



DOI 10.23859/estr-231021

EDN KLQSQG

УДК 599.323.4

Научная статья

Лейкоциты крови грызунов на территории заповедника «Кологривский лес» и Костромского лесничества

А.С. Климова^{1*} , М.В. Сиротина^{1, 2} 

¹ Костромской государственной университет, 156005, Россия, г. Кострома, ул. Дзержинского, д. 17

² Государственный природный заповедник «Кологривский лес» им. М.Г. Симицына, 157440, Россия, Костромская область, г. Кологрив, ул. Некрасова, д. 48

*klimova.a.s.ecology@yandex.ru

Аннотация. Впервые изучены эколого-физиологические и видовые особенности системы лейкоцитов крови двух видов цикломорфных грызунов – рыжей полевки *Myodes glareolus* Schreber, 1780 и малой лесной мыши *Apodemus uralensis* Pallas, 1811 на сопредельных территориях Кологривского и Костромского районов Костромской области. Установлено, что лейкоформулы исследуемых грызунов видоспецифичны и значительно отличаются у особей, обитающих на территории заповедника «Кологривский лес» и на территории Костромского лесничества. Многофакторный дисперсионный анализ выявил существенное влияние на лейкоформулу всех изученных факторов: «локация отлова», «видовая принадлежность», «пол», «стадия популяционного цикла» и «год исследования». Относительно высокая степень девиации индекса селезенки у исследуемых видов свидетельствует о неоднородности популяций по данному признаку. При этом достоверной сопряженности риска развития спленомегалии у мышевидных грызунов с особенностями их репродуктивной стратегии и восприимчивости к инвазиям не обнаружено.

Ключевые слова: микромлекопитающие, рыжая полевка, малая лесная мышь, гематологические показатели, изменчивость, стресс, селезенка, спленомегалия, Костромская область

ORCID:

А.С. Климова, <https://orcid.org/0000-0003-4480-7423>

М.В. Сиротина, <https://orcid.org/0000-0002-7840-8861>

Для цитирования: Климова, А.С., Сиротина, М.В., 2024. Лейкоциты крови грызунов на территории заповедника «Кологривский лес» и Костромского лесничества. *Трансформация экосистем* 7 (2), 189–207. <https://doi.org/10.23859/estr-231021>

Поступила в редакцию: 21.10.2023

Принята к печати: 22.02.2024

Опубликована онлайн: 31.05.2024

DOI 10.23859/estr-231021

EDN KLQSQG

UDC 599.323.4

Article

Leukocytes of the blood of rodents from the “Kologrivsky Forest” Nature Reserve and Kostroma Forestry Site

A.S. Klimova^{1*} , M.V. Sirotina^{1, 2} 

¹ Kostroma State University, ul. Dzerzhinskogo 17, Kostroma, 156005 Russia

² State Nature Reserve “Kologrivsky Forest” named after M.G. Sinitsyn, ul. Nekrasova 48, Kologriv, Kostroma Oblast, 157440 Russia

*klimova.a.s.ecology@yandex.ru

Abstract. The ecological, physiological and species-specific characteristics of the leukocyte profile of two species of cyclomorphic rodents, the bank vole *Myodes glareolus* (Schreber, 1780) and the pygmy wood mouse *Apodemus uralensis* (Pallas, 1811), were studied for the first time in the adjacent territories of the Kologriv and Kostroma districts of the Kostroma Oblast. It was established that the leukocyte profiles of the studied rodents are different in different species and vary significantly among individuals inhabiting the Kologrivsky Forest Reserve and the Kostroma Forestry. Multivariate analysis of variance showed that the white blood cell differential parameters largely correlate with the following factors: “location of capture,” “taxonomic species,” “gender,” “stage of the population cycle,” and “year of study.” The relatively high degree of deviation of the splenic index in the studied species indicates the heterogeneity of populations for this trait. At the same time, no reliable association was found between the risk of developing splenomegaly in mouse-like rodents, and the characteristics of their reproductive strategy and susceptibility to invasions.

Keywords: micromammals, bank vole, pygmy wood mouse, hematological parameters, variability, stress, spleen, splenomegaly, Kostroma Oblast

ORCID:

A.S. Klimova, <https://orcid.org/0000-0003-4480-7423>

M.V. Sirotina, <https://orcid.org/0000-0002-7840-8861>

To cite this article: Klimova, A.S., Sirotina, M.V., 2024. Leukocytes of the blood of rodents from the “Kologrivsky Forest” Nature Reserve and Kostroma Forestry Site. *Ecosystem Transformation* 7 (2), 189–207. <https://doi.org/10.23859/estr-231021>

Received: 21.10.2023

Accepted: 22.02.2024

Published online: 31.05.2024

Введение

В последние годы при изучении состояния популяций мелких млекопитающих и оценки влияния на них различных факторов все чаще используются показатели системы крови (Емкужева и др., 2021; Моисеева, 2016; Сабанова, 2008, 2010; Тарахтий и Давыдова, 2007; Ткаченко и Дерхо, 2014). Однако, в отличие от лабораторных исследований, на млекопитающих в природных условиях воздействует не один, а множество факторов, что затрудняет интерпретацию получаемых результатов (Тарахтий и др., 2007). Имеются попытки охарактеризовать изменения системы крови в связи со стадиями популяционного цикла (Blondel et al., 2016; Boonstra and Boag, 1992; Christian, 1961; Creel et al., 2012). Гематологические параметры в определенной мере отражают физиологическое состояние организма. Их можно использовать для оценки степени воздействия среды обитания и составления экологического портрета как отдельных особей, так и популяций в целом (Козинец и др., 2007).

Иммунная система крови является важнейшим компонентом комплексного механизма гомеостаза и наиболее чувствительным индикатором неблагоприятных воздействий (Моисеева, 2000). Изменения абиотического и биотического окружения организмов приводят к сдвигу физиологических процессов, который отражается на количественных и качественных особенностях состава циркулирующей крови, что определяет возможность использования этих показателей для характеристики функционального состояния организма в целом. Кроме того, иммунный статус мышевидных грызунов является важным средовым фактором для паразитических организмов, в частности для гельминтов. Увеличение темпов полового созревания сеголеток и максимальное вовлечение самок в воспроизводство приводит к росту численности популяции, при этом подавляются механизмы индуцированного иммунитета, что создает благоприятные условия для активации латентных инфекций (Лохмиллер и Мошкин, 1999; Lazutkin, 2019).

Таким образом, результат оценки гематологических признаков, с одной стороны, может характеризовать реакцию организма на изменяющиеся условия среды обитания, с другой – давать сведения об этих условиях (Лохмиллер и Мошкин, 1999; Тарахтий и др., 2007).

В связи с тем, что лейкоформула определяет не только иммунологическое состояние, но и отражает состояние длительного стресса (Davis et al., 2008), она может быть использована для мониторинга и прогнозирования состояния популяций млекопитающих.

Для оценки физиологического состояния мелких млекопитающих используют метод морфофизиологических индикаторов (Ивантер и др., 1985; Шварц и др., 1968). Важная роль в регуляции лейкоцитарного состава крови принадлежит селезенке, отвечающей за кроветворение, формирование иммунитета, являющейся депо кроветворных элементов и участвующей в стрессовых реакциях (Салихова, 2015). Как правило, патологические процессы данного органа сопровождаются компенсаторной изменчивостью системы крови и иммунитета (Боков, 2015; Оленев и др., 2014).

Население микромаммалий на сопредельных территориях Кологривского и Костромского районов Костромской области не отличается характером доминирования. Доминирующим видом является рыжая полевка *Myodes glareolus* Schreber, 1780 (79.41% от населения мышевидных грызунов, обитающих на территории Кологривского леса и 74.17% от населения мышевидных грызунов Костромского лесничества в 2021–2023 гг.); содоминантом выступает малая лесная мышь *Apodemus uralensis* Pallas, 1811 (20.49% в Кологривском лесу и 15% в Костромском лесничестве в тот же период).

Для динамики численности рыжей полевки, обитающей на сопредельных территориях Костромской области, свойственны трехлетние циклы, связанные с эндогенными регулирующими факторами. Изменения численности малой лесной мыши в многолетнем периоде носят нециклический характер и преимущественно зависят от условий окружающей среды. При этом фазы, периоды и мощности циклов динамики численности данных грызунов разделены во времени (Климова и Сиротина, 2022).

Цель настоящей работы – с помощью гематологических показателей оценить состояние популяций доминирующих видов мышевидных грызунов, обитающих на охраняемых и антропогенно трансформированных территориях Костромской области.

Материалы и методы

Данные исследования являются частью комплексного мониторинга популяционной организации фоновых видов цикломорфных грызунов на территории биосферного резервата «Кологривский лес» (Костромская область, Кологривский район), представляющего собой не затронутый хозяйственной деятельностью южно-таежный ельник, преимущественно формации темнохвойного

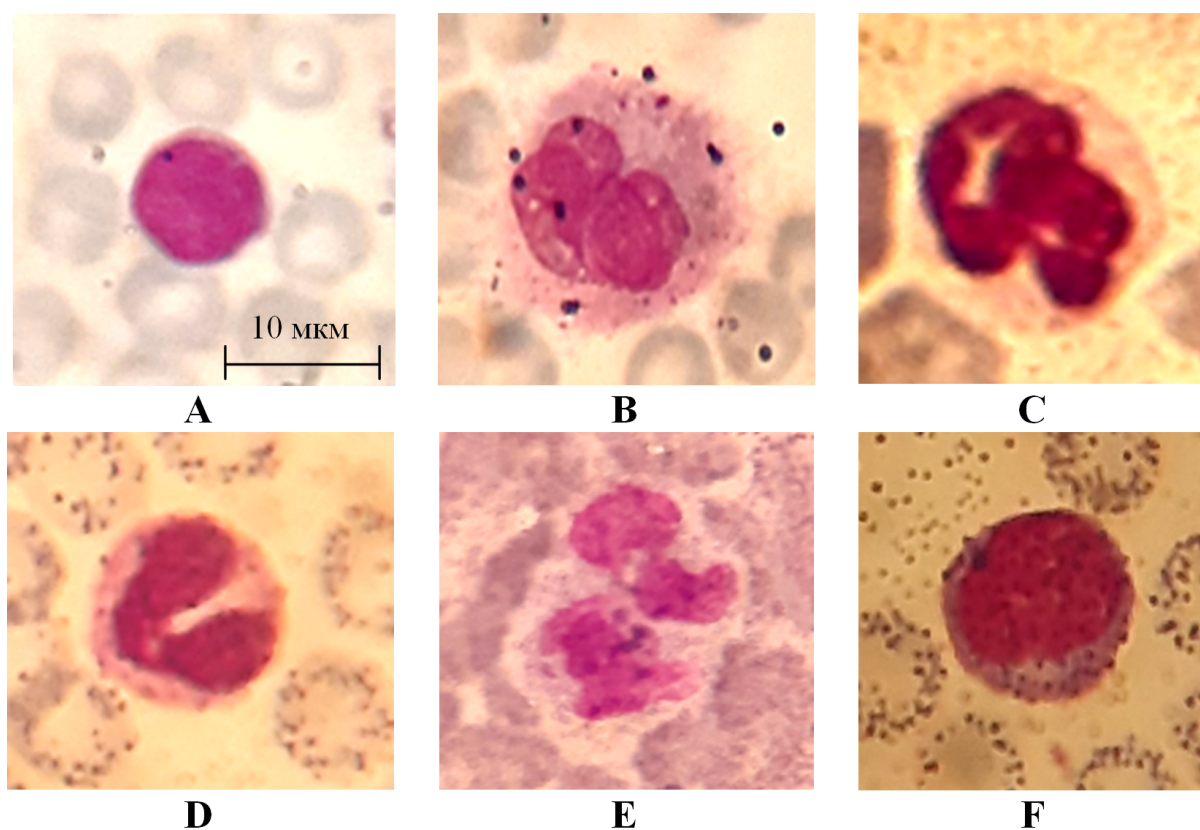


Рис. 1. Микрофотографии различных типов лейкоцитов в крови рыжей полёвки: **А** – лимфоциты; **В** – моноциты; **С** – сегментоядерные нейтрофилы; **Д** – палочкоядерные нейтрофилы; **Е** – эозинофилы; **Ф** – базофилы.

леса, и характеризуется отсутствием антропогенного пресса, а также на территории Костромского лесничества ОПХ «Минское» (Костромская область, Костромской район), которое представляет собой смешанный лес, смежный с сельскохозяйственными полями, приусадебными участками и автомобильной трассой Кострома–Красное-на-Волге (Климова и Сиротина, 2022).

Гематологические исследования 260 грызунов выполняли в летний период 2021–2023 гг. Отлов микромамаллий проводили с безвозвратным изъятием с помощью живоловок, принцип расположения которых был основан на методе ловушко-линий (Бобрецов, 2021; Толкачёв, 2019; Шефтель, 2018).

Забор крови у объектов исследований осуществлялся путем пункции сердца после слабого наркоза эфиром (Амиров и др., 2020; Сорокина и др., 2019; Diehl et al., 2001). Для сохранения образцов крови с целью последующего анализа использовали вакуумные пробирки с антикоагулянтом (ЭДТА).

Все манипуляции с мелкими млекопитающими проводили в соответствии с Международными рекомендациями (этическим кодексом) по проведению медико-биологических исследований с использованием животных (1985)¹, а также этическими стандартами, утвержденными правовыми актами РФ^{2, 3} и международными принципами Базельской декларации о гуманном отношении к животным и правил проведения работ с использованием экспериментальных животных (2011)⁴.

¹ Международные рекомендации (этический кодекс) по проведению медико-биологических исследований с использованием животных, 1985.

² Федеральный закон от 27.12.2018 г. № 498-ФЗ «Об ответственном обращении с животными и о внесении изменений в отдельные законодательные акты Российской Федерации».

³ Рекомендация Коллегии ЕЭК от 14.11.2023 № 33 «О Руководстве по работе с лабораторными (экспериментальными) животными при проведении Доклинических (неклинических) исследований».

⁴ Базельская декларация о гуманном отношении к животным и правил проведения работ с использованием экспериментальных животных, 2011.

Массу тела грызунов (в граммах) определяли путем их взвешивания на лабораторных весах Scout SPU (Ohaus, Switzerland). Для установления специфики репродуктивной стратегии и отнесения особей к функционально-физиологическим группировкам (ФФГ) определяли возраст грызунов по степени стертости альвеолярной поверхности зубов и индексу зуба и тип онтогенеза по степени половой зрелости особей (Карасева и др., 2008; Оленев, 2009). Массу внутренних органов грызунов определяли путем их взвешивания на электронных весах SIERRA CX-298 (точность измерения 0.01 г), после чего проводили расчет индексов внутренних органов как отношение массы органа к массе тела (Оленев и Григоркина, 2019; Шварц и др., 1968). Гельминтологические исследования легких, печени, желудка и кишечника грызунов проводились в 2023 г. по стандартной методике гельминтологического вскрытия по Скрябину. Систематическую принадлежность гельминтов определяли по морфологическим признакам в соответствии с определителями (Аниканова и др., 2007; Рыжиков и др., 1979). Для характеристики инвазии цикломорфных грызунов использовали стандартные паразитологические показатели: экстенсивность инвазии, интенсивность инвазии и индекс обилия (Аниканова и др., 2007; Ромашов и др., 2003).

Изготовление мазков крови проводили по стандартной методике (Меньшиков и др., 1987). Для каждой особи были приготовлены препараты крови не менее чем в трех повторностях. Для оценки гематологических параметров у грызунов определены количество лейкоцитов, лейкоцитарная формула, а также вычислены лейкоцитарные индексы крови. Идентификация форменных элементов крови проводилась по атласам клеток крови сельскохозяйственных и лабораторных животных (Риган и др., 2000; Симонян и Хисамутдинов, 1995; Theml et al., 2004). Микрофотографии различных типов лейкоцитов в крови рыжей полевки представлены на Рис. 1. Количество лейкоцитов определяли в камере Горяева, лейкоцитарную формулу – на мазках крови, окрашенных по Паппенгейму красителем-фиксатором Мая–Грюнвальда и красителем Романовского (MiniMed, Россия). Исследование проведено с помощью светового микроскопа Биомед-3. Для подсчета лейкоцитарной формулы на мазках крови визуально определяли типы лейкоцитов при подсчете 200 клеток. Полученные данные выражали в процентах и абсолютных значениях (Абрашова и др., 2013; Амиров и др., 2020; Кирилловский и Точилина, 2014; Полозюк и Ушакова, 2019). Абсолютное количество различных типов лейкоцитов вычисляли, исходя из их общего количества и процентного содержания.

Статистическая обработка данных проведена с применением пакета программ Microsoft Office Excel 2007 и Statistica 10 (Усманов, 2020). Описательная статистика включала в себя среднее арифметическое, ошибку среднего арифметического и коэффициент вариации. Степень достоверности межгрупповых различий определена по t-критерию Стьюдента, статистически достоверными считались результаты при $p < 0.05$ (Баврина, 2021). Для оценки скореллированности изученных показателей применяли параметрический коэффициент Пирсона (r_p) или ранговой коэффициент Спирмена (r_s). Для определения силы и значимости влияния локации отлова, видовой принадлежности, пола грызуна, стадии популяционного цикла на исследуемые показатели крови применялся метод многофакторного дисперсионного анализа (MANOVA) (Коросов и Горбач, 2017).

Результаты

Сравнительный анализ содержания абсолютного количества лейкоцитов в крови рыжей полевки и малой лесной мыши на рассматриваемых территориях не показал статистически достоверных различий (Табл. 1).

Табл. 1. Содержание лейкоцитов в крови мышевидных грызунов на территории Костромской области. \bar{X} – среднее арифметическое, S_x – ошибка среднего арифметического, C_v – коэффициент вариации; t – значение t-критерия Стьюдента.

Вид грызуна	Биосферный резерват «Кологривский лес»		Костромское лесничество, ОПХ «Минское»		t
	$\bar{X} \pm S_x$, тыс. в мм ³	C_v , %	$\bar{X} \pm S_x$, тыс. в мм ³	C_v , %	
<i>Myodes glareolus</i> Schreber	17.50 ± 4.37	15.11	12.07 ± 1.64	11.22	1.16
<i>Apodemus uralensis</i> Pallas	14.14 ± 1.52	8.99	17.17 ± 2.62	22.09	1.00

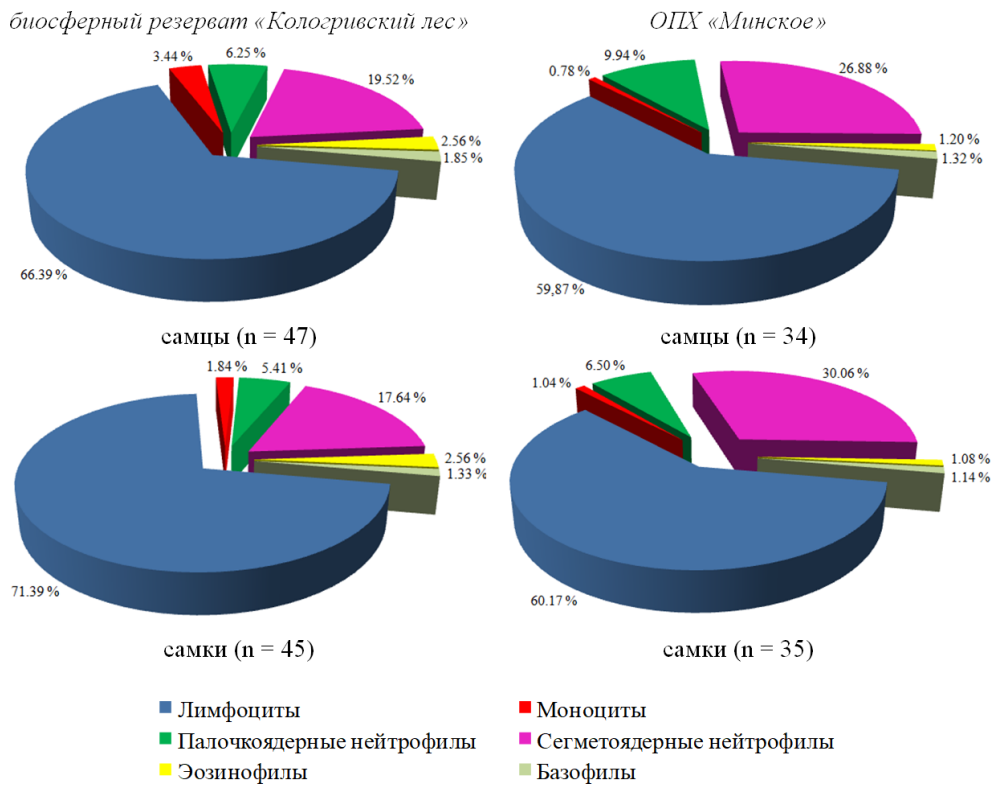


Рис. 2. Лейкограмма самцов и самок *M. glareolus* в условиях биосферного резервата и Костромского лесничества (данные 2021–2023 гг.).

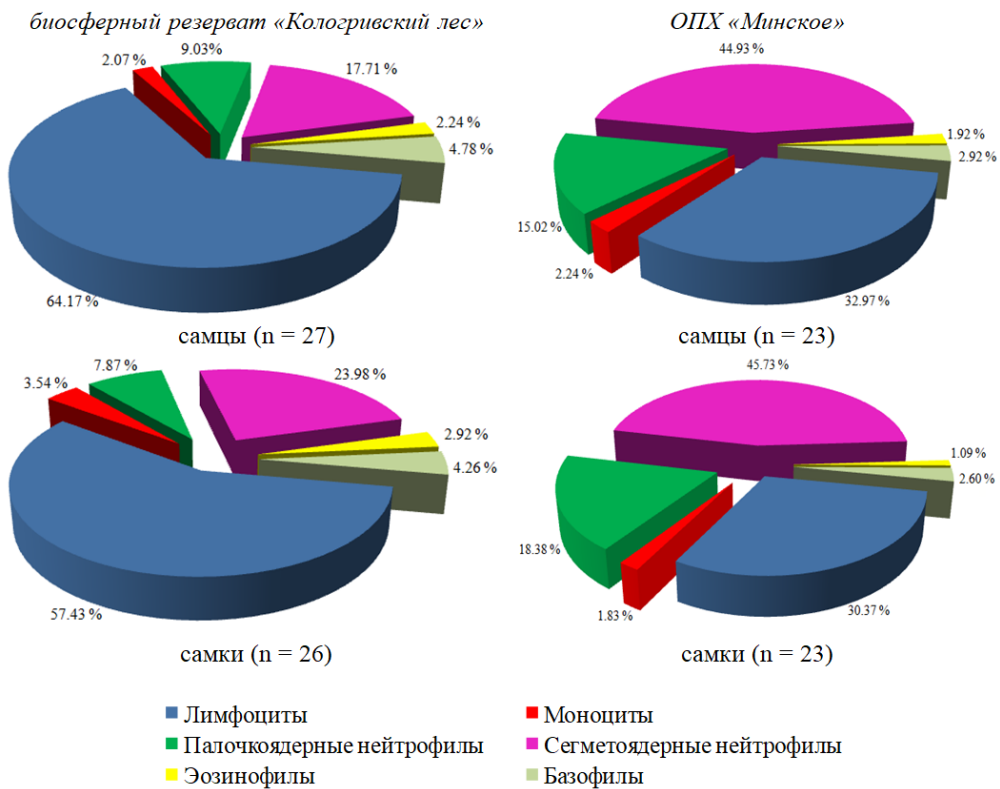


Рис. 3. Лейкограмма самцов и самок *A. uralensis* в условиях биосферного резервата и Костромского лесничества (данные 2021–2023 гг.).

Лейкоцитарные формулы крови грызунов *Myodes glareolus* и *Apodemus uralensis*, представленные в форме лейкограмм на Рис. 2 и 3, дают представление о соотношении содержания различных форм лейкоцитов в крови и особенностях механизма иммунной защиты особей, обитающих на территориях Кологривского и Костромского районов Костромской области. Сравнительный анализ лейкограмм показал, что у грызунов обоих видов, обитающих в Костромском лесничестве, доля лимфоцитов в лейкоформуле меньше по сравнению с грызунами, обитающими в биосферном резервате.

На территории ОПХ «Минское» доля нейтрофилов у грызунов имеет близкие значения по сравнению с лимфоцитами или даже выше, при этом степень выраженности данного явления различна у самцов и у самок. Согласно исследованиям А.К. Davis et al. (2008), увеличение показателя «отношение нейтрофилов к лимфоцитам» в крови говорит об ответе организма на различные, как правило долговременные стрессорные воздействия. Содержание нейтрофилов в крови рыжей полевки и малой лесной мыши в Костромском лесничестве в 1.5 и 2.12 раза ($p < 0.01$) превышает соответствующие показатели для грызунов, обитающих на территории биосферного резервата.

В то же время, содержание моноцитов, эозинофилов и базофилов в крови грызунов, наоборот, достоверно выше у обитающих в Кологривском заповеднике по сравнению с аналогичными показателями в крови особей, обитающих на территории Костромского лесничества: моноцитов в крови рыжей полевки больше в 2.9 раза, эозинофилов – в 2.3 раза, базофилов – в 1.3 раза ($p < 0.01$). В крови малой лесной мыши из Кологривского леса доля эозинофилов выше в 1.71 раза, базофилов – в 1.64 раза, моноцитов – в 1.4 раза, чем в крови особей с территории Костромского лесничества ($p < 0.01$).

Стоит отметить, что в крови грызунов исследуемых популяций миелоциты не встречены, что является нормой, так как они представляют собой молодые клетки гранулоцитарного ростка и находятся в костном мозге.

Установлены достоверные корреляционные связи профиля лейкоцитов в крови грызунов с локацией отлова, стадией популяционного цикла, полом, особенностью репродуктивной стратегии, массой тела, относительной массой селезенки и наличием СМ (Рис. 4). В связи с видовыми различиями изменения лейкоформулы, коррелограммы изученных показателей у грызунов рассчитывались отдельно для каждого вида.

Ряд корреляционных плеяд вполне ожидаем и объясним самой спецификой лейкоформулы, в которой большинство клеток представлено лимфоцитами и нейтрофилами; эти зависимости характерны для обоих изученных видов. Например, обнаружена сильная обратная корреляционная связь количества лимфоцитов в крови грызунов с палочкоядерными и сегментоядерными нейтрофилами (для рыжей полевки коэффициент корреляции равен -0.85 и -0.83 соответственно, для малой лесной мыши он составил -0.81 и -0.94). В свою очередь, количество палочкоядерных и сегментоядерных нейтрофилов, а также лимфоцитов сильно положительно коррелируют с показателем «отношение сегментоядерных нейтрофилов к лимфоцитам» (коэффициент корреляции лимфоцитов составляет -0.83 для рыжей полевки, -0.92 для малой лесной мыши).

Кроме того, для популяции малой лесной мыши установлена обратная корреляция доли лимфоцитов в крови с местом отлова, как было указано ранее; их количество достоверно выше на территории биосферного резервата (коэффициент корреляции равен -0.84). Прямая корреляция отмечена для количества палочкоядерных, сегментоядерных нейтрофилов и показателя «отношение сегментоядерных нейтрофилов к лимфоцитам» по отношению к месту отлова (коэффициенты корреляции равны 0.86 , 0.87 и 0.87 соответственно). При этом для рыжей полевки установлена слабая корреляция для данных переменных ($r_s < 0.75$).

Несмотря на то, что между относительной массой селезенки и индексом спленомегалии у обоих видов наблюдается положительная корреляция, корреляционные плеяды, формируемые с участием этих показателей, существенно различаются между видами. При этом у рыжей полевки не обнаружено ни одной корреляционной связи СМ с показателями лейкоформулы. В популяции малой лесной мыши установлена слабая положительная корреляция между наличием СМ и количеством лимфоцитов в крови грызунов (коэффициент корреляции равен 0.20), и обратная – с количеством палочкоядерных нейтрофилов (-0.22). Наблюдаемая тенденция говорит о возможном повышении количества лимфоцитов и уменьшении количества палочкоядерных нейтрофилов в случае гипертрофии селезенки у грызунов. Достоверная положительная корреляция спленомегалии у грызунов отмечена с массой тела особей (для рыжей полевки коэффициент корреляции равен 0.59 , для популяции малой лесной мыши он составляет 0.60).

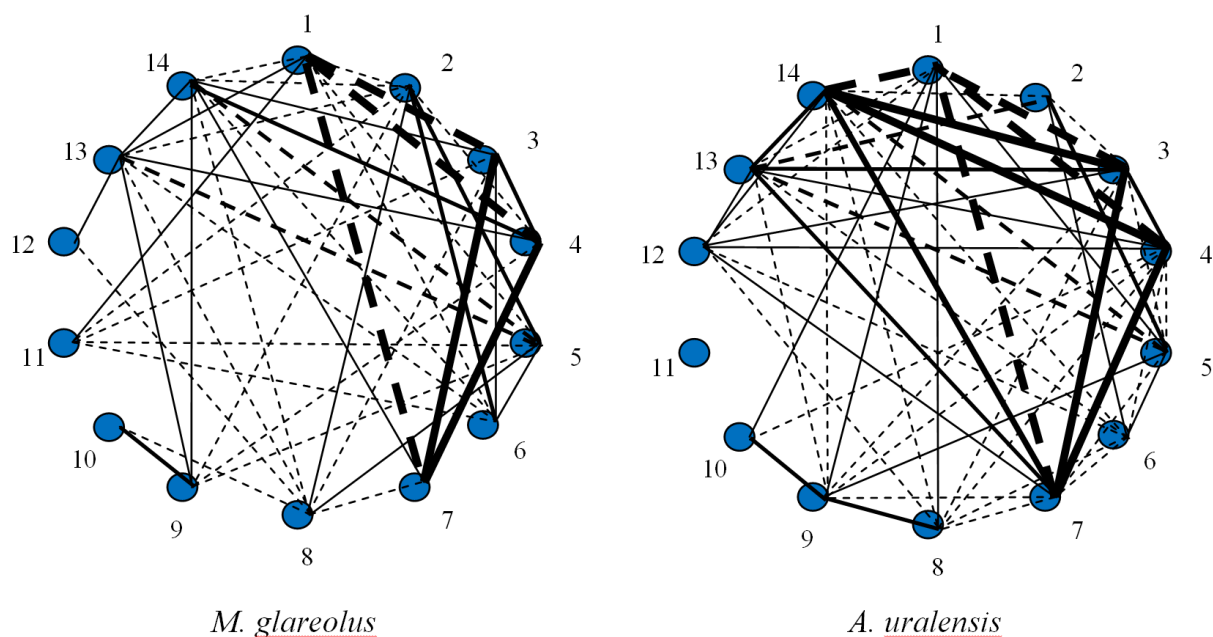


Рис. 4. Корреляция гематологических показателей у цикломорфных грызунов на территории Костромской области. 1 – лимфоциты; 2 – моноциты; 3 – нейтрофилы палочкоядерные; 4 – нейтрофилы сегментоядерные; 5 – эозинофилы; 6 – базофилы; 7 – соотношение нейтрофилов сегментоядерных и лимфоцитов; 8 – абсолютная масса тела грызунов; 9 – относительная масса селезенки; 10 – спленомегалия; 11 – пол; 12 – репродуктивная стратегия; 13 – стадия популяционного цикла; 14 – локация отлова. Отражены только значимые зависимости ($p < 0.05$). Сплошная линия – положительная корреляция; пунктирная линия – отрицательная корреляция. Толщина линии отражает силу связи: слабые ($|r_p, r_s| < 0.50$), средние ($0.50 < |r_p, r_s| < 0.75$) и сильные ($r_p, r_s > |0.75|$).

Доля эозинофилов в лейкоформуле обоих видов на территории заповедника достоверно выше: в 2.3 раза у рыжей полевки ($p < 0.01$) и в 1.71 раза у малой лесной мыши ($p < 0.01$) по сравнению с грызунами, обитающими на территории лесничества. При этом у малой лесной мыши установлена прямая корреляция индекса селезенки и уровня эозинофилов в крови (коэффициент корреляции равен 0.22), у рыжей полевки – обратная (–0.23). Корреляции между наличием СМ и содержанием эозинофилов в лейкоформуле грызунов не установлено.

Средние значения индекса селезенки имеют относительно высокую степень девиации у грызунов исследуемых видов, что свидетельствует о неоднородности популяций по данному признаку (Табл. 2). Отмечено, что в период исследований доля особей со СМ в популяциях мышевидных грызунов в общей сложности не превышает 3.85% от всей выборки. При этом максимум особей со спленомегалией наблюдается преимущественно в размножающихся группировках (3 ФФГ и 1 ФФГ) популяций вида *M. glareolus*. В единичных случаях данный феномен регистрируется у содоминирующего вида – *A. uralensis*. Корреляционный анализ показал отсутствие тесной связи СМ со спецификой репродуктивной стратегии грызунов (Рис. 4). Кроме того, установлено, что на территории биосферного резервата, где исключена возможность какого-либо антропогенного влияния, доля особей с феноменом спленомегалии выше (4.14%), чем у грызунов, обитающих в Костромском лесничестве (3.48%).

При гельминтологическом исследовании изученных мышевидных грызунов в 2023 г. было обнаружено 6 видов эндопаразитов, относящихся к 3 систематическим группам: Trematoda – 1 (*Plagiorchis eutamiatis* Schulz, 1932), Nematoda – 4 (*Trichenella spiralis* Owen, 1835; *Heligmosomum costellatum* Duardin, 1845; *Angiocaulus ryjkovi* Juschkov, 1971; *Aspicularis tetraptera* Nitzsch, 1821) и Cestoda – 1 (личиночные формы) (Табл. 3). У популяций, обитающих на территории биосферного резервата, отмечена более высокая доля гельминтозов (61.2%) по сравнению с популяциями Костромского лесничества (9.4%), что может быть следствием повышения частоты встречаемости грызунов со СМ именно на кологривском участке. Однако СМ наблюдалась у 17.24% зараженных гельминтами грызунов из биосферного резервата и у 33% – из Костромского лесничества; статистически достоверной корреляционной связи гельминтоза и величины индекса селезенки не установлено.

Табл. 2. Вариабельность индекса селезенки и доля особей со СМ в популяциях цикломорфных грызунов на территории Костромской области в 2021–2023 гг. Функционально-физиологические группировки: 1 ФФГ – зимовавшие особи, 2 ФФГ – неразмножающиеся сеголетки, 3 ФФГ – размножающиеся сеголетки.

Место-обитание	Вид	n	Индекс селезенки, ‰				Доля особей со СМ, %		
			min	max	$X \pm S_x$	Cv	I тип онто-генеза		II тип онто-генеза
							3 ФФГ	2 ФФГ	1 ФФГ
Биосферный резерват «Кологривский лес»	<i>M. glareolus</i>	92	0.01	13.00	1.81 ± 0.28	148.21	2.17	0.00	1.09
	<i>A. uralensis</i>	53	0.01	11.33	3.37 ± 0.41	88.84	5.66	0.00	0.00
Костромское лесничество ОПХ «Минское»	<i>M. glareolus</i>	69	0.01	41.18	3.54 ± 0.71	166.27	1.45	0.00	4.35
	<i>A. uralensis</i>	46	0.01	3.15	0.70 ± 0.11	102.47	0.00	0.00	0.00

Табл. 3. Показатели зараженности цикломорфных грызунов на территории Костромской области (данные 2023 г.). ЭИ – экстенсивность инвазии, ИИ – интенсивность инвазии, ИО – индекс обилия.

Показатель	Биосферный резерват «Кологривский лес»								Костромское лесничество ОПХ «Минское»	
	Рыжая полёвка (n=33)				Малая лесная мышь (n=16)				Рыжая полёвка (n=29)	
	<i>Trichenella spiralis</i>	<i>Heligmosomum costellatum</i>	<i>Angiocaulus ryzikovi</i>	Cestoda (личиночные формы)	<i>Plagiorchis eutamias</i>	<i>Heligmosomum costellatum</i>	<i>Trichenella spiralis</i>	Cestoda (личиночные формы)	<i>Heligmosomum costellatum</i>	<i>Aspicularis tetraptera</i>
Число зараженных особей, экз.	2	20	1	7	1	1	1	3	2	2
ЭИ, %	6.06	60.61	0.33	21.21	6.25	6.25	6.25	18.75	6.90	6.90
ИИ, экз.	2.5	6.2	2	0.14	4	19	1	0.33	5.5	19.5
ИО, экз.	0.15	3.76	0.06	0.21	0.25	1.19	0.06	0.06	0.37	1.34

Для оценки силы и значимости влияния различных факторов на показатели крови грызунов проведен многофакторный дисперсионный анализ (Рис. 5). По его результатам установлено, что изучаемые факторы, а также их взаимодействие на 70–90% объясняют дисперсию показателей лейкоцитарного профиля крови грызунов. Фактор «видовая принадлежность» оказывает существенное влияние на долю лейкоцитов, нейтрофилов и базофилов. Локация отлова также значительно влияла на три указанных выше показателя и уровень эозинофилов, что, очевидно, в последнем случае было связано с паразитарной нагрузкой. Стадия популяционного цикла оказывала влияние на все показатели лейкоформулы, причем это влияние было более сильным, чем «год исследований». Отмечено также значимое ($p < 0.05$) совместное действие изученных факторов на лейкоформулу, в ряде случаев достигающее более 10%.

Обсуждение результатов

Одним из ключевых вопросов при мониторинге природных и антропогенно трансформированных экосистем является выбор интегральных показателей состояния видов-биодиагностов, которые могут быть использованы для проведения комплексной оценки изменений, происходящих в экосистемах. Эколого-физиологические особенности системы крови и кроветворных органов фоновых видов мышевидных грызунов отражают естественные процессы адаптации организма к постоянно меняющимся условиям внешней среды. Так, смещение профиля лейкоцитов в крови грызунов может происходить под влиянием различного рода стрессоров: популяционных процессов, изменений биотических и абиотических условий среды, наличия болезней и инфекций и др. (Christian, 1950; Davis et al., 2008).

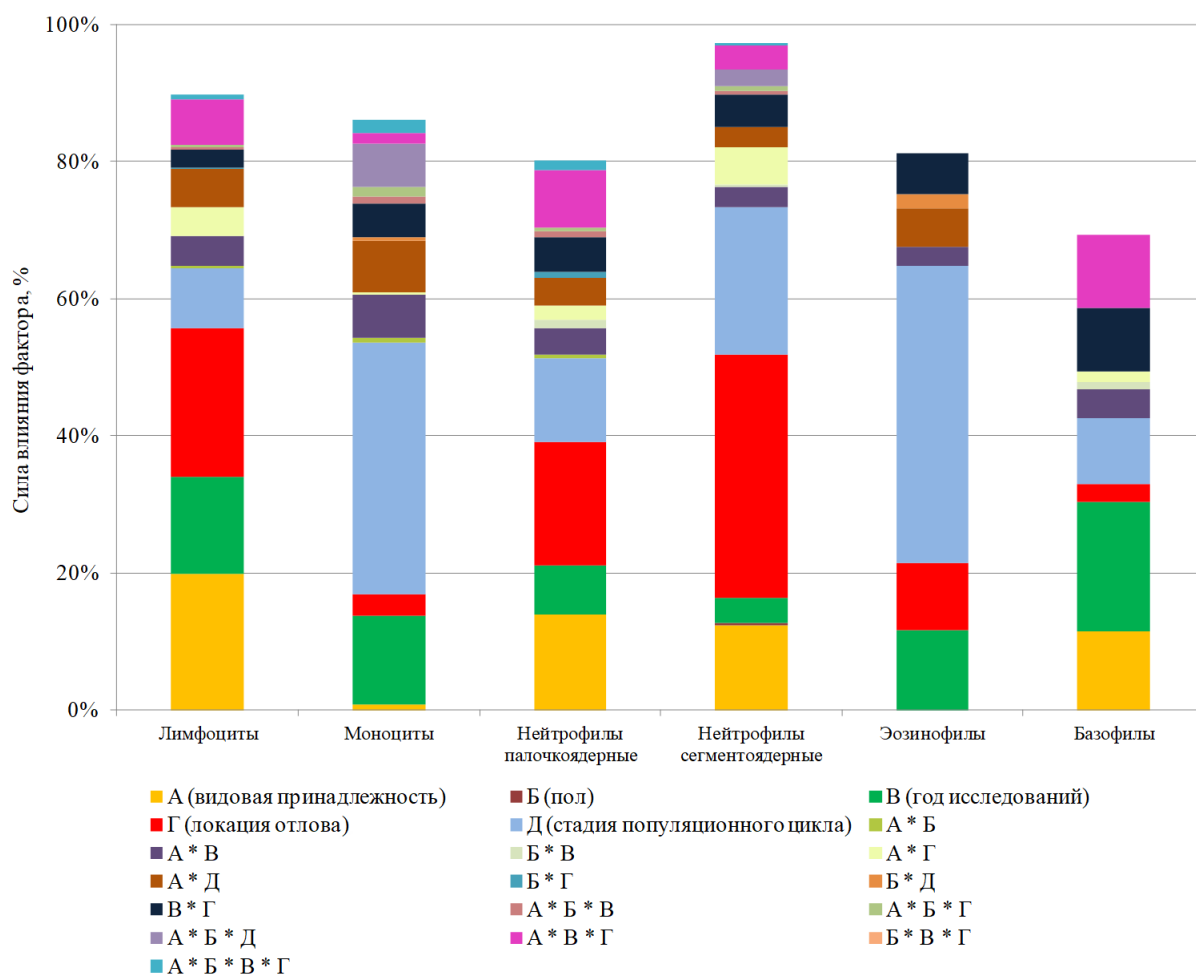


Рис. 5. Влияние различных факторов на гематологические показатели цикломорфных грызунов на территории Костромской области (представлены только достоверные влияния факторов по данным дисперсионного анализа).

При ответе организма животных на стресс происходит уменьшение количества лимфоцитов в крови, иногда сопровождающееся увеличением количества нейтрофилов, что приводит к возрастанию соотношения количества нейтрофилов к лимфоцитам (Baker et al., 1998; Breuner et al., 2013; Davis, 2005; Hanssen et al., 2003; Lobato et al., 2005; Mueller et al., 2011). Эти процессы связаны с изменением скорости созревания клеток лимфоидного ряда, их выбросом в кровь из кроветворных органов, а также миграцией клеток в лимфоидную систему (Brenner et al., 1998; Ottaway and Husband, 1994).

В настоящем исследовании у грызунов, обитающих на территории биосферного резервата, обнаружен характерный для большинства грызунов лимфоцитарный профиль в крови, в то время как у грызунов на территории Костромского лесничества доля лимфоцитов снижается и компенсируется повышением уровня сегментоядерных нейтрофилов, что свидетельствует об адаптивном ответе, обусловленном наличием стрессоров.

Ввиду высокой вариабельности индекса селезенки, в частности из-за явления СМ, не включен в число классических морфофизиологических индикаторов (Ивантер и др. 1985; Шварц и др., 1968). Однако ряд исследователей (Оленев и Григоркина, 2019; Оленев и др., 2014 и др.) доказали, что селезенку можно считать индикатором «экологического неблагополучия» и использовать в качестве маркера зараженности инфекциями. В настоящих исследованиях наблюдаемый относительно высокий процент особей со спленомегалией в популяциях вида *M. glareolus* преимущественно в размножающихся группировках (3 ФФГ и 1 ФФГ) подтверждает видоспецифичность явления СМ и ее сопряженность с функциональным состоянием особей, установленную ранее (Оленев и Григоркина, 2019; Салихова, 2015 и др.). Частота встречаемости грызунов со СМ выше на территории Кологривского заповедника, что может быть следствием более высокого уровня гельминтозов среди грызунов на данной территории по сравнению с Костромским лесничеством. Отсутствие достоверной корреляционной связи гельминтоза и величины индекса селезенки в настоящем исследовании можно объяснить отловом особей в начальный период инвазии, когда реакция иммунной системы животного на заражение, в частности, в виде увеличения лиенального индекса до значений свыше 10‰, еще не наступила (Оленев и др., 2014).

Одним из факторов, оказывающих существенное влияние на лейкоформулу цикломорфных грызунов Костромской области, является стадия популяционного цикла. В периоды пика плотности популяции грызунов доля сегментоядерных и палочкоядерных нейтрофилов в крови особей повышается, что характеризует наличие хронического стресса, который обусловлен возможным увеличением частоты встреч особей друг с другом, усилением конкуренции за убежища и кормовые ресурсы, увеличением доли среди грызунов гельминтозов и инфекционных заболеваний. Данный вывод подтверждают результаты других исследователей, отметивших, что с увеличением роста плотности популяции животных происходит интенсивная выработка гормонов стресса, в частности глюкокортикоидов (Blondel et al., 2016; Boonstra and Boag, 1992; Christian, 1961; Creel et al., 2012), которые приводят к снижению количества лимфоцитов в крови (Feldman et al., 2000; Stockham and Scott, 2002).

Заключение

Установлено, что изменчивость лейкоцитарного профиля видоспецифична, сопряжена с полом, репродуктивной активностью особей, стадией популяционного цикла и локацией отлова.

У грызунов, обитающих на территории биосферного резервата «Костромской лес», выражен преимущественно лимфоцитарный профиль крови, что свидетельствует об отсутствии напряжения иммунной системы крови особей. В то же время у грызунов, обитающих на территории Костромского лесничества, отмечено увеличение соотношения нейтрофилов к лимфоцитам, что свидетельствует о наличии адаптивного ответа на долговременные стрессорные воздействия, обеспечивающем устойчивое функционирование особей. Относительно высокая степень девиации значений индекса селезенки свидетельствует о неоднородности исследуемых популяций по данному признаку.

Установлена прямая корреляция индекса селезенки и уровня эозинофилов в крови у малой лесной мыши и обратная – у рыжей полевки. Корреляции наличия спленомегалии у грызунов и содержания эозинофилов в лейкоформуле как показателя паразитарной нагрузки не установлено. Достоверная сопряженность риска развития СМ у мышевидных грызунов и специфики их репродуктивной стратегии и восприимчивости к инвазиям не подтверждена.

Таким образом, количественные и качественные показатели системы крови грызунов могут выступать в качестве интегральных показателей состояния популяций, а их изменения демонстрируют процесс адаптации грызунов к постоянно изменяющимся условиям внешней среды. Так, фактор «видовая принадлежность» оказывает существенное влияние на долю лейкоцитов, нейтрофилов и базофилов, фактор «локация отлова» – на те же три показателя, а также на уровень эозинофилов. Стадия популяционного цикла значимо влияет на все показатели лейкоформулы. Совместное действие данных факторов на лейкоформулу в ряде случаев может достигать более 10%.

Список литературы

- Абрашова, Т.В., Гушин, Я.А., Ковалева, М.А., Рыбакова, А.В., Селезнева, А.И., Соколова, А.П., Ходько, С.В., 2013. Физиологические, биохимические и биометрические показатели нормы экспериментальных животных: справочник. Лема, Санкт-Петербург, Россия, 116 с.
- Амиров, Д.Р., Тамимдаров, Б.Ф., Шагеева, А.Р., 2020. Клиническая гематология животных: Учебное пособие. Центр информационных технологий КГАВМ, Казань, Россия, 134 с.
- Аниканова, В.С., Бугмырин, С.В., Иешко, Е.П., 2007. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих: Учебное пособие. Карельский научный центр РАН, Петрозаводск, Россия, 145 с.
- Баврина, А.П., 2021. Современные правила применения параметрических и непараметрических критериев в статистическом анализе медико-биологических данных. *Медицинский альманах* 1 (66), 64–73.
- Бобрецов, А.В., 2021. Методы учета численности мелких млекопитающих: их особенности и эффективность. *Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П. Г. Сидовича* 28, 58–73.
- Боков, Д.А., 2015. Параметры функциональной морфологии селезенки мелких млекопитающих и оценка условий перестройки системы крови и иммунитета при действии факторов газоперерабатывающего производства. *Известия Самарского научного центра РАН* 17 (5), 327–332.
- Емкужева, М.М., Темботова, Ф.А., Берсекова, З.А., Боттаева, З.Х., Чапаев, А.Х., 2021. Сезонная динамика системы красной крови малой лесной мыши (*Apodemus uralensis*) в горах Центрального Кавказа. *Журнал эволюционной биохимии и физиологии* 57 (5), 392–401. <https://doi.org/10.31857/S0044452921040033>
- Ивантер, Э.В., Ивантер, Т.В., Туманов, И.А., 1985. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Наука, Ленинград, СССР, 316 с.
- Карасева, Е.В., Телицына, А.Ю., Жигальский, О.А., 2008. Методы изучения грызунов в полевых условиях. Наука, Москва, Россия, 416 с.
- Кирилловский, В.К., Точилина, Т.В., 2014. Оптические измерения. Учебное пособие по лабораторному практикуму. Университет ИТМО, Санкт-Петербург, Россия, 130 с.
- Климova, А.С., Сиротина, М.В., 2022. Сравнительная характеристика популяционной организации *Myodes glareolus* Schreber и *Apodemus uralensis* Pallas на территории государственного природного заповедника «Кологривский лес» имени М.Г. Синицына. *Самарский научный вестник* 11 (3), 69–78. <https://doi.org/10.55355/snv2022113108>
- Козинец, Г.И., Высоцкий, В.В., Захаров, В.В., Оприщенко, С.А., Погорелов, В.М., 2007. Кровь и экология. Практическая медицина, Москва, Россия, 432 с.

- Коросов, А.В., Горбач, В.В., 2017. Компьютерная обработка биологических данных: Учебное электронное пособие. Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск, Россия, 97 с.
- Лохмиллер, Р.Л., Мошкин, М.П., 1999. Экологические факторы и адаптивная значимость изменчивости иммунитета мелких млекопитающих. *Сибирский экологический журнал* 1, 37–58.
- Меньшиков, В.В., Делекторская, Л.Н., Золотницкая, Р.П., Андреева, З.М., Анкирская, А.С. и др., 1987. Лабораторные методы исследования в клинике. Справочник. Медицина, Москва, Россия, 368 с.
- Моисеева, Т.А., 2000. Иммунологические механизмы устойчивости мелких млекопитающих Карелии. *Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Петрозаводск, Россия, 24 с.
- Моисеева, Т.А., 2016. Показатели белой крови рыжих полевков, обитающих на территории Северного Приладожья. *Ученые записки Петрозаводского государственного университета* 4 (157), 76–77.
- Оленев, Г.В., 2009. Определение возраста цикломорфных грызунов, функционально-онтогенетическая детерминированность, экологические аспекты. *Экология* 2, 103–115.
- Оленев, Г.В., Григоркина, Е.Б., 2019. Метод морфофизиологических индикаторов и функционально-онтогенетический подход при решении экологических задач (на примере спленомегалии у грызунов). *Экология* 2, 112–124. <https://doi.org/10.1134/S0367059719020082>
- Оленев, Г.В., Салихова, Н.М., Григоркина, Е.Б., Колчева, Н.Е., 2014. Феномен спленомегалии в популяции цикломорфных грызунов: проявление, экологические факторы риска, причины. *Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и Экология* 4, 160–168.
- Полозюк, О.Н., Ушакова, Т.М., 2019. Гематология: учебное пособие. Донской ГАУ, Персиановский, Россия, 159 с.
- Риган, В., Сандерс, Т., Деникола, Д., 2000. Атлас ветеринарной гематологии. Аквариум ЛТД, Москва, Россия, 136 с.
- Ромашов, Б.В., Хицова, Л.Н., Труфанова, Е.И., Ромашова, Н.Б., 2003. Методика гельминтологических исследований позвоночных животных. Воронежский государственный университет, Воронеж, Россия, 35 с.
- Рыжиков, К.М., Гроздев, Е.В., Токобаев, М.М., Шалдыбин, Л.С., Мацаберидзе, Г.В. и др., 1979. Определитель гельминтов грызунов фауны СССР. Наука, Москва, СССР, 272 с.
- Сабанова, Р.К., 2008. Сезонные изменения гематологических показателей у грызунов, отражающие их адаптационные возможности. *Сельскохозяйственная биология* 4, 117–119.
- Сабанова, Р.К., 2010. Изменчивость гематологических параметров лесной мыши в зависимости от среды обитания. *Известия высших учебных заведений. Северо-кавказский регион. Серия: Естественные науки* 2 (156), 104–106.
- Салихова, Н.М., 2015. Экологический анализ феномена спленомегалии в популяциях цикломорфных млекопитающих. *Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Екатеринбург, Россия, 20 с.
- Симонян, Г.А., Хисамутдинов, Ф.Ф., 1995. Ветеринарная гематология. Колос, Москва, Россия, 256 с.

Сорокина, А.В., Алексеева, С.В., Еремина, Н.В., Дурнев, А.Д., 2019. Опыт проведения клинико-лабораторных исследований в доклинической оценке безопасности лекарств (ч. 1: гематологические исследования). *Ведомости Научного центра экспертизы средств медицинского применения* 9 (3), 197–206. <https://doi.org/10.30895/1991-2919-2019-9-3-197-206>

Тарахтий, Э.А. Давыдова, Ю.А., 2007. Сезонная изменчивость показателей системы крови рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) разного репродуктивного состояния. *Известия РАН. Серия биологическая* 1, 14–25.

Тарахтий, Э.А., Давыдова, И.А., Кшнясев, И.А., 2007. Межгодовая изменчивость показателей системы крови флуктуирующей популяции европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*). *Известия РАН. Серия биологическая* 6, 755–764.

Ткаченко, Е.А., Дерхо, М.А., 2014. Лейкоцитарные индексы при экспериментальной кадмиевой интоксикации мышей. *Известия Оренбургского государственного аграрного университета* 3 (47), 81–83.

Толкачёв, О.В., 2019. Этимология некоторых названий ловушек, применяемых в исследованиях мелких млекопитающих. *Вестник Томского государственного университета. Биология* 48, 73–96. <https://doi.org/10.17223/19988591/48/4>

Усманов, Р.Р., 2020. Статистическая обработка данных агрономических исследований в программе «Statistica»: учебно-методическое пособие. РГАУ – МСХА им. К.А. Тимирязева, Москва, Россия, 177 с.

Шварц, С.С., Смирнов, В.С., Добринский, Л.Н., 1968. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Уральский филиал АН СССР, Свердловск, СССР, 378 с.

Шефтель, Б.И., 2018. Методы учета численности мелких млекопитающих. *Russian Journal of Ecosystem Ecology* 3 (3), 1–21. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-3-4>

Baker, M.L., Gemmell, E., Gemmell, R.T., 1998. Physiological changes in brushtail possums, *Trichosurus vulpecula*, transferred from the wild to captivity. *Journal of Experimental Zoology* 280, 203–212. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-010X\(19980215\)280:3<203::AID-JEZ1>3.0.CO;2-R](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-010X(19980215)280:3<203::AID-JEZ1>3.0.CO;2-R)

Blondel, D.V., Wallace, G.N., Calderone, S., Gorinshteyn, M., St. Mary, C.M., Phelps, S.M., 2016. Effects of population density on corticosterone levels of prairie voles in the field. *General and Comparative Endocrinology* 225, 13–22. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2015.09.002>

Boonstra, R., Boag, P.T., 1992. Spring declines in *Microtus pennsylvanicus* and the role of steroid hormones. *Journal of Animal Ecology* 61 (2), 339–352. <https://doi.org/10.2307/5326>

Brenner, I., Shek, P.N., Zamecnik, J., Shephard, R.J., 1998. Stress hormones and the immunological responses to heat and exercise. *International Journal of Sports Medicine* 19, 130–143. <https://doi.org/10.1055/s-2007-971895>

Breuner, C., Delehanty, B., Boonstra, R., 2013. Evaluating stress in natural populations of vertebrates: Total CORT is not good enough. *Functional Ecology* 27, 24–36. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12016>

Christian, J.J., 1950. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. *Journal of Mammalogy* 31, 247–259. <https://doi.org/10.2307/1375290>

Christian, J.J., 1961. Phenomena associated with population density. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 47 (4), 428–449. <https://doi.org/10.1073/pnas.47.4.428>

- Creel, S., Dantzer, B., Goymann, W., Rubenstein, D., 2012. The ecology of stress: effects of the social environment. *Functional Ecology* **27**, 66–80. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02029.x>
- Davis, A.K., 2005. Effect of handling time and repeated sampling on avian white blood cell counts. *Journal of Field Ornithology* **76**, 334–338. <https://doi.org/10.1648/0273-8570-76.4.334>
- Davis, A.K., Maney, D.L., Maerz, J.C., 2008. The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: a review for ecologists. *Functional ecology* **22** (5), 760–772. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01467.x>
- Diehl, K., Morton, D., Pfister, R., Rabemampianina, Y., Smith, D., Vidal, J., Vorstenbosch, C., 2001. Good practice guide to the administration of substances and removal of blood, including routes and volumes. *Journal of Applied Toxicology* **21** (1), 15–23. <https://doi.org/10.1002/jat.727>
- Feldman, B.F., Zinkl, J.G., Jain, N.C., 2000. Schalm's Veterinary Hematology. Lippincot, Williams & Wilkins, Philadelphia, USA, 1344 p.
- Hanssen, S.A., Folstad, I., Erikstad, K.E., 2003. Reduced immunocompetence and cost of reproduction in common eiders. *Oecologia* **136**, 457–464. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1282-8>
- Lazutkin, A.N., 2019. Stress effect of high population density on physiological and biochemical characteristics of large-toothed redback voles (*Clethrionomys rufocanus*) in the Upper Kolyma River. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry* **15** (3), 29–37.
- Lobato, E., Moreno, J., Merino, S., Sanz, J.J., Arriero, E., 2005. Haematological variables are good predictors of recruitment in nestling pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*). *Ecoscience* **12**, 27–34. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-12-1-27.1>
- Mueller, C., Jenni-Eiermann, S., Jenni, L., 2011. Heterophils/Lymphocytes-ratio and circulating corticosterone do not indicate the same stress imposed on Eurasian kestrel nestlings. *Functional Ecology* **25**, 566–576. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01816.x>
- Ottaway, C.A., Husband, A.J., 1994. The influence of neuroendocrine pathways on lymphocyte migration. *Immunology Today* **15**, 511–517. [https://doi.org/10.1016/0167-5699\(94\)90206-2](https://doi.org/10.1016/0167-5699(94)90206-2)
- Stockham, S., Scott, M., 2002. Fundamentals of veterinary clinical pathology. Iowa State Press, Ames, USA, 610 p.
- Thiel, H.K., Diem, H., Haferlach, T., 2004. Color Atlas of Hematology. Thieme, Stuttgart, Germany, 198 p.

References

- Abrashova, T.V., Gushchin, Ya.A., Kovaleva, M.A., Rybakova, A.V., Selezneva, A.I., Sokolova, A.P., Khod'ko, S.V., 2013. Fiziologicheskie, biokhimicheskie i biometricheskie pokazateli normy eksperimental'nykh zhitovnykh: spravochnik [Physiological, biochemical and biometric indicators of the norm of experimental animals: handbook]. Lema, St. Petersburg, Russia, 116 p. (In Russian).
- Amirov, D.R., Tamimdarov, B.F., Shageeva, A.R., 2020. Klinicheskaja gematologija zhitovnykh: Uchebnoe posobie [Clinical hematology of animals: A textbook]. Information Technology Center of the Kazan State Academy of Veterinary Medicine, Kazan', Russia, 134 p. (In Russian).
- Anikanova, V.S., Bugmyrin, S.V., Ieshko, E.P., 2007. Metody sbora i izucheniia gel'mintov melkikh mlekopitaiushchikh: Uchebnoe posobie. Karelian Research Centre RAS, Petrozavodsk, Russia, 145 p. (In Russian).

- Baker, M.L., Gemmell, E., Gemmell, R.T., 1998. Physiological changes in brushtail possums, *Trichosurus vulpecula*, transferred from the wild to captivity. *Journal of Experimental Zoology* **280**, 203–212. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-010X\(19980215\)280:3<203::AID-JEZ1>3.0.CO;2-R](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-010X(19980215)280:3<203::AID-JEZ1>3.0.CO;2-R)
- Bavrina, A.P., 2021. Sovremennye pravila primeneniia parametricheskikh i neparametricheskikh kriteriev v statisticheskom analize mediko-biologicheskikh dannykh [Modern rules for the use of parametric and nonparametric tools in the statistical analysis of biomedical data]. *Meditsinskii al'manakh [Almanac of Clinical Medicine]* **1** (66), 64–73. (In Russian).
- Blondel, D.V., Wallace, G.N., Calderone, S., Gorinshteyn, M., St. Mary, C.M., Phelps, S.M., 2016. Effects of population density on corticosterone levels of prairie voles in the field. *General and Comparative Endocrinology* **225**, 13–22. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2015.09.002>
- Bobretsov, A.V., 2021. Metody ucheta chislennosti melkikh mlekopitaiushchikh: ikh osobennosti i effektivnost' [Methods of accounting for small mammals: their features and effectiveness]. *Trudy Mordovskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika imeni P.G. Smidovicha [Proceedings of the Mordovia State Nature Reserve]* **28**, 58–73. (In Russian).
- Bokov, D.A., 2015. Parametry funktsional'noi morfologii selezenki melkikh mlekopitaiushchikh i otsenka uslovii perestroiki sistemy krovi i immuniteta pri deistvii faktorov gazopererabatyvaiushchego proizvodstva [Parameters of spleen functional morphology of small mammals and assessment the conditions of reorganization the blood system and immunity at impact of the factors of gas-processing production]. *Izvestiia Samarskogo nauchnogo tsentra RAN [Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]* **17** (5), 327–332. (In Russian).
- Boonstra, R., Boag, P.T., 1992. Spring declines in *Microtus pennsylvanicus* and the role of steroid hormones. *Journal of Animal Ecology* **61** (2), 339–352. <https://doi.org/10.2307/5326>
- Brenner, I., Shek, P.N., Zamecnik, J., Shephard, R.J., 1998. Stress hormones and the immunological responses to heat and exercise. *International Journal of Sports Medicine* **19**, 130–143. <https://doi.org/10.1055/s-2007-971895>
- Breuner, C., Delehanty, B., Boonstra, R., 2013. Evaluating stress in natural populations of vertebrates: Total CORT is not good enough. *Functional Ecology* **27**, 24–36. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12016>
- Christian, J.J., 1950. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. *Journal of Mammalogy* **31**, 247–259. <https://doi.org/10.2307/1375290>
- Christian, J.J., 1961. Phenomena associated with population density. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **47** (4), 428–449. <https://doi.org/10.1073/pnas.47.4.428>
- Creel, S., Dantzer, B., Goymann, W., Rubenstein, D., 2012. The ecology of stress: effects of the social environment. *Functional Ecology* **27**, 66–80. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02029.x>
- Davis, A.K., 2005. Effect of handling time and repeated sampling on avian white blood cell counts. *Journal of Field Ornithology* **76**, 334–338. <https://doi.org/10.1648/0273-8570-76.4.334>
- Davis, A.K., Maney, D.L., Maerz, J.C., 2008. The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: a review for ecologists. *Functional ecology* **22** (5), 760–772. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01467.x>
- Diehl, K., Morton, D., Pfister, R., Rabemampianina, Y., Smith, D., Vidal, J., Vorstenbosch, C., 2001. Good practice guide to the administration of substances and removal of blood, including routes and volumes. *Journal of Applied Toxicology* **21** (1), 15–23. <https://doi.org/10.10>

- Emkuzheva, M.M., Tembotova, F.A., Bersekova, Z.A., Bottaeva, Z.Kh., Chapaev, A.Kh., 2021. Seasonal dynamics of erythropoiesis in a pygmy wood mouse (*Apodemus uralensis*) of the Central Caucasus Mountains. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology* **57** (5), 1020–1030. <https://doi.org/10.1134/S0022093021050045>
- Feldman, B.F., Zinkl, J.G., Jain, N.C., 2000. Schalm's Veterinary Hematology. Lippincot, Williams & Wilkins, Philadelphia, USA, 1344 p.
- Hanssen, S.A., Folstad, I., Erikstad, K.E., 2003. Reduced immunocompetence and cost of reproduction in common eiders. *Oecologia* **136**, 457–464. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1282-8>
- Ivanter, E.V., Ivanter, T.V., Tumanov, I.A., 1985. Adaptivnye osobennosti melkikh mlekopitaiushchikh [Adaptive features of small mammals]. Nauka, Leningrad, USSR, 316 p. (In Russian).
- Karaseva, E.V., Telitsyna, A.Iu., Zhigal'skii, O.A., 2008. Metody izuchenii gryzunov v polevykh usloviakh [Methods of studying rodents in the field]. Nauka, Moscow, Russia, 416 p. (In Russian).
- Kirillovskii, V.K., Tochilina, T.V., 2014. Opticheskie izmereniia. Uchebnoe posobie po laboratornomu praktikumu [Optical measurements. A textbook on laboratory practice]. ITMO University, St. Petersburg, Russia, 130 p. (In Russian).
- Klimova, A.S., Sirotnina, M.V., 2022. Sravnitel'naia kharakteristika populatsionnoi organizatsii *Myodes glareolus* Schreber i *Apodemus uralensis* Pallas na territorii gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Kologrivskii les" imeni M.G. Siniitsyna [Comparative characteristics of the population organization of *Myodes glareolus* Schreber and *Apodemus uralensis* Pallas on the territory of the State Nature Reserve "Kologrivsky Forest" named after M.G. Siniitsyn]. *Samarskii nauchnyi vestnik [Samara Journal of Science]* **11** (3), 69–78. (In Russian). <https://doi.org/10.55355/snv2022113108>
- Kozinets, G.I., Vysotskii, V.V., Zakharov, V.V., Oprishchenko, S.A., Pogorelov, V.M., 2007. Krov' i ekologiya [Blood and ecology]. Praktical Medicine, Moscow, Russia, 432 p. (In Russian).
- Korosov, A.V., Gorbach, V.V., 2017. Komp'iuternaia obrabotka biologicheskikh dannykh: Uchebnoe elektronnoe posobie. Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russia, 97 p. (In Russian).
- Lazutkin, A.N., 2019. Stress effect of high population density on physiological and biochemical characteristics of large-toothed redback voles (*Clethrionomys rufocanus*) in the Upper Kolyma River. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry* **15** (3), 29–37.
- Lobato, E., Moreno, J., Merino, S., Sanz, J.J., Arriero, E., 2005. Haematological variables are good predictors of recruitment in nestling pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*). *Ecoscience* **12**, 27–34. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-12-1-27.1>
- Lokhmiller, R.L., Moshkin, M.P., 1999. Ekologicheskie faktory i adaptivnaia znachimost' izmenchivosti immuniteta melkikh mlekopitaiushchikh [The adaptive significance of the variability of immunocompetence in populations of small mammals]. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal [Siberian Journal of Ecology]* **1**, 37–58. (In Russian).
- Menshikov, V.V., Delektorskaia, L.N., Zolotnitskaia, R.P., Andreeva, Z.M., Ankirskaia, A.S. et al., 1987. Laboratornye metody issledovaniia v klinike. Spravochnik [Laboratory methods of research in the clinic. Guide]. Medicine, Moscow, Russia, 368 p. (In Russian).
- Moiseeva, T.A., 2000. Immunologicheskie mekhanizmy ustoichivosti melkikh mlekopitaiushchikh Karelii [Immunological mechanisms of resistance of small mammals of Karelia]. *PhD in Biology thesis abstract*. Petrozavodsk, Russia, 24 p. (In Russian).

- Moiseeva, T.A., 2016. Pokazateli beloi krovi ryzhikh polevok, obitaiushchikh na territorii Severnogo Priladozh'ia [White blood indicators red voles, inhabiting the Northern Ladoga region]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta [Proceedings of Petrozavodsk State University]* 4 (157), 76–77. (In Russian).
- Mueller, C., Jenni-Eiermann, S., Jenni, L., 2011. Heterophils/Lymphocytes-ratio and circulating corticosterone do not indicate the same stress imposed on Eurasian kestrel nestlings. *Functional Ecology* 25, 566–576. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01816.x>
- Olenev, G.V., 2009. Determining the age of cyclomorphic rodents: Functional-ontogenetic determination, ecological aspects. *Russian Journal of Ecology* 40 (2), 93–104. <https://doi.org/10.1134/S1067413609020040>
- Olenev, G.V., Grigorkina, E.B., 2019. The method of morphophysiological indicators and functional-ontogenetic approach to solving ecological problems (based on the example of splenomegaly in rodents). *Russian Journal of Ecology* 50 (2), 126–137. <https://doi.org/10.1134/S1067413619020085>
- Olenev, G.V., Salikhova, N.M., Grigorkina, E.B., Kolcheva, N.E., 2014. Fenomen splenomegalii v populiatsii tsiklomorfnykh gryzunov: proiavlenie, ekologicheskie faktory riska, prichiny [Phenomenon of splenomegaly in cyclimorphic rodents populations: display, ecological risk factors, the reasons]. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya i Ekologiya [Bulletin of Tver State University. Series: Biology and Ecology]* 4, 160–168. (In Russian).
- Ottaway, C.A., Husband, A.J., 1994. The influence of neuroendocrine pathways on lymphocyte migration. *Immunology Today* 15, 511–517. [https://doi.org/10.1016/0167-5699\(94\)90206-2](https://doi.org/10.1016/0167-5699(94)90206-2)
- Poloziuk, O.N., Ushakova, T.M., 2019. Gematologiya: uchebnoe posobie [Hematology: a textbook.]. Don State Agrarian University, Persianovskii, Russia, 159 p. (In Russian).
- Reagan, W., Sanders, T., Denicola, D., 2000. Atlas veterinarnoi gematologii [Veterinary Hematology Atlas]. Aquarium LTD, Moscow, Russia, 136 p. (In Russian).
- Romashov, B.V., Khitsova, L.N., Trufanova, E.I., Romashova, N.B., 2003. Metodika gel'mintologicheskikh issledovaniy pozvonochnykh zhivotnykh [Methodology for helminthological studies of vertebrate animals]. Voronezh State University, Voronezh, Russia, 35 p. (In Russian).
- Ryzhikov, K.M., Grozdev, E.V., Tokobaev, M.M., Shaldybin, L.S., Matsaberidze, G.V. et al., 1979. Opredelitel' gel'mintov gryzunov fauny USSR [Key to helminths of rodents of fauna of the USSR]. Nauka, Moscow, USSR, 272 p. (In Russian).
- Sabanova, R.K., 2008. Sezonnye izmeneniia gematologicheskikh pokazatelei u gryzunov, otrazhaiushchie ikh adaptatsionnye vozmozhnosti [Seasonal changes in rodent hematologic parameters reflective their adaptive ability]. *Sel'skokhoziaistvennaia biologiya [Agricultural Biology]* 4, 117–119. (In Russian).
- Sabanova, R.K., 2010. Izmenchivost' gematologicheskikh parametrov lesnoi myshi v zavisimosti v zavisimosti ot sredy obitaniia [The dependency to variability haematological factors from ambience inhabitation timber mouse on north caucasus]. *Izvestiia vysshikh uchebnykh zavedenii. Severo-kavkazskii region. Seriya: Estestvennye nauki [Bulletin of Higher Educational Institutions. North Caucasus region. Series: Natural Sciences]* 2 (156), 104–106. (In Russian).
- Salikhova, N.M., 2015. Ekologicheskii analiz fenomena splenomegalii v populiatsiiakh tsiklomorfnykh mlekopitaiushchikh [Ecological analysis of the phenomenon of splenomegaly in populations of cyclomorphic mammals]. *Phd in Biology thesis abstract*. Ekaterinburg, Russia, 20 p. (In Russian).

- Sheftel, B.I., 2018. Metody ucheta chislennosti melkikh mlekopitaiushchikh [Methods for estimating the abundance of small mammals]. *Russian Journal of Ecosystem Ecology* 3 (3), 1–21. (In Russian). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-3-4>
- Shvarts, S.S., Smirnov, V.S., Dobrinskii, L.N., 1968. Metod morfofiziologicheskikh indikatorov v ekologii nazemnykh pozvonochnykh [The method of morphophysiological indicators in the ecology of terrestrial vertebrates]. Ural Branch of the USSR Academy of Sciences, Sverdlovsk, USSR, 378 p. (In Russian).
- Simonian, G.A., Khisamutdinov F.F., 1995. Veterinarnaia gematologiya [Veterinary Hematology]. Kolos, Moscow, Russia, 256 p. (In Russian).
- Sorokina, A.V., Alekseeva, S.V., Eremina, N.V., Durnev, A.D., 2019. Opyt provedeniia kliniko-laboratornykh issledovaniy v doklinicheskoi otsenke bezopasnosti lekarstv (ch. 1: gematologicheskie issledovaniia) [Summary of clinical laboratory studies performed during preclinical safety evaluation of medicinal products (Part I: haematological studies)]. *Vedomosti Nauchnogo tsentra ekspertizy sredstv meditsinskogo primeneniia [Bulletin of the Scientific Centre for Expert Evaluation of Medicinal Products]* 9 (3), 197–206. (In Russian). <https://doi.org/10.30895/1991-2919-2019-9-3-197-206>
- Stockham, S., Scott, M., 2002. Fundamentals of veterinary clinical pathology. Iowa State Press, Ames, USA, 610 p.
- Tarakhtii, E.A. Davydova, Yu.A., 2007. Seasonal variation in hematological indices in bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in different reproductive states. *Biology Bulletin* 34 (1), 9–19. <https://doi.org/10.1134/S1062359007010025>
- Tarakhtii, E.A., Davydova, I.A., Kshniasev, I.A., 2007. Annual variation in hematological indices in a fluctuating population of bank vole (*Clethrionomys glareolus*). *Biology Bulletin* 34 (6), 635–643. <https://doi.org/10.1134/S1062359007060155>
- Thiel, H.K., Diem, H., Haferlach, T., 2004. Color Atlas of Hematology. Thieme, Stuttgart, Germany, 198 p.
- Tkachenko, E.A., Derkho, M.A., 2014. Leikotsitarnye indeksy pri eksperimental'noi kadmievoi intoksikatsii myshei [Leukocytic indices in experimental cadmium intoxication of mice]. *Izvestiia Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta [Izvestia Orenburg State Agrarian University]* 3 (47), 81–83. (In Russian).
- Tolkachev, O.V., 2019. Etimologiya nekotorykh nazvaniy lovushek, primeniaemykh v issledovaniakh melkikh mlekopitaiushchikh [Etymology of some names of traps applied in the studies of small mammals]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya [Tomsk State University Journal of Biology]* 48, 73–96. (In Russian). <https://doi.org/10.17223/19988591/48/4>
- Usmanov, R.R., 2020. Statisticheskaya obrabotka dannykh agronomicheskikh issledovaniy v programme "Statistica": uchebno-metodicheskoe posobie [Statistical processing of agronomic research data in the "Statistica" program: teaching manual]. Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russia, 177 p. (In Russian).