ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ, 2010, том 71, № 2, с. 176–186

УДК 591.16:599.323.43:574.23/.24

РАЗМНОЖЕНИЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*Myodes glareolus:* Rodentia) В УСЛОВИЯХ ЕСТЕСТВЕННЫХ ГЕОХИМИЧЕСКИХ АНОМАЛИЙ

© 2010 г. Е. А. Байтимирова, В. П. Мамина, О. А. Жигальский

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
e-mail: bay@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 03.02.2009 г.

На территориях естественных геохимических аномалий, приуроченных к ультраосновным горным породам и характеризующихся избыточным содержанием хрома, никеля и кобальта, проведена оценка численности, морфофункционального состояния яичников, потенциальной и фактической плодовитости европейской рыжей полевки *Myodes glareolus.* Выявлена адаптивная реакция популяции к экстремальным геохимическим условиям, направленная на выживание вида в неблагоприятных условиях обитания и выражающаяся в увеличении потенциальной и фактической плодовитости, снижении доимплантационной смертности, а также доли самок с доимплантационными потерями. У половозрелых животных на аномальных участках фаза популяционного цикла не оказывает влияния на интенсивность фолликулогенеза. В яичниках неполовозрелых полевок на геохимически аномальных территориях наблюдается увеличение размеров и количества фолликулов, что свидетельствует об ускорении полового созревания животных. Увеличение потенциальной и фактической плодовитости, а также изменения морфофункциональных характеристик яичников животных свидетельствуют о том, что на территории естественной геохимической аномалии происходит увеличение рождаемости, направленное на компенсацию высокой постнатальной смертности и поддержание численности популяции.

Проблема влияния тяжелых металлов на состояние биоты широко обсуждается и постоянно привлекает внимание исследователей, поскольку отклонения в поступлении в организм макро- и микроэлементов, нарушение их соотношений в рационе сказываются на жизнедеятельности организма, в том числе и на репродуктивной функции (Агаджанян, Скальный, 2001). Критерием благополучия популяции служит интенсивность воспроизводства, которая находится под контролем нейроэндокринной и иммунной систем (Environmental chemistry…, 1982; Ермаков, 1999; Агаджанян, Скальный, 2001; Янин, 2003). Величина эмбриональной смертности, показатели плодовитости и скорости полового созревания у мелких млекопитающих могут служить индикаторами популяционной приспособленности к различным неблагоприятным факторам. Изучение фолликулогенеза у мышевидных грызунов в свою очередь позволяет оценить компенсаторно-приспособительные возможности репродуктивной функции самок в экстремальных условиях существования.

Влияние плотности популяции на плодовитость, темпы полового созревания животных и морфофункциональное состояние репродуктивной системы самок в норме довольно хорошо изучены (Christian et al., 1963; Башенина, 1977; Шилов, 1977; Шварева, 1982; Большаков и др., 1984; Чернявский, Лазуткин, 2004). Описание популяционных и морфофизиологических особенностей мелких млекопитающих, подверженных влиянию промышленных выбросов, также широко представлено в современной литературе (Лукьянова, Лукьянов, 1992; Пястолова и др., 1994; Безель, Мухачёва, 1995; Черноусова, 2001). Однако в этих работах основное внимание уделяется характеристике биоразнообразия, численности, демографической структуре популяций животных. Данные, касающиеся такого важного физиологического процесса, как фолликулогенез, практически отсутствуют, соответственно не рассматривается и его связь с динамикой численности популяции, хотя в отдельных исследованиях отмечены факты ускорения полового созревания животных и изменения показателей плодовитости в условиях техногенного воздействия (Гилязов, Катаев, 1990; Дмитриева и др., 1990; Лукьянов, Лукьянова, 1996; Черноусова, 2002). Следует

отметить, что наряду с техногенно измененными территориями существуют районы естественных геохимических аномалий, которые также оказывают влияние на физиологическое состояние животных и, в частности, на их воспроизводительную функцию.

К естественным геохимическим аномалиям относят территории, для которых характерно избыточное поступление ряда химических элементов в пищевую цепь, преимущественно из подстилающей горной породы (Вернадский, 1980; Башкин, Касимов, 2004). Естественные геохимические аномалии отличаются от техногенно измененных территорий в том числе и продолжительностью существования. Животные, обитающие в данных районах, в течение многих поколений подвергаются воздействию избыточного или недостаточного содержания определенных химических элементов. Особую значимость такого рода процессы приобретают для Уральского региона, который характеризуется широким распространением естественных геохимических аномалий.

Таким образом, исследование плодовитости и особенностей фолликулогенеза у мелких млекопитающих в условиях естественных геохимических аномалий позволит выявить механизмы адаптивной реакции репродуктивной функции самок к длительному воздействию комплекса тяжелых металлов в концентрациях, не вызывающих эндемических заболеваний.

Цель работы – анализ плодовитости и морфофункционального состояния яичников рыжей полевки (*Myodes glareolus*), обитающей на территории естественной геохимической аномалии, как показателей, характеризующих адаптивные возможности репродуктивной системы самок к длительному воздействию избыточного содержания хрома, никеля и кобальта.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследование проведено на трех участках в южно-таежном округе Среднеуральской горной области Уральской низкогорной провинции, различающихся типом подстилающих горных пород (Лесорастительные условия…, 1973). Районы работ аналогичны друг другу по расположению источников техногенного загрязнения, лесорастительным условиям, особенностям рельефа, климатическим особенностям.

К территориям естественных геохимических аномалий с ультраосновными горными породами относятся окрестности пос. Уралец (участок 1) и деревни Анатольской (участок 2) МО “Горноуральский городской округ” Свердловской области (57°40′ с.ш., 59°40′ в.д. и 57°40′ с.ш., 60°07′ в.д. соответственно). Содержание ряда химических элементов в почве изучаемых участков превышает среднеуральские фоновые значения: никеля – в 4–35 раз на участке 1 и в 66.7 раз на участке 2, кобальта – в 4–10 раз на участке 1 и в 20 раз на участке 2, хрома – в 3.5–100 раз на участке 1 и в 20 раз на участке 2. Участки 1 и 2 отнесены к естественным геохимическим аномалиям на основании анализа содержания тяжелых металлов в почве, растениях, содержимом желудков и печени животных (Байтимирова, Михеева, 2005; Михеева и др., 2006).

В качестве условно фонового участка использовали территорию, расположенную в юго-восточной части Висимского государственного природного биосферного заповедника (57°21′ с.ш., 59°48′ в.д.). На фоновом участке основными подстилающими породами являются габбро, диориты, гранитоиды. Площадь участков 1 и 2 составляет 44 и 43 км^2 соответственно, фонового – 36 км^2.

Отловы рыжей полевки проводили в летний период (июнь–август) с 2001 по 2006 г., в годы “роста” и “пика” численности популяции, с помощью ловушек Геро и живоловок, которые выставляли в линии по 50 штук. Расстояние между ловушками составляло 5 м (Карасева и др., 2008). Обозначение фаз популяционного цикла введено на основании анализа демографической структуры и относительной численности популяции (Жигальский, Кшнясев, 2000). Половую зрелость животных определяли по комплексу морфофизиологических показателей. К половозрелым относили самцов с длиной семенников не менее 8 мм, весом не менее 250 мг, хорошо развитыми железами генеративного аппарата и наличием сперматозоидов в мазках из эпидидимиса. Также к половозрелым животным относили беременных или участвовавших в размножении самок по наличию эмбрионов, плацентарных пятен в рогах матки и желтых тел в яичниках (Европейская рыжая полевка, 1981). Фактическую (подсчет числа плодов в матке) и потенциальную (подсчет желтых тел в яичниках) плодовитости исследовали только на беременных самках (Тупикова, 1964).

Подсчет числа фолликулов и желтых тел, а также измерение максимальных диаметров фолликулов проводили на серийных срезах, изготовленных по стандартной методике (Саноцкий, 1970; Волкова, Елецкий, 1982; Бессалова, 2006),

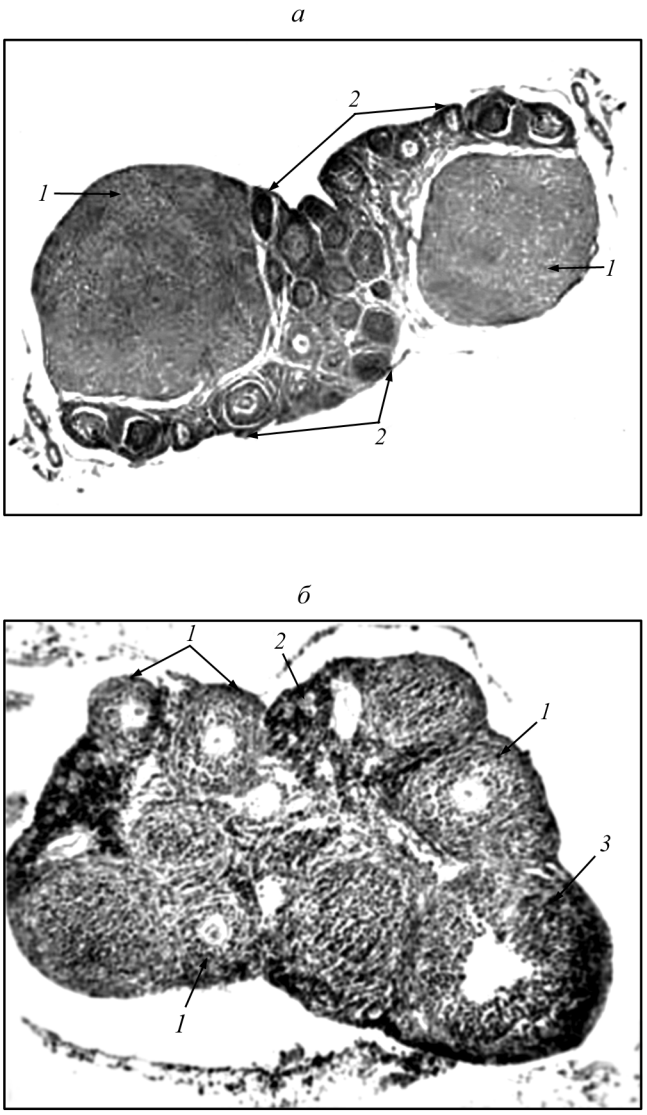

Рис. 1. Поперечный срез яичника рыжей полевки: *а* – беременной самки, ув. × 42, *1* – желтое тело, *2* – растущие фолликулы; *б* – неполовозрелой самки, ув. × 77, *1* – вторичный (компактный) фолликул, *2* – примордиальный фолликул, *3* – вторичный (полостной) фолликул, в котором ооцит не попал в разрез.

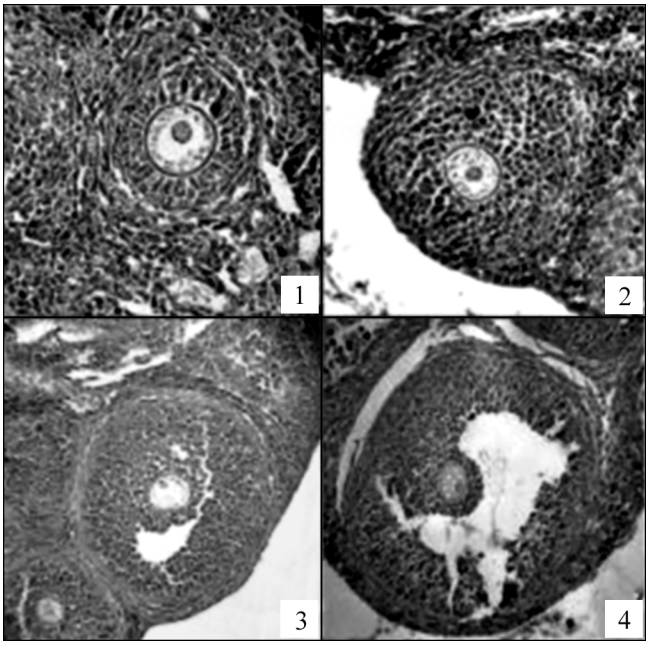

Рис. 2. Поперечный срез яичника рыжей полевки: 1 – однослойный фолликул, ув. × 175; 2 – вторичный (компактный) фолликул, ув. × 105; 3 – вторичный (полостной) фолликул, ув. × 77; 4 – третичный фолликул, ув. × 77.

с использованием программного пакета Siams PHOTOLAB в соответствии с общепринятыми рекомендациями (Автандилов, 1990; Волкова, Боровая, 1990). Для оценки интенсивности процесса фолликулогенеза в яичниках беременных и неполовозрелых самок рыжей полевки (рис. 1) подсчитывали количество однослойных, вторичных (компактные, полостные) и третичных фолликулов (рис. 2). Измеряли максимальные диаметры компактных и полостных фолликулов. Чтобы исключить влияние особенностей овариального цикла половозрелых животных на функциональную активность яичника, оценку интенсивности процесса фолликулогенеза проводили только у беременных самок. Данные для беременных самок разного возраста (сеголетки и перезимовавшие) объединены, поскольку значимых различий по оцениваемым признакам не обнаружено. Для исключения влияния возрастных особенностей на функциональную активность яичника у неполовозрелых самок рыжей полевки были отобраны одномесячные особи, близкие по весу (14–19 г) (Пожидаев, 1967; Umezu, Takeuchi, 1968; Наумова, 1976; Шварева, 1982; Волкова, 1983; Волкова, Боровая, 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.

Статистическую обработку данных проводили с помощью теста Манна−Уитни и многофакторных моделей дисперсионного анализа, реализованных в пакете прикладных программ Statistica. При проверке гипотез о значимости факторов выбран 5%-ный уровень значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В исследуемых районах геохимических аномалий обнаружено избыточное содержание хрома, никеля и кобальта в почве, тканях растений и животных (Байтимирова, Михеева, 2005; Михеева и др., 2006). При этом признаков эндемических заболеваний не выявлено.

Анализ плодовитости и морфофункционального состояния яичников животных позволил выявить влияние геохимических условий на репродуктивную функцию самок рыжей полевки.

Статистически значимых различий по потенциальной и фактической плодовитости в зависимости от возраста (перезимовавшие – сеголетки) и фазы численности (“рост” – “пик”) на изучаемых участках не обнаружено ($p > 0.05$, тест Манна–Уитни), поэтому дальнейшие сопоставления проведены на объединенных данных. Потенциальная плодовитость самок, обитающих в районах естественных геохимических аномалий, увеличивается по сравнению с фоновой территорией (табл. 1). Однако значимые различия обнаружены лишь в варианте фон – участок 2 (U = 19.50, Z = –2.92, $p < 0.05$, тест Манна–Уитни). Фактическая плодовитость выше у полевок, населяющих районы естественных геохимических аномалий (табл. 1). Различия значимы: участок 1 – фон (U = 90.5, Z = 2.45, $p < 0.05$), участок 2 – фон (U = 36.0, Z = 2.0, $p < 0.05$).

Таблица 1. Плодовитость и доимплантационная смертность у самок рыжей полевки, обитающей на территориях естественных геохимических аномалий (участки 1 и 2) и на фоновом участке

Признак	Районы исследования ($X \pm m$)		
	участок 1	участок 2	фон
Потенциальная плодовитость (колич. желтых тел беременности на 1 самку)	6.05±0.24	6.88±0.30	5.44±0.22
Фактическая плодовитость (колич. жизнеспособных эмбрионов на 1 самку)	5.74±0.22	6.13±0.52	4.83±0.23
Доимплантационная смертность (%)	5.12	3.78	10.9
Доля самок с доимплантационными потерями (%)	27.78	25.0	31.58
Количество животных (n)	18	8	19

Доимплантационная смертность у самок в районах геохимических аномалий в 1.8 и 2.4 раза ниже по сравнению с фоновой территорией, так же как и доля самок с доимплантационными потерями (табл. 1). Вместе с тем следует отметить, что численность рыжей полевки выше на фоновой территории по сравнению с аномальными участками (табл. 2).

Случаи резорбции эмбрионов у животных с участка 1 не зарегистрированы. На участке 2 и на фоновой территории отмечены единичные случаи. По нашим данным встречаемость самок с резорбцией эмбрионов – достаточно редкое явление, следовательно, оценить вклад постимплантационной гибели в общую эмбриональную смертность на данном этапе исследования не представляется возможным.

Количество фолликулов у беременных самок на территориях геохимических аномалий и фоновой территории сопоставимо. С помощью трехфакторной модели дисперсионного анализа, в которой в качестве факторов рассматриваются геохимические условия (геохимические аномалии – участок 1, 2, фоновая территория), фаза популяционного цикла (“рост”, “пик”) и тип фолликула (однослойный, вторичный, третичный), – не выявлено статистически значимого различия количества фолликулов у беременных самок в зависимости от геохимического фактора (F = 0.3, $p = 0.74$). При этом трехфакторное взаимодействие “геохимический фактор”, “фаза цикла”, “тип фолликула” (F = 0.88, $p = 0.48$, рис. 3)

Таблица 2. Численность рыжей полевки на территориях естественных геохимических аномалий (участки 1 и 2) и на фоновом участке

Район	Относительное обилие, особей/100 ловушко-суток					
	2001 г.	2002 г.	2003 г.	2004 г.	2005 г.	2006 г.
Фон	40	–	5	22	0.1	13.5
Участок 1	12.5	0.5	3	11.5	–	–
Участок 2	–	–	–	5.5	0.5	2.3

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных.

и тест post hoc позволяют утверждать, что на фоновой территории происходит значимое увеличение количества вторичных фолликулов в фазе “роста” численности популяции (p = 0.02, LSD-test).

Количество однослойных и третичных фолликулов в яичниках самок на всех участках примерно одинаково (рис. 3). У животных с аномальных участков подобной зависимости количества вторичных фолликулов от плотности популяции не наблюдается (p > 0.05, LSD-test, рис. 3).

При анализе факторов изменчивости максимальных диаметров фолликулов в яичниках рыжей полевки на стадии беременности также была использована трехфакторная модель дисперсионного анализа: геохимические условия (геохимические аномалии – участки 1 и 2, фоновая территория), фаза популяционного цикла (“рост”, “пик”), тип фолликула (компактный, полостной). Показано, что **размеры фолликулов у беременных самок** на фоновой территории и территориях геохимических аномалий не различаются (F = 1.17, p = 0.31). Однако трехфакторное взаимодействие “геохимический фактор”, “фаза цикла”, “тип фолликула” (F = 0.87, p = 0.42, рис. 4) показывает, что на фоновой территории происходит увеличение их размеров в фазе “роста” численности популяции и уменьшение – в фазе “пика”. Обнаружено увеличение максимальных диаметров компактных фолликулов у беременных самок на фоновой территории в фазе “роста” численности популяции по сравнению с “пиком” (p = 0.01, LSD-test, рис. 4). На участках естественных геохимических аномалий не отмечено статистически значимых различий по размерам компактных и полостных фолликулов в разных фазах изменений численности (p > 0.05, LSD-test, рис. 4).

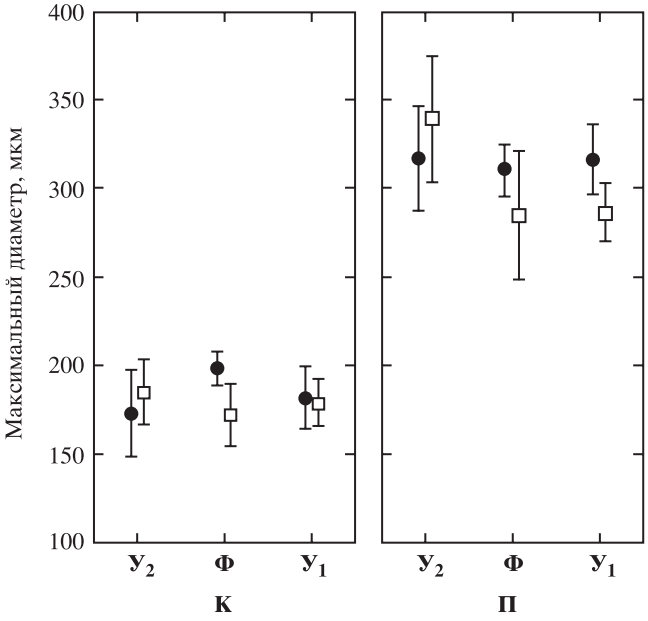

Рис. 4. Максимальный диаметр фолликулов в яичнике рыжей полевки при взаимодействии факторов «фаза популяционного цикла», геохимический и «тип фолликула» (средние ± 0.95 доверительный интервал). $У_1$ – участок 1, $У_2$ – участок 2, Ф – фоновый участок; К – компактные фолликулы, П – полостные фолликулы. Изменения признаков у половозрелых самок в фазе «роста» обозначены черными окружностями, в фазе «пика» – белыми квадратами.

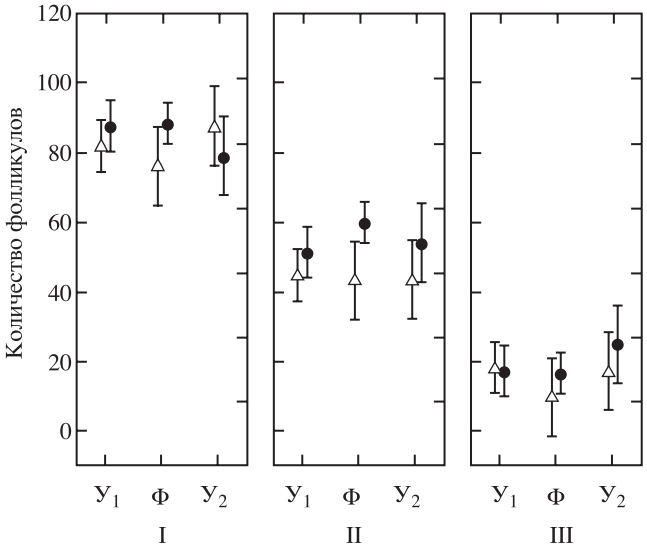

Рис. 3. Количество фолликулов в яичнике рыжей полевки при взаимодействии факторов «фаза популяционного цикла», геохимический и «тип фолликула» (средние ± 0.95 доверительный интервал). $У_1$ – участок 1, $У_2$ – участок 2, Ф – фоновый участок; I – однослойные фолликулы, II – вторичные фолликулы, III – третичные фолликулы. Изменения признаков у половозрелых самок в фазе «роста» обозначены черными окружностями, в фазе «пика» – белыми треугольниками.

Анализ факторов изменчивости генеративной функции яичников у неполовозрелых самок рыжей полевки осуществлен с помощью двухфакторной модели дисперсионного анализа. В модель были включены факторы “геохимические условия” и “тип фолликула”. Фактор “фаза цикла” не рассматривался, поскольку в фазе “роста” численности популяции поимки неполовозрелых самок рыжей полевки были единичны.

В результате **анализа количества фолликулов у неполовозрелых самок рыжей полевки** на стадии “пика” численности популяции обнаружено увеличение количества вторичных и третичных фолликулов у животных, обитающих в районах естественных геохимических аномалий

Таблица 3. Результаты дисперсионного анализа изменчивости количества фолликулов в яичнике неполовозрелой рыжей полевки. Все эффекты

Источник дисперсии	F-критерий Фишера	Степени свободы
Геохимический фактор (1)	12.01	2.61
Тип фолликула (2)	355.03	2.61
Взаимодействие факторов (12)	4.26	4.61

Примечание. $p < 0.01$.

Таблица 4. Результаты дисперсионного анализа изменчивости максимальных диаметров фолликулов в яичнике неполовозрелой рыжей полевки. Все эффекты

Источник дисперсии	F-критерий Фишера	Степени свободы	p
Геохимический фактор (1)	17.57	2.273	<0.01
Тип фолликула (2)	494.59	1.273	<0.01
Взаимодействие факторов (12)	3.99	2.273	0.02

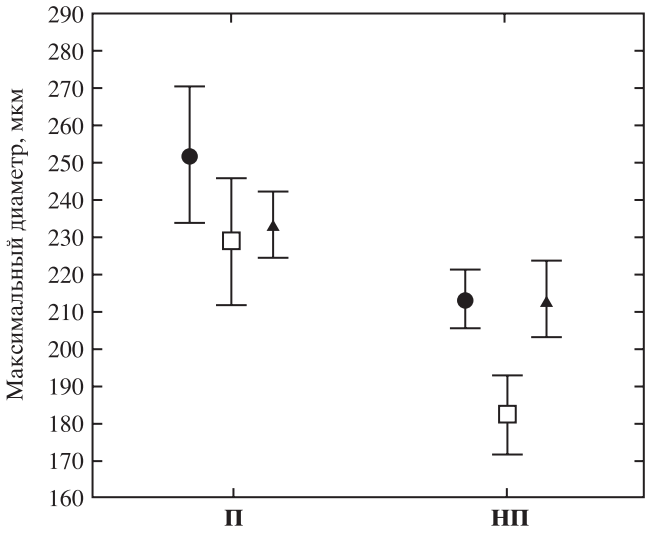

Рис. 5. Максимальный диаметр фолликулов в яичниках самок рыжих полевок при взаимодействии фактора «репродуктивный статус» и геохимического фактора (средние ± 0.95 доверительный интервал); П – половозрелые, НП – неполовозрелые. Изменения признака у самок на участке 1 обозначены черными треугольниками, на участке 2 – черными окружностями, на фоновом участке – белыми квадратами.

(участок 1 и 2), по сравнению с фоновым участком (табл. 3).

Анализ размеров фолликулов у неполовозрелых самок с помощью многофакторного дисперсионного анализа выявил более высокие значения максимальных диаметров компактных и полостных фолликулов в яичниках неполовозрелых самок, обитающих в районах естественных геохимических аномалий, по сравнению с фоновым участком (табл. 4).

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 геохимических аномалий по сравнению с фоновым участком, что, возможно, также связано с высокой постнатальной смертностью животных в данных районах. Группа размножающихся сеголеток полностью отсутствовала в отловах в 2001 г. (“пик”) на всех изучаемых участках, а в 2004 г. (“пик”) составила небольшой процент на территории геохимической аномалии в окрестностях пос. Уралец (участок 1) – 9% и на фоновом участке – 15%.

В результате сравнительного анализа изменчивости показателей интенсивности фолликулогенеза у половозрелых и неполовозрелых самок (трехфакторная модель дисперсионного анализа: геохимические условия, репродуктивный статус, тип фолликула) установлено, что количество фолликулов в яичниках беременных и неполовозрелых особей примерно одинаково на всех изучаемых участках ($F = 0.17$, $p = 0.68$).

Вместе с тем значения максимальных диаметров фолликулов у неполовозрелых самок статистически значимо отличаются от диаметров половозрелых ($F = 43.52$, $p < 0.01$, трехфакторная модель дисперсионного анализа: геохимические условия, репродуктивный статус, тип фолликула). При этом у особей с участков 1 и 2 размеры овариальных фолликулов ближе к размерам фолликулов половозрелых самок (рис. 5).

Этот факт также свидетельствует об ускорении полового созревания животных на территориях естественных геохимических аномалий с повышенным содержанием хрома, никеля и кобальта.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования влияния различных факторов на репродуктивную функцию мелких млекопитающих достаточно широко представлены в современной литературе, поскольку интенсивность воспроизводства отражает популяционную приспособленность к условиям обитания (Ковальский, 1971; Ершов, Плетнев, 1989; Европейская

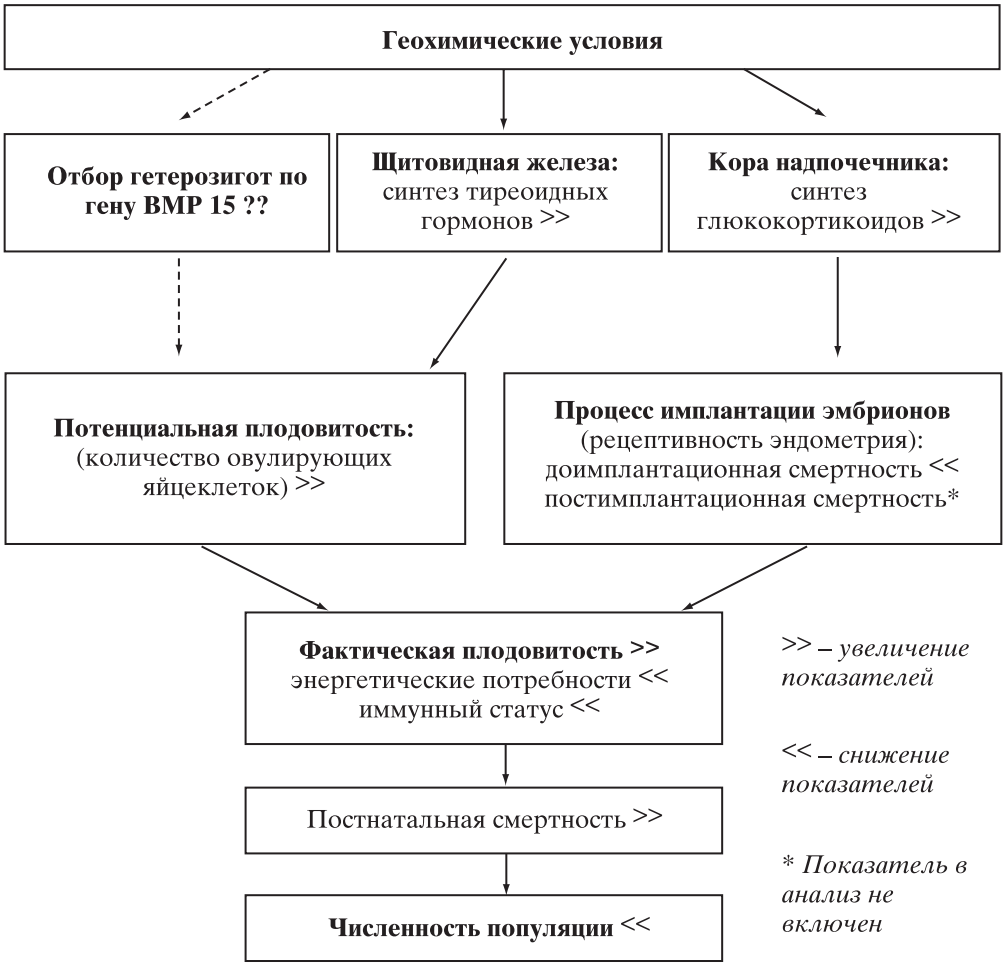

Рис. 6. Схема адаптивных изменений в репродуктивной системе самок рыжей полевки на территориях естественных геохимических аномалий.

рыжая полевка, 1981; Гилязов, Катаев, 1990; Чернишова и др., 1994). Показано увеличение показателей плодовитости в условиях техногенного загрязнения и повышенного уровня радиоактивности (Лукьянов, Лукьянова, 1996; Башлыкова и др., 2005). При лабораторном введении шестивалентного хрома, сочетанном действии свинца и радиации, в районах с высоким уровнем радиоактивности, при действии плотностнозависимых механизмов отмечено изменение морфофункционального состояния яичников животных (Шейко, 1999; Иваницкая и др., 2001; Чернявский, Лазуткин, 2004). Однако, несмотря на многочисленные исследования, посвященные оценке репродуктивной функции самок при действии разнообразных факторов, вопрос о ее изменении в условиях естественных геохимических аномалий и, следовательно, о приспособительных реакциях популяции в данных районах во многом остается открытым.

Ранее у рыжей полевки, обитающей на территории изучаемой естественной геохимической аномалии, было обнаружено усиление функционального напряжения коры надпочечника, что свидетельствует об увеличении выработки кортикостероидов, и интенсификация функциональной активности щитовидной железы (Михеева, 2006). Кортикостероиды участвуют в широком спектре адаптивных реакций и обеспечивают повышение неспецифической резистентности животных при избытке тяжелых металлов в окружающей среде, а также способны изменять скорость роста и развития овариальных фолликулов (Башенина, 1977; Шварева, 1982; Теппермен Дж., Теппермен Х., 1989; Чернявский, Лазуткин, 2004). Гормоны щитовидной железы в свою очередь увеличивают количество овуляций (Ахметов, 1978; Шварева, 1982) и влияют на способность ооцитов к оплодотворению (Wakim et al., 1995).

В результате наших исследований у самок рыжей полевки из районов геохимических аномалий обнаружено увеличение потенциальной плодовитости (рис. 6), причиной которого, вероятно,

является интенсификация функциональной активности щитовидной железы (Михеева, 2006). Рецепторы тиреоидных гормонов экспрессируются в ооцитах, на клетках cumulus и клетках гранулезы. На клеточном уровне тиреоидные гормоны действуют однонаправленно с фолликулостимулирующим гормоном (ФСГ), оказывая прямое стимулирующее действие на функции гранулезных клеток, включая их морфологическую дифференциацию; стимулируют секрецию прогестерона и эстрадиола желтым телом; влияют на способность ооцитов к оплодотворению, качество и жизнеспособность эмбрионов (Goldman et al., 1993; Wakim et al., 1995).

Исходя из литературных данных, увеличение потенциальной плодовитости может также объясняться тем, что на территориях естественных геохимических аномалий имеет место отбор самок с генетически более высоким репродуктивным потенциалом (рис. 6). Известно, что у гетерозиготных по гену BMP 15(CDF9B) животных происходит увеличение количества овулирующих ооцитов (Dube et al., 1998; Nishi et al., 1999; Pasquale et al., 2004). Экспрессия этого гена, согласно современным представлениям молекулярной биологии, важна для регуляции числа овулирующих ооцитов. Возможно, в популяциях рыжей полевки на территориях естественных геохимических аномалий происходит поддержание гетерозиготности особей по данному признаку. Это и обеспечивает повышенную потенциальную плодовитость самок в экстремальных геохимических условиях.

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 и др., 2000). Увеличение функциональной активности коры надпочечника в районе изучаемой естественной геохимической аномалии (Зверева и др., 2004; Михеева и др., 2004, 2006) сопровождается, по всей вероятности, повышением выработки глюкокортикоидов. При долговременной стимуляции глюкокортикоидной функции происходит усиленная активация эстрогензависимого деления некоторых клеток матки (Gunin et al., 2001), чем, вероятно, и объясняется снижение доимплантационной смертности у самок из аномальных участков (рис. 6).

Известно, что размер помета положительно коррелирует с концентрацией основного гормона беременности прогестерона и глюкокортикоидов в крови беременных самок (Мак, 1998; Мошкин и др., 2003). Повышенная секреция этих иммуносупрессоров обусловливает подавление иммунитета (Москвитина и др., 2004). Обнаруженное увеличение фактической плодовитости у самок рыжей полевки из районов геохимических аномалий, по-видимому, является косвенным признаком более низкой иммунореактивности этих животных по сравнению с фоновым участком (рис. 6). А низкий уровень численности рыжей полевки при более высоких значениях фактической плодовитости связан, вероятно, с повышенным уровнем постнатальной смертности животных на территориях естественных геохимических аномалий. У беременных и лактирующих самок возрастают энергетические потребности, поэтому, возможно, именно эта группа подвержена высокой смертности (Мякушко, 2003) в экстремальных геохимических условиях.

Увеличение показателей плодовитости, снижение доимплантационной смертности и доли самок с доимплантационными потерями является адаптивной реакцией популяции на воздействие комплекса условий естественных геохимических аномалий, которая, вероятно, связана с повышенным уровнем постнатальной смертности животных в геохимически аномальных районах (рис. 6).

Интенсивность процесса фолликулогенеза находится под контролем нейроэндокринной системы и непосредственно связана с потенциальной плодовитостью (количество овулирующих яйцеклеток) и скоростью полового созревания самок. В природных популяциях мышевидных грызунов интенсивность фолликулогенеза зависит от фазы популяционного цикла. Максимальное количество фолликулов отмечается в фазе “роста” численности популяции, минимальное – на “пике”, поскольку происходит усиление функционального напряжения коры надпочечника, связанное с плотностными эффектами (Шварева, 1982). Наши данные по фолликулогенезу самок с фонового участка отражают эту закономерность: в фазе “роста” численности популяции в яичниках отмечено увеличение количества вторичных фолликулов, а также размеров компактных фолликулов. Изменение характеристик именно этих типов овариальных фолликулов связано с тем, что факторы, определяющие начало роста и дифференцировки примордиальных фолликулов в однослойные, гормонально независимы (Боярский, 1997; Baker, Spears, 1999). А развитие полостных фолликулов подавляется во время беременности специфической протеазой, выделяемой желтым телом, и ингибинами, синтезируемыми плацентой (Weestergaad et al., 1990; Mason et al., 1995;

Groome et al., 1996; Erickson, Shimasaki, 2001). Этот механизм позволяет фолликулам достаточно долго находиться на данной стадии при беременности.

На территориях естественных геохимических аномалий, приуроченных к ультраосновным горным породам, увеличение функциональной активности коры надпочечника (Зверева и др., 2004; Михеева и др., 2004, 2006) приводит к тому, что у беременных самок интенсивность фолликулогенеза не зависит от плотности популяции: одинакова в фазах "роста" и "пика" численности популяции.

Известно, что процесс полового созревания начинается с увеличения секреции гонадотропинов гипофизом (Теппермен Дж., Теппермен Х., 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 et al., 1996; Levy et al., 2000). На территориях естественных геохимических аномалий обнаружено увеличение количества вторичных и третичных, а также размеров компактных и полостных фолликулов в яичниках неполовозрелых самок рыжей полевки, что свидетельствует об интенсификации процесса фолликулогенеза. Количество вторичных и третичных фолликулов и их диаметры коррелируют с уровнем гормональной активности яичников (Umezu, Takeuchi, 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 хрома, никеля и кобальта. Однако при сравнении количества фолликулов у половозрелых и неполовозрелых самок значимых различий не обнаружено. 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 et al., 1990; Mason et al., 1995; Groome et al., 1996; Erickson, Shimasaki, 2001). При этом размеры фолликулов у половозрелых животных значимо выше, чем у неполовозрелых (рис. 5). Это связано с тем, что секреция ФСГ и лютеинизирующего гормона (ЛГ) у неполовозрелых самок низка и недостаточна для полноценного развития фолликулов (Теппермен Дж., Теппермен Х., 1989).

Наблюдаемое ускорение полового созревания животных, по-видимому, связано со стимуляцией гонадотропной функции гипофиза соединениями хрома (Давыдова, 1980) и увеличением функциональной активности щитовидной железы (Михеева, 2006), поскольку тиреоидные гормоны ускоряют развитие организма (Теппермен Дж., Теппермен Х., 1989).

Таким образом, наши данные в целом согласуются с концепцией адаптации популяций широко распространенных видов мелких млекопитающих к экстремальным условиям существования (Шварц, 1963; Пястолова, 1967; Большаков и др., 1984; Лукьянов, Лукьянова, 1996) и частично дополняют ее. Показано, что природный избыток тяжелых металлов в районах, для которых не характерны эндемические заболевания, может вызывать адаптивную реакцию популяции за счет изменения репродуктивной функции самок. Наблюдаемые показатели плодовитости (увеличение потенциальной и фактической плодовитости) и морфофункциональные характеристики яичников животных (увеличение количества и размеров овариальных фолликулов у неполовозрелых самок) свидетельствуют о том, что на территории естественной геохимической аномалии происходит увеличение рождаемости, направленное на компенсацию высокой постнатальной смертности и поддержание численности популяции. Отсутствие изменения интенсивности фолликулогенеза у беременных самок в зависимости от стадии популяционного цикла ("рост" – "пик") на территориях геохимических аномалий указывает на то, что репродуктивная функция самок находится на пределе своих возможностей. Это цена за адаптивность?

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 07-04-96107.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Автандилов Г.Г., 1990. Медицинская морфометрия: руководство. М.: Медицина. 384 с.

Агаджанян Н.А., Скальный А.В., 2001. Химические элементы в среде человека и экологический портрет человека. М.: Изд-во КМК. 83 с.

Ахметов И.З., 1978. Эколого-физиологические особенности щитовидной железы грызунов. Ташкент: Фан. 231 с.

Байтимирова Е.А., Михеева Е.В., 2005. Тяжелые металлы в печени животных, обитающих на территории естественной геохимической аномалии // Естествознание и гуманизм: Сб. науч. работ. Т. 2. № 4. Томск: Сибирский гос. мед. ун-т. С. 36.

Башенина Н.В., 1977. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука. 356 с.

Башкин В.Н., Касимов Н.С., 2004. Биогеохимия. М.: Научный мир. 648 с.

Башлыкова Л.А., Раскоша О.В., Ермакова О.В., 2005. Изменение процесса размножения мышевидных грызунов, обитающих в усло-

виях радиоактивного загрязнения // Вестн. Ин-та биологии. № 9. С. 22–24.

Безель В.С., Мухачева С.В., 1995. Характер репродуктивных потерь в популяциях рыжих полевок при токсическом загрязнении среды обитания // Докл. РАН. Т. 345. № 1. С. 135–137.

Бессалова Е.Ю., 2006. Оригинальная классификация фолликулов, адаптированная для экспериментального изучения яичников крупных млекопитающих // Сб. тр. Крым. гос. мед. ун-та им. С.И. Георгиевского. Т. 142. Ч. 1. С. 4–5.

Большаков В.Н., Ковальчук Л.А., Ястребов А.П., 1984. Энергетический обмен у полевок и его изменения в экстремальных условиях. Свердловск: УНЦ АН СССР. 115 с.

Боярский К.Ю., 1997. Овариальная стимуляция и фолликулогенез в конце 80-х: на пороге будущего // Пробл. репродукции. № 4. С. 61–68.

Вернадский В.И., 1980. Проблемы биогеохимии: Тр. биогеохим. лаб. Ин-та геохимии и аналит. химии. Т. 16. М.: Наука. 226 с.

Волкова О.В., 1983. Функциональная морфология женской репродуктивной системы. М.: Медицина. 224 с.

Волкова О.В., Боровая Т.Г., 1990. Методы количественного анализа в оценке морфофункционального состояния яичника // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии. Т. 99. № 11. С. 81–84.

Волкова О.В., Елецкий Ю.К., 1982. Основы гистологии. М.: Медицина. 304 с.

Гилязов А.С., Катаев Г.Д., 1990. Опыт зооиндикации промышленных загрязнений в условиях Кольского Севера // Антропогенные воздействия на природу заповедников: Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М. ЦНИЛ охот. х-ва и заповед. С. 5–25.

Давыдова Т.Б., 1980. Состояние некоторых звеньев эндокринной системы крыс под влиянием хронического воздействия низких концентраций шестивалентного хрома // Эндокринная система организма и токсические факторы внешней среды: Матер. конф. Ленинград, 17-19 мая 1979 г. Л.: Б.И. С. 55.

Дмитриева Н.Г., Голосова Е.В., Ковалева В.Ю., 1990. Размножение красной полевки в естественных и нарушенных лесных биоценозах Кузнецкого Алатау // 5-й съезд Всесоюз. териол. о-ва АН СССР. Т. 2. М.: Б.И. С. 229–230.

Европейская рыжая полевка, 1981 / Отв. ред. Башенина Н.В. М.: Наука. 351 с.

Ермаков В.В., 1999. Геохимическая экология как следствие системного изучения биосферы // Тр. биогеохим. лаб. Ин-та геохимии и аналит. химии. Т. 23. С. 152–182.

Ершов Ю.А., Плетнев Т.В., 1989. Механизмы токсического действия неорганических соединений. М.: Медицина. 272 с.

Жигальский О.А., Кшнясев И.А., 2000. Популяционные циклы европейской рыжей полевки в оптимуме ареала // Экология. № 5. С. 383–390.

Зверева Е.А., Михеева Е.В., Жигальский О.А., 2004. Оценка размеров коры надпочечника рыжей полевки в районе естественной геохимической аномалии // Сибирская зоологич. конф., посвящ. 60-летию Ин-та систематики и экологии животных СО РАН: Сб. тез. Новосибирск, 15-22 сентября 2004 г. Новосибирск. С. 257–258.

Иваницкая Н.Ф., Талакин Ю.Н., Бабич Т.Ю., 2001. Сочетанное воздействие свинца и радиации на потомство в период предимплантации // Современные проблемы токсикологии. № 3. С. 10–18.

Карасева Е.В., Телицина А.Ю., Жигальский О.А., 2008. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Изд-во ЛКИ. 416 с.

Ковальский В.В., 1971. Изменчивость обмена веществ у животных, вызываемая естественными факторами среды // Вестн. с.-х. науки. № 1. С. 64–73.

Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области, 1973. Практ. руководство / Под ред. Колесникова Б.П. Свердловск: УНЦ АН СССР. 176 с.

Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А., 1992. Характеристика обилия и пространственной структуры населения рыжей полевки на техногенных территориях // Животные в условиях антропогенного ландшафта: Сб. науч. тр. Екатеринбург. УрО РАН. С. 85–95.

Лукьянов О.А., Лукьянова Л.Е., 1996. Миграционная активность рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780) в пессимальных и оптимальных местообитаниях // Экология. № 3. С. 206–208.

Мак В.В., 1998. Изменчивость гуморального иммунного ответа в популяциях грызунов: Автореф. дис. канд. биол. наук. Новосибирск: Ин-т цитологии и генетики СО РАН. 17 с.

Михеева Е.В., 2006. Морфофункциональные особенности надпочечника и щитовидной железы рыжей полевки на территории природной биогеохимической провинции: Автореф. дис. канд. биол. наук. Екатеринбург: Ин-т экологии растений и животных УрО РАН. 26 с.

Михеева Е.В., Жигальский О.А., Мамина В.П., 2004. Адаптивные реакции рыжей полевки в условиях геохимической аномалии // Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды: Материалы Всерос. науч. конф. Челябинск, 11-15 октября 2004 г. Челябинск. С. 51–55.

Михеева Е.В., Жигальский О.А., Мамина В.П., Байтимирова Е.А., 2006. Адаптация европейской рыжей полевки (*Cletrionomys glareolus* Schreber) к условиям природной биогеохимической провинции с избыточным содержанием никеля, кобальта и хрома // Журн. общ. биологии. Т. 67. № 3. С. 212–221.

Москвитина Н.С., Кравченко Л.Б., Мак В.В., Добротворский А.К., Панов В.В., Андреевских А.В., Мошкин М.П., 2004. Иммунореактивность разных демографических групп в городских популяциях полевой мыши, *Apodemus agrarius* (Rodentia Muridae) // Зоол. журн. Т. 83. № 4. С. 480–485.

Мошкин М.П., Герлинская Л.А., Евсиков В.И., 2003. Иммунная система и реализация поведенческих стратегий размножения при паразитарных прессах // Журн. общ. биологии. Т. 64. № 1. С. 23–44.

Мякушко С.А., 2003. Лесные грызуны в антропогенно изменяющейся среде (на примере трех фоновых видов грабовой дубравы): Автореф. дис. канд. биол. наук. Киев: Ин-т зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины. 26 с.

Наумова А.Н., 1976. Оогенез у неполовозрелых грызунов // Фауна и экология позвоночных животных: Сб. трудов. М.: Моск. гос. пед. ин-т им. В.И. Ленина. С. 48–59.

Побединский Н.М., Балтуцкая О.И., Омельяненко А.И., 2000. Стероидные рецепторы нормального эндометрия // Акушерство и гинекология. № 3. С. 5–8.

Пожидаев Е.А., 1967. Оогенез млекопитающих. М.: Медицина. 171 с.

Пястолова О.А., 1967. Эколого-морфологические особенности субарктических популяций полевки-экономки: Автореф. дис. канд. биол. наук. Свердловск: Ин-т экологии растений и животных УрО РАН. 24 с.

Пястолова О.А., Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А., 1994. Трансформация сообществ мелких млекопитающих под воздействием техногенных факторов (на примере таежной зоны Среднего Урала) // Экология. № 3. С. 69–75.

Саноцкий И.В., 1970. Методы определения токсичности и опасности химических веществ. М.: Медицина. 344 с.

Теппермен Дж., Теппермен Х., 1989. Физиология обмена веществ и эндокринной системы: вводный курс. М.: Мир. 656 с.

Тупикова Н.В., 1964. Изучение размножения и возрастного состава популяции мелких млекопитающих // Методы изучения природных очагов болезней человека. М.: Медицина. С. 154–192.

Чернишова Л.М., Закотюк Л.М., Бичкова Н.Г., 1994. Микроэлементарный статус новорожденных и их матерей // Педиатрия, акушерство и гинекология. № 3. С. 7–8.

Черноусова Н.Ф., 2001. Особенности динамики сообществ мышевидных грызунов под влиянием урбанизации. 1. Динамика видового состава и численности грызунов // Экология. № 2. С. 137–141.

Черноусова Н.Ф., 2002. Особенности динамики сообществ мышевидных грызунов под влиянием урбанизации. 2. Воспроизводство численности // Экология. № 1. С. 27–31.

Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н., 2004. Циклы леммингов и полевок на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН. 150 с.

Шварева Н.В., 1982. Некоторые особенности морфофункциональной активности овариальной железы копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus* (Rodentia) на острове Врангеля в динамике популяционного цикла // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 11. С. 1740–1748.

Шварц С.С., 1963. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Свердловск: УФ АН СССР. 132 с.

Шейко Л.Д., 1999. Влияние малых доз шестивалентного хрома на репродуктивную функцию мелких млекопитающих: Автореф. дис. канд. биол. наук. Екатеринбург: Ин-т экологии растений и животных УрО РАН. 16 с.

Шилов И.А., 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ. 261 с.

Янин Е.П., 2003. Экологическая геохимия и проблемы биогенной миграции химических элементов 3-го рода // Техногенез и биогеохимическая эволюция таксонов биосферы. М.: Наука. С. 37–75.

Baker S., Spears N., 1999. The role of intra-ovarian interactions in the regulation of follicle dominance // Hum. Reprod. Update. № 5. P. 153–165.

Christian J.J., Mayer W., Gelder R., 1963. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth // J. Physiol. Mammal. V. 1. P. 189–353.

Dube J.L., Wang P., Elvin J., Lyons K.M., 1998. The bone morphogenetic protein 15 gene is X-linked and expressed in oocytes // Mol. Endocrinol. V. 12. P. 1809–1817.

Environmental chemistry: A review of the literature published up to mid-1980, 1982. L.: Royal Soc. Chemistry. 265 p.

Erickson G., Shimasaki S., 2001. The physiology of folliculogenesis: the role of novel growth factors // Fertil. Steril. № 76. P. 943–949.

Ginter O., Wiltbank M., Fricke P., Gibbons J., Kot K., 1996. Selection of the dominant follicle in cattle // Biol. Repr. № 55. P. 1187–1194.

Goldman S., Dirnfeld M., Abramovici H., Kraiem Z., 1993. Triiodothyronine (T3) modulates hCG-regulated progesterone secretion, cAMP accumulation and DNA content in cultured human luteinized granulosa cells // Mol. Cell. Endocrinol. V. 96. № 2. P. 125–131.

Groome N.P., Illingworth P.J., O'Brien M., Pai R., Rodger F.E., Mether J.P., McNeilly A.S., 1996. Measurement of dimeric inhibin B throughout the human menstrual cycle // J. Clin. Endocrinol. Metab. № 81. P. 1401–1405.

Gunin A.G., Mashin I.N., Zakharov D.A., 2001. Proliferation, mitosis orientation and morphogenetic changes in the uterus of mice following chronic treatment with both estrogen and glucocorticoid hormones // J. Endocrinol. № 169. P. 23–31.

Levy D., Navarro J., Schattman G., Davis O., Rosenwaks Z., 2000. Exogenous LH: let's design the future // Hum. Reprod. № 15. P. 2258–2265.

Mason H., Carr L., Leake R., Franks S., 1995. Production of transforming growth factor-a by normal and polycystic ovaries // J. Clin. Endocrinol. Metab. № 80. P. 2053–2056.

Nishi S., Hoshi N., Kasahara M., Ishibashi T., Fujimoto S., 1999. Existence of human DAZLA protein in the cytoplasm of human oocytes // Molecular Hum Reproduction. V. 1. № 5. P. 495–497.

Pasquale E.P., Beck-Peccoz P., Persani L., 2004. Hypergonadotropic ovarian failure associated with an inherited mutation of human bone morphogenetic protein-15 (BMP15) gene // Amer. J. Human Genetic. V. 75. № 1. P. 106–111.

Umezu M., Takeuchi S., 1968. The potency of the pituitary ovulating hormone in immature rats // Tonoku J. Agric. Rec. V. 19. № 3. P. 182–187.

Wakim A.N., Polizotto S.L., Burholt D.R., 1995. Influence of thyroxine on human granulosa cell steroidogenesis in vitro // J. Assist. Reprod. Genet. V. 12. № 4. P. 274–277.

Weestergaad L., Andersen C., Byskov A., 1990. Epidermal growth factors in small antral follicles in pregnant women // J. Endocrinol. № 127. P. 363–367.

Reproduction of European bank vole (*Myodes glareolus*, Rodentia) under conditions of natural geochemical anomalies

E. A. Baytimirova, V. P. Mamina, O. A. Zhigalsky

Institute of Ecology of Plants and Animals, Ural Branch RAS
620144 Ekaterinburg, ul. 8 March, 202
e-mail: bay@ipae.uran.ru

Estimates of abundance, morpho-functional state of ovaries, potential and actual fecundity of European bank vole, *Myodes glareolus*, inhabiting the territories of natural geochemical anomalies that are situated over ultra-basic rock and have an excess content of chrome, nickel, and cobaltare obtained. The population adaptive response to extreme geochemical conditions that facilitates the species survival under unfavorable environmental conditions and is manifested through an increase in potential and actual fecundity, decline of pre-implantation mortality, and decrease in proportion of females with pre-implantation losses is revealed. It is shown that in anomalous areas the intensity of folliculogenesis in mature voles is independent of the population cycle phase. As for immature animals residing within geochemical anomalies, an increase in size and numbers of follicles in ovaries is observed which is indicative of maturation fastening. An increase in potential and actual fecundity, as well as changes in morpho-functional state of ovaries, can be interpreted as means of birth rate accelerating which is supposed to compensate high postnatal mortality and maintain population abundance.