Министерство образования и науки РФ
ФГБОУ ВПО
«Уральский государственный
горный университет»

Е. В. Михеева, Е. А. Байтимирова

ЭКОЛОГИЯ ПОЧВ.
Природные биогеохимические провинции Среднего Урала

Учебно-методическое пособие
для студентов направления бакалавриата
022000 – «Экология и природопользование»
очного и заочного обучения

Екатеринбург
2015

Министерство образования и науки РФ
ФГБОУ ВПО
«Уральский государственный горный университет»

ОДОБРЕНО
Методической комиссией
факультета гражданской
защиты УГГУ
« 07 » апреля 2015г.

Председатель комиссии
проф. В.А. Елохин

Е. В. Михеева, Е. А. Байтимирова

ЭКОЛОГИЯ ПОЧВ.
Природные биогеохимические провинции Среднего Урала

Учебно-методическое пособие
для студентов направления бакалавриата
022000 – «Экология и природопользование»
очного и заочного обучения

Издание УГГУ Екатеринбург, 2015

Б15

Рецензент: *Ранюк М.Н.*, к-т биол. наук, научный сотрудник ФГБУН ИЭРиЖ УрО РАН

Учебно-методическое пособие рассмотрено на заседании кафедры геоэкологии «24» февраля 2015 г. (протокол № 2) и рекомендовано для издания в УГГУ.

Михеева Е. В., Байтимирова Е. А.

Б15 ЭКОЛОГИЯ ПОЧВ. Природные биогеохимические провинции Среднего Урала: учебно-методическое пособие для студентов направления бакалавриата 022000 – «Экология и природопользование» очного и заочного обучения / Е. В. Михеева, Е. А. Байтимирова – Екатеринбург: Изд-во УГГУ, 2015. – 78 с.

Учебно-методическое пособие подготовлено в соответствии с программами по дисциплинам «Экология почв», «Почвоведение», «Геоэкология», составлено с использованием опубликованных результатов работ отечественных и зарубежных ученых по представленной тематике, а также собственных данных авторов. Пособие содержит сведения о взаимосвязи геохимических характеристик окружающей среды и физиологических реакций живых организмов. Авторами описаны адаптивные реакции животных и человека в условиях природных биогеохимических провинций, расположенных на Среднем Урале. Работа поддержана грантом РФФИ мол_а 14-04-31097. Учебно-методическое пособие может быть использовано для подготовки студентов по специальностям 02.20.00 «Экология и природопользование», 25.00.36 «Геоэкология», 03.00.16 «Экология», 03.02.09 «Биогеохимия».

© Уральский государственный Горный университет, 2015
© Институт экологии растений и животных УрО РАН, 2015
© Е. В. Михеева, Е. А. Байтимирова, 2015

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 4

Глава 1. Химическая гетерогенность биосферы и биогеохимическое районирование 5
1.1. Биогеохимические провинции: типология и классификация..... 7
1.2. Адаптации к действию геохимического фактора 10
1.3. Морфофизиологические особенности животных при действии различных факторов реды……..……11
1.4. Роль эндокринной системы в формировании адаптивных реакций....15
1.5. Адаптивные особенности репродуктивной системы……...23

Глава 2. Природные биогеохимические провинции в районах распространения ультраосновных горных пород Среднего Урала…26
2.1. Содержание металлов в почве, тканях растений и животных……26 на территориях природных биогеохимических провинций..……...26
2.2. Адаптивные реакции животных в условиях природных биогеохимических провинций……33
2.2.1. Демографические характеристики популяций мелких млекопитающих (на примере рыжей полевки)……...33
2.2.2. Морфофизиологические показатели рыжей полевки……34
2.2.3. Морфофункциональные особенности коры надпочечника рыжей полевки……...38
2.2.4. Морфофункциональные особенности репродуктивной системы рыжей полевки……...50

Глава 3. Смертность и заболеваемость человека в условиях природной биогеохимической провинции…….……60

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 64

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК 65

ВВЕДЕНИЕ

ЭКОЛОГИЯ ПОЧВ – это наука, изучающая взаимодействия между живыми и косными компонентами почвы, а также отношения между почвой и окружающей ее средой, включая абиотические факторы и живые организмы.

Определенное место в экологии почв занимает учение о биогеохимических провинциях, основы которого были заложены трудами отечественных ученых В. И. Вернадского и А. П. Виноградова. Формирование представлений о типологии биогеохимических провинций, их генезисе, географии, биологических эффектах продолжается и в настоящее время.

Уникальным полигоном для изучения биогеохимических аномалий и провинций является Урал благодаря своему геологическому своеобразию и индустриальному развитию. В данном издании изложены теоретические представления о биогеохимических провинциях в целом и представлены результаты практического изучения естественных биогеохимических провинций Урала, не вызывающих эндемических заболеваний.

Авторы выражают сердечную благодарность научным руководителям тех направлений исследований, результаты которых легли в основу учебно-методического пособия: доктору биологических наук, профессору Олегу Антоновичу Жигальскому, кандидату биологических наук Вере Павловне Маминой, доктору геолого-минералогических наук, директору ООО «Мавин» Владимиру Евгеньевичу Максимову, за всестороннюю помощь и поддержку. Авторы искренне признательны главе администрации п. Уралец Пригородного района Свердловской области Владимиру Ивановичу Лебедеву за содействие в организации полевых работ и сотрудникам Института экологии растений и животных УрО РАН за обсуждение результатов исследований и ценные консультации.

Глава 1. Химическая гетерогенность биосферы и биогеохимическое районирование

Тесная взаимосвязь геохимических условий среды и физиологического состояния живых организмов общеизвестна [14, 17, 45, 31, 80, 105, 107].

Значение геохимической среды для развития растений и животных определяется использованием химических элементов в процессах обмена веществ, вхождением их в состав биологически активных соединений [2, 15, 44, 56, 78], а также неспецифическим влиянием на метаболизм и регуляторные системы организма [31, 74, 75].

Избыток или недостаток химических элементов нарушает сбалансированность метаболических процессов в организме, что вызывает определенные изменения в эндокринной, иммунной, репродуктивной системах и может привести к различного рода заболеваниям, сокращению продолжительности жизни [1, 56]. При недостаточном или избыточном содержании в среде химических элементов, включение которых в обменные процессы связано со специфическим действием, возникают эндемические заболевания.

Первичные эндемии связаны непосредственно со специфическим действием геохимических факторов, вторичные представляют собой осложненные геохимической обстановкой неэндемические болезни [31].

В природных условиях геохимической среды существуют также добавочные геохимические факторы, которые влияют на обмен основного элемента, связанного с эндемией. Добавочные геохимические факторы определяют локальный характер нарушений метаболизма и эндемий.

В настоящее время распространение эндемических заболеваний расширилось в связи с техногенным воздействием человека на биосферу [31, 100].

В качестве нормативных величин при эколого-геохимических исследованиях чаще всего применяются фоновые содержания химических элементов. Под фоновым содержанием химического элемента понимается средняя его концентрация в природных телах (почвах, донных отложениях) однородного в ландшафто-геохимическом отношении участка, прямо не затронутого техногенезом [17, 68, 69]. Сведения о фоновом, природном, содержании микроэлементов в породах и почвах необходимы для предупреждения вредного воздействия геохимических условий на биоту, а также для оценки реального техногенного воздействия на окружающую среду [24].

Концентрации элементов, отличающиеся от фоновых, считаются аномальными. Геохимические аномалии могут быть отрицательными (концентрации элементов ниже фона) и положительными (концентрации элементов выше фона) [24, 69].

Биогеохимическое районирование, позволяющее выявить части биосферы различного размера с аномальным или фоновым (нормальным) содержанием химических элементов, связывает биологические реакции организмов коррелятивными и причинными связями с химическим составом окружающей среды. В составе биосферы выделяют биогеохимические регионы, субрегионы и биогеохимические провинции [31, 60, 69].

Биогеохимические регионы биосферы – таксоны первого порядка в системе биогеохимического районирования, имеющие по протяженности признаки почвенно-климатических зон или их сочетаний с учетом специфики трофической цепи и преобладающих биологических реакций на естественный химический состав среды или его техногенные изменения. Регионы биосферы характеризуются биогеохимической мозаичностью.

Биогеохимические субрегионы биосферы выделяются, как правило, по принципу географической непрерывности. Субрегионы могут сохранять типичные признаки региона, либо иметь характеристики, не соответствующие типичным признакам региона (азональные субрегионы). Азональные

субрегионы зачастую возникают над залежами полезных ископаемых или в районах интенсивного техногенного загрязнения.

Биогеохимические провинции – таксоны третьего порядка, являются частями субрегионов биосферы и характеризуются определенным качественным и количественным составом биогеохимических трофических цепей, а также типичными реакциями организмов, в некоторых случаях в виде эндемических заболеваний [14, 31, 69, 123].

1.1. Биогеохимические провинции: типология и классификация

Термин «биогеохимические провинции» был предложен А.П. Виноградовым. Биогеохимическими провинциями являются «области на Земле, тесно связанные с геохимическими провинциями, и отличающиеся более или менее одинаковой концентрацией в среде (почвах, воде, воздухе), отличной от соседних областей, одного или нескольких химических элементов (нормальной, избыточной или недостаточной), с чем связана характерная биологическая реакция флоры и фауны данной области» [16, 17].

По источнику поступления основных химических элементов, образующих провинцию, выделяют природные, техногенные и природно-техногенные биогеохимические провинции.

Возникновение **природных (естественных)** биогеохимических провинций определяется геохимическими условиями почвообразующих пород [14, 18, 48, 69].

Техногенные биогеохимические провинции образуются в регионах со значительной антропогенной нагрузкой [30, 100, 106, 122]. Человечество в процессе своей производственной деятельности выступает как мощный геохимический фактор, изменяющий и перераспределяющий огромные массы химических элементов. Производственная деятельность человека оказывает существенное влияние как на глобальные биогеохимические циклы, так и на биогеохимические процессы небольших территорий [27].

Природные и техногенные биогеохимические провинции отличаются друг от друга рядом особенностей: продолжительность существования природных аномальных территорий существенно больше, чем техногенных; избыточное поступление химических элементов в пищевую цепь природной провинции происходит преимущественно из подстилающей горной породы, в то время как источники техногенного загрязнения окружающей среды весьма разнообразны; распределение химических элементов в почве и породах на аномальных территориях различного происхождения также специфично [26, 48, 67].

Природно-техногенные биогеохимические провинции, как правило, возникают при интенсивной разработке месторождений полезных ископаемых. В целом техносфера регионов формируется обычно в соответствии с их металлогенической зональностью [24, 30, 69].

Первичные провинции возникают непосредственно над рудными телами или в зонах интенсивного техногенного загрязнения. При рассеянии химических элементов, чаще всего с водным стоком, возникают **вторичные** провинции, иногда на значительном удалении от первичного источника. В некоторых случаях биологические реакции организмов во вторичных биогеохимических провинциях выражены в большей степени, чем в первичных [31].

По уровню накопления химических элементов и связанной с ним реакции биоты выделяют **типичные** биогеохимические провинции, **потенциальные** и **фоновые.**

На территории **потенциальных (скрытых)** провинций концентрации основного химического элемента не достигают пороговых значений, но очень близки к ним. Характерные для данного элемента реакции в таких районах обычно не проявляются, но при действии неблагоприятных условий среды или в случаях ослабления регуляторных функций организма могут возникать эндемические заболевания.

В условиях **фоновых** биогеохимических провинций характерные для данного субрегиона пониженные или повышенные концентрации химических элементов не вызывают каких-либо заметных реакций организмов [31].

Особую актуальность проблема воздействия условий биогеохимических провинций на растения, животных и человека приобретает в Уральском регионе. Известно, что на Урале широко распространены геохимические аномалии элементов всех групп токсичности. На отдельных участках максимальные концентрации в почве различных химических элементов превышают предельно допустимые в сотни раз [24]. Довольно широко распространены в Уральском регионе пояса ультраосновных пород с высоким содержанием в них хрома, никеля, кобальта [24, 48].

Для биогеохимических провинций характерно в целом повышенное содержание в горных породах, почвах, грунтовых водах основного элемента, а также целого ряда сопутствующих [14, 16, 24, 48].

1.2. Адаптации к действию геохимического фактора

Довольно часто условия биогеохимических провинций провоцируют возникновение эндемических заболеваний растений и животных, клинические проявления которых довольно хорошо изучены [1, 16, 43, 31, 56].

Вместе с тем неблагоприятные геохимические факторы способны вызывать биологические реакции, которые не носят специфического характера и не позволяют непосредственно сделать заключение о действующей причине. Для животных неблагополучных в геохимическом отношении зон могут быть характерны следующие особенности: сокращение продолжительности жизни, снижение репродуктивного успеха, отклонения в развитии, изменения иммунологических характеристик [43, 44, 75, 76].

По мнению М.А. Риш (1965), биологические эффекты действия геохимического фактора делятся на адаптивные и патологические. В свою очередь, в рамках адаптивных реакций выделяются:

1) физиологическая и биохимическая адаптации (в интервале пороговых концентраций химических элементов);

2) генетическая адаптация – результат селекции форм, приспособленных к определенным условиям геохимической среды [80].

В основе генетических адаптаций лежит явление полиморфизма популяций [80].

Сходная классификация биологических эффектов геохимических условий среды была предложена Н.А. Агаджаняном и А.В. Скальным. По их мнению, умеренные отклонения от нормального содержания микроэлементов в окружающей среде вызывают количественные изменения в рамках обычных регуляторных реакций организма. При резком недостатке или избытке определенных химических элементов возникают либо различные приспособления к обитанию в конкретных геохимических условиях, либо качественные изменения обмена веществ, которые приводят к эндемическим заболеваниям и уродствам [1].

Таким образом, по мнению Н. А. Агаджаняна, геохимические факторы среды играют немаловажную роль в процессах жизнедеятельности организмов, детерминации физиологической гетерогенности популяций животных и эволюции жизни. В настоящее время в результате хозяйственной деятельности человечества происходит смещение значимости экологических факторов в сторону биогеохимических условий, которые начинают приобретать доминирующее значение среди прочих экологических детерминант качества жизни [1].

1.3. Морфофизиологические особенности животных при действии различных факторов среды

Метод морфофизиологических индикаторов С.С. Шварца [94], позволяющий оценить реакцию популяции на конкретные условия окружающей среды по комплексу весовых показателей, довольно широко используется в экологических исследованиях. Изменчивость экстерьерных и интерьерных характеристик может быть связана с определенными адаптивными сдвигами метаболизма животных при действии разнообразных факторов среды [92, 94].

Масса (вес) тела является отличным индикатором, реагирующим на внешние и внутрипопуляционные факторы, и довольно широко используется при анализе состояния популяций животных [87]. Снижение веса тела животных, особенно в период интенсивного роста, свидетельствует о неблагополучии популяции [94].

Отношение массы к длине тела характеризует упитанность особей и позволяет наряду с анализом изменчивости абсолютного веса тела оценить состояние популяции в конкретных условиях существования.

Индекс печени относится к важнейшим морфофизиологическим индикаторам, так как данный орган полифункционален, - печень является пищеварительной железой, депо углеводов, принимает участие в процессах кроветворения и метаболизма некоторых соединений. Масса печени зависит от

пола, возраста животных, кроме того, данному показателю свойственны сезонные колебания [92, 93].

Ведущим фактором, определяющим размеры печени, является интенсивность обмена веществ. Снижение ее массы при неблагоприятных условиях происходит в первую очередь за счет расходования запасов гликогена, в экстремальных ситуациях – жировых резервов [94].

Индекс надпочечника можно рассматривать в качестве одного из лучших показателей общего физиологического состояния особей, поскольку все условия, требующие резкой интенсификации обмена веществ, влекут за собой повышенное выделение кортикостероидов, что может привести к гормональному истощению и гибели животного [94]. Активизация синтеза гормонов надпочечника довольно часто связана с определенными гистологическими изменениями, в ряде случаев приводящими к гипертрофии органа. В связи с этим, вес надпочечника может являться довольно надежным индикатором его функционального состояния.

Показано, что ведущим фактором, определяющим размеры надпочечника у самок, является участие в размножении, у самцов - температурные условия существования. Животные старших возрастных групп реагируют на изменения условий существования более резким изменением размеров надпочечников, чем молодые [94].

Гепатосупраренальный коэффициент, представляющий собой отношение массы печени к массе надпочечника, является интегрированным выражением энергетического потенциала и неспецифической резистентности организма. Сохранение энергетического потенциала на определенном уровне при неблагоприятных условиях обеспечивает стабильное функционирование адаптивных механизмов [49].

Общеизвестны половозрастные аспекты динамики массы тела и относительной массы внутренних органов животных. Морфофизиологические особенности участвующих в размножении животных обусловлены активизацией процессов обмена веществ, связанной с более высокими, чем у

неполовозрелых особей, энергетическими потребностями [94], и непосредственным действием половых гормонов на функциональное состояние и трофику некоторых органов [82].

Геохимические условия района обитания, отличающиеся от фоновых, могут обусловить изменения регуляторных систем организма, которые зачастую не носят специфического характера и могут привести к нарушению роста, развития, воспроизводства, а также к изменению различных физиологических параметров животных [42, 46, 56, 75, 106].

Обширная литература посвящена особенностям морфофизиологических параметров животных в условиях техногенных ландшафтов (техногенных биогеохимических провинций). В частности, выявлено снижение массы печени и увеличение массы почек у птиц при действии солей меди [38], увеличение индексов сердца, почек, гонад амфибий в антропогенно измененной среде [70] изменения индексов печени [79], почек, надпочечника, селезенки мелких млекопитающих [20] в условиях нефтяного и свинцово-цинкового загрязнений [37], сердца и печени у животных, обитающих на отвалах в зоне добычи золота [66]. При изучении приспособлений животных к действию техногенных загрязнителей обсуждается вопрос о «новой» физиологической норме, адаптированной к действию токсичных концентраций тяжелых металлов в техногенных районах [10, 11].

Геохимический фактор естественной природы также может провоцировать изменения морфофизиологических характеристик животных. С.С. Шварцем отмечено влияние микроэлементов на рост печени амфибий в условиях рудного поля [91]. Увеличение относительного веса почек было обнаружено у мелких млекопитающих, обитающих в Анкаванской молибденовой биогеохимической провинции [40, 81].

Необходимо отметить, что большинство исследований фауны биогеохимических провинций посвящены оценке накопления химических элементов в организмах животных и патологическим проявлениям в условиях избытка или недостатка определенных микроэлементов. Вместе с тем проблема

приспособительных механизмов животных к обитанию в данных районах освещена не достаточно полно.

Плотность популяции также является фактором, определяющим изменчивость морфофизиологических показателей, так как процесс динамики численности сопровождается качественными перестройками морфофизиологических, биохимических и эндокринных систем [21, 86, 96].

На фазе пика численности многими исследователями регистрировалась максимальная масса тела мелких млекопитающих, снижение численности сопровождалось снижением массы тела особей [21, 87, 102, 113].

Общеизвестна взаимосвязь динамики численности популяции и относительного веса надпочечника. Эксперименты в условиях вивария выявили прямую зависимость между количеством животных в клетке и массой надпочечника [103]. Большинство исследователей склонны считать, что повышение функциональной активности надпочечника при стрессе, обусловленном высокой плотностью популяции, приводит к гипертрофии органа. Адреналовый фрагмент эндокринной системы, традиционно избыточно функционирующий во время массового размножения, получает дополнительный стимул в результате переуплотнения популяции [3, 32].

С. В. Ельшин, напротив, выявил увеличение индекса надпочечника у леммингов в фазу депрессии численности [29]. Кроме того, при минимальной численности происходило снижение индекса печени.

Также в противоположность исследованиям, касающихся гипертрофии надпочечника при переуплотнении популяции, максимальный уровень стрессированности водяных полевок, сопровождавшийся гиперфункцией надпочечника, наблюдался во время снижения численности [21].

Г. А. Корнеев и А.А. Карпов наблюдали снижение гепатосупраренального коэффициента при пике и минимальные его значения при спаде численности большой песчанки [48].

А.В. Ткачев с соавторами отмечают определенную динамику индекса щитовидной железы в соответствии с фазами популяционного цикла

леммингов. В период пика численности относительный вес щитовидной железы был наименьшим, в годы спада и депрессии происходило увеличение данного показателя [87].

Кроме того, отмечены минимальные показатели массы семенников животных при максимальной численности популяции [87].

1.4. Роль эндокринной системы в формировании адаптивных реакций

Эндокринная система наряду с нервной осуществляет регуляцию и координацию функций организма, а также сохранение его гомеостаза [77].

Сохранение гомеостаза в организме предполагает, что степень функциональной активности эндокринной железы находится в равновесии с концентрацией ее гормона (гормонов) в крови. В ряде случаев это равновесие обеспечивается взаимодействием между периферической эндокринной железой и соответствующей тропной функцией гипофиза. Взаимоотношения между ними имеют характер отрицательной обратной связи. Вместе с тем обратные связи в эндокринной системе замыкаются не только на уровне гипофиза. В некоторых случаях обнаруживается прямое угнетающее действие гормона на производящую его железу. Гормоны также могут оказывать действие на высшие отделы центральной нервной системы, что, в свою очередь, отражается на гипоталамусе. Кроме того, гормоны, выделяемые одной железой, оказывают влияние (прямое или опосредованное) на прочие эндокринные органы. Поэтому любое нарушение эндокринного равновесия не ограничивается функцией одной железы, а распространяется на все звенья эндокринной системы. Механизмы этих влияний могут быть столь же многообразны, как и способы взаимодействия между гормоном и продуцирующей его железой [77, 82].

Кора надпочечника и адаптивные реакции организма

Кора надпочечника играет исключительную роль в осуществлении адаптивных реакций организма и устранении последствий разнообразных повреждений при действии широчайшего спектра стрессирующих факторов. Многочисленными исследованиями показано, что на воздействия неадекватных экзогенных факторов организм отвечает не только защитной реакцией, но и адекватным физиологическим процессом вне зависимости от того, какой именно раздражитель действует на него в данный момент [82, 117]. Различные неблагоприятные факторы, такие как интоксикация, в том числе и тяжелыми металлами, травма, социальный стресс, физическая нагрузка, недостаток кислорода и пр., индуцируют выделение гипоталамусом КРФ (кортикотропин-рилизинг-фактора). Воздействие КРФ на аденогипофиз приводит к интенсификации выработки АКТГ (адренокортикотропного гормона), который стимулирует продукцию гормонов коры надпочечника, принимающих участие в формировании неспецифической резистентности организма (82). Диапазон участия кортикостероидов в адаптивных реакциях организма довольно широк от общих стрессовых внутрипопуляционных взаимодействий до регуляции специфических звеньев обмена.

Механизмы защитной роли кортикостероидов при действии неблагоприятных факторов связаны с обеспечением достаточного количества энергоемких метаболитов (глюкозы и жирных кислот), воздействием на водно-солевой баланс, поддержанием необходимого объема плазмы крови, пермиссивным действием в отношении ряда гормонов [77, 82, 117].

Воздействие АКТГ на ткань надпочечника может приводить к морфологическим изменениям последнего, поэтому при изучении адаптации животных к разнообразным условиям среды оценка морфофункционального состояния коры надпочечника имеет важнейшее значение.

Эффекты АКТГ на адренокортикоциты можно разделить на три группы в зависимости от времени, требующегося для проявления ответа:

1) острый эффект, проявляющийся в первые несколько минут, не опосредуемый синтезом новых мРНК;

2) подострый эффект, который зависит от синтеза мРНК специфических ферментов, участвующих в стероидогенезе (наблюдается спустя несколько часов);

3) хронический эффект – гипертрофия и гиперплазия железы, для наступления которых требуется от нескольких часов до суток.

При длительном воздействии АКТГ на клетки надпочечников (хронический эффект) можно наблюдать не только избирательную индукцию ферментов, но и развитие генерализованной гипертрофии железы. Этот эффект является результатом сложного взаимодействия гормональных, обменных и сосудистых процессов [82].

К настоящему времени морфология и функции надпочечников довольно детально изучены. Кора надпочечника млекопитающих построена из эпителиальных тяжей, ориентированных перпендикулярно к капсуле и разделенных тонкими прослойками соединительной ткани, которые составляют строму надпочечника.

Наружная часть коры надпочечника – клубочковая зона, образована мелкими, многоугольными эпителиальными клетками, объединенными в дугообразные группировки. В клетках содержатся мелкие вакуоли.

Сравнительно более крупные клетки пучковой зоны образуют столбовидные тяжи. Клетки в большинстве случаев имеют вид призм, иногда их форма близка к кубической или многоугольной. В клетках пучковой зоны обильно накапливаются липоиды и нейтральные жиры, чем обусловливается характерный светло-желтый цвет, свойственный коре надпочечников. Жиро-липоидные включения имеют вид капелек разной величины.

В нижней части коры пучковая зона переходит в сетчатую, граничащую с медуллярной частью. В сетчатой зоне правильное столбовидное расположение железистых клеток теряется, и эпителиальные тяжи разветвляются, образуя рыхлую сеть. Относительно мелкие клетки данной зоны имеют более темный

вид по сравнению с фасцикуляторными благодаря пигменту липофусцину. Нередко встречаются дегенерирующие клетки с пикнотзирующимися ядрами.

Строение пучковой и сетчатой зон отличается мозаичностью. Наряду со светлыми спонгиоцитами встречаются так называемые темные клетки [61]. Существует мнение, что светлые и темные клетки находятся на различных стадиях секреторного цикла. Темные клетки содержат много РНК и мало липидов, которые были использованы на образование гормонов. Большое количество темных фасцикуляторных клеток свидетельствует об усиленной секреции надпочечной железы. Светлые клетки находятся в фазе истощения [5].

В нормально функционирующем надпочечнике млекопитающих на долю клубочковой зоны приходится 8-10, пучковой – 50, сетчатой – 30-35, мозгового вещества – 6-10 % от массы всего органа [41].

Кроме основных зон в коре надпочечника выделяют субкапсулярную бластему (между капсулой надпочечника и клубочковой зоной) и суданофобную зону (на границе клубочковой и пучковой), которые обладают камбиальными свойствами [77]. На границе с медуллярной частью у мышевидных грызунов расположена зона светлых клеток, зона X, особенно заметная у самок. Считается, что в данной зоне образуются вещества, обладающие андрогенными свойствами [77].

Сфера действия гормонов коры надпочечных желез чрезвычайно велика. Она включает регуляцию водно-солевого обмена, тканевого метаболизма, контроль за функционированием иммунной и репродуктивной систем. Ни один другой эндокринный орган не вырабатывает такого набора химических веществ со столь разнонаправленным и широким диапазоном влияния на организм [88]. Функциональная специфика клеток различных кортикальных зон заключается в синтезе различных типов гормонов. В клубочковой зоне происходит образование минералокортикоидов, в пучковой – глюкокортикоидов. Основная функция сетчатой зоны – синтез стероидов, обладающих андрогенным действием [41, 77].

Эндокринный адаптационный синдром, несмотря на неспецифическую природу, меняет симптоматику в зависимости от вида стресса, т.е. приобретает черты специфичности. Эндокринный статус при острых и хронических воздействиях характеризуется разнонаправленными сдвигами со стороны одной и той же железы. В зависимости от внешних условий функциональное равновесие между гипофизом и надпочечником может устанавливаться при различных уровнях продуцируемых гормонов. Значительную роль в поддержании данного равновесия играет способность гормонов надпочечника воздействовать не только на адренокортикотропную функцию гипофиза, но и ослаблять реакцию адренокортикоцитов на гипофизарный гормон. Кроме того, в зависимости от исходного состояния организма может меняться направленность действия гормона. К примеру, если под влиянием токсического агента анаболические процессы ослаблены, то АКТГ не снижает, а усиливает их [84].

Многочисленными исследованиями показано, что изменения регуляторных систем организма при действии разнообразных факторов внешней среды приводят к гиперфункции адреналовой железы. Однако особенности морфофункционального состояния надпочечников зависят от природы, интенсивности и продолжительности действия раздражителя.

Показателями стрессорной гипертрофии надпочечников являются возрастание массы железы, увеличение размеров и количества клеток коры [40, 82], а также повышение кровенаполнения органа [34].

Многие авторы отмечают структурно- функциональные изменения коры надпочечника у млекопитающих в экстремальных условиях. Г. Селье наряду с основными признаками общего адаптационного синдрома обращал внимание на гипертрофию и снижение количества аскорбиновой кислоты в коре надпочечника млекопитающих при стрессовых воздействиях [117].

В условиях острой гипоксии надпочечник реагирует изменением объема зон и увеличением массы всего органа. При этом у крыс масса органа увеличивается на 35 %, объем пучковой зоны возрастает на 85 %, сетчатой – 42

%, а размер клубочковой несколько уменьшается по сравнению с контролем [34].

Г.А. Трофимова и О.И. Кириллов наблюдали циклические изменения гипертрофии ядер адренокортикоцитов у крыс при раздражении электрическим током [87], а также у иммобилизованных и плававших животных [40]. Прохождение отдельных этапов цикла наблюдаемых изменений при хроническом стрессе приблизительно совпадало со стадиями тревоги, резистентности и истощения.

Отмечены изменения объемов ядер адренокортикоцитов крыс при экспериментальном хроническом воздействии 2-3-дихлорпропена [36]. Средняя доза препарата вызывала увеличение, высокая – уменьшение объемов ядер пучковой зоны. Ядра в клубочковой зоне увеличивались в размерах, в сетчатой зоне и мозговом веществе уменьшались независимо от дозы. Кроме того, обнаружена дистрофия пучковой зоны, которая диагностировалась по кариолизису, кариопикнозу, полиморфности ядер и цитолизу. Таким образом, в результате хронического воздействия яда активизировалась минералокортикоидная функция, снизилась активность сетчатой зоны и мозгового вещества.

В.П. Маминой отмечено изменение ядерно-цитоплазматического индекса пучковой и сетчатой зон надпочечника мышей после воздействия ионизирующего излучения [54].

О.В. Ермаковой описаны морфофункциональные изменения коры надпочечника полевок-экономок, обитающих в условиях повышенной радиоактивности [32]. Обнаружены значительное расширение коры надпочечника за счет пучковой зоны, увеличение размеров адренокортикоцитов и их ядер, кортикальная дезинтеграция, признаки повреждения клеточных структур.

При длительном воздействии неблагоприятных условий, как правило, наблюдается истощение адреналовой железы [77], обычно сопровождаемое

уменьшением гипертрофии зон надпочечника, адренокортикоцитов и их ядер и признаками альтерации [41].

Немаловажную роль в ответе адреналовой железы на разнообразные воздействия играет и генетическая детерминация реакции организма на стресс, что может иметь значение для выживаемости и способности к воспроизводству животных в природных популяциях.

Проблема влияния плотности и демографической структуры популяции на структурные и функциональные характеристики надпочечников привлекает пристальное внимание исследователей [3, 32, 86, 102, 103].

При экспериментальном увеличении плотности у мышей наблюдалось увеличение массы надпочечников и уменьшение концентрации в нем аскорбиновой кислоты, что свидетельствует о функциональном напряжении органа.

В природной популяции копытного лемминга при росте и высокой численности наблюдалась гипертрофия пучково-сетчатой зоны, при максимальной плотности – уменьшение размеров клубочковой зоны. При минимальной численности наблюдали уменьшение ширины пучковой зоны, увеличение клубочковой, а также дезинтеграцию адренокортикальной ткани, т.е. стирание границ между ее отдельными зонами [3]. Гистологические изменения коры надпочечника при высокой численности леммингов выражались в гипертрофии, гиперплазии клеток пучковой зоны, пролиферации адренокортикоцитов клубочковой зоны вглубь коры. Изменения морфофункционального состояния адреналовой железы животных свидетельствовали об активизации ее функции при росте и максимальном функциональном напряжении при пике численности. Своеобразие эндокринной конституции животных, родившихся на пике численности, обусловливает неспособность обеспечить достаточный уровень воспроизводства популяции и дальнейший спад численности [3].

А. В. Ткачев и Ф. Б. Чернявский также описали гипертрофию пучковой зоны леммингов при пике численности, которая сопровождалась увеличением

количества темных, активно функционирующих, адренокортикоцитов. При депрессии было отмечено преобладание светлых, истощенных, клеток, дезинтеграция коры и отчетливая выраженность зоны компрессии между клубочковой и пучковой зонами [87]. Сочетание гормональных функций и связанные с этим структурные перестройки эндокринных органов являются следствием функционирования гормонального комплекса в предыдущей фазе цикла и основой для будущей гормональной ситуации [86]. О.В. Ермакова описала аналогичные изменения в коре надпочечников полевок-экономок в зависимости от плотности популяции [32].

Половозрастные особенности морфологии и реакции надпочечника на стрессоры также отмечались исследователями. Известно, что в онтогенезе у млекопитающих изменяются не только функциональная активность коры надпочечника, но и тип реакции коры на экзо- и эндогенные факторы. Подвержена возрастным колебаниям и адаптационная перестройка надпочечников [84]. Ткань надпочечников молодых животных характеризуется более высокой пролиферативной активностью [41]. Известно, что андрогены и эстрогены способны вызывать гипертрофию надпочечника, причем последние более эффективно. Существуют половые различия в уровне секреции кортикостероидов и активности ферментов специфического синтеза [84].

Таким образом, литературные данные свидетельствуют об изменении морфофункционального состояния коры надпочечника животных при действии самых разнообразных факторов среды. При изучении приспособительных реакций организмов к условиям геохимической аномалии (биогеохимической провинции) оценка морфофункционального состояния коры надпочечника имеет немаловажное значение, так как она является тем органом, в котором с наибольшей вероятностью следует ожидать проявления адаптивных реакций в экстремальных геохимических условиях (даже при отсутствии признаков эндемических заболеваний).

1.5. Адаптивные особенности репродуктивной системы

Известно, что адаптивные изменения морфофункционального состояния репродуктивной системы млекопитающих могут быть вызваны широким спектром воздействующих факторов как эндогенной, так и экзогенной природы [28, 50, 63, 86].

Женская репродуктивная система. Процессы роста и созревания фолликулов в яичниках самок зависят от плотности популяции млекопитающих, которая является фактором эндогенной природы. [90]. Кроме того, при действии неблагоприятных экзогенных факторов (нехватка кормов, низкая температура и др.), отмечено уменьшение фактической плодовитости у рыжей полевки [93, 98, 99]. В то же время у водяной полевки и малого суслика наблюдали обратный эффект: повышение фактической плодовитости в местообитаниях с низкими защитными свойствами (отсутствие укрытий). Это следствие компенсаторных реакций популяции на ухудшение условий существования обусловленных увеличением смертности животных [4]. Подобная закономерность величины выводка у животных в неблагоприятных условиях довольно широко известна [8]. В то же время показано, что действие экзогенных факторов, например, воздействие тяжелых металлов на организм животного, негативно отражается на репродуктивной системе [33]. Н.Ф. Иваницкой в исследованиях на крысах показано, что основным эффектом действия низких доз (не вызывающих общетоксического действия) ионизирующего излучения и свинца является как предимплантационная, так и постимплантационная гибель эмбрионов [35]. По данным Н.О. Мелик-Алавердян (1967), хроническая хлоропреновая интоксикация вызывает морфологические изменения в яичниках самок крыс, характеризующихся интенсивным процессом роста и развития примордиальных и однослойных фолликулов. Это приводит к резкому уменьшению их числа, усилению процессов атрезии (регрессии) созревающих фолликулов и задержке инволюции (обратного развития) желтых тел. В работе Л.Д. Шейко (1999)

приведены данные об отрицательном воздействии низких доз поллютантов на генеративную систему самок крыс: задержка созревания фолликулов в результате изменения продолжительности эстрального цикла за счет стадии диэструс (стадии покоя в половом цикле). Воздействие шестивалентного хрома как на уровне порога острого действия, так и на уровне ПДК вызывает нарушение гаметогенеза (производства половых клеток) у лабораторных животных. При наибольшей из исследуемых доз (2,8 мг/кг) изменения в репродуктивной функции обусловлены токсическими свойствами Cr (VI), а при наименьшей дозе – мутагенным действием. Гонадоповреждающее действие шестивалентного хрома связано у самок крыс с задержкой созревания фолликулов в результате изменения продолжительности эстрального цикла за счет стадии диэструс. Механизм действия шестивалентного хрома на репродуктивную функцию связан с активацией процессов перекисного окисления липидов в тканях яичников. Повышение уровня липопероксидации сопровождается у самок повышением антиоксидантной активности за счет физиологических ресурсов организма [95]. Результаты исследований Л. А. Башлыковой, О. В. Раскоши, О. В. Ермаковой показали, что у полевок, обитающих в условиях повышенной радиоактивности, запас примордиальных фолликулов значительно ниже, чем в контроле, что свидетельствует об ограничении резервных возможностей яичников. Кроме того, данными исследователями отмечено повышенное по сравнению с контролем количество растущих и первичных фолликулов в яичниках полевок, испытывающих хроническое действие радиации в природных условиях. Потенциальная плодовитость самок с ураново-радиевого участка выше, чем в контроле, у животных, обитающих в условиях повышенной радиоактивности, также обнаружены двуядерные фолликулы. Авторы делают вывод об ускоренных темпах созревания фолликулов у животных ураново-радиевого участка [9].

Я.Р. Мацюк с соавторами в экспериментах (2001), целью которых было выявление нарушений развития у потомства женской половой системы при хроническом воздействии инкорпорируемыми с пищей радионуклидами в

разные периоды онтогенеза, показал, что радионуклиды в период беременности матери тормозили инволюцию примордиальных фолликулов в яичниках потомства. В ранний постнатальный период они оказывали стимулирующие воздействие на фолликулогенез, вызывая, при этом, особенно в фолликулярных клетках растущих и вторичных фолликулов, структурные и цитохимические изменения, приводящие к значительному уменьшению в пубертатном (подростковом) периоде количества зрелых фолликулов и увеличению числа их атретических форм.

Исследования, касающиеся адаптивных реакций животных к обитанию в условиях избытка тяжелых металлов, проводятся в основном на техногенно загрязненных территориях и посвящены, как правило, изучению плодовитости. При этом мало изученной остается проблема воздействия геохимического фактора естественной природы на репродуктивную функцию животных в целом и на процесс фолликулогенеза в частности.

Мужская репродуктивная система. Отмечается увеличение относительной массы семенника (масса органа, разделенная на массу организма) у амфибий, обитающих в антропогенно загрязненной среде [70] и у полевок в природной биогеохимической провинции [56]. Авторы считают данную особенность животных адаптивной реакцией, обеспечивающей более высокий репродуктивный потенциал выживших особей в условиях высоких концентраций некоторых химических элементов в окружающей среды.

Увеличение индекса семенника у молодых животных обычно связывают с ускорением полового созревания животных. Явление ускоренного созревания молодняка было отмечено на техногенно загрязненных территориях [58] и в условиях искусственно разреженной плотности населения [97]. Авторы считают ускорение полового созревания сеголеток адаптивной реакцией в ответ на нарушение социальной среды.

Глава 2. Природные биогеохимические провинции в районах распространения ультраосновных горных пород Среднего Урала

Некоторые регионы Земли, в том числе и Урал, характеризуются широким распространением естественных геохимических аномалий, которые формируют биогеохимические провинции. Почвы районов естественных геохимических аномалий, приуроченных к ультраосновным горным породам, в значительной степени обогащены элементами семейства железа (Cu, Ni, Co, Cr) [69].

Представители биоты (растения и животные) природных биогеохимических провинций (естественных геохимических аномалий) представляют особый научный интерес, поскольку они в течение многих поколений подвергаются воздействию избыточного или недостаточного содержания определенных химических элементов. Уральский регион дает уникальную возможность изучения воздействия геохимического фактора на биологические системы, в частности на репродуктивную функцию млекопитающих, поскольку на его территории располагаются биогеохимические провинции как естественного, так и антропогенного происхождения.

2.1. Содержание металлов в почве, тканях растений и животных на территориях природных биогеохимических провинций

Природная биогеохимическая провинция. На основании данных почвенного анализа установлено существование естественной геохимической аномалии в окрестностях поселка Уралец Пригородного района Свердловской области. Максимальные концентрации никеля, кобальта и хрома в почве аномального участка превышают среднеуральские фоновые значения в 23, 15 и 100 раз соответственно.

Для оценки эффектов действия аномалии на живой организм исследования проводились как в аномальных районах, так и на фоновой территории.

Участок Висимского государственного природного биосферного заповедника (ВГПБЗ) рассматривался в качестве фонового, то есть условно нормального (табл. 1.). Максимальные концентрации химических элементов в почве фонового участка ни в одной из точек опробования не достигают аномальных значений.

Установлено, что содержание никеля и хрома в надземной фитомассе вейника тростниковидного (*Calamagrostis arundinacea Roth.,* семейство злаки) на аномальном участке выше, чем на фоновом. Содержание кобальта в тканях растений также выше на аномальном участке (табл. 2, рис. 1). Однако эти различия статистически не значимы. Данное обстоятельство, вероятно, связано с большей доступностью для растений соединений кобальта на фоновом участке, которая, в свою очередь, зависит не только от концентрации химического элемента в почве, но и от эколого-геохимических условий произрастания [71].

С целью оценки поступления тяжелых металлов в желудочно-кишечный тракт рыжих полевок, а также накопления их в печени, органе депонирования никеля, кобальта и хрома [33], исследуемые животные были разделены на четыре группы (половозрелые самцы, самки; неполовозрелые самцы, самки). Ввиду того, что значимых отличий по определяемым показателям между животными различных половозрастных групп не обнаружено как на аномальном, так и на фоновом участках, данные по отдельным половозрастным группам объединили.

Анализ концентраций никеля, кобальта и хрома в содержимом желудков рыжих полевок выявил более значительное поступление тяжелых металлов в организмы животных на аномальном участке по сравнению с фоновым (табл. 2, рис. 1).

Таблица 1

Содержание тяжелых металлов в почве аномального и фонового участков, мг/кг воздушно-сухого веса

Участок		п. Уралец	ВГПБЗ
Горные породы		пироксениты дуниты серпентиниты	габбро диориты гранитоиды
Количество точек опробования		20	12
Максимальная концентрация химического элемента	Ni	700	60
	Co	150	20
	Cr	10000	150
	Cu	90	40
	Zn	300	100
	Pb	40	20
Минимальная концентрация химического элемента	Ni	50	15
	Co	10	5
	Cr	100	50
	Cu	20	10
	Zn	н/о	50
	Pb	10	10
Средняя концентрация химического элемента	Ni	230	37
	Co	47	16
	Cr	289	98
	Cu	52	38
	Zn	124	78
	Pb	26	15
Геохимическая аномалия		+	–

Примечание. н/о – элемент не обнаружен, «+» – наличие, «-» – отсутствие геохимической аномалии.

Более высокие концентрации металлов в содержимом желудков животных по сравнению с их содержанием в анализируемой фитомассе объясняются широтой спектра питания рыжей полевки, куда помимо

сосудистых растений входят грибы, лишайники, мхи [28], которые характеризуются безбарьерным типом накопления химических элементов [31].

В результате оценки накопления тяжелых металлов в печени рыжих полевок установлено, что содержание кобальта и хрома в печени животных, обитающих в районе естественной геохимической аномалии, статистически значимо выше по сравнению с содержанием данных элементов в печени животных фонового участка. Содержание никеля в печени животных на аномальном участке также выше, чем на фоновом, однако, данные различия статистически не значимы. Это объясняется значительными колебаниями концентраций никеля в тканях организма как при нормальном, так и избыточном его содержании в окружающей среде [64].

Таблица 2

Содержание тяжелых металлов в вейнике тростниковидном, содержимом желудка и печени животных в районе естественной геохимической аномалии (над чертой) и на фоновом участке (под чертой), мкг/г воздушно-сухого веса

Объект	n	M±m			lim		
		Ni	Co	Cr	Ni	Co	Cr
Почва	9 / 9	390.86±9.13* / 9.2±0.99	70.4±6.69* / 7.54±0.73	2880 ±1799.7* / 11.38±0.58	120.93-1053.7 / 3.08-11.7	41.4 - 102.18 / 4.78-11.21	350 - 10000 / 9.19 - 14.07
Вейник тростниковидный	9 / 9	4.4±0.71* / 1.76±0.09	0.16±0.05 / 0.11±0.02	1.14±0.08* / 0.66±0.06	2.37-9.3 / 1.28-1.99	0.01 - 0.42 / 0.03-0.22	0.92 - 1.71 / 0.42 - 0.88
Содержимое желудка рыжей полевки	18 / 16	6.22±0.64* / 1.69±0.1	0.85±0.14* / 0.48±0.08	3.05±0.71* / 0.82±0.14	2.64-11.93 / 0.92-2.33	0.05 - 2.04 / 0.05-1.01	0.94-14.88 / 0.05 - 1.98
Печень рыжей полевки	37 / 33	0.87±0.16 / 0.55±0.05	0.47±0.08* / 0.18±0.03	1.39±0.2* / 0.56±0.08	0.05 – 5.91 / 0.03 – 1.29	0.05 – 2.55 / 0.02 – 0.88	0.09 – 4.1 / 0.02 – 1.79
Печень обыкновенной бурозубки	16	2.98 ±0.76**	0.96 ±0.21**	4.34 ±1.19**	0.69 – 9.71	0.07 - 2	0.72 – 13.46

Примечание. * - различия между аномальным и фоновым участками статистически значимы ($p \leq 0.05$);
** - различия между рыжей полевкой и обыкновенной бурозубкой на аномальном участке статистически значимы ($p \leq 0.05$).

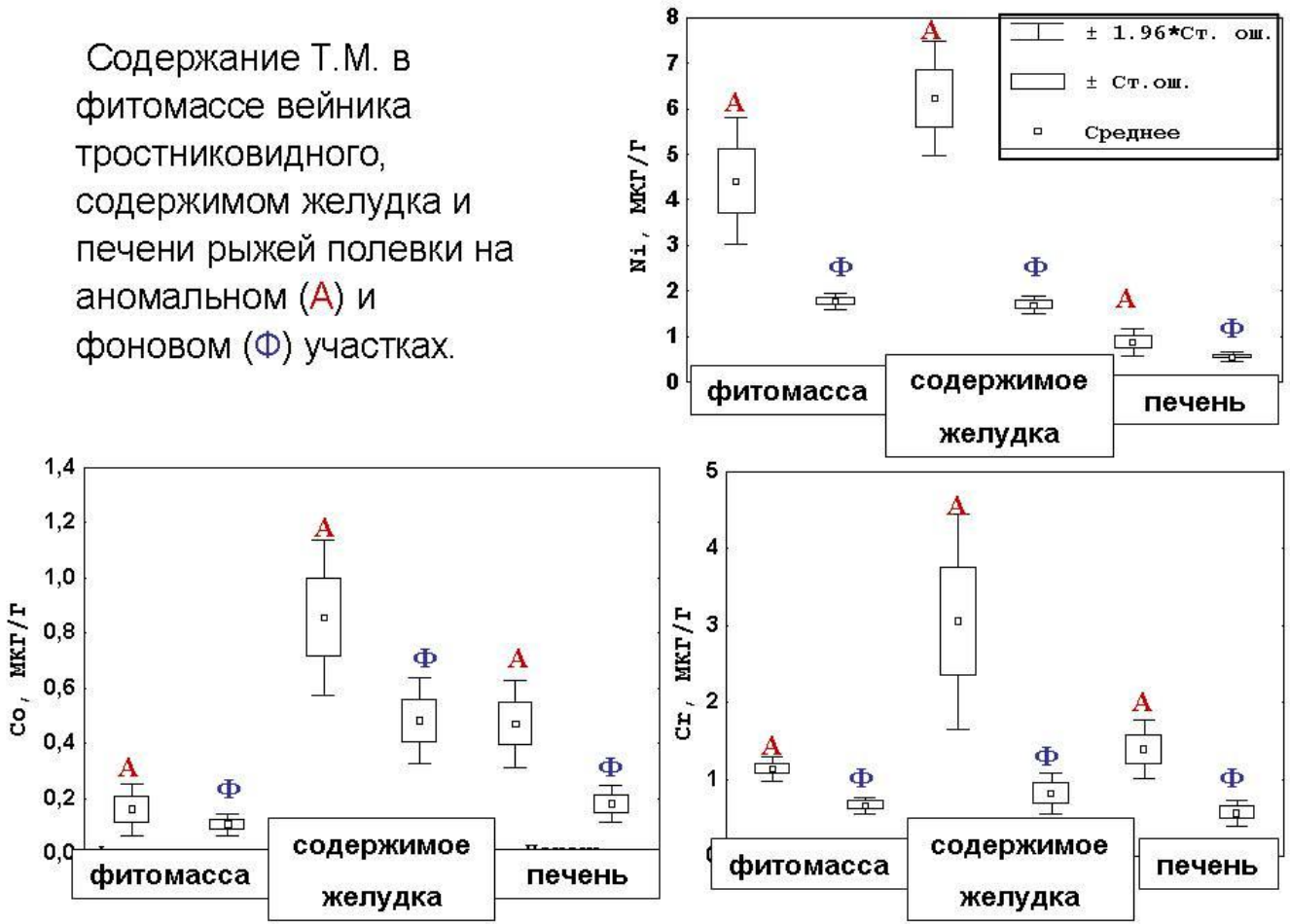


Рис. 1. Содержание тяжелых металлов в вейнике тростниковидном, содержимом желудка и печени рыжей полевки в районе естественной геохимической аномалии

Таким образом, установлено, что уровень накопления тяжелых металлов в тканях растений и животных, обитающих в районе естественной геохимической аномалии, выше по сравнению с фоновой территорией.

Интенсивность накопления химических элементов в организмах животных в немалой степени зависит от их биологии, а именно от местообитания и рациона. Животные, проводящие значительное время в толще почвы, накапливают больше тяжелых металлов, поступающих из подстилающей горной породы по сравнению с животными другого образа жизни.

Поэтому в печени обыкновенной бурозубки (значительную часть жизни проводит в почвенных норах, обладает интенсивным обменом веществ, в рационе преобладает животный компонент) тяжелые металлы накапливаются в больших количествах, чем в печени рыжей полевки (табл. 2).

На основании анализа содержания тяжелых металлов в тканях растений и животных и, в соответствии с биогеохимической типологией [7, 17], район с аномальным содержанием тяжелых металлов в почве, тканях растений и животных, может быть отнесен к природной биогеохимической провинции с избыточным содержанием никеля, кобальта и хрома.

2.2. Адаптивные реакции животных в условиях природных биогеохимических провинций

Исследования адаптивных реакций животных в экстремальных геохимических условиях проведены в районах естественных геохимических аномалий (природных биогеохимических провинций) с избыточным содержанием никеля, хрома и кобальта:

- особенности коры надпочечника оценены у животных, обитающих в окрестностях п. Уралец,
- особенности репродуктивной функции на двух территориях: п. Уралец и с. Анатольская Свердловской области.

Необходимо отметить, что признаков специфических токсикозов, обусловленных избыточным количеством никеля кобальта и хрома в окружающей среде, у исследованных животных обнаружено не было. Несмотря на довольно значительные валовые концентрации тяжелых металлов в почве аномального района, в пищевую цепь поступают такие их количества, которые не вызывают патологических нарушений в функционировании организма животных. Вместе с тем, геохимическое своеобразие района исследований может обусловить адаптивные изменения регуляторных систем организма животных, обитающих на данной территории.

2.2.1. Демографические характеристики популяций мелких млекопитающих (на примере рыжей полевки)

Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) является доминирующим видом среди мелких млекопитающих как на территориях биогеохимических провинций, так и на фоновом участке, что представляет собой удобство при использовании данного вида в качестве тестового. Отловы рыжей полевки проводились в летний период июнь-август с 2001 по 2006 гг. в годы «роста», «депрессии» и «пика» численности популяции. Исследуемые популяции животных характеризуются циклическими изменениями численности (плотности), которые проявляются в последовательной смене фаз

низкой численности (депрессия), роста популяции и высокой численности (пик). Обозначение фаз популяционного цикла было введено на основании демографической структуры и относительной численности популяции.

Подсчет относительного обилия мелких млекопитающих производили по формуле:

I = (c/d) Ч 100 - суммарное относительное обилие,

где c – количество особей отловленных за 4 суток;

d – общее количество отработанных ловушко-суток (d = a Ч t, a – общее число ловушек, t – число суток отлова).

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 ($p < 0.05$, табл. 3).

Таблица 3

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

Район / год	Относительное обилие, особей/100 ловушко-суток					
	2001 (пик)	2002 (депрессия)	2003 (рост)	2004 (пик)	2005 (депрессия)	2006 (рост)
Фон	40,0	-	5	22	0	13,5
Участок 1	12,5	0,5	3	11,5	нет данных	
Участок 2	Нет данных			5,5	0,5	2,3

2.2.2. Морфофизиологические показатели рыжей полевки

Тесная взаимосвязь адаптивных реакций организма и интенсивности метаболизма общеизвестна [1, 12, 47], поэтому для оценки приспособительных механизмов к обитанию на территории биогеохимической провинции целесообразно изучение таких морфофизиологических параметров организма, которые характеризуют интенсивность обмена веществ и энергетический потенциал животных.

Для оценки общего физиологического состояния, интенсивности процессов метаболизма и энергетического потенциала рыжей полевки в районе биогеохимической провинции и на фоновой территории были выбраны следующие морфофизиологические характеристики: масса тела, отношение массы к длине тела (индекс упитанности, состояния), индексы печени, надпочечника, щитовидной железы, гепатосупраренальный коэффициент, индекс семенника (табл. 4). Индекс вычисляется как отношение массы органа к массе тела.

При изучении факторов динамики изучаемых характеристик использованы многомерные модели дисперсионного анализа. В модели были включены следующие градации факторов: геохимические условия (биогеохимическая провинция, фоновая территория), фаза популяционного цикла («рост», «пик»), пол (самцы, самки) и репродуктивный статус животных (половозрелые, неполовозрелые). При проверке гипотез о значимости факторов выбран 5 %-й уровень значимости.

Анализ влияния геохимического фактора на морфофизиологические параметры животных показал, что в районах природных биогеохимических провинций (участок 1, 2) с избыточным содержанием никеля, кобальта, хрома у рыжей полевки значимо возрастает относительная масса почки ($p<0.01$), что связано с интенсификацией метаболизма.

Кроме того, у рыжей полевки, обитающей на аномальных участках, обнаружено увеличение индекса надпочечника, снижение индекса упитанности и гепатосупраренального коэффициента, что указывает на снижение энергетического потенциала животных при избытке тяжелых металлов в окружающей среде [48]. Анализ результатов сравнения значений индексов почки, надпочечника, упитанности и гепатосупраренального коэффициента по участкам при помощи точечного критерия НСР (наименьшая существенная разница) (LSD test of planned comparisons) теста, показал значимое различие в вариантах участок 1 – фон, участок 2 – фон ($p<0.05$).

Таблица 4

Морфофизиологические показатели (среднее ± стандартная ошибка) рыжей полевки при различной численности популяции (участок 1 / участок 2 / Фон)

Пол	Самцы		Самки	
Репродуктивный статус	половозрелые	неполовозрелые	половозрелые	неполовозрелые
«Рост» численности популяции (2003, 2006 гг.)				
Количество животных	9 7 12	5 3 29	3 3 13	2 - 20
Индекс печени, ‰	54,64±4,12 64,3±2,79 66,62±2,72	75,58±5,68 65±1,71 66,93±1,95	76,56±5,17 67,96±7,36 71,15±2,36	69,07±9,07 ---------- 71,02±1,97
Индекс почки, ‰	7,85±0,28 8,8±0,34 7,83±0,31	9,86±0,92 7,33±0,27 7,17±0,15	6,95±0,5 7,77±0,7 7,49±0,32	9,36±0,09 ---------- 7,39±0,23
Индекс надпочечника, ‰	0,21±0,02 0,22±0,09 0,27±0,02	0,21±0,03 0,18±0,02 0,22±0,02	0,49±0,22 0,54±0,05 0,46±0,04	0,84±0,34 ---------- 0,22±0,03
Отношение массы к длине тела, г/см	2,01±0,11 2,13±0,1 2,28±0,11	1,91±0,1 1,85±0,03 1,88±0,04	2,03±0,23 1,97±0,34 2,52±0,13	1,75±0,15 ---------- 1,80±0,03
Гепатосупраренальный коэффициент	227,52±33,6 287,74±60,26 241,13±18,43	261,53±45,29 365,42±60,66 287,79±19,86	149,33±30,67 142,13±14,53 151,35±13,92	93,39±26,61 ---------- 312,16±28,05
Индекс семенника, ‰	16,04 ± 1,63 17,45 ± 1,72 15,50 ±0,98	10,4 ± 0,76 11,95 ± 0,85 1,13 ± 0,15		
«Пик» численности популяции (2001, 2004 гг.)				
Количество животных	15 1 9	15 17 27	15 7 9	29 12 32

Окончание табл. 4

Пол	Самцы		Самки	
Репродуктивный статус	Половозрелые	Неполовозрлые	Половозрелые	Неполовозрелые
Индекс печени, ‰	65,74±1,9 ---------- 68,97±6,8	64,75±3,11 58,03±1,43 65,02±2,81	74,14±3,3 84,55±4,97 69,54±9,95	63,52±1,43 65,59±2,17 69,49±2,21
Индекс почки, ‰	7,47±0,24 ---------- 6,29±0,38	7,62±0,27 7,94±0,16 7,47±0,24	6,95±0,14 8,46±0,42 7,39±0,53	8,23±0,25 8,5±0,3 6,96±0,2
Индекс надпочечника, ‰	0,27±0,01 ---------- 0,21±0,02	0,31±0,02 0,29±0,02 0,21±0,01	0,42±0,03 0,53±0,06 0,39±0,06	0,27±0,01 0,25±0,03 0,23±0,01
Отношение массы к длине тела, г/см	2,44±0,05 ---------- 2,24±0,2	1,77±0,04 1,7±0,03 1,81±0,04	2,64±0,07 2,45±0,18 2,51±0,13	1,7±0,03 1,83±0,04 1,83±0,04
Гепатосупраренальный коэффициент	250,07±11,85 ---------- 290,56±38,48	233,16±27,05 200±18,08 294,09±20,52	161,17±6,92 151,88±19,4 173,85±13,63	231,47±15,84 270,5±36,28 303,11±13,28
Индекс семенника, ‰	16,92 ± 1,43 ---------- 15,42 ± 1,03	1,34 ± 0,03 1,33 ± 0,03 0,63 ± 0,02		

Примечание: прочерк означает отсутствие данных

Так как тяжелые металлы влияют на процессы тканевого дыхания и энергетический метаболизм клеток, то одной из основных причин увеличения энергозатрат организма в биогеохимической провинции, вероятно, является тканевой дефицит энергии у животных. Значительные концентрации микроэлементов вызывают разобщение дыхательной цепи, при действии малых доз основные изменения продукции энергии связаны с увеличением скорости гликолиза и гликогенеза [65].

При анализе факторов изменчивости относительного веса семенника обнаружено его статистически значимое увеличение у животных, обитающих в

природных биогеохимических провинциях (p<0.01). Значимые различия отмечены (p<0.05) в вариантах участок 1 – фон, участок 2 - фон по результатам НСР теста.

Таким образом, метод морфофизиологических индикаторов С.С. Шварца, отлично зарекомендовавший себя в многочисленных экологических исследованиях, позволил выявить определенные изменения интерьерных показателей у рыжей полевки в зависимости от геохимических условий обитания, фазы популяционного цикла, пола и возраста зверьков.

Показано, что в районе природной биогеохимической провинции происходит статистически значимое увеличение абсолютной и относительной массы надпочечника животных, что свидетельствует об активизации его функции и напряженности энергетического баланса животных.

В экстремальных геохимических условиях у рыжей полевки также происходит увеличение индекса семенника, что, возможно, обеспечивает более высокий репродуктивный потенциал взрослых животных при избытке тяжелых металлов в окружающей среде и ускорение созревания молодняка.

2.2.3. Морфофункциональные особенности коры надпочечника рыжей полевки

В результате оценки морфофизиологических характеристик рыжей полевки было показано, что действие неблагоприятных геохимических условий на территории природной биогеохимической провинции обусловило увеличение относительного веса надпочечника, которое связано с активизацией его функции и повышением неспецифической резистентности животных аномального участка. С целью выяснения механизмов гипертрофии надпочечника на территории биогеохимической провинции был проведен анализ его морфофункционального состояния. Известно, что повышение функциональной активности адреналовой железы, сопровождающееся ее гипертрофией, может обеспечиваться изменением размеров зон, клеток, ядер коры надпочечника в зависимости от природы, силы и продолжительности

действия фактора среды. В связи с этим при изучении морфофункционального состояния адреналовых желез полевок были проанализированы следующие показатели: площадь среза надпочечника, площадь клубочковой и пучково-сетчатой зон, относительный размер клубочковой и пучково-сетчатой зон (% от площади среза органа), площадь ядер и клеток в клубочковой, пучковой и сетчатой зонах (табл. 5, 6).

При оценке воздействия геохимических условий на морфофункциональное состояние адреналовых желез рыжей полевки обнаружена статистически значимая гипертрофия (увеличение) пучково-сетчатой зоны, а также фасцикуляторных клеток (клеток пучковой зоны коры) и их ядер у животных аномального участка. Нами не обнаружено статистически значимых различий морфометрических показателей клубочковой и сетчатой зон в зависимости от геохимических условий. Различия в размерах среза надпочечника между животными аномального и фонового района статистически незначимы, т.е. на аномальном участке не происходит значительного укрупнения адреналовой железы, однако абсолютный и относительный ее вес на территории биогеохимической провинции статистически значимо увеличивается. Возрастание массы надпочечника на аномальном участке происходит в основном за счет увеличения кровенаполнения органа, а не его объема. Следовательно, увеличение индекса надпочечника не всегда обусловлено увеличением его объема.

Наблюдаемое статистически значимое увеличение площади пучково-сетчатой зоны на аномальной территории обусловлено увеличением площади клеток только пучковой зоны и свидетельствует об интенсификации глюкокортикоидной функции надпочечника при адаптации к экстремальным геохимическим условиям. Обнаруженная гипертрофия ядер фасцикуляторных клеток на аномальном участке связана с нарастанием объема продуктов ядерного синтеза в результате активизации их функции.

При рассмотрении средних значений морфометрических показателей по отдельным демографическим группам, как правило, не наблюдается

одновременного укрупнения ядер, клеток и зоны в целом на аномальном участке по сравнению с фоновыми значениями. Видимо, это связано с активацией различных механизмов, повышающих функциональную активность надпочечника, и сложностью гормональных взаимодействий, обеспечивающих адаптацию организма к условиям среды, в каждом конкретном случае.

Таблица 5

Размер зон коры надпочечника (среднее ± стандартная ошибка) рыжей полевки при различной численности популяции (над чертой – биогеохимическая провинция, под чертой – фоновая территория)

Пол		Самцы		Самки	
Репродуктивный статус		половозрелые	неполовозрелые	половозрелые	неполовозрелые
«Рост» численности популяции 2003 г.					
Количество животных (срезов)		6 (18) 6 (18)	4 (12) 3 (9)	4 (12) 4 (12)	3 (9) 3 (9)
Площадь, мм^2	срез надпочечника	1,03 ± 0,08 1,39 ± 0,17	1,04 ± 0,12 1,10 ± 0,05	1,75 ± 0,16 2,01 ± 0,27	3,05 ± 0,09 1,91 ± 0,14
	клубочковая зона	0,20 ± 0,02 0,29 ± 0,03	0,25 ± 0,02 0,23 ± 0,02	0,41 ± 0,01 0,44 ± 0,03	0,59 ± 0,02 0,48 ± 0,05
	пучково-сетчатая зона	0,60 ± 0,05 0,79 ± 0,08	0,61 ± 0,07 0,62 ± 0,04	1,15 ± 0,10 1,19 ± 0,17	1,99 ± 0,13 1,15 ± 0,09
% от площади среза	клубочковая зона	20,1 ± 1,4 21,3 ± 1,6	23,9 ± 1,1 21,3 ± 1,4	23,7 ± 1,2 22,3 ± 1,2	19,3 ± 1,0 25,1 ± 0,6
	пучково-сетчатая зона	58,1 ± 1,0 57,8 ± 1,9	58,4 ± 1,5 56,8 ± 1,9	60,0 ± 1,9 59,1 ± 2,3	65,1 ± 2,9 60,5 ± 0,2
«Пик» численности популяции 2001 г.					
Количество животных (срезов)		7 (21) 8 (18)	5 (15) 16 (48)	7 (21) 8 (24)	15 (45) 23 (69)
Площадь, мм^2	срез надпочечника	1,10 ± 0,12 1,29 ± 0,10	0,72 ± 0,11 0,97 ± 0,05	2,74 ± 0,37 1,90 ± 0,17	0,74 ± 0,05 0,86 ± 0,05
	клубочковая зона	0,20 ± 0,02 0,28 ± 0,03	0,17 ± 0,02 0,20 ± 0,01	0,63 ± 0,16 0,46 ± 0,03	0,15 ± 0,01 0,18 ± 0,01
	пучково-сетчатая зона	0,68 ± 0,08 0,71 ± 0,09	0,37 ± 0,06 0,54 ± 0,03	1,70 ± 0,20 1,14 ± 0,14	0,43 ± 0,03 0,50 ± 0,03
% от площади среза	клубочковая зона	18,3 ± 1,0 22,9 ± 2,3	25,0 ± 3,0 20,7 ± 0,8	22,4 ± 2,6 23,3 ± 0,8	20,4 ± 0,7 20,5 ± 0,6
	пучково-сетчатая зона	60,9 ± 1,5 54,0 ± 3,6	51,3 ± 3,5 55,3 ± 3,5	62,8 ± 3,1 55,3 ± 1,4	58,1 ± 1,9 57,1 ± 1,2

Таблица 6

Площадь ядер и клеток коры надпочечника (среднее ± стандартная ошибка) рыжей полевки при различной численности популяции (над чертой – биогеохимическая провинция, под чертой – фоновая территория), мкм^2

Пол		Самцы		Самки	
Репродуктивный статус		половозрелые	неполовозрелые	половозрелые	неполовозрелые
«Рост» численности популяции 2003 г.					
Количество животных (клеток)		6 (900) 6 (900)	4 (600) 3 (450)	4 (600) 4 (600)	3 (450) 3 (450)
Клубочковая зона	ядро	14,4 ± 0,7 14,7 ± 0,6	12,7 ± 0,5 12,8 ± 0,3	13,8 ± 0,5 12,5 ± 0,6	13,6 ± 1,3 13,4 ± 1,2
	клетка	45,2 ± 2,6 48,8 ± 2,2	44,2 ± 2,7 43,3 ± 1,3	48,6 ± 1,0 44,3 ± 1,8	46,0 ± 3,5 44,6 ± 4,2
Пучковая зона	ядро	19,1 ± 0,8 19,6 ± 1,0	18,5 ± 1,6 14,6 ± 0,6	22,6 ± 0,7 17,2 ± 1,1	21,5 ± 0,7 19,3 ± 0,8
	клетка	75,3 ± 3,8 74,4 ± 2,9	64,8 ± 6,7 56,6 ± 5,6	98,0 ± 1,9 75,5 ± 5,1	88,0 ± 6,4 85,4 ± 2,9
Сетчатая зона	ядро	15,8 ± 0,8 20,1 ± 0,8	17,2 ± 1,5 15,8 ± 0,2	20,0 ± 0,5 18,3 ± 0,3	22,0 ± 1,5 24,3 ± 0,9
	клетка	49,5 ± 2,6 77,3 ± 1,7	58,4 ± 4,6 56,0 ± 2,2	79,1 ± 1,2 68,6 ± 3,6	81,8 ± 4,2 78,7 ± 3,2
«Пик» численности популяции 2001 г,					
Количество животных (клеток)		7 (1050) 8 (1200)	5 (750) 16 (2400)	7 (1050) 8 (1200)	15 (2250) 23 (3450)
Клубочковая зона	ядро	12,8 ± 0,3 12,2 ± 0,5	12,4 ± 0,4 12,6 ± 0,5	14,2 ± 0,6 15,3 ± 0,8	12,1 ± 0,4 12,7 ± 0,3
	клетка	47,5 ± 1,9 47,8 ± 1,8	42,3 ± 1,8 41,2 ± 1,6	46,2 ± 2,2 49,0 ± 3,6	38,3 ± 1,3 42,4 ± 0,8
Пучковая зона	ядро	16,2 ± 0,6 13,8 ± 0,6	13,1 ± 0,4 12,7 ± 0,6	19,7 ± 0,8 18,0 ± 1,1	12,3 ± 0,3 13,4 ± 0,4
	клетка	81,7 ± 4,8 81,0 ± 4,1	45,8 ± 1,7 44,5 ± 2,4	73,0 ± 5,5 69,2 ± 4,3	39,2 ± 0,7 46,9 ± 1,1
Сетчатая зона	ядро	19,5 ± 1,5 16,9 ± 2,1	15,2 ± 0,8 13,6 ± 0,4	21,2 ± 1,2 16,3 ± 1,0	16,1 ± 0,6 13,9 ± 0,3
	клетка	69,5 ± 7,6 54,1 ± 2,5	50,6 ± 1,6 49,8 ± 1,7	75,8 ± 2,4 62,6 ± 4,9	55,3 ± 2,2 47,4 ± 1,2

Анализ всего комплекса изучаемых морфофункциональных параметров позволяет сделать вывод об увеличении функциональной активности пучковой зоны надпочечника рыжей полевки на аномальном участке, что обеспечивает повышение неспецифической резистентности животных в условиях биогеохимической провинции. Таким образом, интенсификация адренокортикальной функции на аномальном участке является адаптивной реакцией, а гипертрофия фасцикуляторных клеток, ядер и пучковой зоны в целом – структурным следом адаптации.

Активация гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы, с одной стороны, обеспечивает приспособление организма к условиям биогеохимической провинции, с другой, возможно, сокращает энергетические резервы в качестве платы за адаптацию. Это может быть связано со способностью гормонов пучковой зоны надпочечника воздействовать на распад и транспорт энергоемких молекул.

Взаимодействия факторов. Анализ эффектов взаимодействий факторов, определяющих изменчивость морфофункционального состояния надпочечника, свидетельствует об усилении на территории биогеохимической провинции функционального напряжения коры адреналовой железы, вызванного действием других факторов, т. е. в экстремальных геохимических условиях возрастают межполовые различия морфологии надпочечника и различия, связанные с изменением плотности популяции.

Эффекты взаимодействий факторов продемонстрированы на примере показателей, характеризующих функциональную активность пучковой зоны коры надпочечника: площади фасцикуляторных клеток и их ядер.

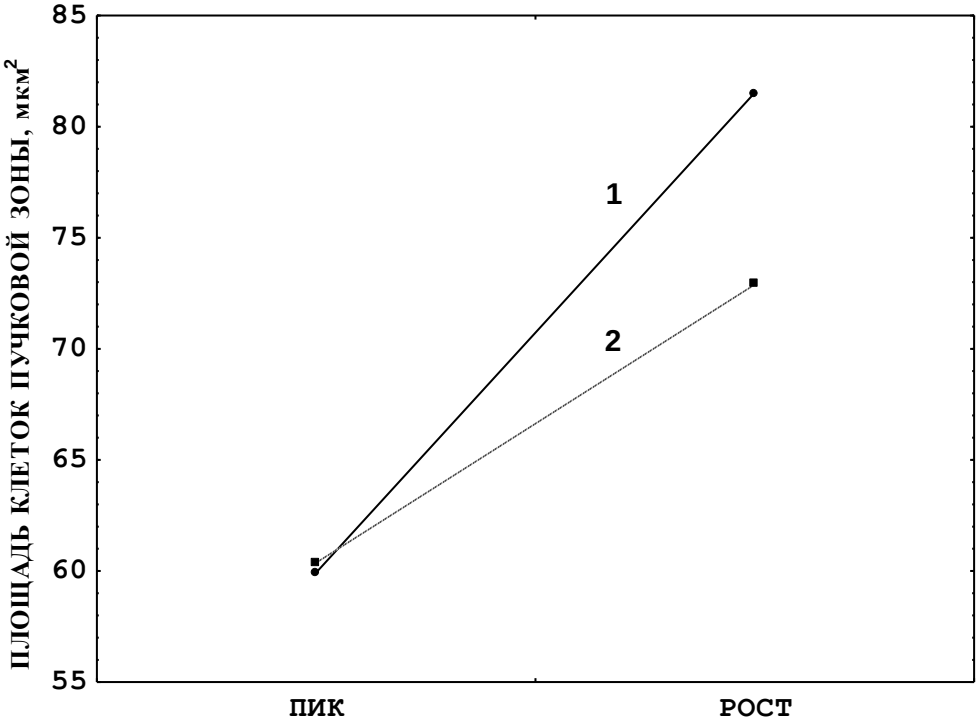
«Геохимический фактор» и «фаза популяционного цикла». Статистически значимое взаимодействие «геохимического» фактора с фактором «фаза популяционного цикла» отражает более значительное увеличение морфометрических параметров надпочечника в год «роста» численности популяции на аномальном участке по сравнению с фоновым (рис.

2). Это свидетельствует об усилении эффектов плотности популяции в экстремальных геохимических условиях.

Трех- и четырехфакторные взаимодействия подчеркивают описанную выше закономерность, а именно, эффект синергизма (совместное и однородное функционирование) при действии геохимического и других факторов, вызывающих активацию функции коры надпочечника.

«Геохимический фактор» и «пол». Взаимодействие «геохимического» фактора с фактором «пол» отражает более существенное увеличение значений морфометрических характеристик пучковой зоны у самок по сравнению с самцами на аномальном участке, чем на фоновом (рис. 3), т. е. действие неблагоприятных геохимических условий увеличивает функциональную напряженность коры надпочечников самок.

А



Б

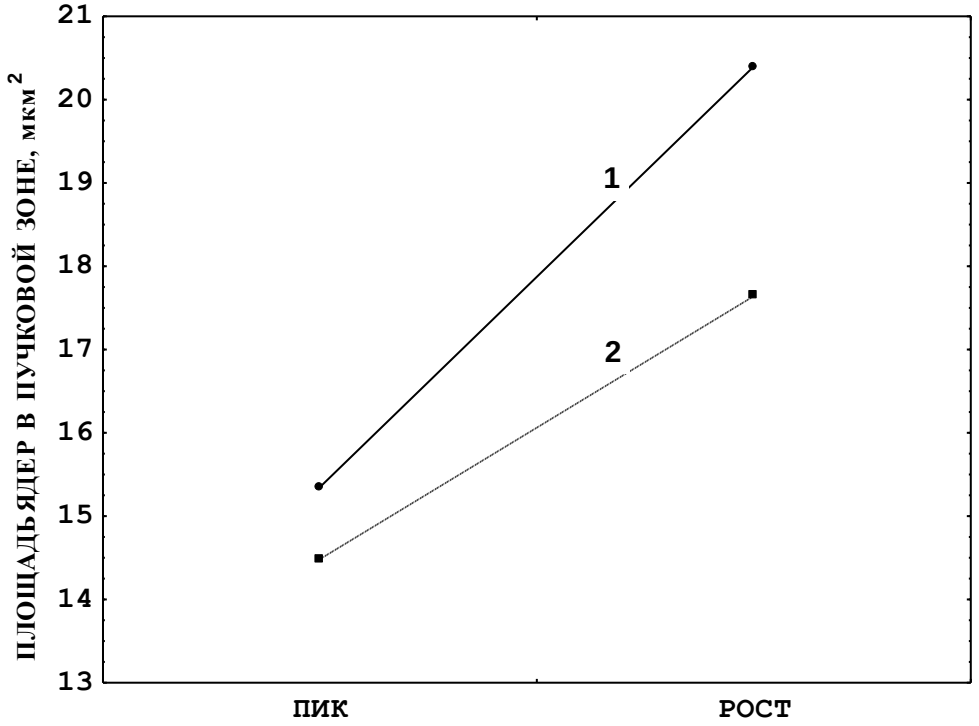
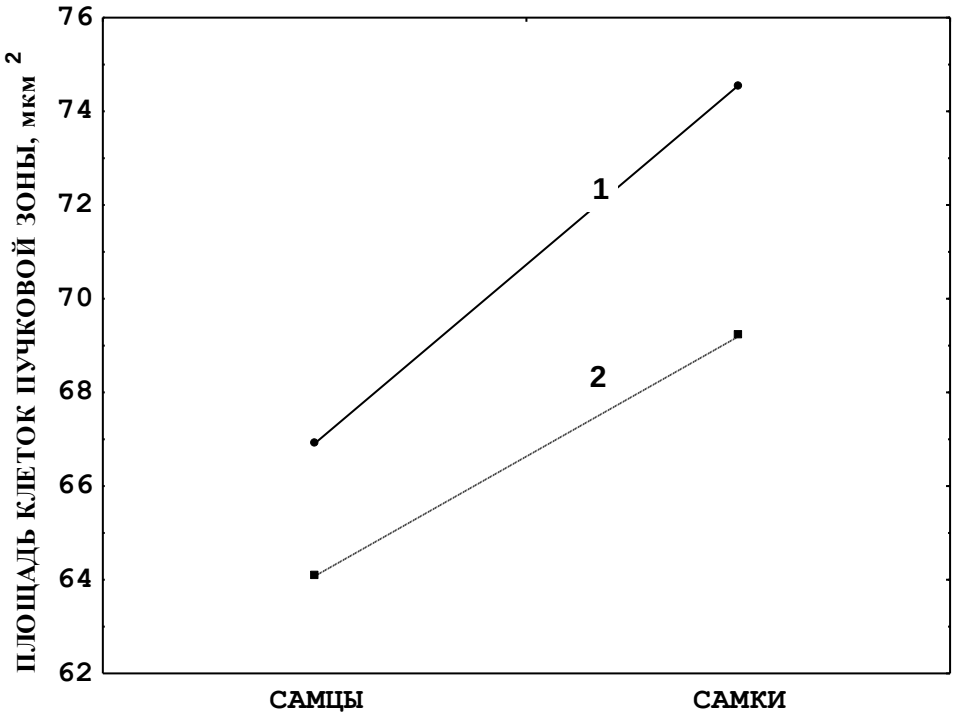


Рис. 2. Морфофункциональные особенности надпочечника рыжей полевки (средние невзвешенные) при взаимодействии геохимического фактора с фактором «фаза популяционного цикла», А – площадь клеток пучковой зоны, Б – площадь ядер в пучковой зоне, $p < 0,002$, 1 – провинция, 2 – фон

А



Б

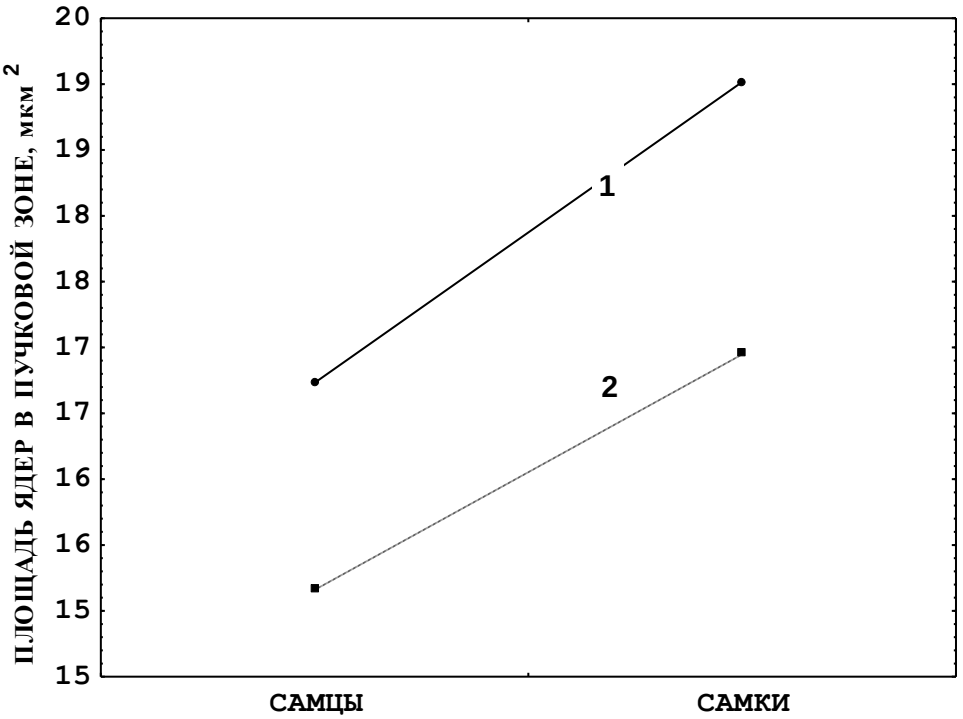


Рис. 3. Морфофункциональные особенности надпочечника рыжей полевки (средние невзвешенные) при взаимодействии геохимического фактора с фактором «пол», А – площадь клеток пучковой зоны, Б – площадь ядер в пучковой зоне, $p < 0,003$, 1 – провинция, 2 – фон

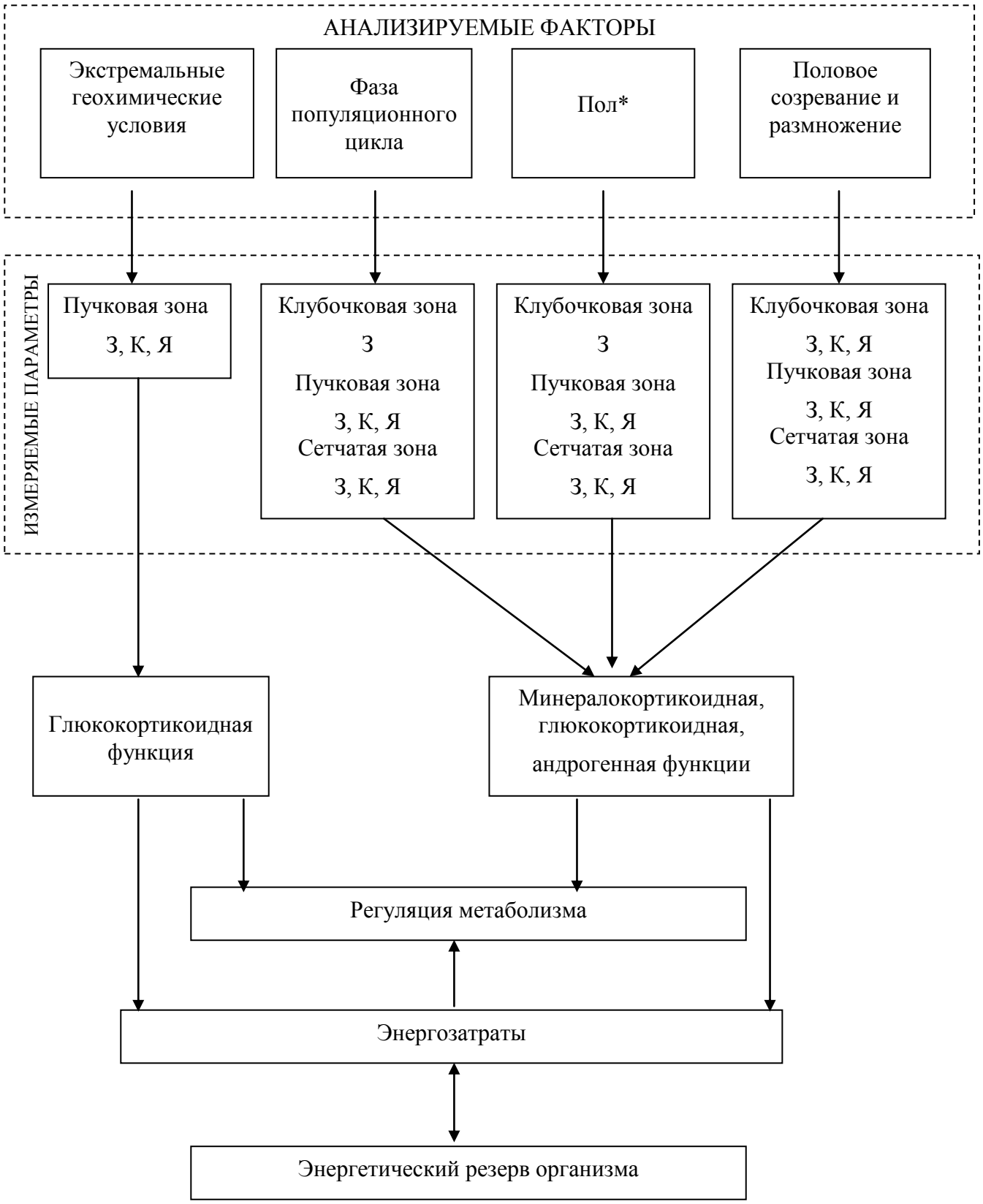


Рис. 4. Схема воздействия геохимических условий, фазы популяционного цикла, пола и репродуктивного статуса животных на функциональную активность коры надпочечника рыжей полевки, «*» – особенности, наблюдаемые у самок. Буквами обозначено увеличение площади: З – зон коры надпочечника, К – клеток, Я – ядер

Многочисленными исследованиями показано, что разнообразные изменения условий внешней среды приводят к активации гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы и гиперфункции адреналовой железы, особенности морфофункционального состояния которой зависят от природы, интенсивности и продолжительности действия раздражителя. Показателями стрессорной гипертрофии надпочечников являются возрастание его массы, увеличение размеров и количества клеток коры, а также повышение кровенаполнения органа.

Вопрос о функциональной активности адреналовой железы в условиях природной биогеохимической провинции до сих пор во многом остается открытым.

В результате проведенных исследований установлено, что на территории природной биогеохимической провинции, приуроченной к ультраосновным горным породам, происходит повышение относительного и абсолютного веса надпочечника у рыжей полевки, обусловленное в значительной степени увеличением кровенаполнения органа и свидетельствующее об активизации его функции.

Анализ параметров морфофункционального состояния надпочечника рыжей полевки позволил описать механизмы изменения функциональной активности адреналовой железы в зависимости от геохимических условий обитания, фазы популяционного цикла, пола и репродуктивного статуса животных (рис. 4). Установлено, что экстремальные геохимические условия вызывают увеличение площади пучковой зоны коры надпочечника, ее клеток и ядер, что, вероятно, связано с интенсификацией выработки глюкокортикоидов, участвующих в широчайшем спектре адаптивных реакций и обеспечивающих повышение неспецифической резистентности животных при избытке тяжелых металлов в окружающей среде. Адаптация животных к условиям природной биогеохимической провинции происходит, возможно, за счет сокращения энергетического резерва в результате катаболического эффекта (процесс метаболического распада сложных органических молекул) глюкокортикоидов.

Связь плотности популяции, репродуктивного статуса, а также половой принадлежности животных с морфофункциональным состоянием надпочечника неоднократно отмечалась исследователями.

Нами показано, что действие плотностнозависимых механизмов способно вызывать расширение всех зон коры, а также увеличение размеров клеток и ядер в пучковой и сетчатой зонах (рис. 4). Это, вероятно, связано с изменением физиологического состояния животных при различных уровнях плотности популяции.

Половой диморфизм морфофункционального состояния адреналовой железы проявляется в том, что самки обладают более крупными надпочечниками с более широкими зонами коры, чем самцы. К отличительным особенностям надпочечников самок относятся также крупные клетки и ядра в пучковой и сетчатой зонах (рис. 4).

В ходе исследования показано, что наиболее реактивной зоной коры надпочечника при действии различных факторов является пучковая. Это связано с интенсификацией выработки ее гормонов – глюкокортикоидов в ответ на любое воздействие, при котором необходимо включение адаптивных изменений регуляторных систем организма.

Оценка эффектов взаимодействий факторов продемонстрировала, что экстремальные геохимические условия усиливают эффекты действия других факторов. Это подтверждает наше предположение о сокращении резервных возможностей животных на аномальной территории в качестве платы за адаптированность. В связи с этим в районах природных биогеохимических провинций, возможно, следует ожидать снижение устойчивости животных к действию различных факторов среды, особенно в тех ситуациях, которые требуют от организма значительных энергозатрат.

Таким образом, условия геохимических аномалий даже при отсутствии признаков эндемических заболеваний могут провоцировать адаптивные изменения регуляторных систем организма животных. Данное предположение, вероятно, справедливо и в отношении людей, населяющих территории

естественных геохимических аномалий. Проживание в районах распространения ультраосновных горных пород может привести к негативным последствиям для здоровья населения: снижению устойчивости к действию факторов окружающей среды, увеличению заболеваемости, осложнению неэндемических заболеваний, увеличению смертности, снижению продолжительности жизни.

2.2.4. Морфофункциональные особенности репродуктивной системы рыжей полевки

Исследования по изучению влияния различных факторов на репродуктивную функцию мелких млекопитающих достаточно широко представлены в современной литературе, поскольку интенсивность воспроизводства отражает популяционную приспособленность к условиям обитания [23, 33, 42, 85], Показано увеличение показателей плодовитости в условиях техногенного загрязнения и повышенного уровня радиоактивности [9, 52], При лабораторном введении шестивалентного хрома, сочетанном действии свинца и радиации в районах с высоким уровнем радиоактивности, при действии плотностнозависимых механизмов (зависят от количества особей на территории) отмечено изменение морфофункционального состояния яичников животных [86, 95]. Однако, несмотря на многочисленные исследования, посвященные оценке репродуктивной функции самок при действии разнообразных факторов, вопрос о ее изменении в условиях природных биогеохимических провинций (естественных геохимических аномалий) и, следовательно, о приспособительных реакциях популяции в данных районах во многом остается открытым.

В результате наших исследований у самок рыжей полевки из районов природных биогеохимических провинций, приуроченных к ультраосновным гонным породам, (п. Уралец и с. Анатольская Свердловская область) обнаружено увеличение потенциальной и фактической плодовитости рыжей полевки (табл. 7).

На основании анализа литературных данных для объяснения увеличения потенциальной плодовитости можно предположить, что на территориях естественных геохимических аномалий имеет место отбор самок с генетически более высоким репродуктивным потенциалом. Известно, что у гетерозиготных животных по гену BMP 15(CDF9B) происходит увеличение количества овулирующих ооцитов [104, 109, 114]. Экспрессия этого гена, согласно современным представлениям молекулярной биологии, важна для регуляции числа овулирующих ооцитов. Возможно, в популяциях рыжей полевки на территориях биогеохимических провинций происходит поддержание гетерозиготности особей по данному признаку. Это и обеспечивает повышенную потенциальную плодовитость самок в экстремальных геохимических условиях.

Таблица 7

Плодовитость и доимплантационная смертность у самок рыжей полевки на территориях природных биогеохимических провинций (участок 1 и 2) и фоновом участках

Признак	участок 1	участок 2	фон
Потенциальная плодовитость *	6,1±0,24	6,9±0,30	5,4±0,22
Фактическая плодовитость **	5,7±0,22	6,1±0,52	4,8±0,23
Эмбриональные потери, %	5,12	10,9	12,90
Доимплантационная смертность, %	5,12	3,78	9,20
Постимплантационная смертность, %	-	7,04	2,23
Доля самок с доимплатанционными потерями, %	27,78	25,0	31,58
Доля самок с постимплантационными потерями, %	-	25,0	5,26
Количество животных	18	8	19

Примечание. * - Потенциальная плодовитость оценивается по количеству желтых тел в яичнике.

** - Фактическая плодовитость оценивается по количеству живых эмбрионов в матке,

Успех процесса имплантации эмбрионов определяется многими факторами, в том числе и концентрацией в крови эстрогена [72]. Усиленная активация эстрогензависимого деления некоторых клеток матки [111] в условиях биогеохимической провинции происходит вследствие повышения выработки глюкокортикоидов (гормонов коры надпочечника). Данный эффект ведет к снижению доимплантационной (до прикрепления эмбриона к стенке матки) смертности эмбрионов у самок из аномальных участков.

Известно, что размер помета (количество детенышей) положительно коррелирует с концентрацией основного гормона беременности прогестерона и глюкокортикоидов в крови беременных самок [38, 53, 59]. Повышенная секреция этих гормонов-иммуносупрессоров обусловливает подавление иммунитета. 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. А низкий уровень численности рыжей полевки при более высоких значениях фактической плодовитости связан с повышенным уровнем постнатальной смертности животных на территориях природных биогеохимических провинций. У беременных и лактирующих самок возрастают энергетические потребности, поэтому, возможно, именно эта группа подвержена высокой смертности [60] в экстремальных геохимических условиях.

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

Известно, что процесс полового созревания начинается с увеличения секреции гонадотропинов гипофизом [82]. По мере увеличения секреции фолликулостимулирующего гормона (ФСГ) нарастает интенсивность

фолликулогенеза (развития яйцеклеток). При этом уровень синтеза эстрадиола в фолликуле растет экспоненциально и строго коррелирует с диаметром фолликула [110, 116] (рис. 5).

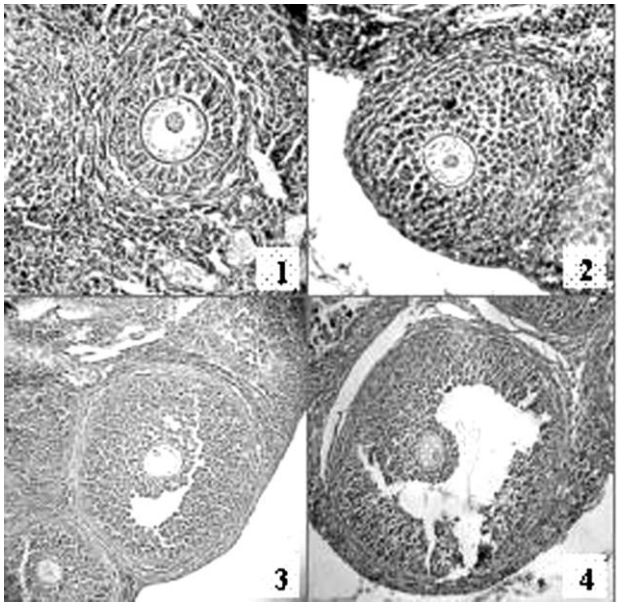


Рис. 5. Поперечный срез яичника рыжей полевки: 1 – однослойный фолликул, ув. 175; 2 – вторичный (компактный) фолликул, увелич. 105; 3 – вторичный (полостной) фолликул, ув. 77; 4 – третичный фолликул, увеличение 77

На территориях природных биогеохимических провинций 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 (табл. 8,9).

Взаимодействие «геохимического» фактора с фактором «тип фолликула» показывает, что различие между изучаемыми участками наблюдаются по количеству вторичных и третичных фолликулов. У неполовозрелых самок на территориях природных биогеохимических провинций количество данных типов фолликулов значимо выше по сравнению с фоновым участком (рис. 6).

Количество вступивших в рост однослойных фолликулов в яичниках самок на всех участках примерно одинаково. Это связано с тем, что факторы, определяющие начало роста и дифференцировки примордиальных фолликулов

гормонально независимы. Согласно теории латеральной спецификации (lateral specification) пусковым фактором начала дифференцировки фолликулов является потеря между ними межклеточных контактов. В рост идут те фолликулы, которые потеряли боковой контакт с соседними фолликулами, и обычно рост фолликулов происходит по краю яичника.

Таблица 8

Количество фолликулов в яичнике рыжей полевки (среднее ± стандартная ошибка) при различной численности популяции на территориях биогеохимических провинций (участки 1, 2) и фоновом участке

Стадия полового цикла / тип фолликула	Количество фолликулов в одном яичнике рыжей полевки		
	участок 1	участок 2	фон
Беременность	«Рост» численности популяции (2003, 2006 гг)		
однослойные фолликулы	361,43 ± 42,06	273,33 ± 33,83	456,67 ± 49,58
вторичные фолликулы	112,14 ± 10,23	118,33 ± 14,24	157,50 ± 24,55
третичные фолликулы	16,43 ± 2,61	21,67 ± 3,33	18,33 ± 2,47
Количество животных	7	3	6
Беременность	«Пик» численности популяции (2001, 2004 гг)		
однослойные фолликулы	312,86 ± 51,53	360,0 ± 61,10	227,50 ± 20,16
вторичные фолликулы	92,14 ± 8,23	85,0 ± 10,0	82,50 ± 10,10
третичные фолликулы	17,14 ± 3,23	16,67 ± 3,33	10,0 ± 2,04
Количество животных	7	3	11
Неполовозрелость	«Пик» численности популяции (2001, 2004 гг)		
однослойные фолликулы	294,0 ± 84,82	255,56 ± 51,74	265,0 ± 55,03
вторичные фолликулы	101,43 ± 32,88	132,22 ± 30,63	63,75 ± 34,30
третичные фолликулы	10,0 ± 7,07	24,40 ± 9,83	3,13 ± 2,59
Количество животных	7	9	8

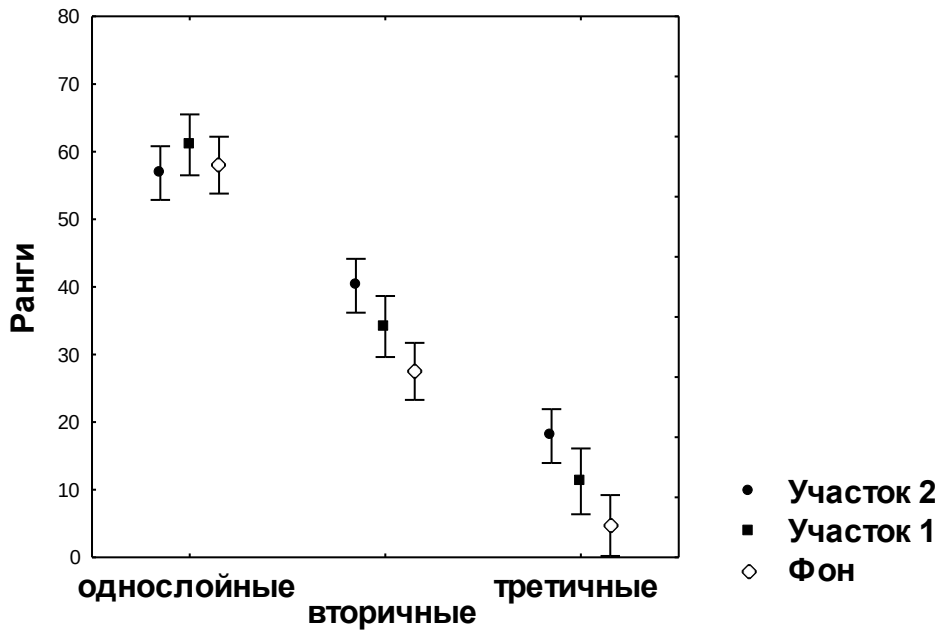


Рис. 6. Количество фолликулов в яичнике рыжей полевки (средние невзвешенные ± 0,95 доверительный интервал, данные ранжированы) при взаимодействии геохимического фактора и фактора «тип фолликула», $p < 0{,}01$

Роль этого фактора, отвечающего за потерю межклеточных контактов и начала дифференцировки, выполняет продукт экспрессии гена Notch [101]. О гормонально-независимом характере начала роста фолликулов также говорит тот факт, что он происходит в аваскулярной (бессосудистой) зоне [13].

Дальнейшее развитие и скорость роста фолликулов зависит от гонадотропных гормонов: фолликулостимулирующего (ФСГ) и лютеинизирующего (ЛГ). Под воздействием стимуляции ФСГ и ЛГ синтез эстрадиола значительно увеличивается. Высокая концентрация эстрадиола в крови вызывает по принципу отрицательной обратной связи снижение выделения ФСГ гипофизом. Под воздействием снижающегося уровня ФСГ все фолликулы, которые не успели достигнуть определенного размера, подвергаются атрезии – обратному развитию [110, 116].

Процесс полового созревания начинается с увеличения секреции гонадотропинов гипофизом, выполняющих «команду» гипоталамуса (Теппермен, 1989). Поэтому состояние фолликулярной системы в данный период развития зависит от нейрогуморальных взаимоотношений в системе

гипофиз – гипоталамус – яичник. По мере полового созревания организма выявляются гетерохронность и последовательная функциональная активация звеньев, составляющих гипоталамо-гипофизарно-яичниковую ось. В начале повышается продукция дегидроэпиандростерона в коре надпочечников, а в дальнейшем увеличивается секреция тестостерона и эстрогенов. Это приводит к нарастанию секреции ФСГ, что сопровождается интенсификацией фолликулогенеза. Затем повышается концентрация ЛГ, устанавливаются определенные соотношения эстрогенов и ФСГ [19].

Таблица 9

Максимальные диаметры фолликулов в яичнике рыжей полевки (среднее ± стандартная ошибка) при различной численности популяции на территориях биогеохимических провинций и фоновом участке

Стадия полового цикла и развития фолликула	Максимальные диаметры (мкм) в яичнике рыжей полевки на изучаемых участках		
	Участок 1	Участок 2	Фон
Беременность:	«Рост» численности популяции (2003, 2006 гг.)		
компактные фолликулы	182,22±8,84 (34)	172,70±12,50 (17)	198,74±4,69 (121)
полостные фолликулы	316,95±10,11 (26)	317,36±14,88 (12)	311,01±7,60 (46)
Беременность:	«Пик» численности популяции (2001, 2004 гг)		
компактные фолликулы	179,65±6,60 (61)	184,99±9,41 (30)	172,00±9,11 (32)
полостные фолликулы	287,342±8,360 (38)	339,463±18,22 (18)	285,770±18,22 (18)
Неполовозрелость:	«Пик» численности популяции		
компактные фолликулы	163,30±4,30 (57)	151,46±3,63 (80)	134,35±4,79 (46)
полостные фолликулы	263,80±8,65 (26)	275,60±6,57 (45)	229,71±8,82 (25)

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных. Цифра в скобках - количество измеренных фолликулов.

Поэтому преобладание более зрелых форм фолликулов в яичниках одномесячных самок на участках 1 и 2 (табл. 9) 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. Наблюдаемое ускорение полового созревания животных, по-видимому, связано со стимуляцией гонадотропной функции гипофиза соединениями хрома [25].

Взаимодействие геохимического фактора с фактором «тип фолликула» показывает, что различия между изучаемыми участками наблюдаются как по размерам компактных, так и полостных фолликулов. У неполовозрелых самок на территориях природных биогеохимических провинций значения максимальных диаметров фолликулов выше по сравнению с фоновым участком (рис. 7).

Явление ускоренного созревания самок рыжей полевки, обитающих в районах природных биогеохимических провинций, может быть связано с накоплением солей хрома в организмах животных, поскольку данный элемент в определенных концентрациях оказывает стимулирующее влияние на гонадотропную функцию гипофиза [25]. Кроме того, интенсификация функции щитовидной железы, описанная ранее Е.В. Михеевой (2006), также вносит определенный вклад, поскольку гормоны щитовидной железы ускоряют развитие организма [82].

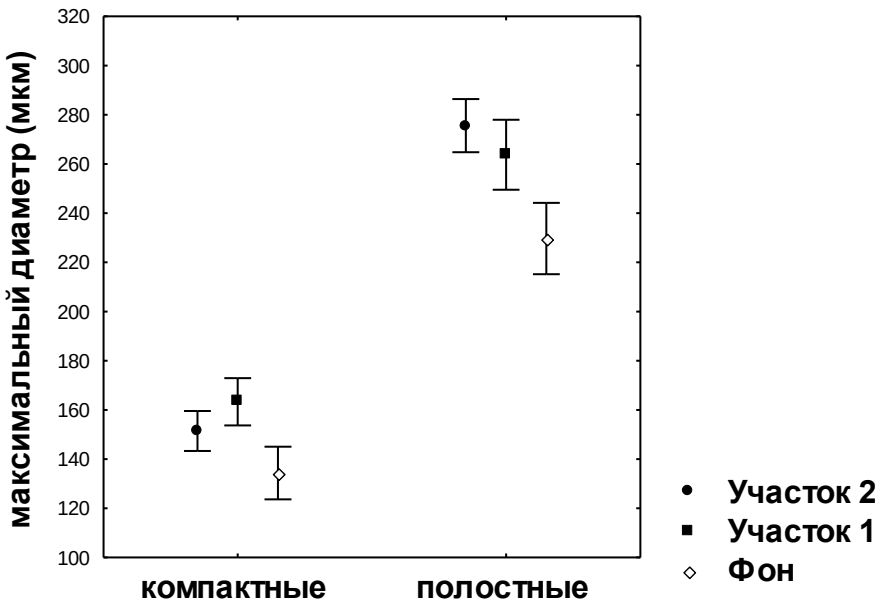


Рис. 7. Максимальный диаметр фолликулов в яичниках неполовозрелых рыжих полевок (средние невзвешенные ± 0,95 доверительный интервал) при взаимодействии факторов «тип фолликула» и геохимического фактора (p = 0,02)

Таким образом, наши данные в целом согласуются с концепцией адаптации популяций широко распространенных видов мелких млекопитающих к экстремальным условиям существования [12, 52, 73, 94] и 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 природной биогеохимической провинции (естественной геохимической аномалии) происходит увеличение рождаемости, направленное на компенсацию высокой постнатальной смертности и поддержание численности популяции (рис. 8). 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.

Рис. 8. Схема адаптивных изменений в репродуктивной системе самок рыжей полевки на территориях природных биогеохимических провинций

Глава 3. Смертность и заболеваемость человека в условиях природной биогеохимической провинции

Воздействие аномальных геохимических условий способно снизить функциональный резерв организма и вследствие этого модифицировать протекание и продолжительность различных заболеваний, в том числе инфекционных [1, 2, 74].

Проведено ретроспективное исследование смертности и заболеваемости людей, проживающих на территории природной биогеохимической провинции (естественной геохимической аномалии) в окрестностях п.Уралец Свердловской области (участок 1).

В результате анализа смертности людей установлено, что ее структура в районе природной биогеохимической провинции отличается от показателей г. Екатеринбурга, Свердловской области и фонового района. Первое место в списке причин смерти (ранг 1) на всех исследуемых территориях занимают болезни системы кровообращения, что соответствует общемировой ситуации, так как данные заболевания обусловливают значительную часть в структуре человеческой смертности [82]. Второе место в списке причин смерти (ранг 2) на территории естественной геохимической аномалии занимают новообразования, в то время как в г. Екатеринбурге, Свердловской области и в Шалинском районе смертности от онкологических заболеваний принадлежит третье место. Показатель относительной смертности от новообразований на геохимически аномальной территории (330,1 случаев на 100 тысяч населения) самый высокий среди всех анализируемых выборок (рис, 9). Необходимо отметить, что определенный вклад в повышение относительной смертности от онкологических заболеваний вносит увеличение доли населения старших возрастных классов, так как аномальная территория является поселком с характерной для небольших населенных пунктов возрастной структурой. Однако перечисленными особенностями невозможно объяснить увеличение

онкосмертности на аномальной территории по сравнению с геохимически фоновым районом (262,6 случаев на 100 тысяч населения).

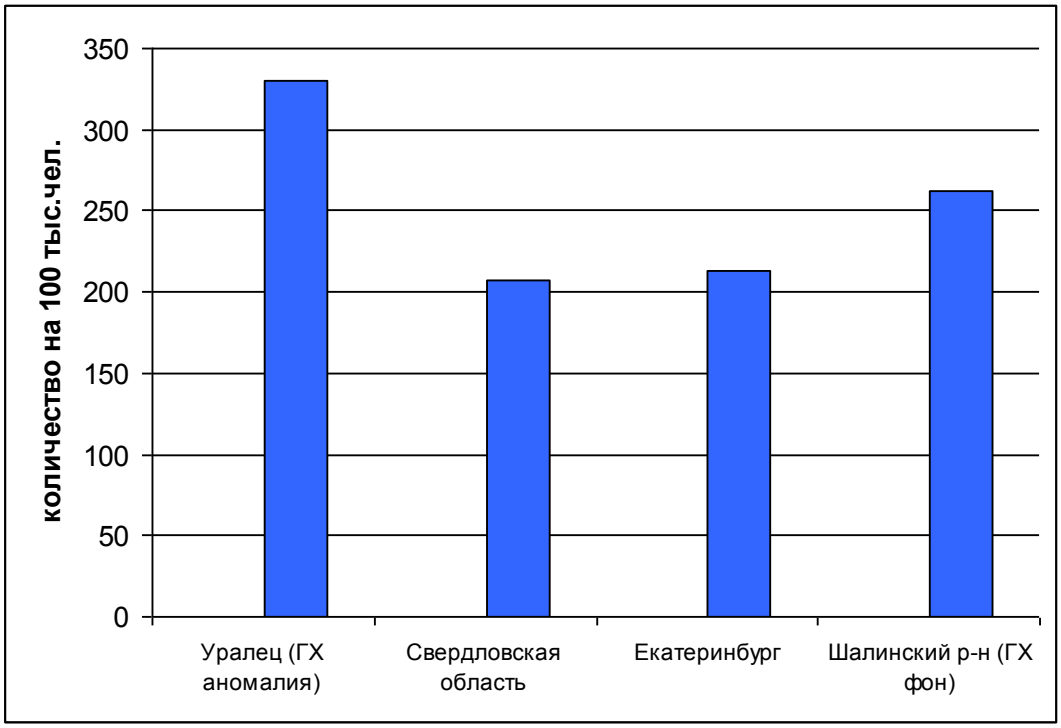


Рис. 9. Средняя относительная смертность от новообразований за 2002-2006 гг.

Для этого фонового участка (Шалинский район) по данным Территориального органа федеральной службы государственной статистики по Свердловской области установлена аналогичная аномальному участку возрастная структура населения.

Отличительными особенностями выборки геохимического фона по сравнению с геохимической аномалией также является отсутствие смертей от врожденных аномалий и болезней мочеполовой системы. Относительные показатели смертности от врожденных аномалий (12,5 случаев на 100 тысяч населения) и болезней мочеполовой системы (12,5) на аномальной территории превышают значения, характерные для г. Екатеринбурга (3,1 и 7,9) и Свердловской области (4,1 и 8,6 врожденные аномалии и болезни мочеполовой системы соответственно). Стоит заметить, что на основании данных пятилетнего периода наблюдений не представляется возможным

сформулировать окончательные выводы относительно таких редких причин смерти.

Вероятно, относительно высокие показатели смертности от новообразований, врожденных аномалий и болезней мочеполовой системы в районе геохимической аномалии объясняются природным избыточным содержанием тяжелых металлов, обусловленным химическим составом подстилающих горных пород территории.

При изучении заболеваемости населения для геохимически аномального участка (п. Уралец) установлены максимальные среди всех анализируемых выборок значения заболеваемости широко распространенными заболеваниями (болезни органов дыхания, пищеварения, системы кровообращения и костно-мышечной системы). Таким образом, геохимический фактор способен существенно повлиять на показатели заболеваемости населения широко распространенными заболеваниями.

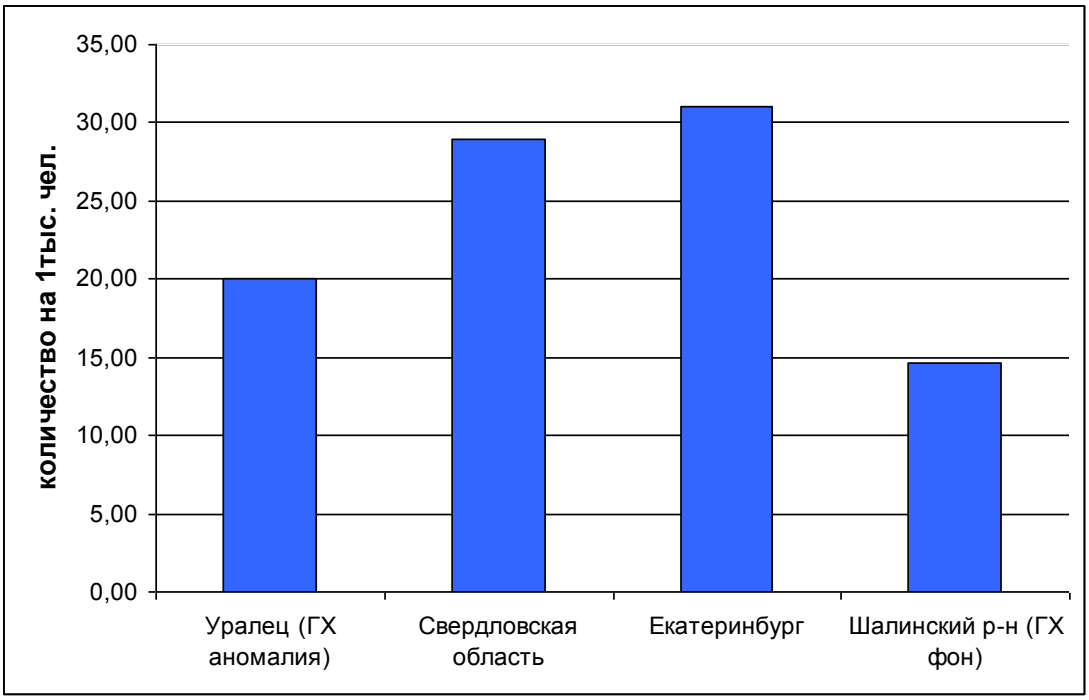


Рис. 10. Средняя относительная заболеваемость онкологическими заболеваниями за 2002-2006 гг.

В результате исследования заболеваемости людей онкологическими заболеваниями на геохимически разнородных территориях обнаружено увеличение данного показателя в районе аномалии (20,1 случаев на 1 тысячу населения) по сравнению с фоновым участком (14,7, рис, 10), что указывает на негативное влияние экстремального геохимического фактора на организм человека. Уровни онкозаболеваемости в Екатеринбурге (29,0) и Свердловской области (31,1) в целом превышают значение, установленное для аномального участка, в виду того, что на людей, включенных в данные контрольные выборки, действует помимо прочего и фактор техногенного загрязнения.

Таким образом, в результате наших исследований установлено, что экстремальные геохимические условия (естественные геохимические аномалии или природные биогеохимические провинции) провоцируют изменения интерьерных показателей животных, структурных особенностей органов эндокринной и репродуктивной систем животных, увеличение смертности людей от онкологических заболеваний, заболеваний мочеполовой системы и врожденных аномалий, а также заболеваемости широко распространенными типами заболеваний.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Растения, животные и человек в ходе своей жизнедеятельности осуществляют биогенную миграцию химических элементов, при этом эколого-физиологические связи живых организмов и окружающей среды проявляются определенными адаптивными реакциями в процессе приспособления к тем или иным геохимическим условиям.

В результате наших исследований установлено, что на территориях геохимических аномалий (биогеохимических провинций) Среднего Урала с избыточным содержанием тяжелых металлов происходят следующие процессы: накопление определяющих аномалию элементов в тканях живых организмов, изменения интерьерных показателей животных, структурных особенностей органов эндокринной и репродуктивной систем, увеличение физиологической напряженности. На геохимически аномальных территориях отмечено снижение численности животных при компенсаторном увеличении показателей плодовитости, Данные факты установлены в отношении биогеохимических провинций, в которых эндемические заболевания животных и человека не зафиксированы.

Кроме этого, для территорий биогеохимической провинции природного происхождения характерно увеличение смертности людей от онкологических заболеваний, заболеваний мочеполовой системы и врожденных аномалий. В районе провинции, приуроченной к ультраосновным горным породам, происходит увеличение показателей заболеваемости широко распространенными типами заболеваний, что может рассматриваться в качестве следствия увеличения физиологической напряженности. Вероятно, повышение заболеваемости можно рассматривать в качестве проявления вторичных эндемий, т.е. осложненных геохимической обстановкой неэндемических заболеваний.

Изученные биогеохимические провинции провоцируют сходные адаптивные изменения регуляторных систем живых организмов, которые являются реакцией на допороговые дозы накопления тяжелых металлов, не вызывающие эндемических заболеваний (первичных эндемий).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. *Агаджанян Н.А., Скальный А.В.* Химические элементы в среде человека и экологический портрет человека . – М.: КМК, 2001. – 83 с.
2. *Антонов А.Р., Ефремов А.В.* Микроэлементы в жизни человека / Природные минералы на службе здоровья человека. – Новосибирск: Экор. 1999 – С. 28-39.
3. *Ардашев А.А.* Функциональная активность надпочечников копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus*) в зависимости от сезона и плотности популяции / А.А. Ардашев, А.Л. Горбачев // Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. – Владивосток, 1980. – С. 3-8.
4. *Артемьев Ю.Т., Окулова С.М.* Методика полевого изучения эмбриональной смертности до имплантации у грызунов // Микроэволюция. – Казань, 1981. – С. 64-74.
5. *Артишевский А.А.* Надпочечные железы: (строение, функции, развитие). – Минск: Беларусь, 1977. – 128 с.
6. *Ахметов И.З.* Эколого-физиологические особенности щитовидной железы грызунов. – Ташкент: Фан, 1978. 231 с.
7. *Башкин В.А., Касимов Н.С.* Биогеохимия. – М: Научный мир, 2004. – 648 с.
8. *Башенина Н.В.* Пути адаптации мышевидных грызунов. – М.: Наука, 1977. – 356 с.
9. *Башлыкова Л.А., Раскоша О.В., Ермакова О.В.* Изменение процесса размножения мышевидных грызунов, обитающих в условиях

радиоактивного загрязнения // Вестн. Ин-та биологии. – 2005. – № 9. – С. 22–24.

10. *Безель В.С.* Популяционная экотоксикология млекопитающих / В.С. Безель; отв. ред. В.А. Филов. – М.: Наука, 1987. – 129 с.

11. *Безель В.С.* Экологическая токсикология: региональные аспекты / В.С. Безель // Проблемы региональной экологии – 1996. – № 1. – С. 42-52.

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

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

14. *Вернадский В.И.* Биогеохимические очерки (1922-1932 г.г.). – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1940. – 250 с.

15. *Вернадский В.И.* Проблемы биогеохимии // – М.: Наука, 1980 (Тр. Биогеохим. лаб. Ин-та геохимии и аналит. химии. – Т. 16. – 226 с.

16. *Виноградов А.П.* Биогеохимические провинции и эндемии // Докл. АН СССР. – 1938. – Т. 18. – № 4. – С. 14-22.

17. *Виноградов А.П.* Биогеохимические провинции // А.П. Виноградов: Труды юбилейной сессии, посвящ. 100-летию со дня рождения В.В. Докучаева. – М.; Л., 1949. – С. 59-85.

18. *Виноградов А.П.* О генезисе биогеохимических провинций // Тр. Биогеохим. лаб. Ин-та геохимии и аналит. химии. – М., 1960. – Т. 11. – С. 3-7.

19. *Волкова О.В.* Функциональная морфология женской репродуктивной системы. – М.: Медицина. 1983. – 224 с.

20. *Гашев С.Н.* Млекопитающие в системе экологического мониторинга / С.Н. Гашев. – Тюмень: Изд-во Тюм. гос. ун-та, 2000. – 220 с.

21. *Генетико-эволюционные* и экологические аспекты проблемы популяционного гомеостаза млекопитающих / В.И. Евсиков, М.П.

Мошкин, М.А. Потапов и др. // Экология популяций: структура и динамика: материалы совещ. – Москва, 1995. – Ч.1. – С. 63-96.

22. *Геохимия окружающей среды* / Ю.Е. Сает, Б. А. Ревич, Е. П. Янин и др. – М.: Недра, 1990. – 335 с.

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

24. *Грибовский Г.П., Грибовский Ю.Г., Плохих Н.А.* Биогеохимические провинции Урала и проблемы техногенеза // Техногенез и биогеохимическая эволюция таксонов биосферы. – М., 2003. – С. 174-187.

25. *Давыдова Т.Б.* 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., 1980. – С. 55.

26. *Дмитриев М.Т., Казнина Н.И., Пинигина И.А.* Санитарно-химический анализ загрязняющих веществ в окружающей среде – М.: Химия,1989. – 368 с.

27. *Добровольский В.В.* Основы биогеохимии – М.: Высш. шк., 1998. – 413 с.

28. *Европейская рыжая полевка* / отв. ред. Н.В. Башенина. – М.: Наука, 1981. – 351 с.

29. *Ельшин С.В.* Изменчивость некоторых морфо-физиологических признаков сибирского и копытного леммингов в фазы депрессии и нарастания численности / С.В. Ельшин // Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. – Владивосток. 1980. – С. 49-54.

30. *Ермаков В.В., Башкин В.Н., Снакин В.В.* Биогеохимические критерии оценки экологического состояния ландшафтов // Биогеохимические основы экологического нормирования. – М. 1993. – С. 274-280.

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

32. *Ермакова О.В.* Морфофункциональные изменения щитовидной железы и коры надпочечника у полевок-экономок, обитающих в условиях повышенной радиоактивности: автореф. дис… канд. биол. наук / О.В. Ермакова. – Киев: Б.и., 1991. – 26 с.

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

34. *Закиров Дж. З.* Гипофизарно-адреналовая система при сложных формах адаптации / Дж. З. Закиров. – Фрунзе: Илим, 1979. – 124 с.

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

36. *Иванов В.В.* Морфофункциональная характеристика надпочечников крыс после хронического воздействия 2-3-дихлорпропеном / В.В. Иванов, В.Н. Федянина, М.Н. Павленко // Гормональные механизмы адаптации. Сезонная периодика в организме. Адаптация водно-солевого обмена: материалы 3 всесоюз. совещ. По экологической физиологии, биохимии и морфологии. – Новосибирск, 1967. – С. 78.

37. *Игнатова Н.К.* Морфофункциональные изменения в организме мелких млекопитающих в условиях техногенного пресса / Н.К. Игнатова, Н.К. Христофорова // Изв. Рос. Акад. Наук. Сер. биол. – 2003. – № 3. – С. 345-350.

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

39. *Инербаева А.Т.* Влияние хронического воздействия солей тяжелых металлов на гематологические показатели и изменение массы внутренних органов птиц / А.Т. Инербаева, Т.И. Бокова // Тяжелые металлы, радионуклиды и элементы – биофилы в окружающей среде: докл. 2-ой междунар. науч. – практ. конф., 16 – 18 октября 2002 г. – Семипалатинск. 2002. – С. 320-322.
40. *Карагезян А.Р.* Экологические особенности кустарниковой полевки и лесной мыши, обитающих в условиях биогеохимической провинции, обогащенной молибденом: автореф. дис… канд. биол. наук. / А.Р. Карагезян. – Свердловск, 1987. – 17 с.
41. *Кириллов О.И.* Стрессовая гипертрофия надпочечников / О.И. Кириллов. – М.: Наука, 1994. – 176 с.
42. *Ковальский В.В.* Изменчивость обмена веществ у животных, вызываемая естественными факторами среды // Вестн. с.-х. науки. – 1971. – № 1. – С. – 64-73.
43. *Ковальский В.В.* Биохимические пути приспособляемости организмов к условиям геохимической среды // Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. – М.: Наука, 1974. – С. 16-28.
44. *Ковальский В.В.* Геохимическая экология – М.: Наука, 1974. – 299 с.
45. *Ковальский В.В.* Системная организованность биогенного цикла химических элементов // Тр. Биогеохим. лаб. Ин-та геохимии и аналит. химии. – М., 1981. – Т. 19. – С. 189-202.
46. *Ковальский В.В.* Геохимическая среда, микроэлементы, реакции организмов // Тр. Биогеохим. лаб. Ин-та геохимии и аналит. химии. – М., 1991. – Т. 22. – С. 5-23.
47. *Ковальчук Л.А., Ястребов А.П.* Экологическая физиология мелких млекопитающих Урала. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 204 с.
48. *Ковда В.А.* Биогеохимия почвенного покрова. – М.: Наука, 1985. – 264 с.

49. *Корнеев Г.А., Карпов А.А.* Опыт изучения индексов печени и надпочечников как показателей энергетического потенциала популяции большой песчанки // Грызуны: материалы 5 всесоюз. совещ. – М.: Наука, 1980. – С. 213-214.
50. *Кубанцев Б.С.* О половом составе популяций у млекопитающих // Журнал общей биологии. –1972. –Т. 33. № 2. – С. 7-14.
51. *Лукьянов О.А.* Изучение плотности оседлых и потока мигрирующих особей в популяциях мелких млекопитающих методом безвозвратного изъятия // Экология. – 1991. –№ 6. – С. 36-47.
52. *Лукьянов О.А., Лукьянова Л.Е.* Миграционная активность рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus Schreber* 1780) в пессимальных и оптимальных местообитаниях // Экология. – 1996. – № 3. – С. 206–208.
53. *Мак В.В.* Изменчивость гуморального иммунного ответа в популяциях грызунов: Автореф. дис. канд. биол. наук. – Новосибирск: Ин-т цитологии и генетики СО РАН, 1998. – 17с.
54. *Мамина В.П.* Взаимодействие тиреоид-адреналовой системы с тестикулярной функцией у мышей, подвергнутых г-облучению / В.П. Мамина // Радиационная биология. Радиоэкология. – 1997. – Т. 37. вып. 1. – С. 20-24.
55. *Мелик-Алавердян Н.О.* Генеративная функция яичников и эстральный цикл у крыс при хронической хлорпреновой интоксикации / Н.О. Мелик-Алавердян. Ереван: Айстан, 1967. – 45 с.
56. *Микроэлементозы человека* (этиология, классификация, органопатология) / Авцын А.П., Жаворонков А.А., Риш М.А., Строчкова Л.С., – М.: Медицина, 1991. – 496 с.
57. *Михеева Е.В.* Морфофункциональные особенности надпочечника и щитовидной железы рыжей полевки на территории природной биогеохимической провинции: автореф. дис. … канд. биол. наук. – Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2006. – 26 с.

58. *Мухачева С.В., Безель В.С.* Уровни токсических элементов и функциональная структура популяций мелких млекопитающих в условиях техногенного воздействия // Экология. – 1995. – № 3. – С. 237 – 240.
59. *Мошкин М.П., Герлинская Л.А., Евсиков В.И.* Иммунная система и реализация поведенческих стратегий размножения при паразитарных прессах // Журнал общей биологии. – 2003. – Т. 64. – № 1. С.23–44.
60. *Мякушко* С.А. 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. 2003. – 26 с.
61. *Надпочечная железа* / Д.Х. Хамидов, А.А. Войткевич, К.А. Зуфаров, Г.А. Овчинникова – Ташкент: ФАН, 1966. – 360 с.
62. *Науменко Е.В.* О регуляции численности популяции // Руководство по физиологии: экологическая физиология животных.– Л., 1979. – С. 318-341.
63. *Наумов С.П., Шаталова С.П., Гиберт Л.А.* Материалы по сравнительной экологии европейской рыжей и красной полевок в Марийской АССР // Фауна и экология животных. – М., 1976. – С. 128-129.
64. *Никель и его соединения* / авт.-сост. А.И. Ицкова (Серия «Научные обзоры современной литературы по токсичности и опасности химических веществ»). – М.: Центр международных проектов ГКНТ, 1984. – Вып. 58. – 44 с.
65. *Общая токсикология* / под ред. Б.А. Курляндского и В.А. Филова. – М.: Медицина, 2002. – 608 с.
66. *Орешков Д.Н.* Комплекс мелких млекопитающих как показатель нарушенности лесных экосистем Средней Сибири: автореф. дисс… канд. биол. наук / Д.Н. Орешков. – Красноярск: Б.и., 2005. – 16 с.
67. *Орлов Д.С., Садовникова Л.К., Лозановская И.Н.* Экология и охрана биосферы при химическом загрязнении. – М.: Высш. шк., 2002. – 334 с.

68.*Перельман А.И.* Геохимия: учеб. пособие для геолог. спец. ун. – М.: Высш. шк., 1979. – 423 с.

69.*Перельман А.И., Касимов Н.С.* Геохимия ландшафта. – М.: Астрея – 2000, 1999. – 764 с.

70.*Пескова Ю.П.* Адаптационная изменчивость земноводных в антропогенно загрязненной среде. Автореф. дис… д-ра биол. наук. – Тольятти: Волгоградский государственных педагогический университет, 2004. – 36 с.

71.*Петрунина Н.С.* Геохимическая экология растений в провинциях с избыточным содержанием микроэлементов [Ni, Co, Cu, Mo, Pb, Zn] // Тр. Биогеохим. лаб. Ин-та геохимии и аналит. химии. – 1974. – Вып. 13. – С. 57-117.

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

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

74.*Райцес В.С.* Нейрофизиологические основы действия микроэлементов – Л.: Медицина, 1981. – 152 с.

75.*Риш М.А.* Микроэлементы в пустынных почвах и сероземах Узбекистана // География и классификация почв Азии. – М.: Наука, 1965. – С. 152-165.

76.*Ротшильд Е.В.* Зависимость инфекционных болезней от состава химических элементов в природной среде и периодический закон // Успехи соврем. биологии. – 2001. – Т. 121, № 3. – С. 252-265.

77.*Руководство по эндокринологии* / под. ред. Б.В. Алешина, С.Г. Генеса, В.Г. Воргалика, – М.: Медицина, 1973. – 512 с.

78.*Скальный А.В.* Химические элементы в физиологии и экологии человека. – М.: Мир, 2004. – 216 с.

79. *Степанова З.Л.* Влияние техногенного загрязнения среды на процессы метаболизма чужеродных соединений в печени мышевидных грызунов / З.Л. Степанова // Млекопитающие в экосистемах. – Свердловск, 1990. – С. 54-57.
80. *Сусликов В.Л.* Геохимическая экология болезней.– М.: Гелиос АРВ. – 1999 – Т.1: Диалектика биосферы и нообиосферы – 410 с.
81. *Сюзюмова Л.М.* О влиянии геохимических условий среды на экологические особенности популяций мелких грызунов / Л.М. Сюзюмова, А.Р. Карагезян // Грызуны: материалы 6-ого всесоюз. совещ., Ленинград, 25 – 28 янв. 1984 г. – Л., 1983. – С. 450-451.
82. *Теппермен Дж., Теппермен Х.* Физиология обмена веществ и эндокринной системы: вводный курс. – М.: Мир, 1989. – 656 с.
83. *Трофимова Г.А.* Митотическая активность и объем ядер пучковой зоны коры надпочечников при повторном раздражении электрическим током / Г.А. Трофимова, О.И. Кириллов // Цитология. – 1971. – Т. 13, № 1. – С. 112-114.
84. *Функциональная морфология* нейроэндокринной системы / Т.Б. Журавлева, Р.А. Прочуханов, Г.В. Иванова, Г.Б. Ковальский, Т.И. Ростовцева-Байдаченко. – Л.: Наука, 1976. – 198 с.
85. *Чернишова Л.М., Закотюк Л.М., Бичкова Н.Г.* Микроэлементарный статус новорожденных и их матерей // Педиатрия, акушерство и гинекология. – 1994. – № 3. – С. 7–8.
86. *Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н.* Циклы леммингов и полевок на Севере. – Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. – 150 с.
87. *Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В.* Популяционные циклы леммингов в Арктике: Экологические и эндокринные аспекты. – М.: Наука, 1982. – 164 с.
88. *Шварева Н.В.* Репродуктивная система самок копытного лемминга острова Врангеля в различные фазы репродукции и популяционного

цикла // Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. – С. 137-158.

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

90. *Шварева Н.В.* Популяционные аспекты развития яичников у копытного лемминга (Dicrostonyx torquatus Pall.) // Журнал общей биологии. – 1987. – Т. 48, № 4. – С. 499-505.

91. *Шварц С.С.* Влияние микроэлементов на животных в естественных условиях рудного поля / С.С. Шварц // Тр. Биогеохим. лаб. Ин-та геохимии и аналит. химии. – 1954. – Т. 10. – С. 76-81.

92. *Шварц С.С.* Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. –1960. – Вып. 14. – С. 113-177.

93. *Шварц С.С.* Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. – Свердловск: УФАН СССР, 1963. – 132 с.

94. *Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н.* Метод морфофизиологических индикаторов в экологи наземных позвоночных. – Свердловск: УФАН СССР, 1968. – 388 с.

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

96. *Шилов И.А.* Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных / И.А. Шилов.– М.: МГУ, 1977. – 261 с.

97. *Шилова С.А., Орленев Д.П.* Некоторые особенности поведения мелких млекопитающих при нарушении социальной среды // Изв. Рос. Акад. Наук. Сер. биол. – 2004. – № 4. – С. 436-446.

98. *Шмальгаузен И.И.* Борьба за существование и расхождение признаков // Журнал общей биологии. – 1940. – Т. 1. № 1. – С. 9-24.

99. *Шмальгаузен И.И.* Проблемы дарвинизма. – Л.: Наука, 1969. – 493 с.

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

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

102. *Chitty D.* Mortality among voles (Microtus agrestis) at lake Vyrnwy, Mongomeryshire in 1936 – 1939 / D. Chitty // Phil. Trans. Roy. Soc. London Ser. B., 1952. Vol. 236. P. 505-552.

103. *Christian J.J.* Effect of population size on the adrenal glands and reproductive organs of male mice in population of fixed size / J.J. Christian // Amer. J. Phisiol. – 1955. – Vol. 182. – P. 292-300.

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

105. *Environmental chemistry.* A review of the literature published up to mid-1980. – London: The Royal Society of Chemistry. 1982. – 265 p.

106. *Hughes M.* The urban ecosystem / M. Hughes // Biologist. – 1974. – Vol. 21. № 3. – P. 117-127.

107. *Kovalsky V.V.* Geochemical ecology and problems of health // Environmental geochemistry and health – L.: Roy. Soc., 1980. – P. 185-191

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

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

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

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

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

113. *Narrdaki K.* Changes in individual quality during a 3-year population cycle of vole / K. Narrdaki, E. Korpimaki // Oecologia. – 2002. - Vol. 130. – P. 239-249.

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

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

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

117. *Selye H.* General adaptation syndrome and diseases of adaptation / H. Selye // J. Clin. Endocrinol. – 1946. – № 6. – P. 117-230.

118. *Triiodothyronine (T3) modulates hCG-regulated progesterone secretion*, cAMP accumulation and DNA content in cultured human luteinized granulosa cells / Goldman S., Dirnfeld M., Abramovici H., Kraiem Z. // Mol. Cell. Endocrinol. – 1993. – V. 96. – № 2. – P. 125-31.

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

120. *Wakim AN., Polizotto SL., Burholt DR.* Influense of thyroxine on human granulosa cell steroidogenesis in vitro // J. Assist. Reprod. Genet. – 1995. – V. 12. – № 4. – P. 274–277.

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

122. *Wood J.M., Goldberg E.D.* Impact of metals on the biosphere // Global chemical cycles and their alterations by man. – Berlin: Dahlem Konferenzen, 1977. – P. 137-153.

123. *Yermakov V.V., Korobova E.M.* The concept of biogeochemical provinces in modern ecology // Agriculture and environment in Eastern Europe and the Netherlands, Proceedings. – Wageningen: Wageningen Agr. Univ. press. 1992. – P. 317-330.

Учебное издание

Елена Владимировна Михеева
Екатерина Александровна Байтимирова

ЭКОЛОГИЯ ПОЧВ.
Природные биогеохимические провинции Среднего Урала

Учебно-методическое пособие

Редактор: Ж. И. Пионтик
Компьютерная верстка: Е. В. Михеева

Подписано в печать
Бумага писчая. Формат бумаги 60 × 84 1/16
Гарнитура Times New Roman. Печать на ризографе
Печ. л. 4,6. Уч.-изд. л. 3,5 Тираж 210 экз. Заказ №

Издательство УГГУ
620144, г. Екатеринбург, ул. Куйбышева, 30
Уральский государственный горный университет
Отпечатано с оригинал-макета
в лаборатории множительной техники УГГУ