

УДК 574.24:599.323

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ У МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ РАЗЛИЧНОЙ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ

© 2025 г. Л. Л. Мацкало<sup>a, b</sup>, О. И. Себежко<sup>b</sup>, И. А. Васильев<sup>a, b</sup>, П. А. Задубровский<sup>a</sup>,  
О. Ф. Потапова<sup>a</sup>, Е. А. Новиков<sup>a, b, \*</sup>

<sup>a</sup>Институт систематики и экологии животных СО РАН, Россия 630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

<sup>b</sup>Новосибирский государственный аграрный университет, Россия 630039 Новосибирск, ул. Добролюбова, 130

\*e-mail: eug-nov5@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.11.2024 г.

После доработки 28.11.2024 г.

Принята к публикации 09.12.2024 г.

Разнообразие адаптаций к обитанию в условиях гипоксии определяется как ее продолжительностью, так и наличием или отсутствием сопутствующей гиперкапнии. Одним из ключевых параметров, формирующих эти адаптации, является кислородная емкость крови, которая зависит от содержания в ней гемоглобина. Однако экологические закономерности изменчивости гематологических показателей, характеризующих кислородную емкость крови, в полной мере не ясны. Многомерный анализ эритроцитарного звена гемограмм у 12 видов мышевидных грызунов различной экологической специализации показал наличие трех основных факторов, определяющих его изменчивость. Первый фактор обусловлен числом эритроцитов, количеством гемоглобина и гематокритом, второй — объемом эритроцитов и содержанием в них гемоглобина и третий — средней концентрацией гемоглобина в эритроците. У обыкновенной и восточной слепушонок, специализированных к подземной жизни, и норного джунгарского хомячка объем эритроцитов и содержание в них гемоглобина были значительно выше, чем у скальных полевок, способных обитать на больших высотах. Можно предполагать, что формирование структурных адаптаций к гипоксии зависит от того, сопровождается она гиперкапнией, как у норных видов, или нет — как у видов, обитающих в горах. Вместе с тем значительный диапазон изменчивости рассмотренных показателей у экологически и таксономически близких видов не позволяет выявить на имеющемся материале ее общие эволюционные закономерности.

*Ключевые слова:* мышевидные грызуны, экологическая специализация, адаптации к гипоксии, кислородная емкость крови, гемограмма

DOI: 10.31857/S0367059725020062 EDN: TYXUWS

В свете возможных последствий глобальных климатических процессов, вызванных естественными и антропогенными причинами, особую актуальность приобретает изучение механизмов адаптации животных к изменениям газового состава воздушной среды [1, 2]. При прогнозируемом увеличении концентрации углекислого газа в атмосфере [1, 3, 4] возникает вопрос о пределах чувствительности и возможностях адаптации животных и человека к хронической гипоксии в сочетании с гиперкапнией [5, 6]. Наиболее известными стратегиями таких адаптаций являются увеличение вентиляции легких, сердечного выброса, повышение кислородной емкости крови за счет увеличения содержания гемоглобина и его сродства к кислороду, снижение уровня аэробного обмена, повышение устойчивости к ацидозу, регуляция интенсивности образования активных форм кис-

лорода [7–9]. Формирование адаптационной стратегии зависит, очевидно, и от специфики газового состава среды, определяющей продолжительность гипоксии (острая или хроническая), наличие или отсутствие сопутствующей гиперкапнии.

Так, острой гипоксии в сочетании с гиперкапнией подвержены в наибольшей степени ныряющие виды [10], однако у пресноводных околводных грызунов соответствующие адаптации выражены достаточно слабо [11–13]. Подземные и роющие животные могут подвергаться длительной гипоксии в сочетании с гиперкапнией, однако большинство из них периодически появляется на поверхности, оказываясь в условиях нормоксии. Высокая толерантность подземных видов млекопитающих к гипоксии обеспечивается низкой частотой дыхания и сердечных сокращений, низким парциальным

давлением кислорода в тканях, высоким уровнем гемоглобина и его высоким сродством к кислороду [8, 9], причем наибольшей устойчивостью к гипоксии обладают подземные виды, обитающие на больших высотах [14].

Наиболее распространенными физиологическими адаптациями к хронической гипоксии, обусловленной пониженным парциальным давлением кислорода в атмосфере, которой подвержены высокогорные животные, являются регуляция гемодинамики и изменение сродства гемоглобина к кислороду [7]. Однако даже у животных, обитающих в одном и том же высотном поясе, механизмы адаптации во многом зависят от экологической специализации и филогенетической истории вида [15].

Различия в адаптациях к обитанию в условиях гипоксии могут наблюдаться не только у специализированных “горных” и “равнинных” видов, но и у особей одного и того же вида из популяций, обитающих на разных высотах [16], и даже у высокогорных популяций из разных частей ареала [17, 18]. Исходя из этого подобные адаптации целесообразно рассматривать у экологически близких видов, имеющих общую филогенетическую историю, но обитающих в различных условиях среды. Одной из наиболее удобных групп, на протяжении длительного времени используемых для сравнительно-экологических исследований, являются мышевидные грызуны [19, 20]. В частности, в пределах подсемейства полевочьих (*Arvicolinae*), помимо обитателей лесов и открытых пространств, встречаются подземные, околотовные и горные виды [21–23].

Вполне вероятно, что виды, обитающие в разных климатических условиях, на разной высоте над уровнем моря, в разной степени использующие подземную и водную среду (ныряющие, норные, роющие, собственно подземные), будут различаться по показателям, характеризующим дыхательную функцию крови. Помимо изменения сродства гемоглобина к кислороду в условиях высокогорья [24, 25], эти адаптации могут затрагивать и гематологические показатели, во многом определяющие работу сердечно-сосудистой системы [26]. Однако сравнительных работ, посвященных выявлению закономерностей изменчивости этих показателей, очень мало. Масштабный анализ собственных и литературных данных, выполненный А.Г. Кижиной с соавт. [27], показал, что увеличение диаметра эритроцитов характерно для ныряющих видов, а его уменьшение при сопутствующем увеличении общего содержания гемоглобина в крови за счет

роста числа эритроцитов — для высокогорных. Общей адаптивной особенностью подземных и роющих грызунов является увеличение числа эритроцитов [27]. Широкий диапазон изменчивости показателей, характеризующих кислородную емкость крови, обусловленную, помимо адаптивных особенностей вида, состоянием организма и воздействием неблагоприятных факторов среды [28–30], требует их сравнительного исследования, объектом которого стали бы животные, содержащиеся в стандартных и комфортных условиях лаборатории. Возможное влияние на гематологические показатели размера животных [31] и их таксономического положения [27] делает целесообразным сравнительный анализ видов, имеющих сходную массу тела с учетом степени их филогенетического родства [32].

Цель нашей работы — сравнительный анализ морфофункциональных показателей красной крови у мышевидных грызунов, обитающих в аридных, гумидных и горных ландшафтах Центральной Азии.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе были использованы мышевидные грызуны из живой коллекции лаборатории структуры и динамики популяций животных ИСиЭЖ СО РАН, относящиеся к двум семействам — мышиные (*Muridae*) и хомякообразные (*Cricetidae*): малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis*) — вид, ассоциированный с травяным и кустарниковым ярусами; джунгарский хомячок (*Phodopus sungorus*), степная пеструшка (*Lagurus lagurus*) и узкочерепная полевка (*Lasiopodomys gregalis*) — норные виды открытых пространств; три вида скальных полевок, обитающих на различных высотах над уровнем моря (*Alticola tuvinicus*, *A. olchonensis*, *A. semicanus*); красная полевка (*Clethrionomys rutilus*) — таежный вид с голарктическим распространением; водяная полевка (*Arvicola amphibius*) — околотовный вид, населяющий лесостепную зону Евразии, и два вида подземных слепушонок (*Ellobius*) — обыкновенная (*E. talpinus*) и восточная (*E. tancrei*). В качестве контрольной группы с известными значениями показателей крови рассматривали лабораторных мышей (*Mus musculus*) линии *BALB/C*.

В работе были использованы как животные, отловленные в природе и передержанные в лаборатории, так и особи лабораторного разведения. Животных содержали в комфортных условиях при комнатной температуре и условиях освещения, соответствующих естественным, в индивидуальных клетках, за исключением колониальных слепушонок,

которых содержали группами по 4 особи. Сбалансированный рацион, составленный с учетом пищевых предпочтений (зерноядные, зеленоядные, питающиеся подземными частями растений) вида, предлагали *ad libitum*. Выборка каждого вида состояла из 5–9 взрослых самцов (табл. 1).

Пробы крови отбирали в зимний период (ноябрь – март) 2023–2024 гг. из ретроорбитального синуса с помощью пипеток Пастера с использованием пробирок КЗЭДТА3. Объем собранной крови составлял не менее 100 мкл. Сразу после забора крови производили ее гематологический анализ с помощью Ветеринарного автоматического гематологического анализатора PCE90 Vet (США), программа «Мыши».

Для анализа использовали следующие показатели эритроцитарного звена гемограммы:

- RBC – число эритроцитов ( $10^{12}/L$ );
- HGB – содержание гемоглобина в крови (g/L);
- HCT – гематокрит (%);
- MCV – средний объем эритроцитов (fL);
- MCH – среднее содержание гемоглобина в эритроцитах (pg);
- MCHC – средняя концентрация гемоглобина в эритроците (g/L);
- RDW – показатель гетерогенности эритроцитов (%).

Гематологические данные обрабатывали факторным анализом с вращением осей *varimax*. Статистически значимыми считали вклады признаков с нагрузкой 0.7 и выше. В работе рассматривали три главных фактора, вносящих наиболее значимый вклад в изменчивость показателей. Значимость вклада видовой принадлежности в распределение особей в пространстве факторов анализировали с помощью однофакторного дисперсионного анализа. Для статистической обработки данных использовали пакет STATISTICA for Windows, версия 12.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Все показатели эритроцитарного звена гемограмм варьировали в широких пределах и с высокой степенью статистической значимости зависели от вида животных (см. табл. 1).

Факторная нагрузка на признаки распределилась следующим образом (табл. 2): первый фактор, объясняющий 35.7% накопленной дисперсии, был сформирован числом эритроцитов, содержанием в них гемоглобина и гематокритом; второй (32.8% дисперсии) – средним объемом эритроцитов

и средним содержанием в них гемоглобина; третий (15.9% дисперсии) – средней концентрацией гемоглобина в эритроците и показателем гетерогенности эритроцитов.

Однофакторный дисперсионный анализ выявил статистически значимое ( $F_{11,60} = 4.0$ ;  $P < 0.001$ ) влияние вида животного на значения первого фактора. У красных полевок и лабораторных мышей показатели этого фактора были достоверно выше, чем у степных пеструшек, восточных слепушонок и ольхонских полевок (табл. 3, рис. 1, 3). Величины второго фактора также статистически значимо зависели от видовой принадлежности животных ( $F_{11,60} = 42.2$ ;  $P < 0.001$ ). Высокие показатели данного фактора зарегистрированы у слепушонок, джунгарских хомячков и лабораторных мышей, низкие – у степной пеструшки, узкочерепной, красной и скальных полевок (табл. 3, рис. 2, 3). Вклад третьего фактора также статистически значимо зависел от вида животного ( $F_{11,60} = 6.0$ ;  $P < 0.001$ ): у степной пеструшки, обыкновенной слепушонки, красной и узкочерепной полевок показатели были значительно выше, чем у скальных полевок и малой лесной мыши (см. табл. 3, рис. 1, 3).

Практически все регистрируемые нами показатели достаточно сильно варьировали в зависимости от вида животного. Достаточно существенная межвидовая изменчивость размера эритроцитов и других гематологических показателей даже у таксономически близких видов отмечалась и ранее [27, 30, 33]. Гематологические показатели, оцененные нами у лабораторных мышей *BALB/C*, соответствуют референсным значениям, приведенным в литературе [34, 35]. Сравнение наших данных с результатами А.Г. Кижиной с соавт. [27] показывает отсутствие значимых различий по размерам эритроцитов для водяных полевок и более высокие по сравнению с литературными величины этого показателя у степных пеструшек и малых лесных мышей. Существенно отличаются от наших данных, полученных на животных, отловленных на юге Западной Сибири, показатели красной крови у красных полевок из Уральского региона [30, 33]. Наблюдаемые различия отражают, очевидно, изменчивость, обусловленную как уровнем антропогенной нагрузки, так и естественными причинами – репродуктивным статусом особей, сезоном года и фазой популяционного цикла [28, 29]. Расхождение данных, полученных разными авторами, делает особенно актуальными исследования, в которых животные разных видов содержались и тестировались бы в стандартных условиях. К сожалению, подобные исследования до сих пор

**Таблица 1.** Значения показателей эритроцитарного звена гемограммы (среднее  $\pm$  стандартная ошибка) у мышевидных грызунов разной экологической специализации и статистическая значимость вклада видовой принадлежности в их изменчивость

Вид	N	RBC	HGB	HCT	MCV	MCH	MCHC	RDW
<i>Mus musculus (BALB/C)</i>	7	8.8 $\pm$ 0.2	138.9 $\pm$ 2.9	43.4 $\pm$ 1.3	49.4 $\pm$ 0.4	15.8 $\pm$ 0.3	320.1 $\pm$ 6.5	13.4 $\pm$ 0.4
<i>Sylviaemus uralensis</i>	6	8.6 $\pm$ 0.8	111.2 $\pm$ 8.7	34.8 $\pm$ 3.0	41.0 $\pm$ 1.6	13.1 $\pm$ 0.5	319.8 $\pm$ 5.7	16.2 $\pm$ 1.4
<i>Phodopus sungorus</i>	9	6.9 $\pm$ 0.4	114.6 $\pm$ 4.7	31.8 $\pm$ 1.5	46.6 $\pm$ 0.6	16.8 $\pm$ 0.3	349.8 $\pm$ 12.5	15.8 $\pm$ 0.2
<i>Clethrionomys rutilus</i>	7	11.6 $\pm$ 0.4	138.1 $\pm$ 3.9	39.6 $\pm$ 1.4	34.2 $\pm$ 1.3	11.8 $\pm$ 0.2	350.0 $\pm$ 12.4	14.5 $\pm$ 0.4
<i>Lasiopodomys gregalis</i>	7	10.2 $\pm$ 0.9	127.9 $\pm$ 9.0	34.3 $\pm$ 3.1	33.5 $\pm$ 0.3	11.8 $\pm$ 0.2	338.9 $\pm$ 15.6	14.2 $\pm$ 0.3
<i>Lagurus lagurus</i>	7	8.4 $\pm$ 0.6	99.9 $\pm$ 7.6	29.8 $\pm$ 2.6	32.8 $\pm$ 0.6	11.0 $\pm$ 0.2	340.4 $\pm$ 6.4	11.9 $\pm$ 0.2
<i>Ellobius talpinus</i>	5	7.4 $\pm$ 0.5	114.0 $\pm$ 9.2	32.3 $\pm$ 2.5	43.9 $\pm$ 0.4	15.4 $\pm$ 0.2	352.2 $\pm$ 4.2	13.6 $\pm$ 0.2
<i>Ellobius tancrei</i>	5	6.2 $\pm$ 0.8	95.0 $\pm$ 13.9	26.7 $\pm$ 3.5	43.3 $\pm$ 0.4	15.3 $\pm$ 0.4	354.0 $\pm$ 10.0	16.7 $\pm$ 0.3
<i>Alticola olchonensis</i>	5	7.0 $\pm$ 1.0	103.6 $\pm$ 3.6	24.5 $\pm$ 3.6	35.2 $\pm$ 0.8	10.4 $\pm$ 0.6	297.0 $\pm$ 12.6	15.8 $\pm$ 0.5
<i>Alticola tuvimicus</i>	5	10.9 $\pm$ 0.6	114.4 $\pm$ 3.5	36.1 $\pm$ 1.6	33.3 $\pm$ 0.7	10.1 $\pm$ 0.4	304.4 $\pm$ 9.2	16.3 $\pm$ 0.4
<i>Alticola semicanus</i>	6	10.1 $\pm$ 0.5	142.2 $\pm$ 3.7	34.1 $\pm$ 0.8	34.4 $\pm$ 1.0	8.9 $\pm$ 0.6	261.7 $\pm$ 19.4	14.1 $\pm$ 0.4
<i>Arvicola amphibius</i>	5	8.5 $\pm$ 1.3	102.0 $\pm$ 16.6	33.4 $\pm$ 5.2	39.6 $\pm$ 0.9	11.9 $\pm$ 0.3	302.8 $\pm$ 4.0	13.2 $\pm$ 0.3
ANOVA, Критерий Фишера, F		6.2	4.6	3.8	48.9	49.1	5.7	8.4
Уровень значимости, P		< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001

Примечание. RBC – число эритроцитов; HGB – содержание гемоглобина в крови; HCT – гематокрит; MCV – средний объем эритроцитов; MCH – среднее содержание гемоглобина в эритроцитах; MCHC – средняя концентрация гемоглобина в эритроците; RDW – показатель гетерогенности эритроцитов.

**Таблица 2.** Факторная нагрузка первых трех компонент на гематологические показатели, характеризующие кислородную емкость крови

Показатель	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
Эритроциты (RBC)	<b>0.861</b>	-0.418	-0.093
Гемоглобин (HGB)	<b>0.924</b>	0.017	0.084
Гематокрит (HCT)	<b>0.950</b>	0.154	0.013
Средний объем эритроцитов (MCV)	-0.014	<b>0.920</b>	0.175
Содержание гемоглобина в эритроците (MCH)	-0.044	<b>0.975</b>	-0.171
Средняя концентрация гемоглобина в эритроците (MCHC)	-0.026	0.461	<b>0.712</b>
Гетерогенность эритроцитов (RDW)	0.002	0.293	<b>-0.727</b>
Доля объясненной дисперсии, %	35.7	32.8	15.9

Примечание. Признаки, вносящие статистически значимый вклад, отмечены жирным шрифтом.

**Таблица 3.** Значения факторов изменчивости гематологических показателей (средние  $\pm$  стандартная ошибка) у мышевидных грызунов разной экологической специализации

Вид	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
<i>Mus musculus (BALB/C)</i>	0.91 $\pm$ 0.13 <sup>a</sup>	1.22 $\pm$ 0.09 <sup>a</sup>	0.10 $\pm$ 0.19 <sup>a, b</sup>
<i>Sylvaemus uralensis</i>	-0.09 $\pm$ 0.41 <sup>a, b</sup>	0.30 $\pm$ 0.30 <sup>a, b</sup>	-0.73 $\pm$ 0.55 <sup>b</sup>
<i>Phodopus sungorus</i>	-0.36 $\pm$ 0.20 <sup>a, b</sup>	1.44 $\pm$ 0.12 <sup>a</sup>	-0.17 $\pm$ 0.19 <sup>a, b</sup>
<i>Clethrionomys rutilus</i>	1.01 $\pm$ 0.16 <sup>a</sup>	-0.41 $\pm$ 0.10 <sup>b</sup>	0.57 $\pm$ 0.37 <sup>a</sup>
<i>Lasiopodomys gregalis</i>	0.35 $\pm$ 0.42 <sup>a, b</sup>	-0.55 $\pm$ 0.09	0.50 $\pm$ 0.29 <sup>a</sup>
<i>Lagurus lagurus</i>	-0.64 $\pm$ 0.32 <sup>b</sup>	-0.92 $\pm$ 0.10 <sup>b</sup>	1.37 $\pm$ 0.12 <sup>a</sup>
<i>Ellobius talpinus</i>	-0.31 $\pm$ 0.36 <sup>a, b</sup>	0.85 $\pm$ 0.07 <sup>a</sup>	0.72 $\pm$ 0.11 <sup>a</sup>
<i>Ellobius tancrei</i>	-1.08 $\pm$ 0.53 <sup>b</sup>	1.01 $\pm$ 0.16 <sup>a</sup>	-0.37 $\pm$ 0.06 <sup>a, b</sup>
<i>Alticola olchonensis</i>	-1.06 $\pm$ 0.35 <sup>b</sup>	-0.72 $\pm$ 0.19 <sup>b</sup>	-0.95 $\pm$ 0.37 <sup>b</sup>
<i>Alticola tuvinicus</i>	0.29 $\pm$ 0.23 <sup>a, b</sup>	-0.87 $\pm$ 0.12 <sup>b</sup>	-0.86 $\pm$ 0.31 <sup>b</sup>
<i>Alticola semicanus</i>	0.49 $\pm$ 0.16 <sup>a, b</sup>	-1.30 $\pm$ 0.20 <sup>b</sup>	-0.95 $\pm$ 0.43 <sup>b</sup>
<i>Arvicola amphibius</i>	-0.37 $\pm$ 0.74 <sup>a, b</sup>	-0.34 $\pm$ 0.14 <sup>a, b</sup>	0.08 $\pm$ 0.08 <sup>a, b</sup>

Примечание. Величины одного и того же фактора, статистически значимо (HSD – тест Тьюки;  $P < 0.05$ ) различающиеся у особей разных видов, помечены разными буквами.

являются единичными и охватывают, как правило, ограниченный набор видов [17, 33]. Многомерный статистический анализ гематологических показателей, характеризующих кислородную емкость крови у мышевидных грызунов различной экологической специализации, содержащихся и разводимых в лаборатории структуры и динамики популяций животных ИСиЭЖ СО РАН, позволил выявить три основных фактора их изменчивости, объясняющих в совокупности более 80% вклада в дисперсию рассматриваемой выборки.

Первая из составляющих этой изменчивости определяется общим количеством гемоглобина, числом эритроцитов и гематокритом. Значения этой компоненты были максимальными у красной

полевки и лабораторной мыши – видов, обитающих в условиях нормоксии. Самые низкие показатели этой компоненты имели ольхонские полевки, восточные слепушонки и степные пеструшки – достаточно разнородные в экологическом отношении виды. Первые из них являются эндемиками Прибайкалья и обитают в каменистых степях на высотах менее 1000 м над ур. м., где влияние гипоксии неощутимо [23, 36]. Восточные слепушонки, являясь специализированным подземным видом, способны обитать на достаточно больших высотах – от 1500 до 3500 м и более над ур. м. [37]. Особи, использованные нами для анализа, были отловлены на Памиро-Алае, но в течение многих поколений содержались в лаборатории. Степные пеструшки достаточно время проводят в норах,

глубина которых не превышает 20–30 см (наши данные). Отсутствие выраженных экологических закономерностей межвидовой изменчивости по значениям этой компоненты свидетельствует о том, что содержание в крови гемоглобина и гематокрит, обуславливающие кислородную емкость крови, не играют значимой роли в формировании адаптаций к гипоксии у мышевидных грызунов.

Значения второй компоненты, сформированной размером эритроцитов и содержанием в них гемоглобина, были максимальны у лабораторной мыши, обыкновенной и восточной слепушонок, ведущих подземный образ жизни, и джунгарского хомячка – вида, обитающего в степной и лесостепной зонах Сибири, живущего в норах, но в течение всего года активно перемещающегося по поверхности. В холодное время года особи этого вида в неактивной фазе суточного цикла регулярно впадают в торпор – гипометаболическое состояние, не требующее высокой оксигенации тканей [38], и имеют достаточно низкий уровень основного обмена [39]. Минимальные значения этого по-

казателя имели степные пеструшки и скальные полевки, способные обитать на высотах до 4000 м над ур. м. [23, 36]. Средняя концентрация гемоглобина в эритроците, формирующая, наряду с показателем гетерогенности эритроцитов, третью компоненту изменчивости, была минимальна у скальных полевок и малой лесной мыши, обитающей в условиях нормоксии.

Поскольку всех использованных в работе животных содержали в одинаковых условиях – при постоянной температуре и в хорошо вентилируемом помещении, одним из возможных факторов, влияющих на полученные результаты, может быть модификация регистрируемых параметров в условиях нормоксии. Однако два вида слепушонок, имевшие различную продолжительность содержания в лаборатории после изъятия из природы – несколько поколений у восточной и 8–11 дней у обыкновенной, значимо не различались ни по одному из показателей.

Можно предполагать, что изменчивость показателей, характеризующих кислородную

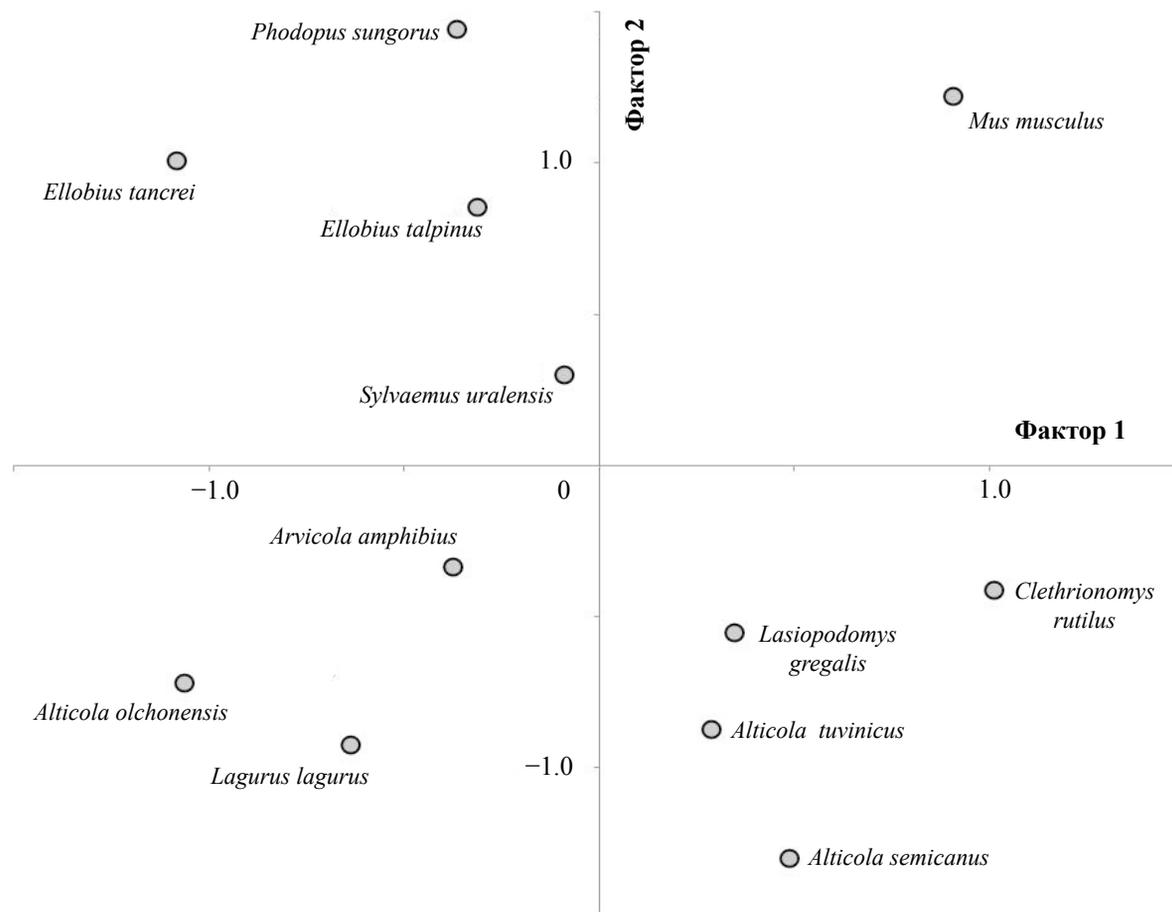


Рис. 1. Распределение изучаемых видов мышевидных грызунов в пространстве факторов изменчивости.

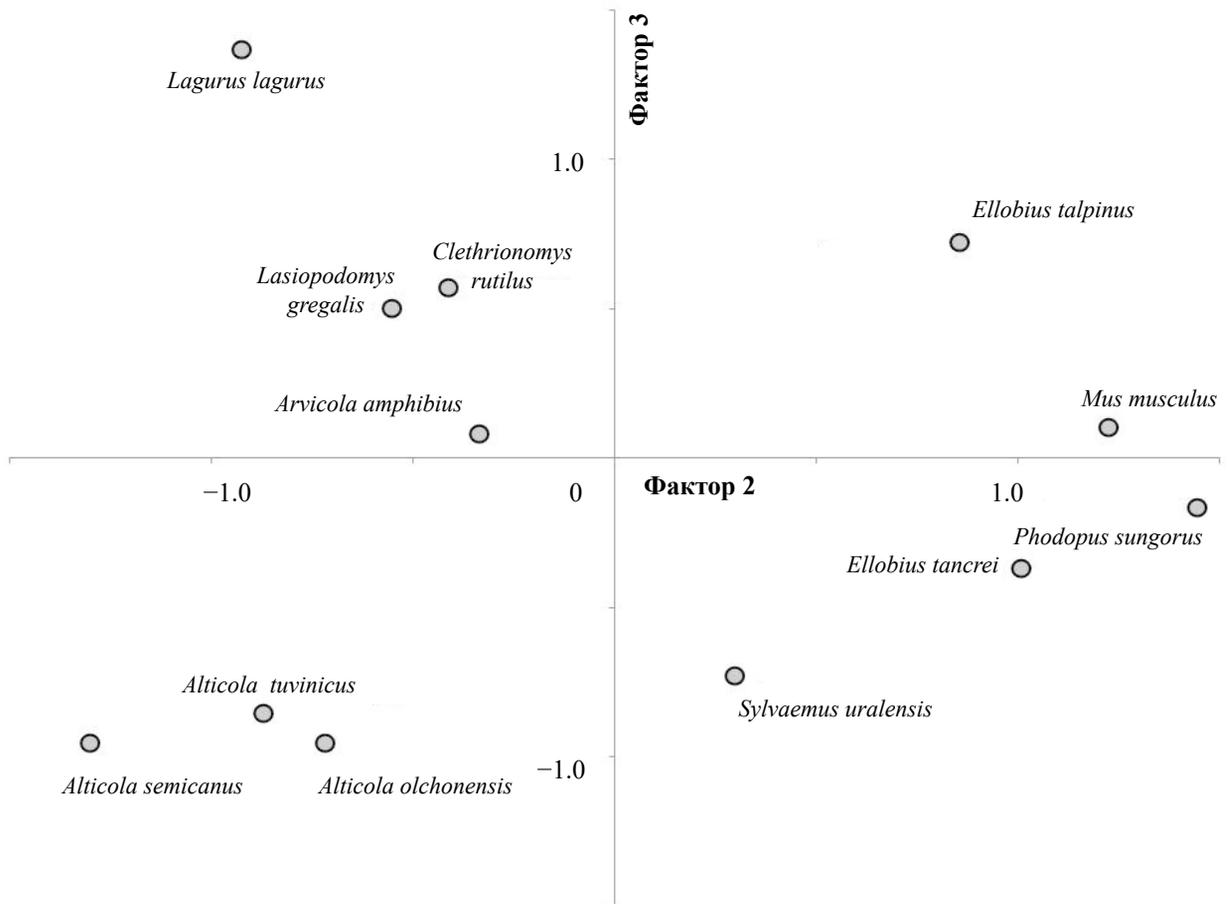


Рис. 2. Распределение изучаемых видов мышевидных грызунов в пространстве факторов изменчивости.

емкость крови, свидетельствует о различиях в путях адаптации мышевидных грызунов, обусловленных их экологической специализацией, которая, помимо газового режима атмосферы, может затрагивать микроклиматический режим местообитаний, тип питания, паттерны суточной и сезонной активности [27, 39]. Ключевыми параметрами, формирующими эти адаптации, являются, с одной стороны, число эритроцитов и гематокрит, с другой — объем эритроцитов и содержание в них гемоглобина, определяющие в совокупности его концентрацию в эритроците (попадание связанных показателей в разные компоненты в данном случае обусловлено методологией их выделения в факторном анализе, основанной на корреляционных отношениях между переменными. Концентрация гемоглобина в эритроците, являясь частным от деления коррелирующих между собой показателей, формирующих вторую компоненту, не коррелирует ни с одним из них).

Практически у всех “диких” видов эти показатели были меньше, чем у линейных мышей, на протяжении длительного времени разводимых

в комфортных лабораторных условиях, предусматривающих в том числе и хорошую аэрацию помещений. Одновременное увеличение всех гематологических показателей, влияющих на кислородную емкость крови, повышает ее вязкость [40], что является, очевидно, неприемлемой стратегией для “диких” видов, в том числе и “нормобарических”, периодически сталкивающихся с гипоксией в условиях физической нагрузки и некомфортных температур [41, 42]. На основании полученных данных можно предположить, что мышевидные грызуны, подверженные в естественных местообитаниях действию гипоксии, адаптируются к ней главным образом за счет повышения содержания гемоглобина в эритроцитах при увеличении их размеров. Среди “диких” видов самый большой объем эритроцитов с высоким содержанием в них гемоглобина имеют слепушонки и джунгарские хомячки, а повышенную концентрацию гемоглобина в эритроците — степная пеструшка, обыкновенная слепушонка, узкочерепная и красная полевки. Скальные полевки, за исключением ольхонской, обитающей на небольших высотах, имели относительно высокое число

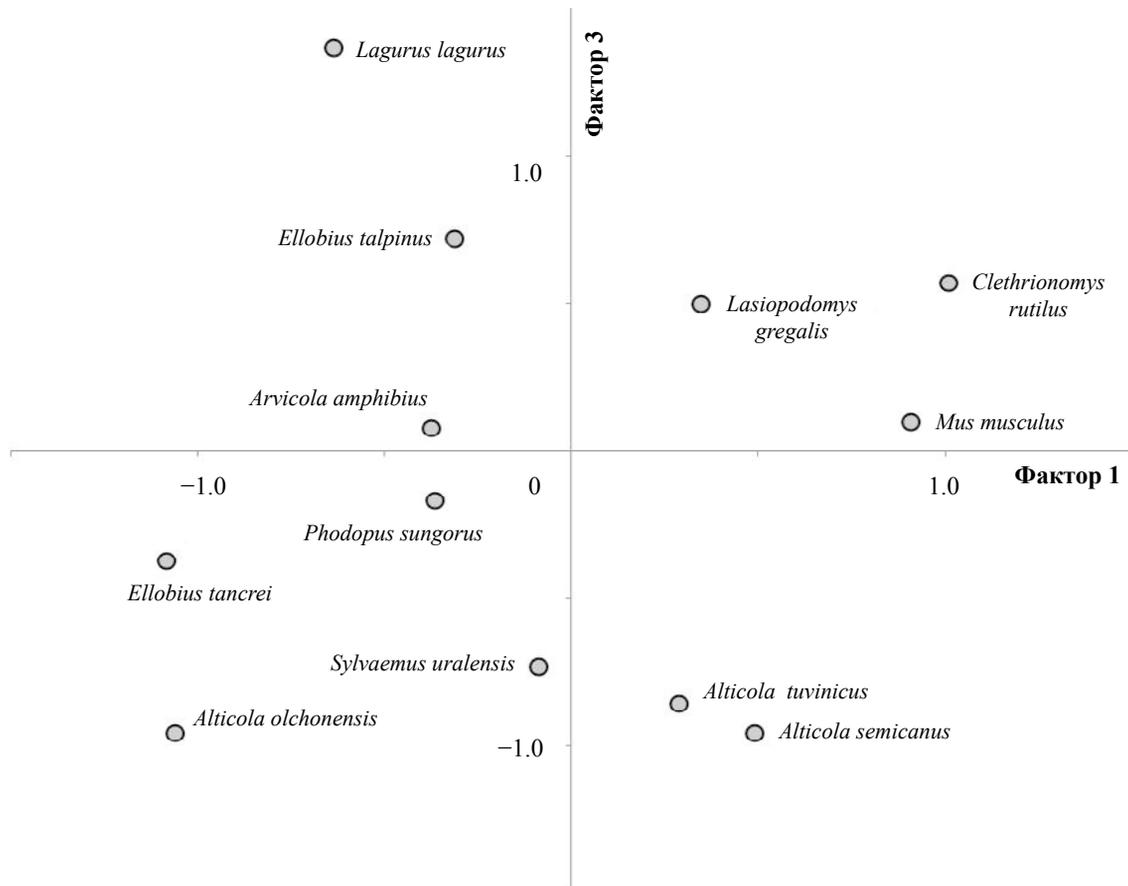


Рис. 3. Распределение изучаемых видов мышевидных грызунов в пространстве факторов изменчивости.

эритроцитов, но отличались их малыми размерами и низкой концентрацией в них гемоглобина.

Водяная полевка – вид, подверженный острой гипоксии во время ныряния – не продемонстрировала значимых особенностей системы красной крови, занимая, как и узкочерепная полевка, промежуточное положение по всем характеристикам, что согласуется с литературными данными [27].

Таким образом, наиболее отчетливые различия между видами, в разной степени подверженными гипоксии и гиперкапнией, выражаются в их распределении в пространстве факторов 2 и 3 (см. рис. 2). Скальные полевки, способные обитать в условиях низкого парциального давления кислорода, отчетливо отличаются от остальных видов малыми размерами эритроцитов и низкой концентрацией гемоглобина в крови. Слепушонки, подверженные (особенно в зимний период) хронической гипоксии в сочетании с гиперкапнией, имеют крупные эритроциты с высоким содержанием в них гемоглобина, хотя значимо не отличаются по этим показателям от лабораторных мышей и джунгарских хомячков.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный нами сравнительный анализ гематологических показателей у мышевидных грызунов различной экологической специализации показал наличие трех основных факторов, влияющих на доставку кислорода к тканям. Наиболее значимым из них является общее количество эритроцитов и соответственно гемоглобина в крови, вторым по значимости – размер эритроцита и содержание в нем гемоглобина. Отсутствие корреляции между этими показателями (благодаря чему при многомерном анализе они попадают в разные факторы) приводит к различным комбинациям этих групп показателей у разных видов, что выражается в наличии третьего фактора изменчивости, обусловленной средней концентрацией гемоглобина в эритроците.

Наши данные лишь частично подтверждают эволюционные тенденции, отмеченные ранее [27]. В частности, у обыкновенной и восточной слепушонок мы не обнаружили повышенного содержания гемоглобина в крови, характерного для других изученных в этом отношении подземных

животных [8, 9, 14]. Отсутствие универсальных экологических закономерностей в изменчивости показателей эритроцитарного звена гемограммы связано, очевидно, как с неполным охватом всех возможных вариантов адаптационных стратегий, так и с их вариабельностью в пределах каждой из рассмотренных здесь экологических групп и филогенетических линий, требующей анализа большего числа принадлежащих к ним видов. Кроме того, помимо размера и числа эритроцитов, большое (если не решающее) значение для обеспечения доставки кислорода тканям имеют биохимические показатели крови, и прежде всего сродство гемоглобина к кислороду [7]. Тем не менее статистически значимые межвидовые различия гематологических показателей у видов разной экологической специализации свидетельствуют о том, что для таких эволюционно молодых групп животных, как подсемейство полевоцых, начальные этапы экологической дивергенции могут быть обусловлены изменчивостью значений количественных признаков, определяющих устойчивость к гипоксии в разных ее формах, сменяющихся затем функциональными адаптациями [42].

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ И БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (грант № 23-24-00301). Авторы благодарят Г.Г. Назарову, Л.П. Проскурняк и Н.В. Лопатину за предоставленных животных.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все манипуляции с животными проводили в соответствии с международными и локальными этическими стандартами. Протокол работы был рассмотрен и утвержден на заседании комиссии по биоэтике ИСиЭЖ СО РАН.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Lashof D.A., Ahuja D.R.* Relative contributions of greenhouse gas emissions to global warming // *Nature*. 1990. № 344. P. 529–531. <https://doi.org/10.1038/344529a0>
2. *Nunes L.J.* The rising threat of atmospheric CO<sub>2</sub>: a review on the causes, impacts, and mitigation strategies // *Environments*. 2023. V. 10. № 4. P. 2–22. <https://doi.org/10.3390/environments10040066>
3. *Prentice I.C., Farquhar G.D., Fasham M.J. R.* et al. The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. *Climate change 2001: the scientific basis*, Intergovernmental panel on climate change // UK: Cambridge. Cambridge University Press, 2001. P. 185–237.
4. *McNeil B.I., Sasse T.P.* Future ocean hypercapnia driven by anthropogenic amplification of the natural CO<sub>2</sub> cycle // *Nature*. 2016. V. 529. № 7586. P. 383–386. <https://doi.org/10.1038/nature16156>
5. *Milroy C.M.* Deaths from environmental hypoxia and raised carbon dioxide // *Academic Forensic Pathology*. 2018. V. 8. № 1. P. 2–7. <https://doi.org/10.23907/2018.001>
6. *Jacobson T.A., Kler J.S., Hernke M.T.* et al. Direct human health risks of increased atmospheric carbon dioxide // *Nature Sustainability*. 2019. V. 2. № 8. P. 691–701. <https://doi.org/10.1038/s41893-019-0323-1>
7. *Storz J.F.* Hemoglobin function and physiological adaptation to hypoxia in high-altitude mammals // *Journal of Mammalogy*. 2007. V. 88. № 1. P. 24–31. <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-S-199R1.1>
8. *Arieli R.* Adaptation of the mammalian gas transport system to subterranean life // *Progress in Clinical and Biological Research*. 1990. V. 335. P. 251–268.
9. *Nevo E.* Mosaic evolution of subterranean mammals: regression, progression, and global convergence. N.Y.: Oxford University Press, 1999. 599 p. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198575726.001.0001>
10. *Ramirez J.M., Folkow L.P., Blix A.S.* Hypoxia Tolerance in Mammals and Birds: From the Wilderness to the Clinic // *Annual Review of Physiology*. 2007. V. 69. P. 113–143. <https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.69.031905.163111>
11. *Галанцев В.П.* Анатомо-физиологическая адаптация ондатры и водяной полевки к полуводному образу жизни и нырянию // *Труды Научно-исследовательского сельскохозяйственного института Крайнего Севера*. Красноярск, 1967. Т. 14. С. 97–116.
12. *Галанцев В.П.* Эволюция адаптаций ныряющих животных. Л.: Наука, 1977. 191 с.
13. *Clausen G., Erslund A.* The respiratory properties of the blood of two diving rodents, the beaver and the water vole // *Respiration Physiology*. 1968. V. 5. P. 350–359.
14. *Lechner A.J.* Respiratory adaptations in burrowing pocket gophers from sea level and high altitudes // *Journal of Applied Physiology*. 1976. V. 41. № 2. P. 168–173.
15. *Большаков В.Н.* Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с.
16. *Hayes J.P.* Field and maximal metabolic rates of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) at low and high altitudes // *Physiological Zoology*. 1989. V. 62. № 3. P. 732–744.
17. *Ботмаева З.Х., Темботова Ф.А., Емжушева 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. P. 30–39. DOI: 10.1134/S0367059719010013
18. Beall C.M. Tibetan and andean patterns of adaptation to high-altitude hypoxia // Human Biology. 2000. V. 72. № 1. P. 201–228.
  19. Наумов Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 204 с.
  20. Башенина Н.В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.
  21. Громов И.М., Поляков И.Я. Фауна СССР. Млекопитающие. Полевки. Л.: Наука, 1977. Т. 3. Вып. 8. 504 с.
  22. Воронцов Н.Н. Фауна СССР. Млекопитающие. Низшие хомякообразные мировой фауны. Л.: Наука, 1982. Т. 3. Вып. 6. 505 с.
  23. Kryštufek B., Shenbrot G. Voles and lemmings (Arvicolinae) of the palaearctic region. University of Maribor, University Press, 2022. 449 p.
  24. Samaja M., Crespi T., Guazzi M., Vandegriff K.D. Oxygen transport in blood at high altitude: role of the hemoglobin-oxygen affinity and impact of the phenomena related to hemoglobin allosterism and red cell function // European Journal of Applied Physiology. 2003. V. 90. P. 351–359.  
<https://doi.org/10.1007/s00421-003-0954-8>
  25. Jensen B., Storz J.F., Fago A. Bohr effect and temperature sensitivity of hemoglobins from highland and lowland deer mice // Comp. Biochem. Physiol. Part A: Mol. Integr. Physiol. 2016. V. 195. P. 10–14.  
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2016.01.018>
  26. Dzal Y.A., Jenkin S.E., Lague S.L. et al. Oxygen in demand: How oxygen has shaped vertebrate physiology // Comp. Biochem. Physiol. Part A: Mol. Integr. Physiol. 2015. V. 186. P. 4–26.  
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2014.10.029>
  27. 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 // Russian Journal of Theriology. 2020. V. 19. № 2. P. 161–171.  
DOI: 10.15298/rusjtheriol.19.2.06.
  28. Тарактий Э.А., Давыдова Ю.А., Кишняев И.А. Межгодовая изменчивость показателей системы крови флуктуирующей популяции европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Изв. РАН. Серия биологич. 2007. № 6. С. 755–764.
  29. Тарактий Э.А., Сумин М.Н., Давыдова Ю.А. Изменчивость показателей «красной» крови рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в зависимости от сезона и репродуктивного состояния особей // Успехи современной биологии. 2009. Т. 129. № 2. С. 191–197.
  30. Тарактий Э.А., Мухачева С.В. Реакция системы крови лесных полевок на стресс на фоне хронического химического загрязнения среды // Успехи соврем. биол. 2011. Т. 131. № 6. С. 613–621.
  31. Promislow D.E.L. The evolution of mammalian blood parameters: Patterns and their interpretation // Physiological Zoology. 1991. V. 64. P. 393–431.  
<https://doi.org/10.1086/physzool.64.2.30158183>
  32. Garland T. Jr., Harvey P. H., Ives A.R. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts // Syst. Biol. 1992. V. 41. № 1. P. 18–32.
  33. Тарактий Э.А., Жигальский О.А. Исследование системы крови мелких млекопитающих, обитающих на территориях с низкой плотностью радиационного загрязнения // Успехи соврем. биол. 2014. Т. 134. № 4. С. 424–432.
  34. Santos E.W., de Oliveira D.C., Hastreiter A. et al. Hematological and biochemical reference values for C57BL/6, Swiss Webster and BALB/c mice // Brazilian J. of Veterinary Research and Animal Sci. 2016. V. 53. № 2. P. 138–145.
  35. Silva-Santana G., Bax J.C., Fernandes D.C.S. et al. Clinical hematological and biochemical parameters in Swiss, BALB/c, C57BL/6 and B6D2F1 *Mus musculus* // Animal Models and Experimental Medicine. 2020. V. 3. № 4. P. 304–315.  
<https://doi.org/10.1002/ame2.12139>
  36. Литвинов Ю.Н., Абрамов С.А., Дунал Т.А. и др. Формирование ареалов и филогения скальных полевок в условиях внутренней Азии // Вестник ИРГСХА. 2017. № 82. С. 96–103.
  37. Bakloushinskaya I., Lyapunova E.A., Saidov A.S. et al. Rapid chromosomal evolution in enigmatic mammal with XX in both sexes, the Alay mole vole *Ellobius alaiicus* Vorontsov et al., 1969 (Mammalia, Rodentia) // Comparative Cytogenetics. 2019. V. 13. № 2. Art. 147.  
<https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v13i2.34224>
  38. Heldmaier G., Steinlechner S. Seasonal pattern and energetics of short daily torpor in the Djungarian hamster, *Phodopus sungorus* // Oecologia. 1981. V. 48. № 2. P. 265–270.  
<https://doi.org/10.1007/BF00347975>
  39. Новиков Е.А., Васильев И.А., Задубровский П.А. и др. Изменчивость биоэнергетических показателей у мышевидных грызунов различной экологической специализации // Журнал общ. биол. 2024. Т. 85. № 2. С. 150–162.  
DOI: 10.31857/S0044459622060069
  40. Snyder G.K. Influence of temperature and hematocrit on blood viscosity // American J. of Physiology-Legacy Content. 1971. V. 220. № 6. P. 1667–1672.
  41. Rosenmann M., Morrison P.R. Metabolic response of highland and lowland rodents to simulated high altitudes and cold // Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology. 1975. V. 51. № 3. P. 523–530.
  42. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.

**VARIABILITY OF HEMATOLOGICAL PARAMETERS IN MURID RODENTS OF DIFFERENT ECOLOGICAL SPECIALIZATION****L. L. Matskalo<sup>a, b</sup>, O. I. Sebezhko<sup>b</sup>, I. A. Vasilev<sup>a, b</sup>, P. A. Zadubrovsky<sup>a</sup>, O. F. Potapova<sup>a</sup>, E. A. Novikov<sup>a, b, \*</sup>***<sup>a</sup>Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Science, Russia 630091  
Novosibirsk**<sup>b</sup>Novosibirsk State Agrarian University, Russia 630039 Novosibirsk**\*e-mail: eug-nov5@yandex.ru*

**Abstract** – The variability of adaptations to inhabit hypoxia conditions is determined both by its duration and by the presence or absence of concomitant hypercapnia. One of the key parameters shaping these adaptations is the blood oxygen capacity, which, in addition to the affinity of hemoglobin to oxygen, is determined by the number and size of red blood cells, their hemoglobin content and other related characteristics. However, the evolutionary patterns of hematological variability are still unclear. A multidimensional analysis of hemograms in 12 species of murid rodents of various ecological specialization showed the presence of three main factors determining its variability. The first factor is determined by the number of red blood cells, the amount of hemoglobin and hematocrit, the second by the volume of red blood cells and the content of hemoglobin in them, and the third by the concentration of hemoglobin in the blood. The red blood cell volume and hemoglobin content in the northern and zaisan mole voles, specialized for underground life, and the burrowing Dzungarian hamster were significantly higher than in rock voles, capable of living at high altitudes. It can be assumed that the formation of structural adaptations to hypoxia depends on whether it is accompanied by hypercapnia, as in fossorial and subterranean species, or not – as in species living in mountains. At the same time, a significant range of variability of the considered indexes in ecologically and taxonomically related species does not allow us to draw common microevolutionary regularities basing on the available material.

**Keywords:** murid rodents, ecological specialization, adaptations to hypoxia, oxygen capacity of blood, hemogram