

0- 769581

На правах рукописи



**Байтимирова
Екатерина Александровна**

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
РЕПРОДУКТИВНОЙ ФУНКЦИИ САМОК РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ
НА ТЕРРИТОРИЯХ ПРИРОДНЫХ БИОГЕОХИМИЧЕСКИХ
ПРОВИНЦИЙ**

03.00.16 – экология

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Пермь – 2008

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных
Уральского отделения Российской Академии Наук

Научный руководитель -

доктор биологических наук,
профессор
Жигальский Олег Антонович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
профессор
Шепель Александр Иванович

кандидат биологических наук,
Шейко Лидия Дмитриевна

Ведущая организация: –

Уральский государственный
педагогический университет

Защита состоится 15 мая 2008 г. в 13.30 часов на заседании Диссертационного совета Д 212.189.02 при Пермском государственном университете: 614990, г.Пермь, ул. Букирева, 15; факс (342) 2371611; e-mail: novoselova@psu.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Пермского государственного университета.

Автореферат разослан « 27 » марта 2008 г.

НАУЧНАЯ БИБЛИОТЕКА КГУ



0000431858

Ученый секретарь
Диссертационного совета
доктор биологических наук, доцент

Новоселова Новоселова Л.В.

Актуальность проблемы. Проблема влияния на состояние биоты химических элементов широко обсуждается (Вернадский, 1980; «Environmental...», 1982; Антонов, 1999; Ермаков, 1999; Агаджанян, 2001, Гичев, 2003; Янин, 2003). Исследование приспособлений животных к обитанию в условиях избытка тяжелых металлов проводится в основном на техногенно загрязненных территориях, тогда как мало изученным остается воздействие на биоту геохимического фактора естественной природы. Вместе с тем, естественное содержание химических элементов в почвах отдельных районов может превосходить ПДК в сотни раз. Согласно концепции биогеохимического районирования районы, для которых характерно избыточное поступление химических элементов в пищевую цепь преимущественно из подстилающей горной породы, относят к природным биогеохимическим провинциям (Башкин, 2004).

В настоящей работе основное внимание уделено изучению репродуктивной функции млекопитающих на территориях природных биогеохимических провинций с избыточным почвенным содержанием кобальта, никеля и хрома. Биологическое действие этих элементов чрезвычайно важно. Кобальт активизирует процессы кроветворения, ускоряет рост и основной обмен. Хром участвует в обмене нуклеиновых кислот и регуляции деятельности щитовидной железы. Никель влияет на окислительные процессы. Вместе с тем показано, что действие тяжелых металлов на организм животного негативно отражается на репродуктивной системе (Плетнева, 1989; Чернишова, 1994; Иваницкая, 2001).

Следует отметить, что благополучие популяции в основном определяется процессами смертности и воспроизводства, поэтому комплексное изучение особенностей физиологических механизмов динамики численности и адаптивных изменений морфофункционального состояния репродуктивной системы млекопитающих остается актуальным для оценки состояния биоты в районах природных биогеохимических провинций.

Объект исследований - европейская рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780), которая принадлежит к массовым широко распространенным видам мелких лесных грызунов.

Цель работы – анализ морфофизиологических особенностей животных и морфофункционального состояния репродуктивной системы самок рыжей полевки на территориях природных биогеохимических провинций с избыточным содержанием никеля, кобальта и хрома.

Задачи:

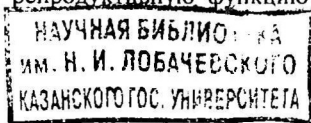
1. Оценить содержание тяжелых металлов в организмах животных, обитающих на территории естественной геохимической аномалии и на фоновом участке.
2. Исследовать демографические параметры популяций рыжей полевки, населяющих изучаемые районы.
3. Изучить морфофизиологические особенности животных в районах природных биогеохимических провинций и на фоновом участке.
4. Оценить морфофункциональные характеристики яичников животных, обитающих на аномальных участках и фоновой территории.
5. Описать особенности репродуктивной функции самок рыжей полевки на территориях биогеохимических провинций природного происхождения.

Научная новизна. В работе впервые описаны морфофизиологические особенности животных в районах природных биогеохимических провинций. Выявлены механизмы изменения функциональной активности яичника и плодовитости у рыжей полевки в условиях природных биогеохимических провинций с избыточным содержанием никеля, кобальта и хрома.

Обнаружено, что интенсивность процесса фолликулогенеза у беременных самок на аномальных участках в отличие от фоновой территории не зависит от плотности популяции.

На территориях природных биогеохимических провинций у неполовозрелых самок рыжей полевки показано увеличение количества и размеров фолликулов в яичниках, что свидетельствует об ускорении их полового созревания.

Практическая значимость работы. Результаты, изложенные в диссертационной работе, могут быть использованы для оценки воздействия геохимического фактора на репродуктивную функцию млекопитающих и состояние



биоты в целом. Результаты работы могут быть включены в курсы биогеохимии, и экологической физиологии, преподаваемые в ВУЗах.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. В районах природных биогеохимических провинций у рыжей полевки происходит увеличение индексов надпочечника, почки, семенника, снижение индекса упитанности и гепатосупраренального коэффициента.

2. На территории природной биогеохимической провинции обнаружено увеличение потенциальной плодовитости рыжей полевки, низкий уровень до-имплантационной гибели, снижение численности при более высоких значениях фактической плодовитости.

3. У беременных самок на территориях природных биогеохимических провинций интенсивность процесса фолликулогенеза не зависит от фазы численности популяции.

4. На территориях природных биогеохимических провинций в яичниках неполовозрелых самок рыжей полевки обнаружено увеличение количества и размеров фолликулов

Апробация работы. Основные положения диссертации были изложены на следующих конференциях: «Биология – наука XXI века» (Пушино, 2003), «Проблемы глобальной и региональной экологии» (Екатеринбург, 2003), «Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты» (Екатеринбург, 2004), «Экология от генов до экосистем» (Екатеринбург, 2005), «Демидовские чтения» (Екатеринбург, 2006), «Проблемы популяционной экологии животных» (Томск, 2006), «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 2007), «Экология: от Арктики до Антарктики» (Екатеринбург, 2007).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 14 работ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, выводов и приложения. Работа изложена на 132 страницах машинописного текста, иллюстрирована 23 таблицами и 27 рисунками. Библиографический список включает 242 источника, в том числе 60 на иностранных языках.

Глава 1. Обзор литературы

В подглавах 1.1.-1.8. приводятся сведения о современной концепции биогеохимического районирования, регуляции фолликулогенеза и действии различных факторов на репродуктивную функцию мелких млекопитающих.

Глава 2. Материал и методы исследований

2.1. Характеристика изучаемых районов и анализ проб для биогеохимических исследований. Исследования проводились на трех территориях (2 аномальных участка и 1 фоновый), расположенных в южно-таежном округе Среднеуральской низкогорной провинции Уральской горно-лесной области в зоне произрастания горных темнохвойных лесов. Для выделения геохимически аномальных районов были проанализированы данные опробования почв спектральным полуколичественным методом на территории Свердловской области, предоставленные НПФ «Уральская гидрогеологическая экспедиция». Районы работ аналогичны друг другу по особенностям рельефа, направлению преобладающих ветров, лесорастительным условиям, расположению источников техногенного загрязнения (Климатологический справочник..., 1956; Лесорастительные..., 1973; Лукьянец, 1979). Исследуемые участки различаются типом подстилающих горных пород. На аномальных участках в окрестностях п. Уралец (участок 1) и д. Анатольская (участок 2) Горнозаводского района Свердловской области (57°40' с.ш. 59°40' в.д.; 57°40' с.ш. 60°07' в.д. соответственно) основными подстилающими породами являются ультраосновные породы (пироксениты, дуниты, серпентиниты), которые характеризуются высокими концентрациями Ni, Co, Cr (Ковда, 1985; Государственная геологическая..., 2000). Участок, расположенный в юго-восточной части Висимского государственного природного биосферного заповедника (57°21' с.ш. 59°48' в.д.), использовался в качестве фонового. На фоновой территории основными подстилающими горными породами являются габбро, диориты, гранитоиды (Турков, 1977; Государственная геологическая..., 2000). Площадь участка 1 составляет 44 км², участка 2 - 43 км², фонового – 36 км². Оценку содержания тяжелых металлов в пе-

чени рыжей полевки на исследуемых территориях проводили методом атомно-абсорбционной спектрометрии.

2.2. Объем работы. В основе диссертационной работы лежат собственные данные и данные по морфофизиологии и численности популяций за 2001, 2003 г.г., предоставленные к.б.н. Е.В. Михеевой. Всего отработано 5500 ловушко-суток. Для оценки морфофизиологических параметров использовали животных, отловленных давилками, для изучения гистологических особенностей яичников – живоловками и давилками (без признаков трупного окоченения). Отлов животных осуществляли не менее чем в трех километрах от границ аномальной зоны. Оценку морфофизиологических параметров провели у 323 полевок; исследование плодовитости и эмбриональной смертности – у 45, морфофункциональных характеристик яичника – у 61.

2.3. Демографические характеристики исследуемых популяций рыжей полевки. Отлов мелких млекопитающих проводили общепринятыми методами (Методы..., 1952; Новиков, 1953; Карасева, 1996). Животных отлавливали в годы «пика» (2001, 2004), «роста» (2003, 2006) и «депрессии» (2002, 2005) численности популяции. Фазы популяционного цикла определяли с учетом демографической структуры популяции и относительной численности (Жигальский, 2000). В ходе анализа относительного обилия рыжей полевки отмечено статистически значимое снижение численности популяций рыжей полевки в районах природных биогеохимических провинций (участок 1 и 2) по сравнению с фоновым участком (критерий χ^2 , $p < 0.05$, табл. 1).

Таблица 1

Численность рыжей полевки на территориях природных биогеохимических провинций (участок 1 и 2) и фоновом участке

Район / год	Относительное обилие, ос./100 лов.-сут.					
	2001	2002	2003	2004	2005	2006
Фон	40	–	5	22	0	13.5
Участок 1	12.5	0.5	3	11.5	–	–
Участок 2	–	–	–	5.5	0.5	2.3

Примечание: прочерк означает отсутствие данных

2.4. Морфофизиологические показатели рыжей полевки. При анализе морфофизиологических характеристик рыжей полевки использовали метод морфофизиологических индикаторов С.С. Шварца (Шварц, 1968) и его модификации (Lidicker, 1973; Корнеев, 1980).

2.5. Оценка плодовитости рыжей полевки. Фактическая (подсчет в матке числа плодов) и потенциальная (подсчет желтых тел в яичниках) плодовитости исследовались только на беременных самках (Тупикова, 1956).

2.6. Оценка морфофункционального состояния яичников. Количественную оценку числа желтых тел фолликулов, измерение их максимальных диаметров проводили на серийных срезах по стандартной методике (Саноцкий, 1970; Волкова, 1982; Бессалова, 2006) с использованием программного продукта Siams PHOTOLAB в соответствии с общепринятыми рекомендациями (Автандилов, 1990; Волкова, 1990). Чтобы исключить влияние особенностей овариального цикла половозрелых животных оценку интенсивности процесса фолликулогенеза проводили только у беременных самок. Для более точного учета количества фолликулов создана коллекция микрофильмов гистологических препаратов яичников.

2.7. Статистический анализ данных. Для статистической обработки данных использовали пакет прикладных программ Statistica 5.5, применяли критерий χ^2 , критерий Манна-Уитни, многофакторный многомерный дисперсионный анализ (Гланц, 1998; Реброва, 2002). При проверке гипотез о значимости факторов выбран 5%-ный уровень значимости.

Глава 3. Накопление тяжелых металлов в тканях растений и животных на территориях биогеохимических провинций

На основании анализа данных, предоставленных НПФ «Уральская гидрогеологическая экспедиция», выделена естественная геохимическая аномалия в окрестностях деревни Анатольская (участок 2) Горнозаводского района Свердловской области с избыточным почвенным содержанием Ni, Co и Cr, максимальные концентрации которых превышают среднеуральские фоновые значения в 66.7, 20, 20 раз соответственно (Михеева, 2000; Байтимилова, 2005). Мак-

симальные концентрации сопутствующих элементов (Cu, Zn, Pb) выше в 5, 6 и 4 раза соответственно. Концентрации других элементов не превышают среднеуральские фоновые значения. Содержание тяжелых металлов в печени рыжих полевок на аномальном участке значимо выше по сравнению с фоновой территорией (Co: $F(1, 24) = 7.04, p = 0.01$; Ni: $F(1, 24) = 0.01, p = 0.94$; Cr: $F(1, 24) = 6.56, p = 0.02$) (табл. 2).

Таблица 2.

Концентрация тяжелых металлов в печени рыжей полевки на аномальном (над чертой) и фоновом (под чертой) участках, мкг/г.

Элементы	Среднее \pm ст. ош.	Минимум	Максимум
Co	<u>3.68\pm0.34</u>	<u>1.11</u>	<u>6.59</u>
	1.70 \pm 0.22	0.71	2.70
Ni	<u>8.77\pm0.91</u>	<u>2.79</u>	<u>17.86</u>
	7.88 \pm 1.13	2.86	15.80
Cr	<u>21.20\pm2.6</u>	<u>6.48</u>	<u>50.60</u>
	6.80 \pm 1.68	2.48	10.90

Примечание: здесь и далее жирным шрифтом отмечены статистически значимые различия.

В соответствии с биогеохимической типологией, (Виноградов, 1949; «Геологический словарь», 1973; Башкин, 2004) и на основании анализа содержания тяжелых металлов в печени рыжей полевки исследуемый район (участок 2) был отнесен к природной биогеохимической провинции с избыточным содержанием никеля, кобальта и хрома. Участок 1 на том же основании отнесен к природным биогеохимическим провинциям по результатам ранее проведенных исследований (Михеева, 2000, 2001, 2002, 2006).

Глава 4. Морфофизиологические показатели рыжей полевки в районах природных биогеохимических провинций

Общее физиологическое состояние и интенсивность процессов метаболизма рыжей полевки в районах биогеохимических провинций и на фоновой территории оценивали по следующим морфофизиологическим характеристикам: отношение массы к длине тела (индекс упитанности), индексы печени, надпочечника, семенника, гепатосупраренальный коэффициент.

С помощью многомерной модели дисперсионного анализа выявлено, что геохимические условия влияют на изменение морфофизиологических характеристик рыжей полевки, наряду с плотностью популяции, полом и репродуктивным статусом животного (табл. 3). Оценка результатов сравнения значений индексов почки, надпочечника, упитанности и гепатосупраренального коэффициента по участкам при помощи точечного критерия НСР (наименьшая существенная разница), показала значимое различие в вариантах участок 1- фон, участок 2-фон ($p < 0.05$).

Таблица 3

Результаты дисперсионного анализа изменчивости морфофизиологических показателей рыжей полевки. Частные эффекты «геохимического фактора»

Параметры	Средние невзвешенные (участок 1 / участок 2 / фон)	F (2,267)	P
Индекс печени, ‰	67.08 / 65.43 / 69.59	1.57	0.21
Индекс почки, ‰	7.93 / 8.09 / 7.28	8.84	<0.01
Индекс надпочечника, ‰	0.41 / 0.35 / 0.30	16.45	0.02
Индекс упитанности	2.06 / 2.00 / 2.15	4.31	0.01
Гепатосупраренальный коэффициент	214.67 / 239.40 / 268.21	5.77	<0.01
Индекс семенника, ‰, (2, 131)	10.57 / 11.53 / 9.0	5.37	0.01

В районах природных биогеохимических провинций с избыточным содержанием никеля, кобальта, хрома у рыжей полевки возрастает относительная масса почки, что свидетельствует об интенсификации метаболизма. Обнаружено увеличение индекса надпочечника, снижение индекса упитанности и гепатосупраренального коэффициента, что может быть связано с увеличением энергетических затрат животных при избытке тяжелых металлов в окружающей среде. Кроме того, в экстремальных геохимических условиях у самцов рыжей полевки происходит увеличение индекса семенника, что, вероятно, обеспечивает более высокий репродуктивный успех животных.

При изучении воздействия плотности популяции на морфофизиологические характеристики животных установлено статистически значимое снижение

индекса надпочечника животных на фазе «пика» численности популяции ($F(1, 267) = 8.75, p < 0.01$). В год «пика» численности, как на аномальных участках, так и на фоновой территории в отловах преобладали неполовозрелые животные (78% в 2004 году на участке 2; 67% и 61% в 2001 и 2004 годах соответственно на участке 1; 76% и 71% в 2001 и 2004 годах соответственно на фоновом участке). В связи с этим, подавляющее большинство животных в год «пика» численности характеризовалось низкой интенсивностью обменных процессов, что и обусловило невысокие показатели относительного веса надпочечника.

Полученные результаты по изменчивости морфофизиологических характеристик животных в зависимости от их репродуктивного статуса и пола согласуются с данными других исследователей (Шварц, 1968; Чернявский, 1982; Ермакова, 1991; Игнатова, 2003; Михеева, 2003).

Глава 5. Плодовитость и эмбриональная смертность

Проведена оценка потенциальной и фактической плодовитости самок рыжей полевки, обитающих в районах биогеохимических провинций и на фоновом участке. Значимых различий по потенциальной и фактической плодовитости между перезимовавшими и сеголетками на разных фазах численности не обнаружено ($p > 0.05$). Потенциальная плодовитость у самок, обитающих в районах природных биогеохимических провинций, увеличивается. Однако значимые различия обнаружены лишь в варианте фон (5.4 ± 0.22) – участок 2 (6.9 ± 0.30) ($U=19.50, Z= - 2.92, p < 0.05$). Фактическая плодовитость выше у полевок, населяющих районы природных биогеохимических провинций ($5.7 \pm 0.22, 6.1 \pm 0.52, 4.8 \pm 0.23$, участки 1, 2, фон соответственно). Различия в отмеченных группах значимы: участок 1 – фон ($U=90.5, Z=2.45, p < 0.05$), участок 2 – фон ($U=36.0, Z=2.0, p < 0.05$).

Доимплантационная смертность у самок на участках 1 и 2 в 1,8 и 2,4 раза ниже по сравнению с фоновой территорией, так же как и доля самок с доимплантационной смертностью. Следует также отметить, что численность рыжей полевки выше на фоновой территории по сравнению с аномальными участками (табл. 1). Снижение численности при более высоких значениях фактической

плодовитости связано с повышенным уровнем постнатальной смертности животных на территориях природных биогеохимических провинций.

Случаи резорбции эмбрионов у животных с участка 1 отсутствовали. На участке 2 и фоновой территории отмечены единичные случаи и наблюдается лишь тенденция увеличения резорбции эмбрионов на участке 2 по сравнению с фоновой территорией. Следовательно, оценить вклад постимплантационной гибели в общую эмбриональную смертность на данном этапе исследования не представляется возможным.

Глава 6. Морфофункциональные особенности яичника рыжей полевки на территориях природных биогеохимических провинций

Для оценки интенсивности процесса фолликулогенеза в яичниках беременных и неполовозрелых самок рыжей полевки (рис. 1) подсчитывали количество однослойных, вторичных (компактные, полостные) и третичных фолликулов. Измеряли максимальные диаметры компактных и полостных фолликулов (рис. 2).

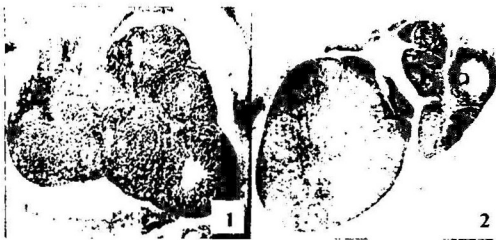


Рис.1. Поперечный срез яичника рыжей полевки: 1 - яичник неполовозрелой самки ув.х 77; 2 - яичник самки на стадии беременности ув.х 56;

Мы сочли возможным объединить данные для беременных самок разного возраста (сеголетки и перезимовавшие), поскольку значимых различий по оцениваемым признакам не обнаружено. Для исключения влияния возрастных особенностей на функциональную активность яичника у неполовозрелых самок рыжей полевки были отобраны однемесячные особи близкие по весу (14-19 грамм) (Пождаев, 1967; Umezu, 1968; Наумова, 1976; Шварева, 1982; Волкова, 1983, 1990).

Оценка интенсивности фолликулогенеза у беременных самок проведена в фазы «пика» и «роста» численности, у неполовозрелых самок только в фазу «пика», поскольку поимки самок в фазу «депрессии» были единичны, а в фазу «роста» неполовозрелые животные практически не встречались.

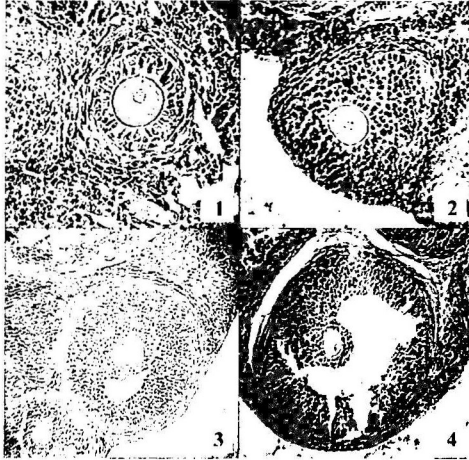


Рис.2. Поперечный срез яичника рыжей полевки: 1 – однослойный фолликул, ув. 175; 2 – вторичный (компактный) фолликул, ув. 105; 3 – вторичный (полостной) фолликул, ув. 77; 4 – третичный фолликул, ув. 77.

6.1. Анализ количества фолликулов в яичниках самок рыжей полевки на стадии беременности. С помощью многомерной модели дисперсионного анализа не выявлено статистически значимого различия количества фолликулов у беременных самок в зависимости от геохимического фактора. При этом трехфакторное взаимодействие «геохимический фактор», «фаза цикла», «тип фолликула» и парные сравнения количества фолликулов для разных фаз ($U=3.50$, $Z= 2.02$, $p=0.04$), позволяют утверждать, что на фоновой территории происходит значимое увеличение количества вторичных фолликулов в фазу «роста» численности популяции (рис.3).

Известно, что интенсивность фолликулогенеза определяется колебаниями активности коры надпочечников на разных фазах численности популяции. Максимальное количество фолликулов отмечают в фазу роста численности популяции, минимальное - на пике, поскольку происходит усиление функционального напряжения коры надпочечника связанное с действием плотности по-

пуляции (Шварева, 1982). Данные по фолликулогенезу самок с фонового участка отражают эту закономерность.

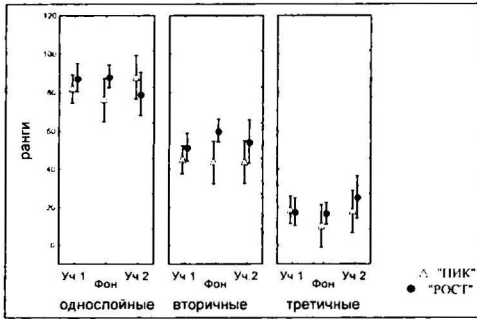


Рис. 3. Количество фолликулов в яичнике рыжей полевки (средние \pm 0.95 доверительный интервал) при взаимодействии факторов «фаза популяционного цикла», геохимического фактора и фактора «тип фолликула». $F(4, 84) = 0.88$ ($p = 0.48$).

У животных с аномальных участков подобной зависимости количества фолликулов от плотности популяции не наблюдается.

Количество однослойных и третичных фолликулов в яичниках самок на всех участках примерно одинаково. Это связано с тем, что факторы, определяющие начало роста и дифференцировки примордиальных фолликулов гормонально независимы (Боярский, 1997; Baker, 1999), а развитие полостных фолликулов подавляется во время беременности специфической протеазой, выделяемой желтым телом, и ингибинами, синтезируемыми плацентой (Weestergaad, 1990; Mason, 1995; Groome, 1996; Erickson, 2001). Этот механизм позволяет фолликулам достаточно долго находиться на данной стадии при беременности.

6.2. Анализ размеров фолликулов в яичниках самок рыжей полевки на стадии беременности. С помощью многомерной модели дисперсионного анализа обнаружено увеличение максимальных диаметров компактных фолликулов у беременных самок на фоновой территории в фазу «роста» численности популяции по сравнению с «пиком» (рис. 4). Увеличение размеров именно компактных фолликулов в фазу «роста» на фоновой территории связано с особенностями функционирования организма самок во время беременности, отмеченных ранее (Weestergaad, 1990; Mason, 1995; Groome, 1996; Erickson, 2001). На участках природных биогеохимических провинций не отмечено статистиче-

ски значимых различий по размерам компактных и полостных фолликулов на разных фазах численности.

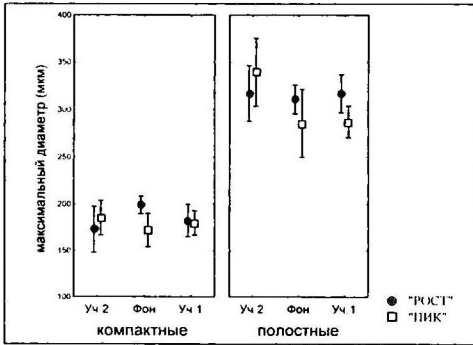


Рис.4. Максимальный диаметр фолликулов в яичнике рыжей полевки (средние \pm 0.95 доверительный интервал) при взаимодействии факторов «фаза популяционного цикла», геохимического фактора и фактора «тип фолликула». $F(2,421) = 0.87$ ($p = 0.42$).

6.3. Оценка количества фолликулов у неполовозрелых самок рыжей полевки. Известно, что процесс полового созревания начинается с увеличения секреции гонадотропинов гипофизом (Теппермен, 1989). По мере увеличения секреции фолликулостимулирующего гормона (ФСГ) нарастает интенсивность фолликулогенеза. При этом уровень синтеза эстрадиола в фолликуле растет экспоненциально и строго коррелирует с диаметром фолликула (Ginter, 1996; Levy, 2000).

В результате анализа количества фолликулов у неполовозрелых самок рыжей полевки обнаружено увеличение количества вторичных и третичных фолликулов у животных, обитающих в районах природных биогеохимических провинций (участок 1 и 2) по сравнению с фоновым участком (табл. 4).

Таблица 4

Результаты дисперсионного анализа изменчивости количества фолликулов в яичнике рыжей полевки (неполовозрелость). Все эффекты

Источник дисперсии	$F(2,61)$	p
1 (Геохимический фактор)	12.01	<0.01
2 (Тип фолликула)	355.03	<0.01
12 (4,61)	4.26	<0.01

Количество вторичных и третичных фолликулов коррелирует с уровнем гормональной активности яичников (Umezui, 1968). Поэтому, преобладание более зрелых форм фолликулов в яичниках одномесячных самок на участках 1 и 2 свидетельствует о повышенной, по сравнению с фоновой территорией, активности их гонад и, вероятно, об ускорении полового созревания животных в районах с избыточным почвенным содержанием кобальта, никеля и хрома.

6.4. Оценка размеров фолликулов у неполовозрелых самок рыжей полевки. Анализ размеров фолликулов у неполовозрелых самок с помощью многомерного дисперсионного анализа выявил более высокие значения максимальных диаметров компактных и полостных фолликулов в яичниках неполовозрелых самок, обитающих в районах природных биогеохимических провинций, по сравнению с фоновым участком (табл. 5).

Таблица 5

Результаты дисперсионного анализа изменчивости максимальных диаметров фолликулов рыжей полевки (неполовозрелость). Все эффекты

Источник дисперсии	$F(2,273)$	p
1 (Геохимический фактор)	17.57	<0.01
2 (Тип фолликула) (1,273)	494.59	<0.01
12	3.99	0.02

Таким образом, увеличение, как размеров фолликулов, так и их количества свидетельствует об интенсификации процесса фолликулогенеза в яичниках неполовозрелых самок на участках 1 и 2. Следует отметить, что анализ демографической структуры популяций рыжей полевки не выявил увеличения доли половозрелых сеголетков на территориях биогеохимических провинций по сравнению с фоновым участком, что, возможно, также связано с высокой постнатальной смертностью животных в данных районах.

6.5. Сравнительный анализ количества и размеров фолликулов у половозрелых и неполовозрелых самок рыжей полевки. В результате сравнительного анализа изменчивости показателей интенсивности фолликулогенеза у половозрелых и неполовозрелых самок установлено, что количество фоллику-

лов в яичниках беременных и неполовозрелых примерно одинаково. По-видимому, это объясняется тем, что развитие фолликулов в яичниках неполовозрелых животных неизбежно заканчивается атрезией (Волкова, 1983), а также особенностями функционирования организма самок во время беременности, описанными выше (Weestergaad, 1990; . Mason, 1995; Groome, 1996; Erickson, 2001).

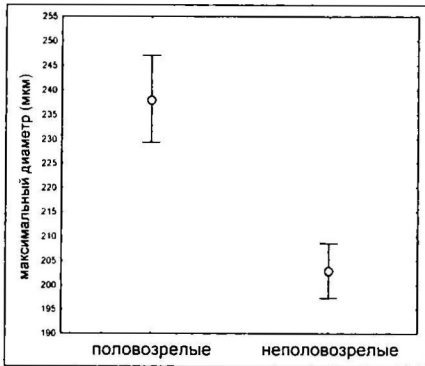


Рис.5. Максимальный диаметр фолликулов в яичниках самок рыжих полевок (средние невзвешенные \pm 0.95 доверительный интервал) при действии фактора «репродуктивный статус». $F(1,443) = 43.52$ ($p < 0.00$).

Однако размеры фолликулов значимо выше у половозрелых, чем у неполовозрелых (рис. 5). Это связано с тем, что интенсивность секреции ФСГ и лютеинизирующего гормона (ЛГ) у неполовозрелых самок низка и недостаточна для полноценного развития фолликулов (Теппермен, 1989).

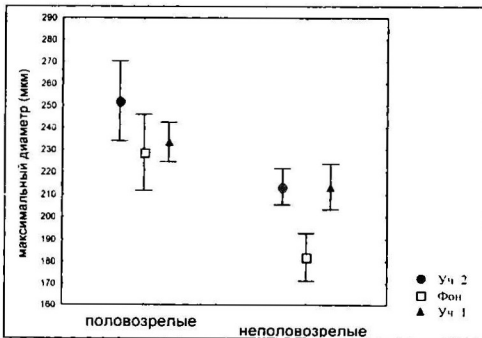


Рис.6. Максимальный диаметр фолликулов в яичниках самок рыжих полевок (средние невзвешенные \pm 0.95 доверительный интервал) при взаимодействии факторов «репродуктивный статус» и геохимического фактора.

$F(2,443) = 2.75$ ($p = 0.07$).

Вместе с тем, значения максимальных диаметров фолликулов неполовозрелых самок с участков 1 и 2 приближаются к размерам фолликулов половозрелых самок (рис. 6).

Этот факт также свидетельствует об ускорении полового созревания животных на территориях природных биогеохимических провинций с повышенным содержанием кобальта, никеля и хрома.

Заключение

Влияние геохимических факторов на репродуктивную функцию млекопитающих приобретает все большее значение в современных условиях высокой антропогенной нагрузки на биосферу. В то время как техногенно загрязненные районы привлекают внимание исследователей, относительно мало изученным остается воздействие на репродуктивную функцию животных естественного геохимического фактора. Данная работа выполнена на территориях двух природных биогеохимических провинций, приуроченных к типичным, распространенным на Урале ультраосновным горным породам.

В исследуемых районах обнаружено избыточное содержание никеля, кобальта, хрома в тканях растений и животных. Однако признаков эндемических заболеваний не выявлено.

Ранее показано, что действие геохимического фактора естественной природы может вызвать изменения морфофизиологических индикаторов животных (Шварц, 1954; Сюзюмова, 1983; Карагезян, 1987; Михеева, 2003). В результате наших исследований у рыжей полевки отмечено возрастание относительной массы почки, что свидетельствует об интенсификации метаболизма. Обнаружено увеличение индекса надпочечника, снижение индекса упитанности и гепатосупраренального коэффициента, что можно объяснить увеличением энергетических затрат животных при избытке тяжелых металлов в окружающей среде. Кроме того, в экстремальных геохимических условиях у самцов рыжей полевки обнаружено увеличение индекса семенника, что, возможно, обеспечивает более высокий репродуктивный успех животных (Пескова, 2004).

Увеличение энергозатрат в организме животных на территориях природных биогеохимических провинций, возможно, является результатом тканевого дефицита энергии, поскольку тяжелые металлы влияют на процессы тканевого дыхания и энергетический метаболизм клеток (Общая токсикология..., 2002).

Плодовитость животных является одной из основных характеристик, влияющих на динамику численности мелких млекопитающих, а гибель эмбрионов вносит существенный вклад в изменение величины выводка многоплодных животных (Северцов, 1941). При этом известно, что адаптивные изменения морфофункционального состояния репродуктивной системы млекопитающих могут быть вызваны широким спектром воздействующих факторов, как эндогенной, так и экзогенной природы, в том числе и действием тяжелых металлов (Кубанцев, 1972; Наумов, 1976; Ершев 1980; Европейская..., 1981; Плетнева 1989; Чернишова, 1994; Иваницкая, 2001; Чернявский, 2004). Нами в районе биогеохимической провинции обнаружено увеличение потенциальной и фактической плодовитости, снижение доимплантационной смертности и доли самок с доимплантационной гибелью. Ранее было показано, что на территории изучаемой природной биогеохимической провинции происходит интенсификация функциональной активности щитовидной железы (Михеева, 2006). Вероятно, это является одной из причин повышения потенциальной плодовитости у самок рыжей полевки в районах биогеохимических провинций, поскольку известно, что гормоны щитовидной железы увеличивают количество овуляций (Ахметов, 1978; Шварева, 1980) и влияют на способность ооцитов к оплодотворению (Goldman, 1993; Wakim, 1995).

Кроме того, согласно современным представлениям молекулярной биологии экспрессия BMP 15(CDF9B) гена важна для регуляции числа овулирующих ооцитов. Показано, что у гетерозиготных животных по гену BMP15 происходит увеличение количества овулирующих ооцитов (Dube, 1998; Nishi, 1999; Pasquale, 2004). Возможно, в популяциях рыжей полевки на территориях природных биогеохимических провинций, имеет место отбор гетерозиготных особей по данному признаку, обладающих повышенной плодовитостью.

Успех процесса имплантации определяется многими факторами, в том числе и концентрацией в крови эстрогена, поскольку он участвует в становлении рецептивности эндометрия (стимулирует развитие секреторного аппарата и синтез рецепторов к эстрогенам и прогестерону) (Побединский, 2000; Светлаков, 2002). Увеличение функциональной активности коры надпочечника в районе биогеохимической провинции, отмеченное ранее в работах нашей лаборатории (Зверева, 2004; Михеева, 2004а, 2004б, 2005, 2006), сопровождается интенсификацией выработки кортикостероидов, в том числе и эстрогена, чем и объясняется снижение доимплантационной смертности у самок из аномальных участков. Известно, что размер помета положительно коррелирует с концентрацией основного гормона беременности прогестерона и глюкокортикоидов в крови беременных самок (Хип, 1987; Мак, 1998; Мошкин, 2003). Повышенная секреция этих иммуносупрессоров обуславливает подавление иммунитета (Москвитина, 2004). Следовательно, эндокринные механизмы беременности обеспечивают обратную зависимость иммунореактивности и плодовитости (Lochmiller, 2000; Мошкин, 2003), кроме того, у беременных и лактирующих самок возрастают энергетические потребности, поэтому возможно именно эта группа подвержена высокой смертности (Мякушко, 2003), особенно в экстремальных геохимических условиях.

Таким образом, увеличение показателей плодовитости, снижение доимплантационной смертности и доли самок с доимплантационными потерями - это адаптивная реакция популяции на воздействие комплекса условий природных биогеохимических провинций, которая, вероятно, связана с повышенным уровнем постнатальной смертности животных в данных районах.

Показателями интенсификации фолликулогенеза являются возрастание количества растущих фолликулов и увеличение их размеров. Многие авторы отмечают структурно-функциональные изменения репродуктивных органов у самок млекопитающих (увеличение или уменьшение количества разных типов фолликулов, изменение скорости созревания яйцеклетки, усиление процесса атрезии созревающих фолликулов, задержка инволюции желтых тел и др.) в

экстремальных условиях обитания и экспериментах по действию токсичных веществ (Мелик-Алавердян, 1967; Мацюк, 1998; Шейко, 1999; Иваницкая, 2001; Башлыкова, 2005).

В результате наших исследований установлено, что на территориях природных биогеохимических провинций, приуроченных к ультраосновным горным породам, интенсивность фолликулогенеза не зависит от плотности популяции. Известно, что интенсивность фолликулогенеза определяется колебаниями активности коры надпочечников на разных фазах численности популяции. Максимальное количество фолликулов и увеличение их размеров на фоновой территории отмечено в фазу «роста» численности популяции, минимальное - на «пике», поскольку происходит усиление функционального напряжения коры надпочечника, связанное с действием плотности популяции (Шварева, 1982).

На территории изучаемой биогеохимической провинции ранее показано усиление функционального напряжения коры надпочечника (Зверева, 2004; Михеева, 2004, 2006). Кортикостероиды участвуют в широчайшем спектре адаптивных реакций и обеспечивают повышение неспецифической резистентности животных при избытке тяжелых металлов в окружающей среде, а также способны снижать скорость роста и развития фолликулов. Следовательно, увеличение функциональной активности коры надпочечника приводит к тому, что у беременных самок на аномальных участках интенсивность фолликулогенеза не возрастает в фазу «роста» численности популяции по сравнению с «пиком».

Таким образом, данные по количеству и размерам фолликулов в яичниках беременных самок рыжей полевки, обитающих на аномальных участках, свидетельствуют о повышении влияния плотности популяции в районах природных биогеохимических провинций на интенсивность фолликулогенеза.

Из литературы известны факты ускорения полового созревания молодых особей в условиях техногенного воздействия и радиоактивного загрязнения (Дмитриева, 1990; Лукьянова, 1992; Мухачева, 1995; Ермакова, 2005). Вместе с тем, на примере красно-серой полевки, обитающей в зоне действия комбината

«Североникель» А.С. Гилязовым и Г.Д. Катаевым (1990) показано замедление полового развития зверьков.

На территориях природных биогеохимических провинций нами обнаружено увеличение количества и размеров фолликулов в яичниках неполовозрелых самок рыжей полевки, что свидетельствует об интенсификации процесса фолликулогенеза. Наблюдаемое ускорение полового созревания животных связано со стимуляцией гонадотропной функции гипофиза соединениями хрома (Давыдова, 1980), и интенсификацией функции щитовидной железы, отмеченной ранее на территории изучаемой биогеохимической провинции в работах Е.В. Михеевой (2006), поскольку гормоны щитовидной железы ускоряют развитие организма (Теппермен, 1989).

Взаимосвязь адаптивных реакций организма и интенсивности метаболизма общеизвестна (Меерсон, 1973; Казначеев, 1980; Большаков, 1984; Агаджанян, 2001; Кряжимский, 2001; Ковальчук, 2003). Наблюдаемые нами морфобиологические особенности рыжей полевки (увеличение индексов почки, надпочечника, семенника, снижение индекса упитанности и гепатосупраренального коэффициента), показатели плодовитости (увеличение потенциальной и фактической плодовитости) и морфофункциональные характеристики яичников свидетельствуют о том, что на территории природной биогеохимической провинции происходит интенсификация метаболизма и увеличение рождаемости, направленное на компенсацию высокой смертности. Это неизбежно приводит к сокращению энергетического резерва животных в качестве платы за адаптированность.

Выводы

1. Выявлено, что содержание кобальта, никеля, хрома в почве, растениях, содержимом желудков и печени рыжей полевки на территории биогеохимической провинции выше, чем на фоновом участке.

2. В районах природных биогеохимических провинций установлено увеличение относительной массы почки, что свидетельствует об интенсификации метаболизма.

3. Обнаружено увеличение индекса надпочечника, снижение индекса упитанности и гепатосупраренального коэффициента, что можно объяснить увеличением энергетических затрат у животных, обитающих на территориях с избыточным почвенным содержанием кобальта, никеля и хрома.

4. На территории природной биогеохимической провинции обнаружено увеличение числа овулирующих яйцеклеток (потенциальная плодовитость), что может быть связано с усилением секреторной активности щитовидной железы или селективным преимуществом более плодовитых животных.

5. Обнаружен низкий уровень доимплантационной гибели у самок рыжей полевки в районах биогеохимических провинций, что является результатом высокой реализации потенциальной плодовитости у животных в экстремальных геохимических условиях.

6. На территориях природных биогеохимических провинций с избыточным содержанием тяжелых металлов выявлено снижение численности при более высоких значениях фактической плодовитости, что свидетельствует о повышении уровня постнатальной смертности животных в данных районах.

7. У беременных самок рыжей полевки в аномальных районах в отличие от фонового участка, интенсивность процесса фолликулогенеза не зависит от плотности населения, что обусловлено усилением функциональной активности коры надпочечника, связанным с действием стрессирующего геохимического фактора.

8. На территориях природных биогеохимических провинций обнаружено увеличение количества и размеров фолликулов в яичниках неполовозрелых самок рыжей полевки, связанное с действием солей хрома на гонадотропную функцию гипофиза и интенсификацией функции щитовидной железы.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

1. Зверева Е.А. Демографические и морфофизиологические характеристики популяции рыжей полевки в районе естественной геохимической аномалии / Е.А. Зверева, Е.В. Михеева // Проблемы глобальной и региональной экологии: материалы конф. молодых ученых, Екатеринбург, 31 марта-4 апр. 2003 г. – Екатеринбург, 2003. – С. 56.

2. Михеева Е.В. Морфофизиологические особенности рыжей полевки в районе естественной геохимической аномалии / Е.В. Михеева, Е.А. Зверева // Биология – наука XXI века: сб. тез. 7-ой шк. – конф., Пушкино, 14-18 апр. 2003 г. – Пушкино, 2003б. – С. 193.

3. Михеева Е.В. Адаптивные изменения коры надпочечника рыжей полевки в геохимической аномалии / Е.В. Михеева, Е.А. Зверева // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты: мат. всерос. конф. молодых ученых, Екатеринбург, 19-23 апр. 2004 г. – Екатеринбург, 2004. – С. 141-144.

4. Зверева Е.А. Оценка размеров коры надпочечника рыжей полевки в районе естественной геохимической аномалии / Е.А. Зверева, Е.В. Михеева, О.А. Жигальский // Там же С. 257-258.

5. Морфофункциональные особенности коры надпочечника рыжей полевки в районе геохимической аномалии / Е.В. Михеева [и др.] // Сибирская зоологическая конференция, посвящ. 60-летию Ин-та систематики и экологии животных СО РАН: сб. тез., Новосибирск, 15-22 сент. 2004 г. – Новосибирск, 2004. – С. 290-291.

6. Байтимова Е.А. Плодовитость самок рыжей полевки в условиях естественной геохимической провинции / Е.А. Байтимова, Е.В. Михеева // Экология: от генов до экосистем: материалы всерос. конф. молодых ученых, Екатеринбург, 25-29 апр. 2005б г. – Екатеринбург, 2005а. – С. 5-6.

7. Байтимова Е.А. Тяжелые металлы в печени животных, обитающих на территории естественной геохимической аномалии / Е.А. Байтимова, Е.В. Михеева // Естествознание и гуманизм: сб. науч. работ. – Томск, 2005б. – Т. 2, № 4. – С. 36.

8. Михеева Е.В. Механизмы адаптации рыжей полевки к экстремальным геохимическим условиям / Е.В. Михеева // Экология: от генов до экосистем: материалы всерос. конф. молодых ученых, Екатеринбург, 25-29 апр. 2005 г. – Екатеринбург, 2005. – С. 167-170.

9. Рыжая полевка на территории биогеохимической провинции: эколого-физиологические особенности / Е.В. Михеева, [и др.] // Популяции в пространстве и времени: сб. материалов VIII всерос. популяц. семинара, Нижний Новгород, 11-15 апр. 2005 г. – Н. Новгород, 2005. – С. 243-245.

10. Адаптация рыжей полевки к условиям природной биогеохимической провинции с избыточным содержанием никеля, кобальта и хрома / Е.В. Михеева [и др.] // Журн. общ. биологии. – 2006. – Т. 67, № 3. – С. 212-221.

11. Байтимова Е.А. Комплексная оценка состояния рыжей полевки на территории биогеохимических провинций природного происхождения / Е.А. Байтимова // Демидовские чтения на Урале: сб. тез. Первого Рос. Науч. форума, Екатеринбург, 2-3 марта 2006 г.- Екатеринбург, 2006а. – С.227-228.

12. Байтимова Е.А. Фактическая плодовитость самок рыжей полевки на территории естественной биогеохимической провинции / Е.А. Байтимова // Проблемы популяционной экологии животных: материалы междунар. конф., Томск, 19-22 сент. 2006 г.- Томск, 2006б. – С. 267-269.

13. Байтимова Е.А. Особенности репродуктивной функции самок рыжей полевки, обитающих на территории природной биогеохимической провинции / Е.А. Байтимова, Е.В. Булатова // Тернофауна России и сопредельных территорий: материалы международного совещ., Москва, 31 янв. – 2 фев. 2007 г. М., 2007. – С. 35.

14. Байтимова Е.А. Репродуктивная функция самок рыжей полевки (*Clethionomys glareolus* Schreber, 1780) в экстремальных геохимических условиях / Е.А. Байтимова, Е.В. Булатова // Экология: от Арктики до Антарктики: Материалы конференции молодых ученых. Екатеринбург: Изд-во "Академкнига", 2007. С. 11-14.

