

УДК 597.8:616.41

СОСУДИСТОЕ РУСЛО КАК ЧАСТЬ ГЕМОПОЭТИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

Н. М. Акуленко*Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина*

Получено 8 июня 2010

Принято 10 марта 2011

Сосудистое русло как часть гемопоэтической системы бесхвостых амфибий. Акуленко Н. М. — Активность гемопоэза в циркулирующей крови лягушки, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), исследована в течение года с использованием специально разработанных методов анализа. Наибольшую активность эритропоэза наблюдали летом, а гранулоцитопоэз наиболее интенсивен весной. Оба процесса клеточной дифференцировки могут происходить с начала и до конца в сосудистом русле. Индивидуальная изменчивость интенсивности гранулоцитопоэза является более выраженной, чем изменчивость эритропоэза.

Ключевые слова: гемопоэз, бесхвостые амфибии, Amphibia.

Vascular Bed as a Part of the Hematopoietic System of Anurans. Akulenko N. M. — The haemopoietic activity in the circulating blood of the frog, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), was investigated during the year with the use of spatial analytic methods. Major erythropoietic activity took place in the summer, and granulocytopoiesis is strongest in the spring. Both processes of the cell differentiation may be completed into the circulating blood from the first to the latest stage. The individual variations in the granulocytopoietic activity is more prominent than in the erythropoiesis.

Key words: haemopoiesis, anuran, Amphibia.

Введение

Бесхвостые амфибии в настоящее время рассматриваются рядом исследователей как модельный объект для изучения тонких механизмов регуляции гемопоэза (Koibuchi et al., 2006 и др.) или для тестовых исследований влияния лекарственных веществ и других факторов на гемопоэз (Rollins-Smith, 2004). Изучаются возможности исследования параметров крови амфибий, в частности лейкоцитарной формулы, для тестирования антропогенных загрязнений в биоценозах (Вершинин, 2004). Появились также довольно многочисленные гематологические исследования экзотических видов амфибий, выполненные для нужд ветеринарной медицины (Allender, Fry, 2008). Однако эволюционное своеобразие гемопоэтической системы амфибий, ее отличие от гемопоэтической системы млекопитающих изучено недостаточно. Сама локализация гемопоэза у амфибий является не полностью изученным вопросом. Известно, что у хвостатых амфибий эритропоэз происходит в селезенке, а миелопоэз — в печени, и оба процесса при необходимости перемещаются в кровеносное русло (Caravini, 1981; Frangioni, Borgioli, 1988 и др.). Однако относительно наличия и удельного веса эритропоэза и миелопоэза в селезенке, печени и кровеносном русле бесхвостых амфибий единогласия нет (Маслова, Тавровская, 1993; Glomsky et al., 1997 и др.) Большая часть работ не учитывает сезонную и индивидуальную изменчивость процессов гемопоэза. Немногочисленные исследования по сезонной динамике проводили на животных, которых содержали в лабораторных условиях; учитывали не все органы, которые у бесхвостых амфибий участвуют в гемопоэзе (Сакута, Горышина, 1982; Горышина, 1984, 1986; Маслова, Тавровская, 1993).

Особый вопрос — является ли у данных животных кровеносное русло частью гемопоэтической системы? Экспериментально доказано, что у хвостатых амфибий в периферической крови могут проходить все стадии эритропоэза (Caravini, 1981) Однако относительно бесхвостых амфибий существует мнение, что незрелые клетки крови в циркуляции не синтезируют ДНК (их обзор дан в статье Горышиной, 1986).

Поэтому целью нашего исследования было изучение гемопоэтической активности в периферической крови бесхвостых амфибий в течение всего года на модельном объекте (лягушка озерная). Была поставлена задача с помощью количественных методов показать наличие/отсутствие процессов эритро- и гранулоцитопоэза непосредственно в циркуляции, проследить их сезонную динамику и оценить степень индивидуальной изменчивости по данным признакам.

Материал и методы

Исследования проведены на 45 ♂ лягушки озерной, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), которых забирали (по 2 экз. с паузами от 2 недель до 1 месяца) в течение 2 лет. Половозрелые (8–10 см, 45–50 г), отловленные в экологически чистых местах животные сгруппированы в 3 выборки по 15 экз. в зависимости от времени забора: весна (апрель, май), лето, время зимовки (с сентября по март включительно.) Лейкограммы подсчитывали на мазках периферической крови, окрашенных по Паппенгейму. Для анализа эритро- и гранулоцитопоэтической активности применены коэффициенты корреляции, коэффициенты вариации и некоторые специальные показатели (суммарное количество клеток гранулоцитарного ряда; незрелых миелоидных клеток; незрелых эритроидных клеток; общее количество клеток нейтрофильного и эозинофильного ряда, включая незрелые и др.; табл. 1, 3). Определяли такие соотношения: эритробласты / базофильные нормобласты, эритробласты / полихромные нормобласты, нормобласты полихромные / базофильные, а также миелоидные клетки незрелые / зрелые. Для последнего показателя суммарное количество незрелых миелоидных клеток у данного животного (миелобласты + миелоциты нейтрофильные + метамиелоциты нейтрофильные + миелоциты эозинофильные + метамиелоциты эозинофильные) делилось на суммарное количество зрелых миелоидных клеток (палочкоядерные и сегментоядерные нейтрофилы и эозинофилы). Специальные показатели вычисляли для каждой из подсчитанных миелограмм, затем определяли их среднее значение для выборки, ошибку, достоверность различий между выборками. Вычисления производили в программе Microsoft Excel по разработанной нами методике (Акуленко, 2009). Определяли достоверность различий между выборками и достоверность корреляции стандартными методами с применением критерия Стьюдента.

Результаты и обсуждение

В предыдущей публикации (Акуленко, 2008) приведены результаты, подтверждающие участие в эритропоэзе у лягушки озерной костного мозга, печени, селезенки и периферической крови. В период от окончания зимовки и до окончания сезона размножения эритропоэз минимален, т. е. практически присутствует только в костном мозге. Летом, при активизации эритропоэза, он в значительной мере смещается в печень, селезенку и периферическую кровь. Указанные очаги с меньшей интенсивностью продолжают функционировать во время зимовки. В это время эритропоэз продолжается также в костном мозге, несмотря на то что в нем большая часть миелоидной ткани замещается жировой. Наши данные совпадают с данными М. Н. Масловой и Т. В. Тавровской (1993), которые в лабораторных условиях обнаружили активизацию эритропоэза в костном мозге и периферической крови через месяц после искусственно вызванного икрометания. Однако недифференцированный подсчет общего количества незрелых эритроидных клеток в кровотоке не может опровергнуть дежурный аргумент ряда исследователей: эти клетки оказались в периферической крови из-за несовершенства механизмов прикрепления незрелых эритроидных клеток к эндотелию (Сакута, Горышина, 1982) или, напротив, из-за особенностей механизмов высвобождения зрелых клеток крови из костного мозга (Sano-Martins et al., 2002).

Данные лейкограмм и миелограмм позволяют проанализировать и сравнить особенности дифференцировки эритроцитов в различных звеньях гемопоэтической системы. Летом достоверно повышается доля незрелых эритроидных клеток в лейкограммах периферической крови (табл. 1), во время зимовки (графа осень-зима) она снижается по сравнению с летом, однако меньше всего их количество весной. Общий результат подтверждает вывод, что летом кровеносное русло вовлекается в эритропоэз и с меньшей интенсивностью участвует в нем вплоть до выхода из спячки. При этом наши результаты согласуются с наблюде-

Таблица 1. Показатели эритропоэза в лейкограммах периферической крови лягушки озерной по сезонам (%) и достоверность различий между ними**Table 1. Indicators of the erythropoiesis in the frogs peripheral blood in different seasons (in %) and reliability of the differences between them**

Показатель	Весна			Лето			Осень			Т весна/ лето	Т весна/ осень	Т лето/ осень
	М	m	CV	М	m	CV	М	m	CV			
Незрелые эритроидные клетки (сумма)	7,9	1,9	81	27	5,3	62	11	2,9	83	3	1	2,6
Эритробласты	0,4	0,2	151	2,7	0,4	55	1,2	0,3	93	4,8	2	2,8
Нормобласты базофильные	1	0,3	104	4,6	1,1	83	3,6	0,9	82	3,1	3	0,7
Нормобласты полихромные	6,5	1,7	84	17	3,5	71	7,3	2	96	2,7	0	2,4
Эритробласты: базофильные нормобласты (отношение)	0,4	0,1	не опр.	0,6	0,1	не опр.	0,4	0,1	не опр.	1	0	1,4
Эритробласты: полихромн. нормобласты (отношение)	0,1	0,01	не опр.	0,3	0,1	не опр.	0,5	0,3	не опр.	2	1	1
Нормобласты базофильн.: полихромные (отношение)	0,3	0,05	не опр.	0,2	0,03	не опр.	0,8	0,3	не опр.	1	2	2

ниями других авторов, обнаруживших в периферической крови амфибий преобладание поздних предшественников эритропоэза (Frangioni, Borgioli, 1988). По нашим данным, отношение количества базофильных нормобластов к полихромным в костном мозге лягушки озерной составляет $0,7 + 0,1$ весной и $1,0 + 0,4$ летом, что достоверно ($p < 0,01$ для весны и $p < 0,001$ для лета) отличается от такового в циркуляции ($0,3 + 0,05$ и $0,2 + 0,03$; табл. 1). Однако наши данные не подтверждают предположение, что поздние предшественники выходят в кровоток вследствие несовершенства механизма прикрепления и в циркуляции не делятся (Сакута, Горышина, 1982). Наши результаты показывают наличие в периферической крови достаточного количества эритробластов, тетраплоидных нормобластов, митозов, в том числе в ортохромных эритроидных клетках (табл. 1, рис. 1). Если учитывать, что на стадии базофильного нормобласта эритроидные клетки проходят как минимум один цикл деления, то соотношение базофильных и полихромных нормобластов в костном мозге, близкое к 1, указывает скорее на массовый выход полихромных нормобластов в кровоток для завершения их дифференцировки. Эти результаты подтверждает и вывод М. Н. Масловой и Т. В. Тавровской (1993), которые обнаружили в периферической крови деление и дифференцировку эритроидных клеток при одновременной активизации эритропоэза в костном мозге. По данным этих авторов, активизация эритропоэза в циркуляции по сравнению с костным мозгом «запаздывает» на несколько клеточных циклов, но наш метод исследования не обладает достаточной чувствительностью, чтобы зафиксировать такое различие. Однако детальный анализ ряда показателей лейкограмм не противоречит предположению, что в костном мозге эритроидное кроветворение активизируется раньше, возможно, в качестве «пускового механизма» для общей активизации эритропоэза. Вероятно также, что костный мозг является «донором» наиболее ранних эритроидных предшественников.

В периферической крови во все сезоны обнаружена достоверная корреляция между количеством базофильных и полихромных нормобластов (табл. 1). Это может быть доказательством, что базофильные нормобласты в циркуляции не

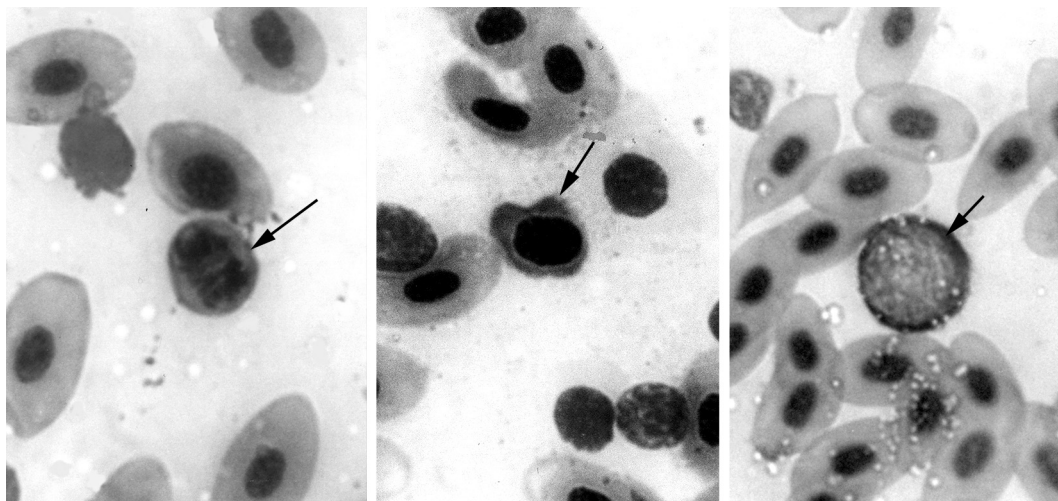


Рис 1. Незрелые эритроидные клетки в периферической крови лягушки озерной: *a* — митоз в орторхромном нормобласте; *b* — нормобласт полихромный с тетраплоидным ядром; *в* — эритробласт (указаны стрелками). Увеличение $\times 200$. Мазок окрашен по Паппенгейму.

Fig. 1. Unripe red blood cell in the peripheral blood of the lake frogs: Mitosis in the orthorhombic normoblast, the polychrome normoblast with tetraploid nucleus and erythroblast (indicated with arrows.) $\times 200$. Pappenheim staining.

замедляют и не прекращают процесс дифференцировки. Но между количеством эритробластов и полихромных нормобластов корреляция обнаруживается только летом, во время массивованного эритропоэза в периферической крови, поэтому не исключено, что в другое время эритроидные клетки начинают дифференцировку в костном мозге, а продолжают ее — в кровотоке. Особенно это возможно весной. Минимальное количество эритробластов и базофильных нормобластов в циркуляции, самое низкое соотношение эритробластов и нормобластов — все указывает на то, что весной эритропоэз в периферической крови действительно ограничивается созреванием вышедших из костного мозга клеток. Однако для лета это вряд ли справедливо. Помимо приведенных выше данных, нужно учитывать колоссальное различие в количестве клеток красной крови в костном мозге и во всем кровотоке. При максимальном выходе эритропоэза в циркуляцию, доля незрелых эритроцитов в ней составляет более 6% общего количества эритроидных клеток (Акуленко, 2008). Мигрирующих из костного мозга эритробластов и базофильных нормобластов явно недостаточно, чтобы обеспечить такой масштаб эритропоэза в сосудистом русле без дополнительных клеточных делений.

Доля гранулоцитов в лейкограммах летней выборки оказывается достоверно меньше, чем весной и во время зимовки (табл. 3). Это изменение показателей отражает не снижение абсолютного количества гранулоцитов в периферической крови, а, напротив, повышение в ней доли незрелых эритроидных клеток. Отрицательный коэффициент корреляции между количеством эритроидных и миелоидных клеток равный -1 (табл. 2) показывает не столько реальную обратную связь, сколько конкурентные отношения этих двух ростков кроветворения в процессе подсчета лейкограмм.

Постоянным местом дифференцировки гранулоцитов эозинофильной и нейтрофильной линии является костный мозг. В периферической крови во время зимовки доля миелобластов и миелоцитов настолько мала, что некоторые специальные показатели поддаются определению не у всех животных (деление на 0). Однако примерно у половины выборки и в этих случаях обнаруживаются

незрелые миелоидные клетки, поэтому нельзя считать, что миелопоэз в периферической крови отсутствует у всех исследованных животных во время зимовки. Анализ коэффициентов корреляции между количеством миелоидных клеток на различных стадиях дифференцировки тоже дает интересную информацию. В периферической крови весной и летом обнаруживается достоверная положительная корреляция между количеством миелоидных клеток на разных стадиях созревания (в табл. 2 коэффициенты корреляции между количеством миелобластов, миелоцитов и метамиелоцитов нейтрофильной и эозинофильной линий дифференцировки). Это, по нашему мнению, свидетельствует о том, что при активизации миелопоэза он частично смещается в периферическую кровь. При анализе средних показателей миелограммы данная особенность маскируется, т. к. миелопоэз в периферической крови обнаруживается далеко не у всех особей. Подтверждением последнего вывода оказываются очень высокие коэффициенты вариации количества незрелых миелоидных клеток (табл. 3). Легко видеть, что для миелобластов и миелоцитов они значительно превышают 100%, для метамиелоцитов колеблются около 100% и для палочкоядерных и сегментоядерных гранулоцитов колеблются от 80 до 30%. Эта особенность не является дефектом подсчета, а отражает объективную закономерность. Число зрелых, функционально активных гранулоцитов в циркуляции поддерживается на относительно стабильном уровне. Незрелые же формы выходят в кровотоки и дифференцируются там только при активизации миелопоэза на уровне всего организма. При этом, если эритропоэз активизируется в зависимости от сезона (коэффициенты вариации в сезонных выборках не выше 100%), то для дифференцировки гранулоцитов первостепенное значение имеет наличие в организме живот-

Таблица 2. Коэффициенты корреляции между показателями в миелограммах костного мозга и лейкограммах периферической крови

Table 2. The correlation coefficients between indicators in the bone marrow myelogram and in the peripheral blood leukogramma

Показатель	Костный мозг			Периферическая кровь		
	Весна	Лето	Осень ¹	Весна	Лето	Осень
Эритробласты: полихромные нормобласты	0,5	0,7 P < 0,01	0,4	0,4	0,8 P < 0,01	0,5
Нормобласты базофильные: полихромные	0,9 P < 0,01	0,7 P < 0,01	0,8	0,5	1 P < 0,001	0,8 P < 0,01
Миелобласты нейтрофильные: миелобласты эозинофильные	0,9 P < 0,01	0,8 P < 0,01	1	0,6 P < 0,05	0,7 P < 0,01	0
Эритроидные клетки: миелоидные	-0	-0	-0	-1 P < 0,001	-1 P < 0,001	-1 P < 0,001
Миелоциты нейтрофильные: плазмочиты	0,2	0,2	-1	0,6 P < 0,05	0,9 P < 0,01	-0
Миелобласты: миелоциты нейтрофильные	0,9 P < 0,01	0,2	0,3	0,8 P < 0,01	0,8 P < 0,01	-0
Миелобласты: миелоциты эозинофильные	0,9 P < 0,01	0,3	0,2	0,7 P < 0,01	0,8 P < 0,01	-0
Миелобласты: метамиелоциты нейтрофильные	0,4	-0	0,3	0,7 P < 0,01	0,4	-0
Миелобласты: метамиелоциты эозинофильные	0,8 P < 0,01	-0	-0	0	0,8 P < 0,01	-0
Миелоциты: метамиелоциты нейтрофильные	0,7 P < 0,01	0,7 P < 0,01	1	0,6 P < 0,05	0,6 P < 0,05	0,3
Миелоциты: метамиелоциты эозинофильные	0,7 P < 0,01	0	0,7	0	0,7 P < 0,01	-0

¹ Достоверность корреляции не определяли, т. к. из-за замещения кровяного костного мозга жировой тканью удалось подсчитать малое количество миелограмм.

Таблица 3. Показатели дифференцировки гранулоцитов в лейкограммах периферической крови лягушки озерной в различные сезоны (в %) и достоверность различий между ними

Table 3. Indicators of granulocytic differentiation in the frogs peripheral blood in different seasons (in %) and reliability of the differences between them

Показатель	Весна			Лето			Осень			Т весна/лето	Т весна/ осень	Т лето/осень
	М	m	CV	М	m	CV	М	m	CV			
Клетки гранулоцитарного ряда (сумма)	42	3,9	31	32	3,7	37	46	4,2	29	1,9 P < 0,1	1	2 P < 0,05
миелобласты	0,6	0,4	198	0,1	0,1	260	0,1	0,1	346	1	1,3	0,3
миелоциты нейтрофильные	0,9	0,5	177	0,5	0,2	125	0,3	0,2	207	1	1,1	0,7
миелоциты эозинофильные	0,5	0,3	172	0,3	0,2	229	0,5	0,2	177	1	0	1
метамиелоциты нейтрофильные	2,6	0,6	71	1,6	0,5	114	2,6	0,7	88	1	0	1
метамиелоциты эозинофильные	0,9	0,3	100	2,2	0,7	106	1	0,4	149	1,8 P < 0,1	0	1,4
нейтрофилы палочкоядерные	17	2	38	14	2,6	66	19	2,8	52	1	1	1
эозинофилы палочкоядерные	2,2	0,6	87	5,2	0,7	47	2,2	0,5	84	3,3 P < 0,01	0	3,4 P < 0,01
нейтрофилы сегментоядерные	15	1,9	47	5,2	0,9	58	15	1,5	35	5 P < 0,001	0	6 P < 0,001
эознофилы сегментоядерные	2,2	0,5	69	4,9	2	141	2,9	0,7	81	1,3	1	0,9
базофилы	11	2,4	69	5,9	0,9	52	7,5	0,7	33	2 P < 0,05	1,4	1
Миел. клетки незрелые (сумма)	5,5	1,4	85	3,1	0,5	47	4,9	0,8	50	2 P < 0,05	0,4	2 P < 0,05
Миелоидн. клетки незрелые: зрелые (отношение)	0,2	0,1	160	0,1	0,03	58	0,1	0,03	61	1,6	0,7	1
Нейтрофилы общие (сумма)	48	5	34	29	5	56	51	5	31	0,7	0	3 P < 0,01
Эозинофилы общие (сумма)	7,7	1,1	47	18	3,3	58	9,2	2	68	2,7 P < 0,05	1	2,3 P < 0,05
Нейтрофилы незрелые (сумма)	4,9	1,5	98	1,9	0,4	72	4,4	0,9	67	1,9 P < 0,1	0,3	2 P < 0,05
Нейтрофилы зрелые (сумма)	43	4,9	38	27	4,8	56	46	4,9	33	2,4 P < 0,05	0	3 P < 0,01
Эозинофилы незрелые (сумма)	1,9	0,4	69	2,8	0,7	75	2	0,7	108	1	0	0,8
Эозинофилы зрелые (сумма)	5,8	0,9	53	15	3,4	71	7,2	1,4	63	3 P < 0,01	1	2,1 P < 0,05
Гранулоциты палочкоядерные (сумма)	19	2,1	36	17	2,6	49	23	2,7	37	0,6	1	2 P < 0,05
Гранулоциты сегментоядерные (сумма)	17	1,9	38	11	2,4	68	17	1,8	33	1,8 P < 0,1	0	2 P < 0,05

ного инфекции или инвазии. Поэтому сезонные выборки по количеству незрелых гранулоцитов в циркуляции оказываются более гетерогенными (коэффициент вариации до 200–300%; табл. 3). Убедительным доказательством последнего положения является наличие достоверной корреляции между количеством плазмочитов и нейтрофильных миелоцитов в периферической крови (табл. 2). Обе клеточные линии связаны с защитой от микробных инфекций: нейтрофилы как

микрофаги, поглощающие бактериальные клетки; плазмоциты продуцируют антитела. В костном мозге подобной корреляции нет (коэффициент корреляции весной и летом равен 0,2). Наличие достоверной корреляции в крови и отсутствие ее в костном мозге свидетельствует, что у зеленых лягушек пролиферация и дифференцировка нейтрофилов в ответ на инфекцию происходит именно в циркуляции.

Интересно проследить за сезонными изменениями коэффициентов вариации количества эритробластов и миелобластов. Весенняя выборка обнаруживает наивысшие коэффициенты вариации по количеству эритробластов и нормобластов (табл. 1.) Весной эритропоэз в периферической крови у здоровых лягушек отсутствует, поэтому немногие экземпляры, у которых он активизирован в результате болезни или кровопотери, дают значения, резко отличающиеся от средних. Летом, когда эритропоэз смещается в кровоток у всех обследованных животных, коэффициенты вариации минимальны. То же обнаружено в выборке зима-осень для незрелых миелоидных клеток — минимальное количество незрелых гранулоцитов в кровотоке и максимальные коэффициенты вариации по количеству миелобластов и миелоцитов (табл. 3). Весной, когда пул гранулоцитов обновляется у всех исследованных животных, коэффициенты вариации для незрелых миелоидных клеток минимальны.

Таким образом, в течение года активизация процесса эритропоэза происходит одновременно во всех звеньях гемопоэтической системы, вернее говоря, во время активизации этот процесс из постоянного места — костного мозга «выплескивается» во вспомогательные кроветворные локусы, в частности в сосудистое русло. Однако даже когда запрос на эритроидное кроветворение не обусловлен сезонными ритмами, обнаруживаются отдельные особи, у которых эритропоэз активизирован по каким-то индивидуальным физиологическим причинам (инфекции, кровопотери). Кроветворение в циркуляции может также активизироваться вследствие токсикоза, вызывающего ускоренный распад клеток крови, что подтверждают М. Е. Чайс с соавт. (Chiesa et al., 2006), обнаружившие достоверное увеличение количества бластов в периферической крови жаб, которые получили сублетальную дозу ацетата свинца. Усиленный эритропоэз происходит у бесхвостых амфибий после метаморфоза, и, судя по результатам В. Л. Вершинина (2004), полученным на сеголетках зеленых и бурых лягушек, кровеносное русло также активно участвует в этом процессе. Миелопоэз при активизации тоже «выходит» в кровоток, но его активизация сдвинута во времени: начинается весной и продолжается у некоторых животных в течение лета (при наличии инфекции или инвазии). При этом индивидуальные различия в уровне миелоидного кроветворения выражены сильнее по сравнению с эритропоэзом.

Выводы

1. При активизации эритро- и миелопоэза у бесхвостых амфибий процессы пролиферации и дифференцировки клеток крови помимо костного мозга происходят в кровеносном русле, которое можно рассматривать как резервный отдел гемопоэтической системы.

2. Процессы эритропоэза в сосудистом русле имеют свои особенности: в них задействованы преимущественно поздние предшественники эритропоэза, которые, тем не менее, сохраняют способность к пролиферации.

3. Сезонная активность эритро- и миелопоэза в циркуляции в умеренном климате распределяется следующим образом: миелопоэз: весна—лето, эритропоэз: лето — период гибернации.

4. Если возникает индивидуальная потребность в дифференцировке эритроцитов или гранулоцитов в результате инфекции, кровопотери и других причин, эритроидное и миелоидное кроветворение в сосудистом русле может активизироваться независимо от сезона.

- Акуленко Н. М. Сезонная динамика эритропоэза и его топографическое распределение у лягушки озерной // Вісник Запорізького нац. ун-ту. Сер. Біол. — 2008. — № 2. — С. 5–10.
- Акуленко Н. М. Анализ процессов кроветворения в Microsoft Excel с использованием системы специальных показателей // Зб. матеріалів наук.-практ. конф. «Морфологічний стан тканин і органів систем організму в нормі та патології». — Тернопіль : Укрмедкнига, 2009. — С. 5–6.
- Вершинин В. Л. Гемопоз бесхвостых амфибий — специфика адаптациогенеза видов в современных экосистемах // Зоол. журн. — 2004. — **83**, № 11. — С. 1367–1374.
- Горышина Е. Н. Авторадиографическое изучение скорости обновления нейтрофилов и тромбоцитов у летних и зимних лягушек // Цитология. — 1984. — **26**, № 4. — С. 392–400.
- Горышина Е. Н. Сравнительный анализ сезонных изменений процессов кроветворения в селезенке и периферической крови травяной лягушки. 11. Тромбоцитарный и нейтрофильный ряды // Цитология. — 1986. — **25**, № 6. — С. 667–677.
- Маслова М. Н., Тавровская Т. В. Сезонная динамика эритропоэза лягушки озерной *Rana temporaria* // Журн. эвол. биох. и физиол. — 1993. — **29**, № 2. — С. 211–214.
- Сакута Г. А., Горышина Е. Н. Сравнительный анализ сезонных изменений процессов кроветворения в селезенке и периферической крови травяной лягушки. 1. Эритроидный ряд // Цитология. — 1982. — **24**, № 11. — С. 1291–1297.
- Allender M. C., Fry M. M. Amphibian hematology // Vet Clin North Am Exot Anim Pract. — 2008. — Sep. **11** (3). — P. 463–480.
- Caravini C. The newt as a model studying dyserythropoiesis // Naturwissenschaften. — 1981. — **68**, N 8. — P. 432–433.
- Chiesa M. E., Rosenberg C. E., Fink N. E., Salibian A. Serum protein profile and blood cell count in adult toad *Bufo arenarum* (Amphibia: Anura: Bufonidae) effect of sublethal lead acetate // Arch Environ Contam Toxicol. — 2006. — **50** (3). — P. 384–391.
- Frangioni G., Borgioli G. Sites and trend of erythropoiesis in anemic, normal, and splenectomized newts // J. Exp Zool. — 1988. — **247**, N 3. — P. 244–250.
- Glomski C. A., Tamburlin J., Hard R., Chainani M. The phylogenetic odyssey of the erythrocyte. IV. The amphibians // Histol Histopathol. — 1997. — **12** (1). — P. 147–170.
- Koibuchi N., Taniyama Y., Nagao K., Ogihara T., Kaneda Y., Morishita R. The effect of VEGF on blood vessels and blood cells during *Xenopus* development // Biochem Biophys Res Commun. — 2006. — May; **26**; 344 (1). — P. 339–345.
- Rollins-Smith L. A., Hopkins B. D., Reinert L. K. An amphibian model to test the effects of xenobiotic chemicals on development of the hematopoietic system // Environ Toxicol Chem. — 2004. — **23**, N 12. — P. 2863–2867.
- Sano-Martins I. S., Dabrowski Z., Tabarowski Z., Witkowska-Pelc E., Spadacci Morena D. D., Spodaryk K. Haematopoiesis and a new mechanism for the release of mature blood cell from the bone marrow into the circulation in snakes (Ophidia) // Cell Tissue Res. — 2002. — **310** (1). — P. 67–75.