

КОМПОНЕНТЫ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

УДК 591.111.1-2

РАЗНООБРАЗИЕ ПАРАМЕТРОВ СИСТЕМЫ КРАСНОЙ КРОВИ У МАЛОЙ ЛЕСНОЙ И ДОМОВОЙ МЫШЕЙ (RODENTIA, MURIDAE) В ПРИЭЛЬБРУСЬЕ: МНОГОМЕРНЫЙ И ИНФОРМАЦИОННЫЙ АНАЛИЗ

© 2023 г. М. М. Емкужева*, @, А. Ю. Пузаченко*, **, Ф. А. Темботова*, З. Х. Боттаева*,
З. А. Берсекова*, А. Х. Чапаев*

* Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, ул. И. Арманд, 37а, Нальчик, 360051 Россия

** Институт географии РАН, Старомонетный пер., 29, Москва, 119017 Россия

@E-mail: emkugeva_m@mail.ru

Поступила в редакцию 25.07.2023 г.

После доработки 27.09.2023 г.

Принята к публикации 27.09.2023 г.

Впервые проведена оценка разнообразия параметров системы красной крови с применением методов многомерного и информационного анализа у синантропа *M. musculus* и широко распространенного гемисинантропа *A. (S.) uralensis* в условиях среднегорья Центрального Кавказа (Приэльбрусье). В работе введено понятие актуальной “ниши” параметров системы красной крови в многомерном пространстве описательной модели. Ниши *A. (S.) uralensis* и *M. musculus* были четко дифференцированы, причем объем ниши *A. (S.) uralensis* существенно превышал объем ниши *M. musculus*. Описаны межвидовые различия в сезонной регуляции параметров крови, которая у *A. (S.) uralensis* была более сложно организована и отчетливо циклична от “зимы” к “осени”. Полученные результаты позволили сделать вывод о том, что по сравнению с *M. musculus*, *A. (S.) uralensis* реализует более гибкую стратегию адаптации к сезонным изменениям в окружающей среде. Апробированная методология анализа данных дает возможность рассматривать результаты частных исследований регуляции систем крови млекопитающих в широком контексте проблем биологического разнообразия, динамики и самоорганизации биологических систем.

Ключевые слова: *Apodemus (Sylvaemus) uralensis*, *Mus musculus*, Центральный Кавказ, система красной крови, эритропоэз, разнообразие, энтропия, самоорганизация, адаптация

DOI: 10.31857/S1026347023600681, **EDN:** XPVDJM

ВВЕДЕНИЕ

Феномен биологического разнообразия обнаруживается на всех уровнях организации живой материи (Пузаченко, 2009). Внимание биологов и общества фокусируется преимущественно на следующих аспектах этого феномена (Wilcox, 1984; Harper, 1994; Лебедева и др., 2004): генетическое и молекулярное разнообразие (Campbell, 2003), включая морфологическое, таксономическое, экологическое/экосистемное (Sahney et al., 2010), а также разнообразие функций, которые организмы выполняют в сообществах и экосистемах (Petchey, Gaston, 2006). Разнообразие параметров физиологических адаптаций организмов, принадлежащих к одному или разным видам, не относится к “популярным” направлениям исследований (Spicer et al., 2019). Вместе с тем естественно полагать, что разнообразие диапазонов физиологических реакций видов на изменяющиеся условия среды во многом определяет возможности их адаптации

и ограничивает их современное распространение также, как и возможные реакции на изменения глобальных параметров среды в будущем.

Исследование механизмов адаптации к гипоксии (физиологических, молекулярных и биохимических), которые направлены на поддержание подачи кислорода к тканям и/или снижение в его потребности на клеточном уровне в условиях его низкого парциального давления в горах остается одной из актуальных задач современной биологии (Большаков, 1972; Storz, 2007; Storz et al., 2009; Li et al., 2021a, 2021b; Dzal et al., 2015; Dzal, Milsom, 2019).

Данное исследование посвящено количественной оценке разнообразия параметров системы красной крови у двух видов мышевидных грызунов (малая лесная мышь *Apodemus (Sylvaemus) uralensis* Pall.) и домовая мышь (*Mus musculus* L.) в связи с их обитанием в условиях гипоксии, температурным

градиентам в разные сезоны года в условиях среднегорья Центрального Кавказа (Приэльбрусье).

По данным молекулярно-генетических исследований в горах Кабардино-Балкарской Республики (КБР) отмечена только южно-европейская хромосомная форма малой лесной мыши *A. (S.) uralensis* (Амшокова и др., 2016), ареал которой охватывает весь Кавказ, Закавказье, Малую Азию, Балканском полуостров и Карпаты (Богданов и др., 2009; Стахеев и др., 2011).

M. musculus в Кавказском регионе многочисленный вид, обитающий в природных и антропогенных биотопах от уровня моря до более чем 2000 м над ур. м. В Приэльбрусье вид является молодым вселенцем (Темботов, Шхашемишев, 1984), и круглогодично обитает только в строениях человека (Темботов, 1972; Темботов и др., 2009; Emkuzheva *et al.*, 2018). Гемисинантроп *A. (S.) uralensis* на Кавказе населяет биотопы до 3000 м над ур. м. (Темботов, 1972), а в среднегорьях Центрального Кавказа является самым массовым и широко распространенным видом грызунов.

В среднегорье популяции обоих видов испытывают воздействие хронической гипобарической гипоксии, а в зимний сезон и относительно низких температур. У *M. musculus* низкие температуры и высота над уровнем моря выступают в качестве лимитирующих экологических факторов (Домовая мышь ..., 1996). При этом предпочитаемая температура у *M. musculus* значительно выше (средние значения в пределах 28–34°C), чем у *A. (S.) uralensis* (23–26°C соответственно) и других грызунов, обитающих в естественных условиях (Калабухов, 1969).

Ранее нами (Емкужева и др., 2021, 2022) у *M. musculus* и *A. (S.) uralensis* из Приэльбрусья была описана сезонная динамика эритрона (параметры эритропоза костного мозга и периферической крови) в условиях хронической гипоксии. Были обнаружены отличия между видами, но на количественном уровне видовые особенности сезонной изменчивости параметров системы красной крови подробно не исследовались.

В этой работе мы, по аналогии с “экологической нишей” (Hutchinson, 1957; Soberon, Arroyo-Peña, 2017), ввели понятие “реализованной/актуальной ниши” параметров системы красной крови (blood system parameters niche, BSPN) в многомерном пространстве описательной модели их изменчивости. Описательная модель задавалась линейно независимыми обобщенными переменными — координатами (Puzachenko *et al.*, 2017; Puzachenko, 2023). Причем математический способ получения модели гарантировал то, что координаты содержали информацию об дисперсии множества ис-

ходных параметров крови. Описательная модель задает “пространство возможностей», внутри которого реальные наблюдения отражены в виде множества точек, которые интерпретируются как “микросостояния” системы красной крови. Конфигурация множества микросостояний в пространстве модели определяет форму и размеры BSPN. Описательная модель позволяет оценить разнообразие (энтропию, меру самоорганизации) всей “системы” или отдельных областей модельного пространства, соответствующих, например, видам (модель для двух видов) или отдельным сезонам (модель для одного вида). Также появляется возможность оценить сходство/различие между BSPN в терминах пересечения ниш.

Цель данной работы состояла в верификации методологии исследования разнообразия параметров системы красной крови, включающей комбинацию многомерного и информационного анализа, на примере двух видов — синантропа *M. musculus* и гемисинантропа *A. (S.) uralensis* — в среднегорье Приэльбрусья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования относится к субальпийскому поясу эльбрусского варианта, который относится к восточно-северокавказскому типу поясности. Климат умеренно континентальный (табл. 1), за счет свободного проникновения континентальных сухих воздушных потоков с Прикаспийской низменности в горы (Соколов, Темботов, 1989).

Отлов лесных и домовых мышей проводили в одни и те же периоды: в январе (“зима”), апреле (“весна”), июле (“лето”) и в октябре (“осень”) в среднегорьях на территории национального парка “Приэльбрусье” (43°15' с.ш., 42°38' в.д.) в пос. Эльбрус и в его окрестностях на высоте 1800 м над ур. м. в 2007–2009 гг. Отлов осуществляли трапиковыми живоловушками стандартным методом

Таблица 1. Климатические характеристики района исследования: национальный парк “Приэльбрусье”, пос. Эльбрус, КБР в 2007–2009 гг. по данным метеостанции Vantage Pro2 6152 Davis, США

Показатели	Среднемесячная температура, °C	Среднемесячное количество осадков, мм
	М	М
Зима (январь)	–2.12	60.11
Весна (апрель)	5.66	63.46
Лето (июль)	14.11	74.36
Осень (октябрь)	6.49	67.76

Таблица 2. Характеристика объема выборки *A. (S.) uralensis* и *M. musculus* из района исследований — национальный парк “Приэльбрусье”, пос. Эльбрус, КБР

Вид	Январь		Апрель		Июль		Октябрь		Итого
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	
<i>A. (S.) uralensis</i>	10	12	12	23	36	34	33	20	180
<i>M. musculus</i>	19	21	12	17	12	47	39	31	198
Итого	29	33	24	40	48	81	72	51	378

ловушко-линий (Карасева и др., 2008). В качестве приманки использовали кусочки хлеба, смоченного в растительном масле. Животных доставляли в лабораторию, расположенную приблизительно на той же высоте над уровнем моря, на которой производили отлов (стационар ИЭГТ в Приэльбрусье) и подвергали первичной камеральной обработке.

В работе использованы данные о параметрах крови половозрелых животных (adultus), полученные от 180 особей *A. (S.) uralensis* и 198 особей *M. musculus* (табл. 2). Относительный возраст животных определяли на основании комплекса признаков стертости зубов, массы тела, состояния генеративных органов (Шварц и др., 1968; Карасева и др., 2008).

Подробное описание методов исследования приводится в наших предыдущих работах (Емкужева и др., 2021; Емкужева и др., 2022). Препараты костного мозга из бедренной кости готовили на предметных стеклах и окрашивали комбинированным методом (по Май-Грюнвальду и Романовскому-Гимза) От каждой особи готовили по 2 препарата. Морфологический анализ клеток костного мозга (соотношение клеток лейкоцитарного и эритробластного ряда) проводился с помощью микроскопа Axio Imager. Ретикулоциты крови (RET) — молодые, незрелые эритроциты, содержащие остатки ядерного материала, и их парциальный состав по степени зрелости (RET-I, RET-II, RET-III, RET-IV) на 1 тыс. клеток исследовали на микропрепаратах, окрашенных 1% раствором красителя бриллиант-крезилблау по Л. Гейльмейеру (Тодоров, 1968). Определены следующие параметры периферической крови: концентрация гемоглобина (НВ, г/л), гематокритное число (НСТ, об. %), количество эритроцитов (RBC, млн в 1 мкл), средний диаметр 100 эритроцитов (DM, мкм), среднее содержание гемоглобина в эритроците (MCH) в пикограммах (пг), среднюю концентрацию гемоглобина в эритроците (MCHC) в г/л, средний объем эритроцита (MCV) в кубических микрометрах (мкм³) (Риган и др., 2000; Меньшиков, 2012). Эритропоэз (ERP, %) и эритропоэтическую функцию костного мозга изучали по морфологии клеток эритробластного

ряда с дифференциацией на эритробласты (ER, %), базофильные (BS, %), полихроматофильные (PL, %) и оксифильные (OX, %) нормобласты на 500 клеток (Тодоров, 1968). Исследование выполнено в соответствии с Европейской конвенцией о защите позвоночных животных, используемых для экспериментальных и других научных целей (Европейская конвенция о защите..., 1986).

Стандартная статистическая обработка данных для каждого параметра включала оценку среднего значения, его стандартную ошибку, расчет относительных долей дисперсии (v , %), обусловленных влиянием трех факторов — “вид”, “пол” и “сезон” (Variance Components, MANOVA с гнездовым дизайном (Crump, 1946; Rasch, Mašata, 2006)). Распределения значений параметров внутри каждого вида соответствовали нормальному распределению. Однако в ряде случаев не соблюдалось условие гомогенности дисперсий (по тесту Левина). Поэтому для сравнения средних величин параметров использовали не обычный F критерий, а F тест Уэлча (F Welch test) (Welch, 1951), который можно рекомендовать для использования во всех случаях (Попов, 2016).

Многомерные описательные модели получены на основе матрицы евклидовых дистанций между всеми парами животных, обработанной затем методом неметрического многомерного шкалирования. При этом исходные параметры крови (P) ранжировались, для приведения их к единому масштабу: $P_i^r = (P_i - P_{\min}) / (P_{\max} - P_{\min})$, где P_i^r — ранжированное значение параметра в интервале от 0 до 1, $P_{\min}$, $P_{\max}$ — минимальное и максимальное значение параметра в выборке соответственно.

Оптимальная размерность, d , (Puzachenko, 2023) — число независимых компонент изменчивости или координат, было определено равным трем для двувидовой модели, 6 — для модели *A. (S.) uralensis* и 5 — для модели *M. musculus*. Биологическая интерпретация координат дается на основе их корреляции с исходными параметрами крови.

С целью измерения разнообразия параметров системы красной крови применили элементы информационного анализа. Для обобщенной оценки

разнообразия системы красной крови вычисляли энтропию Шеннона (H , bit/ind.) и меру самоорганизации (R). Энтропия распределения микросостояний в объеме описательной многомерной модели, другими словами ширина/объем BSPN определялась по формуле: $H = \sum_{j=1}^d \sum_{i=1}^k p_{ij} \log_2 p_{ij}$, где d — число координат модели, $k = \log_2(N) + 1$ (Sturges, 1926) — число градаций координат, по которым рассчитывается частота встречаемости (= выборочная вероятность) p_{ij} , N — объем выборки. В случае модели для двух видов, N соответствует суммарному объему их выборок. Аналогично, объемы видовых BSPN для отдельных “сезонов”, определялись при N , равном объему выборки конкретного вида. Так как координаты модели — непрерывные переменные, их энтропия бесконечна. Поэтому здесь используется технический прием из арсенала теории информации, состоящий в замене непрерывного сигнала дискретным (Волькенштейн, 1986). Для этого на всем возможном спектре значений непрерывной переменной устанавливается мера точности (в нашем случае аналогом выступает ширина интервала градации координат или шага квантования, k), в пределах которой значения сигнала принимаются практически неразличимыми. В результате становится возможна приближенная оценка энтропии непрерывной переменной. Важное свойство модели BSPN связано с ортогональностью ее координат. Это свойство обеспечивает корректность операции суммирования энтропий, рассчитанных для каждой переменной в отдельности.

Мера самоорганизации вычислялась по формуле: $R = 1 - H/d \log_2 k$, где второй член разности — относительный объем BSPN, произведение $d \log_2 k$ — максимально возможная энтропия при данном k и равномерном распределении микросостояний по “объему” модели. Для сравнения энтропий использовали t -критерий (Hutcheson, 1970) с оценкой статистической значимости (p).

R (redundancy) (Shanon, 1948) относится к важнейшим системным параметрам (Foerster, 1960). Теоретически R варьирует от 0 до 1. Системы, для которых R меньше ≈ 0.31 , но больше ≈ 0.1 , относятся к категории “квазидетерминированных” и если R находится в интервале от ≈ 0.1 до 0 — к категории “стохастических” (Бир, 1963). По мере приближения параметра к 1, увеличивается внутренний порядок в системе, возрастает роль механизмов, ограничивающих изменчивость. Подчеркнем, что варьирование H и R само по себе не содержит информации о конкретных механизмах регуляции системы красной крови. Эти величины характеризуют в целом всю совокупность микросостоя-

ний описательной модели и поэтому являются макроскопическими переменными по аналогии с физическими параметрами — температурой, давлением и т.д.

H и R могут быть аналогично определены и для отдельных параметров крови, но используя только эти значения нельзя получить общего представления о разнообразии их системы.

Индекс Пианка (PI) (Pianka, 1974), использовали для оценки величины пересечения BSPN относительно каждой из трех координат. Дополнительно, для тех же целей вычисляли показатель процентного сходства (PSM) (Renkonen, 1938).

Статистическая обработка данных проводилась с использованием STATISTICA v. 8.0 (StatSoft, Tulsa, Oklahoma), NCSS v. 12 (ncss.com/software/ncss), PAST (Hammer *et al.*, 2001) и Ecological Methodology v. 7.4 (Krebs, 1998).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ дисперсий параметров красной крови.

Расчет относительных дисперсий параметров, позволяет оценить влияние факторов “вид”, “пол” и “сезон” (рис. 1). Отметим статистически незначимое прямое влияние (без учета смешанных эффектов) пола животных на изменчивость всех параметров крови. В наибольшей степени оно заметно только в случае относительного количества эритробластов. Поэтому далее мы не будем специально рассматривать разнообразие системы красной крови, связанное с половым диморфизмом.

Межвидовые различия наиболее отчетливо выражены по диаметру и объему эритроцитов (DM, MCV), среднему содержанию гемоглобина в эритроците (MCH), базофильным и полихроматофильным нормобластам (BS, PL) (рис. 1, табл. 3). Величина v , отражающая влияние фактора “вид”, изменяется в широком интервале значений, от 3.4 и 4.9% (HB, MCHC) до 74 и 77.8% (MCV, BS). По параметрам RET IV, HB, MCHC различия между видами незначительны или не обнаружены.

Влияние фактора “сезон”, обычно ниже, чем фактора “вид”, за исключением соотношения предшественников красных и белых клеток в костном мозге (ERP), количества эритробластов (ER), количества ретикулоцитов II–IV стадий зрелости (RET II–IV) и содержания гемоглобина (HB) (рис. 1).

Анализ дисперсий параметров крови отдельно для каждого вида подтвердил вывод о несущественном эффекте фактора “пол”. У *A. (S.) uralensis* этот эффект для некоторых параметров был выше, чем у *M. musculus*, особенно в случае параметров RET III–IV (рис. 2).

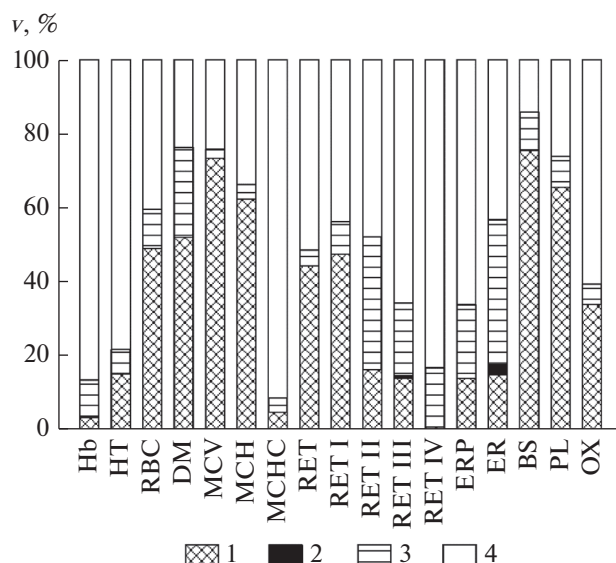


Рис. 1. Расчетная относительная дисперсия (v , %) параметров крови *A. (S.) uralensis* и *M. musculus*, объясняемая принадлежностью животных к разным видам (1, фактор “вид”), самцам или самкам (2, фактор “пол”) и сезоном отлова (3, фактор “сезон”); 4 – расчетная дисперсия, обусловленная не идентифицированными факторами, случайной изменчивостью параметров и случайной ошибкой измерений. HGB – концентрация гемоглобина, HCT – гематокритное число, RBC – количество эритроцитов, MCH – среднее содержание гемоглобина в эритроците, MCHC – средняя концентрация гемоглобина в эритроците, MCV – средний объем эритроцита, RET – ретикулоциты, RET I–IV ретикулоциты I–IV, ERP – эритропоэз, ER – эритробласты, BS – базофильные нормобласты, PL – полихроматофильные нормобласты, OX – оксифильные нормобласты.

Сезонная динамика параметров красной крови. В целом сезонная динамика параметров крови строго видоспецифична (рис. 2, табл. 4). У *A. (S.) uralensis* в группу наиболее изменчивых параметров входят DM, RET III, ER, и BS, а в группу наиболее стабильных – HB, HCT, MCHC, и RET II. Аналогичные группы у *M. musculus* включают DM, RET I–II, ER, BS и HCT, MCV, MCH, MCHC, RET, ERP соответственно.

Сезонная динамика сильнее выражена у *A. (S.) uralensis* (табл. 4). У этого вида во все сезоны года количество эритроцитов (RBC) превышает такое у *M. musculus* (табл. 3). При этом относительно высокие значения параметра отмечены в зимний сезон, а низкие – в летний. Сезонная динамика диаметра эритроцитов (DM) противоположна динамике параметра RBC у обоих видов.

Морфологический анализ микропрепаратов крови показал (рис. 3), что эритроциты у обоих видов в основном нормохромные. Во все сезоны отмечались тельца Хауэлла-Жолли, которые являются мелкими остатками ядерного материала. Причем максимальное число особей с тельцами Хауэлла-Жолли у *A. (S.) uralensis* отмечено летом (70% особей), а у *M. musculus* – весной (79%).

Анализ сезонной изменчивости эритропоэза свидетельствует о том, что кроветворная функция костного мозга сохраняется на высоком уровне в течение всего годового цикла у обоих видов: наиболее активное кроветворение наблюдается зимой и летом. Вместе с тем дисперсия ERP, которая ассо-

Таблица 3. Статистики (средняя и ее стандартизованная ошибка) параметров крови *A. (S.) uralensis* и *M. musculus*, результат сравнения средних (F тест Уэлча, p) и расчетная относительная доля дисперсии параметров, обусловленная принадлежностью к разным видам (v , %)

	HB	HCT	RBC	DM	MCV	MCH	MCHC	RET	RET I
<i>A. (S.) uralensis</i>	159.7 ± 0.88	50.3 ± 0.28	9.7 ± 0.08	5.4 ± 0.01	51.9 ± 0.35	16.6 ± 0.14	31.6 ± 0.11	29.3 ± 0.55	0.25 ± 0.059
<i>M. musculus</i>	163.1 ± 0.86	52.6 ± 0.28	8.3 ± 0.06	5.7 ± 0.01	63.9 ± 0.38	19.8 ± 0.117	31.1 ± 0.11	38.2 ± 0.46	1.27 ± 0.048
F тест	7.7	35.7	188.9	244.2	544.4	319.5	10.7	152.7	178.1
p	0.006	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.001	<0.001	<0.001
v , %	3.4	15.5	50.6	56.0	74.0	63.1	4.9	44.9	48.8
	RET II	RET III	RET IV	ERP	ER	BS	PL	OX	
<i>A. (S.) uralensis</i>	5.3 ± 0.22	13.9 ± 0.36	9.6 ± 0.19	21.0 ± 0.26	3.4 ± 0.08	9.1 ± 0.27	37.8 ± 0.37	50.0 ± 0.35	
<i>M. musculus</i>	8.2 ± 0.38	16.4 ± 0.26	9.2 ± 0.17	19.4 ± 0.1	2.9 ± 0.05	17.0 ± 0.17	30.4 ± 0.13	54.1 ± 0.22	
F тест	45.7	33.1	2.4	31.5	38.6	636.2	360.5	96.4	
p	<0.001	<0.001	0.119	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	
v , %	18.4	14.9	0.8	14.8	17.2	77.8	67.2	34.4	

Примечание: HB – концентрация гемоглобина, HCT – гематокритное число, RBC – количество эритроцитов, MCH – среднее содержание гемоглобина в эритроците, MCHC – средняя концентрация гемоглобина в эритроците, MCV – средний объем эритроцита, RET– ретикулоциты, RET I–IV ретикулоциты I–IV, ERP – эритропоэз, ER – эритробласты, BS – базофильные нормобласты, PL – полихроматофильные нормобласты, OX – оксифильные нормобласты.

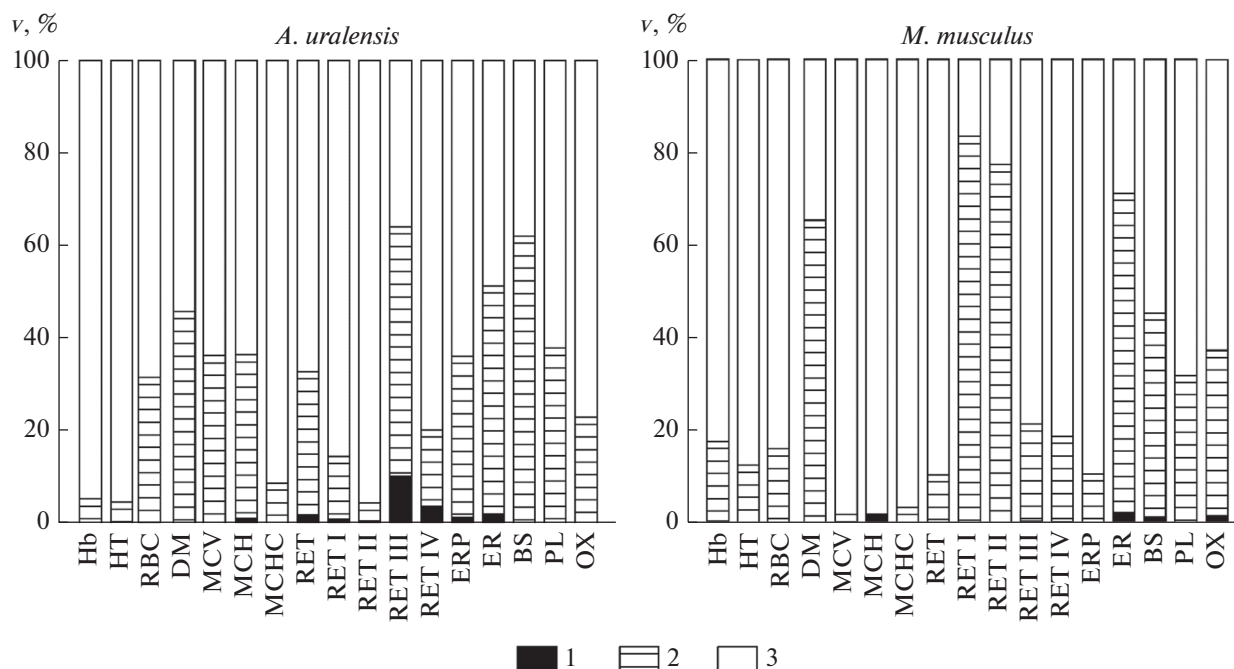


Рис. 2. Расчетная относительная дисперсия (v , %) параметров системы красной крови *A. (S.) uralensis* и *M. musculus*, объясняемая принадлежностью животных к разным полам (1, фактор “пол”) и сезоном отлова (2, фактор “сезон”); 3 – дисперсия, обусловленная не идентифицированными факторами, случайной изменчивостью параметров и случайной ошибкой измерений. Расшифровка наименований параметров крови приведена в подписи рис. 1

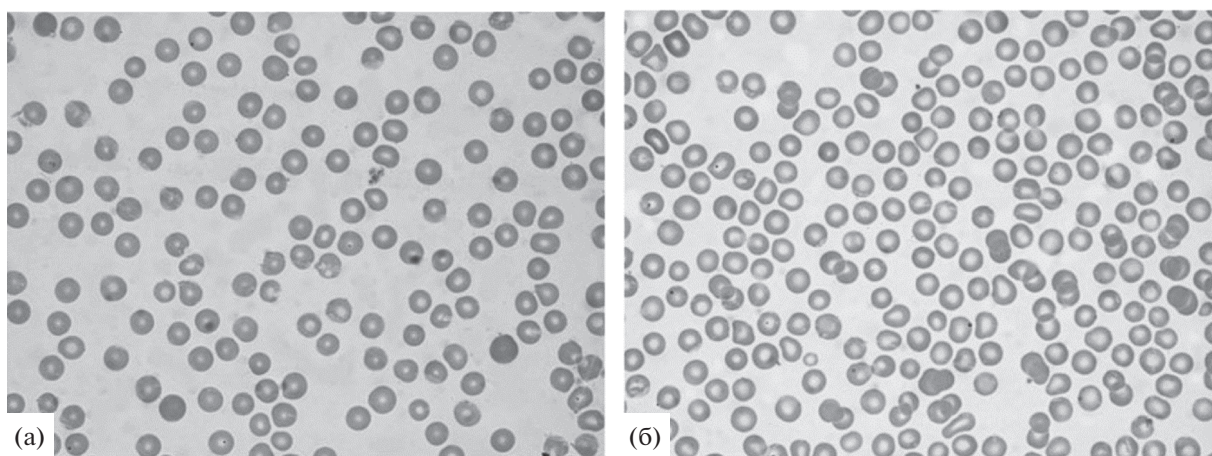


Рис. 3. Микрофотографии препаратов крови (100× объектив): (а) – *M. musculus*, (б) – *A. (S.) uralensis*.

цирована с сезонным фактором, относительно невелика, особенно у *M. musculus* (Табл. 4).

Сезонная динамика клеток эритрограммы в целом схожа у обоих видов, но отличается по количественным характеристикам. Так, количество эритробластов (ER) у *A. (S.) uralensis* больше летом и осенью по сравнению с *M. musculus*, а для *M. musculus* во все сезоны года характерно более высокое содержание базофильных нормобластов. Весной, летом и осенью у *A. (S.) uralensis* значи-

тельно выше содержание полихроматофильных нормобластов. Сезонные колебания количества оксифильных нормобластов сильнее выражены у *M. musculus*. Динамика RET хорошо выражена у *A. (S.) uralensis* (табл. 4). У обоих видов в парциальном составе доминируют ретикулоциты третьей стадии (RET III). Изменчивость этого параметра у *A. (S.) uralensis* объясняется сезонным фактором примерно на 58%, в то время как у *M. musculus* – только на 20%. У второго вида се-

Таблица 4. Статистики (средняя и ее стандартизованная ошибка) параметров крови *A. (S.) uralensis* и *M. musculus* в разные сезоны годового цикла, результат сравнения сезонных средних (*F* тест Уэлча, *p*) и расчетная относительная доля дисперсии параметров, обусловленная фактором “сезон” (*v*, %)

	“Зима”	“Весна”	“Лето”	“Осень”	<i>F</i> тест	<i>p</i>	<i>v</i> , %
<i>A. (S.) uralensis</i>							
HB	163.4 ± 2.04	162.8 ± 2.75	160.0 ± 1.24	155.7 ± 1.37	4.3	0.008	6.1
HTC	51.6 ± 0.9	51.4 ± 0.74	50.0 ± 0.43	49.4 ± 0.44	2.8	0.05	4.7
RBC	10.9 ± 0.24	9.6 ± 0.23	9.2 ± 0.09	10.1 ± 0.12	22.2	<0.001	31.6
DM	5.2 ± 0.03	5.5 ± 0.03	5.5 ± 0.02	5.4 ± 0.02	33.3	<0.001	45.7
MCV	48.3 ± 1.13	52.6 ± 0.59	54.6 ± 0.41	49.3 ± 0.56	23.4	<0.001	36.3
MCH	15.1 ± 0.33	17.2 ± 0.39	17.5 ± 0.14	15.5 ± 0.2	31.1	<0.001	36.2
MCHC	31.4 ± 0.29	31.2 ± 0.24	32.1 ± 0.15	31.3 ± 0.22	5.4	0.002	8.9
RET	34.5 ± 0.65	33.7 ± 1.38	25.1 ± 0.65	29.8 ± 0.98	37.3	<0.001	32.0
RET I	0.76 ± 0.433	0	0.41 ± 0.052	0	—	—	—
RET II	4.9 ± 0.62	5.3 ± 0.51	5.9 ± 0.32	4.6 ± 0.41	2.5	0.069	3.3
RET III	19.0 ± 0.61	17.3 ± 0.84	10.0 ± 0.33	14.7 ± 0.41	72.0	<0.001	58.3
RET IV	9.5 ± 0.4	11 ± 0.52	8.6 ± 0.22	10.2 ± 0.36	9.5	<0.001	17.3
ERP	21.7 ± 0.67	18.4 ± 0.41	23.1 ± 0.33	19.7 ± 0.48	29.0	<0.001	35.1
ER	3.6 ± 0.16	2.6 ± 0.12	3.0 ± 0.09	4.4 ± 0.12	40.0	<0.001	51.3
BS	10.2 ± 0.25	10.9 ± 0.54	5.8 ± 0.28	11.7 ± 0.33	76.4	<0.001	62.0
PL	34.8 ± 0.85	38.8 ± 0.67	40.7 ± 0.48	34.6 ± 0.6	25.5	<0.001	37.4
OX	54.5 ± 0.8	47.8 ± 0.85	50.7 ± 0.38	48.8 ± 0.69	13.6	<0.001	23.0
<i>M. musculus</i>							
HB	172.3 ± 2.04	161.2 ± 2.76	160.5 ± 0.86	160.9 ± 1.42	9.5	<0.001	17.2
HTC	55.0 ± 0.7	52.1 ± 0.88	51.5 ± 0.36	52.4 ± 0.41	6.8	<0.001	12.4
RBC	8.9 ± 0.16	8.2 ± 0.17	8.1 ± 0.08	8.2 ± 0.09	6.9	<0.001	15.4
DM	5.5 ± 0.01	5.6 ± 0.03	5.9 ± 0.02	5.7 ± 0.01	90.9	<0.001	64.8
MCV	62.4 ± 0.72	63.2 ± 1.05	64.2 ± 0.64	64.7 ± 0.71	2.0	0.118	1.7
MCH	19.6 ± 0.23	19.8 ± 0.33	19.9 ± 0.21	19.9 ± 0.21	0.2	0.879	0
MCHC	31.6 ± 0.16	31.2 ± 0.33	31.2 ± 0.21	30.8 ± 0.19	3.4	0.022	2.7
RET	39.7 ± 0.96	33.6 ± 1.38	38.9 ± 0.688	38.7 ± 0.79	4.8	0.004	10.0
RET I	1.1 ± 0.06	0.86 ± 0.064	0.69 ± 0.04	2.1 ± 0.04	230.3	<0.001	81.9
RET II	16.8 ± 0.82	4.3 ± 0.32	7.9 ± 0.28	5.3 ± 0.2	82.5	<0.001	76.7
RET III	13.8 ± 0.38	18.6 ± 0.76	16.4 ± 0.35	17.1 ± 0.46	16.8	<0.001	20.1
RET IV	7.7 ± 0.3	10.6 ± 0.55	9.0 ± 0.23	9.8 ± 0.29	11.7	<0.001	18.2
ERP	20.2 ± 0.26	18.9 ± 0.38	19.6 ± 0.15	19.1 ± 0.13	5.6	0.002	10.6
ER	3.5 ± 0.07	2.8 ± 0.09	2.1 ± 0.03	3.2 ± 0.06	175.1	<0.001	71.0
BS	19.8 ± 0.21	16.9 ± 0.21	15.7 ± 0.19	16.7 ± 0.3	70.5	<0.001	44.8
PL	31.5 ± 0.23	31.6 ± 0.33	30.4 ± 0.19	29.3 ± 0.22	18.9	<0.001	29.1
OX	52.6 ± 0.29	51.8 ± 0.34	53.6 ± 0.23	56.3 ± 0.44	23.7	<0.001	36.7

Примечание: расшифровка наименований параметров крови приведена в табл. 3.

Таблица 5. Энтропия (H) и мера самоорганизации R параметров красной крови у *A. (S.) uralensis* и *M. musculus* с статистической оценкой значимости межвидовых различий $H(p)$ по величине t -критерия (Hutcheson, 1970)

Вид		HB	HTC	RBC	DM	MCV	MCH	MCHC	RET	RET I
<i>A. (S.) uralensis</i>	H	2.24	2.17	2.34	2.15	2.28	2.33	1.91	2.35	0.28
	R	0.29	0.32	0.26	0.32	0.28	0.26	0.40	0.26	0.91
<i>M. musculus</i>	H	2.47	2.29	2.03	2.34	2.23	2.28	1.68	2.02	2.00
	R	0.22	0.28	0.36	0.26	0.30	0.28	0.47	0.36	0.37
<i>p</i>		0.03	n.s.	0.006	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0.02	<0.001
		RET II	RET III	RET IV	ERP	ER	BAS	PL	OX	
<i>A. uralensis</i>	H	1.89	2.45	2.09	2.61	2.44	2.50	2.47	2.19	
	R	0.40	0.23	0.34	0.18	0.23	0.21	0.22	0.31	
<i>M. musculus</i>	H	2.17	2.03	1.96	1.94	2.14	2.35	1.91	1.85	
	R	0.32	0.36	0.38	0.39	0.32	0.26	0.40	0.42	
<i>p</i>		0.007	<0.001	n.s.	<0.001	0.003	n.s.	<0.001	0.02	

Примечание: расшифровка наименований параметров крови приведена в табл. 3.

зонность максимально выражена в динамике ретикулоцитов первой и второй стадий зрелости (RET I – 81.9% и RET II – 76.7%).

Разнообразие отдельных параметров красной крови. Энтропия и мера самоорганизации (H, R) характеризуют изменчивость параметров крови в течение годового цикла в целом. У *A. (S.) uralensis* корреляция между v (табл. 4) и H (табл. 5) составила 0.73 ($p = 0.001$). Это означает, что в среднем, более 50% дисперсии энтропии объясняется сезонной динамикой. В тоже время у *M. musculus* подобной корреляции обнаружено не было.

У *A. (S.) uralensis* высокие значения меры самоорганизации ($R \geq 0.30$, низкое разнообразие) получены для параметров MCHC, RET I, RET II. Относительно низкая величина R наблюдалась у параметров ERP, ER, BAS, PL и RET III (табл. 5). Как и у предыдущего вида, у *M. musculus* параметр MCHC демонстрировал низкое разнообразие. Высокие значения R (>0.30) получены также для RBC, RET, RET I – IV, ERP, ER и PL. В целом, у *M. musculus* обнаружено только 6 (35%) параметров с $R < 0.30$, а у *A. (S.) uralensis* эта группа включала 10 (59%) параметров крови.

Модель BSPN для двух видов. Модель BSPN для *A. (S.) uralensis* и *M. musculus* приведена на рис. 4А. Группа параметры крови, демонстрирующих высокую корреляцию с координаты E1 включает, в первую очередь, параметры, отражающие степень насыщения эритроцитов гемоглобином – MCH ($r = 0.90$), MCHC ($r = 0.87$) и, дополнительно, BS ($r = 0.75$) и RBC ($r = -0.73$). Перечисленные параметры являются индикаторами первой координаты модели. Параметр RET III

является индикатором координаты E2 ($r = 0.59$), а параметры HB и HTC – координаты E3 ($r = 0.76$ и 0.68 соответственно).

Проекции BSPN *A. (S.) uralensis* и *M. musculus* хорошо разделяются относительно первой координате (E1) модели с относительно небольшой областью пересечения. Анализ дисперсий показал (рис. 4Б), что E1 не содержит дисперсии, обусловленной сезонной динамикой. Одновременно, координаты E2 и E3 не содержат информации о видовых различиях. Дисперсия координат, связанная с полом, практически отсутствует.

В табл. 6 приведены количественные параметры BSPN, включая оценки их пересечения ниш в пространстве описательной модели. Результаты анализа разнообразия параметров крови (табл. 5) позволяют предположить, что размеры BSPN у *A. (S.) uralensis* должны быть больше, чем у *M. musculus*. Действительно, ширина ниши первого вида относительно координат E1–E3 оказалась больше, но особенно относительно координаты E2. В объеме модели относительной размер BSPN *A. (S.) uralensis* примерно на 10% превышал размер ниши у *M. musculus*. Минимальное пересечение видовых BSPN наблюдалось вдоль координаты E1 (табл. 6), а максимальное – относительно координаты E3.

Одновидовые модели BSPN. В видовых моделях координата E1 в целом соответствовала по содержанию первой координате двувидовой модели (рис. 5а и 5б). Ее индикаторами были параметры MCV (для *A. (S.) uralensis* $r = 0.78$; для *M. musculus* $r = 0.74$), MCH ($r = 0.83$; $r = 0.79$) и RBC ($r = -0.74$; $r = -0.89$). Параметр BS тоже входит в группу ин-

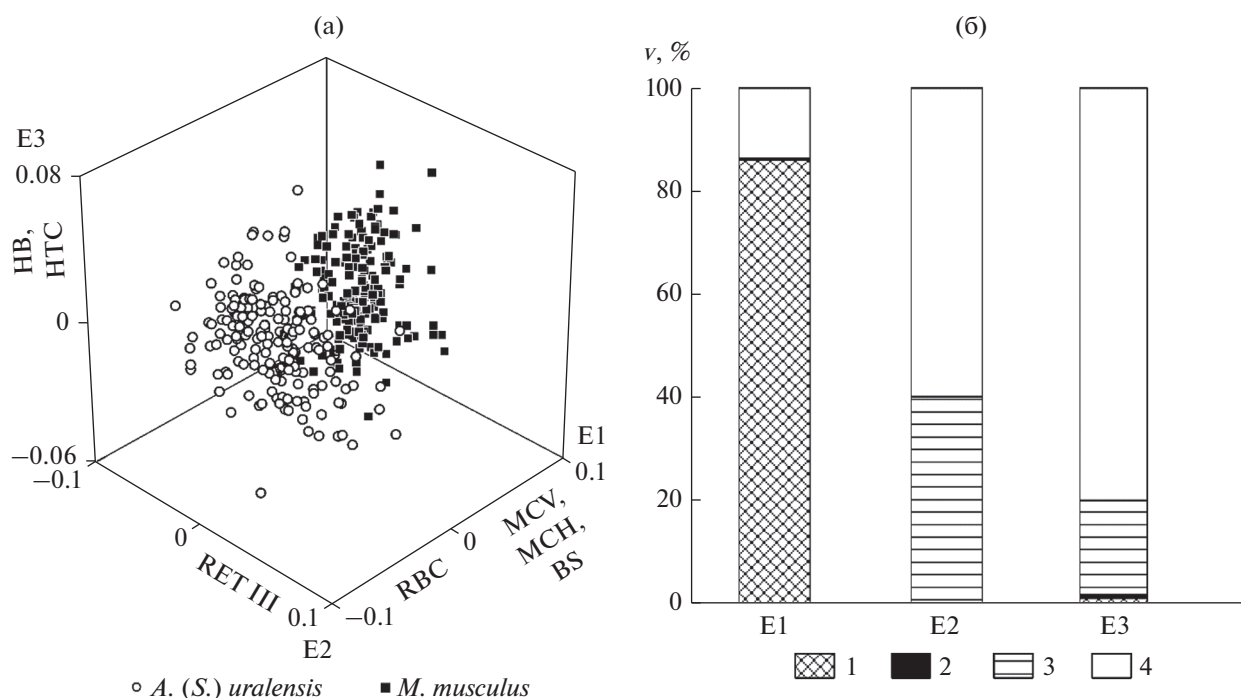


Рис. 4. Модель BSPN *A. (S.) uralensis* и *M. musculus* (а) и расчетная относительная дисперсия (б: v , %) координат модели (E1–E3), объясняемая принадлежностью животных к разным видам (1, фактор “вид”), полом (2, фактор “пол”) и сезоном отлова (3, фактор “сезон”); 4 – дисперсия, обусловленная не идентифицированными факторами, случайной изменчивостью параметров и случайной ошибкой измерений. HB – концентрация гемоглобина, HTC – гематокритное число, MCV – средний объем эритроцита, MCH – среднее содержание гемоглобина в эритроците, BS – базофильные нормобласты, RBC – количество эритроцитов, RET III – ретикулоциты III.

дикаторов, но только в модели *A. (S.) uralensis* ($r = -0.61$). Параметр PL ($r = 0.65$) был дополнительным индикатором E1 у *A. (S.) uralensis*. Координата E2 характеризует только видовые особенности. У *A. (S.) uralensis* ее главным индикатором был параметр RET ($r = 0.74$), а у *M. musculus* – HB ($r = 0.69$). Мы не будем останавливаться на анализе остальных,

менее значимых координат моделей. Отметим только, что у *M. musculus* индикаторами E3 был параметр RET I ($r = 0.85$).

Основная информация о сезонной изменчивости системы красной крови содержится в первой и второй координатах моделей (рис. 5в и 5г).

Таблица 6. Ширина BSPN (энтропия, H) у *A. (S.) uralensis* и *M. musculus*, статистическая значимость различий энтропий (t , p), мера самоорганизации (R), объем BSPN (VH), относительный объем BSPN (RVH), пересечение видовых BSPN относительно координат модели (индекс Пианка – PI, показатель процентного сходства – PSM)

Параметр разнообразия	Координаты модели			VH, bit/ind.	RVH
	E1	E2	E3	Вся модель	
	<i>A. uralensis</i>				
H, bit/ind.	2.03	2.33	2.44	6.80	0.68
R	0.39	0.30	0.27	0.32	
	<i>M. musculus</i>				
H, bit/ind.	1.91	1.69	2.30	5.90	0.59
R	0.43	0.49	0.31	0.41	
t, <i>p</i>	1.5, 0.13	6.0 <0.001	1.3, 0.20		
PI	0.064	0.858	0.932		
PSM, %	8.4	66.7	79.8	4.5	

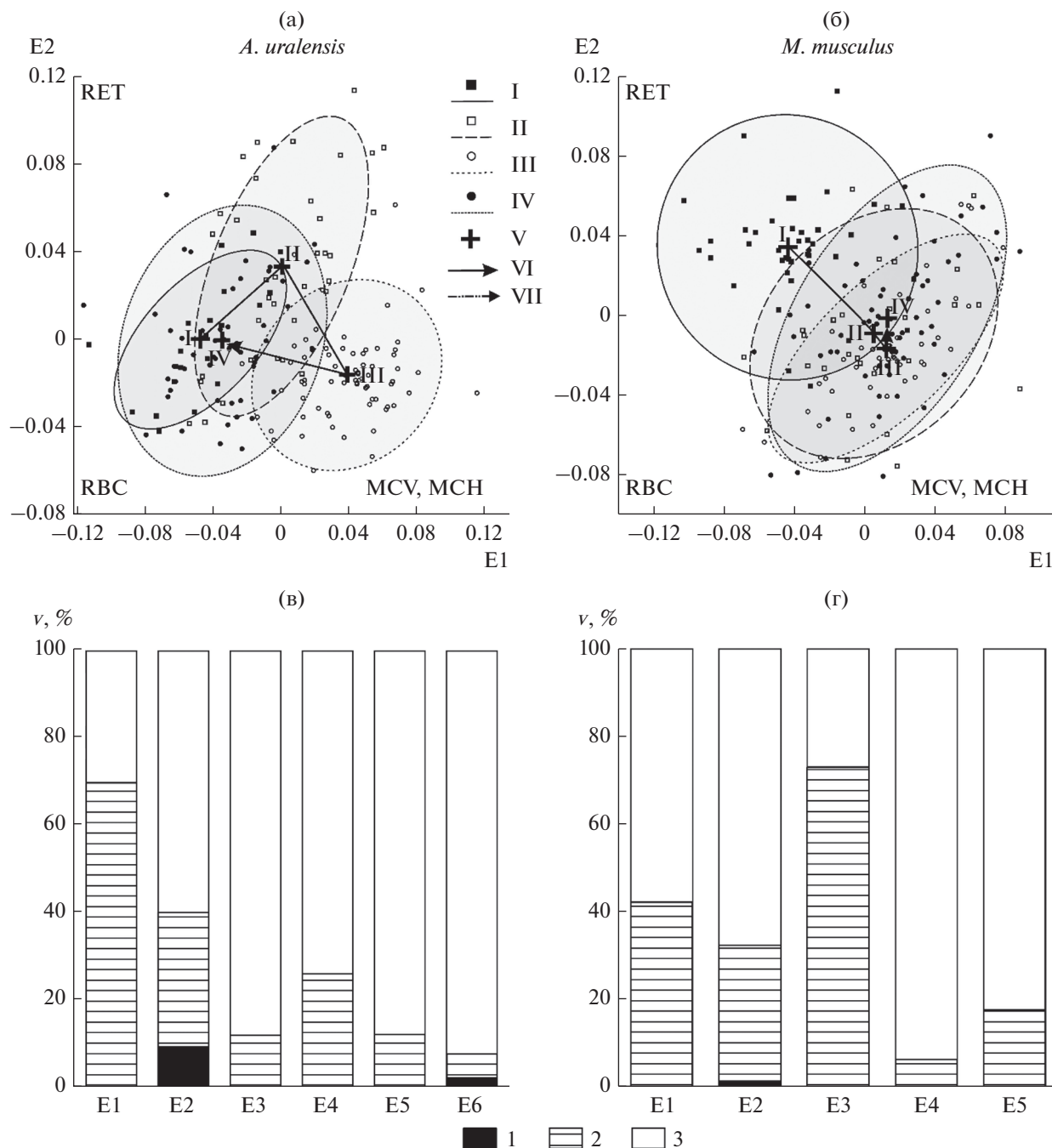


Рис. 5. Проекция BSPN *A. (S.) uralensis* (а) и *M. musculus* (б) на первые две координаты (E1, E2) видовых описательных моделей и расчетная относительная дисперсия (v, %) координат этих моделей (в, г, соответственно), объясняемая принадлежностью животных к разным полам (1, фактор “пол”), и сезоном отлова (2, фактор “сезон”); 3 – дисперсия, обусловленная не идентифицированными факторами, случайной изменчивостью параметров и случайной ошибкой измерений. Сезоны: I – “зима”, II – “весна”, III – “лето”, IV – “осень”; V – положение проекции центроидов “сезонных” BSPN; VI – направление изменения положения проекции центроидов “сезонных” BSPN внутри годового цикла. HB – концентрация гемоглобина, MCV – средний объем эритроцита, MCH – среднее содержание гемоглобина в эритроците, RBC – количество эритроцитов, RET – ретикулоциты.

У *A. (S.) uralensis* дисперсия E2 демонстрирует зависимость от пола, но вклад этого фактора не превышает 10%.

Сравнение видовых моделей обнаружило существенную разницу в характере регуляции системы красной крови, которая выражалась в цик-

личности, присущей *A. (S.) uralensis*, и в отсутствии цикличности у *M. musculus*.

Видовые BSPN позволяют количественно описать сезонную динамику ниш в терминах их объема и самоорганизации (табл. 7 и 8). У обоих видов объем BSPN принимал минимальные значения “зимой” и “летом”, но возрастал в переходные сезоны — “весной” и “осенью”. Сезонная амплитуда колебаний R была примерно одинакова у обоих видов. R во все сезоны превышал “критическое” значение 0.31, что свидетельствует об эффективном поддержании гомеостаза состава крови. Этот параметр у *M. musculus* был несколько выше, чем у *A. (S.) uralensis*, за исключением зимнего сезона.

ОБСУЖДЕНИЕ

В районе проведения исследований у обоих видов гомеостаз гематокрита и средней концентрации гемоглобина в эритроците поддерживался в течении всего годового цикла. В тоже время диаметр эритроцитов, относительное количество эритробластов и базофильных нормобластов изменялось в широком диапазоне. Обнаружены межвидовые различия по системным параметрам красной крови, сезонной динамике и по параметрам разнообразия, которые могут быть обусловлены не только адаптацией к гипоксии.

Для выживания мелких млекопитающих в горах в зимний период решающее значение имеет способность к устойчивому термогенезу (Калабухов, 1969; Dzal, Milsom, 2019). Домовая мышь не способна к существованию при резких колебаниях температуры среды и характеризуется резким возрастанием уровня обмена веществ и теплопродукции при понижении температуры, отсутствием сезонных изменений средств физической терморегуляции (Калабухов, 1969). Кроме того, определяющее значение в адаптивных стратегиях вида имеет и то, что вид в Приэльбрусье является недавним вселенцем (Темботов, Шхашемишев, 1984), в отличие от автохтонной малой лесной мыши. Лесная мышь относительно теплолюбива, однако выраженность сезонной смены мехового покрова, накопление жировых резервов, а также особенности поведения позволяют ей значительно уменьшать энергетические потери в зимний период (Калабухов, 1969). Более мелкие в среднем эритроциты, возможность регуляции эритропоэза, вероятно, являются одной из адаптаций этого вида к сезонным изменениям температуры. Зимой костный мозг продуцирует значительное количество относительно мелких эритроцитов, что способствует более эффективному обеспечению организма кислородом (Holland, Forster, 1966;

Ruiz *et al.*, 2004; Тарахтий и др., 2009; Тарахтий, Мухачева, 2018). Процесс активного замещения мелких зимних эритроцитов на более крупные клетки у лесной мыши происходит уже весной, тогда как у домового — только летом. Степень насыщения эритроцитов гемоглобином у лесной мыши демонстрирует хорошо выраженную сезонную динамику с максимумом в весенне-летний период. У домового мыши этот параметр был в среднем выше, но практически не имел сезонной динамики. В условиях Приэльбрусья регуляция обеспечения организма кислородом у домового мыши осуществлялась в основном за счет изменения размеров эритроцитов и, в меньшей степени, путем изменения их количества. Малая лесная мышь использовала преимущества более мелких эритроцитов в сочетании с адаптивным варьированием их количества, размера, среднего содержания гемоглобина и в целом более гибкой регуляции костномозгового эритропоэза. Таким образом, изученные виды использовали разные стратегии регулирования параметров красной крови и поддержания гомеостаза обеспеченности организма кислородом.

Во-первых, под регуляцией мы понимаем контроль отклонений параметров системы крови от “оптимальных” значений, т.е. поддержание гомеостаза. Такого рода контроль наиболее вероятен в отношении параметров, имеющих критическое значение для выживания организма (например, МСНС). Во-вторых, регуляция может выражаться в изменении ряда параметров системы красной крови в рамках годового цикла. Эта регуляция обеспечивает возможность адаптации всей системы к изменяющимся условиям, что в свою очередь может быть необходимым условием для поддержания гомеостаза критически важных параметров.

Анализ разнообразия отдельных параметров системы красной крови у *A. uralensis* и *M. musculus* позволяет предположить существование разных вариантов контроля со стороны гипотетического “обобщенного регулятора” (Puzachenko, 2023). При разных значениях меры самоорганизации возможны три варианта регулирования: 1) относительно “мягкая” регуляция, при которой допускается существенная индивидуальная и сезонная вариабельность параметров (мера самоорганизации R меньше ≈ 0.24); 2) регуляция со средним уровнем ограничений (R в интервале ≈ 0.25 – 0.30) и 3) “жесткое” регулирование ($R > \approx 0.30$).

У малой лесной мыши дисперсии параметров красной крови в существенной степени обусловлены сезонной динамикой, что свидетельствует о способности регулятора адаптироваться к сезонным изменениям в окружающей среде, т.е. использовать первый и второй варианты контроля.

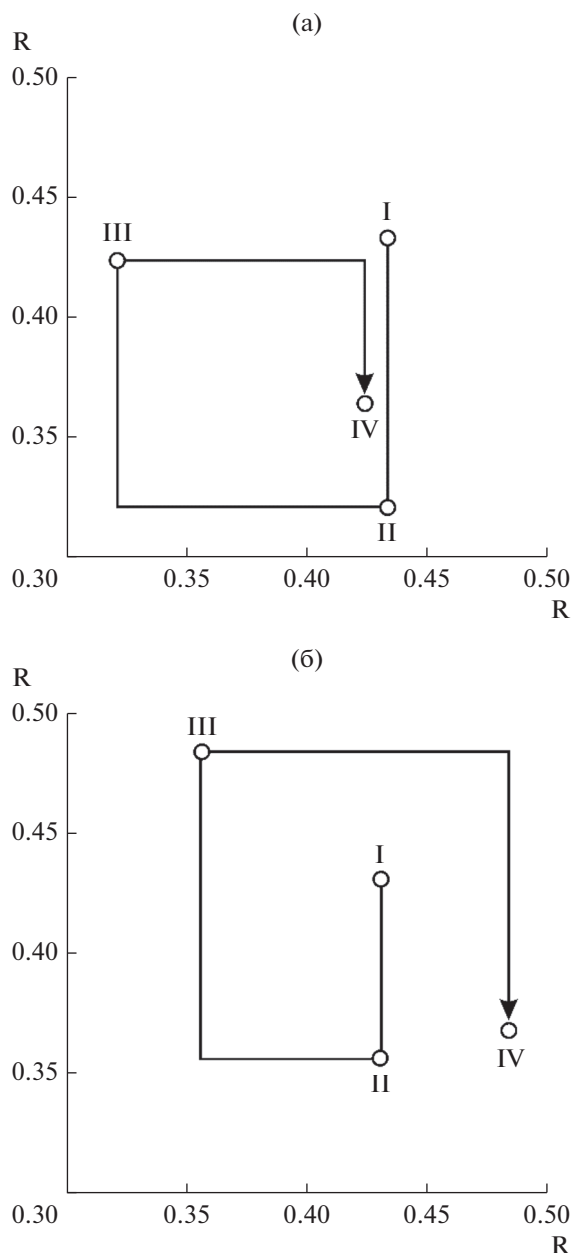


Рис. 6. Циклическая сезонная динамика меры самоорганизации (R) системы красной крови *A. (S.) uralensis* (а) и *M. musculus* (б). Сезоны: I – “зима”, II – “весна”, III – “лето”, IV – “осень”.

Отсутствие аналогичной корреляции у домового мыши может быть обусловлено ее биологическими особенностями: 1) низкой “чувствительностью” регулятора к сезонным изменениям и, соответственно, отсутствием возможностей адекватной реакции регулятора, или 2) жесткостью регулирования, которое нивелирует влияние окружающей среды. Второй вариант предполагает качественно более сложную структуру самого регулятора (Conant, Ashby, 1970) у домового мыши по сравне-

нию с малой лесной мышью, что, по нашему мнению, маловероятно.

Моделирование BSPN показало, что видовые ниши сильно дифференцированы в пространстве двухвидовой модели. При этом объем ниши у малой лесной мыши был закономерно больше, чем у домового.

Видовые модели позволяют отразить особенности сезонной динамики BSPN. У малой лесной мыши она отчетливо циклична, и уже в октябре регулирование системы красной крови практически переходит к “зимнему” режиму. При этом относительно четко выделяются варианты “весенней” и “летней” регуляции. У домового мыши фактически описываются только два состояния, соответствующие “зиме” и всем трем остальным сезонам. Относительно слабо выделяется “осенний” сезон, а в октябре система регуляции еще не переходит к состоянию, характерному для “зимы”.

Максимальные значения меры самоорганизации BSPN у обоих видов были получены для зимы и лета, а минимальные — для весны и осени (рис. 6, табл. 7 и 8). В терминах объема BSPN это означает, что в предполагаемые переходные сезоны, весной и осенью, их актуальные ниши достигали максимального объема и сокращались в объеме зимой и летом. В терминах, описывающих регуляцию системы красной крови, это означает усиление жесткости контроля параметров крови зимой и летом и ослабление его весной и осенью. Мы полагаем, что такое чередование усиления/ослабления жесткости регулирования системы красной крови, обнаруженное у малой лесной и домового мышей, отражает общий механизм перехода сложных биологических систем между разными “стационарными” состояниями (в данном случае это “зимний” и “летний” сезоны). Подобные переходы, по-видимому, сопровождаются или инициируются снижением жесткости регулирования, что расширяет возможности для действия адаптационных механизмов в процессе “поиска” системой нового стационарного состояния.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В условиях среднегорий Центрального Кавказа (1800 м над ур. м., Приэльбрусье) были выявлены существенные различия в регуляции параметров системы красной крови у гемисинантропа малой лесной мыши (*A. (S.) uralensis*) и синантропной домового мыши (*M. musculus*). В годовом цикле первый вид реализует гибкую стратегию регулирования, выраженную в существенной сезонной изменчивости некоторых параметров крови (RBC, MCHC, RET, ERP) при относитель-

ном гомеостазе гематокрита и содержания гемоглобина. Эта стратегия обеспечивает эффективную адаптацию к сезонным изменениям в окружающей среде. Домовая мышь не демонстрирует способности к такой адаптации, что является, вероятно, основной причиной ее синантропии.

Мы считаем перспективным направлением применение методологии анализа данных о системе красной крови млекопитающих, сочетающей многомерный и информационный анализ, а также представление об актуальной “нише” параметров системы красной крови. Предлагаемая методология дает возможность исследовать как структуру разнообразия параметров крови, так и его пространственно-временную динамику. Наш подход позволяет также рассматривать результаты частных исследований регуляции систем крови у млекопитающих в широком контексте фундаментальных проблем биологического разнообразия, динамики и самоорганизации биологических систем.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН по теме № 1021062511916-7-1.6.20;1.6.19 и частично Государственного задания Института географии РАН по теме № 0148-2019-0007.

Авторы статьи выражают благодарность заведующей лабораторией экологии и эволюции позвоночных животных ИЭГТ РАН, к.б.н. Е.П. Кононенко за консультации и поддержку при выполнении работы. Также авторы выражают глубокую благодарность рецензентам за замечания и предложения, позволившие существенно улучшить итоговый вариант текста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амшкова А.Х., Темботова Ф.А., Кучинова Е.А. Генетическое разнообразие и географическое распределение гаплотипов митохондриальной ДНК криптических видов лесных мышей подрода *Sylvaemus* Западного Кавказа // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2015. Т. 17. № 4-2. С. 402–411.
- Амшкова А.Х. Дифференциация популяций криптических видов лесных мышей подрода *Sylvaemus* в различных эколого-географических условиях Северного Кавказа // Экология. 2015. № 4. С. 283–289. <https://doi.org/10.7868/S0367059716040041>
- Богданов А.С., Атопкин Д.М., Челомина Г.Н. Анализ генетической изменчивости и дифференциации малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) методом RAPD-PCR // Известия РАН. Серия биол. 2009. № 3. С. 276–292.
- Бир С. Кибернетика и управление производством. М.: Физматгиз, 1963. 275 с.
- Большаков В.Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 199 с.
- Волькенштейн М.В. Энтропия и информация. М.: Наука, 1986. 192 с.
- Домовая мышь: Происхождение, распространение, систематика, поведение / Под ред. Е.В. Котенковой, Н.Ш. Булатовой. М.: Наука, 1996. 267 с.
- Европейская Конвенция о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях (Страсбург, 18 марта 1986 г.). Доступно по: <https://rm.coe.int/168007a6a8>. Ссылка активна на 10 сентября 2023 г.
- Емжушева М.М., Темботова Ф.А., Темботова Э.Ж. Сезонная изменчивость показателей системы крови домовой мыши (*Mus musculus* L.) в условиях гор Центрального Кавказа // Изв. Росс. акад. наук. Сер. Биол. 2022. Т. 1. С. 93–101. <https://doi.org/10.31857/S1026347021060056>
- Емжушева М.М., Темботова Ф.А., Берсекова З.А., Боттаева З.Х., Чапаев А.Х. Сезонная динамика системы красной крови малой лесной (*Apodemus uralensis*) в горах центрального Кавказа // Журн. эвол. биох. и физиол. 2021. Т. 57. № 5. С. 392–401. <https://doi.org/10.31857/S0044452921040033>
- Калабухов Н.И. Периодические (сезонные и годовые) изменения в организме грызунов, их причины и последствия. Л.: Наука, Ленингр. отд., 1969. 249 с.
- Карасева Е.В., Телицина А.В., Жигальский О.А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: ВЗ-во ЛКИ, 2008. 416 с.
- Лебедева Н.В., Дроздов Н.Н., Кривоуцкий Д.А. Биологическое разнообразие: Учеб. Пособие для студ. высш. учеб. Заведений. М.: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2004. 432 с.
- Меньшиков В.В. Стандартизация аналитических технологий лабораторной медицины. М.: Лабора. 2012. 367 с.
- Попов А.М. Применение теста Уэлча в однофакторном дисперсионном анализе // Пробл. совр. науки и образ. 2016. Т. 4. № 49. С. 59–62
- Пузаченко Ю.Г. Биологическое разнообразие в биосфере: системологический и семантический анализ // Биосфера. 2009. Т. 1. № 1. С. 25–38.
- Риган В., Сандерс Т., Деникола Д. Атлас ветеринарной гематологии. М.: ООО “Аквариум ЛТД”. 2000. 136 с.
- Соколов В.Е., Темботов А.К. Млекопитающие Кавказа: Насекомоядные. М.: Наука, 1989. 548 с.
- Стахеев В.В., Богданов А.С., Водолажский Д.И. Уточнение видового состава лесных мышей рода *Sylvaemus* на территории Ростовской области посредством кариологического, аллозимного и молекулярно-генетического анализов // Генетика. 2011. Т. 47. № 5. С. 660–670.
- Тархатий Э.А., Мухачева С.В. Химическое и радиационное загрязнение природной среды: эффекты в клетках системы крови мелких млекопитающих // Радиационная биология. Радиоэкология. 2018.

- Т. 58. № 3. С. 293–304.
<https://doi.org/10.7868/S0869803118030098>
- Таракхий Э.А., Сумин М.Н., Давыдова Ю.А. Изменчивость показателей “красной” крови рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в зависимости от сезона и репродуктивного состояния // Усп. соврем. биол. 2009. Т. 129. С. 191–197.
- Темботов А.К. География млекопитающих Северного Кавказа. Нальчик, 1972. 189 с.
- Темботов А.К., Шхашамишев Х.Х. Животный мир Кабардино-Балкарии. Нальчик: Эльбрус. 1984, 191 с.
- Темботов А.К., Темботова Э.Ж., Темботова Ф.А., Емкужева М.М. Изменчивость гематологических параметров домовой мыши (*Mus musculus* L.) в предгорьях Центрального Кавказа // Усп. совр. биол. 2009. Т. 129. № 4. С. 370–378.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: Акад. наук СССР, 1968. 388 с.
- Тодоров И. Клинические лабораторные исследования в педиатрии. София: Медицина и физкультура. 1968. 874 с.
- Campbell A.K. Save those molecules! Molecular biodiversity and life // J. Appl. Ecol. 2003. V. 40. P. 193–203.
- Conant R.C., Ashby R.W. Every good regulator of a system must be a model of that system // Int. J. Sys. Sci. 1970. V. 1. № 2. P. 89–97.
- Crumpp S.L. The Estimation of Variance Components in Analysis of Variance // Biometrics Bull. 1946. V. 2. № 1. P. 7.
- Dzal Y.A., Jenkin S.E.M., Lague S.L., Reichert M.N., York J.M., Pamenter M.E. Oxygen in demand: How oxygen has shaped vertebrate physiology // Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol. 2015. V. 186. P. 4–26.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2014.10.029>
- Dzal Y.A., Milsom W.K. Hypoxia alters the thermogenic response to cold in adult homeothermic and heterothermic rodents // J. of Physiology. 2019. V. 597. № 18. P. 4809–4829.
<https://doi.org/10.1113/JP277183>
- Emkuzheva M.M., Tembotova F.A., Bersekova Z.A., Bottaeva Z.Kh., Chapaev A.Kh. Seasonal dynamics of erythropoiesis in a pygmy wood mouse (*Apodemus uralensis*) of the Central Caucasus Mountains // J. Evol. Biochem. Physiol. 2021. V. 57. № 5. P. 1020–1030.
<https://doi.org/10.1134/S0022093021050045>
- Foerster H. von. On self-organizing systems and their environments // Self-Org. Sys. 1960. V. 50. P. 31–50.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // Pal. Electr. 2001. V. 4. № 1. P. 1–9.
- Harper J.L., Hawksworth D.L. Biodiversity: measurement and estimation. Preface // Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B Biol. Sci. 1994. V. 345. P. 5–12.
- Hutchinson G.E. Concluding Remarks. Cold Spring Harb. Symp // Quant. Biol. 1957. V. 22. P. 415–427.
<https://doi.org/10.1101/sqb.1957.022.01.039>
- Holland R.A., Forster R.E. The effect of size of red cells on the kinetics of their oxygen uptake // J. Gen. Physiol. 1966. V. 49. № 4. P. 727–742.
- Hutcheson K. A test for comparing diversities based on the Shannon formula // J. Theor. Biol. 1970. V. 29. № 1. P. 151–154.
- Krebs Ch.J. Ecological methodology. 2-nd ed. N.Y.: Harper & Row, Publishers. 1998. 624 pp.
- Li M., Pan D., Sun H., Zhang L., Cheng H., Shao T., Wang Z. The hypoxia adaptation of small mammals to plateau and underground burrow conditions // Anim. Models Exp. Med. 2021a. V. 4. № 4. P. 319–328.
<https://doi.org/10.1002/ame2.12183>
- Li F., Qiao Z., Duan Q., Nevo E. Adaptation of mammals to hypoxia // Anim. Model. Exp. Med. 2021b. V. 4. № 4. P. 311–318.
<https://doi.org/10.1002/ame2.12189>
- Petchey O.L., Gaston K.J. Functional diversity: back to basics and looking forward // Ecol. Lett. 2006. V. 9. № 6. P. 741–758.
- Pianka E.R. Niche overlap and diffuse competition // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1974. V. 71. P. 2141–2145.
- Puzachenko A.Y., Abramov A.V., Rozhnov V.V. Cranial variation and taxonomic content of the marbled polecat *Vormela peregusna* (Mustelidae, Carnivora) // Mam. Biol. 2017. V. 83. P. 10–20.
<https://doi.org/10.1016/j.mambio.2016.11.007>
- Puzachenko A.Yu. Basic limitations of self-organization by the example of high and low-Integrated very complex systems (mammalian skeleton elements and mammalian fossil assemblages): from empirical evidence to theory // Biol. Bull. 2023. V. 50. Suppl. 1. P. 34–47.
<https://doi.org/10.31857/S1026347023600176>
- Rasch D., Mašata O. Methods of variance component estimation // Czech J. Anim. Sci. 2006. V. 51. № 6. P. 227–235.
- Renkonen O. Statisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore // Ann. Zool. Soc. Bot. Fenn. Vanamo. 1938. V. 6. P. 1–231.
- Ruiz G., Rosenmann M., Cortes A. Thermal acclimation and seasonal variations of erythrocyte size in the Andean mouse *Phyllotis xanthopygus rupestris* // Comparative biochemistry and physiology a-molecular & integrative physiology. 2004. V. 139. № 4. P. 405–411.
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2004.03.003>
- Sahney S., Benton M.J., Ferry P.A. Links between global taxonomic diversity, ecological diversity and the expansion of vertebrates on land // Biol. Lett. 2010. V. 6. № 4. P. 544–547.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.1024>
- Shannon C.E. A Mathematical theory of communication // Bell Syst. Tech. J. 1948. V. 27. P. 379–423.
- Soberon J., Arroyo-Peña B. Are fundamental niches larger than the realized? Testing a 50-year-old prediction by Hutchinson // PLoS One. 2017. V. 12. P. e0175138.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175138>
- Spicer J.I., Morley S.A., Bozinovic F. Physiological diversity, biodiversity patterns and global climate change: testing key hypotheses involving temperature and oxygen //

- Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 2019. V. 374. № 1778.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0032>
- Storz J.F. Hemoglobin function and physiological adaptation to hypoxia in high-altitude mammals // J. Mammal. 2007. V. 88. № 1. P. 24–31.
<https://doi.org/10.1644/06-MAMM-S-199R1.1>
- Storz J.F., Runck A.M., Sabatino S.J., Kelly J.K., Nuno F., Hideaki M., Weber R.E., Angela F. Evolutionary and functional insights into the mechanism underlying high-altitude adaptation of deer mouse hemoglobin // Proc. Natl. Acad. Sci. USA 2009. V. 106. № 34. P. 14450–14455.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0905224106>
- Sturges H. The choice of a class-interval // J. Am. Stat. Assoc. 1926. V. 21. P. 65–66.
- Welch B.L. 1951. On the Comparison of Several Mean Values: An Alternative Approach // Biometrika. 1951. V. 38. № 3–4. P. 330–336.
<https://doi.org/10.1093/biomet/38.3-4.330>
- Wilcox B.A. In situ conservation of genetic resources: determinants of minimum area requirements // National Parks: Conservation and Development. 1984. P. 639–647.

Diversity of the Red Blood Parameters System in the Pigmy Field Mouse and the House Mouse (Rodentia, Muridae) in the Elbrus Region: Multivariate and Information Analyses

M. M. Emkuzheva^{1, #}, A. Yu. Puzachenko^{1, 2}, F. A. Tembotova¹,
 Z. Kh. Bottaeva¹, Z. A. Bersekova¹, and A. Kh. Chapaev¹

¹ Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories Russian Academy of Science,
 I. Armand str., 37a, Nalchik, 360051 Russia

² Institute of Geography Russian Academy of Science, Staromonetnyi per., 29, Moscow, 119017 Russia

[#]e-mail: emkugeva_m@mail.ru

The variability and evenness (diversity) of the red blood parameters system was assessed for the first time using multivariate and information analysis methods in the synanthropic *M. musculus* and the hemisynanthropic *A. (S.) uralensis* in the Central Caucasus Mountains (Elbrus region). The paper introduces the concept of the actual “niche” of the red blood parameters system in the multidimensional space of the descriptive model. The niches of *A. (S.) uralensis* and *M. musculus* were clearly differentiated, and the niche volume of *A. (S.) uralensis* significantly exceeding that of *M. musculus*. Interspecific differences in the seasonal regulation of blood parameters were described, which in *A. (S.) uralensis* was more complex and clearly cyclical from “winter” to “autumn” season. The results obtained allowed us to conclude that, compared to *M. musculus*, *A. (S.) uralensis* realises a more flexible adaptation strategy to seasonal changes in the environment. The tested methodology of data analysis allows to consider the results of particular studies on mammalian haematopoietic regulation in the broader context of problems of biodiversity, dynamics and self-organisation of biological systems.

Keywords: *Apodemus (Sylvaemus) uralensis*, *Mus musculus*, Central Caucasus, red blood parameters system, erythropoiesis, diversity, entropy, self-organisation, adaptation