

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ШИРОТНО-ДОЛГОТНОМ ГРАДИЕНТЕ НА СИСТЕМУ “КРАСНОЙ” КРОВИ АВТОХТОНА КАВКАЗА – ГУДАУРСКОЙ ПОЛЕВКИ (*CHIONOMYS GUD*)

© 2019 г. З. Х. Боттаева^а, *, Ф. А. Темботова^а, М. М. Емкужева^а, З. А. Берсекова^а, А. Х. Чапаев^а

^аИнститут экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН,
Россия, 360051, КБР, Нальчик, ул. Инессы Арманд, 37а

*e-mail: zulya_bot@mail.ru

Поступила в редакцию 11.07.2017 г.

После доработки 05.06.2018 г.

Принята к публикации 15.06.2018 г.

Впервые на примере типично горного вида мелких млекопитающих – гудаурской полевки (*Chionomys gud* Satunin, 1909) – показатели кроветворной ткани и периферической крови исследованы не в высотном, а широтно-долготном градиенте. В условиях приморского климата западной части и континентального климата центральной части Кавказа на одной высоте (1800 м над ур. м.) у вида выявлена сходная кислородная емкость крови, но механизмы ее обеспечения различны. Полученные данные свидетельствуют в пользу того, что наиболее оптимальны для вида условия Западного Кавказа.

Ключевые слова: Кавказ, среднегорье, адаптация, гудаурская полевка, система крови, костный мозг, эритропоэз, эритроциты

DOI: 10.1134/S0367059719010013

При изучении механизмов адаптации животных к условиям гор, в том числе и на Кавказе, в центре внимания исследователей на протяжении более века и до настоящего времени остается высотная поясность (вертикальная зональность). Однако горные ландшафты как в целом, так и отдельные их элементы несут глубокие следы влияния широтных зон, и спектральные отрезки одного и того же пояса могут различаться даже больше, чем соседние высотные пояса одного и того же макросклона. Горные хребты Кавказа располагаются в пределах пяти широтных зон, соответственно столько же и типов поясности, которые в зависимости от близости к океану и другим крупным источникам влаги, направления воздушных течений делятся на приморский и континентальный подтипы. Особенности поясного спектра, обусловленные региональными условиями (ориентация хребтов, местный климат, орография и др.), отражает вариант поясности [1, 2].

Механизмы приспособления к горным условиям у типично горных животных имеют существенные отличия в сравнении с таковыми горных популяций широко распространенных видов. Так, если у первой группы процесс адаптации происходит на тканевом уровне, то у второй – на органном [3–13].

Особую роль в реализации приспособительных реакций организма в изменяющихся условиях среды обитания выполняет система крови, поскольку характер обменных процессов в тканях существенно зависит от обеспеченности тканей необходимым количеством кислорода. Регуляция кислородного гомеостаза организма осуществляется при участии “красной” крови посредством изменения уровня эритропоэза и кислородно-транспортных свойств гемоглобина [14].

Исследования системы крови млекопитающих в условиях Кавказа ранее проводились с учетом лишь высотной поясности [15–19]. Изменчивость в неоднородных условиях с учетом секторности, т.е. горизонтальной, или широтной, неоднородности поясных спектров, практически не изучена. Отсутствуют подобные исследования и в других горных системах. В этой связи нами были начаты исследования системы крови и кроветворения млекопитающих в горных условиях с учетом горизонтальной зональности. Объектом для настоящей работы был выбран типично горный вид мелких млекопитающих – гудаурская полевка (*Chionomys gud* Satunin, 1909). Это автохтон Кавказа, распространение которого охватывает в основном альпийский и субальпийский пояса до 3000–3500 м над ур. м. [20]. Вид – стенотопный, строго приуроченный к каменистым местообита-

ниям, в силу чего его распространение имеет прерывистый характер, структура ареала мозаична и в ней выделяются группы популяций, в той или иной степени изолированные друг от друга. Оледенения Большого Кавказа в плейстоцене не смогли вытеснить вид на равнину, но частично понизили границы его распространения, что, по мнению Н.К. Верещагина [21], и обусловило его появление на высоте, не характерной для вида (600 м над ур. м.), — в Пятигорье на изолированном участке (гора Развалка).

Помимо распространения, ландшафтной и биотопической приуроченности вида, разными исследователями также изучены вопросы, касающиеся популяционной структуры, динамики численности, особенностей размножения и развития, морфологических особенностей, кариотипов и таксономического статуса [22–28]. Современные исследования *Ch. gud*, посвященные уточнению таксономического статуса, направлены на установление генетических связей между популяциями вида и его происхождение [29–31]. Наименее изучены вопросы, затрагивающие особенности физиологии вида.

Ранее нами была показана изменчивость иммунологических показателей (“белая” кровь) *Ch. gud* в условиях секторальной неоднородности ландшафтов [32]. Сведения о показателях кислородтранспортной функции крови (“красная” кровь) вида, имеющиеся в литературе, обрывочны и фрагментарны, так как они исследовались лишь в условиях Центрального Кавказа и в сравнительном аспекте не изучались [7, 33]. Отсутствуют данные и по кроветворной функции костного мозга вида.

Мы предположили, что в разных вариантах поясности Западного и Центрального Кавказа, обусловленных секторальной неоднородностью, между популяциями *Ch. gud* в системе “красной” крови будут обнаружены различия, связанные с действием различных природно-климатических факторов, и в первую очередь температуры и влажности. Эти предположения основаны на том, что температура и влажность являются ведущими факторами и тесно взаимосвязаны между собой. Они достаточно надежно оцениваются количественно и с их взаимодействием коррелирует большинство экологических явлений в природе. В горах условия обитания животных осложняются как из-за резких перепадов температуры и влажности, так и понижения атмосферного давления и связанного с ним низкого парциального давления кислорода.

На наш взгляд, изменчивость системы крови, выявленная у гудаурской полевки в разных вариантах поясности, позволит оценить влияние разных природно-климатических условий на механизмы обеспечения организма кислородом, а

также охарактеризовать эти условия как благоприятные или неблагоприятные для вида. Выявление оптимальных условий существования может быть полезным при изучении таких важных вопросов, как происхождение и эволюция вида.

Цель настоящей работы — сравнительное изучение показателей кроветворной ткани костного мозга и периферической крови *Ch. gud* в разных вариантах поясности среднегорий Западного и Центрального Кавказа, обусловленных секторальной неоднородностью, а также оценка влияния климатических факторов на эти показатели.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на Западном Кавказе в условиях кубанского варианта поясности (Адыгея, окр. плато Лагонаки, 44°04′ с.ш., 40°00′ в.д.) и на Центральном Кавказе (Кабардино-Балкария) в условиях эльбрусского (окр. п. Эльбрус, 43°15′ с.ш., 42°38′ в.д.) и терского (окр. с. Безенги, 43°09′ с.ш., 43°12′ в.д.) вариантов в пределах субальпийского пояса на высоте 1800 м над ур. м. (рис. 1).

Согласно типизации поясных спектров, разработанной А.К. Темботовым [1, 2], кубанский вариант поясности выделяется в пределах приморского подтипа западно-северокавказского (степного) типа поясности. Благодаря влиянию воздушных масс Средиземно-Черноморского бассейна и Атлантического океана, климат здесь влажный и мягкий. Влияние влажных воздушных масс резко ослабевает к востоку. Эльбрусский и терский варианты относятся к континентальному подтипу восточно-северокавказского (полупустынного) типа поясности, который резко отличается от западно-северокавказского по степени ксерофитизации ландшафтов. Высокогорные осевые хребты с вечными снегами усиливают здесь континентальность климата. Ряд климатических характеристик районов исследования приведен в табл. 1. Использовали данные интернет-ресурса [34] и собственные данные, полученные с помощью метеостанции (Vantage Pro2 6152 Davis, США).

Исследовали эритроидный ряд клеток костного мозга и периферической крови 102 особей гудаурской полевки: в условиях кубанского варианта поясности — 14 самцов и 21 самка, эльбрусского — 12 самцов и 16 самок, терского — 15 самцов и 24 самки. В работе использовали только половозрелых животных, которых определяли по состоянию генеративных органов [35].

Отлов животных проводили в летний период (июль–август) с 2013 по 2015 г. Площадь участков исследований составила: в кубанском варианте поясности — 4.6 га, эльбрусском — 3.8 га, терском — 5.0 га. В качестве орудий лова применяли живоловушки. Отловленных животных доставляли в ла-



Рис. 1. Места отлова *Ch. gud* на Западном и Центральном Кавказе: 1 – плато Лагонаки (кубанский вариант поясности, приморский подтип); 2 – окр. п. Эльбрус (эльбрусский вариант, континентальный подтип); 3 – окр. с. Безенги (терский вариант, континентальный подтип).

бораторию, где сразу же после небольшого наркоза (эфир) получали кровь при вскрытии кровеносных сосудов и костный мозг из диафиза бедренной кости для дальнейших исследований.

Препараты крови и костного мозга окрашивали комбинированным методом по Май–Грюнвальду и Романовскому–Гимза. Эритропоэтическую функцию костного мозга изучали по морфологии клеток эритроидного ряда с дифференциацией на эритробласты, базофильные, полихроматофиль-

ные и оксифильные нормобласты. Количество гемоглобина (г/л) определяли унифицированным гемоглобинцианидным методом на гемоглобинометре фотометрическом МиниГЕМ-540 (Россия), гематокритное число (об. %) – микрометодом на гематокритной центрифуге СМ-70 (Латвия). Подсчет количества эритроцитов (млн в 1 мкл) проводили в камере Горяева. Диаметр эритроцитов (мкм) измеряли прямым микрометрическим методом с помощью винтового окуляр-микрометра МАВ 1-16^x на сухих окрашенных препаратах

Таблица 1. Некоторые климатические характеристики районов исследования в разных вариантах поясности среднегорий (1800 м над ур. м.) Западного и Центрального Кавказа

Показатели	Западный Кавказ (приморский подтип поясности)	Центральный Кавказ (континентальный подтип поясности)	
	окр. пл. Лагонаки (кубанский вариант)	окр. п. Эльбрус (эльбрусский вариант)	окр. с. Безенги (терский вариант)
Среднегодовая температура, °С	5.7	3.8	5.2
Среднегодовое количество осадков, мм	1485	920	930
Атмосферное давление, мм рт. ст.	650	600	620
Парциальное давление кислорода, мм рт. ст.	136.1	125.6	129.8

Таблица 2. Оценка различий между выборками *Ch. gud* из разных вариантов поясности среднегорий Западного и Центрального Кавказа

Вариант поясности	1	2	3
Кубанский (1)		45.61	25.21
Эльбрусский (2)	13.61		8.77
Терский (3)	7.12	2.73	

Примечание: под диагональю — квадрат расстояния Махаланобиса, над диагональю — F -критерий.

крови. Вычисляли следующие эритроцитарные индексы: среднее содержание гемоглобина в эритроците (пг), средний объем эритроцита (мкм³), среднюю концентрацию гемоглобина в эритроците (%) [36, 37].

Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета прикладных программ Statistica-10. Различия гематологических показателей между выборками животных из разных вариантов поясности выявляли с помощью дисперсионного и дискриминантного анализов, половых различий показателей — t -критерия Стьюдента. Различия считали значимыми при $p < 0.05$.

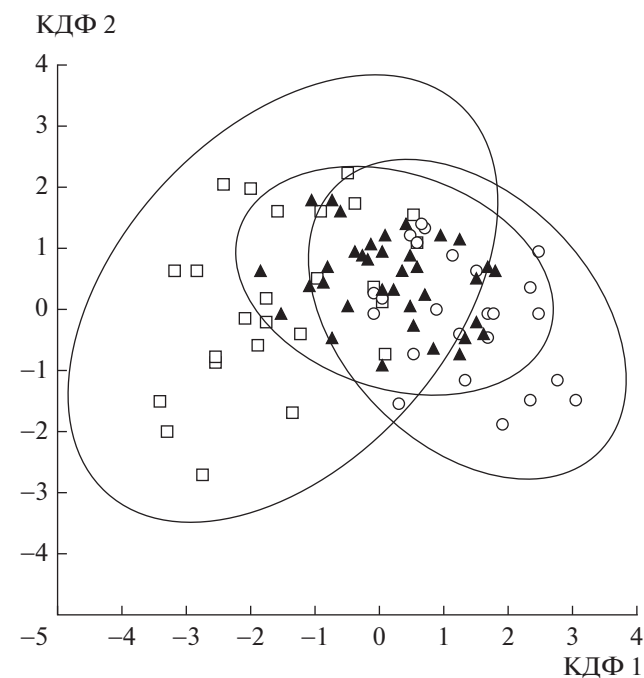


Рис. 2. Диаграмма рассеяния. Расположение выборок *Ch. gud*, полученных на основании классификации по показателям системы крови в координатах дискриминантного анализа (эллипсы — 95%-ный доверительный интервал): ○ — кубанский вариант, □ — эльбрусский вариант, ▲ — терский вариант.

РЕЗУЛЬТАТЫ

С помощью дискриминантного анализа установлено, что выборки гудаурской полевки из разных вариантов поясности Западного и Центрального Кавказа по изученным показателям системы “красной” крови существенно различаются (табл. 2). Наиболее сходными являются популяции терского и эльбрусского вариантов. Согласно классификационной матрице, 77.94% животных соответствуют априорной классификации. Наибольшее соответствие отмечено в кубанской выборке (96.00%), несколько меньше — в терской (72.72%) и минимальное — в эльбрусской (61.96%) (рис. 2). Пол животных не влияет ни на один из изученных показателей системы крови, однако данные по самцам и самкам приведены отдельно (табл. 3).

Эритропоэз. Эритроидный ряд клеток кроветворной ткани костного мозга *Ch. gud* представлен эритроблантами и нормоблантами всех последовательных стадий созревания — базофильными, полихроматофильными и оксифильными. Общее количество эритроидных клеток по отношению ко всем ядерным элементам в костном мозге у животных в условиях кубанского варианта поясности на Западном Кавказе существенно ниже, чем в обоих вариантах Центрального Кавказа (эльбрусском и терском). Следовательно, эритропоэтическая активность костного мозга полевок на Центральном Кавказе значительно выше. У центральнокавказских особей в условиях эльбрусского варианта на фоне высокого содержания эритроидных клеток в костном мозге отмечено значительное количество эритробластов — наиболее молодых клеток эритроидного ряда. Содержание базофильных нормобластов у животных всех трех популяций на одном уровне. У полевок терского варианта больше полихроматофильных нормобластов, несколько меньше данный показатель у животных в эльбрусском варианте и значительно меньше — в кубанском. Количество наиболее зрелых форм — оксифильных нормобластов, наоборот, выше у полевок на Западном Кавказе (см. табл. 3).

Периферическая кровь. Содержание гемоглобина в крови *Ch. gud* во всех трех вариантах в целом невысокое и существенно не различается. Также практически не различается и гематокритная величина. При этом количество и размеры эритроцитов, а также насыщенность их гемоглобином сильно варьируют (см. табл. 3).

На Центральном Кавказе в условиях эльбрусского варианта у полевок обнаружено большое количество мелких эритроцитов (как по диаметру, так и по объему) с меньшим содержанием в них гемоглобина, в то время как на Западном Кавказе, наоборот, у животных более крупные клетки в меньшем количестве, но в большей сте-

Таблица 3. Показатели эритроидного ряда костного мозга и периферической крови *Ch. gird* в разных вариантах поясности среднегорий Западного и Центрального Кавказа ($\bar{X} \pm m$)

Показатели	Пол	Западный Кавказ (приморский подтип)	Центральный Кавказ (континентальный подтип)		Уровень значимости			<i>F</i>	<i>p</i>
			Эльбрусский вариант (2)	Терский вариант (3)	1–2	1–3	2–3		
Общее количество эритроидных клеток, %	♂♂	19.26 ± 1.031	23.92 ± 1.738	24.19 ± 0.789	0.011	0.005	0.873	5.50	0.009
	♀♀	18.35 ± 0.750	25.23 ± 0.745	25.70 ± 0.893	0.000	0.000	0.695	23.37	0.000
Эритробласт, %	♂♂	2.26 ± 0.157	4.08 ± 0.364	2.51 ± 0.108	0.000	0.399	0.000	19.23	0.000
	♀♀	2.61 ± 0.147	3.75 ± 0.296	2.82 ± 0.128	0.000	0.427	0.001	9.40	0.000
Базофильный нормобласт, %	♂♂	8.14 ± 0.627	7.83 ± 0.333	7.95 ± 0.432	0.658	0.774	0.856	0.10	0.903
	♀♀	7.11 ± 0.523	7.54 ± 0.348	7.99 ± 0.212	0.423	0.077	0.373	1.64	0.204
Полихроматофильный нормобласт, %	♂♂	35.51 ± 0.821	37.40 ± 1.083	38.77 ± 1.019	0.201	0.023	0.335	2.88	0.071
	♀♀	35.30 ± 0.809	36.25 ± 0.732	38.09 ± 0.647	0.395	0.007	0.076	4.14	0.021
Оксифильный нормобласт, %	♂♂	52.75 ± 1.079	49.04 ± 1.631	49.68 ± 1.191	0.061	0.095	0.732	2.26	0.121
	♀♀	52.97 ± 1.186	51.34 ± 0.826	49.79 ± 0.773	0.246	0.016	0.239	3.11	0.053
Гемоглобин, г/л	♂♂	142.09 ± 2.918	140.30 ± 1.660	136.00 ± 1.795	0.576	0.072	0.207	1.81	0.183
	♀♀	139.55 ± 1.870	139.75 ± 1.955	136.69 ± 1.482	0.940	0.245	0.274	0.88	0.422
Количество эритроцитов, млн	♂♂	8.70 ± 0.313	10.21 ± 0.236	9.05 ± 0.171	0.000	0.337	0.006	8.55	0.001
	♀♀	8.76 ± 0.163	9.92 ± 0.288	9.26 ± 0.184	0.000	0.071	0.037	7.79	0.001
Гематокрит, об. %	♂♂	45.08 ± 0.839	45.20 ± 0.629	43.36 ± 0.364	0.901	0.069	0.057	2.42	0.106
	♀♀	44.10 ± 0.740	44.83 ± 0.534	43.67 ± 0.464	0.443	0.615	0.241	0.71	0.498
Диаметр эритроцитов, мкм	♂♂	5.84 ± 0.032	5.50 ± 0.032	5.64 ± 0.034	0.000	0.000	0.007	25.34	0.000
	♀♀	5.82 ± 0.041	5.49 ± 0.037	5.65 ± 0.025	0.000	0.000	0.002	21.69	0.000
Среднее содержание гемоглобина в эритроците, пг	♂♂	16.63 ± 0.408	13.78 ± 0.192	14.79 ± 0.214	0.000	0.000	0.031	23.82	0.000
	♀♀	16.09 ± 0.222	14.01 ± 0.319	14.68 ± 0.201	0.000	0.000	0.076	19.71	0.000
Средний объем эритроцитов, мкм ³	♂♂	51.95 ± 1.092	44.42 ± 0.902	48.05 ± 0.860	0.000	0.007	0.015	14.93	0.000
	♀♀	50.46 ± 0.615	45.04 ± 1.349	47.57 ± 0.649	0.000	0.010	0.048	10.68	0.000
Средняя концентрация гемоглобина в эритроците, %	♂♂	31.83 ± 0.337	31.03 ± 0.305	31.23 ± 0.409	0.111	0.227	0.724	1.46	0.251
	♀♀	32.00 ± 0.399	31.21 ± 0.506	31.02 ± 0.146	0.153	0.057	0.746	2.17	0.126

Примечание: полужирным выделено – $p < 0.05$.

Таблица 4. Дискриминирующие признаки эритроидного ряда костного мозга *Ch. gud* в разных вариантах поясности среднегорий Западного и Центрального Кавказа

Показатели	<i>F</i>	<i>p</i>	Показатели	<i>F</i>	<i>p</i>
самцы			самки		
Кубанский вариант–эльбрусский вариант					
<i>F</i> (1.19) = 22.575, <i>p</i> < 0.0001			<i>F</i> (1.30) = 28.854, <i>p</i> < 0.0000		
Эритробласты	22.57	0.000	Общее количество эритроидных клеток	31.98	0.000
			Эритробласты	7.15	0.012
Процент дискриминации		85.71	Процент дискриминации		90.62
Кубанский вариант–терский вариант					
<i>F</i> (1.22) = 14.868, <i>p</i> < 0.0009			<i>F</i> (1.37) = 43.577, <i>p</i> < 0.0000		
Общее количество эритроидных клеток	14.87	0.001	Общее количество эритроидных клеток	43.58	0.000
Процент дискриминации		79.16	Процент дискриминации		87.50
Терский вариант–эльбрусский вариант					
<i>F</i> (1.20) = 20.205, <i>p</i> < 0.0002			<i>F</i> (1.34) = 11.326, <i>p</i> < 0.0019		
Эритробласты	21.20	0.000	Эритробласты	11.33	0.002
Процент дискриминации		82.61	Процент дискриминации		72.50

пени насыщенные гемоглобином. Популяция терского варианта поясности по этим параметрам занимает промежуточное положение. По среднему диаметру и среднему объему эритроцитов, а также среднему содержанию гемоглобина в эритроците существенная разница обнаружена как при сравнении западнокавказской популяции с центральнокавказскими, так и центральнокавказских между собой.

Выявленные различия подтверждаются и при попарном сравнении выборок. Западнокавказскую популяцию существенно отличает от обеих центральнокавказских общее количество эритроидных клеток в костном мозге, а от эльбрусской популяции еще и количество эритробластов (табл. 4). По показателям периферической крови самцов различает средний диаметр эритроцитов, самок — среднее содержание гемоглобина в эритроцитах. Центральнокавказские популяции различимы между собой по количеству эритробластов. Также в качестве различающего признака выступает среднее содержание гемоглобина в эритроците у самцов и количество эритроцитов у самок (табл. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изменчивость эритропоэтической активности костного мозга *Ch. gud* сопровождается колебаниями показателей периферической крови (см. табл. 3). Сопряженная изменчивость костного мозга и пе-

риферической крови описана ранее на примере рыжей полевки [38]. Согласно этим данным, число эритроцитов имеет прямую связь с содержанием клеток эритроидного ростка костного мозга и обратную — с содержанием базофильных и полихроматофильных нормобластов.

Известно, что в процессах регуляции эритропоэза как в норме, так и при различных стрессовых ситуациях происходит разрушение (эритродиерез) определенной части эритроцитов, продукты распада которых затем стимулируют эритропоэз. Разрушение эритроцитов является неотъемлемой частью эритропоэза. Оба эти процесса генетически связаны между собой, и усиление регенерации крови на определенном этапе сопровождается повышением эритродиереза [39]. Наблюдаемая у гудаурской полевки в условиях Центрального Кавказа высокая эритропоэтическая активность свидетельствует о том, что обитание вида в условиях континентального климата требует более напряженного функционирования системы крови, чем в условиях приморского. В результате эритроциты изнашиваются быстрее, и уровень эритродиереза в крови повышается. Хотя общее количество эритроидных клеток в костном мозге полевок обеих центральнокавказских популяций находится на одном уровне, высокое количество эритробластов у животных эльбрусского варианта свидетельствует о большей стимуляции у них эритропоэза, чем у животных терского варианта.

Таблица 5. Дискриминирующие признаки периферической крови *Ch. gud* в разных вариантах поясности среднегорий Западного и Центрального Кавказа

Показатели	<i>F</i>	<i>p</i>	Показатели	<i>F</i>	<i>p</i>
самцы			самки		
Кубанский вариант—эльбрусский вариант					
<i>F</i> (1.18) = 46.820, <i>p</i> < 0.0000			<i>F</i> (1.27) = 26.359, <i>p</i> <0.0000		
Диаметр эритроцитов	46.82	0.000	Среднее содержание гемоглобина в эритроцитах	26.36	0.000
Процент дискриминации		88.46	Процент дискриминации		90.62
Кубанский вариант—терский вариант					
<i>F</i> (1.18) = 20.565, <i>p</i> < 0.0003			<i>F</i> (1.32) = 21.263, <i>p</i> < 0.0001		
Диаметр эритроцитов	20.56	0.000	Среднее содержание гемоглобина в эритроцитах	21.26	0.000
Процент дискриминации		79.31	Процент дискриминации		77.78
Терский вариант—эльбрусский вариант					
<i>F</i> (1.16) = 10.236, <i>p</i> < 0.0056			<i>F</i> (1.25) = 4.308, <i>p</i> < 0.0484		
Среднее содержание гемоглобина в эритроцитах	10.24	0.006	Количество эритроцитов	4.31	0.048
Процент дискриминации		83.33	Процент дискриминации		66.67

Уровень эритроцитов в крови *Ch. gud* в трех вариантах поясности существенно различается. Известно, что колебания уровня эритроцитов периферической крови, связанные с видовыми особенностями или вызванные внешними воздействиями, находятся в обратной корреляционной зависимости с активностью каталазы крови. Различным уровням эритроцитов, находящихся в пределах физиологической нормы, соответствуют определенные уровни активности глюкозо-6-фосфат-дегидрогеназы. При относительно низком уровне эритроцитов отмечается относительно высокая гемолитическая стойкость красных кровяных клеток. При их высоком уровне в крови индивидуальный темп распада гемоглобина выше [40]. Следовательно, меньшее количество эритроцитов у полевок Западного Кавказа может быть связано с их большей гемолитической стойкостью по сравнению с таковыми Центрального Кавказа. В таком случае наименее устойчивы клетки животных эльбрусского варианта поясности.

Выявленные нами близкие значения гематокритной величины у всех трех популяций *Ch. gud* обусловлены обратной зависимостью количества и размеров эритроцитов: чем больше количество клеток, тем меньше их объем и диаметр, и наоборот. Уменьшение диаметра эритроцитов, по мнению А.Д. Панцхава [41], может быть связано с опорожнением кровяных депо и выходом в циркуляцию старых форм — мелких эритроцитов. Соответственно эритроциты меньших размеров,

обнаруженные у животных эльбрусского варианта поясности, могут свидетельствовать о выходе из кровотока старых эритроцитов.

Рассмотрим выявленные различия в системе крови гудаурской полевки из разных вариантов поясности в связи с природно-климатическими особенностями этих вариантов. В настоящее время считается общепринятым мнение о комплексном действии факторов в природных условиях, что определяет специфичные условия отдельной горной системы [4, 42–45], при этом ведущая роль отводится низкому парциальному давлению кислорода, т.е. гипоксии.

Как видно из табл. 1, разница по парциальному содержанию кислорода в изученных районах незначительна. По-видимому, она не является значимой для гудаурской полевки, о чем свидетельствует кислородная емкость крови: содержание гемоглобина, гематокритное число и средняя концентрация гемоглобина в эритроците у изученных групп животных не отличаются (см. табл. 3).

Существенно различается среднегодовой уровень осадков на Западном и Центральном Кавказе (см. табл. 1), косвенно свидетельствующий о влажности воздуха, менее значительны различия по среднегодовой температуре. В соответствии с различиями климатических характеристик трех вариантов поясности можно попытаться объяснить выявленные различия в системе крови полевок. Так, при сравнении показателей животных двух популяций (терской и эльбрусской) из кон-

тинентального подтипа поясности в условиях, характеризующихся разным температурным режимом и сходным уровнем среднегодовых осадков (влажности), обнаружены различия в составе клеток костного мозга, количестве и размерах эритроцитов периферической крови и степени насыщенности их гемоглобином. Соответственно можно полагать, что эти различия определяются температурой.

На Западном Кавказе (плато Лагонаки) выпадает в 1.5 раза больше осадков, чем на Центральном (окр. с. Безенги и п. Эльбрус). При этом среднегодовая температура в окр. плато Лагонаки выше почти на 2°C, чем в окр. п. Эльбрус. Данные особенности климата, вероятно, обуславливают более значительные изменения механизмов поддержания оптимальной кислородной емкости крови. В условиях континентального подтипа поясности кислородная емкость крови поддерживается за счет усиления процесса эритропоэза и увеличения количества мелких эритроцитов, в приморском подтипе — за счет продуцирования костным мозгом качественно иных эритроцитов — более крупных с большим содержанием в них гемоглобина, но в меньшем количестве.

Полученные данные по системе “красной” крови *Ch. gud* дают основание полагать, что наиболее благоприятными для вида являются условия Западного Кавказа, в пользу чего свидетельствует и проведенный ранее нами анализ состояния иммунной системы вида в тех же условиях [32]. Наши выводы согласуются с утверждением Н.К. Верещагина [21], согласно которому оптимум ареала гудаурской полевки расположен в субальпийском поясе Западного Кавказа.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительный анализ комплекса гематологических показателей *Ch. gud* в условиях Западного и Центрального Кавказа позволил выявить различия в системе “красной” крови количественно-качественного характера, свидетельствующие о том, что у вида на одной высоте (1800 м над ур. м.) в широтно-долготном градиенте, при отсутствии различий в кислородной емкости крови, механизмы обеспечения тканей организма кислородом существенно различаются.

На Западном Кавказе у *Ch. gud* эритропоэтическая функция костного мозга выражена в меньшей степени, чем на Центральном, возможно потому, что в условиях теплого и влажного климата эритроциты в крови животных более устойчивы, дольше живут и соответственно нет необходимости в продуцировании костным мозгом большого количества эритроцитов. Для удовлетворения кислородного запроса организма в этих условиях достаточно меньшего количества клеток, но ка-

чественно иных — более крупных с большим содержанием гемоглобина. В отличие от животных приморского подтипа поясности у животных континентального подтипа обнаружено повышенное количество клеток эритроидного ряда как в костном мозге, так и в периферической крови, свидетельствующее о некотором напряжении в функционировании системы крови. При одинаково высоком уровне эритропоэза костного мозга у полевок в условиях терского и эльбрусского вариантов поясности, характеризующихся различным сочетанием температуры и влажности, наблюдаются существенные различия в парциальной эритрограмме костного мозга. Значительное количество эритробластов — наиболее молодых клеток эритроидного ряда у животных в эльбрусском варианте поясности, не характерное для особой двух других вариантов, свидетельствует о том, что напряжение усиливается при сочетании низких температуры и влажности. На напряженное функционирование системы крови в этих условиях указывает и высокое содержание в периферической крови эритроцитов меньших размеров и с меньшим количеством в них гемоглобина.

При такой значительной изменчивости показателей “красной” крови *Ch. gud* кислородная емкость крови у особой всех трех вариантов поясности остается на одном уровне: содержание гемоглобина в крови, гематокрит и средняя концентрация гемоглобина в эритроците существенно не различаются. Это свидетельствует о том, что разница в парциальном давлении кислорода в изученных районах не существенна для данного вида. Выявленная изменчивость показателей, направленная на поддержание стабильной концентрации гемоглобина в крови в разных природно-климатических условиях, способствует оптимизации дыхательной функции крови.

Таким образом, суммируя полученные данные, можно заключить, что основными факторами, определяющими выявленные особенности системы крови гудаурской полевки в широтно-долготном градиенте гор Западного и Центрального Кавказа, характеризующихся различными природно-климатическими условиями, на одной высоте, на наш взгляд, могут быть температура и влажность среды или их различные сочетания. Наиболее оптимальным для вида является теплый и влажный климат кубанского варианта приморского подтипа поясности, так как в этих условиях на уровне системы крови проявляются признаки, наиболее выгодные с точки зрения энергозатрат.

Изучение изменчивости системы крови млекопитающих в горах в предложенном аспекте с учетом секторности, на наш взгляд, может существенно дополнить сведения о механизмах обеспечения организма кислородом в горных услови-

ях и расширить представления об адаптационных возможностях животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Соколов В.Е., Темботов А.К. Млекопитающие Кавказа: Насекомоядные. М.: Наука, 1989. 548 с.
2. Темботов А.К., Шебзухова Э.А., Темботова Ф.А. и др. Проблемы экологии горных территорий: Учеб. пос. для студ. Майкоп: Изд-во АГУ, 2001. 186 с.
3. Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1968. 387 с.
4. Большаков В.Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 199 с.
5. Большаков В.Н., Ковальчук Л.А. Адаптационные возможности окислительного метаболизма тканей и системы крови сибирского лемминга // Докл. АН СССР. 1984. Т. 274. № 2. С. 493–496.
6. Темботова Э.Ж. Экологический анализ системы красной крови малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) в условиях высотной поясности Северного Кавказа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1975. 18 с.
7. Темботова Э.Ж., Улигова З.Н., Барагунова Е.А. и др. Показатели крови некоторых млекопитающих Кавказа // Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа: Межвед. сб. науч. тр. Нальчик: КБГУ, 1980. С. 65–81.
8. Пантелеев П.А., Терехина А.Н., Варшавский А.А. Экогеографическая изменчивость грызунов. М.: Наука, 1990. 374 с.
9. Morrison P., Kerst K., Reynafarje C., Ramos J. Hematocrit and hemoglobin levels in same perinron rodents from high low altitude // International J. of Biometeorology. Springer Berlin. Heidelberg, 1963. V. 7. № 1. P. 51–58.
10. Wyckoff Susan M., Frasse Barbara A. Hematological adaptation to hypoxia in *Peromyscus* and *Microtus* at high and low altitude // Trans. III. State Acad. Sci. 1990. № 3–4. P. 197–205.
11. Zongkun Zhu, Muyan He, Baolan Zhan et al. Comparison of hypobaric hypoxia reference in hedgehogs, squirrels and rats // Beijing Daxuebao = Acta Sci. Natur. Univ. Perenensis. 1993. V. 29. № 2. P. 184–190.
12. Ostrojc H., Cifuentes V., Monge C. Hemoglobin affinity in Andean rodent // Biol. Res. 2002. V. 35 (1). P. 27–30.
13. Storz F. Jay. Hemoglobin function and physiological adaptation to hypoxia in high-altitude mammals // Journal of Mammalogy. 2007. V. 88 (1). P. 24–31.
14. Ковальчук Л.А. Эколого-физиологические аспекты адаптации к условиям техногенных экосистем. Екатеринбург: УрО РАН, 2008. 216 с.
15. Барбашова З.И., Тавровская Т.В., Тараканова О.И. и др. Сравнительная оценка механизмов адаптации к гипоксии у горных и равнинных сусликов Северного Кавказа. 1. Состояние эритронов // Экология. 1976. № 2. С. 63–70.
16. Темботов А.К., Темботова Э.Ж., Берсекова З.А., Емжуева М.М. Влияние градиента высоты местности на гематологические показатели одного из широкораспространенных видов грызунов — малой лесной мыши (Muridae, Rodentia) на Центральном Кавказе // Млекопитающие горных территорий: Мат-лы междунар. конф. М.: КМК, 2005. С. 169–174.
17. Темботова Э.Ж., Емжуева М.М., Темботова Ф.А. Эколого-физиологический анализ эритронов домашней мыши (*Mus musculus* L.) в условиях высотной поясности Центрального Кавказа // Млекопитающие горных территорий: Мат-лы междунар. конф. М.: КМК, 2007. С. 315–323.
18. Емжуева М.М. Сравнительный анализ адаптивных реакций системы крови и интерьерных признаков диких животных и синантропных грызунов семейства Muridae к условиям гор центральной части Северного Кавказа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2013. 19 с.
19. Барагунова Е.А., Лампежева Р.М., Сабанова Р.К. и др. Сравнительная характеристика гематологических и морфофизиологических показателей водяной полевки (*Arvicola terrestris rufescens* Sat.) горной и предгорной популяций Центрального Кавказа // Современные проблемы науки и образования. 2017. № 3. С. 148–155.
20. Громов И.М., Поляков И.Я. Фауна СССР. Млекопитающие. Полевки (Microtinae). Л.: Наука, 1977. Т. III. Вып. 8. 504 с.
21. Верещагин Н.К. Млекопитающие Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 702 с.
22. Курятников Н.Н. К размножению гудаурской полевки на Центральном Кавказе // Вопросы экологии и биологии животных северных склонов Центрального Кавказа. Орджоникидзе, 1976. С. 105–113.
23. Курятников Н.Н. Некоторые особенности стационального распределения и биологии гудаурской снежной полевки *Chionomys gud* Sat. на Центральном Кавказе // Экология животных северных склонов Центрального Кавказа. Орджоникидзе, 1978. С. 26–30.
24. Добролюбов А.Н. Численность, биотопическая приуроченность и морфологические особенности гудаурской снежной полевки из Тебердинского заповедника // Экология, методы изучения и организация охраны млекопитающих горных областей. Свердловск, 1977. С. 32–33.
25. Маликов В.Г. Сравнительный анализ постнатального онтогенеза полевок родов *Microtus* и *Chionomys* (Rodentia, Cricetidae) // Экология и охрана горных видов млекопитающих. М., 1987. С. 112–113.
26. Саблина О.В., Раджабли С.И., Маликов В.Г. и др. О систематическом положении полевок рода *Chionomys* по кариологическим данным // Зоол. журн. 1988. Т. 17. Вып. 3. С. 472–475.
27. Кулиев Г.Н. Гомология хромосом у представителей *Chionomys* и *Pitymys* // V съезд Всесоюзного териологического общества АН СССР. М., 1990. С. 74–76.
28. Хуламханова М.М. Эколого-биологические особенности гудаурской полевки (*Chionomys gud* Sat.)

- unin, 1909) на Кавказе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Махачкала, 2007. 22 с.
29. Дзуев Р.И., Сижажева А.М., Банникова А.А. Внутривидовая генетическая структура кавказской снеговой полевки (*Chionomys gud* Satunin, 1909) по результатам анализа митохондриальной ДНК // Изв. КБГУ. Нальчик: Каб.-Балк. ун-т, 2011. Т. I. № 4. С. 35–42.
30. Сижажева А.М. Молекулярно-генетическое и экологическое разнообразие рода *Chionomys* на Кавказе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владикавказ, 2012. 23 с.
31. Банникова А.А., Сижажева А.М., Маликов В.Г. и др. Генетическое разнообразие рода *Chionomys* (Mammalia, Arvicolinae) и сравнительная филогеография трех видов снеговых полевок // Генетика. 2013. Т. 49. № 5. С. 649–664.
32. Боттаева З.Х., Темботова Ф.А., Берсекова З.А. и др. Эколого-географическая изменчивость иммунологических показателей периферической крови гудаурской полевки (Cricetidae, Rodentia) в среднегорьях Западного и Центрального Кавказа // Изв. Самарского научного центра РАН. 2016. Т. 18. № 5. С. 83–88.
33. Дзуев Р.И., Хуламханова М.М., Сижажева А.М. Молекулярная систематика и эколого-биологические особенности гудаурской полевки (*Chionomys gud* Satunin, 1909) на Кавказе. Махачкала: Эко-экспресс, 2011. 208 с.
34. Климатические данные городов по всему миру: <http://ru.climat-data.org/>.
35. Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Изд-во ЛКИ, 2008. 416 с.
36. Тодоров И. Клинические лабораторные исследования в педиатрии. София: Медицина и физкультура, 1968. 1063 с.
37. Анализы. Полный справочник / Под ред. Елисеевой Ю.Ю. М.: Изд-во “Эксмо”, 2006. 768 с.
38. Тарахтий Э.А., Давыдова Ю.А. Сезонная изменчивость показателей системы крови рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) разного репродуктивного состояния // Изв. РАН. Сер. биол. 2007. № 1. С. 14–25.
39. Горбунова Н.А. Эритродиерез при экстремальных воздействиях и его роль в регенерации крови // Гематология и трансфузиология. 1985. № 2. С. 23–27.
40. Клиорин А.И., Тиунов Л.А. Функциональная неравнозначность эритроцитов. Л.: Наука, 1974. 148 с.
41. Паницхава А.Д. Качественные изменения эритроцитов в периферической крови. Тбилиси: Саббсота Сакартвело, 1961. 66 с.
42. Темботов А.К. География млекопитающих Северного Кавказа. Нальчик: “Эльбрус”, 1972. 245 с.
43. Барбашова З.И. Акклиматизация к гипоксии и ее физиологические механизмы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 216 с.
44. Булатова Н.Н. Особенности высокогорных животных // Тр. Ин-та морфологии животных им. А.Н. Северцова. 1962. Вып. 41. С. 11–43.
45. Экологическая физиология животных. Ч. III. Физиология животных в различных физико-географических зонах / Под ред. Слонима А.Д. Л.: Наука, 1982. 504 с.