

УДК 599.323.4:591.11:591.543.4

МЕЖГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СИСТЕМЫ КРОВИ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ ПОПУЛЯЦИИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*Clethrionomys glareolus*)

© 2007 г. Э. А. Тарахтий, Ю. А. Давыдова, И. А. Кшнясев

Институт экологии растений и животных УрО РАН, 620042 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: tar@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 10.06.2006 г.

Изучены количественные и структурные показатели системы крови рыжей полевки разного репродуктивно-возрастного состояния (перезимовавшие особи, половозрелые сеголетки и неполовозрелые сеголетки) в разные годы, соответствующие разным фазам популяционного цикла. Выявлены межгодовые изменения ряда признаков системы крови у особей каждого репродуктивного состояния, не зависящие от фазы популяционного цикла.

Устойчивое существование популяций многих видов мелких млекопитающих обеспечивается многолетними и (или) сезонными изменениями их структуры (Шварц и др., 1964; Жигальский, Кшнясев, 2000; Оленев, 2002; Давыдова, Кшнясев, 2004). Репродуктивно-возрастная структура популяции соответствует определенному интервалу сезонного и многолетнего цикла, отражает соотношение половозрелых и неполовозрелых особей, характеризующихся различной устойчивостью к внешним факторам (Оленев, Григоркина, 1998), специфичными морфофизиологическими (Шварц и др., 1968), гематологическими (Тарахтий и др., 2005) и другими признаками.

Исследование механизмов устойчивости биологических систем является фундаментальной проблемой биологии, проводится на разных уровнях биологической организации: от молекулярного до популяционного. Одним из подходов к исследованию механизмов адаптации популяционного уровня может служить изучение физиологических особенностей организма и его систем. Известны сопряженные с динамикой плотности популяции изменения ряда физиолого-биохимических (Чернявский и др., 2003), гематологических показателей и массы тела (Wolk, Kozlowski, 1989). Поскольку нейрогуморальная система организма реагирует на изменение внешних факторов (фотопериод, температура среды, кормовые ресурсы (Калабухов, 1969)), то тестовой можно использовать многофункциональную систему крови животного. Изменение ее реактивности является одним из ранних и чувствительных критериев оценки влияния экологических факторов на организм (Козинец и др., 1993), что позволяет анализировать механизм регуляции процессов кроветворения (Комар, 1992). Оценка размеров и формы эритроцитов способствует пониманию механизма поддержания концентрации гемоглобина в

крови (Kostelecka-Murcha, 1967, 2002) и гомеостаза организма в целом, позволяет выявить ранние изменения, не выявляемые стандартными методами (Тарахтий, Кардолина, 1995; Цыб и др., 1996).

Эритроциты крови при внешней простоте и кажущейся однородности не одинаковы в функциональном отношении (Клиорин, Тиунов, 1974). Динамика состава популяции эритроцитов изменяется: в раннем онтогенезе она сложнее, чем в зрелом возрасте, потому что созревание клеток модифицируется в зависимости от созревания всего организма и меняющейся с возрастом локализации эритропоэза. Вклад эритроцитов в оксигенацию и газотранспортную функцию не может быть одинаковым из-за разного соотношения их групп, поэтому функциональная активность всей популяции клеток может меняться, что является одним из способов регуляции функций системы крови (Физиология ..., 1979).

В основе изменчивости состава популяции эритроцитов и структуры клеток лежит энергетический механизм (Калабухов, 1969), являющийся пусковым звеном к адаптации, на основе которого на уровне целостного организма возможен прогноз изменения метаболизма и структуры, т.е. адаптация имеет и структурную значимость (Баевский, 1979).

Наряду с изменчивостью эритроцитов в широких пределах варьируют и показатели “белого” ростка крови. Изменение показателей крови у мелких млекопитающих связывают с условиями обитания, возрастом животных, временем года (Истомина и др., 1971; Барагунова, 1994; Ковальчук, Ястребов, 2003), плотностью популяции (Чернявский, Лазуткин, 2003), репродуктивным состоянием животных (Тарахтий и др., 2005) и другими факторами.

Для лесных полевков, населяющих южно-таежные леса Среднего Урала, в динамике численности установлен трехлетний популяционный цикл (Давыдова, Кшнясев, 2004). При этом каждая фаза цик-

ла (“депрессия”, “рост” и “пик”) имеет специфическую сезонную динамику плотности и демографической структуры (Давыдова, 2004). Представляется целесообразным исследовать изменчивость показателей системы крови мелких млекопитающих у животных разного репродуктивно-возрастного состояния, что может характеризовать не только состояние особей, но и внести вклад в оценку факторов, связанных с цикличностью популяционной динамики.

Цель настоящего исследования – оценить особенности показателей крови и кровяной ткани европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) разного репродуктивно-возрастного состояния в различные годы в течение популяционного цикла, когда численность и структура популяции непостоянны.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Европейская рыжая полевка – широко распространенный и доминирующий вид в сообществе мелких млекопитающих в южно-таежной зоне Среднего Урала.

Для изучения демографических параметров популяции, межгодовой и сезонной динамики численности ежегодно весной, летом и осенью в период 1995–2004 гг. проводили отловы стандартным методом ловушко-линий (Карасева, Телицына, 1996) в условно-коренных и коренных пихтово-еловых лесах Висимского государственного природного биосферного заповедника (южная темнохвойная тайга, Средний Урал, Сутоцкий низкогорно-кряжевый район, 57°22′ с.ш., 59°46′ в.д., 538 м над ур. м.).

Для изучения показателей системы крови отловы животных проводили в тех же местах с помощью живоловок в мае, июле и сентябре ежегодно в период 2001–2004 гг. У каждой особи в условиях лаборатории определяли массу тела, морфофизиологические показатели (Шварц и др., 1968), пол и состояние генеративных органов, календарный возраст (Оленев, 1989). По набору признаков животных классифицировали по репродуктивно-возрастным группам: перезимовавшие особи, сеголетки половозрелые и сеголетки неполовозрелые. Определяли количество лейкоцитов, эритроцитов, концентрацию гемоглобина в крови, величину гематокрита, форменных элементов крови, число клеток костного мозга в диафизе бедренной кости по методам стандартным и прилагаемым к приборам. Доли эритроцитов разного диаметра (в диапазоне 3.5–8.9 мкм, всего 10 точек) оценивали с помощью Celloscope 401 (фирма “Lars Yungberg & Co”, Швеция), гематокрит (Ht) с помощью Hawksley Micro-Haematocrit Centrifuge и Hawksley Micro-Haematocrit Reader (Англия), концентрацию гемоглобина в крови (Hb) с помощью Linzon 3 Photometer (Швеция). Вычисляли средний диаметр (D), объем (MCV), площадь поверхности эритроцитов

(S), содержание (MCH) и концентрацию гемоглобина (MCHC) в эритроците (Лабораторные методы..., 1987), способность крови переносить кислород (E) (Kostelecka-Murcha, 1973). Число эритроцитов и клеток в костном мозге нормировали на массу тела, поскольку их количество изменяется с возрастом (Юшков и др., 1999). Исследуемые показатели оценены у 186 особей. В анализ не включены беременные самки и молодые особи с массой тела менее 15 г.

Статистическую обработку данных проводили с помощью методов дискриминантного и дисперсионного анализа, используя пакет статистических программ “Statistica” (StatSoft, 2001). Для всех статистических тестов принят 5%-ный уровень значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате многолетних наблюдений в динамике численности популяции европейской рыжей полевки установлен трехлетний цикл, характеризующийся фазами цикла: “депрессия”, “рост” и “пик” (рис. 1), при этом каждая из фаз имеет специфическую динамику плотности и демографической структуры (Давыдова, Кшнясев, 2004). На основе структуры популяции в 2001–2004 гг. (табл. 1, трехлетний цикл: “пик” – 2001 г., “депрессия” – 2002 г., “рост” – 2003 г., “пик” – 2004 г.) были сформированы 12 групп животных по репродуктивно-возрастному состоянию особей для сравнительной оценки показателей системы крови. Это перезимовавшие особи, отловленные весной (1) и осенью (2) 2001 г., весной (3) и летом (4) 2003 г., весной (5), летом (6) и осенью (7) 2004 г.; половозрелые сеголетки, отловленные осенью 2002 г. (8) и 2003 г. (9); неполовозрелые сеголетки, отловленные осенью 2001 г. (10), 2003 г. (11) и 2004 г. (12).

С помощью дискриминантного анализа установлено, что группы животных различимы между собой (табл. 2). Согласно классификационной матрице 78% всех животных соответствовали априорной классификации, при этом наибольшее соответствие (50–100%) отмечено в группах перезимовавших (1, 4, 5, 6, 7) и неполовозрелых особей (10, 11, 12), наименьшее (до 35%) – среди размножавшихся сеголеток.

С помощью дисперсионного анализа установлена изменчивость показателей в зависимости от года отлова ($R\text{-}P_{54,226} = 3.51$; $p < 0.0001$), репродуктивного состояния особей ($R\text{-}P_{54,226} = 3.28$; $p < 0.0001$), взаимодействия этих факторов ($R\text{-}P_{108,451} = 2.39$; $p < 0.0001$). Влияние на показатели пола животных несущественно ($R\text{-}P_{25,189} = 0.842$; $p = 0.685$), на основании чего данные самцов и самок представлены единой средней. В статистическую модель не могут быть одновременно включены как независимые коррелированные переменные возраст и репродуктивное состояние животных. Из результатов анали-

за видно, что для корректной оценки межгодовой изменчивости показателей важно учитывать репродуктивное состояние особей. На основании специфичности структуры популяции (табл. 1) межгодовая изменчивость отдельных показателей оценена у перезимовавших весенних и осенних особей, неполовозрелых сеголеток с использованием двухфакторной модели дисперсионного анализа, у перезимовавших летних особей и половозрелых осенних сеголеток – однофакторной модели.

У перезимовавших особей, отловленных в мае 2001, 2003 и 2004 гг., составляющих в структуре популяции 100, 43 и 100% соответственно и различимых между собой (табл. 2), не изменяется число клеток в костном мозге, концентрация гемоглобина в крови, число лейкоцитов и эритроцитов в крови (табл. 3). В динамике последних (в том числе нормированных на массу тела) заметна тенденция к нарастанию их количества, которое к 2004 г. становится различимым и только между самцами (10.0 против 7.7 млн/мкл в 2001 г.). У перезимовавших полевок во все годы наблюдений было не одинаковым соотношение эритроцитов разного диаметра, в том числе в сопоставимые по фазе популяционного цикла. Так, в 2001 г. у животных наблюдали больше эритроцитов с диаметром 7.3–5.4 мкм и меньше с диаметром 3.5 мкм, вследствие чего в этом году были получены клетки с большим и средним диаметром и площадью поверхности. В 2003 г. было меньше (8.2 против 20.9%) эритроцитов с диаметром 6.1 и 5.4 мкм относительно данных 2001 г. и больше (73%) с диаметром ниже среднего (4.0 и 3.5 мкм) по сравнению с таковыми в 2001 г. (51%) и 2004 г. (66%). При этом средний объем эритроцита, содер-

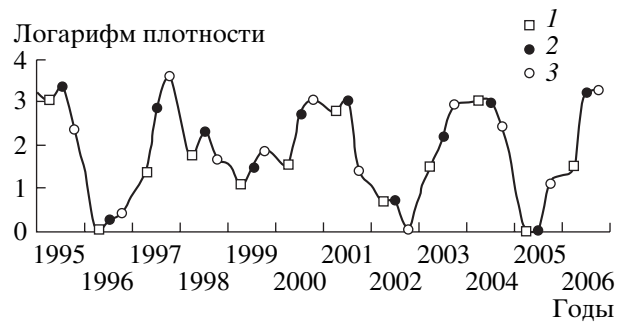


Рис. 1. Динамика плотности населения рыжей полевки (1995–2006 гг.): 1 – весна, 2 – лето, 3 – осень.

жание и концентрация гемоглобина в эритроците, способность переноса гемоглобина единицей объема крови (E) не претерпели статистически значимых межгодовых изменений.

Варьировала и концентрация лейкоцитов в крови, она максимальна у перезимовавших особей 2003 г. Среди лейкоцитов у рыжей полевки преобладали лимфоциты. Их было больше у особей в 2001 г. (72%), чем в 2003 г. (64%) и 2004 г. (66%), больше была и величина отношения числа лимфоцитов к числу нейтрофилов (7.98, 2.78 и 4.53 соответственно), отражающая реактивность организма (Машнева и др., 1984). По данным формулы крови у особей 2004 г. было больше палочкоядерных нейтрофилов и получена максимальная величина отношения их числа к числу сегментоядерных (0.65 против 0.15, 0.54). Как видно, изменяется не только концентрация лейкоцитов в крови, но и соотношение

Таблица 1. Репродуктивно-возрастная структура популяции рыжей полевки, (2001–2004 гг.)

Год (фаза цикла)	Дата начала отлова	Репродуктивно-возрастные группы			Всего животных
		перезимовавшие	сеголетки		
			половозрелые	неполовозрелые	
2001 (“пик”)	15.05	23	0	0	23
	19.07	10	0	31	41
	16.10	0	0	3	3
2002 (“депрессия”)	19.05	2	0	0	2
	22.07	0	1	1	2
	23.08	0	0	0	0
2003 (“рост”)	20.05	3	4	0	7
	21.07	0	16	0	16
	10.10	0	6	16	22
2004 (“пик”)	11.05	20	0	0	20
	05.08	9	0	9	18
	06.10	1	0	21	22

Таблица 2. Структура популяции рыжей полевки и результаты дискриминантного анализа

Репродуктивно-возрастная группа	Перезимовавшие особи							Сеголетки				
								половозрелые		неполовозрелые		
	05.2001 г.	09.2001 г.	05.2003 г.	07.2003 г.	05.2004 г.	07.2004 г.	09.2004 г.	09.2002 г.	09.2003 г.	09.2001 г.	09.2003 г.	09.2004 г.
Число животных	33	8	5	2	15	5	5	4	12	38	35	24
Группа	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1		6.29*	2.26*	7.40*	27.46*	9.03*	18.16*	21.38*	63.44*	129.70*	154.95*	89.87*
2	9.00*		0.90	6.64*	5.12*	1.27	6.79*	14.30*	24.30*	27.97*	35.97*	25.22*
3	14.45*	6.70		2.75*	0.08	1.27	1.80	4.57*	4.45*	5.36*	5.90*	3.67*
4	47.19*	49.3*	33.99*		4.83*	5.90*	3.35*	10.34*	11.53*	13.05*	13.68*	9.55*
5	17.45*	8.60*	0.50	32.02*		4.88*	6.38*	10.88*	26.32*	52.18*	54.05*	32.01*
6	15.71*	3.53	9.79	45.62*	9.71*		3.45*	14.07*	23.35*	25.62*	31.05*	21.84*
7	31.61*	18.90*	13.93	25.89*	12.69*	10.68*		18.16*	32.51*	42.40*	43.46*	26.97*
8	70.27*	61.92*	42.38*	95.95*	38.45*	65.32*	84.29*		0.66	2.99*	0.72	5.25*
9	51.52*	45.11*	30.30*	78.48*	27.92*	50.57*	70.40*	2.43		5.48*	1.60	12.65*
10	46.77*	39.29*	34.05*	82.93*	31.79*	43.91*	72.67*	9.74*	4.31*		10.95*	40.96*
11	59.92*	51.46*	37.62*	87.28*	34.34*	54.03*	75.62*	2.35	1.30	3.95*		25.06*
12	41.55*	37.99*	23.66*	61.66*	22.76*	39.66*	48.97*	17.67*	11.23*	17.87*	11.59*	

Примечание. Под диагональю – квадрат расстояния Махаланобиса, над диагональю – $F_{66.861}$ критерий.

* $p < 0.05$ (для табл. 2, 3).

Таблица 3. Результаты дисперсионного анализа и средние значения показателей рыжей полевки

Показатель	Результаты дисперсионного анализа				Среднее значение показателей									$p < 0.05$
	$MS_{\text{ост}}$	год (1)	поло- вая зре- лость (2)	1×2	2001 г.			2003 г.			2004 г.			
					май	сентябрь		май	сентябрь		май	сентябрь		
					а	а	б	а	а	б	а	а	б	
F (2.139)	F (2.139)	F (4.139)	1	2	3	4	5	6	7	8	9			
Масса тела, г	5.91	9.61	75.46	0.90	29.7	27.1	21.0	27.3	23.1	19.0	26.4	25.0	19.6	1-7; 3-6
Возраст, сут	2078	8.7*	347.5*	4.26	370	423	103	363	480	84	361	513	157	3, 5 \neq всем; 6-9
Масса селезенки, мг	49732	2.68	1.15	1.18	260.4	229.8	48.9	42.0	94.0	45.0	82.0	62.8	46.8	
Индекс селезенки, мг/г массы тела	61.92	2.01	0.62	0.88	7.97	8.43	2.35	1.53	4.07	2.39	3.11	2.53	2.43	
Костный мозг, млн	27.84	2.38	5.02*	2.83*	19.20	18.77	13.93	14.75	10.50	12.92	15.93	25.16	12.64	2-8
Костный мозг, млн/г массы тела	0.05	2.27	0.80	2.25	0.65	0.70	0.66	0.55	0.45	0.68	0.61	1.01	0.65	
Лейкоциты, тыс.	1.21	2.59	4.99*	6.62*	3.07	1.70	2.19	4.93	1.70	2.09	2.28	3.16	3.20	4-7; 3, 6-9
Эритроциты, млн	3.44	56.94*	3.95*	14.72*	7.90	4.87	3.93	8.31	5.60	5.88	8.67	11.50	10.69	3-6, 9; 6-9; 2-8
Эритроциты, млн/г массы тела	0.01	51.85*	2.48	13.22*	0.27	0.18	0.19	0.32	0.24	0.31	0.33	0.46	0.56	3-6, 9; 6-9; 2-8
Гемоглобин, г %	5.91	7.10*	3.92*	4.34*	17.2	14.0	13.8	17.5	17.3	15.1	16.4	18.2	16.9	3-9
Гематокрит, %	32.90	0.07	0.99	0.51	46.3	48.1	46.9	50.0	48.0	45.3	47.3	47.6	45.6	
Содержание эритроцитов, %														
9.6 мкм	6.02	0.43	0.05	0.12	0.61	0.10	1.00	0.22	0.00	0.07	0.02	0.09		
8.9 мкм	0.37	2.28	0.76	0.83	0.73	0.19	0.25	0.18	0.00	0.07	0.14	0.03	0.12	
8.2 мкм	1.09	4.63*	1.44	1.26	1.65	0.60	0.53	0.37	0.00	0.17	0.35	0.12	0.18	1-7
7.5 мкм	1.53	8.37*	2.71	8.72*	3.33	0.99	0.63	0.41	0.00	0.44	0.54	0.32	0.86	1-4, 7
6.8 мкм	2.49	13.84*	6.64*	8.63*	5.71	2.10	1.70	1.50	0.86	0.80	1.63	0.96	1.48	1-4, 7
6.1 мкм	3.29	25.16	4.56*	17.72*	9.37	4.91	4.07	3.04	1.72	2.65	2.78	3.60	3.87	1-4, 7; 3-6
5.4 мкм	6.81	19.39*	1.52	3.10*	12.18	9.06	8.26	5.16	5.60	5.76	7.05	5.36	6.61	1-4, 7; 3-6
4.7 мкм	18.38	0.11	0.18	1.34	18.14	19.62	19.44	17.55	22.41	17.79	21.31	17.81	19.54	
4.0 мкм	28.40	11.10*	2.67	3.66*	21.08	24.54	22.43	40.67	28.88	27.00	24.94	27.98	27.11	4-1, 7; 3-6, 9
3.5 мкм	62.36	4.42*	7.70*	5.25*	28.04	37.97	42.41	32.28	40.95	45.29	41.31	43.61	40.19	1-7
Средний диаметр эритроцитов, мкм	0.07	11.86*	4.96*	6.63*	4.8	4.3	4.2	4.3	4.1	4.1	4.2	4.1	4.2	1-7
Площадь поверхности эритроцита, мкм ²	28.83	8.85*	3.90*	4.84*	45.10	36.28	34.95	35.37	33.27	33.08	34.19	32.76	33.96	1-7

Таблица 3. (Окончание)

Показатель	Результаты дисперсионного анализа				Среднее значение показателей									$p < 0.05$
	$MS_{\text{ост}}$	год (1)	поло- вая зре- лость (2)	1 × 2	2001 г.			2003 г.			2004 г.			
					май	сентябрь		май	сентябрь		май	сентябрь		
					а	а	б	а	а	б	а	а	б	
F (2.139)	F (2.139)	F (4.139)												
MCV , мкм ³	633.69	31.29*	7.55*	13.39*	58.51	107.06	124.66	60.75	85.70	90.16	59.03	42.44	45.89	3–6, 9; 6–9; 2–8
MCH , пг	58.90	20.96*	3.90*	8.04*	21.33	30.80	36.03	21.40	30.91	29.00	20.29	16.20	16.19	3–6, 9; 6–9; 2–8
$MCHC$, %	29.21	5.27*	1.99	4.67*	37.44	29.02	29.36	35.05	36.06	33.72	34.62	38.27	35.28	3–6, 9
E	46.21	32.66*	9.74*	23.03*	30.63	13.19	9.86	26.33	16.53	15.15	25.31	35.38	32.01	3–6, 9; 6–9; 2–8
E , эритроцит/г массы тела	0.10	39.92*	0.39	20.78*	1.03	0.49	0.47	1.01	0.72	0.81	0.96	1.42	1.68	3–6, 9; 6–9; 2–8
Число животных					27	8	36	2	1	33	12	5	24	

Примечание. $MS_{\text{ост}}$ – остаточный средний квадрат (оценка внутригрупповой дисперсии), а – перезимовавшие особи, б – неполовозрелые сеголетки, 1–9 – номер группы.

разных типов клеток “белого” ростка крови. У полевок в 2004 г. больше нейтрофильных лейкоцитов, а в 2001 г. – лимфоцитов. В мазках крови встречались нетипичные клетки: нейтрофилы большого размера с базофильной цитоплазмой, нередко включающие одновременно два ядра разной степени зрелости, при этом одно имело вид палочки, другое – переходную форму к сегменту. На 100 лейкоцитов встречалось 6–10 клеток с крупными включениями в цитоплазме, схожих с моноцитами и (или) большими лимфоцитами и описанных как новый тип лейкоцитов и названных азуроцитами (Steve Mihok, 1987). Каждому типу клеток присущи свои специфические функции, с учетом различного соотношения долей эритроцитов разного диаметра, можно полагать, что физиологическое состояние животных в эти годы было неодинаковым.

У перезимовавших животных весной при практически одинаковом календарном возрасте средняя масса тела различалась по годам (табл. 3). У особей в 2001 г. она максимальна и больше ($p < 0.05$), чем в 2004 г. С помощью ковариационного анализа, где фактор – год и ковариата – возраст, найдено влияние возраста на массу тела (коэффициент \pm ошибка: 0.017 ± 0.007 , $p = 0.022$). У

особей в 2001 г. отмечены наибольшие величины массы и индекса селезенки (отношение массы органа в мг к массе тела в г), однако ввиду большой дисперсии массы органа статистически значимых межгодовых различий средних значений показателя не найдено (табл. 3).

Выборки перезимовавших полевок в осенний период достаточно малочисленны за счет снижения от весны к осени численности размножавшихся особей (табл. 1). Это особи 14–17-месячного возраста, что в природных условиях является предельной продолжительностью их жизни (Шварц и др., 1964). Перезимовавшие животные осенью 2001 г. и 2004 г. различимы между собой (табл. 2). У особей в 2001 г., как и у перезимовавших весенних, максимальны масса и индекс селезенки, больше средний объем и содержание гемоглобина в эритроците, но меньше число клеток в костном мозге, число эритроцитов (общее и нормированное на массу тела), ниже способность крови переносить кислород (табл. 3).

Установлены различия между выборками перезимовавших полевок, отловленных летом 2003 г. и 2004 г. (табл. 2; группы 2, 5). У особей в 2003 г. больше эритроцитов (17.4 против 6.0 млн/мл), масса тела (30.3 против 24.5 г) и селезенки (665.5 против 96.8 мг), индекс селезенки (21.2 против 3.9), причем

у одной особи масса селезенки патологически велика (1.2 г).

Из полученных данных видно, что у перезимовавших полевок в 2001 г. и 2004 г., схожих по фазе популяционного цикла, различались показатели крови и массы тела (интегральный показатель), которые отражают не только физиологическое состояние организма, а косвенно и условия обитания животных. Остается не ясным, чему обязана изменчивость показателей, если в эти годы плотность популяции и доля этих особей в структуре популяции сопоставимы.

Половозрелые сеголетки по репродуктивному состоянию схожи с перезимовавшими, в то же время выборки осенних сеголеток 2002 г. и 2003 г. по совокупности показателей отличались от перезимовавших, но были неразличимы между собой (табл. 2). Однако несмотря на одинаковые сроки отлова животных, полевки в 2002 г. были моложе (63 против 94 сут, $p < 0.002$). При неразличимом числе эритроцитов у них была меньше величина гематокрита (39.7 против 46.6%, $p < 0.002$), больше концентрация гемоглобина в эритроците (44.4 против 33.1%, $p < 0.002$). Обращает внимание заметно меньшая ($p > 0.05$) масса селезенки (35.3 и 122.4 мг), ее индекс (1.76 и 5.53), которые коррелируют с концентрацией гемоглобина в эритроците ($r = 0.60$). Несколько большую концентрацию гемоглобина в крови (16.2 и 15.4 г%), вероятно, поддерживали более насыщенные гемоглобином эритроциты. Последние показатели также коррелированы ($r = 0.73$).

Неполовозрелые особи являются основной составляющей (100, 73 и 95%) структуры популяции в осенний период 2001, 2003 и 2004 гг. Эти выборки животных различимы между собой как по совокупности (табл. 2), так и по отдельным показателям (табл. 3). Так, в динамике нарастали число эритроцитов (общее и нормированное на массу тела), концентрация гемоглобина в крови и в эритроците, способность переносить кислород единицей объема крови. В популяции эритроцитов у особей в 2001 г. было больше клеток с диаметром 8.9, 8.2, 6.8–5.4 мкм и меньше с диаметром 4 мкм, чем у полевок в 2003 г. и 2004 г., что отмечено и у перезимовавших весенних особей. Напротив, у полевок в 2003 г. преобладала доля мелких клеток (с диаметром 3.5 мкм) и была меньше доля крупных эритроцитов (с диаметром 6.8 и 6.1 мкм относительно особей 2001 г. и 2004 г. и 5.4 мкм в 2001 г.). Большие величины среднего диаметра и площади поверхности эритроцитов у особей в 2001 г. обусловлены разным соотношением долей эритроцитов разного диаметра, а не являются результатом увеличения размеров всех клеток. По данным (Wolk, Kozlowski, 1989) средний диаметр эритроцитов у желтогорлой мыши в зависимости от года считается стабильной величиной. Несоответствие литературных полученных нами

данных можно связать с видовыми различиями животных или методами оценки показателя.

В “белом” ростке крови число лейкоцитов было максимальным у особей в 2004 г., в формуле крови различимо содержание моноцитов (11% против 6% в 2001 г. и 5% в 2003 г.). У особей в 2004 г. была больше величина отношения числа палочкоядерных к числу сегментоядерных (0.44 против 0.17 и 0.13 соответственно), меньше величина отношения числа лимфоцитов к числу нейтрофилов (4.5 против 12 и 10 соответственно). Среди лимфоцитов характеризуемых как большие, средние и малые, встречается больше клеток больших и средних, а малые лимфоциты – нередко голоядерные или с едва видимым ободком цитоплазмы. Клеток типа азуроцитов у неполовозрелых особей встречается меньше (1–2 на 100 лейкоцитов), чем у перезимовавших. Масса тела у неполовозрелых сеголеток, как и у перезимовавших, также максимальна в 2001 г.

Выявленная изменчивость показателей у животных разного репродуктивно-возрастного состояния имеет сходства и различия в зависимости от года отлова. Она скорее всего является ответной реакцией системы крови и организма в целом на условия существования особей в эти годы. Общим признаком для перезимовавших весенних особей и неполовозрелых осенних сеголеток 2001 г. является отклонение в соотношении эритроцитов разного диаметра в сторону клеток большего диаметра. Но степень изменчивости показателей у них разная: у перезимовавших в процесс был вовлечен больший диапазон крупных клеток, что соответствует и большим у них величинам среднего диаметра и площади поверхности эритроцитов. В 2003 г., характеризующемся как фаза “роста” популяционного цикла, и у перезимовавших, и у неполовозрелых сеголеток больше доля эритроцитов с диаметром меньше среднего (4 мкм и 3.5 мкм) и меньше доля клеток, средний диаметр которых выше (6.8–6.1 мкм у перезимовавших и 6.1–5.4 мкм у неполовозрелых) относительно особей в 2001 г., характеризующемся как фаза “пика” цикла. Несмотря на то, что максимальное число лейкоцитов в крови приходилось на разные годы (2003 г. у перезимовавших весенних; 2004 г. у осенних особей перезимовавших и неполовозрелых сеголеток) относительное содержание отдельных типов лейкоцитов у тех и других в 2003 г. сопоставимо. Лишь величина отношения числа лимфоцитов к числу нейтрофилов больше у неполовозрелых (12 против 2.8 у перезимовавших весенних). Известно, что лимфоциты в условиях гипоксии оказывают влияние на эритропоэз (Черешнев и др., 2002) и имеют связь с половой активностью (Мошкин, 2004). Не случайно их больше у неполовозрелых сеголеток, пребывающих в жестких условиях осенне-зимнего периода, когда эритроциты более мелкие и короткоживущие, требующие интенсивного воспроизводства.

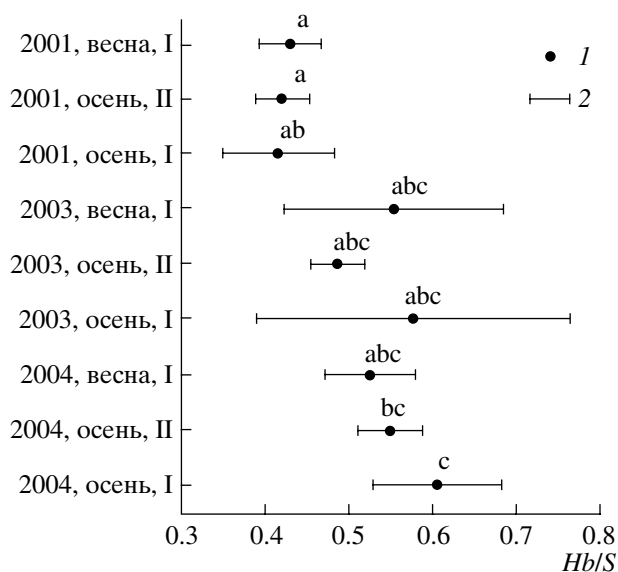


Рис. 2. Отношение концентрации гемоглобина в крови (Hb , г%) к площади поверхности (S , $\mu\text{м}^2$) эритроцита перезимовавших особей (I) и неполовозрелых сеголеток (II) рыжей полевки весной или осенью; среднее значение (1) и 95%-ный доверительный интервал (2), неоднородные по критерию Тьюки группы не содержат одинаковых символов (a, b, c).

К различимым показателям в системе крови можно отнести нарастание в динамике у неполовозрелых особей количества эритроцитов, в том числе нормированного на массу тела, концентрации гемоглобина в крови и в эритроците, способность крови переносить кислород. Известно, что формы и размеры эритроцитов связаны с газотранспортной функцией клеток (Kostelecka-Murcya, 1967). Определяющую роль в оксигенации тканей играет площадь поверхности эритроцитов; отношение концентрации гемоглобина в крови к площади поверхности эритроцита является более информативным показателем, чем концентрация гемоглобина в крови, которая практически одинакова у многих видов млекопитающих (Kostelecka-Murcya, 2002). При анализе факторов изменчивости данного показателя единственным значимым фактором признан год наблюдений ($F_{2,143} = 19.34$). Не обнаружено значимых половых, репродуктивных или сезонных особенностей. Наибольшая разность величин этого показателя (рис. 2) характерна для 2001 г. и 2004 г. – одной фазы популяционного цикла.

Таким образом, в результате исследования показателей крови и кроветворной ткани у особей рыжей полевки разного репродуктивно-возрастного состояния в разные годы, характеризующиеся как разные фазы популяционного цикла, были установлены количественная и структурная изменчивость эритроцитов, что согласуется с данными (Клиорин, Тиунов, 1974), изменчивость числа лейкоцитов и соотношения отдельных их типов ($R\text{-}P_{50,267} = 2.461$,

$p < 0.0001$). Показатели кроветворных органов изменялись в меньшей мере. Сопряженная изменчивость показателей системы крови и массы тела, свойственная каждому состоянию особей, отражает адаптивные реакции системы крови, направленные на поддержание устойчивого ее функционирования, как и организма в целом. Поскольку показатели системы крови как у перезимовавших особей, так и у неполовозрелых сеголеток различаются даже при одной фазе популяционного цикла (2001 г. и 2004 г.), то приписать наблюдаемые различия показателей эффектам, зависящим от плотности популяции или фазы цикла, представляется мало вероятным. Действительно, с помощью дискриминантного анализа межгодовые различия показателей найдены между группами перезимовавших весенних (1 и 5) при сопоставимой фазе популяционного цикла и плотности популяции (23 особи в 2001 г. и 20 особей в 2004 г. на 100 ловушко-суток (л.-с.)), перезимовавших осенних (2 и 7) и неполовозрелых осенних (10 и 12) при одной фазе цикла, но с разной плотностью популяции (3 особи в 2001 г. и 22 особи в 2004 г. на 100 л.-с.) и, наконец, неразличимы группы перезимовавших весенних особей (3 и 5) и половозрелых осенних сеголеток (8 и 9) в годы, когда фаза популяционного цикла и плотность популяции несопоставимы (7 особей в 2003 г. и 20 особей в 2004 г. на 100 л.-с. для групп 3 и 5; 0.6 особи в 2002 г. и 22 особи в 2003 г. на 100 л.-с. для групп 8 и 9). Ранее у красной полевки была показана зависимость изменения физиолого-биохимических показателей от плотности популяции (Чернявский и др., 2003). При этом авторы акцентируют внимание на важность отбора животных для исследования. При оценке значимости эффектов в межгодовой изменчивости исследуемых показателей у рыжей полевки с учетом репродуктивно-возрастного состояния особей, с помощью двухфакторного многомерного дисперсионного анализа по данным, представленным в табл. 3, установлено влияние репродуктивного состояния животных ($R\text{-}P_{56,230} = 5.845$; $p < 0.0001$). Влияние фазы популяционного цикла незначимо ($R\text{-}P_{28,115} = 0.920$; $p > 0.586$), как незначимо и взаимодействие этих факторов ($R\text{-}P_{56,230} = 0.667$; $p > 0.964$). Полученные на гомогенных выборках животных результаты дают основание полагать наличие других, не выявленных нами факторов, которые вместе с установленными, вносят вклад в изменчивость показателей не только системы крови, но и организма в целом.

Часть работы выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, код проекта 06-04-48359.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баевский М.Н. Прогнозирование состояний на грани нормы и патологии. М.: Медицина, 1979. 298 с.

- Барагунова Е.А. Эколого-физиологические особенности адаптивных изменений системы крови мелких млекопитающих Кавказа: Автореф. дис. канд. биол. наук. Екатеринбург: УрО РАН ИЭРЖ, 1994. 24 с.
- Давыдова Ю.А. Возрастная структура популяции как индикаторный признак года “пика” в многолетнем цикле динамики численности // Матер. V11 Всерос. популяц. семинара “Методы популяционной биологии”. Сыктывкар, 16–21 февраля 2004 г. Сыктывкар: Коми УрО РАН, 2004. Ч. 1. С. 54–55.
- Давыдова Ю.А., Кинаяев И.А. Популяционные циклы европейской рыжей полевки в южной тайге (Средний Урал, Висимский заповедник, первобытные леса) // Тез. докл. Сиб. зоол. конф. Новосибирск, 15–22 сентября 2004 г. Новосибирск, 2004. С. 244–245.
- Жигальский О.А., Кинаяев И.А. Популяционные циклы европейской рыжей полевки в оптимальном ареале // Экология. 2000. № 5. С. 383–390.
- Истомина Л.Б., Мясников Ю.А., Московская И.А. Морфологический состав крови рыжих полевок, рожденных в здоровом виварии, при экспериментальной инфекции ГЛПС и отловленных в природных очагах этого заболевания [геморрагическая лихорадка] // Вирусные геморрагические лихорадки: Тр. Ин-та полиомиелита и вирусных энцефалитов АМН СССР. Т. 19. М., 1971. С. 267–275.
- Калабухов Н.И. Периодические (сезонные и годовые) изменения в организме грызунов, их причины и последствия. Л.: Наука, 1969. 249 с.
- Карасева Е.В., Телицина А.Ю. Методы изучения грызунов в полевых условиях: учеты численности и мечения. М.: Наука, 1996. 227 с.
- Клиорин А.И., Тиунов Л.А. Функциональная неравнозначность эритроцитов. Л.: Наука, 1974. 148 с.
- Ковальчук Л.А., Ястребов А.П. Экологическая физиология мелких млекопитающих Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 203 с.
- Козинец Г.И., Каюмова Д.Ф., Погорелов В.М. Клетки периферической крови и экологические факторы внешней среды // Клинич. лаб. диагностика. 1993. № 1. С. 14–20.
- Комар В.Е. Современное состояние проблемы биологической индикации лучевых поражений // Радиобиология. 1992. Т. 32. Вып. 1. С. 84–97.
- Лабораторные методы исследования в клинике: Справочник / Под ред. Меньшикова В.В. М.: Медицина, 1987. 368 с.
- Машнева Н.И., Родионова Л.Ф., Сукальская С.Я. Сравнительная оценка радиационного и химического факторов. М.: Энергоатомиздат, 1984. 187 с.
- Мошкин М.Н. Иммунитет и вторичные половые признаки у диких и лабораторных грызунов // Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 2004. Т. 90. № 8. Ч. 2. С. 292.
- Оленев Г.В. Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях // Экология. 1989. № 2. С. 19–31.
- Оленев Г.В., Григоркина Е.Б. Функциональная структурированность популяций мелких млекопитающих (радиобиологический аспект) // Экология. 1998. № 6. С. 447–451.
- Оленев Г.В. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике // Экология. 2002. № 5. С. 341–350.
- Тарахтий Э.А., Кардонина Т.Л. Количественно-морфологическое исследование системы крови лесной мыши и красной полевки, обитающих на территории ВУРСа // Радиационная биология. Радиэкология. 1995. Т. 35. Вып. 4. С. 550–559.
- Тарахтий Э.А., Дружинина А.Ю., Кинаяев И.А. Эколого-физиологические особенности показателей кроветворной системы рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Успехи соврем. биологии. 2005. Т. 125. № 2. С. 206–213.
- Физиология системы крови. Физиология эритропоэза. Л.: Наука, 1979. 360 с.
- Цыб А.Ф., Хаит С.Е., Матвеев В.Г. и др. Динамическое исследование показателей крови населения загрязненных радионуклидами территориях Калужской области и ликвидаторов 1986–1993 годов // Мед. радиология и радиац. безопасность. 1996. Т. 44. № 4. С. 3–7.
- Черешнев В.А., Юшков Б.Г., Климин В.Г., Лебедева Е.В. Иммунофизиология. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 260 с.
- Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н., Мосин А.Ф. Изменчивость некоторых физиолого-биохимических показателей флуктуирующей популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) // Изв. РАН. Сер. биол. 2003. № 3. С. 356–364.
- Шварц С.С., Иценко В.Г., Овчинникова Н.А. и др. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов // Журн. общ. биологии. 1964. Т. 25. № 6. С. 417–432.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: Изд-во УФАИ СССР, 1968. Вып. 58. 389 с.
- Юшков Б.Г., Климин В.Г., Северин М.В. Система крови и экстремальные воздействия на организм. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. 201 с.
- Kostecka-Myrcha A. Variation of morpho-physiological indices of blood in *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) // Acta Theriol. 1967. V. 12. № 13. P. 191–222.
- 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.
- 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.
- StatSoft, Inc. 2001. STATISTICA (data analysis software system) // www.statsoft.com.
- Steve Mihok. The azurocyte: a new kind of leukocyte from wild voles (*Microtus*) // Can. J. Zool. 1987. № 1. P. 54–62.
- Wolk E., Kozłowski J. Changes of body weight and hematological parameters in a fluctuating population of *Apodemus flavicollis* // Acta Theriol. 1989. V. 34. № 31. P. 439–464.

Annual Variation in Hematological Indices in a Fluctuating Population of Bank Vole (*Clethrionomys glareolus*)

E. A. Tarakhtii, Yu. A. Davydova, and I. A. Kshnyasev

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division, Russian Academy of Sciences,
ul. Vos'mogo Marta 202, Yekaterinburg, 620042 Russia*

e-mail: tar@ipae.uran.ru

Abstract—The quantitative and structural hematological indices were studied in bank vole in different reproductive states (overwintered individuals, mature underyearlings, and immature underyearlings) in different years corresponding to different phases of the population cycle. The annual changes in certain hematological indices have been revealed for each reproductive state irrespective of the population cycle phase.