

УДК 591.11:591.543.4:599.323.4

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОКАЗАТЕЛЕЙ КРОВЕТВОРНОЙ СИСТЕМЫ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (CLETHRIONOMYS GLAREOLUS)

© 2005 г. Э. А. Тарахтий, А. Ю. Дружинина, И. А. Кшняев

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Рассмотрена изменчивость ряда количественно-морфологических показателей кроветворной системы рыжей полевки в зависимости от репродуктивного состояния и условий места обитания. Установлена корреляция показателей крови и кроветворной ткани. Показано, что сопряженная изменчивость признаков системы кроветворения отражает механизмы, обеспечивающие устойчивое функционирование организма.

ВВЕДЕНИЕ

Исследование механизма устойчивого функционирования отдельных систем и организма в целом остается одной из фундаментальных проблем экологической физиологии, а в последние годы приобретает особую актуальность в связи с напряженностью экологической обстановки. Изучение механизма устойчивости организма к изменяющимся условиям проводится на разных уровнях – от биохимического до популяционного. Достаточно часто исследуют популяции мелких лесных грызунов, как представительные составляющие биоценозов. В какой бы сезон ни рассматривали структуру популяции мелких млекопитающих, она изменяется, обеспечивая тем самым ее устойчивость [5, 19, 20]. Чем различаются животные, составляющие популяцию, какие признаки присущи более устойчивым особям, каков механизм повышения устойчивости организма – исчерпывающего ответа на эти вопросы пока не дано.

Среди мелких лесных грызунов в качестве объекта исследования нами выбрана европейская рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) – широко распространенный и хорошо изученный вид. Описаны ареал, условия обитания, питание, динамика численности и структура популяции, морфофункциональные показатели внутренних органов, эколого-физиологические и биохимические особенности. Вместе с тем ограничены или отсутствуют вовсе данные количественно-морфологических показателей системы крови. Сложнейшая, многофункциональная, жизненно важная для организма система крови привлекает внимание исследователей как быстро реагирующая на внешние и внутренние воздействия.

Периферическую кровь мышевидных грызунов из природных популяций в многочисленных работах характеризуют, как правило, числом лейкоцитов и содержанием их отдельных типов,

морфологической картиной клеток “белой” крови, числом эритроцитов, содержанием гемоглобина, величиной гематокрита [6, 7, 17], реже исследуют состояние кроветворной ткани [1, 12]. Установлены закономерные сезонные изменения числа эритроцитов, потребления кислорода организмом [8], дыхания эритроцитов [14], однако не выявлено таковых для содержания гемоглобина в крови [2]. Даже в условиях эксперимента регистрируется индивидуальная изменчивость количества гемоглобина и числа эритроцитов, которая сопряжена с функциональной неравнозначностью клеток, связанной с их размерами, стойкостью, потреблением кислорода [11].

Эритроциты крови при внешней простоте и кажущейся однородности весьма не одинаковы. Состав их популяции модифицируется в зависимости от созревания организма. Вклад разных групп эритроцитов в оксигенацию и газотранспортную функцию не может быть одинаковым, поэтому функциональная активность всей популяции клеток, которую стандартные методы анализа неизбежно усредняют, может меняться за счет разного соотношения групп клеток. В этом состоит один из способов регуляции функций.

Исследование количества и качества эритроцитов дает возможность оценить индивидуальную особенность энергетики этих клеток и прогнозировать устойчивость организма [11]. Форма и размер эритроцитов не только характеризуют состояние кроветворения [3, 4], но и позволяют вскрыть изменения, не выявляемые традиционными клинико-лабораторными методами [25, 26]. Среди множества применяемых показателей более информативен комплекс количественно-морфологических признаков, позволяющий оценить наряду с физиологическим состоянием организма влияние таких факторов среды, как климатические, антропогенные и другие [13, 17].

Нам представлялось важным исследовать количественно-морфологические показатели периферической крови и кроветворной ткани функционально схожих особей рыжей полевки [18–20], выявить особенности признаков, обеспечивающие стабильный уровень гемоглобина в крови, в зависимости от репродуктивного состояния и места обитания животных. Внимание акцентировано на количественной и качественной характеристике эритроцитов, как ключевом звене в энергетическом обмене организма [14], а также на оценке корреляции признаков клеток крови и кроветворной ткани. Такой подход, на наш взгляд, может внести вклад в понимание механизмов устойчивого функционирования как системы крови, так и организма – составляющей популяции, а также оценить влияние природных факторов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использовано 97 особей европейской рыжей полевки, отловленных по методу [9] в популяциях Ильменского (1999 г.) и Висимского (2001 г.) заповедников. Различие условий обитания в них можно связать и с характером растительности (прилесостепная зона с сосново-березовыми лесами в первом или бореальная таежная зона с елово-пихтовыми темнохвойными лесами во втором), и с климатическими условиями (более “суровые” в Висимском заповеднике) [12]. Многолетние наблюдения показали, что состояние популяций в эти годы и в Ильменском, и в Висимском заповедниках сходно, поскольку их численность превышала многолетние средние [5, 21].

У каждой особи определены пол, возраст, масса тела, состояние генеративных органов, оценено функциональное состояние и выделены группы половозрелых и неполовозрелых животных [18]. Половозрелые или размножавшиеся – это перезимовавшие особи Висимской популяции, отловленные в мае и сентябре, а также сеголетки Ильменской популяции, отловленные в июле. Неполовозрелые – это не готовые к размножению сеголетки, отловленные в сентябре в Висимском, в июле и сентябре в Ильменском заповеднике. Время от начала отлова животных до окончания работы с ними в условиях лаборатории не превышало 10–14 дней.

У каждого животного исследованы: масса селезенки, клеточность костного мозга бедренной кости, число лейкоцитов (в камере Горяева), число и относительное содержание эритроцитов с разным диаметром в диапазоне 3.5–8.9 мкм (10 точек, с помощью Celloscope 401 фирмы Lars Yungberg, Co, Sweden), гематокрит (*HT*, с помощью Hawksley Micro-Haematocrit Centrifuge и Hawksley Micro-Haematocrit Reader, England), концентрация гемоглобина в крови (*HB*, с помощью Linzon 3 Photometer, Sweden), осмотическая резис-

тентность эритроцитов (от 0.85% до 0.1% NaCl, 10 точек) по методам стандартным и прилагаемым к приборам. Эритроцитометрическая кривая для рыжей полевки получена с помощью Celloscope-401 при соблюдении единых условий оценки у разных видов животных.

Вычислены индексы эритроцитов: средний диаметр (*D*), объем (*MCV*), площадь поверхности (*S*), толщина (*T*), сферичность (*D/T*) эритроцита, содержание гемоглобина (*MCH*) и концентрация гемоглобина (*MCHC*) в эритроците, суммарная площадь поверхности эритроцитов (*SSD*), содержащихся в 1 мкл, а также отношение величины гемоглобина в крови к площади поверхности эритроцитов (*HB/SSD*). С целью исключения влияния возраста животных на показатели нормированы на массу тела число эритроцитов и суммарная площадь поверхности эритроцитов каждого диаметра (*SD*).

Для статистической обработки данных использованы методы дисперсионного и дискриминантного анализа [10]. Для всех статистических тестов принят 5% уровень значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

С помощью дисперсионного анализа установлено влияние репродуктивного состояния и места обитания животных на совокупность показателей системы крови (табл. 1, 2). Влияние пола животных не значимо (Λ -Уилкса = 0.496, R - Pao = 0.85, df 1 = 49, df 2 = 41, p = 0.709). Неравнозначность выборок животных показана по совокупности признаков и с помощью дискриминантного анализа (табл. 3, рисунок), несмотря на увеличение внутрigrupповой изменчивости при объединении статистически не различимых показателей групп самцов и самок, а также неполовозрелых особей летней и осенней выборок из Ильменской популяции.

Первая каноническая дискриминантная функция (КДФ 1) отражает принадлежность особей к популяции, вторая (КДФ 2) – репродуктивное состояние. Согласно классификационной матрице, 96% всех животных соответствуют априорной классификации, 100%-ное соответствие наблюдается в выборках Висимской популяции (1, 4, 5, рисунок), несколько меньшее в выборках Ильменской популяции: 94% – неполовозрелых (2) и 75% – половозрелых (3). Отдельный кластер (5) образуют перезимовавшие животные осеннего отлова в Висимской популяции. Особи этой выборки отличаются от неполовозрелых сеголеток большей массой тела, массой и индексом селезенки, общей клеточностью костного мозга; от половозрелых майского отлова – меньшей долей и площадью поверхности эритроцитов с диаметром 5.4–6.8 мкм и более высокими величинами этих

Таблица 1. Результаты двухфакторного многомерно-го дисперсионного анализа (MANOVA)

Эффекты	Λ -Уилкса	R - P_{ao}
Место отлова	0.0056	273.16
Репродуктивное состояние	0.1231	10.98
Взаимодействие факторов	0.0950	14.68

Примечание. $p < 0.0001$, $df_1 = 37$, $df_2 = 57$.

показателей в клетках с диаметром 3.5 и 4 мкм. Характеризующиеся как половозрелые размножавшиеся, отловленные в мае и сентябре особи Висимской популяции далее рассматриваются как единая выборка; ее показатели, несмотря на увеличение внутригрупповой дисперсии, различимы с таковыми других выборок (табл. 2).

В статистическую модель не могут быть одновременно включены как независимые коррелированные переменные репродуктивное состояние и возраст животных. Влияние возраста на гематологические показатели известно как у людей – у пожилых уменьшается поверхность эритроцитов [22], так и у животных – у более молодых больше объем эритроцитов и содержание в них гемоглобина [28, с. 7]. В обсуждаемых результатах различие последних показателей скорее связано с репродуктивным состоянием животных, чем с календарным возрастом. Так, показатели различимы при сходном возрасте у неполовозрелых животных, одинаковы у половозрелых разного возраста, выше у более старых

(107 ± 12.4 мкм³ у 14-ти месячных против 69 ± 8 мкм³ у 12-ти месячных) и у более молодых (табл. 2, столбцы 2 и 4).

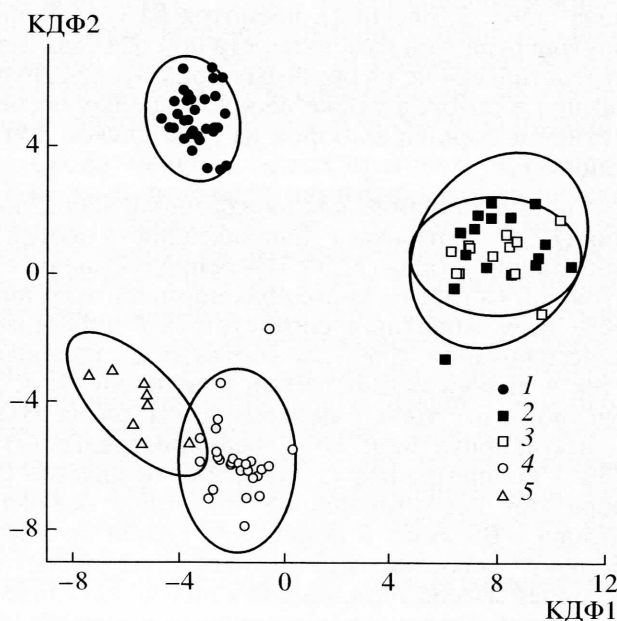
По исследованному набору признаков выборки животных Висимской популяции, согласно расстоянию Махаланобиса, более далеки, чем Ильменской (табл. 3, рисунок). Это можно связать со сроками отлова (соответственно май и сентябрь, июль и сентябрь) и размножением животных, затухающим с приближением осени.

Среди изучаемых показателей количество и индексы эритроцитов и величина гематокрита более подвержены изменчивости, чем концентрация гемоглобина в крови, коррелирующая ($r = 0.39$) с числом эритроцитов (табл. 2). По величине гематокрита обычно делают вывод о зависимости между объемом и количеством эритроцитов: чем больше клеток, тем меньше их объем [14]. Именно эритроциты обеспечивают концентрацию гемоглобина в крови. Этим, вероятно, и обусловлен большой разброс значений как в литературе [7], так и полученных нами. Так, максимальное количество эритроцитов найдено у половозрелых, минимальное – у неполовозрелых особей Висимской популяции, что больше или меньше, чем у соответствующих выборок из Ильмен, у которых различимы лишь нормированные величины показателя (табл. 2).

С целью выяснения механизма поддержания стабильной концентрации гемоглобина в крови наряду со стандартными показателями “красной” крови исследованы индексы эритроцитов, а также масса и клеточность кроветворной ткани у животных разного функционального состояния (половозрелых и неполовозрелых).

Как отмечено выше, эритроциты одной популяции имеют неодинаковые значения газотранспортной функции, зависящей от соотношения разных типов гемоглобина и формы эритроцита [30]. В оксигенации же тканей определяющую роль играет не концентрация гемоглобина в крови, практически одинаковая у многих млекопитающих, а площадь поверхности эритроцита [31]. Площадь поверхности и объем эритроцита обратно зависимы, что обусловлено особенностями энергетического обмена эритроцитов [11].

Установлено с помощью дисперсионного анализа, что соотношение долей эритроцитов разного диаметра также зависит от репродуктивного состояния и места обитания животных. Не меняется лишь доля клеток с диаметром 4 и 4.7 мкм, в разных выборках она составляет 38–42% (табл. 3). Рассмотрение этих признаков в выборках половозрелых и неполовозрелых особей показало, что в Ильменской популяции различимы доли клеток с диаметром 6.1 мкм, в Висимской – у неполовозрелых больше эритроцитов с диаметром



Расположение выборок животных (95% доверительные эллипсоиды) в плоскости двух первых дискриминантных функций. 1–5 см. табл. 3.

Таблица 2. Результаты дисперсионного анализа и средние значения показателей системы крови

Показатель	Результаты дисперсионного анализа				Среднее значение				<i>p</i> < 0.05	
	<i>MS</i> _{ост}	Место	Полово-зрелость	Взаимодействие факторов	неполовозрелые		половозрелые			
					Ильмены	Висим	Ильмены	Висим		
										1
<i>F</i> (1.93)	<i>F</i> (1.93)	<i>F</i> (1.93)								
Масса тела, г	5.41	65.6*	132.1*	16.1*	18.8	21.0	22.8	29.1	1-2-3-4	
Возраст, дни	1778.31	345.5*	166.8*	263.0*	79.9	102.4	48.4	379.7	4-1, 2, 3; 2-3	
Масса селезенки, мг	112853.2	1.5	7.8*	0.5	88.3	49.2	354.0	207.9	3-1, 2	
Индекс селезенки	166.74	2.8	5.3*	1.2	4.7	2.9	14.5	6.5	3-1, 2	
Число миелокариоцитов, ×10 ⁶	30.07	10.9*	2.6	6.6*	13.1	14.0	11.9	19.2	4-1, 2, 3	
Число лейкоцитов, ×10 ³	2.63	48.5*	0.7	5.6*	5.6	2.2	4.4	2.8	1, 3-2, 4	
Число эритроцитов, ×10 ⁶	2.49	3.6	19.2*	24.9*	6.4	4.0	6.2	7.3	2-1, 3, 4; 3-4	
Число эритроцитов/г × 10 ³	3971.87	38.5*	0.1	21.1*	344.6	191.0	274.2	251.4	1-2, 3, 4; 2-3, 4	
Относительное содержание эритроцитов с диаметром	8.9 мкм	0.160	0.3	2.2	0.2	0.34	0.24	0.43	0.42	
	8.2 мкм	0.539	4.5*	6.4*	0.7	1.02	0.53	1.30	1.09	2-1, 3, 4
	7.3 мкм	1.621	13.5*	19.9*	3.4	2.22	0.63	2.97	2.45	2-1, 3, 4
	6.8 мкм	4.525	12.9*	13.6*	5.3*	4.44	1.61	5.10	4.49	2-1, 3, 4
	6.1 мкм	8.905	33.3*	33.5*	0.0	8.10	4.17	11.96	8.12	2, 3-1, 4; 2-3
	5.4 мкм	8.895	13.9*	9.7*	2.8	11.94	8.30	12.90	11.53	2-1, 3, 4
	4.7 мкм	14.280	0.3	1.1	0.2	19.30	19.39	18.01	18.85	
	4.0 мкм	21.028	2.9	0.9	1.1	21.62	22.31	19.58	22.43	
	3.5 мкм	76.616	17.0*	12.6*	4.9*	30.02	42.53	27.36	31.15	2-1, 3, 4
	8.9 мкм	32970.05	2.9	1.0	2.5	204.17	69.69	180.10	175.65	
Суммарная поверхность (мкм ² × 10 ³ /г) эритроцитов с диаметром	8.2 мкм	91448.15	11.4*	2.0	4.5*	508.68	132.84	460.61	374.66	2-1, 3, 4
	7.3 мкм	247698.9	17.6*	5.2*	6.8*	893.70	129.31	856.71	678.57	2-1, 3, 4
	6.8 мкм	624977.9	17.3*	2.0	9.2*	1563.42	281.41	1278.5	1076.8	2-1, 3, 4
	6.1 мкм	598360.4	45.3*	12.1*	3.6	2101.84	594.31	2376.2	1534.2	1, 3-2, 4; 2-4
	5.4 мкм	469905.1	35.9*	2.1	13.0*	2381.03	896.44	2045.1	1676.0	2-1, 3, 4
	4.7 мкм	481089	15.9*	0.8	13.2*	2818.08	1625.2	2108.1	2052.8	1, 2-3, 4; 1-2
	4.0 мкм	306240.4	13.5*	0.6	20.1*	2320.11	1300.7	1661.3	1761.0	1-2, 3, 4; 2-4
	3.5 мкм	356461	2.4	7.0*	2.5	2354.6	1932.0	1782.4	1789.6	1-2, 3, 4
	SSD мкм ² × 10 ⁶	6821.44	4.7*	23.3*	20.6*	311.06	185.82	316.34	360.41	2-1, 3, 4
	HB/SSD г % /мкм ²	0.0003	13.0*	16.8*	5.9*	0.05	0.08	0.05	0.05	2-1, 3, 4
S, мкм ²	23.677	14.3*	22.3*	1.2	40.30	34.94	44.28	41.33	2-1, 3, 4; 1-3	
D, мкм	0.070	14.1*	23.4*	1.8	4.54	4.24	4.75	4.61	2-1, 3, 4; 1-3	
T, мкм	1.220	63.6*	25.3*	2.9	5.05	3.49	4.22	1.81	2-1, 3, 4; 4-1, 3	
D/T	0.686	29.5*	30.8*	17.1*	1.04	1.28	1.30	3.09	4-1, 2, 3	
MCV, мкм ³	623.966	12.5*	29.7*	15.9*	79.66	122.09	71.40	68.92	2-1, 3, 4	
MCH, пг	58.801	10.5*	16.9*	9.3*	24.85	35.75	23.04	23.36	2-1, 3, 4	
MCHC, %	42.133	0.2	6.2*	2.7	31.37	29.59	32.59	35.67	4-1, 2	
HB, г %	8.474	1.1	2.3	7.5*	15.00	13.88	14.20	16.67	4-2, 3	
HT, %	18.179	2.4	5.3*	6.1*	47.84	46.97	43.25	47.12	3-1, 2, 4	
Число животных					16	35	12	34		

Примечание. *MS*_{ост} – остаточный средний квадрат (оценка внутригрупповой дисперсии).

* – *p* < 0.05.

Таблица 3. Выборки рыжей полевки. Результаты дискриминантного анализа

№	Выборки	I	II	III	IV	V
1	Неполовозрелые, осень, Висим		112.5	89.2	121.7	37.1
2	Неполовозрелые, лето–осень, Ильмены	161.3		4.2	95.1	71.3
3	Половозрелые, лето, Ильмены	160.2	9.8		74.3	63.9
4	Половозрелые, весна, Висим	123.3	149.2	143.5		10.1
5	Половозрелые, осень, Висим	95.3	222.3	222.9	27.4	

Примечание. Под диагональю – квадрат расстояния Махаланобиса, над диагональю – $F(13.81)$ критерий, $p < 0.001$.

3.5 мкм и меньше с диаметром в диапазоне от 5.4 до 8.9 мкм.

Изменение соотношения долей эритроцитов разного диаметра отразилось на величинах их среднего диаметра, площади поверхности эритроцитов каждого из диаметров и суммарной площади поверхности (табл. 2). Так, в Ильменской популяции у неполовозрелых больше ($p < 0.05$) площадь поверхности эритроцитов с диаметром 3.5–4.7 мкм. В то же время площадь поверхности эритроцитов, оцененная стандартным методом, в разных выборках не различима.

В Висимской популяции у неполовозрелых особей меньше средний диаметр эритроцитов, площадь поверхности меньше за счет меньшего абсолютного числа клеток, максимально относительное содержание эритроцитов малого диаметра. Эритроциты этих животных имеют больший объем и насыщенность гемоглобином, максимальную величину отношения гемоглобина в крови к площади поверхности, что в функциональном отношении делает поверхность эритроцита чрезвычайно эффективной. У этих особей меньше концентрация гемоглобина в эритроците, что важно в поддержании кислород-транспортной функции, вязкости крови, способности эритроцитов к деформации. Полученные данные дают основание полагать, что объем и площадь поверхности эритроцитов характеризуют особенности обмена не только у разных видов животных [11], но и у животных одного вида в разном состоянии, а также из разных популяций.

Появление в крови эритроцитов “малого” размера рассматривается в литературе как физиологический ответ [27]. Представляет интерес выяснение предшественника таких эритроцитов. Мелкие эритроциты появлялись при острой кровопотере, введении фенилгидразина, относительной гиподинамии. В условиях экспериментальной гипоксии (снижение барометрического давления)

у рыжей полевки установлено снижение числа эритроцитов [14]. На обеспечение организма кислородом влияет температура среды. При ее понижении уменьшаются кислородная емкость крови [8], интенсивность дыхания эритроцитов [24]. Естественно предположить, что для компенсации сниженных функций в организме мобилизуется эндогенный фон резистентности.

У особей исследуемых групп установлена изменчивость показателей эритроцитов. По-видимому, именно с этим связано поддержание дыхательной функции крови. Так, неполовозрелых особей, обитающих в более суровых условиях Висимского заповедника, отличают минимальные величины числа эритроцитов и их среднего диаметра, максимальное содержание эритроцитов с диаметром 3.5 мкм, больший объем клеток, большее содержание гемоглобина в эритроците, максимальная величина отношения гемоглобина к площади поверхности эритроцитов, что, как выше отмечено, функционально делает эритроцит существенно эффективней.

В литературе достаточно много внимания уделено вопросу влияния условий обитания животных, при этом нигде не учитывалось репродуктивное состояние особей. Влияние места обитания животных нами оценено по комплексу показателей системы крови неполовозрелых особей Ильменской и Висимской популяций – выборок, однородных по репродуктивному состоянию, возрасту, сезону и срокам отлова (табл. 1, 3). Установлено, что концентрация гемоглобина в крови этих выборок не различима, несмотря на меньшее число эритроцитов у последних. Поддержание уровня гемоглобина у особей Висимской популяции, можно полагать, обусловлено большей долей малых эритроцитов (с диаметром 3.5 мкм), их большей насыщенностью гемоглобином и большей величиной отношения гемоглобина в крови к суммарной площади поверхности эритроцитов (табл. 2).

Различия признаков между сопоставимыми группами животных скорее всего обусловлены разными условиями среды обитания, в том числе и климатическими [12]. В пользу такого предположения свидетельствуют разные числа лейкоцитов у популяций – выше у животных из южной популяции, масса тела – более высокая у животных с севера, что также сопоставимо с данными литературы [8, 24]. У половозрелых особей Висимской популяции по сравнению с Ильменской тоже больше “мелких” (с диаметром 3.5–4.7 мкм) эритроцитов. Очевидно, особенности показателей крови животных разных групп связаны с репродуктивным состоянием полевки и условиями их обитания. Преобладание доли “мелких” эритроцитов у неполовозрелых особей Висимской популяции вполне объяснимо с позиций общего физико-химического закона – чем более мелкодисперсная

среда, тем больше площадь соприкосновения двух фаз, выше скорость диффузии, т.е. эффективнее газообменная функция эритроцитов. Можно полагать, что выявленная изменчивость признаков эритроцитов отражает один из физиологических путей поддержания концентрации гемоглобина в крови и стабильного ее функционирования.

Качественный состав "красной" крови характеризует распределение эритроцитов по стойкости [3]. Осмотическая стойкость клеток исследована на группах половозрелых и неполовозрелых животных из Ильменской популяции. О структурных изменениях эритроцитов свидетельствует изменение их осмотической стойкости. Пик резистентности эритроцитов у половозрелых особей отмечен при концентрации NaCl 0.5%, у неполовозрелых – 0.525%, что соответствует содержанию клеток разного диаметра и формы. Так, стойкость эритроцитов (при $p < 0.05$) тем выше ($r = 0.4-0.7$), чем больше доля клеток с диаметром ≥ 7.3 мкм, и тем ниже ($r = -0.35 - -0.63$), чем больше доля клеток с диаметром 3.5 и 4.0 мкм.

Стойкость коррелирует и с показателем сферичности (D/T , $r = -0.59$), характеризующим продолжительность жизни эритроцита. На облуженных мышцах показано, что с уменьшением продолжительности жизни эритроцитов возрастает скорость пролиферации стволовых кроветворных клеток, обеспечивая тем самым высокую скорость восстановления кроветворной ткани и, как следствие, высокую радиостойчивость животных [23]. Можно полагать, что подобные механизмы обеспечивают устойчивость и к другим стрессовым воздействиям. Выявленные у неполовозрелых особей признаки – меньшая осмотическая стойкость, более высокая концентрация клеток костного мозга (0.70 против 0.49 млн/г у половозрелых) также свидетельствуют о более высокой резистентности этой группы животных, которые, как известно, составят зимующую часть популяции.

Установлена также корреляция (при $p < 0.05$) показателей периферической крови и кроветворной ткани: клеточность костного мозга – с числом лейкоцитов и эритроцитов ($r = 0.25$), масса селезенки – с диаметром эритроцитов. Чем больше масса селезенки, тем больше эритроцитов с диаметром 5.4–8.2 мкм ($r = 0.59-0.21$) и меньше с диаметром 3.5 мкм ($r = -0.62$). Очевидно, возрастание доли эритроцитов большего диаметра обусловлено активацией кроветворения в селезенке, влияние которого на морфологию клеток крови отмечено при радиационном воздействии [15]. Масса и индекс селезенки зависят от репродуктивного состояния особей (табл. 2). В литературе высокую вариабельность массы селезенки связывают с изменениями условий среды обитания [6, с. 201] и интенсивностью размножения животных [29].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлена изменчивость количественно-морфологических показателей периферической крови и кроветворной ткани рыжей полевки в зависимости от репродуктивного состояния и места обитания животных. Изменение признаков более выражено у животных Висимской популяции, чем Ильменской.

Наибольшим изменениям подвержены такие показатели, как общее число лейкоцитов и эритроцитов, соотношение долей эритроцитов разного диаметра, площадь поверхности, объем эритроцитов и насыщенность их гемоглобином, величина отношения концентрации гемоглобина в крови к площади поверхности эритроцитов, стойкость эритроцитов, концентрация кариоцитов и масса селезенки. Величины одних показателей выше у половозрелых особей (общее число эритроцитов, содержание эритроцитов с диаметром ≥ 5.4 мкм, площадь поверхности эритроцитов, концентрация гемоглобина в эритроците, стойкость эритроцитов, масса селезенки), других – у неполовозрелых (содержание эритроцитов с диаметром 3.5 мкм, объем эритроцитов и насыщенность их гемоглобином, величина отношения концентрации гемоглобина в крови к площади поверхности эритроцитов, концентрация кариоцитов в бедренной кости).

Аналогичные изменения признаков крови отмечены в зависимости от условий обитания животных. У особей Висимской выборки меньше, чем у Ильменской, число лейкоцитов и эритроцитов; среди эритроцитов разного диаметра больше клеток с диаметром 3.5 мкм и меньше с диаметром ≥ 5.4 мкм, меньше средний диаметр эритроцитов, площадь поверхности, но больше их объем, содержание гемоглобина в клетке, концентрация гемоглобина на единицу площади поверхности эритроцита.

Количество и структура эритроцитов определяют поддержание уровня гемоглобина крови. Увеличение доли "мелких" эритроцитов с повышенной концентрацией гемоглобина на единицу площади поверхности эритроцита особенно выгодно в условиях пониженных температур. Тканевые изменения проявляются в меньшей мере. Наблюдаемая корреляция показателей крови и кроветворной ткани отражает сопряженную изменчивость признаков системы кроветворения, что обеспечивает один из физиологических механизмов устойчивого функционирования системы крови.

Выявленные особенности показателей системы крови среди изученных выборок животных дают основание полагать, что для выживания организма более выгодны признаки, наблюдаемые у неполовозрелых особей. Можно полагать, что такое структурно-функциональное состояние

клеток поддерживает не только стабильное функционирование системы крови, но и направлено на повышение устойчивости организма животных. В пользу этого предположения свидетельствует не только то, что половозрелые особи составляют зимующую часть популяции [5, 18, 19], но и доля их существенно возрастает даже в летний период в годы, неблагоприятные для обитания [19]. Более высокую устойчивость половозрелых животных подтверждает и более высокая их радиорезистентность [20].

Предложенный подход ни в коей мере не претендует на исчерпывающую информацию, однако полученные результаты могут быть полезны, в частности, при оценке антропогенного загрязнения территорий с использованием мышевидных грызунов в качестве тест-объекта [16]. Например, у лесных мышей, обитающих на ВУРСе, выявлено возрастание в крови "молодых" клеток, увеличение среднего диаметра эритроцитов вследствие напряженного кроветворения в костном мозге [25].

Авторы выражают благодарность Ю.А. Давыдовой и Г.В. Оленеву за предоставленных животных, определение их возраста и репродуктивного состояния.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, код проекта 03-04-48086.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. 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.
2. Большаков В.Н., Ковальчук Л.А., Ястребов А.П. Энергетический обмен у полевых и его изменение в экстремальных условиях. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. 116 с.
3. Гительзон И.И., Терсков И.А. Эритрограмма как метод клинического исследования крови. Красноярск: Изд-во Сиб. отд-ния АН СССР, 1959. 247 с.
4. Гольдберг Д.И., Левина Г.Д. Диаметр эритроцитов в норме и патологии. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1969. 113 с.
5. Давыдова Ю.А. // Методы популяционной биологии. Сб. материалов VII Всерос. популяц. семинара (Сыктывкар, 16–21 февр. 2004 г.). Сыктывкар: Коми Уро РАН, 2004. Ч.1. С. 54.
6. Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Л.: Наука, 1985. 318 с.
7. Истомина Л.Б., Мясников Ю.А., Московская И.А. // Тр. Ин-та полиомиелита и вирусных энцефалитов АМН СССР. 1971. Т. 19. С. 267.
8. Калабухов Н.И. Периодические (сезонные и годичные) изменения в организме грызунов, их причины и последствия. Л.: Наука, 1969. 249 с.
9. Карасева Е.В., Телицина А.Ю. Методы изучения грызунов в полевых условиях: учеты численности и мечения. М.: Наука, 1996. 227 с.
10. Кендалл М., Стьюарт А. Многомерный статистический анализ и временные ряды. М.: Наука, 1976. 737 с.
11. Клиорин А.И., Тиунов Л.А. Функциональная неравнозначность эритроцитов. Л.: Наука, 1977. 148 с.
12. Ковальчук Л.А., Ястребов А.П. Экологическая физиология мелких млекопитающих Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 203 с.
13. Козинец Г.И., Каюмова Д.Ф., Погорелов В.М. // Клиническая лабораторная диагностика. 1993. № 1. С. 14.
14. Коржуев П.А. Эволюция дыхательной функции крови. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1969. 182 с.
15. Материй Л.Д., Маслова К.И. // Радиация как экологический фактор при антропогенном загрязнении. Тр. Коми фил. АН СССР Сыктывкар, 1984. № 67. С. 55–62.
16. Материй Л.Д., Маслова К.И., Таскаев А.И. // I Всесоюз. радиобиол. Съезд, Москва, 21–27 августа 1989 г.: Тез. докл. Пушчино. 1989. Т. 5. С. 1204.
17. Материй Л.Д., Таскаев А.И. // Биоиндикация радиоактивных загрязнений. М.: Наука, 1999. С. 260.
18. Оленев Г.В. // Экология. 1989. № 2. С. 19
19. Оленев Г.В. // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии. М.: Наука, 1991. С. 92.
20. Оленев Г.В., Григоркина Е.Б. // Экология. 1998. № 6. С. 447.
21. Оленев Г.В. // Экология. 2002. № 5. С. 341.
22. Пименов Ю.С. // Клиническая лабораторная диагностика. 1993. № 1. С. 3.
23. Постшилл М., Ваха И. Индивидуальная радиочувствительность, ее механизмы и проявления. М.: Энергоатомиздат, 1986. 112 с.
24. Слоним А.Д. Частная экологическая физиология млекопитающих. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 496 с.
25. Тарахтий Э.А., Кардонина Т.Л. // Радиационная биология. Радиоэкология. 1995. Т. 35, вып. 4. С. 550.
26. Цыб А.Ф., Хаит С.Е., Матвеев В.Г., Иванов В.К., Нилова Э.В., Тлегушов И.К., Боровикова М.П., Лешаков С.В., Омельченко В.Н. // Мед. радиология и радиац. безопасность. 1996. Т. 44. № 4. С. 3.
27. Шашкин А.В., Терсков И.А. Продукция и деструкция эритроцитов в организме. Новосибирск: Наука, 1986. 89 с.
28. Юшков Б.Г., Климин В.Г., Северин М.В. Система крови и экстремальные воздействия на организм. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. 201 с.
29. Ястребов А.П., Юшков Б.Г., Большаков В.Н. Регуляция гемопоза при воздействии на организм экстремальных факторов. Свердловск: УрО АН СССР, 1988. 153 с.
30. Kostelecka-Myrcha A. // Acta Theriol. 1967. V. 12. Suppl. 13. P. 191.
31. Kostelecka-Myrcha A. // Acta Theriol. 2002. V. 47. Suppl. 1. P. 209

Ecological and Physiological Peculiarities of Blood System Characteristics in *Clethrionomys glareolus*

E. A. Tarakhtii, A. Yu. Druzhinina, I. A. Kshnyasev

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia

The variability of some quantitative morphological characteristics of the *Clethrionomys glareolus* blood system depending on the reproductive state and environmental conditions is considered. The correlation between blood characteristics and haemopoietic tissue parameters is found. The associated variability of haemopoiesis parameters is shown to reflect mechanisms that provide the stable functioning of organisms.