

ORIGINAL ARTICLE



**Stress Effect of High Population Density on
Physiological and Biochemical Characteristics of
Large-Toothed Redback Voles (*Clethrionomys
Rufocanus*) in the Upper Kolyma River**

A.N. Lazutkin

*Institute of biological problems of the North FEB RAS Far Eastern Branch Russian Academy of
Sciences, Magadan, 18 Portovay str. Russia*

*E-Mail: alazut@ibpn.ru

Received May 30, 2019

The purpose of this work was study of the physiological state of the large-toothed redback vole population at different phases of the population cycle. The study revealed that each population level of animals corresponded to a specific morphophysiological type. Significant differences were revealed between the values of several energy and immune parameters at high and low population levels. In the phase of "peak" number the level of most physiological indicators were consistent with stressful. The participation of stress is assumed in the suppression of reproduction and increased mortality of voles observed in the phases of high numbers.

Key words: upper reaches of the Kolyma, large-toothed redback vole, population density, physiological and biochemical indexes (parameters), stress

В ряде недавних обзоров по общей теории динамики численности млекопитающих (Жигальский, 2002; Чернявский, Лазуткин, 2004; Роговин, Мошкин, 2007), внутрипопуляционным механизмом ее регуляции отводится одна из ведущих ролей. Можно предполагать, что и комплекс внешних факторов (погода, корма, хищники, паразиты и др.), принятый считать независимым, прямо или косвенно реализуется самой популяцией как ответ на эти воздействия. Такой внутрипопуляционный ответ наиболее выражен при периодически повторяющихся в популяциях мышевидных грызунов переуплотнениях населения – реальных условиях для возникновения стресса. Значимость этого фактора для состояния популяции дискутируется экологами уже много десятилетий. Впервые на этот феномен обратил внимание Кристиан (Christian, 1950; 1963), проанализировав в некоторых популяциях грызунов изменчивость нескольких параметров нейроэндокринного комплекса. Использование более совершенных методических приемов для оценки явления стресса с привлечением их при анализе широкого круга природных популяций мелких млекопитающих получило дальнейшее развитие данной гипотезы (Шилов, 1972, 1984; Мосин *и др.*, 1985; Lee, McDonald, 1985; Евсиков *и др.*, 1986; Мошкин *и др.*, 1990; Boonstra, Voag, 1992; Harper, Austad, 2000 и др.).

Хорошо известно, что возникновение стресса неизбежно сопряжено с изменениями показателей иммунной системы (Гомеостаз, 1981; Зимин, 1979; Горизонтов *и др.*, 1983). При этом депрессивное воздействие продолжительного стресса на иммунитет животного не подвергается сомнению. Однако исследования данного направления в природных популяциях млекопитающих находятся пока еще на начальном этапе и необходимы как расширение видового разнообразия, так и увеличение тестового набора для идентификации функционального состояния различных звеньев иммунной системы (Лохмиллер, Мошкин, 1991).

Полученные к настоящему времени фактические данные об отношениях между плотностью населения

животных в природе, уровнем их стрессированности и изменчивостью иммунного состояния не всегда сопоставимы ввиду разных природных условий, неоднородны по оценочным показателям, а потому нередко и противоречивы (Мошкин *и др.*, 1995; Мак *и др.*, 2002; Чернявский *и др.*, 2003; Новиков, Мошкин, 2009; Новиков *и др.*, 2012; Лазуткин *и др.*, 2016). Необходимо продолжение исследований в данном направлении.

В данной работе по материалам 9-летних наблюдений в районе верховьев р. Колымы с использованием нескольких энергетических и иммунных показателей на разных фазах цикла численности произведена сравнительная оценка физиологического состояния популяции красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*, Sundevall, 1846).

MATERIALS AND METHODS

Материалом статьи послужили стационарные исследования, проведенные в верховьях Колымы (бассейн р. Буюнда) в 2002-2009 гг., по результатам которых ранее подробно описана популяционная динамика лесных полевков р. *Clethrionomys* (Лазуткин *и др.*, 2012). Красно-серая полевка является вторым после красной полевки фоновым видом среди грызунов таежной зоны упомянутого региона и также принадлежит к видам млекопитающих с высокой удельной скоростью роста популяции (r-стратегия). В данной работе проанализированы неполовозрелые сеголетки – группа животных, с одной стороны, являющаяся субординантной по отношению к доминирующим размножающимся особям, т.е. наиболее уязвимой к проявлению стресса (Creel, 2001), с другой – служащая основой будущей популяции (Оленев, Григоркина, 2014). Суммарная доля неполовозрелых зверьков составила 62% от исследованной с июня по сентябрь общей популяции.

По данным относительных учетов с июня по сентябрь, проведенных стандартным методом ловушко-линий (Карасева, Телицина, 1996) была подсчитана среднегодовая численность полевков. Живых зверьков отлавливали двумя способами –

живоловками и заполненными водой конусами, в обоих случаях снабженными сигнализацией о поимке. Полевков, отловленных живыми, забивали после наркозной декапитации через 2-4 мин после поимки.

Физиологическо-биохимические показатели (липиды и гликоген в печени, глюкоза и лейкоциты в крови, клеточность костного мозга, весовые показатели селезенки и тимуса) определялись по методикам, подробно описанных нами ранее (Чернявский *и др.*, 2003; Чернявский, Лазуткин, 2004; Лазуткин *и др.*, 2016). Специальные наши исследования выявили положительное соответствие между весовыми значениями селезенки и тимуса и количеством кроветворных клеток (лимфоцитов) в них, и поэтому рассматриваемые индексы могут служить информативным показателями функциональности этих органов.

Поскольку достоверных различий рассматриваемых физиологических показателей у самцов и самок выявлено не было, они были объединены в одну группу. Всего было исследовано 2025 экз. полевок, в том числе 397 отловленных живыми.

Данные были обработаны с помощью прикладного пакета программ STATISTICA 6. Для статистической оценки принят 5% уровень значимости.

RESULTS AND DISCUSSION

Как правило, для оценки стресса и иммунной реактивности наиболее часто используются традиционные показатели – глюкокортикоиды, кортикостероны, антителообразующие клетки *и др.*, по количественным параметрам которых далеко не всегда удается определить степень развития стресса и угнетения иммунной системы. Очевидно, что продолжительное воздействие какого либо стрессирующего фактора неизбежно мобилизует *и* другие физиологические системы.

В упомянутом выше нашем предыдущем исследовании (Лазуткин *и др.*, 2016) популяции красной полевки было показано, что в периоды повышенной численности зверьков использованные

физиологические показатели проявляют изменчивость, свойственную стрессовому воздействию. Представляло интерес провести аналогичный анализ у другого вида полевок, с несколько менее выраженной динамикой численности, но обитающего совместно в сходных условиях окружающей среды. Предполагалось, что плотностной фактор в исследуемой популяции красно-серой полевки является также одним из главных в изменчивости обсуждаемых физиолого-биохимических показателей.

Численность популяции. На рис. 1 проиллюстрирована динамика среднегодовой (летне-осенней) численности популяции *Cl. rufocanus* верховьев Колымы, которая в целом была синхронной с изменениями численности *Cl. rutilus* – вида полевок, занимающего их совместную экологическую нишу (Лазуткин *и др.*, 2012). Данное обстоятельство, на наш взгляд, еще более усиливало значение плотностного фактора. Также отчетливо были выражены 3 неполных цикла с периодической сменой фаз – «депрессии», «роста» и «пика». Стадия «спада» численности отсутствовала. Каждая фаза продолжалась один год. Амплитуда годовых колебаний численности достигала примерно 25 крат. Для сопоставления изменчивости физиологических показателей с плотностью популяции животные были сгруппированы по трем уровням численности: низкий, в него вошли 2002, 2005 и 2008 гг., средний – 2003, 2006 и 2009 гг. и высокий – 2004 и 2007 гг. В популяционном цикле этим уровням соответствовали упомянутые фазы «депрессии», «роста» и «пика» численности.

Изменчивость физиологических показателей у неполовозрелых зверьков красно-серой полевки верховьев Колымы при разном уровне численности приведена на рисунке 2 (А, Б, В, Г, Д, Е, Ж).

Липиды в печени млекопитающих в норме не резервируются и служат в невысоких концентрациях (5-15 мг/г органа) только для жизненно необходимых целей клеточного метаболизма (Ньюхолм, Старт, 1977). Их накопление в печени у теплокровных животных приводит к нарушению функции этого важного органа. В качестве причин такого

повышения, в первую очередь, называются длительным стрессовым воздействием или голоданием (Ньюсхолм, Старт, 1977; Панин, 1983; Goda et al., 1991).

Количество липидов в печени исследуемых полевок было максимальным в годы высокой численности. Среднегодовые значения данного показателя у зверьков при низкой и средней плотности оказались примерно равными и были достоверно ниже, чем при высокой (рис.2 А).

Гликоген печени. Содержание гликогена в печени полевок и леммингов в природных популяциях, как правило, невелико (Чернявский, Лазуткин, 2004). Тем не менее, гликоген у млекопитающих остается важным резервным углеводом, предназначенным для экстренного образования глюкозы. Низкое его содержание свидетельствует как о трофическом неблагополучии, так и о стрессе той или иной продолжительности (Barnett et al., 1960). Следует отметить, что снижение количества гликогена в печени у полевок наблюдали и другие авторы, но связывали его истощение с энергозатратами на размножение (Золотухина, 1978).

Уровень гликогена в печени исследуемых красно-серых полевок в годы высокой численности, в противоположность количеству липидов в этом органе, оказался самым низким. Достоверно выше запасы этого углевода в печени зверьков были при средней численности животных (рис. 2 Б).

Глюкоза в крови является самым стабильным, с узким диапазоном изменчивости, параметром гомеостаза у животных. Главным образом, как отмечено выше, она образуется из гликогена, но при недостатке последнего может синтезироваться, и из неуглеводных предшественников (Ньюсхолм, Старт, 1977). По существующим представлениям, гипогликемия не совместима с жизнью и пониженное количество сахара в крови, которое чаще всего связывают со стрессом, вызывает различные нарушения жизнедеятельности организма (Dubuc et al., 1983).

Проведенное сопоставление содержания глюкозы в крови у исследуемых полевок в годы

разной плотности населения выявило достоверно низкий его уровень при «пиках» численности популяции. В эти годы отлавливалось наибольшее количество зверьков с отчетливо выраженной гипогликемией. При низкой и средней численности полевок содержание сахара в крови у них было повышенным, но средний его уровень соответствовал нормальному (рис. 2 В).

Лейкоциты в крови. Количество лейкоцитов в периферической крови у животных как при остром, так и при хроническом стрессе, независимо от природы стрессора, возрастает за счет ускоренного их поступления из кроветворной ткани (Горизонтов и др., 1983; Neiman et al., 1991; Gabriel et al., 1992). Кроме того, к повышению количества лейкоцитов в крови приводят любой инфекционный и воспалительный процесс и нарушения центров их образования и созревания – костного мозга, тимуса и селезенки (Зимин, 1979; Гомеостаз, 1981). При этом отмечалось, что значительная часть лейкоцитарных клеток в крови может быть в незрелой форме, т.е. не выполняющих свою иммунную функцию. Попытки оценить изменчивость лейкоцитов в крови в некоторых природных популяциях мелких млекопитающих и связать ее с плотностью зверьков достаточно противоречивы (Kostelecka, Myrcha, 1967; Wolk, 1981; Лазуткин, 1997; Тарахтий и др., 2007; Тарахтий, Жигальский, 2014).

Анализ наших данных о содержании общих лейкоцитов в крови у красно-серых полевок в периоды разной плотности показал, что их средний уровень был достоверно выше в годы высокой численности (рис. 2 Г). В годы низкой и средней численности уровень лейкоцитов в крови был существенно ниже, но находился в диапазоне, как мы выявили ранее, нормального – 3500-4000 клеток/мл (Мосин, Лазуткин, 1985; Лазуткин, 1997).

Клеточность костного мозга. Гемоцитопоз в костном мозге довольно подробно изучен только у лабораторных животных. Хорошо известно, что в зависимости от напряженности и длительности стрессового воздействия кроветворная функция костного мозга последовательно проходит стадии от

мобилизации и резистентности до истощения и патологии (Горизонтов *и др.*, 1983; Гомеостаз, 1981). Тем не менее, процессы циркуляции кроветворных клеток между костным мозгом, периферической кровью, селезенкой и тимусом, в частности, при стрессе еще не вполне ясны. О костном мозге у мышевидных грызунов в природе практически ничего не известно и фактические данные о нем крайне фрагментарны (Чернявский, Лазуткин, 2004; Тарахтий *и др.*, 2007; Лазуткин *и др.*, 2016).

Следует отметить, что клеточность костного мозга у исследованных полевок была в обратных отношениях с содержанием лейкоцитов в крови. При сопоставлении с плотностью популяции общее количество клеток в костном мозге у зверьков по мере роста численности неуклонно снижалось и на стадии ее максимума оказалось минимальным. При этом в популяции значительно увеличилась доля зверьков с признаками истощения костного мозга. Выявлены достоверные различия данного показателя на каждой фазе цикла (рис. 2 Д).

Весовой индекс селезенки. При нарушениях или истощении работы костного мозга селезенка может альтернативно выполнять некоторые функции этого главного кроветворного органа (Гомеостаз, 1981). Снижение массы селезенки может свидетельствовать о повышенной мобилизации и, как следствие, снижением ее функций, вызванных многими неблагоприятными факторами – инфекциями, болезнями, повышенными физическими нагрузками и, наконец, стрессом (Гомеостаз, 1981).

Оценка веса селезенки у неполовозрелых особей исследуемой популяции красно-серой полевки при разном уровне плотности выявила достоверно низкий индекс этого органа в периоды высокой численности зверьков. В годы «депрессии» и «роста» численности средний уровень весового индекса селезенки в популяции *Cl. rufocanus* резко возрастал (рис. 2 Е).

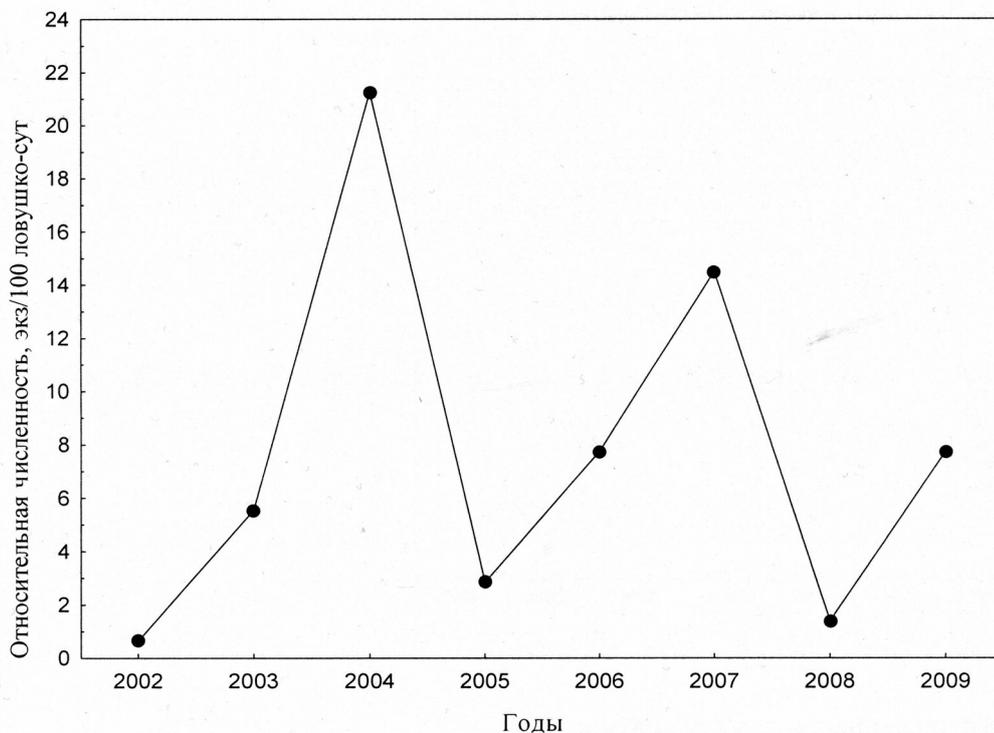


Figure 1. Динамика среднегодовой численности популяции красно-серой полевки в бассейне р. Буюнда (верховья р. Колыма) в 2002 – 2009 гг.

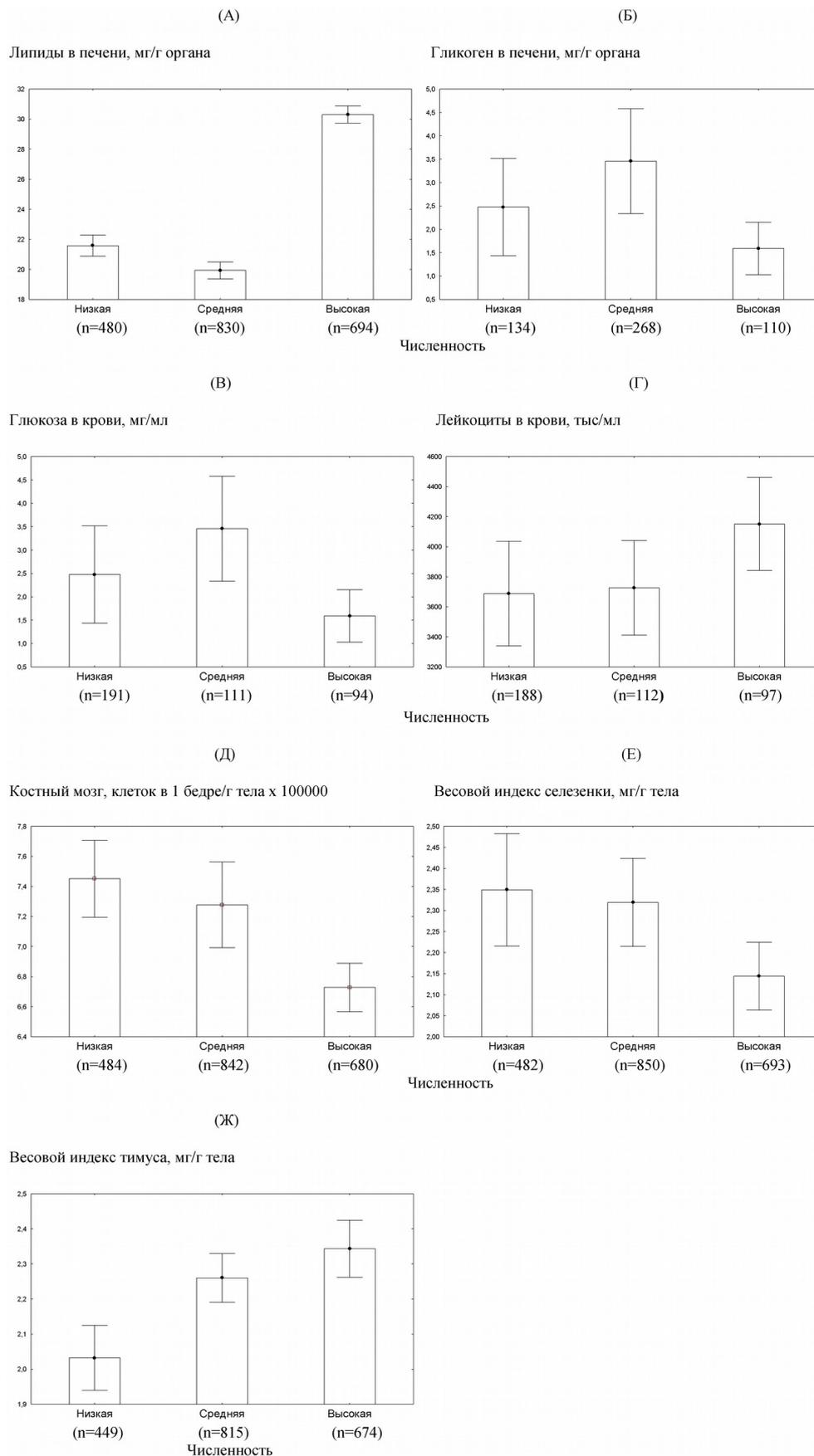


Figure 2. Изменчивость физиолого-биохимических показателей популяции красно-серой полевки в условиях разной численности (n – количество животных).

Весовой индекс тимуса. Опосредуя взаимодействие иммунной системы с другими важнейшими системами у молодого организма, тимус (вилочковая железа) у млекопитающих играет важную роль в функционировании иммунной системы и регуляции иммунного гомеостаза в целом (Горизонтов *и др.*, 1983). Данный орган в условиях нормального развития организма подвергается естественной возрастной инволюции. В природных популяциях грызунов, исключая единичные работы (Лазуткин *и др.*, 2016), этот орган практически не исследовался.

Сравнение весового индекса тимуса у неполовозрелых зверьков красно-серой полевки на разных фазах цикла выявило достоверно низкий его уровень при «депрессии». На стадиях «роста» и «пика» численности величина индекса этого органа была значительно выше (рис. 2 Ж). Мы связываем последовательное увеличение веса тимуса в фазах «роста» и «пика» численности с соответственным «торможением» и «блокированием» полового созревания исследуемых полевок, отмеченных в эти периоды (Лазуткин *и др.*, 2012). При этом, по нашему мнению, происходило нарушение нормальной физиологической инволюции тимуса.

CONCLUSIONS

Проведенный сравнительный анализ изменчивости рассмотренных физиолого-биохимических показателей у неполовозрелых сеголетов красно-серой полевки в исследованном районе свидетельствует о том, что физиологическое состояние популяции на разных стадиях численности своеобразно.

При низкой («депрессия») и средней («рост») численности зверьков, средние уровни всех исследованных физиологических показателей, по нашему мнению, соответствовали нормальным.

При достижении популяцией наивысшей плотности населения уровень всех энергетических показателей, каждый в отдельности и в своей совокупности, (максимальные количества липидов в печени, минимальные содержания гликогена в

печени и глюкозы в крови) по существующим представлениям свидетельствовал об испытании животными стрессового воздействия. В тоже время реакция системы крови у обследованных полевок (лейкоцитоз в периферической крови, резкое и существенное понижение кроветворных клеток в костном мозге и селезенке, задержка естественной физиологической атрофии тимуса) была характерна для крайне напряженного состояния их иммунной системы в целом.

Следует отметить, что по нашим наблюдениям (Лазуткин *и др.*, 2012) «пики» численности красно-серой полевки сопровождались как ранним прекращением размножения, так и крайне низкой последующей зимней выживаемостью зверьков. Выявленные нами плотно-зависимые стрессовые реакции в популяции *Cl. rufocanus* верховьев Колымы позволяют предполагать, что стресс, вызванный переуплотнением популяции, явился прямым фактором, как регуляции репродукции, так и существенным фактором повышенной смертности грызунов. По-видимому, данная связь является не односторонней, а имеет сложный взаимообусловленный причинно-следственный характер.

ACKNOWLEDGEMENTS

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ (№№ 02-04-48024, 07-04-00069, 08-04-10013к, 09-04-10015к, 18-04-00579) и грантов ДВО РАН (№№ 2007-2008-Р1-Гр0-СО6, 2007-Р3-Грд-СО6).

REFERENCES

- Гомеостаз (Под ред. П.Д. Горизонтова) (1981) М.: Медицина. 576.
- Горизонтов П.Д., Белоусова О.И., Федотова М.И. (1983) Стресс и система крови. М.: Медицина. 240.
- Евсиков В.И., Герлинская Л.А., Мошкин М.П., Плюсин Ю.М. (1986) Эндокринные и метаболические проявления стресса у водяной полевки. *Экология*. 4. 34-42.

- Жигальский О.А. (2002) Анализ популяционной динамики мелких млекопитающих. *Зоол. журн.* **81(9)**. 1078-1106.
- Зимин Ю.И. (1979) Иммуитет и стресс. *Итоги науки и техники. Серия Иммунология*. М.: ВИНТИ. 8. 173-198.
- Золотухина С.И. (1978) Динамика содержания гликогена в печени серых полевков. *Экология*. **2**. 102-105.
- Карасева Е.В., Телицина А.Ю. (1996) Методы изучения грызунов в полевых условиях: учеты численности и мечения. М.: Наука. 227.
- Лазуткин А.Н. (1997) Динамика численности и изменчивость эколого-физиологических показателей у лесных полевков (род *Clethrionomys*) в Северном Приохотье. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 1-23.
- Лазуткин А.Н., Ямборко А.В., Киселев С.В. (2012) Популяционная динамика лесных полевков (р. *Clethrionomys*) верховьев Колымы (р. Буюнда)/ *Вестник СВНЦ ДВО РАН*. **4**. 66-74.
- Лазуткин А.Н., Ямборко А.В., Киселев С.В. (2016) Энергетические и иммунные показатели красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) в условиях разной плотности популяции (бассейн р. Колыма). *Экология*. **6**. 461- 467.
- Лохмиллер Р.Л., Мошкин М.П. (1999) Экологические факторы и адаптивная значимость изменчивости иммунитета мелких млекопитающих. *Сибир. экол. журн.* **1**. 37-58.
- Мак В.В., Панов В.В., Добротворский А.К., Мошкин М.П. (2002) Сопряженная изменчивость иммунореактивности и агрессивности у самцов красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) и полевой мыши (*Apodemus agrarius*). *Зоол. журн.* **81(10)**. 1260-1264.
- Мосин А.Ф., Лазуткин А.Н. (1985) Физиологические и биохимические характеристики лесных полевков при разной плотности популяции. В кн.: *Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири*. Владивосток. ДВНЦ АН СССР. 10-23.
- Мосин А.Ф., Лазуткин А.Н., Чернявский Ф.Б. (1985) Об изменчивости некоторых физиологических и биохимических показателей у красной полевки в Приохотье. *Экология*. **4**. 44-48.
- Мошкин М.П., Добротворский А.К., Мак В.В., Панов В.В., Добротворская Е.А. (1995) Иммуореактивность полевков рода *Clethrionomys* на разных фазах популяционного цикла. *Докл. АН*. **345(2)**. 280-282.
- Новиков Е.А., Мошкин Н.П. (2009) Роль стресса в модификации отнотгенетических программ. *Журн. успехи совр. Биол.* **129(3)**. 227-238.
- Новиков Е.А., Панов А.А., Мошкин М.П. (2012) Плотностно-зависимые механизмы регуляции численности красной полевки (*Muodes rutilus*) в оптимальных и субоптимальных местообитаниях юга Западной Сибири. *Журн. общ. биол.* **73(1)**. 49-58.
- Ньюсхолм Э., Старт К. (1977) Регуляция метаболизма. М.: Мир. 346-356.
- Оленев Г.В., Григоркина Е.Б. (2014) Функциональные закономерности жизнедеятельности популяций грызунов в зимний период. *Экология*. **6**. 428-438.
- Панин Л.Е. (1983) Биохимические механизмы стресса. Новосибирск: Наука. 232.
- Роберман Н.П. (1976) Методика определения сахара в крови. *Проблемы эндокринологии*. **2**. 53-55.
- Роговин К.А., Мошкин М.П. (2007) Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (Штрихи к давно написанной картине). *Журн. общ. биологии*. **68(4)**. 244-267.
- Селье Г. (1960) Очерк об адаптационном синдроме. М.: Медгиз. 254.
- Тарахтий Э.А., Давыдов Ю.А., Кшнясев И.А. (2007) Межгодовая изменчивость показателей системы крови флуктуирующей популяции европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*). *Известия РАН*. **6**. 755-764.
- Тарахтий Э.А., Жигальский О.А. (2014) Исследование системы крови мелких млекопитающих, обитающих на территориях с низкой плотностью радиационного загрязнения. *Журн. успехи совр. биол.* **134(4)**. 424-432.
- Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н. (2004) Циклы

- леммингов и полевков на Севере. Магадан: ИБПС СВНЦ ДВО РАН. 150.
- Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н., Мосин А.Ф. (2003) Изменчивость некоторых физиолого-биохимических показателей флуктуирующей популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus*). *Известия РАН*. **1**. 356-364.
- Шилов И.А. (1972) Опыт физиологической оценки некоторых форм популяционных отношений у мелких грызунов. *Бюл. МОИП. Отд. Биол.* **77(3)**. 7-16.
- Шилов И.А. (1984) Стресс – как экологическое явление. *Зоол. журн.* **63(6)**. 805-812.
- Barnett S.A., Eaton J.C., Mc Callum N.M. (1960) Physiological effects of "Social Stress" in wild rats. II Liver glycogen and blood glucose. *J. Psychosomatic Res.* **4**. 251-260.
- Boonstra R., Boag P. (1992) Spring declines in *Microtus pennsylvanicus* and the role of steroid hormones. *J. Animal Ecology*. **61(2)**. 339-352.
- Canal G., Delattre J., Girard M.L. (1972) Acquisitions nouvelles dans le dosage des lipids totaux de serum: description d'une methode nephelotrique. 1. Technique manuelle. *Ann. Biol. Clin.* **30**. 325-332.
- Christian J.J. (1950) The adrenal-pituitary system population cycles in mammals. *J. Mammal.* **31(3)**. 241-259.
- Christian J.J. (1963) Endocrine adaptive mechanisms and physiologic regulation of population growth. *Physiological Mammalogy*. **1**. 189-353.
- Creel S. (2001) Social dominance and stress hormones. *Trends in Ecol. Evol.* **16**. 491-497.
- Davidson M. B., Berliner J.A. (1974) Acute effects of insulin on carbohydrate metabolism in rat liver slices: independence from glucagon. *Am. J. of Physiol.* **227**. 79-87.
- Dubuc P.U., Risimaki S., Cahn P.J., Willis P.L. (1983) Glucosetolerance in aging obese (ob/ob) and lean mice. *Hormone Metabol. Res.* **15**. 120-123.
- Gabriel H., Urhansen A., Kindermann W. (1992) Mobilisation of circulating leucocyte and lymphocyte subpopulations during and after short, anaerobic exercise. *Eur. J. Appl. Physiol.* **65**, 164-170.
- Goda T., Takase S., Yokogoshi H., Mita T., Isemura M., Hoshi T. (1991) Changes in hepatic metabolism through simulated weightlessness: decrease of glycogen and increase of lipids following prolonged immobilisation in the rat. *Res. Exp. Med.* **191**. 189-199.
- Harper J.M., Austad S.N. (2000) Fecal glucocorticoids: a noninvasive method of measuring adrenal activity in wild and captive rodents. *Physiol. Biochem. Zool.* **73(1)**. 12-22.
- Kostelecka-Myrcha A., Myrcha A. (1967) Seasonal variability of the leukocyte count in the bank vole *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). *Bull. Acad. Pol. Sci.* **15(11)**. 669-773.
- Lee A.K., McDonald J.K. (1985) Stress and population regulation in small mammals. *Oxford Rev. Reprod. Biol.* **7**. 261-304.
- Neiman D. C., Nehlsen-Cannarella S.L., Dononue K. M., Chritton D.B.W., Haddock B.L., Stout R.W., Jerry W. Lee J.W. (1991) The effects of acute moderate exercise on leukocyte and lymphocyte subpopulations. *Med. Sci. Sports Exerc.* **23(5)**. 578-585.
- Wolk E. (1981) Seasonal and age changes in leucocyte indices in shrew. *Acta Theriol.* **26(8)**. 219-229.