонстрируя отличия на межвидовом уровне.

У большинства изученных видов амфибий в популяциях зернистого слоя зернистые клетки имеют более крупные размеры, чем звездчатые клетки молекулярного слоя, но значительно меньшие, чем клетки Пуркинье слоя грушевидных нейронов мозжечка. В биотопе 1 с повышенным уровнем загрязнения ЗК у *B. bufo* мелкие и имеют минимальные значения  $S_{\alpha}$  и  $S_{\beta}$ . Практически идентичные минимальные показатели  $S_{\beta}$  выявлены в ЗК *R. arvalis* (биотоп 5 с низким уровнем загрязнения). Максимальные показатели  $S_{\alpha}$  и  $S_{\beta}$  в ЗК у *P. ridibundus* (биотоп 9 с повышенным уровнем загрязнения). Кариохромные ЗК имеют средние показатели размеров тел, цитоплазмы

клеток и крупные ядра. Значения сЯЦК близко к 1, реже больше 1 (у *R. arvalis* - биотопы 5, 6, 7 и *P. ridibundus* - биотоп 8), что указывает на адаптивные преобразования на уровне структурных компонентов нейронов (таблица 33).

Мелкоклеточные структуры, имеющиеся во всех изученных слоях мозга земноводных, представляют собой результат специализации на уровне нейронных популяций и обеспечивают осуществление координации движений и передвижение в наземно-водной среде обитания. Гетерогенность морфологических характеристик в нейронных популяциях мозга свидетельствует о значительных потенциальных возможностях на популяционно-клеточном уровне для влияния факторов отбора на жизнедеятельность амфибий, обитающих на территории Красноярского края.

Вещество Ниссля в нервных клетках благодаря значительной лабильности, выступает оптимальным индикатором оценки прижизненного функционального состояния нейронов. Популяции нейронов VI слоя крыши среднего мозга и слоя грушевидных нейронов коры мозжечка по оценке степени хроматофилии цитоплазмы характеризовались разнообразием: до 70% нейронов имели нормохромный характер расположения глыбок тигроида (в КП до 93%), 15% клеток имели темную цитоплазму с большим скоплением глыбок тигроида (в КП до 20%) и 25% - гипохромные нейроны (таблица 11, 34). В биотопах с повышенным и высоким уровнем загрязнения в изученных популяциях крыши среднего мозга и коры мозжечка выявлено снижение нормохромных нейронов и повышение соотношения «темных» и «светлых» нервных клеток, что обеспечивает оптимальные условия для поддержания стабильности метаболических процессов в специфической наземно-водной среде обитания.

Плотность распределения нейронов в популяциях VI слоя крыши среднего мозга и слоях коры мозжечка у всех изученных видов амфибий варьирует в однотипных популяциях в близких диапазонах: от сотен клеток в молекулярном слое, десятков клеток в слое грушевидных нейронов,

нескольких тысяч в VI слое крыши среднего мозга, до десятков тысяч клеток – в зернистом слое на единицу площади 1 мм<sup>2</sup> (таблица 12, 35, 36, 37).

У земноводных наземно-водной среды обитания в нейронных популяциях VI слоя крыши среднего мозга и молекулярном слое коры мозжечка наблюдается своеобразное перераспределение параметров плотности распределения нейронов с тенденцией к уплотнению крупноклеточных популяций (биотопы 1, 2, 3, 4, 10) (таблица 12, 35).

Наибольшие показатели плотности распределения свободных и сателлитных глиоцитов в VI слое среди исследуемых видов наблюдаются у *R. arvalis* (биотоп 3 с высоким уровнем загрязнения), в молекулярном слое и слое грушевидных нейронов у *B. bufo* (биотоп 1 с повышенным уровнем загрязнения). Минимальные значения плотности распределения свободных глиоцитов в VI слое характерны для *R. amurensis* (биотоп 11 с повышенным уровнем загрязнения), а сателлитных глиоцитов для *R. arvalis* (биотоп 5 с низким уровнем загрязнения) и *R. amurensis* (биотоп 11 с повышенным уровнем загрязнения), в молекулярном слое и слое грушевидных нейронов для *R. arvalis* в биотопах с низким уровнем загрязнения (биотопы 5 и 6), а сателлитных глиоцитов у *R. arvalis* (биотоп 6). В биотопах с повышенным и высоким уровнем загрязнения 1 (*B. bufo*), 4 (*R. arvalis*) и 10, 11 (*R. amurensis*) в молекулярном слое коры мозжечка наблюдается увеличение количества сателлитной глии, указывающее на интенсификацию пролиферации и миграции глиоцитов к нервным клеткам, что свидетельствует о включении компенсаторных механизмов (таблица 12, 35, 36).

В слое грушевидных нейронов коры мозжечка выявлена зависимость между St КП и их плотностью: чем крупнее размеры КП, тем меньше их плотность и, наоборот, в нейронных популяциях с мелкими КП, количество их увеличивается, что связано с оптимальным выполнением функций эфферентными КП слоя грушевидных нейронов (таблица 32, 36). В биотопах 1 – 4, 8 – 11 увеличивается число глиальных клеток, что указывает на

включение компенсаторных механизмов, направленных на стабилизацию функционирования КП (таблица 36).

Невысокая вариабельность в соотношениях между нервными клетками, свободными и сателлитными глиоцитами VI слоя крыши среднего мозга отражает поддержание относительно оптимальных взаимодействий между главными и вспомогательными компонентами нервной системы. Выявленная вариабельность направлена на стабилизацию, поддержание гомеостаза, восстановление функционирования нейронов интегративного отдела мозга и свидетельствует об оптимальном решении вопроса адаптации первичноназемных животных к специфическим условиям обитания при воздействии тератогенных факторов. У всех изученных видов амфибий прослеживается взаимосвязь между плотностью нервных клеток и плотностью распределения свободной и сателлитной глии: чем выше плотность нейронов, тем интенсивнее пролиферация и миграция глиоцитов.

В VI слое крыши среднего мозга у амфибий всех изученных биотопов наименьшие значения ГНИ своб. и ГНИ сат. у *B. bufo* (биотоп 2) и *R. amurensis* (биотоп 11), а наибольшие значения показателя принадлежат *R. arvalis* (биотоп 6). Резкого различия в численном соотношении между нейронами и прилежащими к ним сателлитными глиоцитами не выявлено (таблица 12). Показатели ГНИ своб. глиоциты в молекулярном слое варьировали в пределах от 0,4 (биотоп 7) до 1,3 (биотоп 8), а ГНИ сат. от 0,3 (биотопы 3, 6) до 0,7 (биотопы 1, 10). Максимальные значения данного показателя принадлежат *P. ridibundus* (биотопы 8 и 9), что отражает процесс стабилизации функционирования ЗН у особей осваивающих новые биотопы на территории Красноярского края (таблица 34). Показатели ГНИ своб. глиоциты в слое грушевидных нейронов находятся в диапазоне от 0,2 (биотоп 6) до 1,0 (биотопы 2, 8), а ГНИ сат. от 0,2 (биотопы 5, 6) до 0,6 (биотопы 8, 9). Показатели ГНИ своб. имеют идентичные показатели с ГНИ сат. в биотопах 6 и 7, что указывает на усиление трофики и компенсаторного воздействия глиоцитов (таблица 36).

Показатели плотности нейронов в зернистом слое коры мозжечка

отражают определенную видоспецифичность у особей изученных видов: наибольшие показатели плотности ЗК находятся у *B. bufo* (биотопы 1, 2) и у *R. amurensis* (биотопы 10, 11), у *R. arvalis* и *P. ridibundus* показатели плотности нейронов имеют наименьшие значения, у *R. arvalis* (биотоп 5) - промежуточные значения (таблица 37).

Интенсивность синтетических процессов и функциональной нагрузки в нервных клетках отражает степень конденсированности хроматина в ядре. В популяциях ЗК зернистого слоя коры мозжечка амфибий всех изученных биотопов полученный ряд значений по числу глыбок хроматина охватывает диапазон от низкого (2-3 крупных) до высокого (10 и более мелких) содержания глыбок гетерохроматина. Большинство ЗК имели ядра с умеренно-средним и средне-высоким количеством глыбок хроматина (от 4 до 7), обеспечивая оптимальные процессы транскрипции и трансляции в нейронах данного слоя. У *B. bufo* (биотоп 2, с низким уровнем загрязнения) популяция имела 20% высокоактивных ЗК с низким числом глыбок хроматина (2-3 глыбки). В биотопах с повышенным уровнем загрязнения у *P. ridibundus* (биотоп 9) и *R. amurensis* (биотоп 11) в популяции ЗК 30% клеток с высоким количеством в ядре мелких глыбок хроматина (8 – 9 глыбок), что свидетельствует о плотной упаковке ДНК клеток и пониженных функциональных возможностях ЗК (таблица 38).

Полученный массив данных дает возможность показать значение белков в жизнедеятельности земноводных с помощью количественной оценки водонерастворимых белков. С помощью цифровой микроскопии, проведено изучение белкового фонда нейронов: количественная оценка концентрации и содержания общих водонерастворимых белков в нейронных популяциях VI слоя крыши среднего мозга земноводных различных видов, обитающих в различных биотопах Красноярского края.

Проведенные исследования клеточных популяций коры мозжечка амфибий выявили определенные закономерности относительно содержания белков в структурных компонентах нейронов с учетом их функциональной

роли: во всех изученных нейронных популяциях коры мозжечка содержание белков в цитоплазме клеток выше, чем в ядре; в эфферентных нейронах содержание белковых веществ в цитоплазме и ядре выше, чем во вставочных; значения показателей содержания белков в цитоплазме и ядре снижаются в ряду функционально различающихся нейронов: КП > ЗК > ЗН, по концентрации КП > ЗН > ЗК; вариации значений по содержанию белков в ядрах ассоциативных и эфферентных нейронов изученных популяций коры мозжечка земноводных находятся в более узком диапазоне, чем по содержанию белков в цитоплазме; в биотопах с повышенным и высоким уровнем загрязнения наблюдается снижение концентрации и содержания в цитоплазме и ядрах нейронов общих водонерастворимых белков (таблица 39, 40, 41).

Анализируя и сопоставляя полученные данные по слоям коры мозжечка видно, что белковый фонд в цитоплазме и ядрах эфферентных КП слоя грушевидных нейронов во всех анализируемых биотопах позвоночных выше, чем в ассоциативных ЗН и ЗК молекулярного и зернистого слоев (таблица 39, 40, 41). Данные количественные различия в интенсивности метаболизма обусловлены высокой восприимчивостью к экзогенным воздействиям и проявляются в адекватном изменении интенсивности синтетических процессов, в структурных изменениях биосинтетического и энергетического аппарата клетки. Осуществление амфибиями локомоций в наземно-водной среде связано со значительными энергетическими затратами и мобильными пластическими перестройками на уровне клеточных популяций коры мозжечка, и накоплением резерва для восприятия, переработки и передачи информации, поступающей в мозжечок.

Полученные данные по морфометрическим характеристикам нейронных популяций VI слоя крыши среднего мозга и слоев коры мозжечка, рассмотренные в комплексе, дают ориентировочную информацию и достаточно адекватное прогнозирование существования изученных видов земноводных на данной территории. Наличие в нейрональных популяциях VI слоя среднего мозга и ЗН крыши мозжечка клеток с крупным набухшим

ядром, появление светлых – гипохромных КП, активно синтезирующих и выводящих из клеток РНП комплексы (вещество Ниссля), снижение плотности нейронов и повышение пролиферативной активности глиоцитов указывает на наличие в среде обитания амфибий неблагоприятных факторов. Они ведут к включению вариантов компенсации, находящихся на границе нормы, и позволяют прогнозировать неблагоприятный исход при нарастании в ЦНС деструктивных процессов.

Сохранение и поддержание в популяциях нейронов клеток с типичной организацией, соответствующей норме, появление темных - гиперхромных нейронов, накапливающих тигроид, высокие показатели плотности распределения клеток в изученных слоях, усиление пролиферативной активности в глиальном окружении, увеличение в зернистом слое ЗК со светлыми ядрами, можно расценивать как позитивные переадаптации, дающие возможность ихтиопсидному типу мозга переносить воздействия факторов среды и поддерживать жизнеспособность бесхвостых земноводных в биотопах с низким уровнем антропогенного воздействия.

На основе полученных морфоцитохимических данных можно сделать заключение, что на уровне нейронных популяций крыши среднего мозга и коры мозжечка амфибий, наряду с общими закономерностями морфоцитохимической организации интегративных структур, имеются особенности, проявляющиеся у представителей разных видов земноводных. Нейронным популяциям коры мозжечка и крыши среднего мозга у представителей разных видов амфибий в соответствии с морфофункциональными особенностями их клеточного состава свойственны определенные структурные характеристики клеточных компонентов, ядерно-цитоплазматические отношения, тинкториальная гетерогенность и уровень белкового фонда клеток. Так, у *R. arvalis*, *R. amurensis* и *P. ridibundus* – преобладают нейроны средних размеров с умеренной плотностью. У *R. amurensis* наблюдается среднее содержание белков в нервных клетках и умеренно-высокая плотность распределения глиоцитов. *R. arvalis* и *P.*

*ridibundus* имеют низкие и высокие показатели содержания белков и низко-средние показатели плотности глии. У *B. bufo* выявлена высокая плотность мелких нейронов с высоким и средним содержанием общих водонерастворимых белков и умеренно-высокая плотность глиоцитов.

Компенсаторно-приспособительные перестройки нервной системы позволили адаптироваться первично-наземным позвоночным животным в процессе эволюционного развития и помогают сохранять и поддерживать гомеостаз в пределах допустимой нормы на различных уровнях организации нервной ткани в условиях трансформированных ландшафтов [Петров, Быков, 1987; Вершинин, 2014].

Сопоставление морфоцитохимических параметров нейрон-глиальных популяций у земноводных разных видов позволило выявить морфоцитохимическую специфику, обусловленную обитанием в биотопах с разным уровнем воздействия антропогенного фактора. В биотопах с повышенным и высоким уровнем загрязнения (Березовский, Канский, Шарыповский) наблюдается уменьшение размерных параметров нервных клеток, увеличение плотности распределения нейронов и глиоцитов, увеличение числа гипо- и гиперхромных клеток, снижение концентрации и содержания в цитоплазме и ядрах нейронов общих водонерастворимых белков. Выявленный полиморфизм морфоцитохимических характеристик нейронных популяций изученных слоев мозга амфибий является результатом действия факторов отбора, закрепляющих адаптации к обитанию земноводных в биотопах Красноярского края с разной степенью антропогенного воздействия.

## ВЫВОДЫ

1. Выявлены видовые особенности морфологических параметров нейрон-глиальных клеточных популяций головного мозга (крыши среднего мозга и коры мозжечка) земноводных: представители вида *B. bufo* имеют средние значения площади тела клеток, высокие и средние значения плотности распределения нейронов и глиоцитов. *R. arvalis* характеризуется малыми размерами клеток, меньшей плотностью нейронов и глии. У *P. ridibundus* наибольшая площадь клеток и средняя плотность нейронов и глиоцитов. *R. amurensis* отличается средними значениями площади и плотности распределения нейронов, средней и высокой плотностью глиоцитов.

2. Выявлены видовые особенности цитохимических показателей нейронов VI слоя крыши среднего мозга и коры мозжечка амфибий: для *B. bufo* и *R. amurensis* характерно среднее; *R. arvalis* и *P. ridibundus* низкое и высокое содержание общих водонерастворимых белков в нервных клетках.

3. Морфоцитохимические характеристики нейронных популяций VI слоя крыши среднего мозга и слоев коры мозжечка амфибий по качественным и количественным параметрам наиболее полно характеризуют степень антропогенной трансформации биоценозов южной части Красноярского края, связаны с адаптацией к среде обитания и рассматриваются как варианты компенсаторно-приспособительных перестроек на популяционно-клеточном уровне.

4. Выявлен спектр морфоцитохимических изменений нейрон-глиальных популяций головного мозга амфибий при воздействии негативных факторов среды: увеличение плотности распределения нейронов и глиоцитов, увеличение площади нервных клеток, изменение числа гипо- и гиперхромных клеток, снижение концентрации и содержания в цитоплазме и ядрах нейронов общих водонерастворимых белков.

5. Нейрон-глиальные популяции VI слоя крыши среднего мозга и слоя грушевидных нейронов коры мозжечка у земноводных, обитающих в районах

с низким уровнем загрязнения (Абанский и Курагинский), имеют среднюю плотность распределения нейронов (5911,2 [5541,8; 6650,1]; 1108 [886,7; 1330,0]), свободных (2770,9 [2216,7; 3325,1]; 227,1 [184,7; 415,6]) и сателлитных (1939,6 [1662,5; 2216,7]; 221,7 [138,5; 369,5]) глиоцитов, средние значения площади нейронов (14,9 [12,9; 17,0] мкм<sup>2</sup>; 28,2 [23,1; 35,0] мкм<sup>2</sup>), количества нормо-, гипо- и гиперхромных нейронов, содержания и концентрации в нервных клетках общих водонерастворимых белков.

6. У амфибий из районов (Шарыповский, Иланский) с повышенным уровнем загрязнения в изучаемых отделах мозга наблюдаются морфоцитохимические перестройки нейрон-глиальных популяций: повышение плотности распределения нервных клеток и глиоцитов, увеличение площади нейронов, уменьшение количества нормо- и гипохромных клеток в VI слое, но увеличение их в слое грушевидных нейронов, увеличение числа гиперхромных клеток, уменьшение содержания и концентрации в нервных клетках общих водонерастворимых белков.

7. В районах с высоким (Канский и Березовский) уровнем загрязнения у амфибий наблюдается дальнейшее повышение плотности распределения нейронов и глиоцитов, в VI слое крыши среднего мозга увеличение площади нейронов, но уменьшение ее в слое грушевидных нейронов коры мозжечка, дальнейшее уменьшение числа нормохромных нервных клеток, уменьшение числа гипохромных клеток в VI слое, но увеличение их в слое грушевидных нейронов, дальнейшее увеличение числа гиперхромных клеток и снижение в нейронах белкового фонда.

## **Практические рекомендации**

1. Материалы диссертации могут использоваться в лекционно-практических курсах по биологии, зоологии, экологии и биогеографии для студентов биологических и медицинских специальностей вузов Красноярского края в рамках реализации национально-регионального компонента образовательных стандартов.

2. Включить в систему биомониторинга морфоцитохимические характеристики нейрон-глиальных популяций VI слоя крыши среднего мозга и слоев коры мозжечка бесхвостых земноводных и рекомендовать их природоохранным организациям (Роспотребнадзору, Ростехнадзору) для биодиагностики уровня антропогенной трансформации биотопов.

## Список сокращений:

НУЗ – низкий уровень загрязнения

ПУЗ – повышенный уровень загрязнения

ВУЗ – высокий уровень загрязнения

КП – клетки Пуркинье

ЗК – зернистые клетки

St – площадь профильного поля тела

Sя – площадь профильного поля ядра

Sц – площадь профильного поля цитоплазмы

сЯЦК – структурное ядерно-цитоплазматическое отношение как Sя/Sц

$\rho$  - плотность

$\rho$  глии своб. – свободная глия

$\rho$  глии сат. – сателлитная глия

ГНИ – глио-нейрональный индекс

Мя – содержание общих водонерастворимых белков в ядре

Мц – содержание общих водонерастворимых белков в цитоплазме

фЯЦК – функциональное ЯЦК, соотношение Мя/Мц

Ся – концентрация общих водонерастворимых белков в ядре

Сц – концентрация общих водонерастворимых белков в цитоплазме

рЯЦК – регуляторное ЯЦК, как отношение Ся/Сц

>- больше, < - меньше

n – количество животных в выборке

m – масса животных

пр. - пруд

### Список использованной литературы

1. Автандилов, Г. Г. Медицинская морфометрия. Руководство / Г. Г. Автандилов – М.: Медицина, 1990. – 384 с.
2. Актуальные проблемы изучения нейроглиальных взаимоотношений коры большого мозга человека в постишемическом периоде / А. В. Мыщик, С. С. Степанов, П. М. Ларионов [и др.] // Сиб. медицинский журн. – 2012. – № 6. – С. 48-51.
3. Акуленко, Н. М. Исследование печени земноводных и пресмыкающихся в целях определения степени антропогенного загрязнения биоценоза: возможности метода / Н. М. Акуленко, В. Я. Гассо, Е. Ю. Клименко // Вопросы герпетологии: материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – Минск, 2012. – С. 11-14.
4. Акуленко, Н. М. Патологические и компенсаторные изменения паренхимы печени зеленых лягушек (*Pelophylax kl. esculentus*), обитающих в агроценозе / Н. М. Акуленко, Е. И. Жалай // Вісник проблем біології і медицини. – 2011. – Вип. 2. – Т. 1. – С. 6-66.
5. Александрова, Ю. В. Радионуклиды в воде реки Енисей / Ю. В. Александрова, А. Я. Болсуновский // Радиоэкология XXI века: материалы Междунар. науч.- практ. конф. - Красноярск, 2012. – С. 190-194.
6. Альгологическая индикация генезиса органического вещества в водных экосистемах / Л. А. Щур, Н. А. Бондаренко, Н. М. Минеева [и др.] // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем: Сб. тезисов докладов II Междунар. конф. – СПб., 2011. – С. 201.
7. Андреева, Н. Г. Эволюционная морфология нервной системы позвоночных / Н. Г. Андреева, Д. К. Обухов. – 2-е изд., перераб. и доп. – СПб. : Лань, 1999. – 384 с.
8. Баев, В. Е. Общие вопросы адаптации организма / В. Е. Баев, С. С. Тютин // Медико-биологические и педагогические основы адаптации, спортивной деятельности и здорового образа жизни : сб. науч. статей II Всерос. заочной науч.-практ. конф. с междунар. участием. Т. 1. – Воронеж, 2013. – С. 3-7.

9. Байtimiрова, Е. А. Оценка оплодотворяющей способности сперматозоидов у озерной лягушки, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) в условиях антропогенно-измененных ландшафтов / Е. А. Байtimiрова // Современная герпетология: проблемы и пути их решения. Статьи по материалам докладов Первой междунар. молодежной конф. герпетологов России и сопредельных стран. – СПб., 2013. – С. 52-56.
10. Баранов, А. А. Земноводные лесостепи Средней Сибири / А. А. Баранов, С. Н. Городилова. – Красноярск: Краснояр. гос. пед. ун-т им. В. П. Астафьева, 2015. – 193 с.
11. Белоцерковский, В. П. Морфоэнзимологические аспекты влияния симпатической денервации сосудов головного мозга на церебральные структуры / В. П. Белоцерковский, Е. Н. Белоцерковская, Н. К. Каширина // Таврический медико-биологический вестник. – 2013. – №1, Ч.1. – С. 24 – 28.
12. Боголепов, Н. Н. Роль морфо-химической пластичности в генетико-функциональной организации головного мозга животных / Н. Н. Боголепов, Л. М. Герштейн, Р. М. Худоев // Вестн. Рос. АМН. – 2001. – Т.8. – С. 35 – 38.
13. Болсуновский, А. Я. Радиоэкологические исследования поймы реки Енисей в зоне влияния горно-химического комбината (г. Железногорск) / А. Я. Болсуновский // Радиоэкология XXI века: материалы Междунар. науч.-практ. конф. – Красноярск, 2012. – С. 209 – 212.
14. Бондарева, Л. Г. Третий в пресноводной экосистеме реки Енисей / Л. Г. Бондарева // Радиоэкология XXI века: материалы Междунар. науч.-практ. конф. - Красноярск, 2012. – С. 215 – 217.
15. Буракова, А. В. Экологический анализ гельминтофауны популяций остромордой лягушки (*Rana arvalis Nilsson*, 1842) в градиенте урбанизации : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Буракова Анна Владимировна. – Пермь, 2012. – 23 с.
16. Васильев, Ю. Г. Гомеостаз и пластичность мозга / Ю. Г. Васильев, Д. С. Берестов. – Ижевск: ФГБОУ ВПО Ижевская ГСХА, 2011. – 216 с.

17. Вершинин, В. Л. Влияние локальных изменений климата на земноводных как отражение глобальных процессов / В. Л. Вершинин, С. Д. Вершинина // Праці Українського герпетологічного товариства. Київ, 2013. – № 4. – С. 42 – 48.
18. Вершинин, В. Л. Основы методологии и методы исследования аномалий и патологий амфибий / В. Л. Вершинин – Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2015. – 80 с.
19. Вершинин, В. Л. Роль трематодной инвазии в специфике морфогенеза скелета бесхвостых амфибий на примере *Rana arvalis Nilsson*, 1842. / В. Л. Вершинин, Н. С. Неустроева // Доклады РАН. – 2011. – Т. 440, – №2. – С. 279 – 281.
20. Вершинин, В. Л. Сравнительный анализ содержания гемоглобина у четырех видов бесхвостых амфибий Уральской горной страны / В. Л. Вершинин, С. Д. Вершинина // Доклды РАН. – 2013. – Т. 450. – № 4. – С. 488 – 491.
21. Вершинин, В. Л. Урбанистический градиент и его многолетняя динамика как основа эффективного контроля состояния популяций амфибий / В. Л. Вершинин // Вопросы герпетологии. Материалы IV съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – СПб: Русская коллекция, 2011. – С. 56 – 65.
22. Вершинин, В. Л. Экология города : [учеб пособие] / В. Л. Вершинин. – 2-е изд., испр. и доп. – Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2014. – 88 с.
23. Вершинина, С. Д. Структура почвенной мезофауны в градиенте урбанизации / С. Д. Вершинина // Вестник удмурдского университета. – 2011. – Вып. 2. – С. 84 – 89.
24. Викторов, И. В. Окраска нервной ткани забуференным раствором кризилового фиолетового прочного / И. В. Викторов // Современные методы морфологических исследований мозга. – М.: изд. Ин-та мозга, 1969. – С. 5 – 7.
25. Влияние активированного протеина С на размера моделируемого ишемического очага и морфометрические показатели нейронов и нейроглии

- в его перифокальной зоне / Р. М. Худоев, И. Г. Савинкова, С. М. Струкова [и др.] // Бюл. эксперим. биологии и медицины. – 2014. – № 4. С. 534 – 538.
26. Влияние антикольвульсанта мета-хлор-бензгидрилмочевины (М-ХБГМ) на бензодиазепиновую рецепторную систему мозга крыс при экстремальном алкоголизме / Т.В. Шушпанова, А.В. Солонский, Т.П. Новожеева [и др.] // Бюл. эксперим. биологии и медицины. – 2013. – № 12. – С. 779-785.
27. Влияние двигательной активности на ультраструктуру нейронов мозжечка, неврологические нарушения и выживаемость крыс линии Крушинского-Молодкиной при развитии у них геморрагического инсульта / Н. В. Самосудова, В. П. Реутов, А. Л. Крушинский [и др.] // Бюл. эксперим. биологии и медицины. – 2012. – № 6. – С. 806 – 811.
28. Влияние длительного стресса на фосфорилирование гистона H3Ser10 в ядрах нейронов коры сенсомоторной зоны коры и ретикулярной формации среднего мозга линии крыс с различной возбудимостью нервной системы / М. Б. Павлова, Н. А. Дюжикова, Н. В. Ширяева [и др.] // Бюл. эксперим. биологии и медицины. – 2013. – № 3. – С. 352 – 354.
29. Воронков, Д. Н. Изменения нейроглиального взаимодействия в нигростриатных структурах мозга при моделировании дисфункции дофаминовой системы / Д. Н. Воронков, Р. М. Худоев, Е. Л. Доведова // Журн. неврологии и психиатрии им. С.С. Корсакова. Детская неврология и психиатрия. – 2013. – № 7. – С. 47 – 51.
30. Воронцова, З.А. Синтетические возможности секреторных нейронов гипоталамуса и щитовидной железы в условиях гипоксии / З.А. Воронцова, К.А. Смирнов // Журн. науч. статей здоровье и образование в XXI веке. – 2012. - №2. – С. 39-40.
31. Гассо, В. Я. Перекисне окиснення ліпідів у прудкої ящірки з екосистем різного ступеня антропогенної трансформації / В. Я. Гассо, О. Ю. Клименко // Вісник Дніпропетровського Університету. Біологія. Медицина. – 2011. – Т. 2, № 2. – С. 129 – 136.

32. Герштейн, Л. М. Морфохимическая характеристика мозга крыс, генетически предрасположенных (Август) и устойчивых (Вистар) к эмоциональному стрессу / Л. М. Герштейн, А. В. Сергутина, Р. М. Худоерков // *Нейрохимия*. – 2000. – Т. 17, № 2. – С. 135 – 139.
33. Герштейн, Л. М. Морфохимические перестройки в нейронах теменной коры в условиях гиперактивности дофаминергической системы / Л. М. Герштейн, В. И. Рахманова, И. М. Татаринцева // *Журнал неврологии и психиатрии им. С. С. Корсакова*. – 2010. – № 12. – С. 91 – 93.
34. Герштейн, Л. М. Морфохимические различия нейронов теменной коры, обусловленные ответной реакцией на гиперактивность дофаминергической системы / Л. М. Герштейн, И. М. Корнева // *Актуальные вопросы функциональной межполушарной асимметрии и нейропластичности: материалы Всерос. конф. с междунар. участием*. – М., 2008. – С. 567 – 570.
35. Гланц, С. Медико-биологическая статистика / С. Гланц, Пер. с англ. – М.: Практика, 1999. – 459 с.
36. Глиальные сателлиты как источник дополнительного энергоснабжения нейронов при повышении частоты импульсной активности / Н. В. Пашкова, Ю. С. Медникова, Д. Н. Воронков [и др.] // *Морфология*. – 2012. – № 1. – С. 33 – 38.
37. Городилова, С. Н. Эколого-фаунистический анализ земноводных (Amphibia) лесостепи средней Сибири : автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Городилова Светлана Николаевна. – Улан-Удэ, 2010. – 27 с.
38. Горячкина, О. В. Цитогенетические реакции хвойных растений в антропогенно нарушенных районах г. Красноярска и его окрестностей / О. В. Горячкина, О. А. Сизых // *Хвойные бореальной зоны*. – 2012. – № 1 – 2. – С. 46 – 51.
39. Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае за 2009 год». – Красноярск, 2010. – 237 с.
40. Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае за 2010 год». – Красноярск, 2011. – 280 с.

41. Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае за 2011 год». – Красноярск, 2012. – 320 с.
42. Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей среды Красноярского края в 2008 году». – Красноярск, 2009. – 226 с.
43. Григорьева, А. В. Исследование матричной активности хроматина в клетках Пуркинье и клетках-зернах коры мозжечка крыс в период постнатальной дифференцировки / А. В. Григорьева // Бюл. эксперим. биологии и медицины. – 1987. – Т. 103, № 169. – С. 358 – 361.
44. Григорьева, Е. Е. Проявление пластичности нейронов при их частичной деафферентации и дополнительных сенсорных нагрузках / Е. Е. Григорьева // Биология – наука XXI века: 15-я Междунар. Пущинская школа-конф. молодых ученых. Сб. тезисов. Пущино, 2011. – С. 157 – 158.
45. Гундарова, О. П. Кариометрическая оценка реакции нейронов мозжечка на ионизирующее излучение / О. П. Гундарова // VII Съезд по радиационным исследованиям (радиобиология, радиозэкология, радиационная безопасность) : тезисы докладов. – М. : РУДН, 2014. – С. 29.
46. Дементьев, Д. В. Радиозэкологические исследования лесных экосистем центральной части Красноярского края в зоне влияния предприятий ЯТЦ / Д. В. Дементьев // Радиозэкология XXI века: материалы Междунар. науч.- практ. конф. - Красноярск, 2012. – С. 258 – 260.
47. Динамика изменения глионейронального комплекса сетчатки при фотоповреждении с использованием методов математического моделирования / Е. Ю. Варакута, А. В. Потапов, А. А. Жданкина [и др.] // Бюл. сиб. медицины. – 2012. – № 3. – С. 22 – 25.
48. Долгосрочное влияние пренатального стресса на характеристики нейронов гиппокампа крыс, различающихся по возбудимости нервной системы / Н. А. Дюжикова, Н. В. Ширяева, М. Б. Павлова [и др.] // Бюл. эксперим. биологии и медицины. – 2011. – № 11. – С. 499 – 501.

49. Дробленков, А. В. Нейроглиальное взаимодействие в дофаминергических структурах мозга лиц, умерших от алкогольной интоксикации / А. В. Дробленков, П. Д. Шабанов // Наркология. – 2011. – № 3. – С. 43 – 50.
50. Дунаев Е. А. Земноводные и пресмыкающиеся России / Е. А. Дунаев, В. Ф. Орлова. – М. : Фитон+, 2012. – 320 с.
51. Желев, Ж. М. Биоиндикационная оценка состояния двух биотопов в южной Болгарии на основании флюктуирующей асимметрии и фенетического состава популяций озерной лягушки *Rana ridibunda* Pallas, 1771 (Anura, Amphibia, Ranidae) и краснобрюхой жерлянки *Bombina bombina* Linnaeus, 1761 (Amphibia, Anura, Discoglossidae) в условиях синтопического обитания / Ж. М. Желев // Перспективы науки. – 2011а. – №7 (22). – С. 7 – 18.
52. Желев, Ж. М. Исследование сезонной динамики проявлений цветового полиморфизма в популяциях зеленой жабы (*Bufo viridis Laurenti*, 1768) из чистых и антропогенно загрязненных биотопов в южной Болгарии. Третье сообщение / Ж. М. Желев // Естественные науки: актуальные вопросы и тенденции развития: материалы междунар. заочной науч.-практ. конф. – Новосибирск, 2011б. – С. 140 – 150.
53. Желев, Ж. М. Половая структура популяций зеленой жабы (*Bufo viridis Laurenti*, 1768) в биотопах различной степени антропогенного загрязнения в южной Болгарии / Ж. М. Желев // Естественные науки: актуальные вопросы и тенденции развития: материалы междунар. заочной науч.-практ. конф. – Новосибирск, 2011а. – С. 129 – 139.
54. Желев, Ж. М. Половой диморфизм по комплексу морфометрических признаков в популяциях краснобрюхой жерлянки *Bombina bombina* Linnaeus, 1761 (Amphibia, Anura, Diskoglossidae) из водоемов разной степени антропогенного загрязнения в Болгарии / Ж. М. Желев // Естественные науки: актуальные вопросы и тенденции развития: материалы междунар. заочной науч.-практ. конф. – Новосибирск, 2011б. – С. 151 – 162.
55. Желев, Ж. М. Сравнительное изучение цветового полиморфизма в популяции зеленой жабы (*Bufo viridis Laurenti* 1768) из чистых и

антропогенно загрязненных биотопов Болгарии. Второе сообщение / Ж. М. Желев // Современные зоологические исследования в России и сопредельных странах: материалы I междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 75-летию со дня рождения М. А. Козлова. – Чебоксарь, 2011в. – С. 87 – 92.

56. Желев, Ж. М. Характеристика состояния популяции зеленой жабы (*Bufo viridis Laurenti* 1768) изчистых и антропогенно загрязненных биотопах южной Болгарии по полиморфизму рисунка окраса спины. Первое сообщение / Ж. М. Желев // Современные зоологические исследования в России и сопредельных странах: материалы I междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 75-летию со дня рождения М. А. Козлова. – Чебоксарь, 2011г. – С. 83 – 87.

57. Жуков, Е. Л. Реакция внутренних органов кроликов на внутривенное введение наноалмазов / Е. Л. Жуков, Н. Н. Медведева // Современные проблемы науки и образования. – 2015. – № 6. – С. 63-71.

58. Жуков, Е. Л. Реакция внутренних органов кроликов на внутривенное введение наноалмазов / Е. Л. Жуков, Н. Н. Медведева // Современные проблемы науки и образования. – 2015. – №6. – С. 63-71.

59. Зарипова, Ф. Ф. Использование амфибий для анализа загрязнения малых рек Южного Урала тяжелыми металлами / Ф. Ф. Зарипова, А. И. Файзулин // Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем. Тезисы докладов Всероссийской конф. с международным участием. – Тольятти: Кассандра, 2011. – С. 61.

60. Зарипова, Ф. Ф. Структура паразитофауны и трофическая структура *Rana ridibunda* Pallas, 1771 в условиях урбоэкосистемы г. Салават Республики Башкортостан / Ф. Ф. Зарипова // Экологический сборник 3: труды молодых ученых Поволжья. – Тольятти: ИЭВБ РАН, «Кассандра». – 2011. – С. 72 – 76.

61. Зарипова, Ф. Ф. Характеристика морфофизиологических показателей популяций озерной лягушки *Rana ridibunda* (Anura, Amphibia) урбанизированных территорий Республики Башкортостан // Ф. Ф. Зарипова, А. И. Файзулин // Известия Самарского НЦ РАН. – 2012. – Т. 15, – № 5. – С. 145 – 149.

62. Зарипова, Ф. Ф. Эколого-фаунистическая характеристика земноводных урбанизированных территорий республики Башкортостан : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Зарипова Фаляя Фуатовна. – Тольятти, 2012. – 20 с.
63. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России / Б. Н. Ананьева, Л. Я. Боркин, И. С. Даревский [и др.]. – М. : ABF, 1998. – 576 с.
64. Змеева, Д. В. Репродуктивные показатели сибирского углозуба, *Salamandrella Keyserlingii* Dybowsky, 1870 (Amphibia, Hynobiidae) на урбанизированной территории / Д. В. Змеева // Современная герпетология: проблемы и пути их решения. Статьи по материалам докладов Первой междунар. молодежной конф. герпетологов России и сопредельных стран. – СПб., 2013. – С. 90 – 93.
65. Ибрагимова, Д. В. Морфологические особенности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) города Сургут / Д. В. Ибрагимова, В. П. Стариков // Вопросы герпетологии. Материалы IV съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – СПб: Русская коллекция, 2011. – С. 101 – 104.
66. Иванова, Н. Л. Демографические особенности популяций озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), интродуцированной в водоемы среднего урала / Н. Л. Иванова, О. А. Жигальский // Экология. – 2011. – № 5. – С. 361 – 368.
67. Иванова, Н. Л. Новый вид амфибий в водоемах среднего урала / Н. Л. Иванова, О. А. Жигальский // Успехи современного естествознания. – 2011. – №5. – С. 12 – 15.
68. Изучение цитогенетического гомеостаза в популяциях озерных лягушек (*Rana ridibunda*) для оценки экологической обстановки в Иле-балхашском бассейне / Г. М. Байгушикова, О. Г. Чередниченко, Т. Т. Авилкина [и др.] // Инновационное развитие и востребованность науки в современном Казахстане: Сб. статей Междунар. науч. конф. – Алматы, 2011. – С. 185 – 189.
69. Ильичева, В. Н. Морфофункциональное состояние различных отделов коры головного мозга при действии ионизирующего излучения в ранние и отдаленные сроки / В. Н. Ильичева // Астраханский медицинский журн. – 2013. – Т. 8, №1. – С. 105 – 106.

70. Калимулина, Л. Б. К вопросу о «темных» и «светлых» клетках / Л. Б. Калимулина // Морфология. – 2002. – Т. 122, №4. – С. 75 – 79.
71. Карамян, А. И. Функциональная эволюция мозга позвоночных / А. И. Карамян. Л.: Наука, 1970. – 304 с.
72. Карпов, А. Д. Содержание природных и техногенных радионуклидов в гидробионтах реки Енисей / А. Д. Карпов, А. Я. Болсуновский // Радиозэкология XXI века: материалы Междунар. науч.- практ. конф. – Красноярск, 2012. – С. 279 – 283.
73. Количественные нейрогистологические показатели в перифокальной зоне инфаркта прецентральной области коры большого мозга человека / Р. М. Худоев, Н. В. Михаенкова, Т. С. Гулевская [и др.] // Актуальные вопросы функциональной межполушарной асимметрии и нейропластичности: материалы Всерос. конф. с междунар. участием. – М., 2008. – С. 547 – 550.
74. Коржевский, Д. Э. Современные методы иммуноцитохимии – основа для изучения структурной организации глиоцитов и оценки глиальной реакции в органах нервной системы / Д. Э. Коржевский, Е. Г. Сухорукова, О. В. Кирик // Ретиноиды. Альманах Бабушкинские чтения в Орле. Материалы 8-й Всерос. науч. конф. – 2011. – Вып. 32. – С. 71 – 76.
75. Красная книга Красноярского края. Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Изд-е 3, перераб. и доп.; Красноярск : СФУ, 2012. – 205 с.
76. Красная книга Красноярского края. Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Изд-е 3, перераб. и доп.; Красноярск : СФУ, 2011. – 205 с.
77. Крупкин, П. И. Элементы агроландшафтов – основа адаптивных систем земледелия / П. И. Крупкин, Ю. Ф. Едигеичев // Сиб. вестн. сельскохозяйственной науки. – 2012. – № 1-2. – С. 14 – 23.
78. Крысова, Е. Ю. Морфоцитохимические особенности нейронных популяций медиодорсального ядра таламуса *Mus musculus* и *Mus musculus*,

V. alba / Е. Ю. Крысова, Т. М. Лютикова // Морфологические ведомости. – 2012. – № 1. – С. 78 – 81.

79. Кузовенко, А. Е. Трофические связи зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) урбанизированных территорий Самарской области / А. Е. Кузовенко, А. И. Файзулин // Вопросы герпетологии: материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. – Минск, 2012. – С. 130 – 134.

80. Кузьмин, С. Л. Земноводные бывшего СССР / С. Л. Кузьмин. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. – 370 с.

81. Лебединский, А. А. Многолетние тенденции популяционного адаптиогенеза амфибий на территории Нижнего Новгорода / А. А. Лебединский // Вопросы герпетологии: материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – Минск, 2012. – С. 150 – 154.

82. Левина, А. С. Влияние эмоционально-болевого стрессирования на морфологию пирамидных нейронов гиппокампа крыс двух линий / А. С. Левина // Биология – наука XXI века: 15-я Междунар. Пущинская школа-конф. молодых ученых. Сб. тезисов. Пущино, 2011. – С. 187.

83. Леонтьук, А. С. Проблемы количественной морфологии развивающегося организма / А. С. Леонтьук // Количественная морфология развивающегося организма: сб. науч. работ кафедры гистологии Минского медицинского института. – Минск, 1998. – С. 5 – 8.

84. Лютикова, Т. М. Морфометрические и цитохимические особенности мотонейронов медиальных ядер спинного мозга диких грызунов / Т. М. Лютикова, А. Д. Яценко // Материалы III межрегиональной заочной науч.-практ. конф. Фундаментальные науки – практика. – Ижевск. – 2011. – С. 44 – 47.

85. Максимов, С. В. Биоиндикация состояния сред обитания и использованием земноводных рода *Rana* в условиях южного нечерноземья России (на примере Брянской области) : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Максимов Сергей Вячеславович. – Брянск, 2010. – 23 с.

86. Малета, Ю. С. Непараметрические методы статистического анализа в биологии и медицине / Ю. С. Малета, В. В. Тарасов. – М.: МГУ, 1992. – 178 с.
87. Мальцева, Н. Л. Морфологические особенности мышечной ткани лягушки озерной (*Rana ridibunda* Pallas, 1771), обитающей в антропогенных условиях / Н. Л. Мальцева // Материалы XLVIII Междунар. науч. студенческой конф. «Студент и научно-технический прогресс»: Биология. – Новосибирск, 2011. – С. 49.
88. Маслов, Н. В. Морфологическая изменчивость нейронов теменной коры головного мозга крыс, при действии малых доз ионизирующего излучения / Н. В. Маслов // Вестник новых медицинских технологий. – 2011. Т. XVIII, № 2. – 260 – 261.
89. Маслов, Н. В. Структурно-функциональная характеристика нейронов средних слоев коры теменной доли головного мозга крыс при действии малых доз ионизирующего излучения : автореф. дис. канд. мед. наук : 03.03.04, 03.01.01 / Маслов Николай Владимирович. – Москва, 2012. – 22 с.
90. Мац, В. Н. Нейро-глиальные соотношения в неокортексе при обучении / В. Н. Мац. – М.: Наука, 1994. – 95 с.
91. Межпопуляционная изменчивость по размерам тела и эритроцитов у озерной лягушки, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) в Армении / М. В. Арзуманян, А. И. Варданян, И. Э. Степанян [и др.] // Современная герпетология: проблемы и пути их решения. Статьи по материалам докладов Первой междунар. молодежной конф. герпетологов России и сопредельных стран. – СПб., 2013. – С. 44 – 47.
92. Методологический подход к обработке нервной ткани позвоночных животных для морфологического анализа на уровне глио-нейрональных популяций: методические рекомендации для студентов, аспирантов, ординаторов, занимающихся научно-исследовательской работой / сост. Т. Я. Орлянская, Т. И. Устинова, С. В. Чижова. – Красноярск: тип. КрасГМУ, 2010. – 22 с.
93. Микитинец, Г. И. Морфологические аномалии у бесхвостых амфибий степной зоны Украины / Г. И. Микитинец // Вопросы герпетологии:

материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – Минск, 2012. – С. 197 – 202.

94. Миллер, И. Б. Некоторые вопросы биологии остромордой лягушки *Rana arvalis Nilson* в окрестностях г. Красноярск / И. Б. Миллер // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: материалы VII Междунар. науч. школы - конф. студентов и молодых ученых. – Абакан, 2003. – Т 1. – С. 200.

95. Митев, А. Р. Цезий-137 в пойменных почвах острова Татышев в г. Красноярске / А. Р. Митев, Р. А. Шарафутдинов, В. А. Чечеткин // Радиоэкология XXI века: материалы Междунар. науч.- практ. конф. - Красноярск, 2012. – С.315 – 320.

96. Мищенко, А. А. Кровососущие двукрылые, как переносчики арбовирусных и трансмиссивных заболеваний / А. А. Мищенко, С. Н. Татарина // Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики: материалы XI Междунар. науч.- практ. экологической конф. – Белгород, 2010. – 231 с.

97. Мищенко, В. А. Адаптивные возможности озерной лягушки, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), интродуцированных в верхне-тагильское водохранилище среднего урала / В. А. Мищенко // Современная герпетология: проблемы и пути их решения. Статьи по материалам докладов Первой междунар. молодежной конф. герпетологов России и сопредельных стран. – СПб., 2013. – С. 115 – 117.

98. Морфометрические исследования цитоархитектоники префронтальной коры мозга женщин / И. Н. Боголепова, Л. И. Малофеева, П. А. Агапов [и др.] // Фундаментальные исследования. – 2015. – № 2. – С. 5583 – 5587.

99. Морфофункциональное состояние нейроцитов головного мозга при повышенном радиационном фоне / В. П. Федоров, Р. В. Афанасьев, Н. В. Сгибнева [и др.] // Морфология. – 2010. – Т. 137, №4. – С. 200.

100. Морфофункциональные изменения нейронов спинномозговых узлов при ранах мягких тканей / С. Н. Семенов, А. А. Глухов, Н. Т. Алексеева [и др.]

др.] // Вестник экспериментальной и клинической хирургии. – 2011. – Т. IV, № 3. – С. 557 – 561.

101. Морфофункциональные соотношения при воздействии импульсных электромагнитных полей / З. А. Воронцова, И. Б. Ушаков, А. А. Хадарцев [и др.]; под ред. И. Б. Ушакова. – Тула: Белгородская областная тип., 2012. – 368 с.

102. Морфохимические особенности реакции нейронов гиппокампа на гипофункцию дофаминергической системы / Л. М. Герштейн, И. М. Татаринцева, А. В. Сергутина [и др.] // Журнал неврологии и психиатрии им. С. С. Корсакова. – 2012. – № 4. – С. 57 – 59.

103. Москвитина, Н. С. Нарушения эмбрионального развития позвоночных животных в условиях техногенного загрязнения среды / Н. С. Москвитина, В. Н. Куранова, С. В. Савельев // Сиб. экологический журн. – 2011. – №4. – С. 487 – 495.

104. Нарушение белкового синтеза – раннее проявление действия амилоида- $\beta$  в нейронах / Р. Я. Гордон, Е. Г. Макарова, И. Я. Подольский [и др.] // Нейрохимия. – 2012. – Т. 29. – № 2. – С. 139–149.

105. Нейроно-глиальные контакты, образующиеся в мозжечке при электрической стимуляции в присутствии NO-генерирующего соединения / Н. В. Самосудова, В. П. Реутов, Н. П. Ларионова [и др.] // Морфология. – 2007. – Т. 131, – №2. – С. 53 – 58.

106. Неустроева, Н. С. Морфологическая изменчивость скелета представителей рода *Rana* в условиях антропогенной дестабилизации среды : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Неустроева Надежда Сергеевна. – Казань, 2012 – 22 с.

107. Неустроева, Н. С. Особенности морфогенеза скелета бесхвостых амфибий в градиенте урбанизированной среды / Н. С. Неустроева // Вопросы герпетологии. Материалы IV съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. СПб: Русская коллекция. – 2011. – С. 191 - 196.

108. Неустроева, Н. С. Скелетные отклонения сеголеток бесхвостых амфибий в условиях урбанизации / Н. С. Неустроева, В.Л. Вершинин // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2011. – №4. – С. 85 – 90.
109. Никитенко, М. Ф. Эволюция и мозг / М. Ф. Никитенко. - Минск : Наука и техника, 1969. - 344 с.
110. Ноздрачев, А. Д. Анатомия лягушки: практ. пособие для биол., медиц. и с.-х. спец. вузов / А. Д. Ноздрачев, Е. Л. Поляков. – М.: Высшая школа, 1994. – 320 с.
111. О роли астроглии в головном мозге в норме и патологии / С. А. Горяйнов, С. В. Процкий, В. Е. Охотин [и др.] // Анналы клинической и экспериментальной неврологии, 2013. – Т. 7. – № 1. – С. 45 – 51.
112. Обухов, Д. К. Радиальная глия – как источник новых нейронов в постнатальном развитии ЦНС / Д. К. Обухов, Е. В. Пушина // Межд. журн. exper. obr. – 2011. – № 6. – С. 10–11.
113. Обухов, Д.К. Структура пролиферативных зон в ЦНС взрослых позвоночных животных / Д. К. Обухов, Е. В. Пушина, А. А Варакин // Вопросы морфологии XXI века. Вып. 4. Сб. науч. тр.: «Учение о тканях. Гистогенез и регенерация». СПб.: Изд-во ДЕАН, 2015. – С. 43-51.
114. Обухова, Д. К. Нейрогенез и пролиферативные зоны в цнс взрослых позвоночных животных / Д. К. Обухова, Е. В. Пушина // Успехи современного естествознания. – 2013. – №5. – С. 18 – 22.
115. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР / А. Г. Банников, И. С. Даревский, В. Г. Ищенко [и др.] – М. : Просвещение, 1977. – 415 с.
116. Организация экстремальной двигательной активности при дозированном облучении / П. В. Родичкин, В. Н. Голубев, Г. В. Бузник [и др.] // Вестник Российской военно-медицинской академии. – 2015. – Т. 2. – №50. – С. 157 – 162.
117. Орлянская, Т. Я. Пластичность нейронных популяций коры и подкорковых образований мозжечка в филогенезе позвоночных животных

(морфо-цитохимическое исследование) : автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.25 / Орлянская Татьяна Яковлевна. – Томск, 2004. – 47 с.

118. Орлянская, Т. Я. Сравнительно-морфологический анализ нейронных популяций ганглиозного слоя мозжечка грызунов / Т. Я. Орлянская, Т. М. Лютикова // Морфология. – 2002. – Т 122. – №5. – С. 50 – 53.

119. Орлянская, Т. Я., Анализ нейронных популяций *tectum opticum* среднего мозга и мозжечка низших позвоночных / Т. Я. Орлянская, А. В. Самсонова // Морфология: VIII конгресс международной ассоциации морфологов, Орел. - 2006. - Т. - 129. - №4. - С. 96.

120. Орлянская, Т.Я. Сравнительная характеристика нейронных популяций мозжечка и *Tectum opticum* среднего мозга некоторых видов наземных амфибий / Т.Я. Орлянская, В. С. Крупкина // Морфология. Материалы Междунар. гистологической конф. – 2008. – Т. 133. – №3. – С. 60.

121. Отеллин, В. А. Нейроморфологические изменения в неокортексе в раннем онтогенезе после воздействия острой пренатальной гипоксии у крыс / В. А. Отеллин, Л. И Хожай // Современные проблемы нейробиологии. Материалы науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 70-летию Ярославской государственной медицинской академии. – Ярославль, 2014. – С. 36.

122. Оценка воздействия горно-химического производства на древесную растительность и млекопитающих / Д. Н. Орешков, А. С. Шишкин, Н. В. Орешкова [и др.] // Радиоэкология XXI века: материалы Междунар. науч.-практ. конф. - Красноярск, 2012. – С. 326 – 333.

123. Пескова, Т. Ю. Динамика количества лейкоцитов крови озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) после экспозиции в растворах различных ксенобиотиков / Т. Ю. Пескова, Т. И. Жукова // Вопросы герпетологии: материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – Минск, 2012. – С. 234 – 237.

124. Пескова, Т. Ю. Флуктуирующая асимметрия озерной лягушки и зеленой жабы / Т. Ю. Пескова, Т. И. Жукова, Т. С. Величко // Вопросы

герпетологии. Материалы IV съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – СПб: Русская коллекция, 2011. – С. 219 – 223.

125. Петров, А. В. Морфологические механизмы адапционных (компенсаторно-приспособительных) форм морфологической изменчивости нервно-тканевых элементов ЦНС при действии антропогенных факторов / А. В. Петров, В. П. Федоров, Н. А. Степанян // Журн. теоритической и практической медицины. – 2003. – Т. 1, №1. – С. 62 – 66.

126. Петров, А. В. Формы и механизмы процессов адаптации / А. В. Петров, Э. Г. Быков // Формы и механизмы процессов адаптации в норме и патологии: сб. научн. тр. под. ред. проф. Э. Г. Быкова. – Воронеж, 1987. – С. 5 – 29.

127. Преловский В. А. Охрана амфибий и рептилий в восточной сибире / В. А. Преловский // Современная герпетология: проблемы и пути их решения. Статьи по материалам докладов Первой междунар. молодежной конф. герпетологов России и сопредельных стран. – СПб., 2013. – С. 129 – 133.

128. Пучковский, С. В. Биология / С. В. Пучковский. – учеб. Пособие. 2-е изд., доп. – Ижевск.: Удмуртский государственный университет, 2011. – 297 с.

129. Пушина, Е. В. Нейрогенез у взрослых позвоночных животных: вопросы адаптации, эволюции и функциональной специализации / Е. В. Пушина, Е. И. Жарикова, А. А. Вараксин // Тихоокеанский медицинский журнал. – 2016. – № 2. – С. 55-61.

130. Радиационно-индуцированные и возрастные изменения нейронов мозжечка / В.П. Федоров, О.П. Гундарова, Н.В. Сгибнева [и др.] // Медицинская радиология и радиационная безопасность. – 2015. – № 4. – С. 12 - 18.

131. Радиоэкологические проблемы бассейна р. Енисей / В. П. Атурова, В. А. Домаренко, Л. П. Рихванов [и др.] // Радиоэкология XXI века: материалы Междунар. науч.- практ. конф. – Красноярск, 2012. – С. 194 – 200.

132. Реактивность перинейрональных астроцитов в префронтальной коре при шизофрении (ультраструктурно-морфометрическое исследование) / Н. А.

- Уранова, О. В. Вихрева, В. И. Рахманова [и др.] // Журнал неврологии и психиатрии им. С. С. Корсакова. – 2014. – № 12. – С. 65 – 72.
133. Реакция глиального окружения нейронов спинномозгового ганглия на глубокую рану кожи и стимуляцию её заживления тромбоцитарным концентратом / Н. Т. Алексеева, А. А. Глухов, С. Н. Семенов [и др.] // Междунар. журн. эксперим. образования. – 2012. – № 7. – С. 43 – 44.
134. Роль глиальных элементов в раннем ремоделировании сетчатки при стрептозотоциновом диабете / А. А. Жданкина, Е. Ю. Варакута, С. В. Логвинов [и др.] // Фундаментальные исследования. – 2013. – № 12. – С. 475 – 478.
135. Роль опиатных рецепторов в механизме нейромодулирующего влияния эндогенного антибиотика дефенсина в вестибулярном эпителии лягушки / И. В. Рыжова, Т. В. Тобиас, Ю. Н. Андрианов [и др.] // Медицинский академический журнал. – 2013. – Т. 13. – № 3. С. 97 – 105.
136. Русанов, В. А. Анализ радиоэкологической обстановки в пойме р. Енисей после остановки реактора АДЭ-2 / В. А. Русанов, А. Е. Шишлов, Д. Ю. Садырев // Радиоэкология XXI века: материалы Междунар. науч.- практ. конф. - Красноярск, 2012. – С. 346 – 352.
137. Савоненко, А. В. Экспериментальное изучение психического влечения к алкоголю у крыс линии Вистар и некоторые цитохимические корреляты этого состояния : дис. . канд. биол. наук : 03.00.13 / Савоненко Алена Валерьевна. – Москва, 1994. – 155 с.
138. Самосудова, Н. В. Слияние клеток-зерен мозжечка лягушки при токсическом воздействии глутамата и NO-генерирующего соединения / Н. В. Самосудова, В. П. Реутов, Н. П. Ларионова // Морфология. 2011. – № 4. – С. 13 – 17.
139. Сафонова, Г. Д. Влияние условий «веерного» способа удлинения конечности на морфофункциональное состояние первых чувствительных нейронов двигательного анализатора (экспериментально – морфологическое

исследование) / Г. Д. Сафонова, С. А. Ерофеев, М. А. Степанов // Бюл. ВСНЦ со РАМН. – 2012. – №1 (83). – С. 124 – 129.

140. Сафонова, Г. Д. Структурные изменения нейронов чувствительных узлов спинномозговых нервов при удлинении голени взрослых собак / Г. Д. Сафонова // Морфология. – 2011. – Т. 139, Вып. 3. – С. 35 – 40.

141. Северо-восточный Алтай: животный мир и среда (аннотированный атлас) / Отв. ред. Л. Г. Вартапетов. – Вып. 18. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. – С. 151.

142. Северцова, Е. А. Вариабельность морфогенеза личиночных стадий остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nills.) в условиях антропогенезного загрязнения окружающей среды / Е. А. Северцова // Вопросы герпетологии: материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – Минск, 2012. – С. 280 – 283.

143. Скрипник, Т. Г. Изменение количества глиоцитов краниального шейного, проксимального и дистального ганглиев собаки в постнатальном онтогенезе / Т. Г. Скрипник, С. Н. Хохлова, Н. Г. Симанова // Материалы Междунар. науч.-практ. конф. «Ветеринарная медицина XXI века: инновации, опыт, проблемы и пути их решения», посвящ. всемирному году ветеринарии в ознаменование 250-летия профессии ветеринарного врача. – Ульяновск, 2011. – Т. 2. – С. 38 – 41.

144. Содержание радиоактивных элементов в почвах Сибири / В. Д. Страховенко, И. Н. Маликова, Л. П. Рихванов [и др.] // Радиоэкология XXI века: материалы Междунар. науч.-практ. конф. - Красноярск, 2012. – С. 352 – 357.

145. Солонский, А.В. Закономерности эмбрионального развития коры большого мозга человека при экзогенных воздействиях / А.В. Солонский, А.В. Потапов, А.С. Кудренко // Актуальные вопросы психиатрии и наркологии. Сб. тезисов XVII науч. отчетной сессии НИИ психического здоровья (Томск, 6 октября 2015 г.) и II Российско-китайской науч.-практ. Конф. «Актуальные

вопросы биопсихосоциальной реабилитации пациентов с аффективными расстройствами» (Томск, 7 октября 2015 г.). – Томск, 2015. - 154-156.

146. Спирина, Е. В. Оценка стабильности развития в популяциях *Rana ridibunda* Pall. в Ульяновской области / Е. В. Спирина // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2011. - № 1 (29). – С. 199 – 201.

147. Сравнительное исследование изменений структуры нейрон-нейронного взаимодействия в молекулярном слое мозжечка лягушки *Rana temporaria* под влиянием L-глутамата и NO-генерирующего соединения / Н. П. Ларионова, Н. В. Самосудова, В. П. Реутов [и др.] // Докл. РАН. – 2001. – Т. 376. – №5. – С. 701 – 706.

148. Сравнительный анализ скорости роста прудовой лягушки в естественных и урбанизированных условиях среды обитания / Р. И. Замалетдинов, Е. И. Кузьмина, А. В. Павлов [и др.] // Вопросы герпетологии. Материалы IV съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – СПб: Русская коллекция, 2011. – С. 97 – 100.

149. Сурядная, Н. Н. Хромосомные абберации амфибий как оценочный индикатор стабильности развития / Н. Н. Сурядная // Вопросы герпетологии: материалы Пятого съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – Минск, 2012. – С. 305 – 308.

150. Схема территориального планирования Красноярского края. Т.1 Потенциал комплексного развития территории Ч.2. Материалы по обоснованию проекта. Обоснование вариантов решения задач территориального планирования / сост. В. А. Щитинский // СПб.: ФГУП РосНИПИ Урбанистики, 2008. – 149 с.

151. Терентьев, П. В. Лягушка / П. В. Терентьев . – М. : Сов. литература, 1950. – 345 с.

152. Техногенные радионуклеиды левобережья Енисея после впадения Ангары: связь с минеральным составом и условиями образования аллювиальных отложений / Ф. В. Сухоруков, М. С. Мельгунов, М. Ю.

- Кропачева, [и др.] // Радиоэкология XXI века: материалы Междунар. науч.-практ. конф. - Красноярск, 2012. – С. 363 – 374.
153. Толмашова, Л. С. Биология *Rana arvalis* Nilson и *B. Bufo* Line (*Amphibia: Ranidae, Bufonidae*) в прибрежных местообитаниях среднего течения р. Аскиз / Л. С. Толмашова // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: материалы XIII Междунар. науч. школы-конф. студентов и молодых ученых. – Вып. 13. – Абакан, 2009. – Т. 1. – С. 119.
154. Тропина, М. Г. Амфибии и рептилии антропогенных ландшафтов г. Иркутска и его ближайших окрестностей / М. Г. Тропина // Байкольский зоологический журн. – 2011. – № 2 (7). – С. 14 – 20.
155. Трофимов, А. Г. Репродуктивные особенности вида-вселенца – *Pelophylax ridibundus* в условиях южной тайги / А. Г. Трофимов // Современная герпетология: проблемы и пути их решения. Статьи по материалам докладов Первой междунар. молодежной конф. герпетологов России и сопредельных стран. – СПб., 2013.– С. 144 – 149.
156. Трофимова, Е. А. Оценка эффективности переноса техногенных радионуклидов в трофических сетях р. Енисей / Е. А. Трофимова, Т. А. Зотина, А. Я. Болсуновский // Радиоэкология XXI века: материалы Междунар. науч.-практ. конф. - Красноярск, 2012. – С. 374 – 378.
157. Файзулин, А. И. Анализ накопления тяжелых металлов амфибий в условиях критического и фонового загрязнений местообитаний / А. И. Файзулин, Ф.Ф. Зарипова // Экология и безопасность жизнедеятельности промышленно-транспортных комплексов: сборник трудов III Международного экологического конгресса (V Международной науч.-технической конф.), научный симпозиум «Биотические компоненты экосистем». – Тольятти: ТГУ, 2011 – Т.2. – С. 256 – 258.
158. Файзулин, А. И. Использование амфибий в мониторинге состояния окружающей среды в условиях Самарской области: фенетическая структура популяций / А. И Файзулин, А. Е. Кузовенко // Известия Самарского НЦ РАН. – 2012. – Т. 1 (3), №1. – С. 829 – 833.

159. Файзулин, А. И. Особенности полиморфизма по признаку *striata* в популяциях озерной лягушки *Rana ridibunda* Pallas, 1771 (Anura, Amphibia) республики Башкортостан / А. И. Файзулин, Ф. Ф. Зарипова, И. М. Хусаинова // Известия Самарского НЦ РАН. – 2013. – Т. 15, №3 (1). – С. 452 – 458.
160. Фанарджян, В. В. Мозжечок и организация поведения. Сравнительно-физиологический аспект / В. В. Фанарджян // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. – 2000. – Т. 36, №3. – С. 178 – 183.
161. Федоров В. П. Дифференциальная диагностика радиационно-индуцированных эффектов нервной системы от возрастных изменений / В. П. Федоров, О. П. Ундарова // Медико-биологические и педагогические основы адаптации, спортивной деятельности и здорового образа жизни : сб. науч. статей II Всерос. заочной науч.-практ. конф. с междунар. участием. Том 1. – Воронеж, 2013. – С. 117 – 123.
162. Федоров, В. П. Экологическая нейроморфология. Классификация типовых форм морфологической изменчивости ЦНС при действии антропогенных факторов / В. П. Федоров, А. В. Петров, Н. А. Степанян // Журн. теоретической и практической медицины. – 2003 – № 1. – С. 62 – 66.
163. Федотова, А. С. Модель миграции  $^{137}\text{CS}$  в аграрном ландшафте, расположенном в зоне наблюдения ГХК / А. С. Федотова // Радиоэкология XXI века: материалы Междунар. науч.- практ. конф. - Красноярск, 2012. – С. 378 – 385.
164. Федотова, О. В. Экологическое значение пойменных экосистем в пределах урбанизированных территорий / О. В. Федотова // Материалы XLVIII Междунар. науч. студенческой конф. «Студент и научно-технический прогресс»: Биология. – Новосибирск, 2011. – С. 138.
165. Фетисов, С. О. Морфометрические показатели нейронов спинно-мозговых узлов при различном течении ранений мягких тканей / С. О. Фетисов, С. Н. Семёнов, Д. Ю. Бугримов // Ретиноиды. Альманах Бабухинские чтения в Орле. Материалы 8-й Всерос. науч. конф. – Орел, 2011. – Вып. 32. – С. 99 – 103.

166. Фоминых, А. С. Влияние качества воды на выживаемость озерной лягушки *Rana ridibunda* в раннем онтогенезе / А. С. Фоминых // Вопросы герпетологии. Материалы IV съезда Герпетологического общества им. А. М. Никольского. – СПб: Русская коллекция, 2011. – С. 278 – 282.
167. Фоминых, А. С. Формирование новых особенностей жизненного цикла озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в условиях подогреваемого водоема / А. С. Фоминых, С. М. Ляпков // Журн. общей биологии. – 2011. – Т. 72. – № 6. – С. 403 – 421.
168. Хандогий, А.В. Пространственная изменчивость и проявление полового диморфизма *Bufo* (Amphibia) на территории Минской области / А.В. Хандогий, Р.В. Новицкий // Весці БДПУ. – 2012. - № 3. – С. 23-29.
169. Характеристики гетерохроматина в нейронах гиппокампа крыс с различной возбудимостью нервной системы в условиях моделирования посттравматического стрессового расстройства / Н. А. Дюжикова, Ю. Н. Савенко, С. В. Миронов [и др.] // Морфология. – 2007. – Т. 131, №2. – С. 43 – 45.
170. Харкевич, К. Л. Динамика изменения морфометрических параметров хвои сосны обыкновенной в районах с различным уровнем загрязнения воздушной среды / К. Л. Харкевич, М. А. Филиппова // Материалы XLVIII Междунар. науч. студенческой конф. «Студент и научно-технический прогресс»: Биология. – Новосибирск, 2011. – С. 141.
171. Худоерков, Р. М. Влияние галоперидола на содержание белков в нейронах мозга крыс, предрасположенных к эмоциональному стрессу / Р. М. Худоерков, Л. М. Герштейн // Нейрохимия. – 2000. – Т. 17, №3. – С. 220 – 223.
172. Худоерков, Р. М. Цитохимические показатели содержания и синтеза белка, как критерии морфо-функциональных отличий разных типов нейронов / Р. М. Худоерков // Макро- и микроуровни организации мозга: материалы симпоз. М., 1992. – С. 155.
173. Худоерков, Р. М. Количественная оценка нейронов и нейроглии с помощью компьютерной морфометрии / Р. М. Худоерков, Д. Н. Воронков // Бюл. эксперим. биол. и медицины. – 2010. – Т. 149, №. 1. – С. 109 – 112.

174. Цветочувствительные нейроны крыши среднего мозга лягушки *Rana Ridibunda* / В. В. Хренкова, Е.Н. Рябко, В. В. Золотухин [и др.] // Валеология. – 2008. № 1. – С. 20 – 27.
175. Чупров, С. М. Атлас земноводных и пресмыкающихся Красноярского края / С. М. Чупров – Красноярск : СФУ, 2013. – 52 с.
176. Чурилова, А. В. Изменение экспрессии антиапоптотического белка BCL-2 в неокотрексе и гиппокампе у крыс под влиянием различных режимов гипобарической гипоксии / А. В. Чурилова, Т. С. Глущенко, М. О. Самойлов // Морфология. – 2014. – № 5. – С. 7 – 13.
177. Шарпан, Я. В. Гематологические показатели озерной лягушки, экспонированной в растворах стирального порошка / Я. В. Шарпан, Т. И. Жукова // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий. Краснодар.: Кубанский государственный университет. – 2011. – С. 156 – 159.
178. Шварц, С. С. О специфической роли амфибий в лесных биоценозах в связи с их значением для человека / С. С. Шварц // Зоологический журн. – 1948. – Т. 48, Вып. 7. – С. 441 – 444.
179. Шек, Г. В. Спектр питания *Rana arvalis* Nilsson в прибрежных местообитаниях р. Камышта (Республика Хакасия) / Г. В. Шек // Материалы 50-й Междунар. науч. студ. конф. Студент и научно-технический прогресс – Новосибирск, 2012. – С. 133.
180. Шеперд, Г. Нейробиология: В 2-х т. Т.1. Пер. с англ. / Г. Шеперд. – М.: Мир, 1987. – 454 с.
181. Шиян, А. А. Влияние нанопорошков оксидов металлов на успех прохождения личиночных стадий развития озерной лягушкой (*Rana ridibunda* Pall.) [Электронный ресурс] / А. А. Шиян // Научный журнал КубГАУ. – 2011. – № 66 (2). Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2011/02/pdf/26.pdf>
182. Шиян, А. А. Изменение популяционных характеристик озерной лягушки (*Rana Ridibunda* Pall.) при обитании в прудах-испарителях сахарных

- заводов [Электронный ресурс] / А. А. Шиян // Научный журн. КубГАУ. – 2011а. – № 67 (03). Режим доступа: <http://ej.kubagro.ru/2011/03/pdf/27.pdf>
183. Шиян, А. А. Экологическая характеристика озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) при обитании на полях фильтрации сахарных заводов : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Шиян Анна Александровна. – Саратов, 2011б. – 21 с.
184. Шпинькова, В. Н. Закономерности морфохимических перестроек в нейронах сенсомоторной коры в возрастающем по потреблению этанола ряду крыс Вистар / В. Н. Шпинькова, К. А. Никольская, Л. М. Герштейн // Нейрохимия. – 2000. – Т.17, №1. – С. 48 – 59.
185. Экспрессия белков-транспортёров глутамата и глутамина в клетках нейроваскулярной единицы *in vitro* / А. В. Моргун, Н. В. Кувачева, Е. Д. Хилажева [и др.] // Бюл. эксперим. биологии и медицины. – 2015. – № 5. – С. 569 – 572.
186. Яковлев, В. А. К экологии озерной лягушки на Алтае / В. А. Яковлев // Экология. – 1990. – № 1. – С. 67 – 71.
187. Янчуревич, О. В. Возрастная структура популяций тритона обыкновенного (*Lissotriton vulgaris* L.) на территории урбанизированного ландшафта / О. В. Янчуревич // Зоологические чтения: Материалы Республиканской науч.-практической конф. – Гродно, 2012. – С. 182 – 184.
188. Яценко, А. Д. Анализ морфо-цитохимических показателей мотонейронов латеральных ядер спинного мозга мышей и крыс / А. Д. Яценко, Т. М. Лютикова // Морфологические ведомости. – 2012. – № 4. – С. 64 – 68.
189. A Comparative Cluster Analysis of Nicotinamide Adenine Dinucleotide Phosphate (NADPH)-diaphorase Histochemistry in the Brains of Amphibians [Electronic resource] / C. Pinelli, R. K. Rastogi, A. Scandurra [et. al.] // Journal of Comparative Neurology. – 2015. URL : Available from: [wileyonlinelibrary.com](http://wileyonlinelibrary.com). DOI: 10.1002/cne.23561 Source: PubMed.

190. A review of a rare type of anomaly in amphibians, tail duplication and bifurcation, with description of three new cases in European species (*Triturus dobrogicus*, *T. carnifex*, and *Hyla arborea*) / K. Henle, B. Mester, Sz. Lengyel [et al.] // *J. of Herpetology*. – 2012. – Vol. 46, № 4. – P. 451 – 455.
191. Adult neurogenesis in the brain of the Mozambique tilapia, *Oreochromis mosambicus* / M. C. Teles, R. F. Sirbulescu, U. M. Wellbrock [et al.] // *J. Comp. Physiol. A*. – 2012. – Vol. 198. – P. 427 – 449.
192. Age and growth of the Green toad, *Bufo viridis* (Laurenti, 1768) from an Island and a Mainland Population in Giresun, Turkey / K. Bilal, E. Cakir, Z. Solac [et al.] // *Journal of Animal and Veterinari Advances*. – 2011. – Vol. 10. – № 11. – P. 1469 – 1472.
193. An automatic neuronal morphology quantification method and its application in pharmacological discovery / S. Y. Ho, C. Y. Chao, H. L. Huang [et al.] // *Neurphology J. BMC Bioinformatics*. – 2011. – Vol. 12. – P. 1 – 18.
194. Baitimirova, E.A. Assessment of impregnating ability of spermatozoa and hermaphroditism case of a marsh frog (*Pelophylax ridibundus* Pallas, 1771) in the conditions of anthropogenously changed landscapes / E. A. Baitimirova, V. L. Vershinin // *In the World of Scientific Discoveries*. – 2014. – № 10 (58). – P. 24 – 40.
195. Ben Hassine, J. First record of morphological abnormalities in natural populations of two amphibian species in Tunisia / J. Ben Hassine, V.de Buffrenil, S. Nourira // *J. of Herpetology*. – 2011. – Vol. 45. – № 4. – P. 465 – 471.
196. Berciano, M. T. Interactions between astroglia and ectopieggranul cells in the cerebellar cortex of normal adult rats: A morphological and cytochemical study / M. T. Berciano, B. Conde, M. Lafarga // *Exp. Brain Res*. – 1990. – Vol. 80, № 2. – P. 397 – 408.
197. Bolsunovsky, A. Actinides and other radionuclides in sediments and submerged plants of the Yenisei River / A. Bolsunovsky, L. Bondareva // *J. Alloy. Compd*. – 2007. – Vol. 444-445. - P. 495-499.
198. Bolsunovsky, A. Artificial radionuclides in sediment of the Yenisei River / A. Bolsunovsky // *Chemistry and Ecology*. – 2010. – Vol. 26. – № 10. – P. 401 – 409.

199. Brito, D. Amphibian conservation: Are we on the right track? / D. Brito // *Biological Conservation*. – 2008. – Vol. 141. – P. 2912 – 2917.
200. Carreira, B. Regulation of injury induced neurogenesis by NO / B. Carreira, C. Carvalho, M. Araujo // *Stem Cells Intern.* – 2012. – Vol. 7. – P. 1 – 15.
201. Cell size is positively correlated between different tissues in passerine birds and amphibians, but not necessarily in mammals / J. Kozłowski, M. Czarnoleski, A. François-Krassowska [et al.] // *Biol Lett.* – 2010. – Vol. 6(6). – P. 792 – 796.
202. Chetverukhin, V. K. Ultrastructural radioautographic analysis of neurogenesis in the hypothalamus of the adult frog, *Rana temporaria*, with special reference to physiological regeneration of the preoptic nucleus. I. Ventricular zone cell proliferation / V. K. Chetverukhin, A. L. Polenov // *Cell Tissue Res.* – 1993. – № 271. – P. 341–350.
203. Colognato, H. Glia unglued: how signals from the extracellular matrix regulate the development of myelinating glia / H. Colognato, I. D. Tzvetanova // *Developmental neurobiology*. – 2011. – Vol. 71. – №11. – P 924 – 955.
204. Daily temperature fluctuations unpredictably influence developmental rate and morphology at a critical early larval stage in a frog [Electronic resource] / J. M. Arrighi, E. S. Lencer, A. Jukar [et al.] // *BMC Ecol.* – 2013. – Vol. 13. – URL : <http://www.biomedcentral.com/1472-6785/13/18>.
205. Davis, M. J. Elucidating predator–prey interactions using aquatic microcosms: complex effects of a crayfish predator, vegetation, and atrazine on tadpole survival and behavior / M. J. Davis, J. L. Purrenhage, M. D. Boone // *J. of Herpetology*. – 2012. – Vol. 46. – P. 527 – 534.
206. Denton, R. D. Amphibian communities in natural and constructed ridge top wetlands with implications for wetland construction / R. D. Denton, S. C. Richter // *J. of Wildlife Management*. – 2013. – Vol. 77 (5). – P. 886 – 896.
207. Dimitri, P. The paradox of functional heterochromatin / P. Dimitri, N. Corradin, F. Rossi [et al.] // *Bioessays*. – 2005. – Vol. 27, № 1. – P. 29–41.
208. Dubois, A. Anomalies in natural populations of amphibians: a general survey and methodological recommendation for study / A. Dubois // *Аномалии и*

патологии амфибий и рептилий: методология, эволюционное значение, возможность оценки здоровья среды : материалы междунар. школы-конф., Екатеринбург, 23-26 сентября, 2013 г. – Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2014. – С. 87–96.

209. Dubois, A. The anomaly P in palaeartic green frogs of the genus *Pelophylax* (Ranidae) / A. Dubois // Аномалии и патологии амфибий и рептилий: методология, эволюционное значение, возможность оценки здоровья среды : материалы междунар. школы-конф., Екатеринбург, 23-26 сентября, 2013 г. – Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2014б. – С. 96 – 104.

210. Elson, K. Satellite cell proliferation in murine sensory ganglia in response to scarification of the skin / K. Elson, A. Simmons, P. Speck // *Glia*. – 2004. – Vol. 45, №1. – P. 105 – 109.

211. Faizulin, A. I. Adaptive strategies and assessment of tolerance to anthropogenic impacts on the territory of the Volga River Basin / A. I. Faizulin // Types of Strategy and not only (Materials of the Fourth Russian-Polish School of Young Ecologists. Togliatti: Kassandra. – 2010. – P. 11 – 14.

212. Feliciano, D. M. Newborn cortical neurons: only for neonatales? / D. M. Feliciano, A. Bordey // *Trends Neurosci*. – 2013. – Vol. 36. – P. 51–60.

213. Font, E. Neurogenesis and neuronal regeneration in the adult reptilian brain / E. Font, E. Desfilis, M. M. Perez-Canellas [et. al.] // *Brain Behav. Evol*. – 2001. - № 58. – P. 276–295.

214. Four types of malformations in a population of *Bufo boulengeri* (Amphibia, Anura, Bufonidae) from the Jbilet Mountains (Marrakech, Morocco) / E. Garcia-Munoz, F. Jorge, C. Rato [et al.] // *Herpetological Notes*. – 2010. – Vol. 3. – P. 267 – 270.

215. Frankland, P. W. Hippocampal neurogenesis and forgetting / P. W. Frankland, S. Kohler, S. A. Josselyn // *Trends Neurosc*. – 2013. – Vol. 36. – P. 497–505.

216. Genetic divergence and evolution of reproductive isolation in eastern mediterranean water frogs / J. Plötner, T. Uzzell, P. Beerli [et. al.] // *Evolution in Action*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. – 2010. – P. 373–403.

217. Goense, J. B. M. Effects of Noise Bandwidth and Amplitude Modulation on Masking in Frog Auditory Midbrain Neurons [Electronic resource] / J. B. M. Goense, A. S. Feng // PLoS ONE. – 2012. – Vol. 7. – № 2. URL : e31589. doi:10.1371/journal.pone.0031589
218. Grandel, H. Comparative aspects of adult neural stem cell activity in vertebrates / H. Grandel, M. Brand // Dev. Genes Evol. – 2013. – Vol. 223. – P. 131–147.
219. Harvey, R. J. Quantitative studies on the mammalian cerebellum / R. J. Harvey, R. M. Napper // Prog. Neurobiol. – 1991. - Vol. 36, № 6. - P. 437-463.
220. Health and habitat quality assessment for the eastern hellbender (*Cryptobranchus alleganiensis alleganiensis*) in Indiana / N. G. Burgmeier, S. D. Unger, J. L. Meyer [et al.] // USA J. of Wildlife Diseases. – 2011. – Vol. 47. – P. 836-848.
221. Henle, K. Anomalies in natural populations of amphibians overview, patterns and causes, methodological recommendation / K. Henle // Аномалии и патологии амфибий и рептилий: методология, эволюционное значение, возможность оценки здоровья среды: материалы междунар. школы-конф., Екатеринбург, 23-26 сентября, 2013 г. – Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2014. – С. 183-190.
222. Huynh, P. Nitric oxide synthase and NADPH diaphorase distribution in the bullfrog (*Rana catesbeiana*) CNS: pathways and functional implications / P. Huynh, S. K. Boyd // Brain Behav Evol. – 2007. – №70. – P. 145-163.
223. Imayoshi, I. The Role of Notch Signaling in Adult Neurogenesis / I. Imayoshi, R. Kageyama // Mol. Neurobiol. – 2011. – Vol. 44. – P. 7-12.
224. Interfamily variation in amphibian early life-history traits: raw material for natural selection? / G. R. Hopkins, B. G. Gall, S. S. French [et al.] // Ecol Evol. – 2012. – Vol. 2. – P. 1637-1643.
225. Johansson, B. B. Brain plasticity and stroke rehabilitation / B. B. Johansson // Stroke. – 2000. – Vol. 31. – P. 223-230.
226. Kazanis, I. Neurogenesis in the Adult Mammalian Brain: How Much Do We Need, How Much Do We Have? / I. Kazanis // Curr. Topics Behav. Neurosci. – 2013. – Vol.15. – P. 3-29.

227. Kemali, M. Atlas of the frog brain / M. Kemali, V. Breitenberg. Berlin: Springer Verl., 1969. – 284 p.
228. Kirn, J. R. The relationship of neurogenesis and growth of brain regions to song learning / J. R. Kirn // *Brain Lang.* – 2010. – Vol. 115. – P. 29-44.
229. Lada, G. A. Polydactyly in Anurans in the Tambov region (Russia) / G. A. Lada // *Rus. J. Herpetology.* – 1999. – Vol. 6. – № 2. – P. 104-106.
230. Limited effects of suburbanization on the genetic structure of an abundant vernal pool-breeding amphibian / C. G. Gabrielsen, A. I. Kovach, K. J. Babbitt [et al.] // *Conserv. Genet.* – 2013. – Vol. 14. – P. 1083-1097.
231. Liu, X. Nonsynaptic GABA-ergic communication and postnatal neurogenesis / X. Liu, A. Bolteus, A. Bordey // *The cell cycle in the central nervous system* / ed. D. Jaringo. – New Jersey : Humana Press Inc., 2011 – P. 95-104.
232. Long-term observation of amphibian populations inhabiting urban and forested areas in Yekaterinburg, Russia [Electronic resource] / V. L. Vershinin, S. D. Vershinina, D. L. Berzin [et al.] // *Scientific Data.* – 2015. – URL : <http://www.nature.com/articles/sdata201518>.
233. Lunde, K. B. A practical guide for the study of malformed amphibians and their causes / K. B. Lunde, P. T. J. Johnson // *J. Herpetology* – 2012. – Vol. 46. – P. 429-441.
234. Machado, C. A. Polydactyly and polymely in two populations of *Rana temporaria* and *Pelophylax esculentus* (Anura, Ranidae) in southern Germany / C. A. Machado, K. A. Schluter // *Salamandra.* – 2010. – Vol. 46, № 4. – P. 239-242.
235. Mazgalska, J. Amphibians in the Wawer district of the Warsaw agglomeration / J. Mazgalska // *Fragmenta Faunistica.* – 2009. – Vol. 52. – № 1. – P. 33-42.
236. Mester, B. Occurrence of amphibian deformities in the Egyek-Pusztakocs marsh and grassland system (Hortobagy) / B. Mester, Sz. Lengyel, M. Puky // 17th European Congress of Herpetology. Veszprem, Hungary : programme & abstracts book. – Veszprem, 2013. – P. 147.
237. Molecular phylogeny and biogeography of caecilians from Southeast Asia (Amphibia, Gymnophiona, Ichthyophiidae), with special reference to high cryptic

- species diversity in Sundaland / K. Nishikawa, M. Matsui, H.-S. Yong [et. al.] // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2012. - № 63. – P. 714-723.
238. Mono, N. The common organization of the amygdaloid complex in tetrapods: new concepts based on developmental, hodological and neurochemical data in anuran amphibians / N. Mono, A. Gonzalez // *Prog Neurobiol*. – 2006. – № 78. – P. 61-90.
239. Mori, E. Local extinction of *Bombina pachypus* Bonaparte, 1838 in three stations: a 17 years survey in pSCI “Poggi di Prata”(Southern Tuscany, Italy) / E. Mori, A. Giovani // *Herpetology Notes*. – 2012. – Vol. 5. – P. 407-412.
240. Morona, R. Immunohistochemical localization of calbindin-D28k and calretinin in the brainstem of anuran and urodele amphibians / R. Morona, A. Gonzalez // *Journal of Comparative Neurology*. – 2009. – № 515. – P. 503-537.
241. Morphological abnormalities in amphibian populations from the mid-eastern region of Argentina / P. M. Peltzer, R. C. Lajmanovich, L. C. Sanchez [et al.] // *Herpetological Conservation and Biology*. – 2011. – Vol. 6, – № 3. – P. 432-442.
242. Moskvitina, N. S. Abnormalities of Embryonal Development of Vertebrates under the Conditions of Technogenic Environmental Pollution / N. S. Moskvitina, V. N. Kuranova, S. V. Savel'ev // *Contemporary Problems of Ecology*. – 2011. – Vol. 4. – № 4. – P. 366-372.
243. Neurogenesis in the adult brain / T. Seki, K. Sawamoto, J. M. Parent [et al.] – Springer, 2011. – 420 p.
244. Nieto-Samhedro, M. Neural plasticity: changes wits age / M. Nieto-Samhedro, M. Nieto-Dias // *J. Neural. Trans*. – 2005. – Vol. 112. – P. 3-27.
245. Nieuwenhuys, R. The central nervous system of vertebrates / R. Nieuwenhuys, H. I. Ten Donkelaar, C. Nicholson. – Berlin; Heidelberg: Springer. – 1998. – Vol. 1 – 3. 960 p.
246. Northcutt, R. G. Evolution of the vertebrate central nervous system: Patterns and processes / R. G. Northcutt // *Amer. Zool*. – 1984. – Vol. 24. – P. 125-128.
247. On abnormalities recorded in an urban population of *Rhinella arenarum* from central Argentina / C. Bionda, N. Salas, E. Caraffa [et al.] // *Herpetology Notes*. – 2012. – Vol. 5. – P. 237-241.

248. Population-specific incidence of testicular ovarian follicles in *Xenopus laevis* from South Africa: A potential issue in endocrine testing / L. H. Du Preez, N. Kunene, R. Hanner [et al.] // *Aquatic Toxicology*. – 2009. – № 95. – P. 10-16.
249. Potential endocrine disruption of sexual development in free ranging male northern leopard frogs (*Rana pipiens*) and green frogs (*Rana clamitans*) from areas of intensive row crop agriculture / T. V. McDaniel, P. A. Martin, J. Struger [et al.] // *Aquatic Toxicology*. – 2008. – № 88. – P. 230-242.
250. Puky, M. Diversity and frequency of amphibian anomalies in semi-natural and anthropogenic habitats in the Carpathian basin / M. Puky // *Аномалии и патологии амфибий и рептилий: методология, эволюционное значение, возможность оценки здоровья среды : материалы междунар. школы-конф., Екатеринбург, 23-26 сентября, 2013 г. – Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та. – С. 149-153.*
251. Puschina, E. V. Features of adult neurogenesis and neurochemical signaling in the cherry salmon brain / E. V. Puschina, D. K. Obukhov, A. A. Varaksin // *Neural Regen.Res.* – 2013. – Vol. 8. – № 1. –P. 13 – 23.
252. Puschina, E. V. Is the brain of cherri salmon *Onchorhynchus masou* a new model for investigation of postembryonic neurogenesis / E. V. Puschina, D. K. Obukhov // *Engineering*. – 2012. – Vol. 4. – P. 72 – 79.
253. Pushchina, E. V. Cystathionine  $\beta$ -Synthase in the CNS of Masu Salmon *Oncorhynchus masou* (Salmonidae) and Carp *Cyprinus carpio* (Cyprinidae) / E. V. Pushchina, A. A. Varaksin, D. K. Obukhov // *Neurochemical J.* – 2011. – Vol. 5 – № 1. – P. 24 – 34.
254. Pushchina, E. V. Nitric oxide-factor, which regulates proliferation and apoptosis in the adult brain of amur sturgeon *Acipenser schrenckii* / E. V. Pushchina, D. K. Obukhov // *Advances in Bioscience and Biotechnology*. – 2012. – Vol. 3. – P. 788-804.
255. Pushchina, E. V. Participation of neurochemical signaling in adult neurogenesis and differentiation / E. V. Pushchina, A. A. Varaksin, D. K. Obukhov

- // Neurochemistry / ed. Th. Heinboocken. – Intech Corp., 2014. – Ch.8. – P. 225–255.
256. Pyron A, Wiens J. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians / A. Pyron, J. Wiens // *Mol. Phylogenet Evol.* – 2011. № 61. – P. 543-583.
257. Rowe, J. C. Impacts of Wetland Restoration Efforts on an Amphibian Assemblage in a Multi-invader Community / J. C. Rowe, T. S. Garcia // *Wetlands.* – 2014. – Vol. 34. – P. 141 – 153.
258. Sas, I. Tropics patch in the Holarctic: A new case of wintertime breeding of a *Pelophylax ridibundus* population in North-Western Romania / I. Sas, C. Antal, S. D. Covaciu-Marcov // *North-Western J. Zool.* – 2010. – Vol. 6. – № 1. – P. 128 – 133.
259. Siesjo, B. K. The biochemical basis of ischemic brain lesions / B. K. Siesjo, M. L. Smith // *Arzneim-Forsch.* – 1991. – Vol. 41, № 3. – P. 288 – 292.
260. Skelly, D. K. Intersex Frogs Concentrated in Suburban and Urban Landscapes / D. K. Skelly, R. S. Bolden, B. K. Dion. // *EcoHealth.* – 2010. – Vol. 7.I.3. – P. 374-379.
261. Stepanyan, I. On the systematic status of water frogs in Armenia and southern part of Nagorno Karabakh republic / I. Stepanyan, R. Schreiber, J. Plotner // *Материалы междунар. науч. конф. “Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа”.* – Ереван, 2011. – С. 291-292.
262. Storrs-Mendez, S. I. Intersex Gonads in Frogs: Understanding the Time Course of Natural Development and Role of Endocrine Disruptors / S. I. Storrs-Mendez, R. D. Semlitsch // *J. of Experimental Zoology Part B-Molecular and Developmental Evolution.* – 2010. – 314B. – P. 57-66.
263. The amphibian tree of life / D. R. Frost, T. Grant, J. Faivovich [et al.] // *Bulletin of the American Museum of Natural History.* – 2006. – № 297. – P. 1-291.
264. Toribio-Hernández, B. E. Assessment of Risk of Local Extinction, a Fast - Acting Method in Mexico / Toribio-Hernández B. E. // *J. Froglog.* – 2012. – Vol. 102. – P. 13–14.

265. Torre, E. R. Demonstration of local protein synthesis within dendrites using a new cell culture system that permits the isolation of living axons and dendrites from their cell bodies / E. R. Torre, O. Steward // *J. Neurosci.* – 1992. – Vol. 12, № 3. – P. 762–772.
266. Tóth, M. Herpetológiai adatgyűjtés önkéntesek fotói alapján a Kárpát-medencében: előzetes eredmények / M. Tóth, M. Puky // *Természetvédelmi Közlemények.* – 2012. – Vol. 18. – P. 499–505.
267. Touchon, J. C. Short- and long-term effects of the abiotic egg environment on viability, development and vulnerability to predators of a Neotropical anuran / J. C. Touchon, K. M. Warkentin // *Funct Ecol.* – 2010. – Vol. 24. – P. 566 – 575.
268. Verkhatsky, A. Glial neurobiology: A textbook / A. Verkhatsky, A. Butt // West Sussex, 2007. – 224 p.
269. Vershinin, V. L. The use of amphibians as indicators of environmental health / V. L. Vershinin, K. Henle // ERA.Net RUS Brokerage Event. February 28 – March 2, 2011, Ekaterinburg, Russia. Ekaterinburg. – 2011. – P.19.
270. Waddle, J. H. A quantitative assessment of the conservation benefits of the Wetlands Reserve Program to amphibians / J. H. Waddle, B. M. Glorioso, S. P. Faulkner // *Restoration Ecology.* – 2012. – Vol. 21. – P. 1 – 7.
271. Water moss as a food item of the zoobenthos in the Yenisei River / G. S. Kalacheva, M. I. Gladyshev, N. N. Suschik [et al.] // *Cent. Eur. J. Biol.* – 2011. – Vol. 6 (2). – P. 236 – 245.
272. Zotina, T. A. Artificial radionuclides in fish fauna of the Yenisei River in the vicinity of the Mining-and-Chemical Combine (Siberia, Russia) / T. A. Zotina, E. A. Trofimova, A. Ya. Bolsunovsky // *Radioprotection.* – 2011. – № 46 (6). – P. 75 – 78.
273. Zupanc, G. K. H. Teleost Fish as a Model System to Study Successful Regeneration of the Central Nervous System / G. K. H. Zupanc, R. F. Sirbulescu // *Current Topics in Microbiology and Immunology.* – 2013. – Vol. 367. – P. 193-233.