

УДК 591.524.21:574.24: 599.323.43

АДАПТАЦИЯ ЕВРОПЕЙСКОЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*Clethrionomys glareolus* Schreber) К УСЛОВИЯМ ПРИРОДНОЙ БИОГЕОХИМИЧЕСКОЙ ПРОВИНЦИИ С ИЗБЫТОЧНЫМ СОДЕРЖАНИЕМ НИКЕЛЯ, КОБАЛЬТА И ХРОМА

© 2006 г. Е. В. Михеева, О. А. Жигальский, В. П. Мамина, Е. А. Байтимирова

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

Поступила в редакцию 02.11.2005 г.

Проведена оценка морфофизиологических характеристик европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*), а также структурных особенностей надпочечников животных на территории природной биогеохимической провинции с высоким содержанием хрома, никеля, кобальта и на фоновом участке. Посредством четырехфакторного многомерного дисперсионного анализа исследованы эффекты воздействия геохимических условий, фазы популяционного цикла, пола и репродуктивного статуса на морфофизиологические параметры полевок и функциональную активность надпочечника животных. На аномальном участке обнаружено увеличение относительной массы надпочечника, размеров пучковой зоны коры, ее клеток и ядер, что, вероятно, свидетельствует об интенсификации выработки глюкокортикоидов. Показано, что действие фактора “фаза популяционного цикла” оказывает влияние на питательность животных, размер ядер, клеток и зон коры надпочечника в целом. У самок обнаружены более высокие значения индексов печени и надпочечника, а также морфометрических характеристик коры надпочечников по сравнению с самцами. Наступление половой зрелости животных сопровождается увеличением массы тела, питательности, относительной массы надпочечника, размеров всех кортиальных зон, а также клеток и ядер в каждой из них. Таким образом, действие “геохимического фактора” приводит к интенсификации глюкокортикоидной функции коры надпочечника что, вероятно, обеспечивает повышение неспецифической резистентности животных в биогеохимической провинции и может приводить к сокращению энергетических резервов организма. Тогда как другие факторы (“фаза популяционного цикла”, “пол” и “репродуктивный статус”) воздействуют на минералокортикоидную, глюкокортикоидную и андрогенную функции коры надпочечника животных. Выявлен эффект синергизма в действии исследуемых факторов, выражющийся в увеличении амплитуды изменений морфометрических характеристик животных, обусловленных действием факторов “пол” и “фаза популяционного цикла”, на территории природной биогеохимической провинции.

Избыток или недостаток определенных 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 (Авцын и др., 1991; Агаджанян, Скальный, 2001; Гичев, 2003). Поэтому проблема воздействия химических факторов среды на физиологическое состояние животных и человека до настоящего времени привлекает пристальное внимание исследователей. Согласно современной концепции биогеохимического районирования, районы с аномальным содержанием химических элементов относят к биогеохимическим провинциям. По происхождению они подразделяются на природные, природно-техногенные и техногенные (Башкин, Касимов, 2004). Природные биогеохимические провинции характеризуются 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 (Дмитриев и др., 1989; Башкин, Касимов, 2004). В связи с этим можно предполагать, что адаптации к существованию на территориях биогеохимических провинций различного генезиса могут различаться. Несмотря на многочисленные публикации, посвященные особенностям биоты техногенных ландшафтов, недостаточно изученным остается вопрос о физиологических механизмах адаптации организмов к уникальным условиям природ-

ных биогеохимических провинций. Особую актуальность данная проблема приобретает для Уральского региона, характеризующегося как интенсивным техногенным загрязнением, так и широким распространением естественных геохимических аномалий.

Тесная взаимосвязь адаптивных реакций организма и интенсивности метаболизма общеизвестна (Меерсон, 1973; Казначеев, 1980; Агаджанян, Скальный, 2001; Ковальчук, Ястребов, 2003), поэтому для оценки приспособительных механизмов целесообразно изучение таких морфофизиологических параметров организма, которые характеризуют интенсивность обмена веществ и энергетический потенциал животных. Метод морфофизиологических индикаторов С.С. Шварца (Шварц и др., 1968) дает возможность оценить физиологические особенности животных, в том числе и напряженность энергетического баланса, по комплексу косвенных признаков, к которым относятся масса тела и относительная масса внутренних органов. Вес тела и отношение веса к длине тела (индекс упитанности) довольно широко используют в качестве индикаторов, реагирующих на внешние и внутрипопуляционные факторы при анализе состояния популяций животных (Шварц и др., 1968; Lidicker, 1973; Чернявский, Ткачев, 1982). Индексы печени и надпочечника относятся к важнейшим морфофизиологическим индикаторам, отражающим напряженность энергетического баланса. Условия, требующие интенсификации обмена веществ, приводят, как правило, к обеднению печени резервными веществами и активизации функциональной активности надпочечника и могут вызывать изменение относительной массы этих органов (Christian, Davis, 1956; Шварц и др., 1968; Оленев, 1969). Гепатосупраренальный коэффициент, представляющий собой отношение массы печени к массе надпочечника, является интегрированным выражением неспецифической резистентности организма и энергетического потенциала популяции (Корнеев, Карпов, 1980). Индекс щитовидной железы не относится к часто используемым морфофизиологическим индикаторам. Однако имеются данные, свидетельствующие об увеличении относительного веса щитовидной железы в период активного размножения животных, связанном с интенсификацией процессов метаболизма (Beeg, Meyer, 1951; Ткачев и др., 1981).

Кроме того, при изучении адаптивных особенностей животных существенное значение имеет оценка морфофункционального состояния надпочечников, так как кора надпочечника играет исключительную роль в осуществлении приспособительных реакций при действии широкого спектра факторов (Selye, 1946; Теппермен Дж., Теппермен Х., 1989; Кириллов, 1994).

Цель работы – изучение морфофизиологических особенностей рыжей полевки и морфофункционального состояния надпочечников для оценки адаптивных реакций животных на территории природной биогеохимической провинции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили на двух территориях в южно-таежном округе Среднеуральской горной области Уральской низкогорной провинции. Районы работ аналогичны друг другу по расположению источников техногенного загрязнения, особенностям рельефа, направлению преобладающих ветров, лесорастительным условиям. Исследуемые территории различаются типом подстилающих горных пород. На участке в окрестностях п. Уралец Пригородного района Свердловской области ($57^{\circ}40'$ с.ш. $59^{\circ}40'$ в.д.) основными подстилающими породами являются пироксениты, дуниты, серпентиниты, т.е. ультраосновные горные породы, которые характеризуются высокими концентрациями элементов семейства железа (Башкин, Касимов, 2004). На основании результатов оценки содержания химических элементов в гумусовом горизонте почвы, предоставленных ГП "Уральская гидрогеологическая экспедиция", в окрестностях п. Уралец обнаружены аномально высокие концентрации никеля, кобальта и хрома. Определение концентрации химических элементов в почве проводили спектральным полуколичественным методом с трехпроцентным контролем опробования, за аномальные принимали концентрации, превышающие региональные фоновые значения в 3 и более раз. Максимальные концентрации никеля, кобальта и хрома на аномальном участке превышают среднеуральские фоновые значения в 23, 15 и 100 раз соответственно. Участок, расположенный в юго-восточной части Висимского государственного природного биосферного заповедника ($57^{\circ}21'$ с.ш. $59^{\circ}48'$ в.д.), использовался в качестве фонового. На фоновой территории основными подстилающими горными породами являются габбро, диориты, гранитоиды. Максимальные концентрации химических элементов ни в одной из точек опробования не достигают аномальных значений. Площадь аномального участка составляет 44 км², фонового – 36 км², расстояние между их центральными частями около 40 км.

На исследуемых участках проведена оценка содержания никеля, кобальта и хрома в надземной фитомассе вейника тростниковоидного (*Calamagrostis arundinacea* Roth.), содержимом желудков и печени рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) атомно-абсорбционным методом. На аномальном участке обнаружено статистически значимое увеличение концентрации никеля и хрома в надземных частях растений, никеля, ко-

Таблица 1. Содержание тяжелых металлов в надземной фитомассе вейника тростниковоидного, содержимом желудка, печени рыжей полевки на аномальном (над чертой) и фоновом участках (под чертой), мкг/г воздушно-сухого веса

Объект	<i>n</i>	<i>M ± m</i>		
		Ni	Co	Cr
Надземная фитомасса	9	$4.4 \pm 0.71^*$	0.16 ± 0.05	$1.14 \pm 0.08^*$
	9	1.76 ± 0.09	0.11 ± 0.02	0.66 ± 0.06
Содержимое желудка	18	$6.22 \pm 0.64^*$	$0.85 \pm 0.14^*$	$3.05 \pm 0.71^*$
	16	1.69 ± 0.1	0.48 ± 0.08	0.82 ± 0.14
Печень	37	0.87 ± 0.16	$0.47 \pm 0.08^*$	$1.39 \pm 0.2^*$
	33	0.55 ± 0.05	0.18 ± 0.03	0.56 ± 0.08

* Различия между аномальным и фоновым участками статистически значимы (*t* – критерий Стьюдента, *p* < 0.05).

бальта и хрома в содержимом желудков, а также кобальта и хрома в печени животных по сравнению с фоновой территорией (табл. 1). Более высокие концентрации металлов в содержимом желудков животных по сравнению с их содержанием в фитомассе, вероятно, объясняются широтой спектра питания рыжей полевки, куда помимо растений входят грибы, лишайники, мхи (“Европейская…”, 1981), которые характеризуются безбарьерным типом накопления химических элементов (Ковалевский, 1991).

Таким образом, на основании анализа содержания тяжелых металлов в почве, растениях, содержимом желудков и печени животных, согласно биогеохимической типологии (Виноградов, 1949; Башкин, Касимов, 2004), участок в окрестностях п. Уралец был отнесен к природной биогеохимической провинции. Необходимо подчеркнуть, что признаков специфических токсикозов, вызываемых избыточным поступлением в организм никеля, кобальта и хрома, у отловленных животныхами обнаружено не было.

Отлов мелких млекопитающих проводили в соответствии с общепринятыми методами (Карасева, Телицына, 1996). Сбор полевого материала проводили в июне – июле для того, чтобы исключить влияние сезонности на определяемые показатели. Отловленных животных подвергали стандартной процедуре морфометрии. При оценке массы тела животных из общей массы тушки вычитали массу содержимого желудка. У размножающихся самок массу матки с эмбрионами вычитали из общей массы тушки для того, чтобы исключить влияние тяжести эмбрионов на массу тела и, как следствие, на анализируемые индексы. Перезимовавших животных и сеголеток, участвующих в размножении, объединили в одну группу (поливозрелые), так как статистически значимых отличий по изучаемым показателям между ними не обнаружено.

Оценку морфофункциональных особенностей животных проводили посредством метода морфофункциональных индикаторов С.С. Шварца (Шварц и др., 1968) и его модификаций (Lidicker, 1973; Корнеев, Карпов, 1980). Оценивали массу тела животных, индекс упитанности (отношение массы к длине тела), индексы печени, надпочечника, щитовидной железы, а также гепатосупраренальный коэффициент (отношение массы печени к массе надпочечника).

Изучение морфофункционального состояния надпочечников проводили на микропрепаратах, изготовленных по стандартной методике (Ромейс, 1953). На срезах измеряли площади: надпочечника, клубочковой, пучково-сетчатой зон, клеток и их ядер в клубочковой, пучковой и сетчатой зонах, а также относительные размеры кортикалальных зон (% от площади среза органа). Измерения проводили с использованием программного продукта Siams PHOTOLAB на срединных срезах надпочечника. Значение каждого кардиоцитометрического параметра вычисляли как среднее значение, определенное в результате измерения размеров 50 клеток.

Животных отлавливали в фазах “пик” (12.5 особей на 100 ловушко-суток на аномальном, 40 – на фоновом участках) и “рост” (3 особи на 100 ловушко-суток на аномальном, 5 – на фоновом участках) численности популяции. Фазы популяционного цикла определяли с учетом относительной численности и демографической структуры популяции (Жигальский, Кшнясов, 2000).

Демографическое своеобразие выборки животных, полученной в год пика численности, заключается в отсутствии размножающихся сеголеток как на аномальной, так и на фоновой территории. Всего было исследовано 255 животных, 366 срезов и 18300 клеток.

При статистической обработке полученных данных использовали четырехфакторные многомерные модели дисперсионного анализа (пакет

Таблица 2. Результаты четырехфакторного многомерного дисперсионного анализа. Все эффекты

Факторы	Морфофизиологические параметры		Морфометрические характеристики надпочечника	
	Лямбда Уилкса (6, 112)	R Rao (6, 112)	Лямбда Уилкса (11, 96)	R Rao (11.96)
Геохимический фактор (1)	0.820	4.099	0.652	4.652
Фаза цикла (2)	0.512	17.790	0.366	15.128
Пол (3)	0.452	22.597	0.313	19.112
Репродуктивный статус (4)	0.266	51.620	0.420	12.057
12	0.802	4.609	0.750	2.912
13	0.869	2.818	0.755	2.836
23	0.611	11.860	0.425	11.821
14	0.958	0.822	0.861	1.414
24	0.585	13.262	0.450	10.663
34	0.865	2.925	0.651	4.673
123	0.917	1.684	0.868	1.327
124	0.914	1.766	0.705	3.653
134	0.963	0.716	0.743	3.018
234	0.923	1.561	0.491	9.042
1234	0.929	1.421	0.771	2.589

Примечание. Жирным шрифтом выделены статистически значимые эффекты ($p < 0.05$).

прикладных программ “Statistica”). В модели были включены следующие факторы и их градации: геохимические условия (биогеохимическая провинция, фоновая территория), фаза популяционного цикла (“рост”, “пик”), пол (самцы, самки) и репродуктивный статус животных (половозрелые, неполовозрелые). Проверку предположения о нормальности распределения проводили с использованием критерии χ^2 и Колмогорова – Смирнова. При проверке гипотез о значимости факторов выбран 5%-ный уровень значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ комплекса морфофизиологических параметров рыжей полевки, а также морфометрических характеристик надпочечников животных позволил выявить влияние геохимических условий обитания, плотностно-зависимых механизмов, половой принадлежности и репродуктивного статуса на интенсивность метаболизма, энергетический потенциал животных и функциональную активность адреналовой железы. В результате проведенного дисперсионного анализа выявлены статистически значимые эффекты действия всех четырех факторов (табл. 2). Использование четырехфакторных многомерных моделей позволило обнаружить эффекты взаимодействий факторов.

Анализ частных эффектов действия факторов с использованием одномерного F-критерия выявил статистически значимые изменения отдельных по-

казателей морфофизиологического состояния полевок и функциональной активности надпочечников животных (табл. 3).

Так, при оценке воздействия геохимических условий обитания на морфофизиологические параметры животных обнаружено, что в районе природной биогеохимической провинции увеличивается индекс надпочечника ($p < 0.05$), а следовательно, и напряженность энергетического баланса организма (Шварц и др., 1968; Игнатова, Христофорова, 2003). Динамика абсолютных значений массы надпочечника полевок совпадает с динамикой индексов (Михеева, Жигальский, 2004). Несмотря на весовую гипертрофию адреналовой железы у рыжей полевки с аномального участка, не было отмечено статистически значимого увеличения площади среза надпочечника, т.е. объема органа. Вероятно, возрастание индекса и массы надпочечника в районе биогеохимической провинции происходит в основном за счет увеличения кровенаполнения органа.

При изучении воздействия геохимических условий на морфофункциональное состояние надпочечника на территории природной биогеохимической провинции выявлена гипертрофия пучковой зоны коры, ее клеток и ядер (табл. 3). Данные изменения, вероятно, связаны с увеличением объема продуктов ядерного синтеза (Хесин, 1967) и свидетельствуют об интенсификации выработки глюкокортикоидов, которые участвуют в адаптивных реакциях и обеспечивают повышение неспецифи-

Таблица 3. Результаты дисперсионного анализа. Средние невзвешенные значения

Параметр	Геохимические условия (provинция/фон)	Фаза популяционного цикла ("рост"/"пик")	Пол (самки/самцы)	Репродуктивный статус (поло- возрелые/неполовозрелые)
1	19.52/20.29	18.04/21.77	19.94/19.86	24.44/15.36
2	2.06/2.10	1.98/2.18	2.08/2.08	2.36/1.79
3	65.79/69.60	68.74/66.64	71.74/63.64	69.88/65.50
4	0.39/0.32	0.44/0.27	0.47/0.23	0.37/0.33
5	223.9/263.4	206.8/280.5	197.7/289.6	219.8/267.5
6	8.87/8.34	8.51/8.71	8.91/8.31	8.37/8.84
7	1.52/1.43	1.66/1.29	1.87/1.08	1.65/1.30
8	0.33/0.32	0.36/0.29	0.42/0.23	0.37/0.28
9	0.94/0.83	1.01/0.76	59.94/56.56	1.0/0.78
10	21.6/22.2	22.1/21.7	22.1/21.7	21.8/22.0
11	59.3/57.2	59.5/57.0	59.9/56.6	58.7/57.8
12	44.8/45.2	45.6/44.3	44.9/45.0	47.2/42.8
13	13.2/13.3	13.5/13.0	13.5/13.1	13.7/12.8
14	70.7/66.7	77.2/60.2	71.9/65.5	78.5/58.9
15	17.9/16.1	19.0/14.9	18.0/16.0	18.3/15.7
16	65.0/61.8	68.7/58.1	68.7/58.1	67.0/59.7
17	18.4/17.4	19.2/16.6	19.0/16.8	18.5/17.3

Примечание. 1 – масса животного, г; 2 – индекс упитанности, г/см; 3 – индекс печени, %; 4 – индекс надпочечника, %; 5 – гепатосупраренальный коэффициент; 6 – индекс щитовидной железы, %; 7 – площадь среза надпочечника, мм²; 8 – площадь клубочковой зоны, мм²; 9 – площадь пучково-сетчатой зоны, мм²; 10 – относительный размер клубочковой зоны, % от площади среза; 11 – относительный размер пучково-сетчатой зоны, % от площади среза; 12 – площадь клеток в клубочковой зоне, мкм²; 13 – площадь ядер в клубочковой зоне, мкм²; 14 – площадь клеток в пучковой зоне, мкм²; 15 – площадь ядер в пучковой зоне, мкм²; 16 – площадь клеток в сетчатой зоне, мкм²; 17 – площадь ядер в сетчатой зоне, мкм². Жирным шрифтом выделены статистически значимые различия ($p < 0.05$).

ческой резистентности животных в экстремальных геохимических условиях. 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 с действием гормонов пучковой зоны надпочечника на распад и транспорт энергоемких молекул (Теппермен Дж., Теппермен Х., 1989; Кириллов, 1994).

Оценка эффектов воздействия фазы популяционного цикла на морфофункциональные параметры полевок и функциональное состояние надпочечников животных показала, что при росте численности популяции наблюдается снижение массы, упитанности полевок, гепатосупраренального коэффициента (табл. 3). Комплекс морфофункциональных особенностей полевок свидетельствует об уменьшении энергетического потенциала животных (Шварц и др., 1968; Lidicker, 1973; Корнеев, Карпов, 1980) в фазе "роста" численности. Наблюданное увеличение размеров пучково-сетчатой зоны, а также размеров клеток и ядер в пучковой и сетчатой зонах (табл. 3) свидетельствуют об ин-

тенсификации глюкокортикоидной и андрогенной функции надпочечника в год роста численности. Особенности физиологического состояния рыжей полевки связаны с тем, что в фазе "роста" большинство отловленных животных участвовали в размножении (63% на аномальном и 62% на фоновом участках). Кроме того, в группе неполовозрелых животных преобладали созревающие особи, надпочечники которых характеризуются более высокими значениями морфометрических характеристик, чем надпочечники полевок, не вступивших в процесс полового созревания. Таким образом, большинство животных в фазе "роста" численности имели высокий уровень обменных процессов и функциональной активности надпочечника, что и обусловило наблюдавшиеся различия средних значений исследуемых показателей. В фазе "пика" численности, напротив, в отловах численно преобладали неполовозрелые животные без признаков созревания (65% на аномальном и 70% на фоновом участках), характеризующиеся низкой интенсивностью метаболизма и функциональной активностью надпочечника.

При оценке половых различий у самок отмечено статистически значимое увеличение индексов

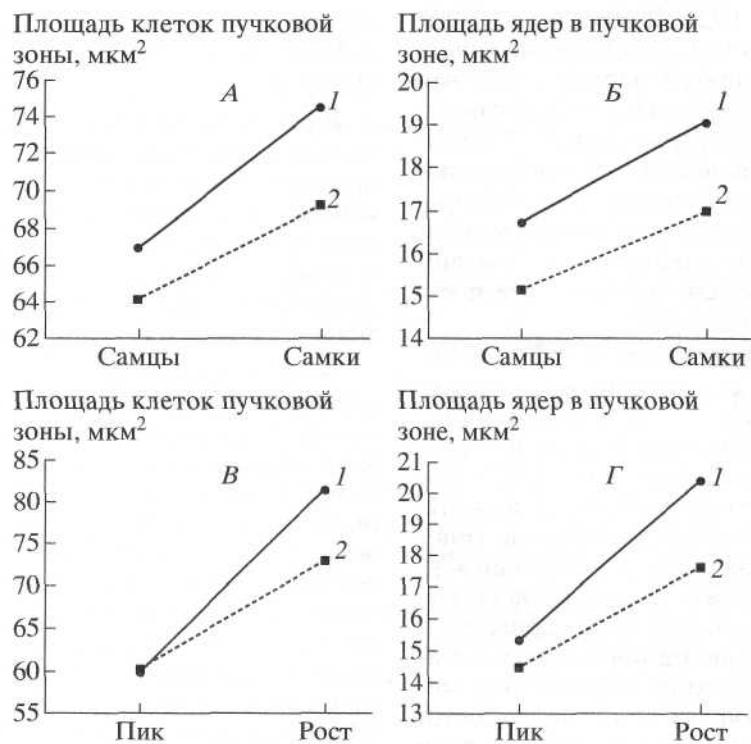


Рис. 1. Морфофункциональные особенности надпочечника рыжей полевки (средние невзвешенные) при взаимодействии факторов. А, Б – взаимодействие геохимических условий с фактором “пол”, R Rao (11, 96) = 2.84, $p < 0.003$. В, Г – взаимодействие геохимических условий с фактором “фаза популяционного цикла”, R Rao (11, 96) = 2.91, $p < 0.002$. 1 – провинция, 2 – фон.

надпочечника, печени и снижение гепатосупраренального коэффициента (табл. 3), что, вероятно, связано с необходимостью вынашивать и выкармливать потомство (Шварц и др., 1968). Показатели морфофункционального состояния надпочечников самок (табл. 3) свидетельствуют об их более высокой функциональной активности, чем у самцов. Это является следствием действия половых гормонов самок на морфофункциональное состояние адреналовой железы (Соффер и др., 1966; Журавлева и др., 1976; Теппермен Дж., Теппермен Х., 1989).

У половозрелых животных по сравнению с неполовозрелыми зафиксировано статистически значимое увеличение массы тела, индекса упитанности, функциональной активности коры надпочечника и снижение значений гепатосупраренального коэффициента (табл. 3). Наблюдаемые различия обусловлены, с одной стороны, соматическим ростом полевок, а с другой – изменением интенсивности метabolизма животных и функциональной активности надпочечника в процессе их полового созревания и согласуются с данными литературы (Шварц и др., 1968; Оленев, 1969; Журавлева и др., 1976; Кириллов, 1994; Чернявский, Ткачев, 1982).

Анализ статистически значимых взаимодействий факторов изменчивости исследуемых показателей позволил заключить, что экстремальные

геохимические условия увеличивают функциональную напряженность надпочечника, вызванную действием других факторов. Взаимодействие факторов “геохимические условия” и “пол”, а также “геохимические условия” и “фаза популяционного цикла” продемонстрированы на примере показателей, характеризующих функциональную активность пучковой зоны коры надпочечника: площади фасцикуляторных клеток и их ядер (рис. 1). Установлено, что на аномальной территории половой диморфизм показателей морфофункционального состояния адреналовой железы выражен в большей степени, чем на фоновой (рис. 1, А, Б). У самок в районе природной биогеохимической провинции происходит более значительное увеличение функциональной активности пучковой зоны по сравнению с самцами, чем на фоновой территории. На аномальной территории функциональная активность коры надпочечника в фазе “роста” численности возрастает в большей степени, чем на фоновой (рис. 1, В, Г).

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучению морфофизиологических параметров животных посвящена обширная литература, так как изменчивость экстерьерных и интерьерных характеристик отражает определенные сдвиги метаболизма животных при действии разнообразных

факторов среды (Hesse, 1921; Шварц и др., 1968; Большаков, 1972). Известно, что геохимический фактор естественной природы наряду с другими может провоцировать изменения морфофункциональных характеристик животных. Так, С.С. Шварцем отмечено влияние микроэлементов на рост печеней амфибий в условиях рудного поля (Шварц, 1954). Также отмечено увеличение относительного веса почек у мелких млекопитающих, обитающих в Анкаванской молибденовой биогеохимической провинции (Карагезян, 1987).

Довольно часто геохимические условия, отличающиеся от фоновых, обусловливают неспецифические изменения регуляторных систем организма, которые могут привести к нарушению роста, развития и воспроизводства (Риш, 1965; Ковалевский, 1971). Неспецифическую резистентность организма обеспечивает гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковая система. 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 (Закиров, 1979; Теппермен Дж., Теппермен Х., 1989; Кирилов, 1994).

Многие авторы отмечают структурно-функциональные изменения коры надпочечника у млекопитающих в экстремальных условиях. Селье наряду с основными признаками общего адаптационного синдрома обращал внимание на гипертрофию надпочечника млекопитающих при стрессовых воздействиях (Selye, 1946). Изменение морфофункционального состояния коры надпочечника животных отмечено при лабораторном введении ксенобиотиков (Иванов и др., 1967), в условиях повышенного уровня радиоактивности на территориях с естественно высоким радиоактивным фоном и радионуклидным загрязнением (Ермакова, 1991), при экзогенном введении гонадотропных и половых гормонов (Ray, Maiti, 2002) и действии плотностно-зависимых механизмов (Ермакова, 1991; Чернявский, Лазуткин, 2004). Немаловажную роль в ответе адреналовой железы на разнообразные воздействия играет и генетическая детерминация реакции организма на стресс (Маркель, Бородин, 1981), что может иметь большое значение для выживаемости и способности к воспроизводству животных в природных популяциях.

Несмотря на многочисленные исследования, посвященные оценке морфофункционального состояния адреналовой железы при действии разнообразных факторов, вопрос о ее функциональной

активности в условиях природной биогеохимической провинции до сих пор во многом остается открытым.

В результате наших 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. 2). 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, вероятно, за счет сокращения энергетического резерва в результате катаболического эффекта глюкокортикоидов.

Связь плотности популяции, репродуктивного статуса, а также половой принадлежности животных с морфофункциональным состоянием надпочечника неоднократно отмечалась исследователями (Журавлева и др., 1976; Чернявский, Лазуткин, 2004). Нами показано, что действие плотностно-зависимых механизмов способно вызывать расширение всех зон коры, а также увеличение размеров клеток и ядер в пучковой и сетчатой зонах (рис. 2). Это, вероятно, связано с изменением физиологического состояния животных при различных плотностях 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. 2). Также показано, что изменение репродуктивного статуса животных, т.е. половое созревание, сопровождается увеличением размеров всех кортикалных зон, а также клеток и ядер в каждой из них (рис. 2), что, по-видимому, обусловлено как соматическим ростом животных, так и действием гонадотропных и половых гормонов на функциональное состояние надпочечника. В целом наблюдаемые нами морфофизиологические особенности животных, свя-

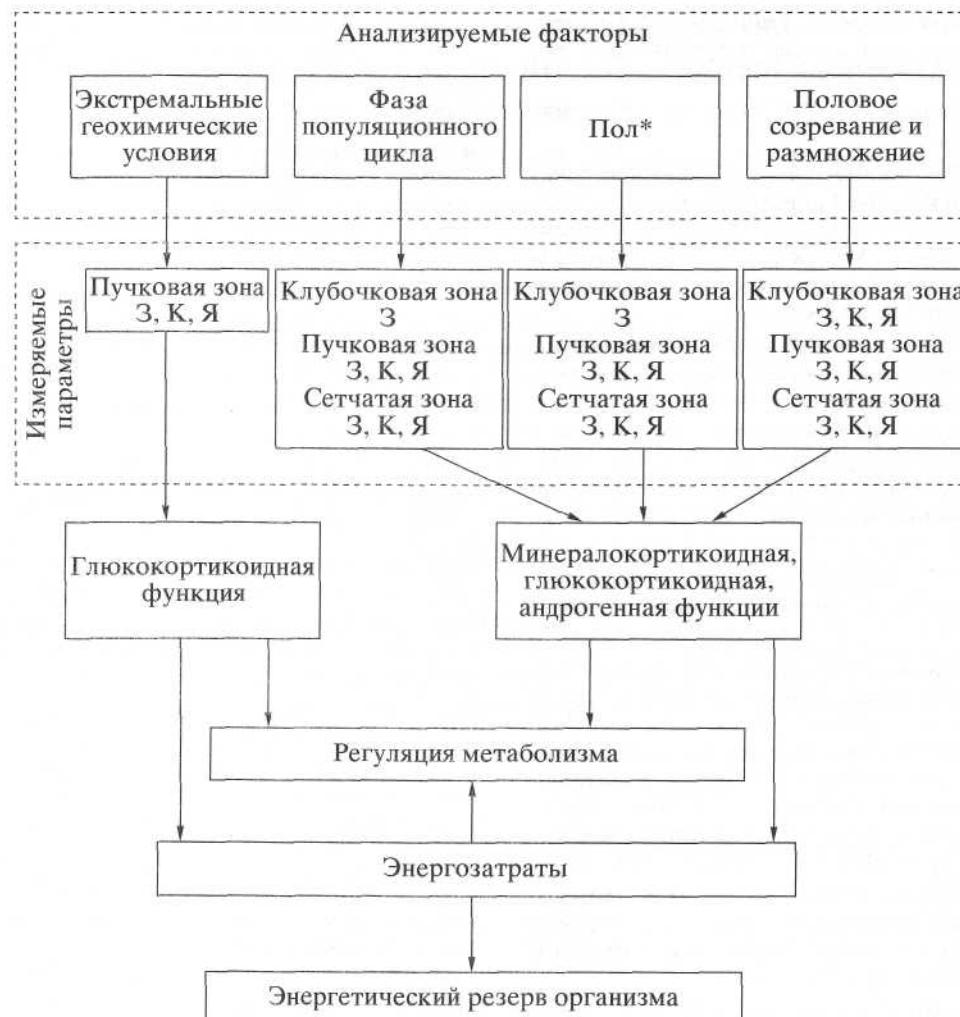


Рис. 2. Схема воздействия геохимических условий, фазы популяционного цикла, пола и репродуктивного статуса животных на функциональную активность коры надпочечника рыжей полевки. “*” – особенности, наблюдаемые у самок. Буквами обозначено увеличение площади: З – зон коры надпочечника, К – клеток, Я – ядер.

занные с полом и репродуктивным статусом, согласуются с литературными данными (Шварц и др., 1968; Оленев, 1969; Журавлева и др., 1976; Кириллов, 1994; Чернявский, Ткачев, 1982).

Оценка эффектов взаимодействий факторов (рис. 1) продемонстрировала, что экстремальные геохимические условия усиливают энергетическую напряженность, вызванную действием 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 снижения устойчивости животных к действию различных факторов среды, особенно в тех ситуациях, которые требуют от организма значительных энергозатрат.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты №№ 03-04-48086, 04-04-96010, 05-04-63026).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авцын А.П., Жаворонков А.А., Рииш М.А., Строчкина Л.С., 1991. Микроэлементозы человека: этиология, классификация, органопатология. М.: Медицина. 496 с.
 Агаджанян Н.А., Скальный А.В., 2001. Химические элементы в среде обитания и экологический портрет человека. М.: Изд-во КМК. 83 с.
 Башкин В.Н., Касимов Н.С., 2004. Биогеохимия. М.: Научный мир. 648 с.
 Большаков В.Н., 1972. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука. 200 с.
 Виноградов А.П., 1949. Биогеохимические провинции // Тр. Юбилейной сессии, посвященной 100-летию со дня рождения В.В. Докучаева. М.;Л.: Изд-во АН СССР С. 59–85.
 Гичев Ю.П., 2003. Загрязнение окружающей среды и экологическая обусловленность патологии человека // Аналит. обзор. НЦКиЭМ СО РАН. Сер. Экология. Новосибирск. Вып. 68. 137 с.

- Дмитриев М.Т., Казнина Н.И., Пинигина И.А., 1989. Санитарно-химический анализ загрязняющих веществ в окружающей среде. М.: Химия. 368 с.*
- Европейская рыжая полевка, 1981 / Отв. ред. Башенина Н.В. М.: Наука. 351 с.*
- Ермакова О.В., 1991. Морфофункциональные изменения щитовидной железы и коры надпочечника у полевок-экономок, обитающих в условиях повышенной радиоактивности. Автореф. дис. канд. биол. наук. Киев: Ин-т проблем онкологии и радиобиологии им. Р.Е. Ковецкого АН УССР. 26 с.*
- Жигальский О.А., Кинясев И.А., 2000. Популяционные циклы европейской рыжей полевки в оптимуме ареала // Экология. № 5. С. 376–383.*
- Журавлева Т.Б., Прочуханов Р.А., Иванова Г.В., Ковальский Г.Б., Ростовцева-Байдаченко Т.И., 1976. Функциональная морфология нейроэндокринной системы. Принципы и методы исследования. Л.: Наука. 200 с.*
- Закиров Дж. З., 1979. Гипофизарно-адреналовая система при сложных формах адаптации. Фрунзе: Илим. 124 с.*
- Иванов В.В., Федянина В.Н., Павленко М.Н., 1967. Морфофункциональная характеристика надпочечников крыс после хронического воздействия 2-3-дихлорпропеном // Гормональные механизмы адаптации. Сезонная периодика в организме. Адаптация водно-солевого обмена: Матер. 3 Всесоюз. совещ. по экологической физиологии, биохимии и морфологии. Новосибирск: ИЦиГ СО АН СССР. С. 78.*
- Игнатова Н.К., Христофорова Н.К., 2003. Морфофункциональные изменения в организме мелких млекопитающих в условиях техногенного пресса // Изв. АН. Сер. биол. № 3. С. 345–350.*
- Казначеев В.П., 1980. Современные аспекты адаптации. Новосибирск: Наука. 190 с.*
- Карагезян А.Р., 1987. Экологические особенности кустарниковой полевки и лесной мыши, обитающих в условиях биогеохимической провинции, обогащенной молибденом. Дис. канд. биол. наук. Свердловск: Ин-т экологии растений и животных УрО АН СССР. 123 с.*
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., 1996. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Наука. 227 с.*
- Кириллов О.И., 1994. Стрессовая гипертрофия надпочечников. М.: Наука. 176 с.*
- Ковалевский А.Л., 1991. Биогеохимия растений. Новосибирск: Наука. СО. 294 с.*
- Ковальский В.В., 1971. Изменчивость обмена веществ у животных, вызываемая естественными факторами среды // Вестн. с.-х. науки. № 1. С. 64–73.*
- Ковалчук Л.А., Ястребов А.П., 2003. Экологическая физиология мелких млекопитающих Урала. Екатеринбург: УрО РАН. 204 с.*
- Корнеев Г.А., Карпов А.А., 1980. Опыт изучения индексов печени и надпочечников как показателей энергетического потенциала популяции большой песчанки // Грызуны: Матер. 5 Всесоюз. совещ. М.: Наука. С. 213–214.*
- Маркель А.Л., Бородин П.М., 1981. Генетико-эволюционные аспекты стресса // Вопросы общей генетики: Тр. 14 Международного генетического конгресса / Под. ред. Алтухова Ю.П. М.: Наука. С. 262–271.*
- Меерсон Ф.З., 1973. Общий механизм адаптации и профилактики. М.: Медицина. 359 с.*
- Михеева Е.В., Жигальский О.А., 2004. Факторы динамики морфофизиологических показателей рыжей полевки // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сб. мат. Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола: Марийский гос. ун-т. С. 227–228.*
- Оленев В.Г., 1969. К изучению энергетического баланса популяций грызунов // Тр. Ин-та экологии растений и животных УрО АН СССР. Свердловск.: УрО АН СССР. Вып. 71. С. 53–71.*
- Рии М.А., 1965. Микроэлементы в пустынных почвах и сероземах Узбекистана // География и классификация почв Азии. М.: Наука. С. 152–165.*
- Ромейс Б., 1953. Микроскопическая техника / Под ред. Соколова И.И. М.: Изд-во иностр. лит. 718 с.*
- Соффер Л., Дорфман Р., Гебрилов Л., 1966. Надпочечные железы человека. М.: Медицина. 500 с.*
- Теппермен Дж., Теппермен Х., 1989. Физиология обмена веществ и эндокринной системы. Вводный курс. М.: Мир. 656 с.*
- Ткачев А.В., Чернявский Ф.Б., Шварева Н.В., 1981. Эндокринная система копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus* Pall.) на различных уровнях численности популяции // Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. М.: Наука. С. 50–60.*
- Хесин Я.Е., 1967. Размеры ядер и функциональное состояние клеток. М.: Медицина. 424 с.*
- Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В., 1982. Популяционные циклы леммингов в Арктике: Экологические и эндокринные аспекты. М.: Наука. 164 с.*
- Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н., 2004. Циклы леммингов и полевок на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН. 150 с.*
- Шварц С.С., 1954. Влияние микроэлементов на животных в естественных условиях рудного поля // Тр. Биогеохим. лаб. Ин-та геохимии и аналит. химии. Т. 10. С. 76–81.*
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н., 1968. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных // Тр. ИЭРиЖ. Свердловск. Вып. 58. 388 с.*
- Beer J. R., Meyer R. K., 1951. Seasonal changes in endocrine organs and behavior patterns of the musk rat // J. Mammalogy. V. 32. № 2. P. 173–191.*
- Christian J.J., Davis D.E., 1956. The relationship between adrenal weight and population status in Norway rats // J. Mammal. V. 31. № 3. P. 475–486.*
- Hesse R. Das, 1921. Herzgewicht der Wirbeltiere // Zool. Jb. (physiol). Ban. 38. S. 243–264.*
- Lidicker W.Z., 1973. Regulation of numbers in an island population of California Vole, a problem in community dynamics // Ecological Monographs. V. 43. № 3. P. 271–302.*
- Ray P.P., Maiti B.R., 2002. Gonadotropins and sex hormones modulate interrenal function in soft-shelled turtle // Folia biologica. V. 50. № 3–4. P. 115–120.*
- Selye H., 1946. General adaptation syndrome and diseases of adaptation // J. Clin. Endocrinol. № 6. P. 117–230.*

Adaptation of the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreber) to conditions of biogeochemical province with abnormally high content of nickel, cobalt and chromium

E. V. Mikheeva, O. A. Zhigalski, V. P. Mamina, E. A. Baitimirova

Institute of plant and animal ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences
ul. 8 marta, 202, Ekaterinburg 620144, Russia
e-mail: mih@ipae.uran.ru

Morphophysiological characteristics and peculiarities of adrenal gland of bank vole (*Clethrionomys glareolus*) were studied in the area of natural biogeochemical province with abnormally high content of nickel, cobalt and chromium. The control population inhabited area with usual content of these elements. We used 4-factor analysis of variance to estimate the influence of geochemical conditions, phase of population cycle, sex and reproductive state on the morphophysiological characteristics of animals and functional activity of adrenal gland. Animals from area with high concentration of Ni, Co and Cr show an increase in relative mass of adrenal glands, fascicular zone of adrenal cortex, size of cells and their nuclei. All these changes can be considered as an evidence of increased secretion of glucocorticoids. It is shown that phase of population cycle influences fatness of animals, size of nuclei, cells and adrenal cortex. Females in comparison with males are characterized with higher indexes of liver and adrenal gland, as well as morphometric indexes of adrenal cortex. The maturation of animals is accompanied with increase in body mass, fatness and relative mass of adrenal glands, the size of cortex zone, nuclei and cells themselves. It is supposed that the effect of "geochemical factor" results in intensification of glucocorticoid secretion of adrenal costex, thus increasing non-specific resistance of animals inhabiting area with high concentration of heavy metals. Such factors as "phase of population cycle", "sex" and "reproductive state", influence mineralocorticoid activity, glucocorticoid and androgenic functions of adrenal cortex. Some factors show synergistic effect.