

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 591.111.1:599.32

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ЭРИТРОЦИТОВ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ОТРЯДА RODENTIA

**А. Г. Кижина, С. Н. Сергина, Л. Б. Узенбаева, В. А. Илюха,
Э. Ф. Печорина, Е. П. Антонова, А. Е. Якимова, Д. В. Панченко**

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия

Эритроциты играют ведущую роль в газотранспортной функции крови и обеспечении тканей кислородом, причем определяющее значение в этом процессе имеют количество и размеры красных клеток крови. Параметры эритроцитов у различных видов значительно варьируют и зависят от ряда условий. Данные по влиянию различных факторов (условия существования, образ жизни, филогенетическое положение, масса тела) на размеры эритроцитов противоречивы. Выбор млекопитающих отряда Rodentia был продиктован чрезвычайно обширной зоной их расселения и экологическими особенностями. Сравнительное исследование морфометрических показателей (площади поверхности и диаметра) красных клеток крови было выполнено у 11 видов млекопитающих отряда Rodentia: европейского (*Castor fiber*), канадского (*C. canadensis*) бобров, нутрии (*Myocastor coypus*), ондатры (*Ondatra zibethicus*), крысы (*Rattus norvegicus*), шиншиллы (*Chinchilla lanigera*), обыкновенной белки (*Sciurus vulgaris*), рыжей (*Myodes glareolus*), водяной (*Arvicola amphibius*) полевки, лабораторной мыши (*Mus musculus*) и сирийского хомячка (*Mesocricetus auratus*). Установлена прямая зависимость размера эритроцитов от массы тела, что согласуется с данными других исследователей. Максимальный размер эритроцитов был отмечен у *C. canadensis* и *C. fiber*. Помимо этого, крупные эритроциты выявлены у всех представителей группы полуводных животных. Площадь эритроцитов у наземных видов грызунов снижалась в ряду *C. lanigera* – *R. norvegicus* – *M. auratus* – *S. vulgaris* – *M. musculus* – *M. glareolus*. Показано влияние физиологических (вес, пол, продолжительность жизни) и экологических (характер питания и среды) факторов на морфометрические параметры эритроцитов, при этом систематическая принадлежность не оказала влияния на размеры клеток.

Ключевые слова: эритроциты; диаметр; площадь поверхности; грызуны; метаболизм; среда обитания.

**A. G. Kizhina, S. N. Sergina, L. B. Uzenbaeva, V. A. Ilyukha, E. F. Pechorina,
E. P. Antonova, A. E. Yakimova, D. V. Panchenko. MORPHOMETRIC
PARAMETERS OF ERYTHROCYTES IN SEVERAL RODENTIA SPECIES**

Red blood cells (RBC) play a leading role in the blood gas transport function and oxygen supply to tissues, and the number and size of RBC have a decisive role in tissue

oxygenation. The size of erythrocyte varies significantly among animal species, depending on a number of factors. Data on the effect of various factors (living conditions, lifestyle, systematic affiliation, body weight) on the size of RBC are contradictory. The choice of mammals belonging to the Rodentia order was dictated by their very extensive distribution range and ecological features. A comparative study of the morphometric parameters (surface area and diameter) of RBC was performed for 11 Rodentia species: European beaver (*Castor fiber*), Canadian beaver (*C. canadensis*), nutria (*Myocastor coypus*), muskrat (*Ondatra zibethicus*), rat (*Rattus norvegicus*), chinchilla (*Chinchilla lanigera*), red squirrel (*Sciurus vulgaris*), bank vole (*Myodes glareolus*), European water vole (*Arvicola amphibius*), laboratory mouse (*Mus musculus*) and Syrian hamster (*Mesocricetus auratus*). A direct dependence of the size of erythrocytes on body weight was established, which agrees with the data reported by other researchers. The maximum size of RBC was noted in *C. canadensis* and *C. fiber*. Besides, large erythrocytes were detected in all the studied semiaquatic animals. The surface area of erythrocytes in terrestrial rodent species decreased in the following order: *C. lanigera* – *R. norvegicus* – *S. vulgaris* – *M. musculus* – *M. glareolus*. The influence of physiological (weight, sex, longevity) and ecological factors (food habits and habitat) on the morphometric parameters of erythrocytes was revealed, while systematic affiliation did not affect cell size.

Key words: erythrocytes; diameter; surface area; rodents; metabolism; environment.

Введение

Морфометрические параметры (количество, размер, площадь поверхности и др.), характеризующие интенсивность газообмена между внешней средой и тканями организма, являются важными физиологическими показателями эритроцитов [Галанцев, 1977]. Способность переносить кислород у всех позвоночных определяется содержанием дыхательного пигмента гемоглобина в клетке, а его количество, в свою очередь, зависит от объема и площади поверхности эритроцита [Kostelecka-Myrcha, 1973].

В настоящее время эритроцит рассматривают не только как специализированный газотранспортный контейнер, но и как элемент, принимающий участие в окислительно-восстановительных реакциях, транспорте глюкозы, клеточной пролиферации, а также в иммунном ответе [Tsantes et al., 2006; Montel-Hagen et al., 2009; Perez-Gordones et al., 2009; Morera, MacKenzie, 2011]. Показатели красной крови являются достаточно чувствительным индикатором состояния организма и изменяются под действием различных условий – радиации, теплового режима, гипоксии, нарушений тканевого обмена [Жеребин, Чухловин, 1989; Материй и др., 2003].

Для различных видов млекопитающих выявлены общие закономерности, характеризующие соотношение размеров и содержания эритроцитов в периферической крови. На примере многих видов продемонстрирована прямая зависимость размера эритроцитов от массы тела и обратная – от общего содержания эритроцитов крови [Kostelecka-Myrcha, 2002]. Од-

нако это утверждение не следует считать абсолютным, поскольку близкими по величине эритроцитами обладают различающиеся по массе тела животные – горбатый кит (*Megaptera novaeangliae* (Borowski, 1781), Cetacea) весом в 30 тонн и представители землеройковых (Soricidae, Insectivora) с массой тела в несколько граммов [Schmidt-Nielsen, 1984]. Эритроциты сравнительно небольшого диаметра выявлены у довольно крупных млекопитающих, представителей парнокопытных (Artiodactyla) – кабарги (*Moschus moschiferus* (L., 1758)) с массой тела до 18 кг, домашней козы (*Capra hircus* (L., 1758)) весом 35–40 кг и 60-килограммового кубанского тура (*Capra caucasica* (Güldenstaedt and Pallas, 1783)) [Gulliver, 1875; Ponder, 1948]. В то же время у не превышающей 80 г равнинной вискачевой крысы (*Tympanoctomys barrerae* (Lawrence, 1941), Rodentia) размеры эритроцитов примерно в два раза больше [Gregory, 2001]. На сегодняшний день противоречия, касающиеся аллометрических зависимостей, остаются нерешенными.

Показано, что с увеличением количества эритроцитов возрастают кислородные запасы и вязкость крови, и это неизбежно замедляет ее циркуляцию [Promislow, 1991]. У видов с крупными эритроцитами наблюдается небольшой диапазон колебаний их количества. Обратная зависимость также установлена между содержанием эритроцитов и массой тела. Однако, несмотря на то что у представителей отрядов хищных (Carnivora) и грызунов (Rodentia) эти два показателя отрицательно коррелируют друг с другом, их средние значения у плотоядных животных выше, чем у грызунов.

Таблица 1. Диаметр эритроцитов крови ($M \pm m$) у исследованных видов отряда Rodentia

Table 1. Erythrocyte diameter ($M \pm m$) in the studied Rodentia species

Семейство / подсемейство Family / subfamily	Вид Species	Пол, n Sex, n	Диаметр эритроцитов, мкм Erythrocyte diameter, μm
Cricetidae, Arvicolinae	<i>Myodes glareolus</i>	♂ (n=1)	5,52 ± 0,01
Muridae, Murinae	<i>Mus musculus</i>	♀ (n=3)	6,30 ± 0,01
		♂ (n=6)	6,19 ± 0,01*
Sciuridae	<i>Sciurus vulgaris</i>	♀ (n=2)	6,55 ± 0,01
		♂ (n=2)	6,34 ± 0,01*
Cricetidae, Cricetinae	<i>Mesocricetus auratus</i>	♀ (n=4)	6,58 ± 0,01
Cricetidae, Arvicolinae	<i>Arvicola amphibius</i>	♀ (n=1)	6,57 ± 0,02
		♂ (n=2)	6,43 ± 0,01*
Chinchillidae	<i>Chinchilla lanigera</i>	♀ (n=12)	6,71 ± 0,01
Muridae, Murinae	<i>Rattus norvegicus</i>	♀ (n=8)	6,52 ± 0,01
		♂ (n=9)	6,63 ± 0,01*
Cricetidae, Arvicolinae	<i>Ondatra zibethicus</i>	♀ (n=3)	7,13 ± 0,01
		♂ (n=7)	7,17 ± 0,01*
Myocastoridae	<i>Myocastor coypus</i>	♀ (n=7)	7,76 ± 0,01
		♂ (n=5)	7,99 ± 0,01*
Castoridae	<i>Castor fiber</i>	♀ (n=1)	8,04 ± 0,03
		♂ (n=1)	8,40 ± 0,03*
	<i>C. canadensis</i>	♀ (n=1)	8,14 ± 0,03
		♂ (n=2)	8,64 ± 0,03*

Примечание. *Различия достоверны по сравнению с самцами, $p < 0,01$, t-критерий Стьюдента.

Note. *Significant difference in comparison with males of the same species, $p < 0.01$ (Student's t test).

Это указывает на существование третьей переменной, которая может объяснить изменения, не связанные с массой тела [Promislow, 1991].

Неоднозначными представляются сведения, касающиеся влияния экологических факторов на состав и размеры клеток крови. Б. К. МакНаб [MacNab, 1986, 2008] установил взаимосвязь между уровнем метаболизма и характером питания, однако убедительные доказательства их корреляции с гематологическими показателями отсутствуют. Это подтверждается близкими значениями размеров эритроцитов, обнаруженных у зайцеобразных (Lagomorpha) и хищных (Carnivora), и, напротив, значительными различиями между представителями отрядов парнокопытных (Artiodactyla) и приматов (Primates), многие из которых являются травоядными [Promislow, 1991]. Вероятно, значительное влияние могут оказывать образ жизни и условия существования. К. Шмидт-Ниельсен [Schmidt-Nielsen, 1984] объяснял относительно высокие значения объема эритроцитов у ластоногих (Pinnipedia) адаптацией к гипоксии во время длительного погружения. В то же время объем эритроцитов у дельфинов (Delphinidae (Gray, 1821)) не отличается существенно от такового у человека, собаки (*Canis lupus familiaris* (L., 1758), Canidae) и шакала (*Canis aureus* (L., 1758), Canidae) [Галанцев, 1977].

Целью данной работы являлось определение морфометрических параметров эритроцитов у 11 видов млекопитающих отряда Rodentia, обитающих в различных экологических условиях.

Материалы и методы

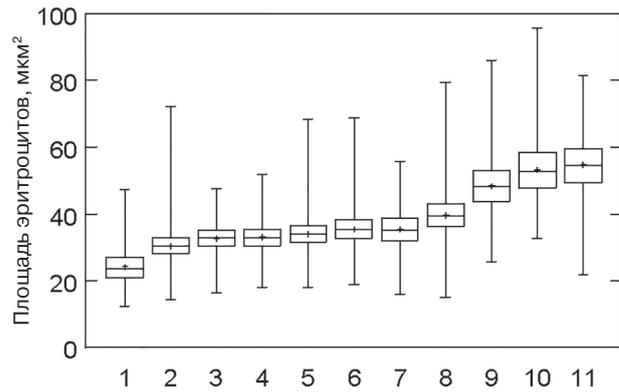
Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук» с соблюдением Международных принципов Директивы Евросоюза 2010/63/EU о гуманном отношении к животным и Правил проведения работ с использованием экспериментальных животных [Этическая..., 2005].

Исследование морфометрических параметров эритроцитов периферической крови было проведено у 11 видов отряда Rodentia: европейского (*Castor fiber*), канадского (*C. canadensis*) бобров, нутрии (*Myocastor coypus*), ондатры (*Ondatra zibethicus*), крысы (*Rattus norvegicus*), шиншиллы (*Chinchilla lanigera*), обыкновенной белки (*Sciurus vulgaris*), рыжей (*Myodes glareolus*), водяной (*Arvicola amphibius*) полевки, лабораторной мыши (*Mus musculus*) и сирийского хомячка (*Mesocricetus auratus*); их видовой и количественный, а также половой

состав представлен в таблице 1. Свежеприготовленные и окрашенные по Паппенгейму мазки крови исследовали в световом микроскопе (Axioscop 40, Carl Zeiss, Германия) с цветной цифровой видеокамерой (Pixera 150ES). Производили микроскопическую съемку 10 полей зрения каждого препарата и в дальнейшем измеряли площадь поверхности и диаметр эритроцитов с применением методики NCR (nuclear-cytoplasmic ratio), входящей в пакет программного обеспечения «ВидеоТест 4.0». Статистическую обработку данных проводили общепринятыми методами [Ивантер, Коросов, 2010]. Достоверность различий между самками и самцами анализировали с помощью t-критерия Стьюдента ($p < 0,05$). Производили оценку влияния различных факторов (пол, вес, продолжительность жизни, уровень метаболизма, систематическая принадлежность, характер питания и места обитания) на морфометрические параметры эритроцитов (MANOVA). Влияние фактора считалось достоверно значимым при $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение

Представители отряда Rodentia, самого многочисленного среди млекопитающих, имеют чрезвычайно обширную зону распространения от Арктики до пустынь, занимая всевозможные биотопы [Пантелеев, 2010]. У изученных видов наблюдались значительные различия морфометрических параметров эритроцитов крови (рис. 1, табл. 1). Наименьшая величина диаметра эритроцитов характерна для *M. glareolus*, мелкого грызуна, масса которого не превышает 20 г. Близкие к этому виду значения диаметра имели лабораторные мыши *M. musculus*. Эритроциты с наибольшим диаметром отмечены у крупных полуводных животных *M. coypus*, *C. fiber* и *C. canadensis*, причем их максимальная величина наблюдалась у самцов *C. canadensis*. Промежуточное положение занимали виды *S. vulgaris*, *M. auratus*, *A. amphibius*, *C. lanigera*, *R. norvegicus*. При определении площади эритроцитов установлено аналогичное распределение видов. Наименьшая площадь выявлена у *M. glareolus*, тогда как наиболее высокие средние значения установлены у *M. coypus*, *C. fiber* и *C. canadensis*. Эти три вида ныряльщиков характеризовались также более широкими пределами колебаний и интерквартильным размахом по сравнению с остальными видами (рис.). Близкие средние значения площади эритроцитов имели представители разных семейств – *S. vulgaris*, *M. auratus*, *A. amphibius*, *C. lanigera*, *R. norvegicus*.



Площадь поверхности эритроцитов у различных видов отряда Rodentia:

1 – *Myodes glareolus*, 2 – *Mus musculus*, 3 – *Sciurus vulgaris*, 4 – *Mesocricetus auratus*, 5 – *Arvicola amphibius*, 6 – *Chinchilla lanigera*, 7 – *Rattus norvegicus*, 8 – *Ondatra zibethicus*, 9 – *Myocastor coypus*, 10 – *Castor fiber*, 11 – *C. canadensis*. + – средние значения (M), горизонтальная черта – медиана, вертикальная черта – пределы колебаний, □ – 1 и 3 квартили

Surface area of erythrocytes in the studied Rodentia species:

1 – *Myodes glareolus*, 2 – *Mus musculus*, 3 – *Sciurus vulgaris*, 4 – *Mesocricetus auratus*, 5 – *Arvicola amphibius*, 6 – *Chinchilla lanigera*, 7 – *Rattus norvegicus*, 8 – *Ondatra zibethicus*, 9 – *Myocastor coypus*, 10 – *Castor fiber*, 11 – *C. canadensis*. + – mean values (M), the horizontal line is the median, the vertical line is the range of oscillations, □ – 1 and 3 quartiles

Выявлены достоверные половые различия в размерах эритроцитов, причем у полуводных животных более крупные эритроциты характерны преимущественно для самцов, а среди наземных – для самок (табл. 1). Эти различия не связаны, по всей видимости, с разницей в массе тела у самок и самцов, поскольку подобную зависимость проследить не удалось. Данные литературы по влиянию пола на размеры эритроцитов у млекопитающих противоречивы. Одни исследователи указывают на их отсутствие [Sealand, 1965], тогда как другие отмечают более крупные клетки у самок по сравнению с самцами [Miller et al., 1961].

Факторы различной природы могут оказывать влияние на размер эритроцитов у позвоночных [Snyder, Sheafor, 1999; Starostova et al., 2009]. Одни из самых крупных эритроцитов характерны для эволюционно более древних позвоночных – хвостатых амфибий, в дальнейшем, по мере совершенствования дыхательной функции крови объем эритроцита уменьшается [Hawkey et al., 1991]. Существуют предположения, что в ходе эволюции, направленной в том числе на усиление эффективности функционирования сердечно-сосудистой системы, кровяное давление возрастало за счет снижения диаметра сосудов в ряду амфибии – птицы – млеко-

Таблица 2. Эколого-физиологические характеристики исследованных видов отряда Rodentia

Table 2. Ecological and physiological features of the studied Rodentia species

Вид Species	Масса тела, кг Body mass, kg	Уровень метаболизма, (VO ₂ max (мл/мин))* Metabolic rate, (VO ₂ max (ml/min))*	Продолжи- тельность жизни, лет** Longevity, years**	Пищевые предпочте- ния*** Food habits***	Условия обитания в природе*** Habitat***	Образ жизни*** Lifestyle***	Место обитания / содержания Nature
<i>Castor fiber</i>	17,50	-	13,7	ЛК LR	ПВ FW	ПВ SA	ДП W
<i>C. canadensis</i>	19,87	4688	23,4	ЛК LR	ПВ FW	ПВ SA	ДП W
<i>Myocastor coypus</i>	5,00	3027,4	8,5	Т G	УВ M	ПВ SA	СН СВ
<i>Myodes glareolus</i>	0,02	55,7	4,9	С S	УВ M	Н Т	ДП W
<i>Arvicola amphibius</i>	0,08	113,1	2,5	Т G	УВ M	Н Т	ДП W
<i>Ondatra zibethicus</i>	0,93	690,4	5,8	ЛК LR	УВ M	ПВ SA	ДП W
<i>Mesocricetus auratus</i>	0,13	111,5	3,9	В O	З X	Н Т	СН СВ
<i>Chinchilla lanigera</i>	0,63	279,3	17,2	Т G	П D	Н Т	СН СВ
<i>Sciurus vulgaris</i>	0,35	-	14,8	С S	УВ M	ДЛ WC	ДП W
<i>Rattus norvegicus</i>	0,34	231,5	3,8	В O	УВ M	Н Т	СН СВ
<i>Mus musculus</i>	0,02	-	4,0	С S	УВ M	Н Т	СН СВ

Примечание. Пищевые предпочтения: ЛК – листья, корни, Т – трава, С – семена, В – всеядность. Условия обитания в природе: ПВ – пресный водоем, УВ – местность с умеренной влажностью, П – пустыня, З – засушливая местность. Образ жизни: ПВ – полуводный, Н – наземный, ДЛ – древесно-лазающий. Место обитания/содержания: ДП – дикая природа, СН – содержание в неволе. * По: Genoud et al., 2018; ** по: McNab, 2008; *** по материалам genomics.senescence.info.

Notes. Food habits: LR – leaves, roots, G – grass, S – seed, O – omnivorous. Habitat: FW – freshwater, M – mesic, D – desert, X – xeric. Lifestyle: SA – semiaquatic, T – terrestrial, WC – wood-climbing. Nature: W – wild, CB – captive breeding. * According to Genoud et al., 2018; ** according to McNab, 2008; *** according to genomics.senescence.info.

питающие, что повлекло за собой уменьшение размера эритроцитов [Snyder, Sheafor, 1999]. Тесная корреляция между размером генома, уровнем метаболизма и величиной эритроцитов прослеживается на различных таксономических уровнях – от вида до отряда [Gregory, 2000]. Одним из примеров, подтверждающих данную зависимость, являются грызуны рода щетинистых крыс (*Proechimys*), которые имеют самые большие гаплоидные геномы среди млекопитающих, ведут достаточно «вялый» образ жизни и, по всей видимости, должны иметь крупные эритроциты [Garagna et al., 1997; Gregory, 2000]. Известно, что продолжительность жизни эритроцитов напрямую коррелирует со скоростью метаболизма животных: чем выше его уровень, тем короче клеточный цикл [Harvey, 1997]. Также показана положительная корреляция уровня метаболизма с содержанием ретикулоцитов – предшественников зрелых форм эритроцитов [Promislow, 1991].

Исследованные нами виды значительно различаются по массе тела, уровню метаболизма,

характеру питания и местообитания (табл. 2). Проведенный многофакторный анализ позволил установить влияние физиологических (вес, пол, продолжительность жизни, уровень метаболизма) и экологических факторов (характера питания и среды) на морфометрические параметры эритроцитов. Наиболее сильное влияние на площадь эритроцитов оказывают особенности местообитания животных, а минимальное – пол, при этом систематическая принадлежность не оказала значимого эффекта. Нами выявлено, что у *A. amphibius* – полуводного вида – средняя площадь эритроцитов выше ($33,09 \pm 0,09$ мкм²), чем у родственной ей наземной *M. glareolus* ($24,23 \pm 0,16$ мкм²). Ранее сообщалось, что при близких показателях гемоглобина и гематокрита у равнинной *M. glareolus* и предпочитающей горные районы снеговой полевки (*Chionomys nivalis* (Martins, 1842)) наблюдаются значительные различия в количестве и размере эритроцитов [Kostelecka-Murccha, 1973]. Горные и предгорные популяции *A. amphibius* различались по содержанию гемо-

глубина крови и относительным размерам селезенки [Барагунова и др., 2017].

Большие размеры эритроцитов выявлены у всех полуводных животных, особенно у крупных ныряльщиков – *M. coypus*, *C. fiber* и *C. canadensis*. С. Гирлинг и соавт. [Girling et al., 2015] показали, что объем эритроцитов бобров почти вдвое превышает объем красных клеток наземных животных. Для млекопитающих, способных задерживать дыхание при нырянии, площадь эритроцитов, наряду с уровнем гемоглобина и кислородной емкостью крови, является существенной физиологической характеристикой. Важнейшее значение в развитии адаптивных способностей ныряющих животных также имеют свойственные им высокие запасы миоглобина, полная утилизация кислорода при снижении его потребления под водой, особенности регуляции дыхания и кровообращения [Галанцев, 1977].

Среди видов, требовательных к запасам кислорода, помимо ныряльщиков можно особо выделить шиншиллу *C. lanigera*, в природе обитающих в условиях высокогорья, и сирийских хомячков *M. auratus*, ведущих норный образ жизни. По нашим данным, размер эритроцитов у *C. lanigera* был сравним с этим показателем у *M. auratus*, а также у *A. amphibius* и *R. norvegicus*, несмотря на то, что экологические условия этих видов различаются. По другим сведениям, *C. lanigera* обладает значительным объемом эритроцитов ($101,3 \text{ мкм}^3$) при их общем относительно невысоком содержании ($3,8 \times 10^{12}/\text{л}$) [Silva et al., 2005].

Нами продемонстрирована значительная зависимость параметров эритроцитов от массы тела: крупные клетки имели самые большие из исследованных грызунов – *C. fiber* и *C. canadensis*, тогда как мелкие эритроциты характерны для животных с низким весом – *M. glareolus*, *M. musculus*. Объем эритроцитов у капибары (*Hydrochoerus hydrochaeris* (L., 1766), Rodentia) – крупного ныряльщика – в среднем составлял 132 мкм^3 , что на 32 % выше значений у *C. fiber* и *C. canadensis* [Chiacchio et al., 2014; Girling et al., 2015]. Диаметр эритроцитов хохлатого дикобраза (*Hystrix cristata cristata* (L., 1758), Rodentia), третьего по величине среди грызунов после капибары и бобров, составляет $7,5 \text{ мкм}$ [Hawkey, 1975], что хотя и превышает большинство полученных нами значений у Rodentia, но уступает параметрам *M. coypus*. Д. Промислов [Promislow, 1991], анализируя связь различных параметров крови от массы тела, пришел к выводу, что ее влияние заметно в тех случаях, когда речь идет об отряде или более низких таксонах. Крупные млекопитающие, как правило, демонстрируют тенденцию к невысоким значе-

ниям содержания эритроцитов, ретикулоцитов и имеют клетки относительно большого объема.

Заключение

Показана значительная вариабельность диаметра и площади поверхности эритроцитов среди изученных видов млекопитающих отряда Rodentia. В ходе исследования удалось подтвердить прямую зависимость размеров эритроцитов от массы тела и установить корреляции с уровнем метаболизма, а также с половой принадлежностью. Согласно нашим данным, экологические факторы, такие как особенности местообитания и образ жизни животных, в значительной степени влияют на морфометрические параметры эритроцитов.

Финансовое обеспечение исследования осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0073, 0218-2019-0080).

Авторы выражают глубокую признательность к б. н. Е. А. Хижкину за помощь в подготовке иллюстративного материала, а также анонимным рецензентам за ценные замечания.

Литература

- Барагунова Е. А., Лампежева Р. М., Сабанова Р. К., Тхабисимова М. М., Абазокова Ф. Б., Хуранова Е. Р. Сравнительная характеристика гематологических и морфофизиологических показателей водяной полевки (*Arvicola terrestris rufescens* Sat.) горной и предгорной популяции Центрального Кавказа // Современные проблемы науки и образования. 2017. № 3. С. 148.
- Галанцев В. П. Эволюция адаптаций ныряющих животных. Л.: Наука, 1977. 191 с.
- Жеребин Е. А., Чухловин А. Б. Радиационная гематология. М.: Медицина, 1989. 176 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Элементарная биометрия: учеб. пособие. Петрозаводск: ПетрГУ, 2010. 104 с.
- Материй Л. Д., Ермакова О. В., Таскаев А. И. Морфофункциональная оценка состояния организма мелких млекопитающих в радиоэкологических исследованиях (на примере полевки-экономки). Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2003. 164 с.
- Пантелеев П. А. Родентология. М.: КМК, 2010. 221 с.
- Этическая экспертиза биомедицинских исследований. Практические рекомендации / Ред. Ю. Б. Белоусова. М.: Изд-во об-ва клин. исслед., 2005. 156 с.
- Chiacchio R. G., Prioste F. E., Vanstreels R. E., Knobl T., Kolber M., Miyashiro S. I., Matushima E. R. Health evaluation and survey of zoonotic pathogens in free-ranging capybaras (*Hydrochaeris hydrochaeris*)

ris) // J. Wildl. Dis. 2014. Vol. 50, no. 3. P. 496–504. doi: 10.7589/2013-05-109

Garagna S., Perez-Zapata A., Zuccotti M., Mascheretti S., Marziliano N., Redi C. A., Aguilera M., Capanna E. Genome composition in Venezuelan spiny-rats of the genus *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae). I. Genome size, C-heterochromatin and repetitive DNAs in situ hybridization patterns // Cytogenet. Cell Genet. 1997. Vol. 78, no. 1. P. 36–43. doi: 10.1159/000134622.

Genoud M., Isler K., Martin R. D. Comparative analyses of basal rate of metabolism in mammals: data selection does matter // Biol. Rev. 2018. Vol. 93, no. 1. P. 404–438. doi: 10.1111/brv.12350

Girling S. J., Campbell-Palmer R., Pizzi R., Fraser M. A., Cracknell J., Arnemo J., Rosell F. Haematology and serum biochemistry parameters and variations in the Eurasian Beaver (*Castor fiber*) // PLoS ONE. 2015. Vol. 10, no. 6. P. e0128775. doi: 10.1371/journal.pone.0128775

Gregory T. R. Nucleotypic effects without nuclei: Genome size and erythrocyte size in mammals // Genome. 2000. Vol. 43, no. 5. P. 895–901.

Gregory T. R. The bigger the C-value, the larger the cell: genome size and red blood cell size in vertebrates // Blood Cells Mol. Dis. 2001. Vol. 27, no. 5. P. 830–843. doi: 10.1006/bcmd.2001.0457

Gulliver G. Observations on the sizes and shapes of the red corpuscles of the blood of vertebrates, with drawings of them to a uniform scale, and extended and revised tables of measurements // Proc. Zool. Soc. London. 1875. P. 474–495.

Harvey J. W. The erythrocyte: physiology, metabolism and biochemical disorders // Clinical Biochemistry of Domestic Animals / Eds. J. J. Kaneko, J. W. Harvey, K. L. Bruss. Vol. 5. New York: Academic Press, 1997. P. 157–203. doi: 10.1016/B978-012396305-5/50008-7

Hawkey C. M., Bennetts M., Gascoyne C., Hart M. G., Kirkwood J. K. Erythrocyte size, number and haemoglobin content in vertebrates // Br. J. Haematol. 1991. Vol. 77, no. 3. P. 392–397.

Hawkey C. M. Comparative mammalian haematology. London: William Heinemann Medical Books Ltd., 1975. 174 p.

Kostelecka-Myrcha A. Regularities of variations of the haematological values characterizing the respiratory function of blood in mammals // Acta Theriol. 1973. Vol. 18, no. 1. P. 1–56. doi: 10.4098/AT.arch.73-1

Kostelecka-Myrcha A. The ratio of amount of haemoglobin to total surface area of erythrocytes in mammals // Acta Theriol. 2002. Vol. 47, no. 1. P. 209–220. doi: 10.1007/bf03192488

McNab B. K. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR // Comp. Biochem. Physiol. Part A. 2008. Vol. 151, no. 1. P. 5–28. doi: 10.1016/j.cbpa.2008.05.008

McNab B. K. The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals // Ecol. Monogr. 1986. Vol. 56, no. 1. P. 1–19. doi: 10.2307/2937268

Miller E. R., Ullrey D. E., Ackermann I., Schmidt D. A., Luecke R. W., Hoefler J. A. Swine hematology from birth to maturity. II. Erythrocyte population, size and hemoglobin concentration // J. Anim. Sci. 1961. Vol. 20, no. 4. P. 890–897. doi: 10.2527/jas1961.204890x

Montel-Hagen A., Sitbon M., Taylor N. Erythroid glucose transporters // Curr. Opin. Hematol. 2009. Vol. 16, no. 3. P. 165–172. doi: 10.1097/MOH.0b013e328329905c

Morera D., MacKenzie S. A. Is there a direct role for erythrocytes in the immune response? // Vet. Res. 2011. Vol. 42, no. 89. P. 1–8. doi: 10.1186/1297-9716-42-89

Perez-Gordones M. C., Lugo M. R., Winkler M., Cervino V., Benaim G. Diacylglycerol regulates the plasma membrane calcium pump from human erythrocytes by direct interaction // Arch. Biochem. Biophys. 2009. Vol. 489, no. 1–2. P. 55–61. doi: 10.1016/j.abb.2009.07.010

Ponder E. Hemolysis and related phenomena. New York: Grune and Stratton Inc., 1948. 57 p.

Promislow D. E. L. The evolution of mammalian blood parameters: Patterns and their interpretation // Physiol. Zool. 1991. Vol. 64, no. 2. P. 393–431.

Schmidt-Nielsen K. Scaling: why is animal size so important? Cambridge University Press: Cambridge, 1984. 241 p.

Sealander J. A. The influence of body size, season, sex, age and other factors upon some blood parameters in small mammals // J. Mammal. 1965. Vol. 45, no. 4. P. 598–616. doi: 10.2307/1377331

Silva T. de O., Kreutz L. C., Barcellos L. J. G., Borella J., Soso A. B., Souza C. Reference values for chinchilla (*Chinchilla laniger*) blood cells and serum biochemical parameters // Ciência Rural. 2005. Vol. 35, no. 3. P. 602–606. doi: 10.1590/s0103-84782005000300017

Snyder G. K., Sheafor B. A. Red blood cells: centerpiece in the evolution of the vertebrate circulatory system // Amer. Zool. 1999. Vol. 39. P. 189–198. doi: 10.1093/icb/39.2.189

Starostová Z., Kubička L., Konarzewski M., Kozłowski J., Kratochvíl L. Cell size but not genome size affects scaling of metabolic rate in Eyelid geckos // Am. Nat. 2009. Vol. 174, no. 3. P. E100–E105. doi: 10.1086/603610

Tsantes A. E., Bonovas S., Travlou A., Sitaras N. M. Redox imbalance, macrocytosis, and RBC homeostasis // Antioxid. Redox. Signal. 2006. Vol. 8. P. 1205–1216.

The animal ageing and longevity database. URL: <http://www.genomics.senescence.info/> (дата обращения 06.11.2018).

Поступила в редакцию 07.11.2018

References

Baragunova E. A., Lampezheva R. M., Sabanova R. K., Thabisimova M. M., Abazokova F. B., Kharanova E. R. Sravnitel'naya kharakteristika gematologicheskikh i morfofiziologicheskikh pokazatelei vodyanoi poleyki (*Arvicola terrestris rufescens* Sat.) gornoi

i predgornoi populyatsii tsentral'nogo Kavkaza [Comparative characteristics of hematological and morphophysiological indicators of the water vole (*Arvicola terrestris rufescens* Sat.) of the mountain and land population of the central Caucasus]. *Sovr. probl. nauki*

i obraz. [Modern Probl. of Sci. and Ed.]. 2017. No. 3. 148 p.

Eticheskaya ekspertiza biomeditsinskih issledovaniy. Prakticheskie rekomendatsii [Ethical examination of biomedical research. Practical guidelines]. Ed. Yu. B. Belousova. Moscow, 2005. 156 p.

Galantsev V. P. Evolyutsiya adaptatsii nryayushchikh zhivotnykh [The evolution of adaptations of diving animals]. Leningrad: Nauka, 1977. 191 p.

Ivanter E. V., Korosov A. V. Elementarnaya biometriya: uchebnoe posobie [Elementary biometrics: a textbook]. Petrozavodsk: PetrGU, 2010. 104 p.

Materii L. D., Ermakova O. V., Taskaev A. I. Morfofunktsional'naya otsenka sostoyaniya organizma melkikh mlekopitayushchikh v radioekologicheskikh issledovaniyakh (na primere polevki-ekonomki) [Morphofunctional assessment of the state of the organism of small mammals in radioecological studies (for example, vole housekeeper)]. Syktyvkar: Komi NTs UrO RAN, 2003. 164 p.

Panteleev P. A. Rodentologiya [Rodentology]. Moscow: KMK, 2010. 221 p.

Zherebin E. A., Chukhlovin A. B. Radiatsionnaya gematologiya [Radiation hematology]. Moscow: Meditsina, 1989. 176 p.

Chiacchio R. G., Prioste F. E., Vanstreels R. E., Knobl T., Kolber M., Miyashiro S. I., Matushima E. R. Health evaluation and survey of zoonotic pathogens in free-ranging capybaras (*Hydrochaeris hydrochaeris*). *J. Wildl. Dis.* 2014. Vol. 50, no. 3. P. 496–504. doi: 10.7589/2013-05-109

Garagna S., Perez-Zapata A., Zuccotti M., Mascheretti S., Marziliano N., Redi C. A., Aguilera M., Capanna E. Genome composition in Venezuelan spiny-rats of the genus *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae). I. Genome size, C-heterochromatin and repetitive DNAs in situ hybridization patterns. *Cytogenet. Cell Genet.* 1997. Vol. 78, no. 1. P. 36–43. doi: 10.1159/000134622

Genoud M., Isler K., Martin R. D. Comparative analyses of basal rate of metabolism in mammals: data selection does matter. *Biol. Rev.* 2018. Vol. 93, no. 1. P. 404–438. doi: 10.1111/brv.12350

Girling S. J., Campbell-Palmer R., Pizzi R., Fraser M. A., Cracknell J., Arnemo J., Rosell F. Haematology and serum biochemistry parameters and variations in the Eurasian Beaver (*Castor fiber*). *PLoS ONE*. 2015. Vol. 10, no. 6. P. e0128775. doi: 10.1371/journal.pone.0128775

Gregory T. R. Nucleotypic effects without nuclei: Genome size and erythrocyte size in mammals. *Genome*. 2000. Vol. 43, no. 5. P. 895–901.

Gregory T. R. The bigger the C-value, the larger the cell: genome size and red blood cell size in vertebrates. *Blood Cells Mol. Dis.* 2001. Vol. 27, no. 5. P. 830–843. doi: 10.1006/bcmd.2001.0457

Gulliver G. Observations on the sizes and shapes of the red corpuscles of the blood of vertebrates, with drawings of them to a uniform scale, and extended and revised tables of measurements. *Proc. Zool. Soc. London*. 1875. P. 474–495.

Harvey J. W. The erythrocyte: physiology, metabolism and biochemical disorders. *Clinical Biochemistry of Domestic Animals*. Eds. J. J. Kaneko, J. W. Har-

vey, K. L. Bruss. N.Y.: Academic Press, 1997. Vol. 5. P. 157–203. doi: 10.1016/B978-012396305-5/50008-7

Hawkey C. M., Bennetts M., Gascoyne C., Hart M. G., Kirkwood J. K. Erythrocyte size, number and haemoglobin content in vertebrates. *Br. J. Haematol.* 1991. Vol. 77, no. 3. P. 392–397.

Hawkey C. M. Comparative mammalian haematology. London: William Heinemann Medical Books Ltd., 1975. 174 p.

Kostelecka-Myrcha A. Regularities of variations of the haematological values characterizing the respiratory function of blood in mammals. *Acta Theriol.* 1973. Vol. 18, no. 1. P. 1–56. doi: 10.4098/AT.arch.73-1

Kostelecka-Myrcha A. The ratio of amount of haemoglobin to total surface area of erythrocytes in mammals. *Acta Theriol.* 2002. Vol. 47, no. 1. P. 209–220. doi: 10.1007/bf03192488

McNab B. K. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR. *Comp. Biochem. Physiol. Part A*. 2008. Vol. 151, no. 1. P. 5–28. doi: 10.1016/j.cbpa.2008.05.008

McNab B. K. The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecol. Monogr.* 1986. Vol. 56, no. 1. P. 1–19. doi: 10.2307/2937268

Miller E. R., Ullrey D. E., Ackermann I., Schmidt D. A., Luecke R. W., Hoefler J. A. Swine hematology from birth to maturity. II. Erythrocyte population, size and hemoglobin concentration. *J. Anim. Sci.* 1961. Vol. 20, no. 4. P. 890–897. doi: 10.2527/jas1961.204890x

Montel-Hagen A., Sitbon M., Taylor N. Erythroid glucose transporters. *Curr. Opin. Hematol.* 2009. Vol. 16, no. 3. P. 165–172. doi: 10.1097/MOH.0b013e328329905c

Morera D., MacKenzie S. A. Is there a direct role for erythrocytes in the immune response? *Vet. Res.* 2011. Vol. 42, no. 89. P. 1–8. doi: 10.1186/1297-9716-42-89

Perez-Gordones M. C., Lugo M. R., Winkler M., Cervino V., Benaim G. Diacylglycerol regulates the plasma membrane calcium pump from human erythrocytes by direct interaction. *Arch. Biochem. Biophys.* 2009. Vol. 489, no. 1–2. P. 55–61. doi: 10.1016/j.abb.2009.07.010

Ponder E. Hemolysis and related phenomena. New York: Grune and Stratton Inc., 1948. 57 p.

Promislow D. E. L. The evolution of mammalian blood parameters: Patterns and their interpretation. *Physiol. Zool.* 1991. Vol. 64, no. 2. P. 393–431.

Schmidt-Nielsen K. Scaling: why is animal size so important? Cambridge University Press: Cambridge, 1984. 241 p.

Sealander J. A. The influence of body size, season, sex, age and other factors upon some blood parameters in small mammals. *J. Mammal.* 1965. Vol. 45, no. 4. P. 598–616. doi: 10.2307/1377331

Silva T. de O., Kreutz L. C., Barcellos L. J. G., Borella J., Soso A. B., Souza C. Reference values for chinchilla (*Chinchilla laniger*) blood cells and serum biochemical parameters. *Ciência Rural*. 2005. Vol. 35, no. 3. P. 602–606. doi: 10.1590/s0103-84782005000300017

Snyder G. K., Sheafor B. A. Red blood cells: centerpiece in the evolution of the vertebrate circulatory system. *Amer. Zool.* 1999. Vol. 39. P. 189–198. doi: 10.1093/icb/39.2.189

Starostová Z., Kubička L., Konarzewski M., Kozłowski J., Kratochvíl L. Cell size but not genome size affects scaling of metabolic rate in Eyelid geckos. *Am. Nat.* 2009. Vol. 174, no. 3. P. E100–E105. doi: 10.1086/603610

Tsantes A. E., Bonovas S., Travlou A., Sitaras N. M. Redox imbalance, macrocytosis, and RBC homeo-

stasis. *Antioxid. Redox. Signal.* 2006. Vol. 8. P. 1205–1216.

The animal ageing and longevity database. URL: <http://www.genomics.senescence.info/> (accessed: 06.11.2018).

Received November 07, 2018

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Кижина Александра Геннадьевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: golubewa81@yandex.ru
тел.: (8142) 573107

Сергина Светлана Николаевна

заведующая лабораторией, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: cvetnick@yandex.ru
тел.: (8142) 573107

Узенбаева Людмила Борисовна

старший научный сотрудник,
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
тел.: (8142) 573107

Илюха Виктор Александрович

директор, д. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: ilyukha@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769810

Печорина Эльвира Филипповна

старший биолог
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: elvi1955@yandex.ru
тел.: (8142) 573107

Антонова Екатерина Петровна

научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: antonova88ep@mail.ru
тел.: (8142) 573107

CONTRIBUTORS:

Kizhina, Aleksandra

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: golubewa81@yandex.ru
tel.: (8142) 573107

Sergina, Svetlana

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: cvetnick@yandex.ru
tel.: (8142) 573107

Uzenbaeva, Lyudmila

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
tel.: (8142) 573107

Ilyukha, Viktor

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ilyukha@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769810

Pechorina, Elvira

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: elvi1955@yandex.ru
tel.: (8142) 573107

Antonova, Ekaterina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: antonova88ep@mail.ru
tel.: (8142) 573107

Якимова Алина Евгеньевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: angelina73@mail.ru
тел.: (8142) 573140

Панченко Данила Владимирович

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии КарНЦ РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр РАН»
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: danja@inbox.ru
тел.: (8142) 573140

Yakimova, Alina

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: angelina73@mail.ru
tel.: (8142) 573140

Panchenko, Danila

Institute of Biology, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: danja@inbox.ru
tel.: (8142) 573140