

УДК 591.111.1

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СИСТЕМЫ КРОВИ ТРЕХ ВИДОВ НЕПОЛОВОЗРЕЛЫХ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК В УСЛОВИЯХ НИЗКИХ ОСЕННИХ ТЕМПЕРАТУР

© 2024 г. Э. А. Тарахтий*

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия, 620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

**e-mail: tar@ipae.uran.ru*

Поступила в редакцию 26.04.2021 г.

После доработки 20.09.2022 г.

Принята к публикации 15.11.2023 г.

Для оценки адаптивного ответа на условия пониженных температур изучены количественные структурно-функциональные показатели системы крови у неполовозрелых осенних особей близкородственных видов – рыжей, красной и красно-серой полевки (18, 11 и 9 особей соответственно), составляющих резерв популяции в осенне-зимний период. Установлены межвидовые различия размеров диффузионной поверхности и степени гемоглобинизации эритроцитов, свойственные каждому виду. При схожей способности переносить кислород единицей объема крови у трех видов полевок механизмы обеспечения тканей кислородом разные. Выявленные различия ответных реакций показателей крови (ретикулоцитов, индексов эритроцитов, состава лейкоцитов) отражают физиологический механизм поддержания концентрации гемоглобина в крови, поэтому имеют большое значение в решении вопросов гомеостаза организма в измененной среде. По комплексу экспериментальных данных с помощью дискриминантного анализа выделены группы полевок (таксономия), соответствующие классификации видов.

Ключевые слова: эритроциты, лейкоциты, клетки костного мозга и селезенки, лесные полевки, поздняя осень

DOI: 10.31857/S0367059724020069 **EDN:** DKLXTJ

Изучение закономерностей функционирования животных организмов, устойчивости сообществ, механизмов адаптации к различным воздействиям остается актуальным направлением исследований в биологии. В любой популяции животных имеется резерв скрытой (потенциальной) изменчивости, который мобилизуется при изменении условий среды [1], например климатического, антропогенного характера, и помогает приспосабливаться к новым условиям. Свидетельством приспособления видов к различным условиям их обитания может служить расселение популяций лесных полевок на обширных территориях [2]. Все механизмы адаптации животных организмов направлены на устранение или ограничение влияния неблагоприятных факторов, поддержание гомеостаза, обеспечение динамического постоянства внутренней среды и функций организма.

В сложную цепь ответных реакций на любое воздействие вовлекаются все системы организма, среди которых центральную роль играет система крови [3–9]. В настоящем исследовании ее представляют костный мозг (основной

отдел) и селезенка (периферический отдел), выполняющие решающую роль в неспецифических и специфических реакциях защиты организма [10]. Показатели крови мелких млекопитающих в экологических исследованиях часто используют в качестве тест-системы. Однако гематологические параметры зависят от таких факторов, как, например, вид животных [6, 8], смена сезона [11–13], место обитания [7, 14–16] и другие [17–19]. При этом каждая генерация даже одной популяции отличается по полу, возрасту, репродуктивному статусу [11–13].

Во многих работах, посвященных исследованию системы крови у разных видов мелких млекопитающих, как правило, определяют концентрацию эритроцитов, лейкоцитов, гемоглобина и гематокрит – процентный показатель, отражающий долю кровяных клеток в общем объеме крови. Весьма ограничены исследования кровеносных органов [19], как и оценка адаптивных реакций системы крови у разных видов [14]. Изучение нами системы крови у красно-серой полевки является пионерским [20].

Задача настоящего исследования — оценить физиологические показатели крови и кроветворных органов у трех близкородственных видов неполовозрелых осенних полевых (рыжая, красная и красно-серая), провести сравнительный анализ показателей, выявить особенности адаптивных реакций системы крови к условиям низких температур, определить по параметрам системы крови видовую принадлежность полевых.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Параметры системы крови получены от 38 неполовозрелых полевых сопоставимого репродуктивно-возрастного состояния, из которых 18 особей (12 самцов, 6 самок) рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780), 11 особей (6 самцов, 5 самок) — красной (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) и 9 (6 самцов, 3 самки) — красно-серой (*Craseomys rufocanus* Sundevall, 1846). Неполовозрелость полевых оценена по состоянию генеративных органов.

Зверьки были отловлены в переходный период от лета к зиме (в первой декаде октября 2007 г.), в один срок на одной территории с помощью трапиковых живоловок в коренных пихтово-еловых лесах Висимского государственного природного биосферного заповедника (южная тайга, Средний Урал, 57°22' с. ш., 59°46' в. д., 538 м над ур. м.). В этот период температура воздуха по многолетним метеорологическим наблюдениям ст. Висим (57°67' с. ш., 59°53' в. д., 314 м над ур. м.) приближалась к нулевой отметке (в первой декаде октября 2011 г. колебалась в пределах 1–5.3–10.7°C, средняя месячная — 4.2°C на уровне 2 м от поверхности земли) или опускалась до минусовых значений (–0.5... –2.8 в 2000–2003 и 2014–2016 гг.) [21]. Данных за 2007 г. не найдено, видимо, она существенно не отличалась от представленных выше.

Животных доставляли в лабораторию и после двухдневной выдержки в течение последующих пяти дней проводили отбор экспериментального материала с соблюдением правил гуманного обращения с животными [22]. У каждой особи под слабым эфирным наркозом отбирали кровь из орбитального синуса, на гемоанализаторе Abacus junior vet (Австрия) определяли концентрацию лейкоцитов (*WBC*), эритроцитов (*RBC*), тромбоцитов (*PLT*), гемоглобина (*HB*), гематокрит (*HT*), индексы эритроцитов — средний объем (*MCV*), содержание (*MCH*) и концентрацию гемоглобина (*MCHC*), широту распределения эри-

троцитов по размеру (*RDW-SD*). Далее животных умерщвляли дислокацией шейных позвонков, взвешивали тушку и органы, готовили клеточную суспензию костного мозга правой бедренной кости и селезенки, определяли число ядерных клеток в камере Горяева. Для сравнения показателей между видами концентрацию эритроцитов, клеток костного мозга и селезенки нормировали на 1 г массы тела.

На мазках крови исследовали состав, морфологию лейкоцитов и эритроцитов (окраска по Папенгейму), определяли число ретикулоцитов (окраска бриллиант-крезиловым голубым), активность лейкоцитов по состоянию системы пероксидаза — эндогенная перекись водорода с применением 3,3'-диаминобензидин тетрагидрохлорид дигидрата (Fluka, США) [23]. По числу и степени интенсивности окрашивания клетки рассчитывали суммарный коэффициент активности лейкоцитов по формуле $K = 3A + 2B + 1C + 0D$ на 100 лейкоцитов (A — клетка окрашена полностью, B — половина и более, C — менее половины, D — неокрашенные клетки).

Способность переносить кислород единицей объема крови рассчитывали с помощью уравнения, рекомендованного в качестве критерия оценки физиологического состояния организма и экологической ситуации. Показатель F может иметь теоретическое и практическое значение при сравнительных исследованиях и диагностике [24]:

$$F = HB \times RBC \times 4r^2,$$

где HB — количество гемоглобина, мг/мкл, RBC — число эритроцитов/мкл, $4r^2$ — площадь поверхности эритроцита, мкм² [24]. Радиус эритроцита у исследуемых полевых рассчитывали по формуле $V = \pi r^2 h$. Для оценки неизвестных r и h использовали полученные ранее данные от 18 неполовозрелых особей рыжей полевки, отловленных также в осенний период в разные годы. По результатам эритроцитометрии (кривая Прайс-Джонса) ранних работ [12, 25] оценен средний диаметр эритроцита; усредненное значение толщины эритроцита получено из уравнения $h = V/S$, где $V = 104.6$ по данным эксперимента, $S = 4\pi r^2$ — площадь поверхности эритроцита [26]. Рассчитывали также отношение концентрации гемоглобина в крови к площади поверхности эритроцита (HB/S).

Полученные данные для исследуемых видов полевых анализировали с помощью дисперси-

онного и дискриминантного методов, описательной статистики, используя пакет программ "Statistica for Windows" v. 6. Различия параметров групповых средних оценивали с помощью критерия Тьюки (Tukey) с разным числом особей в группе при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Выборки животных представляли физиологически однородный материал, который может считаться основой для точного анализа межгрупповых различий показателей, поскольку экологические факторы и репродуктивно-возрастное состояние полевок для всех видов были сопоставимы (у самцов масса семенников не превышала 4 мг, у самок — ювенильная матка, отсутствие эмбрионов и плацентарных пятен).

С помощью дисперсионного анализа установлены межвидовые различия (табл. 1) массы тела ($F_{2,32} = 20.998$, $p \leq 0.001$), селезенки ($F_{2,32} = 7.519$, $p \leq 0.002$), комплекса показателей системы крови ($R\text{-}Pa_{66,6} = 4.297$, $p < 0.036$). Пол животных не оказывает влияния на показатели ($R\text{-}Pa_{3,30} = 1.202$, $p > 0.05$), что отмечают и другие авторы [18]. Это позволило объединить данные для самцов и самок.

По литературным данным [27] картина крови животного может быть одним из морфофизиологических индикаторов вида. Известно, что селезенка у мелких млекопитающих — кроветворный, чувствительный к гипоксии орган [28]. Она регулирует кроветворение в соответствии с изменениями условий среды [10, 28, 29]. Клетки селезенки стимулируют эритропоэз, изменяют клеточные взаимодействия в эритроидной ткани, активируют процессы формирования эритробластических островков [29]. Сокращаясь, она выбрасывает в сосудистое русло богатые гемоглобином эритроциты, увеличивая кислородную емкость крови [29].

У исследуемых нами животных было выявлено нарастание числа клеток в костном мозге и селезенке в ряду рыжая, красная и красно-серая полевки, при этом у красно-серой их величина больше ($p < 0.05$), чем у рыжей. Различия сглаживаются при нормировании числа клеток к массе тела (см. табл. 1), однако сохраняется тенденция к их нарастанию в селезенке.

У красно-серой полевки индекс селезенки больше, чем у рыжей и красной (см. табл. 1: 3.5 против 2.3, $p < 0.05$). Его значение сопоставимо

с числом клеток в ней, скоррелированных с концентрацией и объемом эритроцитов ($r = 0.87$ и $r = -0.75$, $p < 0.05$). Можно полагать, что селезенка красно-серой полевки вносит существенный вклад в кроветворение: у нее клеточность костного мозга в меньшей мере скоррелирована с числом эритроцитов ($r = 0.66$), чем с числом клеток селезенки ($r = 0.87$). Весомым доказательством значимости селезенки в кроветворении красно-серой полевки служат скоррелированные ($r = 0.65\text{--}0.89$) с числом клеток селезенки гематологические показатели (HB , HT , SS , HB/S и F), а также имеющие обратную связь индексы эритроцитов (MCV , D , S), что вполне согласуется с данными литературы [29].

Известно, что у млекопитающих HB и RBC — основные показатели дыхательной функции крови. Концентрация HB в крови у многих видов животных практически одинакова и не зависит от массы тела [24, 30]. Ярким примером тому служат показатели крови козы, крысы и человека: при практически одинаковых значениях HB (14.4, 14.7 и 14.5 г%) величины RBC (12.9, 7.8 и 5.9 млн/мкл) и MCH (12, 18.9 и 29 пг) различаются.

У изучаемых нами полевок концентрации HB , RBC и HT не различаются; при нормировании к массе тела число RBC у красно-серой полевки меньше, чем у рыжей и красной ($p < 0.05$, см. табл. 1). Статистически значимо не различаются величины показателя $RDW\text{-}SD$, характеризующего однородность эритроцитов по размеру. По литературным данным [6] этот показатель указывает на схожие общие уровни потребности в оксигенации тканей животных и на здоровый статус организма. Ранее полученные нами значения показателей HB , HT , MCV у рыжей полевки [12] сопоставимы с данными литературы [30], хотя при этом эритроцитов несколько меньше, но они более насыщены гемоглобином (MCH и $MCHC$). Наблюдаемая здесь количественно-качественная перестройка эритроцитов, скорее всего, отражает адаптивный ответ на различные условия среды.

Определенную роль в механизмах адаптационных процессов могут играть эритроциты. Обладая значительным набором сигнальных молекул, они участвуют во многих регуляторных процессах. Изменение мембран эритроцитов от стрессорных повреждений способно модифицировать направленность функций других клеток [10, 31]. Возможно, у изучаемых нами полевок неслучайна

Таблица 1. Масса тела, селезенки и гематологические показатели трех видов неполовозрелых полевок (Средний Урал, октябрь 2007 г.)

Показатель	<i>Cl. glareolus</i>	<i>Cl. rutilus</i>	<i>Cr. rufocanus</i>	$p < 0.05$
	1	2	3	
Масса тела, г	18.0 ± 2.1	20.1 ± 3.4	25.4 ± 3.0	3–2, 1
Масса селезенки, мг	42.1 ± 10.1	60.7 ± 20.4	86.0 ± 44.1	3–2, 1
Селезенка: индекс	2.3 ± 0.5	3.0 ± 0.8	3.5 ± 1.2	3–1*
число клеток, 10^6 /орган	64.3 ± 4.10	85.1 ± 12.0	119.2 ± 18.4	1–3
число клеток, 10^6 /гМт	3.6 ± 0.2	4.2 ± 0.5	4.8 ± 0.8	
Костный мозг:				
число клеток, 10^6 /бедро	13.3 ± 1.0	15.8 ± 1.6	18.2 ± 1.2	1–3
число клеток, 10^6 /гМт	0.74 ± 0.05	0.78 ± 0.05	0.72 ± 0.05	
Тромбоциты, 10^3 /мкл	331 ± 23.6	274 ± 38.5	389 ± 37.9	2–3
Ретикулоциты, %	2.50 ± 0.24	2.08 ± 0.26	1.47 ± 0.34	1–3
<i>HB</i> , г%	15.99 ± 0.32	16.47 ± 0.76	17.09 ± 0.57	
<i>HT</i> , %	42.80 ± 0.80	44.90 ± 1.43	44.86 ± 1.08	
<i>RBC</i> , 10^6 /мкл	11.39 ± 0.22	11.30 ± 0.40	12.15 ± 0.40	
<i>RBC</i> , 10^6 /гМт	0.64 ± 0.02	0.57 ± 0.02	0.48 ± 0.03	3–1, 2
<i>RDW-SD</i>	29.7 ± 5.59	32.0 ± 8.18	29.5 ± 2.64	
<i>MCV</i> , мкм ³	37.64 ± 0.49	39.88 ± 0.69	37.03 ± 0.62	2–1, 3
<i>MCH</i> , пг	14.06 ± 0.19	14.51 ± 0.31	14.07 ± 0.21	
<i>MCHC</i> , %	37.40 ± 0.49	36.51 ± 1.05	38.04 ± 0.54	
<i>D</i> , мкм	4.99 ± 0.12	5.15 ± 0.15	4.96 ± 0.13	2–1, 3
<i>S</i> , мкм ²	24.9 ± 1.18	26.5 ± 1.54	24.6 ± 1.28	2–1, 3
<i>SS</i> , мкм ²	283 ± 23	298 ± 32	298 ± 22	
<i>HB</i> , г%/S	0.644 ± 0.064	0.644 ± 0.056	0.697 ± 0.091	
<i>F</i> (<i>HB</i> , мг/мм ³ . <i>RBC</i> . 4г ²)	45.5 ± 6.39	51.0 ± 7.35	51.3 ± 8.65	3–1*
<i>F</i> , гМт	2.6 ± 0.44	2.6 ± 0.53	2.0 ± 0.44	3–2, 1*
<i>WBC</i> , 10^3 /мкл	4.00 ± 0.37	3.94 ± 0.56	5.75 ± 0.96	
Гранулоциты, 10^3 /мкл	0.52 ± 0.08	0.60 ± 0.10	1.27 ± 0.33	3–1, 2
Агранулоциты, 10^3 /мкл	3.46 ± 0.35	3.35 ± 0.50	4.48 ± 0.67	
Нейтрофилы, 10^3 /мкл	0.41 ± 0.05	0.45 ± 0.08	1.15 ± 0.3	3–1, 2
Сумма нейтрофилов, %	11.31 ± 1.54	11.27 ± 1.43	19.07 ± 2.10	3–1, 2
Миелоциты, %	0.11 ± 0.08	0	0	
Метамиелоциты, %	0.38 ± 0.14	0.14 ± 0.14	0	
Палочкоядерные, %	3.20 ± 0.88	3.29 ± 0.36	6.29 ± 0.72	3–1, 2*
Сегментоядерные, %	8.18 ± 0.83	7.72 ± 1.22	12.77 ± 2.35	2–3*
Эозинофилы, %	2.11 ± 0.79	3.43 ± 1.03	1.34 ± 0.58	
Моноциты, %	7.66 ± 1.38	6.89 ± 0.98	4.53 ± 0.70	
Базофилы, %	0.56 ± 0.17	0.51 ± 0.19	0.33 ± 0.24	
Лимфоциты, %	77.75 ± 2.25	77.93 ± 2.26	74.73 ± 2.26	
Число животных	18	11	9	

Примечание. Приведены среднее значение и ошибка среднего; * – $p > 0.05 < 0.07$; 1, 2, 3 – группы особей; *D* – средний диаметр эритроцита; *S* – поверхность эритроцита; *SS* – поверхность эритроцитов в 1 мкл крови; *HB/S* – отношение концентрации *HB* к площади поверхности эритроцита; *F* – способность переносить кислород единицей объема крови.

обратная зависимость ($r = -0.67$) числа эритроцитов и нейтрофильных лейкоцитов.

При сопоставимых у трех видов полевок величины *HB*, *HT*, *RBC* выявлены межвидовые различия индексов эритроцитов. У красной полевки больше, чем у рыжей и красно-серой, величины *MCV*, *D*, *S* ($p < 0.05$), заметно больше значение *MCH* (см. табл. 1). По данным литературы [3, 7, 30], даже малейшее изменение *MCH* может стать причиной изменения формы и размера эритроцита, что в свою очередь повлияет на скорость высвобождения кислорода [31]. Можно полагать, что по такому механизму протекает обеспечение тканей кислородом у красной полевки. Не различаются между видами полевок значения показателей *MCH* и *MCHC*, при этом у красной полевки величина *MCH* максимальна, а *MCHC* минимальна, у рыжей и красно-серой, напротив, *MCH* минимальна, а *MCHC* максимальна. Разнонаправленность этих показателей можно отнести к видовой особенности эритроцитов, отражающей иной путь обеспечения ткани кислородом.

Эритроциты — главные носители гемоглобина, тесно связаны со способностью переносить кислород. Эта способность, обозначенная в литературе как *F*, привлекла внимание исследователей в теоретическом и практическом аспектах для сравнительной оценки функции эритроцитов [24]. Определяющим признаком *F* может служить площадь поверхности эритроцита — *S* [24], а у изучаемых нами полевок и параметров *D* и *MCV*. Параметры эритроцитов подвержены изменчивости, направленной на более эффективную функцию газообмена, поддержание кислородной емкости крови и более эффективное обеспечение организма кислородом в изменяющихся условиях, что нами было показано ранее у неполовозрелых особей рыжей полевки [13, 32].

Величина *F* в ряду полевок рыжая, красная и красно-серая имеет тенденцию к нарастанию, а нормированная к массе тела величина *F* у рыжей и красной полевок больше, чем у красно-серой (см. табл. 1). Полученные значения *F* сопоставимы с литературными данными [33], согласно которым наилучшая способность переносить кислород у рыжей полевки наблюдается поздней осенью и весной. Для нее характерны большой диапазон и резерв дыхательной активности, более высокий уровень метаболизма, чем у красно-серой. У последней потреб-

ление кислорода зимой ниже, чем у красной, и в отличие от нее не связано с повышением основного обмена [34].

Известно, что в условиях осенне-зимнего сезона животные подвергаются длительному воздействию холода. Адаптация к этим условиям носит черты гипоксии, индуцируя комплекс биохимических и цитогенетических изменений в клетках [14, 33]. В механизмы адаптации к гипоксии прежде всего включается гемоглобин [4]. Адаптационное увеличение сродства *HB* к кислороду доказано в экспериментах по выживанию млекопитающих и птиц при тяжелой гипоксии на большой высоте [4]. Результатом гематологической адаптации к гипоксии у жителей Тибета на больших высотах считается повышение значений *RBC*, *HT*, *HB*, *MCH*, *MCHC* и снижение *MCV* [7], аналогично у крыс — повышение *MCH* и снижение *MCV* [16]. Показатели *MCH* и *MCV* отражают один из признаков новой популяции эритроцитов в крови, что можно считать адаптивным ответом компенсаторно-приспособительного характера на условия пониженных температур [13, 16, 33]. Такую картину мы наблюдаем в наших экспериментах у красной полевки, у которой показатели *MCH*, *MCV*, наряду с *D* и *S*, также можно считать адаптивным ответом на условия пониженных осенних температур (см. табл. 1).

Согласно литературным данным [6, 35], механизм адаптивного ответа сводится к тому, что в результате изменений в эритроэне, активации биогенеза и структурных перестроек в клетке снижается продолжительность созревания эритроцитов, ускоряется выход в кровь ретикулоцитов. Ретикулоциты представляют собой более “толстые” клетки, не имеют центрального просвета, медленно выделяют кислород, т. е. функционально они менее активны, чем эритроциты. Видимо, такой механизм вполне объясняет максимальное число ретикулоцитов в крови рыжей полевки. Адаптивный ответ красно-серой полевки можно связать с активацией синтеза гемоглобина, о чем свидетельствует более высокое значение *MCHC* (см. табл. 1). Согласно данным авторов работы [6], различающиеся между видами полевок индексы эритроцитов могут быть следствием разной скорости окислительного метаболизма, обусловленного различиями метаболических процессов.

Лейкоциты — другой тип клеток крови. Они составляют часть иммунной системы организ-

ма. Изучение количества и состава лейкоцитов позволяет оценить эффективность защиты иммунной системы [10]. Наряду с нервной и эндокринной иммунная система играет существенную роль в регуляции физиологических функций, в поддержании температурной регуляции при холодовом стрессе путем мобилизации гормонов системы гипофиз – кора надпочечников [9, 10].

Концентрация и состав лейкоцитов не связаны с массой тела животных ($R\text{-}Pa_{24,46} = 1.387$, $p > 0.168$). Между видами полевок концентрация лейкоцитов не отличается, но различается их состав (см. табл. 1). Основную долю лейкоцитов (75–78%) составляют лимфоциты, их число между видами полевок не различается. Установлено, что в условиях гипоксии лимфоциты оказывают влияние на эритропоэз [29]. В жестких условиях осенне-зимнего сезона адаптация носит черты гипоксии [33]. В этот период наблюдается интенсивное воспроизводство эритроцитов, их концентрация наибольшая и они более мелкие [10, 29]. Это соответствует данным, полученным нами ранее на примере рыжей полевки [13].

Меньшую долю в крови полевок составляют нейтрофилы, базофилы, эозинофилы и моноциты. Известно, что эозинофилы реализуют первую линию защиты от паразитов [10]. Лимфоциты, эозинофилы, тромбоциты способны синтезировать биологически активные вещества [10], направленные на повышение устойчивости организма к воздействию внешних факторов. Вероятно, у красно-серой полевки главную роль в иммунной защите играет большее число палочко- и сегментоядерных нейтрофилов, чем у рыжей и красной ($p < 0.05$). Известно, что сегментоядерные нейтрофилы являются одним из факторов неспецифической резистентности – они обеспечивают фагоцитоз в тканях и на поверхностях слизистых [9]. Изменения показателей неспецифического клеточного иммунитета, связанные с фагоцитарной активностью лейкоцитов, показаны в эксперименте по адаптации крыс к гипотермии при локальном холодовом стрессе [9].

По нашим данным, кровь рыжей полевки включает все типы нейтрофилов, при этом величины, характеризующие ядерный сдвиг влево (миелоциты + метамиелоциты + палочкоядерные / сегментоядерные), у всех полевок сопоставимы (0.45, 0.44, 0.49). У нее выше, чем

у красно-серой, величина лимфоцитарно-нейтрофильного профиля (9.0 ± 1.2 против 4.4 ± 1.2 , $p < 0.04$; у красной – 8.9 ± 1.6). Кроме того, у рыжей полевки отмечена тенденция к увеличению ($p \geq 0.06$) в крови абсолютного числа лимфоцитов (0.174 тыс./г массы тела против 0.151 у красной и 0.165 у красно-серой) и моноцитов (0.0178 тыс./г массы тела против 0.015 у красной и 0.011 у красно-серой), что отражает благоприятный симптом [16], поскольку эти клетки способны стимулировать функцию кроветворения в органах, с чем можно связать наибольшее число ретикулоцитов.

При изучении активности системы пероксидаза – эндогенная перекись водорода лейкоцитов, обладающей противовирусным и противомикробным действием, было установлено [23], что наибольшей активностью обладают лейкоциты красной полевки, у которой преобладает число высокоактивных клеток (см. табл. 2, А); у красно-серой полевки функцию этой системы обеспечивает большее число, но менее активных лейкоцитов (С). Схожие показатели активности системы пероксидаза – эндогенная перекись водорода лейкоцитов обнаружены нами ранее у красной полевки, отловленной в летний период с условно чистых территорий [32]. Участие различных типов клеток и их функции в работе иммунной системы можно интерпретировать как ответ, обусловленный эколого-физиологическими особенностями видов.

Изменчивость показателей лейкоцитов авторы работы [18] связывают с численностью популяции. Ранее нами было установлено [25], что показатели системы крови различаются даже при одной фазе популяционного цикла, поэтому приписать различия эффектам, зависимым от плотности популяции, представляется маловероятным. Кроме того, у всех трех исследуемых видов полевок не выявлено спленоmegалии, видимых поражений внутренних органов, с чем можно было бы связать более высокие величины нейтрофилов у красно-серой полевки.

О том, что физиологические и гематологические параметры могут включаться в таксономическую взаимосвязь, известно давно [37]. Если число, форма и размер эритроцитов имеют отношение к метаболизму животных, то, по мнению авторов [37], может существовать корреляция между числом, объемом эритроцитов и массой разных видов животных. У изучаемых нами ви-

Таблица 2. Активность системы пероксидаза — эндогенная перекись водорода лейкоцитов у неполовозрелых осенних полевок трех видов

Вид	Показатель	Тип клеток и число, %				K
		A	B	C	D	
<i>Cl. glareolus</i> (18)	M	4.70	5.14	4.90	85.30	29.29
	s.e.	1.24	0.69	0.76	1.78	4.26
	минимум	0.00	1.75	0.97	65.48	4.85
	максимум	15.50	11.31	12.40	97.09	76.79
	S.D.	5.28	2.92	3.20	7.57	18.07
<i>Cl. rutilus</i> (11)	M	8.16*	5.60	2.13*	84.11	37.80
	s.e.	1.33	1.65	0.47	2.19	5.25
	минимум	2.68	0.86	0.00	64.00	19.64
	максимум	16.00	21.00	5.00	89.55	81.00
	S.D.	4.42	5.48	1.57	7.26	17.42
<i>Cr. rufocanus</i> (9)	M	2.73*	4.14	6.97*	85.38	23.44
	s.e.	1.36	1.31	1.46	3.54	7.10
	минимум	0.00	0.00	0.00	63.74	5.69
	максимум	12.64	12.09	12.82	97.56	73.63
	S.D.	4.07	3.92	4.39	10.63	21.31

Примечание. * — $p > 0.05 < 0.07$; M — среднее значение, s.e. — стандартная ошибка среднего, S.D. — стандартное отклонение, K — суммарный коэффициент активности; в скобках — число животных.

дов полевок не установлено межвидовой корреляции массы тела ни с числом эритроцитов ($r = -0.32$, $r = 0.29$, $r = -0.07$), ни с их объемом ($r = -0.25$, $r = -0.50$, $r = -0.10$). В большей мере масса тела скоррелирована с костным мозгом и селезенкой ($R\text{-Pa}_{8,64} = 6.52$, $p < 0.001$).

По комплексу показателей системы крови, полученных в эксперименте, с помощью дискриминантного анализа установлена классификация полевок по группам (таксономия). Вошедшие в модель показатели ($F_{32,40} = 5.400$, $p < 0.0000$) сформировали в плоскости двух первых канонических дискриминантных функций различающиеся группы животных ($F_{34,38} = 5.248$, $p < 0.05$; см. табл. 3 и рис. 1). В первую (КДФ 1 включает 89.52% объясняемой дисперсии) наибольший вклад вносят эритроциты и ретикулоциты, во вторую (КДФ 2 — 10.48% объясняемой дисперсии) — нейтрофилы, тромбоциты, гематокрит, объем эритроцитов (см. табл. 4). Наиболее обособлены выборки рыжей и красно-серой полевок, группа красной полевки занимает промежуточное положение (см. рис. 1). Установленная классификация полевок по комплексу показателей системы крови вполне сопоставима с наиболее надежным методом таксономии — кариосистематики, где число и размер хромосом различаются между полевками рыжей, красной и красно-серой, и здесь красно-серая наиболее обособлена [38].

Таблица 3. Результаты дискриминантного анализа совокупности показателей системы крови у трех видов полевок

Виды полевок	Группы особей		
	1	2	3
<i>Cl. glareolus</i> (1)		3.600	13.496
<i>Cl. rutilus</i> (2)	17.903		5.312
<i>Cr. rufocanus</i> (3)	77.688	37.426	

Примечание. Над диагональю — $F_{17,19}$ значения, под диагональю — квадрат расстояния Махаланобиса; $p < 0.05$.

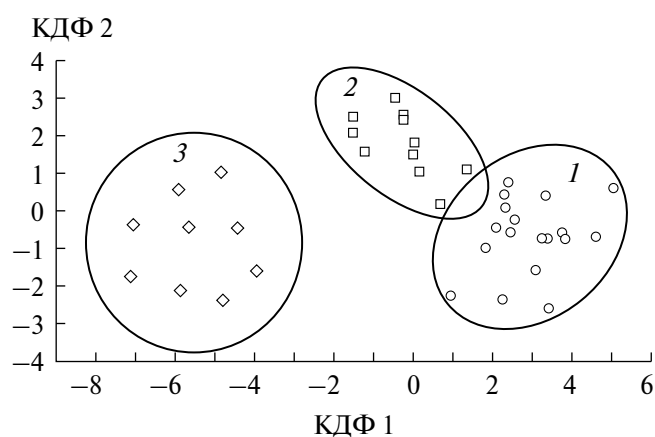
**Рис. 1.** Расположение трех видов полевок в плоскости двух первых главных канонических дискриминантных функций (КДФ 1, КДФ 2) по данным комплекса показателей системы крови: 1 — *Cl. glareolus*, 2 — *Cl. rutilus*, 3 — *Cr. rufocanus*.

Таблица 4. Дискриминантный анализ. Факторная структура, корреляционные переменные системы крови

Переменные	КДФ 1	КДФ 2	<i>p</i>
<i>RBC</i> , 10 ⁶ /гМт	0.224	−0.034	0.004
<i>RBC</i> , 10 ⁶ /мкл	−0.078	−0.132	0.161
<i>MCV</i> , мкм ³	0.026	0.463	0.003
Нейтрофилы, тыс./мкл	−0.183	−0.204	0.006
Ретикулоциты, %	0.123	−0.013	0.016
<i>WBC</i> , тыс./мкл	−0.100	−0.140	0.079
Костный мозг, 10 ⁶ клеток/бедро	0.008	0.108	0.106
Миелоциты, %	0.060	−0.120	0.023
Лимфоциты, %	0.041	0.062	0.323
<i>HT</i> , %	−0.067	0.137	0.008
Палочкоядерные, %	−0.124	−0.148	0.072
Лимфоциты, тыс./мкл	−0.081	−0.129	0.130
<i>PLT</i> , тыс./мкл	−0.057	−0.280	0.006
Эозинофилы, тыс./мкл	−0.001	0.052	0.058
Эозинофилы, %	0.026	0.205	0.246
<i>Hb</i> , г%	−0.071	0.012	0.234
<i>MCH</i> , пг	−0.006	0.205	0.274

Примечание. Жирным выделены коэффициенты корреляционных переменных при $p < 0.05$.

Изучив параметры эритроцитов и показатели крови многочисленных видов и родов животных, авторы работы [8] сделали вывод о том, что размер эритроцитов зависит не только от массы тела, но и от многих эндогенных и экзогенных факторов. Согласно литературным данным [3, 24, 27], дыхательная функция крови зависит от вида животных, их активности и связанного с ней запроса тканей в кислороде. Установлено, что рыжая полевка активна в любое время суток, но преимущественно в сумеречное и ночное время и избегает открытых пространств [39]. Красную полевку отличают от рыжей максимальные размеры ее индивидуальных участков, высокий уровень подвижности и суточной активности, стремление к социальным контактам, что требует повышенных энергетических затрат и иммунной защиты [4, 18, 33, 39]. Красно-серая полевка наиболее обособлена, избегает контактов с особями других видов, что характерно и для более крупных животных вида *Craseonomys* [см. 5, 36]. Одной из причин разделения территорий может быть также разный спектр потребляемых кормов [41, 42], оказывающих влияние на показатели крови. Красно-серую полевку также отличает от рыжей и красной то, что она не образует гибри-

дов ни с одним из этих видов [2, 36]. Несовпадающий период размножения исключает возможность их скрещивания [2], тогда как красная и рыжая скрещиваются в эксперименте, а в особых условиях и в природной среде [2, 36, 40].

Таким образом, можно заключить, что результаты исследования морфофизиологических показателей системы крови у трех видов неполовозрелых полевок вполне соответствуют данным литературы о том, что любые природные популяции различны, характеризуются определенными элементами ее структуры, взаимоотношениями организма со средой [1, 2, 34, 35, 41, 42].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование параметров системы крови у трех близкородственных видов неполовозрелых полевок (рыжей, красной и красно-серой) сопоставимого репродуктивно-возрастного состояния, отловленных осенью в один срок с одной территории, дает основание полагать, что животные представляли физиологически однородный материал, принятый за основу для точного анализа значений между группами.

Выявленный видоспецифический ответ системы крови трех видов полевок на условия пониженных осенних температур свидетельствует об их разных приспособительных реакциях. Установлены межвидовые различия количества, структуры и состава параметров системы крови, проявляющиеся на клеточном уровне у красной и рыжей полевок, на клеточно-органном — у красно-серой. Существенный вклад в процессы дыхательной и защитной функций крови у красно-серой полевки вносит селезенка.

При схожей у трех видов полевок способности переносить кислород единицей объема крови, отражающей сходное физиологическое состояние организма и экологическую ситуацию, пути обеспечения тканей кислородом у них разные: у красной полевки адаптивный ответ “красной” крови состоит в перестройке эритрона, направленной на увеличение размеров эритроцитов; у рыжей он направлен на увеличение активации биогенеза и структурных перестроек, снижение продолжительности созревания эритроцитов, выход в кровь ретикулоцитов; у красно-серой полевки включает активацию синтеза гемоглобина, увеличение его концентрации в эритроците и в целом в крови. Различающиеся величины индексов эритроцитов, свойственных каждому

виду, можно считать адаптивной реакцией компенсаторно-приспособительного характера к условиям пониженных температур.

Адаптивные особенности в “белой” крови сводятся к разному числу, составу и функции лейкоцитов. Поддержание иммунной защиты у красной полевки осуществляют лейкоциты, обладающие повышенной активностью системы пероксидаза — эндогенная перекись водорода, у красно-серой более низкую активность этой системы выполняет увеличенное число клеток, в том числе нейтрофилов.

По комплексу показателей системы крови с помощью дискриминантного анализа установлена надежная информация о классификации изученных видов полевок (таксономия), что вполне соответствует данным литературы, полученным на уровне клеток (кариосистематика) и популяций. Выявленные структурно-функциональные особенности показателей эритроцитов у трех близкородственных видов полевок отражают физиологический механизм поддержания концентрации гемоглобина в крови, они имеют значение в решении вопросов гомеостаза животного организма в условиях измененной среды.

Результаты исследования показателей крови и кроветворных органов у трех изученных видов полевок могут углубить представление о механизмах видовой классификации, о специфических адаптациях к условиям среды. Изучение морфофизиологических показателей системы крови полевок может способствовать решению задач, связанных с регуляцией их численности, имеющей важное эпидемиологическое и народнохозяйственное значение.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность Ю.А. Давыдовой за предоставленную возможность забора экспериментального материала у полевок из природных популяций, оценку видовой принадлежности и репродуктивно-возрастного состояния, К.В. Маклакову — за консультирование по вопросам статистической обработки экспериментальных данных.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Протоколы с использованием животных были одобрены Комиссией по этическим нормам Ин-

ститута экологии растений и животных УрО РАН (протокол № 3 от 18.12.2014 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у нее нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
2. Орлов В.Н. Становление изолирующих механизмов у полевок рода *Clethrionomys* // Проблемы эволюции. Новосибирск, 1968. Т. 1. С. 184–194.
3. Kostecka-Myrcha A. The ratio of amount of haemoglobin to total surface area of erythrocytes in mammals // Acta Theriol. 2002. V. 47. S. 1. P. 209–222.
4. Storz J.F. Hemoglobin–oxygen affinity in high-altitude vertebrates: is there evidence for an adaptive trend? // J. Exper. Biol. 2016. V. 219. P. 3190–3203.
5. Igboke C.O., Aginab O.A., Okoye C.N., Onojad R.I. Haematological and serum biochemistry profile of the juvenile wild African giant rat (*Cricetomys gambianus*, Waterhouse — 1840) in Nsukka, South-Eastern Nigeria — a preliminary investigation // J. Appl. Animal Res. 2017. V. 45. № 1. P. 190–194.
6. Siegel A., Walton R.M. Hematology and biochemistry of small mammals // Ferrets, Rabbits and Rodents. Ed. Carpenter J.W. S. 1.: Elsevier Science, 2020. P. 569–582.
7. Basak N., Norboo T., Mustak M.S., Thangaraj K. Heterogeneity in hematological parameters of high and low altitude tibetan populations // J. Blood Med. 2021. V. 12. P. 287–298.
8. Kizhina A.G., Kalinina S.N., Uzenbaeva L.B. et al. Comparative study of erythrocyte morphology and size in relation to ecophysiological adaptations in rodentia species // Russ. J. Theriol. 2020. V. 19. № 2. P. 161–171.
9. Шагров Л.Л., Шутский Н.А., Капустин С.Л., Малявская С.И. Динамика гематологических показателей крови крыс после локального холодового повреждения // Труды Карельского науч. центра РАН. 2019. № 12. С. 86–92.
10. Черешнев В.А., Юшков Б.Г., Климин В.Г., Лебедева Е.В. Иммунофизиология. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 260 с.
11. Wołk E. Seasonal and age changes in leukocyte indices in shrews // Acta Theriol. 1981. V. 26. № 12. P. 219–229.
12. Тарахтий Э.А., Давыдова Ю.А. Сезонная изменчивость показателей системы крови рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) разного репродуктивного состояния // Изв. РАН. Сер. биол. 2007. № 1. С. 14–25.
13. Тарахтий Э.А., Сумин М.Н., Давыдова Ю.А. Изменчивость показателей “красной” крови ры-

- жей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в зависимости от сезона и репродуктивного состояния особей // Успехи соврем. биол. 2009. Т. 129. № 2. С. 191–197.
14. Емкужеева М.М. Сравнительный анализ адаптивных реакций системы крови и интерьерных признаков дикоживущих и синантропных грызунов семейства Muridae к условиям гор центральной части Северного Кавказа: Автореф. дис... канд. биол. наук. ФГБОУ ВПО “Саратовский гос. ун-т им. Н.Г. Чернышевского”, 2013. 19 с.
 15. Боттаева З.Х., Темботова Ф.А., Емкужеева М.М. и др. Влияние эколого-географических факторов в широтно-долготном градиенте на систему “красной” крови автохтона Кавказа – гудаурской полевки (*Chionomys gud*) // Экология. 2019. № 1. С. 30–39. [Bottaeva Z.Kh., Tembotova F.A., Emkuzheva M.M. et al. Effect of ecogeographic factors along latitudinal-longitudinal gradient on the red blood system of the caucasian snow vole (*Chionomys gud*), a species autochthonous to the Caucasus // Russ. J. Ecol. 2019. V. 50. № 1. P. 34–42.]
 16. Разумникова О.М., Шандаулов А.Х., Мажбич Б.И. Гемодинамика малого круга кровообращения и показатели крови у крыс при длительной высокогорной гипоксии // Бюлл. эксперимент. биол. и медицины. М.: Медицина, 1989. Т. CVII. № 5. С. 526–528.
 17. Wiger R. Seasonal and annual variations in the prevalence of blood parasites in cyclic species of small rodents in Norway with special reference to *Clethrionomys glareolus* // Ecography. 1979. V. 2. № 3. P. 169–175.
 18. Лазуткин А.Н., Ямборко А.В., Киселев С.В. Энергетические и иммунные показатели красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) в условиях разной плотности популяции (бассейн р. Колымы) // Экология. 2016. № 6. С. 461–467.
 19. Udroui A. Sgura rates of erythropoiesis in mammals and their relationship with lifespan and hematopoietic stem cells aging // Biogerontology. 2019. № 20. P. 445–456.
 20. Тарахтий Э.А., Давыдова Ю.А. Параметры системы крови красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*) разного репродуктивного состояния // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования. Нижний Тагил, 2012. Ч. 2. С. 254–257.
 21. Сведения Гидрометеоцентра. Висим. Архив погоды: “<https://www.pogodaiklimat.ru>”.
 22. Директива 2010.63.EU Европейского парламента и Совета Европейского Союза от 22 сентября 2020 года по охране животных, используемых в научных целях.
 23. Роговин В.В., Бут П.Г. Способ определения активности системы пероксидаза – эндогенный пероксид водорода в лейкоцитах крови на мазках: Патент РФ № 2022241 С1 от 30.10.1994 в регистрации государственных патентов.
 24. Kostecka-Myrcha A. Regularities of variation of the haematological values characterizing the respiratory function of blood in mammals // Acta Theriol. 1973. V. 18. № 1. P. 1–56.
 25. Тарахтий Э.А., Давыдова Ю.А., Кишняев И.А. Межгодовая изменчивость показателей системы крови флуктуирующей популяции европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Изв. РАН. Сер. биол. 2007. № 6. С. 735–764.
 26. Тодоров Й. Клинические лабораторные исследования в педиатрии. София: Медицина и физкультура, 1966. Изд. 5-е. 1038 с.
 27. Галанцев В.П., Туманов И.Л. Эколого-физиологическая характеристика дыхательной функции крови и легочного дыхания грызунов // Вестник экологии. 1970. № 4. С. 47–51.
 28. Юшков Б.Г., Климин В.Г., Северин М.В. Система крови и экстремальные воздействия на организм. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. 201 с.
 29. Тишевская Н.В., Геворкян Н.М., Козлова Н.И. Современный взгляд на роль Т-лимфоцитов в регуляции эритропоэза // Успехи соврем. биол. 2016. Т. 36. № 1. С. 81–95.
 30. Kostecka-Myrcha A. Variation of morpho-physiological indices of blood in *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) // Acta Theriol. 1967. V. 12. № 13. P. 191–222.
 31. Аникеева Н.В. Влияние модификации мембраны эритроцитов на скорость высвобождения кислорода // Вопросы мед. химии. 1990. № 3. С. 59–60.
 32. Тарахтий Э.А., Мухачева С.В. Характеристика системы крови рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в градиенте хронического химического загрязнения среды // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 5. С. 1–11.
 33. Сафронов В.М. Адаптивные особенности терморегуляции поддержания энергетического баланса у мышевидных грызунов // Вестник Том. гос. ун-та. Биология. 2009. № 4 (8). С. 47–61.
 34. Ковальчук Л.А. Эколого-физиологические и биохимические основы адаптации лесных полевок (род *Clethrionomys*) // Экология. 1989. № 3. С. 87–89.
 35. Cline M.J., Berlin M.I. The reticulocyte count as an indicator of erythropoiesis. // Amer. J. of Clinical Pathology. 1963. V. 39. P. 121–128.
 36. Большакова Н.П. Эколого-физиологические и этологические характеристики популяций лесных полевок (род *Clethrionomys*) при совместном обитании: Автореф. дис... канд. биол. наук. Томск, 2010. 27 с.
 37. Dunaway P.B., Lewis L.L. Taxonomic relation of erythrocyte count, mean corpuscular volume and body-weight in mammals // Nature. 1965. V. 205. P. 481–484.
 38. Быкова Г.В., Гилева Э.А., Большаков В.Н. Кари-

- осистематика *Clethrionomys alticola* (Rodentia, Microtinae). Кариотипы и межпопуляционная хромосомная изменчивость *Cl. frater*, *Cl. glareolus*, *Cl. rufocanus* и *Cl. rutilus* // Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. 128 с.
39. Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. 351 с.
40. Бородин А.В., Давыдова Ю.А., Фоминых М.А. Природный гибрид красной (*Clethrionomys rutilus*) и рыжей (*Clethrionomys glareolus*) полевков (Rodentia, Arvicolinae) на Среднем Урале // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 5. С. 634–640.
41. Жигальский О.А. Пространственно-временные взаимоотношения трех симпатрических видов полевков (Mammalia: Rodentia) на Южном Урале // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 6. С. 480–490.
42. Grigorkina E.B. Natural radioresistance as a criterion of spices (as exemplified by Large Taxa of the order Rodentia) // Doklady Biological Sciences. 2002. V. 385. P. 371–373.

COMPARATIVE ANALYSIS OF BLOOD SYSTEM INDICATORS OF THREE SPECIES OF IMMATURE FOREST VOLES UNDER CONDITIONS OF LOW AUTUMN TEMPERATURES

E. A. Tarakhtii*

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,
Russia, 620144, Ekaterinburg*

**e-mail: tar@ipae.uran.ru*

Abstract — Quantitative structural and functional indicators of the blood system were studied in immature autumn individuals of closely related species: bank, red, and red-gray voles (18, 11, and 9 individuals, respectively), constituting a reserve population in the autumn–winter period, to assess the adaptive response to low temperature conditions. Interspecies differences in the size of the diffusion surface and the degree of hemoglobinization of erythrocytes, typical for each species, have been identified. The three species of voles with a similar ability to carry oxygen per unit volume of blood have different mechanisms for providing tissues with oxygen. The identified differences in the responses of blood parameters (reticulocytes, erythrocyte indices, and leukocyte composition) reflect the physiological mechanism of maintaining hemoglobin concentration in the blood, being therefore of great importance in solving issues of homeostasis of the body in a changing environment. Based on a set of experimental data, groups of voles (taxonomy) corresponding to the classification of species were identified using discriminant analysis.

Keywords: erythrocytes, leukocytes, bone marrow and spleen cells, forest voles, late autumn