

УДК 612.11:599.323.43

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭРИТРОНА ДВУХ ВИДОВ ПОЛЕВОК В УСЛОВИЯХ СУБАЛЬПИЙСКОГО ПОЯСА ТЕРСКОГО ВАРИАНТА ПОЯСНОСТИ НА ЦЕНТРАЛЬНОМ КАВКАЗЕ

© 2017 З.Х. Боттаева

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, Нальчик

Статья поступила в редакцию 05.10.2017

В условиях субальпийского пояса Центрального Кавказа (1800-2000 м над ур. м.) изучена система «красной» крови двух видов горных полевок – гудаурской (*Chionomys gud* S.) и дагестанской (*Microtus daghestanicus* Sh.). Исследованы количественно-качественные свойства клеток эритроидного ряда кроветворной ткани костного мозга и периферической крови. В изученных показателях установлены различия, свидетельствующие о видоспецифичности “красной” крови полевок в одних и тех же экологических условиях среды. При общих чертах система крови изученных видов имеет ряд видовых особенностей, отражающих адаптивную реакцию к условиям среды.

Ключевые слова: Центральный Кавказ, среднегорье, дагестанская полевка, гудаурская полевка, эритропоэз, эритроциты, адаптация.

Дагестанская (*Microtus daghestanicus* Shidlovsky, 1919) и гудаурская (*Chionomys gud* Satunin, 1909) полевки считаются типично горными видами и относятся к автохтонной группе млекопитающих Кавказа. Распространение видов охватывает альпийский, субальпийский, а местами и лесной пояс Большого и Малого Кавказа [1, 2]. На Центральном Кавказе виды обитают, в основном, в субальпийском поясе, однако встречаются как на более высоких, так и на более низких высотных уровнях.

Дагестанская полевка – типичный обитатель мезофильных субальпийских лугов, при усилении ксерофитизации численность вида значительно снижается, а при нарастании влажности круг занимаемых биотопов расширяется. При достаточной влажности она селится и в предгорьях. В благоприятных условиях дагестанская полевка может выступать как один из многочисленных видов [3]. Гудаурская полевка, в отличие от дагестанской, является более малочисленным видом, так как экологически приурочена к скалистым местообитаниям в горно-луговой высокогорной зоне и верхнему поясу леса с выходами скал, каменной россыпи и т.п. При наличии скалистых образований может селиться и ниже высокогорья [4]. Рост численности вида лимитируется ограниченностью и малой емкостью биотопов, пригодных для него [5].

Ископаемые остатки полевок группы «majori» известны из плейстоценовых отложений Закавказья (Южная Осетия, Апшеронский полуостров). Считается, что плейстоценовая и голоценовая история ландшафтов Большо-

го Кавказа, связанная с расширением площади, занятой лесными экосистемами в периоды увлажнения, и их сокращением при одновременной ксерофитизации открытых ландшафтов высокогорий, существенным образом сказалось на характере и темпах эволюции этой группы [6]. Ископаемые остатки гудаурской полевки также обнаружены в Закавказье (Западная Грузия, верховья р. Рион) и ранее среднего плейстоцена неизвестны. Для развития ареала *Ch. gud* необходимыми условиями были образование скального рельефа при горообразовании и оледенениях и наличие мезофитной растительности [7].

Достаточно хорошо изучены популяционная структура, динамика численности, ареал, ландшафтная и биотопическая приуроченность, особенности размножения, роста и развития, морфологические особенности, кариотипы и таксономический статус видов. В последнее время большое внимание уделяется молекулярно-генетическим исследованиям [8-12].

Несмотря на интерес, проявляемый к видам и многочисленные исследования, их физиология, в частности, система крови остается практически неизученной. Следовательно, видовые особенности механизмов адаптации на уровне системы крови дагестанской и гудаурской полевок неизвестны. Для выявления особенностей механизмов адаптации разных видов к сходным условиям среды важное значение имеет изучение одной из важнейших свойств крови – кислород-транспортной. Данные по показателям эритрона *M. daghestanicus* и *Ch. gud*, имеющиеся в литературе, фрагментарны [13, 14]. В этой связи, целью данной работы стало выявление адаптивной реакции эритрона двух видов полевок к сходным условиям среды на Центральном Кавказе.

Боттаева Зулихат Хусейновна, младший научный сотрудник лаборатории экологии и эволюции позвоночных животных. E-mail: zulya_bot@mail.ru

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на Центральном Кавказе (Кабардино-Балкария) в условиях субальпийского пояса терского варианта поясности (окр. с. Безенги, 1800-2000 м над ур. м.) в летний период.

Терский вариант относится к континентальному подтипу восточно-северокавказского (полупустынного) типа поясности и занимает район бассейнов рек Терек-Аргун. Северо-западная граница варианта проходит по линии Дыхтау-Каракая-нижнее течение р. Баксан, а юго-восточная простирается до гребня Андийского хребта. Орография этого района обладает специфическими особенностями. Так, Главный, Боковой, Скалистый и Меловой хребты сближены, в результате чего вся горная система Большого Кавказа здесь имеет относительно небольшую ширину. Профиль осевых хребтов резкий, гребни их каменистые, пикообразные, с большой высотой. Передовые хребты, так же как и осевые хребты, труднодоступны и тоже имеют резкий профиль. В связи с возрастанием общей высоты передовых хребтов резко усиливается роль их как барьера на пути сухих ветров, дующих с Прикаспийской низменности. В этом отношении значительна роль также Терского и Сунженского хребтов, располагающихся параллельно с Кавказскими хребтами, на небольшом расстоянии от них. Имея высоту до 926 м, они принимают на себя первые удары со стороны полупустынь Восточного Предкавказья и в значительной степени ослабляют влияние северовосточных суховеев на горные ландшафты [15].

Субальпийский пояс терского варианта приурочен к высокогорной части Скалистого, Бокового и Главного хребтов, в пределах от 1400-1500 до 2600-2700 м над ур. м. Занимает крутые макросклоны горных хребтов и днища ущелий, где почвенный слой маломощный, каменистый и щебнистый. Вершины хребтов, в основном, вовсе лишены растительности из-за большой крутизны и интенсивного хода физического выветривания. Выходы камней на поверхность имеются не только на гребнях, но и на дне ущелья, крутых склонах, обрывах и т.д. Климатический режим своеобразен. На общем сильно континентальном климатическом фоне вырисовывается много местных вариантов климата – от полупустынного до избыточно-влажного. В растительном покрове преобладают субальпийские луга. Древесно-кустарниковая растительность представлена березовыми и сосновыми лесами, зарослями рододендрона, барбариса, можжевельника и др. [16].

В точках сбора материала среднегодовая температура равна 5,2°C, среднегодовое количество осадков – 930 мм [17]. Длительность вегетационного периода составляет 180 дней.

Всего исследовано 70 взрослых животных, из которых дагестанских полевок – 31 особь (11 самцов и 20 самок), гудаурских – 39 особей (15 самцов и 24 самки). Определялись следующие показатели: эритрограмма костного мозга, содержание гемоглобина, количество эритроцитов, цветной показатель, гематокрит, диаметр эритроцитов, среднее содержание гемоглобина в эритроците (СГЭ), средний объем эритроцита (СОЭ), средняя концентрация гемоглобина в эритроците (СКЭ).

Препараты крови и костного мозга окрашивали комбинированным методом по Май-Грюнвальду и Романовскому-Гимза. Эритропоэтическую функцию костного мозга изучали по морфологии клеток эритробластного ряда с дифференциацией на эритробласты, базофильные, полихроматофильные и оксифильные нормобласты. Количество гемоглобина (г/л) определяли унифицированным гемиглобинцианидным методом на гемоглобинометре фотометрическом МиниГЕМ-540, гематокритное число (об%) – микрометодом на гематокритной центрифуге СМ-70. Подсчет количества эритроцитов (млн в 1 мкл) проводился в камере Горяева. Диаметр эритроцитов (мкм) измерялся прямым микрометрическим методом с помощью винтового окуляра-микрометра МАВ 1-16^x на сухих окрашенных препаратах крови. Определяли диаметр 100 различных эритроцитов, результаты распределяли по группам по величине диаметра эритроцитов. Среднее содержание гемоглобина в эритроците определяли в пикограммах (пг), средний объем эритроцита – в кубических микрометрах (мкм³), среднюю концентрацию гемоглобина в эритроците – в процентах (%) [18, 19].

Для статистической обработки данных использовался пакет прикладных программ «Statistica-10» (дисперсионный и дискриминантный анализ). Различия между выборками считали достоверными при $p < 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе исследования ряда показателей системы «красной» крови дагестанской и гудаурской полевок на Центральном Кавказе в условиях терского варианта поясности были получены следующие результаты.

Кроветворная ткань костного мозга дагестанской и гудаурской полевок состоит из эритроидных и лейкобластических клеток. Клеточный состав эритроидного ряда представлен эритробластами и нормобластами – базофильными, полихроматофильными, оксифильными. Большую долю клеток составляют наиболее зрелые клетки – оксифильные нормобласты, что свидетельствует о нормальном течении процесса кроветворения.

При сравнительном анализе эритропоэза костного мозга у двух видов полевок выявлены как сходства, так и различия. Эритропоэтическая активность костного мозга в целом у обоих видов высокая, а общее количество эритроидных клеток на одном уровне. Вместе с тем, соотношение различных стадий нормобластов различно. Количество наиболее молодых клеток – эритробластов, так же, как и базофильных нормобластов у *Ch. gud* больше, при том, что полихроматофильных нормобластов меньше, чем у *M. daghestanicus*. Содержание оксифильных нормобластов у сравниваемых видов на одном уровне (табл. 1).

Дискриминантный анализ по показателям костного мозга у изученных видов в данных условиях выявил в качестве различающих признаков – количество базофильных нормобластов как в случае сравнения самцов, так и в случае сравнения самок. Самок также различает и количество эритробластов (табл. 2).

При сравнении показателей периферической крови двух видов существенные различия обнаружены по семи признакам из восьми исследованных. Содержание гемоглобина в крови, количество эритроцитов и гематокритное число значительно выше у *M. daghestanicus* ($p=0,000$)

как у самцов, так и у самок. Средние значения цветного показателя, диаметра и объема эритроцитов, а также среднее содержание гемоглобина в эритроцитах выше у *Ch. gud* ($p=0,000$). Различия не выявлены лишь по средней концентрации гемоглобина в эритроцитах (табл. 3). Последняя является одной из самых константных величин в гематологии [18].

С помощью дискриминантного анализа установлено, что качество распознавания вида по показателям периферической крови высокое. Достоверный вклад в различение видов как у самцов, так и у самок вносит диаметр эритроцитов, у самцов еще и средний объем эритроцитов, у самок – количество эритроцитов (табл. 4).

Таким образом, система крови дагестанской и гудаурской полевок на Центральном Кавказе в условиях субальпийского пояса терского варианта поясности при общих чертах, имеет ряд видовых особенностей, отражающих адаптивную реакцию к условиям среды.

Параметры системы крови, обнаруженные у дагестанской полевки, обычно характерны для горных популяций широко распространенных видов мелких млекопитающих. У последних в горных условиях происходит интенсификация обмена веществ, проявляющаяся, в частности,

Таблица 1. Показатели эритроидного ряда костного мозга *M. daghestanicus* и *Ch. gud* в условиях терского варианта поясности

Показатели	Пол	X ± m		P-уровень
		<i>M. daghestanicus</i>	<i>Ch. gud</i>	
Общее количество эритроидных клеток (%)	♂♂	25,42±1,15	24,19±0,79	0,373
	♀♀	24,77±1,33	25,70±0,89	0,549
Эритробласты (%)	♂♂	2,25±0,13	2,51±0,11	0,135
	♀♀	2,11±0,13	2,82±0,13	0,000
Базофильные нормобласты (%)	♂♂	6,65±0,20	7,95±0,43	0,022
	♀♀	6,69±0,26	7,99±0,21	0,000
Полихроматофильные нормобласты (%)	♂♂	40,98±0,83	38,77±1,02	0,123
	♀♀	40,55±1,01	38,09±0,65	0,038
Оксифильные нормобласты (%)	♂♂	48,68±1,03	49,68±1,19	0,548
	♀♀	49,67±1,11	49,79±0,77	0,929

Таблица 2. Дискриминирующие признаки эритроидного ряда костного мозга *M. daghestanicus* и *Ch. gud* в условиях терского варианта поясности

Показатели	F	p	Показатели	F	p
Самцы			Самки		
F (1,21)=6,164 p<0,0216			F (2,35)=22,354 p<0,0000		
Базофильные нормобласты	6,16	0,022	Эритробласты	22,24	0,000
			Базофильные нормобласты	13,27	0,001
Процент дискриминации (%)		69,56	Процент дискриминации (%)		90,70

Таблица 3. Показатели периферической крови *M. daghestanicus* и *Ch. gud* в условиях терского варианта поясности

Показатели	Пол	X ± m		P-уровень
		<i>M. daghestanicus</i>	<i>Ch. gud</i>	
Гемоглобин (г/л)	♂♂	156,45±3,98	136,00±1,80	0,000
	♀♀	153,24±2,52	136,69±1,48	0,000
Кол-во эритроцитов (млн.)	♂♂	11,972±0,38	9,051±0,17	0,000
	♀♀	11,603±0,26	9,260±0,18	0,000
Цветной показатель (ед.)	♂♂	0,39±0,00	0,44±0,01	0,000
	♀♀	0,39±0,01	0,44±0,01	0,000
Гематокрит (об%)	♂♂	50,27±1,44	43,36±0,36	0,000
	♀♀	49,50±0,86	43,67±0,46	0,000
Диаметр эритроцитов (мкм)	♂♂	5,14±0,05	5,64±0,03	0,000
	♀♀	5,09±0,05	5,65±0,03	0,000
Среднее содержание гемоглобина в эритроцитах (пг)	♂♂	13,10±0,16	14,79±0,21	0,000
	♀♀	13,08±0,20	14,68±0,20	0,000
Средний объем эритроцитов (мкм ³)	♂♂	42,10±0,69	48,05±0,86	0,000
	♀♀	42,83±0,65	47,57±0,65	0,000
Средняя концентрация гемоглобина в эритроцитах (%)	♂♂	31,18±0,47	31,23±0,41	0,938
	♀♀	30,74±0,26	31,02±0,15	0,357

Таблица 4. Дискриминирующие признаки периферической крови *M. daghestanicus* и *Ch. gud* в условиях терского варианта поясности

Показатели	F	p	Показатели	F	p
Самцы			Самки		
F (2,17)=50,266 p<0,0000			F (2,30)=77,503 p<0,0000		
Диаметр эритроцитов	32,18	0,000	Диаметр эритроцитов	26,80	0,000
Средний объем эритроцитов	14,65	0,001	Количество эритроцитов	11,96	0,002
Процент дискриминации (%)		100,00	Процент дискриминации (%)		97,14

в виде увеличения содержания гемоглобина, количества эритроцитов, гематокритного числа и т.д. На Центральном Кавказе подобное обнаружено у представителей семейства *Muridae* [20-22]. Для типично горных видов же характерны более низкие показатели, какими обладает гудаурская полевка. По литературным данным [23], у специализированных горных видов каких-либо резко выраженных изменений по сравнению с близкими равнинными видами не обнаруживается.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ полученных результатов свидетельствует о значительном видовом различии эритрона *M. daghestanicus* и *Ch. gud* в условиях субальпийского пояса терского варианта поясности на Центральном Кавказе. Количественные различия клеток эритроидного ряда, обнаруженные между двумя ви-

дами в равных условиях, сопровождаются их качественными особенностями, определяющими адаптационные способности видов и их ответную реакцию на внешние воздействия. Так, при одинаково высоком общем количестве эритроидных клеток в костном мозге, парциальная эритрограмма двух видов несколько отличается. Количественные различия периферической крови выражаются в различном уровне гемоглобина и количества эритроцитов, качественные – в различных размерах эритроцитов и степени насыщения их гемоглобином. Содержание гемоглобина, количество эритроцитов и величина гематокрита значительно выше у *M. daghestanicus*, что свидетельствует о большей кислородной емкости и дыхательной поверхности эритроцитов по сравнению с *Ch. gud*. У последней меньшее количество эритроцитов компенсируется крупными размерами клеток и большей насыщенностью их гемоглобином.

Полученные результаты дают основание полагать, что у двух типично горных видов полевок – дагестанской и гудаурской в процессе эволюции формировались различные механизмы газотранспортной функции крови. Несмотря на то, что оба вида считаются горными, данные по системе “красной крови” свидетельствуют о том, что специализированным видом, наиболее адаптированным к горным условиям Кавказа является *Ch. gud*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А. и др. 1963. Млекопитающие фауны СССР. Ч.1. М.-Л.: АН СССР. 638 с.
2. Громов И.М., Поляков И.Я. 1977. Фауна СССР. Млекопитающие. Полевки (*Microtinae*). Т. III. Вып. 8. Л.: Наука, 504 с.
3. Мамбетов А.Х. Сравнительное изучение особенностей биологии кустарниковой и дагестанской полевок на Кавказе. Дис. ... канд. биол. наук. Нальчик, 1989. 160 с.
4. Шидловский М.В. 1976. Определитель грызунов Закавказья. Тбилиси: Мецниереба. 256 с.
5. Зимина Р.П., Ясный Е.В. 1980. Полевки рода *Chionomys* Большого Кавказа // Грызуны. Материалы V Всесоюзного совещания. Саратов, 3-5 декабря. М.: Наука. С. 196-198.
6. Громов И.М., Ербаева М.А. 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб. 522 с.
7. Верещагин Н.К. 1959. Млекопитающие Кавказа. М.-Л.: АН СССР. 702 с.
8. Банникова А.А., Хуламханова М.М., Дзуев Р.И. Таксономическое положение *Chionomys gud* Satunin, 1909 по результатам секвенирования митохондриального гена *cyt b* // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общества). Мат. междунар. совещания. Москва: Т-во научных изданий КМК. 2007. С. 39.
9. Генетическое разнообразие рода *Chionomys* (*Ammalia*, *Arvicolinae*) и сравнительная филогеография трех видов снеговых полевок / А.А. Банникова, А.М. Сижажева, В.Г. Маликов, Ф.Н. Голенищев, Р.И. Дзуев // Генетика, 2013. Т. 49. № 5. С. 649-664.
10. 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.
11. Сравнительные хромосомные молекулярно-генетические исследования кавказских и восточно-европейских представителей *Terricola* (*Arvicolinae*, *Rodentia*, *Microtus*) / М.И. Баскевич, С.Г. Потапов, Т.А. Миронова, Н.М. Окулова, Л.А. Хляп, С.Ф. Сапельников, В.М. Малыгин, Е.А. Шварц // Горные экосистемы и их компоненты: Мат. IV Междунар. конф., посвящ. 80-летию основателя ИЭГТ КБНЦ РАН чл.-корр. РАН А.К. Темботова и 80-летию Абхазского гос. ун-та. Нальчик: Изд-во М. и В. Котляровых (ООО «Полиграфсервис и Т»), 2012. С. 42.
12. Баскевич М.И., Потапов С.Г., Миронова Т.А. Криптические виды грызунов Кавказа как модели в изучении проблем вида и видообразования // Журнал общей биологии. 2015. Т. 76. № 4. С. 319-335.
13. Показатели крови некоторых млекопитающих Кавказа / Э.Ж. Темботова, Э.Н. Улигова, Е.А. Баргунова, В.Н. Василенко, Ф.А. Темботова // Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа: межвед. сб. науч. тр. Нальчик: КБГУ, 1980. С. 65-81.
14. Хуламханова М.М., Дзуев Р.И., Пишхачева В.Б. Сравнительный анализ периферической крови гудаурской полевки (*Chionomys gud* Sat.) в природных и экспериментальных условиях // Вестник КБГУ. Серия биол. наук. Вып.6. Нальчик, 2004. С. 50-52.
15. Соколов В.Е., Темботов А.К. Млекопитающие Кавказа: Насекомоядные. М.: Наука, 1989. 548 с.
16. Проблемы экологии горных территорий. Учебное пособие для студ. вузов биол. и геогр. Профиля / А.К. Темботов, Э.А. Шебзухова, Ф.А. Темботова, А.А. Темботов, И.Л. Ворокова. Майкоп: Изд-во АГУ, 2001. 186 с.
17. Климатические данные городов по всему миру. URL: <http://ru.climat-data.org>. (дата обращения: 05.10.2015).
18. Тодоров И. Клинические лабораторные исследования в педиатрии. София: Медицина и физкультура, 1968. 1063 с.
19. Анализы. Полный справочник. М.: Изд-во Эксмо, 2006. 768 с.
20. Влияние градиента высоты местности на гематологические показатели одного из широко распространенных видов грызунов – малой лесной мыши (*MURIDAE*, *RODENTIA*) на Центральном Кавказе / А.К. Темботов, Э.Ж. Темботова, З.А. Берсекова, М.М. Емкужева // Материалы междунар. конф. «Млекопитающие горных территорий». М.: КМК, 2005. С. 169-174.
21. Темботова Э.Ж., Емкужева М.М., Темботова Ф.А. Эколого-физиологический анализ эритронов доменной мыши (*MUS MUSCULUS* L.) в условиях вы-

- сотной поясности Центрального Кавказа // Материалы междунар. конф. «Млекопитающие горных территорий». М: КМК, 2007. С. 315-323.
22. Емжуева М.М. Сравнительный анализ адаптивных реакций системы крови и интерьерных признаков дикоживущих и синантропных грызунов семейства Muridae к условиям гор центральной части Северного Кавказа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2013. 19 с.
23. Большаков В.Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 199 с.

COMPARATIVE CHARACTERISTIC OF ERITRON OF TWO SPECIES OF VOLE UNDER THE CONDITIONS OF THE SUBALPICAL ZONE OF THE TERSKY VARIANT OF ZONALITY IN THE CENTRAL CAUCASUS

© 2017 Z.Kh. Bottaeva

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories RAS, Nalchik

The system of “red” blood of two types of mountain voles – Caucasian snow vole (*Chionomys gud* S.) and Dagestanian vole (*Microtus daghestanicus* Sh.) are studied under the subalpine environment zone of the Central Caucasus (1800-2000 m.a.s.l.). The quantitative and qualitative properties of erythroid cells of the hematopoietic tissue of the bone marrow and peripheral blood are investigated. The differences are established in the studied data that indicate the species specificity of the “red” blood of voles in the same environmental conditions. The blood system of the studied species simultaneously has common features and a number of specific species features that reflect an adaptive response to environmental conditions.
Keywords: Central Caucasus, middle mountains, Dagestanian vole, Caucasian snow vole, erythropoiesis, erythrocytes, adaptation.