

На правах рукописи

Михеева Елена Владимировна

**МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ
НАДПОЧЕЧНИКА И ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ
НА ТЕРРИТОРИИ ПРИРОДНОЙ БИОГЕОХИМИЧЕСКОЙ
ПРОВИНЦИИ**

03.00.16 экология



Автореферат

Диссертации на соискание ученой степени

Кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2006

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

Научный руководитель доктор биологических наук,
профессор
Жигальский Олег Антонович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор
Кряжимский Федор Викторович

кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
Ермакова Ольга Владимировна

Ведущая организация Институт систематики и
экологии животных СО РАН

Защита состоится 11 апреля 2006 года в 13 часов на заседании
Диссертационного совета Д004.005.01 при Институте экологии растений и жи-
вотных УрО РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202,
факс (343) 260-82-56

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Института
экологии растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан 7 марта 2006 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



Нифонтова М.Г.

Актуальность проблемы. В настоящее время проблема влияния геохимических условий на состояние биоты привлекает пристальное внимание исследователей (Авцын, 1972; Ковальский, 1974; Wood, 1977; Вернадский, 1980; Environmental..., 1982; Антонов, 1999; Ермаков, 1999; Янин, 2003; Скальный, 2004). 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 (Ковальский, 1991; Перельман, 1999; Башкин, 2004).

Несмотря на многочисленные публикации, посвященные описанию эколого-физиологических особенностей животных на техногенно загрязненных территориях (Безель, 1987; Ковальчук, 1988; Лукьянова, 1990; Мухачева, 1995; Гашев, 2000; Игнатова, 2003; Пескова, 2004; Сатонкина, 2004; Орешков, 2005), недостаточно изученным остается вопрос о механизмах адаптации организмов к уникальным условиям природных биогеохимических провинций. Особую актуальность данная проблема приобретает для Уральского региона, характеризующегося широким распространением естественных геохимических аномалий (Ковда, 1985; Грибовский, 2003).

Известно, что ведущая роль в сохранении гомеостаза организма принадлежит эндокринной системе (Эскин, 1975; Теппермен Дж., 1989). Поэтому, оценка морфофункциональных особенностей органов эндокринной системы, и в первую очередь щитовидной железы и надпочечников, осуществляющих широчайший спектр функций, которые лежат в основе формирования защитных реакций организма, имеет немаловажное значение при исследовании эффектов действия разнообразных факторов и процессов адаптациогенеза в популяциях животных.

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

Цель исследования – изучение эколого-физиологических особенностей рыжей полевки и морфофункционального состояния щитовидной железы и коры надпочечника животных на территории природной биогеохимической провинции с избыточным содержанием никеля, кобальта, хрома.

Задачи:

1. Оценить содержание тяжелых металлов в почве, тканях растений и животных на аномальном и фоновом участках.
2. Провести исследование морфофизиологических характеристик рыжей полевки на территории природной биогеохимической провинции и фоновом участке.
3. Изучить морфофункциональное состояние щитовидной железы и коры надпочечника животных, обитающих в геохимически аномальных и фоновых условиях.
4. Провести комплексный анализ влияния геохимических условий, плотности популяции, пола и репродуктивного статуса животных на морфофизиологические характеристики полевок и состояние эндокринных желез.

Научная новизна и теоретическое значение работы.

- В работе впервые описаны морфофункциональные особенности коры надпочечника и щитовидной железы рыжей полевки, обитающей на территории природной биогеохимической провинции с избыточным содержанием никеля, кобальта и хрома.
- Выявлено одновременное увеличение функциональной активности щитовидной железы и коры надпочечника в экстремальных геохимических условиях, что является неспецифической адаптивной реакцией.
- Обнаружен эффект синергизма в действии факторов («геохимические условия», «фаза популяционного цикла», «пол», «репродуктивный статус») на морфофизиологические характеристики полевок и состояние эндокринных желез.

Практическая значимость работы. Результаты, изложенные в диссертационной работе, могут быть использованы для прогноза влияния биогеохи-

мических условий на состояние биоты. Данные диссертационной работы могут быть включены в курсы экологии и биогеохимии, преподаваемые в ВУЗах.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Экстремальные геохимические условия вызывают изменения морфофизиологических характеристик мелких млекопитающих.
2. На территории природной биогеохимической провинции выявлены особенности коры надпочечника и щитовидной железы рыжей полевки, свидетельствующие об увеличении их функциональной активности.
3. Одновременная стимуляция активности щитовидной железы и коры надпочечника животных в условиях биогеохимической провинции является неспецифической адаптивной реакцией и не сопровождается патологическими изменениями.
4. Выявлен эффект синергизма в действии на организм геохимических условий, фазы популяционного цикла и особенностей, связанных с полом и репродуктивным статусом животных.

Апробация работы. Основные положения диссертации были изложены на следующих конференциях: «Биосфера и человечество» (Екатеринбург, 2000), «Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии» (Екатеринбург, 2001), «Биология – наука XXI века» (Пушино Московской обл., 2002), «Биологическая рекультивация нарушенных земель» (Екатеринбург, 2002), «Проблемы глобальной и региональной экологии» (Екатеринбург, 2003), «Экология 2003» (Архангельск, 2003), «Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты» (Екатеринбург, 2004), «Экология: от генов до экосистем» (Екатеринбург, 2005).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 19 работ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, выводов, изложенных на 130 страницах машинописного текста. Работа иллюстрирована 28 таблицами, 23 рисунками. Библиографический список включает 212 источников, в том числе 32 на иностранных языках.

Глава 1. Обзор литературы

В главе приводится современная концепция биогеохимического районирования, сведения о биологическом действии тяжелых металлов и адаптациях животных к действию геохимического фактора.

Глава 2. Материал и методы исследований

2.1. Характеристика районов исследований

Исследования проводились на двух территориях (аномальный и фоновый участки), расположенных в южно-таежном округе Среднеуральской низкогорной провинции Уральской горно-лесной области в зоне произрастания горных темнохвойных лесов (Лесорастительные..., 1973). Районы работ аналогичны друг другу по особенностям рельефа, направлению преобладающих ветров, лесорастительным условиям, расположению источников техногенного загрязнения (Климатологический справочник..., 1956; Лесорастительные..., 1973; Турков, 1977; Лукьянец, 1979). Исследуемые участки различаются типом подстилающих горных пород. На аномальном 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, то есть ультраосновные породы (Государственная геологическая..., 2000), которые характеризуются высокими концентрациями Ni, Co, Cr (Ковда, 1985). 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 (Турков, 1977; Государственная геологическая..., 2000). Площадь аномального участка составляет 44 км^2 , фонового – 36 км^2 , расстояние между их центральными частями – около 40 км.

2.2. Анализ проб для биогеохимических исследований

Для выделения геохимически аномальных районов были проанализированы данные опробования почв территории Свердловской области, предоставленные ГП «Уральская гидрогеологическая экспедиция». Образцы почв анали-

зировали спектральным полуколичественным методом. На исследуемых территориях проводили оценку содержания тяжелых металлов в образцах надземной фитомассы вейника тростниковидного (*Calamagrostis arundinacea* Roth.), содержащего желудков и печени рыжей полевки методом атомно-абсорбционной спектроскопии.

2.3. Объем работы

В основе диссертационной работы лежат собственные данные. Всего отработано 4250 ловушко-суток. Для оценки морфофизиологических параметров использовали животных, отловленных давилками, для изучения гистологических особенностей эндокринных желез – живоловками и давилками (без признаков трупного окоченения). Отлов животных осуществляли не менее чем в трех километрах от границ аномальной зоны. Оценка морфофизиологических параметров провели у 133 полевок; исследование морфофункциональных характеристик коры надпочечника – у 122, щитовидной железы – у 133.

2.4. Оценка демографических характеристик исследуемых популяций

Отлов мелких млекопитающих проводили в соответствии с общепринятыми методами (Методы..., 1952; Новиков, 1953; Карасева, 1996). Животных отлавливали в годы «пика» (2001) и «роста» (2003) численности популяции. Фазы популяционного цикла определяли с учетом относительной численности и демографической структуры популяции (Жигальский, 2000). В год «роста» численности относительное обилие рыжей полевки составило 3 и 5 особей на 100 ловушко-суток на аномальном и фоновом участках соответственно, в год «пика» численности 12,5 и 40.

2.5. Изучение морфофизиологических показателей

мелких млекопитающих

При исследовании морфофизиологических особенностей рыжей полевки использовали метод морфофизиологических индикаторов С.С. Шварца (Шварц, 1968) и его модификации (Lidicker, 1973; Корнеев, 1980).

2.6. Оценка морфофункционального состояния эндокринных желез

При оценке морфофункционального состояния надпочечников измеряли площади среза надпочечника, клубочковой, пучково-сетчатой зон, клеток и их ядер во всех зонах коры, относительные размеры зон (% от площади среза органа). При оценке морфофункционального состояния щитовидных желез измеряли диаметр фолликулов и высоту тиреоидного эпителия. По отношению среднего диаметра фолликула к высоте тиреоидного эпителия вычисляли индекс функции щитовидной железы. Измерения проводили с использованием программного продукта SiamS PHOTOLAB в соответствии с общепринятыми рекомендациями (Автандилов, 1990).

2.7. Статистический анализ данных

При обработке данных использовали пакет прикладных программ «Statistica»; применяли критерий χ^2 , t-критерий Стьюдента, многофакторный многомерный дисперсионный анализ, показатель сходства популяций по полиморфным признакам (Животовский, 1979) в соответствии с общепринятыми рекомендациями (Гласс, 1976; Гланц, 1998). При проверке гипотез о значимости факторов выбран 5%-ный уровень значимости.

Глава 3. Содержание тяжелых металлов в почве, тканях растений и животных на территории биогеохимической провинции

На основании анализа данных, предоставленных НПФ «Уральская гидрогеологическая экспедиция» нами была выделена естественная геохимическая аномалия в окрестностях поселка Уралец Пригородного района Свердловской области (Михеева, 2000; Михеева, 2001). Максимальные концентрации основных, образующих аномалию, химических элементов (Ni, Co, Cr) в почве аномального участка превышают среднеуральские фоновые (кларковые) значения в 23, 15 и 100 раз соответственно, сопутствующих (Cu, Zn, Pb) в 5, 6 и 4 раза соответственно. Концентрации других элементов не превышают фоновые значения. Содержание тяжелых металлов в тканях растений и животных в районе естественной геохимической аномалии выше по сравнению с фоновой территорией (рис. 1). На основании анализа содержания тяжелых металлов в тканях растений и животных и в соответствии с биогеохимической типологией

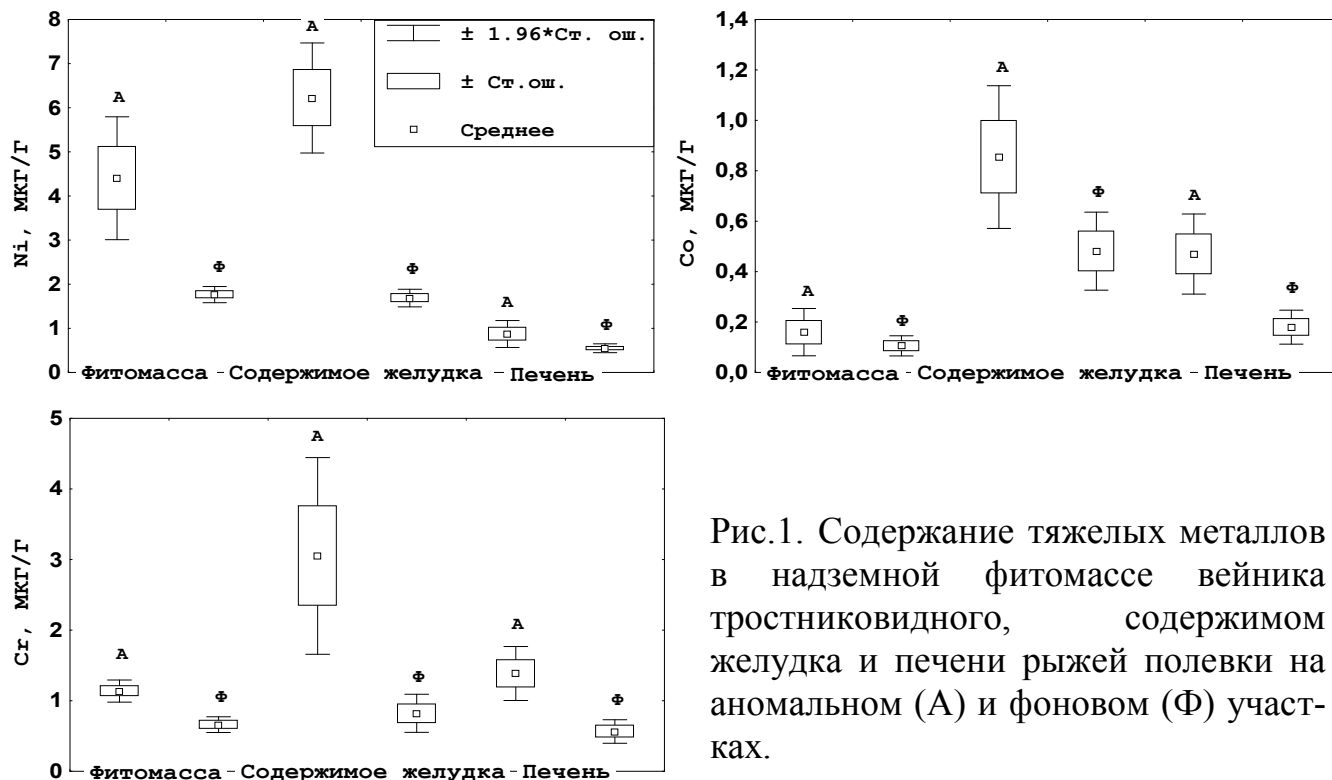


Рис.1. Содержание тяжелых металлов в надземной фитомассе вейника тростниковидного, содержимом желудка и печени рыжей полевки на аномальном (А) и фоновом (Ф) участках.

(Виноградов, 1949; Башкин, 2004), исследуемый геохимически аномальный район отнесен к природной биогеохимической провинции с избыточным содержанием Ni, Co и Cr.

Глава 4. Морфофизиологические показатели рыжей полевки на территории природной биогеохимической провинции

4.1. Эффекты действия исследуемых факторов

Для оценки общего физиологического состояния рыжей полевки в районе биогеохимической провинции и на фоновой территории были оценены: масса тела, индекс упитанности (отношение массы к длине тела), индексы печени, надпочечника, щитовидной железы, семенника, гепатосупраренальный коэффициент (отношение массы печени к массе надпочечника). На основании многомерного дисперсионного анализа установлено, что геохимические условия наряду с фазой популяционного цикла, полом и репродуктивным статусом, оказывают влияние на морфофизиологические показатели полевок (табл. 1, 2).

При исследовании влияния геохимических условий на морфофизиологические параметры животных обнаружено, что в районе природной биогеохимической провинции происходит статистически значимое увеличение индекса надпочечника животных ($F(1, 117)=12.25, p=6.6E-04$) что, вероятно, свидетель-

ствуется об активизации его функции. Динамика абсолютных значений массы надпочечников животных совпадает с динамикой индексов (Михеева, 2004г).

Таблица 1

Результаты многомерного дисперсионного анализа изменчивости морфофизиологических показателей рыжей полевки. Все эффекты.

Источник дисперсии	Л-Уилкса (6, 112)	Rao's R (6, 112)	p
1 (Геохимический фактор)	0.82	4.10	0.001
2 (Фаза цикла)	0.51	17.79	2.14E-14
3 (Пол)	0.45	22.60	2.61E-17
4 (Репродуктивный статус)	0.27	51.62	5.14E-30
12	0.80	4.60	3.21E-04
13	0.87	2.82	0.014
23	0.61	11.86	2.87E-10
14	0.96	0.82	0.556
24	0.59	13.26	2.64E-11
34	0.87	2.93	0.011
123	0.92	1.68	0.131
124	0.91	1.77	0.112
134	0.96	0.72	0.637
234	0.92	1.56	0.165
1234	0.93	1.42	0.213

Примечание. Здесь и далее жирным шрифтом выделены значимые эффекты.

У животных, обитающих в биогеохимической провинции, обнаружено также увеличение индекса семенника (табл. 2) что, возможно, обеспечивает более высокий репродуктивный потенциал популяции аномального участка.

Таблица 2

Результаты дисперсионного анализа изменчивости индекса семенника рыжей полевки. Все эффекты.

Источник дисперсии	F (1, 59)	p
1 (Геохимический фактор)	9.49	0.003
2 (Фаза цикла)	29.89	9.73E-07
3 (Репродуктивный статус)	204.06	8.24E-21
12	0.30	0.584
13	0.64	0.429
23	10.42	0.002
123	5.21	0.026

При изучении воздействия плотности популяции на морфофизиологические характеристики животных установлено увеличение массы тела ($F(1, 117)=45.58$, $p=5.97E-10$) и индекса упитанности ($F(1, 117)=14.89$, $p=1.87E-04$) животных при «пике» численности популяции, что является характерной чер-

той популяционного цикла мышевидных грызунов (Krebs, 1964; Chitty, 1952; Чернявский, 1982) и объясняется высокими темпами роста животных в фазе «пика». Обнаружено снижение индекса надпочечника ($F(1, 117)=62.48$, $p=1.66E-12$) и увеличение гепатосупраренального коэффициента ($F(1, 117)=12.60$, $p=0.001$) животных на фазе «пика» численности популяции, что связано с особенностями демографической структуры исследуемых выборок. В год «пика» численности на аномальной и фоновой территориях в отловах преобладали неполовозрелые животные (65% - на аномальной и 70% - на фоновой). Таким образом, подавляющее большинство животных в год «пика» численности характеризовались низкой интенсивностью обменных процессов, что и обусловило низкие средние показатели относительного веса надпочечника и высокие – гепатосупраренального коэффициента.

Отмеченные нами морфофизиологические особенности полевок, связанные с полом и репродуктивным статусом, согласуются с данными литературы (Оленев, 1964; Шварц, 1968; Чернявский, 1982; Игнатова, 2003).

4.2. Эффекты взаимодействий факторов

Анализ эффектов взаимодействий факторов позволил заключить, что условия биогеохимической провинции увеличивают различия морфофизиологических характеристик, вызванные действием других факторов (рис. 2).

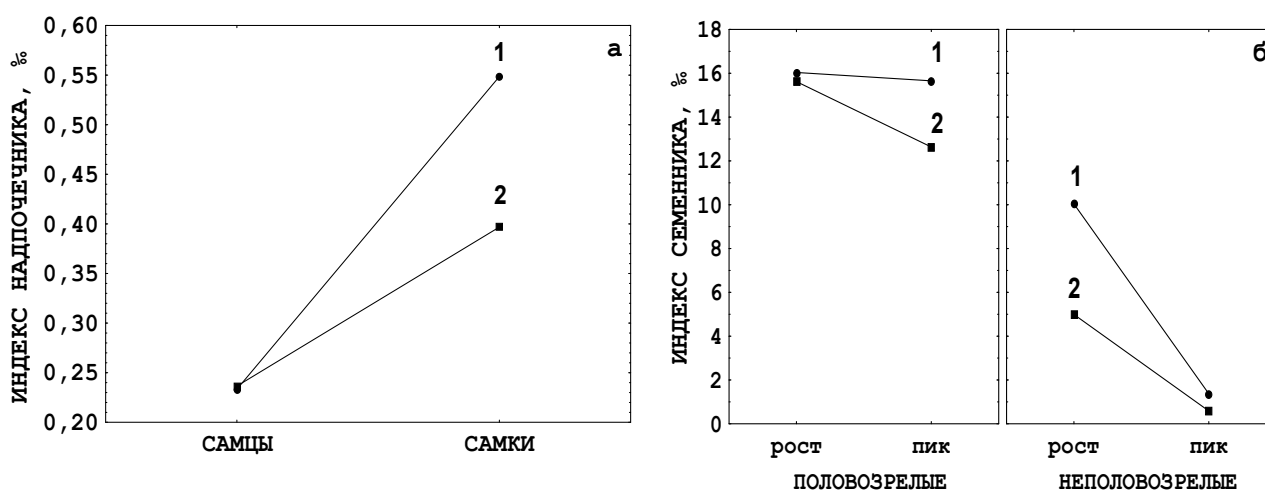


Рис. 2. Морфофизиологические параметры рыжей полевки при взаимодействии геохимического фактора с фактором «пол» (а), Rao $R(6, 112) = 11.86$, $p < 2.8E-10$; и геохимического фактора с факторами «фаза популяционного цикла», «репродуктивный статус» (б), $F(1, 59) = 5.21$, $p < 0.026$. 1 – провинция, 2 – фон.

4.3. Анализ частоты встречаемости различных размерных классов морфофизиологических параметров

В аномальном районе обнаружено увеличение частоты встречаемости низких значений гепатосупраренального коэффициента и индекса печени (Михеева, 2004б, в), что косвенно свидетельствует об увеличении энергозатрат животных на территории природной биогеохимической провинции.

Глава 5. Морфофункциональные особенности коры надпочечника рыжей полевки на территории природной биогеохимической провинции

5.1. Эффекты действия исследуемых факторов

В результате проведенного четырехфакторного многомерного дисперсионного анализа выявлены статистически значимые эффекты действия всех исследуемых факторов и некоторые значимые взаимодействия (табл. 3).

Таблица 3

Результаты многомерного дисперсионного анализа изменчивости показателей морфофункционального состояния надпочечника рыжей полевки. Все эффекты

Источник дисперсии	Л-Уилкса (11, 96)	Rao's R (11,96)	p
1 (Геохимический фактор)	0.65	4.65	1.2E-05
2 (Фаза цикла)	0.37	15.13	1.3E-16
3 (Пол)	0.31	19.11	1.1E-19
4 (Репродуктивный статус)	0.42	12.06	6.8E-14
12	0.75	2.91	0.002
13	0.76	2.84	0.003
23	0.43	11.82	1.1E-13
14	0.86	1.41	0.179
24	0.45	10.66	1.5E-12
34	0.65	4.67	1.1E-05
123	0.87	1.33	0.222
124	0.71	3.65	2.4E-04
134	0.74	3.02	0.002
234	0.49	9.04	7.1E-11
1234	0.77	2.59	0.006

При оценке воздействия геохимических условий на морфофункциональное состояние адреналовых желез рыжей полевки обнаружена статистически значимая гипертрофия пучково-сетчатой зоны ($F(1, 106)=4.78$, $p=0.031$), а также фасцикуляторных клеток ($F(1, 106)=4.460$, $p=0.037$) и их ядер ($F(1, 106)=18.38$, $p=4E-05$) у животных аномального участка (Михеева, 2005). Обнаруженные

особенности, вероятно, свидетельствуют об интенсификации глюкокортикоидной функции надпочечника при адаптации к экстремальным геохимическим условиям. Статистически значимых различий в размерах среза надпочечника между животными аномального и фонового районов не обнаружено. Возможно, увеличение индекса надпочечника на аномальном участке (см. главу 4) происходит в основном за счет увеличения кровенаполнения органа, а не его объема. Аналогичная причина весовой гипертрофии надпочечника была описана Д.З. Закировым (Закиров, 1979).

В результате анализа морфофункционального состояния надпочечника рыжей полевки в зависимости от плотности популяции отмечено увеличение площади среза органа ($F(1, 106)=22.94$, $p=5.5E-06$), клубочковой ($F(1, 106)=10.28$, $p=0.002$) и пучково-сетчатой зон ($F(1, 106)=27.40$, $p=8.4E-07$) при «росте» численности популяции по сравнению с «пиком». Кроме того, обнаружено увеличение площади клеток и ядер в пучковой ($F(1, 106)=79.11$, $p=1.7E-14$ и $F(1, 106)=95.50$, $p=1.8E-16$ соответственно) и сетчатой зонах ($F(1, 106)=32.40$, $p=1.1E-07$ и $F(1, 106)=21.243$, $p=1.1E-05$ соответственно). Наблюдаемые особенности могут свидетельствовать об интенсификации глюкокортикоидной и андрогенной функции надпочечника в год «роста» численности. Это, вероятно, связано с тем, что большинство животных в фазе «роста» численности характеризовались высоким уровнем обменных процессов и функциональной активности надпочечника, так как они либо принимали участие в размножении, либо находились в стадии полового созревания.

Наблюдаемые нами морфофункциональные особенности коры надпочечника животных, обусловленные полом и репродуктивным статусом, согласуются с данными литературы (Функциональная морфология..., 1976; Ермакова, 1991; Ray, 2002).

5.2. Эффекты взаимодействий факторов

Анализ эффектов взаимодействий факторов свидетельствует об усилении на аномальном участке функционального напряжения коры надпочечника, вызванного действием других факторов (рис. 3). На аномальном участке происхо-

дит увеличение половых различий в морфологии коры надпочечника (рис. 3а) и различий, связанных с изменением плотности популяции (рис. 3б).

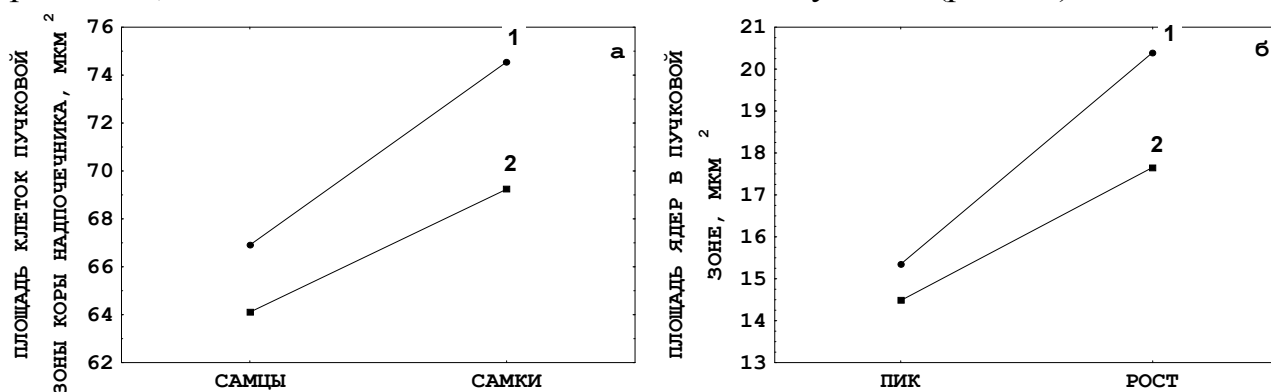


Рис. 3. Морфофункциональные особенности надпочечника рыжей полевки при взаимодействии геохимического фактора с фактором «пол» (а), $Rao R(11, 96) = 2.84, p < 0.003$ и «фаза популяционного цикла» (б), $Rao R(11, 96) = 2.91, p < 0.002$. 1 – провинция, 2 – фон.

Глава 6. Морфофункциональные особенности щитовидной железы рыжей полевки на территории природной биогеохимической провинции

6.1. Эффекты действия исследуемых факторов

На основании проведенного многомерного дисперсионного анализа установлено, что все исследуемые факторы оказывают влияние на морфометрические характеристики щитовидной железы полевок (табл. 4).

Таблица 4

Результаты дисперсионного анализа изменчивости размеров фолликулов и клеток фолликулярного эпителия щитовидной железы рыжей полевки. Все эффекты

Источник дисперсии	Л-Уилкса (6, 112)	Rao's R (6, 112)	p
1 (Геохимический фактор)	0.91	5.83	0.004
2 (Фаза цикла)	0.34	112.87	6.08E-28
3 (Пол)	0.89	7.34	0.001
4 (Репродуктивный статус)	0.84	11.36	3.11E-05
12	0.84	11.36	3.12E-05
13	1.00	0.03	0.967
23	0.89	7.23	0.001
14	0.99	0.62	0.538
24	0.95	3.09	0.049
34	0.94	3.88	0.023
123	0.99	0.81	0.449
124	0.99	0.43	0.655
134	0.96	2.19	0.116
234	0.96	2.16	0.120
1234	0.99	0.90	0.410

На изменчивость индекса функции щитовидной железы оказывают влияние только геохимические условия и фаза популяционного цикла (табл. 5).

Таблица 5

Результаты дисперсионного анализа изменчивости индекса функции щитовидной железы рыжей полевки. Все эффекты

Источник дисперсии	F(1, 117)	p
1 (Геохимический фактор)	11.96	0.001
2 (Фаза цикла)	4.25	0.041
3 (Пол)	1.89	0.172
4 (Репродуктивный статус)	0.02	0.899
12	0.31	0.578
13	0.09	0.762
23	6.30	0.013
14	0.07	0.792
24	0.001	0.972
34	7.01	0.009
123	1.39	0.241
124	0.77	0.381
134	1.74	0.190

При оценке воздействия геохимических условий на морфофункциональное состояние щитовидной железы рыжей полевки обнаружено уменьшение среднего диаметра фолликула ($F(1, 117)=4.25$, $p=0,041$) и индекса функции ($F(1, 117)=11.97$, $p=7.6E-04$) щитовидной железы у животных аномального участка. Наблюдаемые особенности, по-видимому, связаны с усилением секреторной активности тиреоидной паренхимы в экстремальных геохимических условиях.

Известно, что тиреоидные гормоны принимают участие в формировании долговременной адаптации, воздействуя в той или иной мере на широчайший комплекс метаболических процессов в организме (Вундер, 1965; Руководство по эндокринологии..., 1973; Быков, 1979). В связи с этим активизацию функциональной активности щитовидной железы можно рассматривать как адаптивную реакцию животных к обитанию на территории природной биогеохимической провинции. В аномальном районе у рыжей полевки обнаружены морфофункциональные особенности, свидетельствующие об одновременной стимуляции адренкортикальной (см. главу 5) и тиреоидной функций. Наблюдаемый феномен, возможно, аналогичен одной из разновидностей общих неспеци-

фических адаптационных реакций (ОНАР), а именно, реакции «активации» (Морфофункциональная... , 1989).

В результате анализа морфофункционального состояния щитовидной железы рыжей полевки в зависимости от плотности популяции обнаружено увеличение среднего диаметра фолликулов ($F(1, 117)=93.52, p=1.3E-16$) и высоты тиреоидного эпителия ($F(1, 117)=22.460, p=6.6E-29$) при «пике» численности популяции по сравнению с «ростом». Увеличение среднего диаметра фолликула щитовидной железы при «пике» численности популяции обусловлено наличием большого количества «гигантских» фолликулов на фоне общего микрофолликулярного строения паренхимы, что указывает на гиперфункцию щитовидной железы (Быков, 1979; Хмельницкий, 1989). При «росте» численности «гигантские» фолликулы и аденомеры неправильной формы встречались значительно реже, чем при «пике». Основная масса фолликулов щитовидной железы имела средние и небольшие размеры, что свидетельствует об активном функциональном состоянии щитовидной железы в год «роста» численности.

Отмеченные нами у исследуемых полевок морфофункциональные особенности, связанные с полом и репродуктивным статусом согласуются с литературными данными (Эскин, 1975; Хлыновская, 1996).

6.2. Эффекты взаимодействий факторов

При анализе эффектов взаимодействий факторов обнаружено, что на фоновом участке средний диаметр фолликулов щитовидной железы в год «пика» численности увеличивается более значительно, чем на территории природной биогеохимической провинции, где щитовидная железа полевок находится, по видимому, в более активном состоянии (рис. 4). Это свидетельствует об усилении на аномальном участке эффектов плотности популяции.

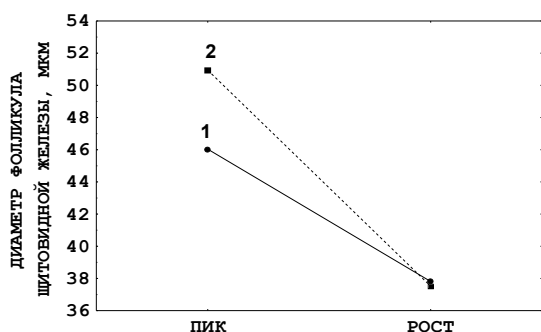


Рис. 4. Морфофункциональные особенности щитовидной железы рыжей полевки при взаимодействии геохимического фактора с фактором «фаза популяционного цикла», Rao $R(2, 116) = 11.36, p < 3E-05$. 1 – провинция, 2 – фон.

Заключение

Биогеохимические факторы на современном этапе техногенеза приобретают все большее значение для развития биосферы. В то время как техногенные ландшафты привлекают пристальное внимание исследователей, сравнительно небольшое количество работ посвящено оценке особенностей биоты природных биогеохимических провинций. Настоящее исследование проведено на территории природной биогеохимической провинции, приуроченной к типичным, повсеместно распространенным на Урале ультраосновным горным породам, которые во многом формируют геохимическое своеобразие региона, а также микроэлементный состав трофических цепей (Ковда, 1985; Перельман, 1999; Грибовский, 2003; Башкин, 2004).

На исследуемой территории обнаружено избыточное содержание никеля, кобальта, хрома в тканях растений и животных. Вместе с тем признаков специфических токсикозов и эндемических заболеваний отмечено не было. Однако геохимическое своеобразие района обусловило ряд неспецифических изменений в организме рыжей полевки.

Ранее показано, что действие геохимического фактора естественной природы может вызвать изменения морфофизиологических индикаторов животных (Шварц, 1954; Сюзюмова, 1983; Карагезян, 1987). В нашем случае у рыжей полевки отмечено увеличение среднего значения индекса надпочечника, а так же увеличение частоты встречаемости низких значений индексов печени и гепатосупраренального коэффициента, что косвенно свидетельствует о возрастании напряженности энергообмена животных в популяции аномального участка (Корнеев, 1980). Одной из основных причин увеличения энергозатрат организма в биогеохимической провинции, возможно, является тканевой дефицит энергии у животных, так как тяжелые металлы влияют на процессы тканевого дыхания и энергетический метаболизм клеток (Общая токсикология..., 2002).

В аномальных геохимических условиях у рыжей полевки также происходит увеличение индекса семенника, что, возможно, обеспечивает более высокий репродуктивный потенциал популяции при избытке тяжелых металлов в

окружающей среде. Увеличение относительной массы семенника у половозрелых самцов на территории биогеохимической провинции может быть связано с увеличением их генеративных потенций. Аналогичные данные были получены при изучении изменчивости амфибий в антропогенно загрязненной среде (Пескова, 2004). Отмеченный нами более высокий индекс семенника у неполовозрелых животных может быть обусловлен ускорением полового созревания в условиях избытка тяжелых металлов в окружающей среде. Ускорение полового созревания сеголеток было отмечено ранее на техногенно загрязненных территориях (Мухачева, 1995) и в условиях искусственно разреженной плотности населения (Шилова, 2004).

Известно, что ведущую роль в формировании физиологических защитных реакций, лежащих в основе процессов адаптации, играют кора надпочечника и щитовидная железа (Selye, 1946; Вундер, 1965; Эскин, 1975; Чернявский, 1982; Теппермен Дж., 1989; Мамина, 1997; Чернявский, 2004). Морфологические особенности данных органов служат отличными индикаторами их функционального состояния и используются в целом ряде экологических исследований (Чернявский, 1982; Ермакова, 1991; Хлыновская, 1996; Булатова, 2001; Раскоша, 2003). Нами в районе биогеохимической провинции обнаружено 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 (рис. 5).

В результате исследования морфофункционального состояния щитовидной железы животных, обитающих в аномальном районе, обнаружено уменьшение среднего диаметра фолликула и индекса функции у животных аномального участка. Наблюдаемые особенности демонстрируют усиление секреторной активности тиреоидной паренхимы в экстремальных геохимических условиях (рис. 5).

Стимуляция щитовидной железы на фоне повышенной активности коры надпочечника может быть либо следствием нарушения внутрисистемных эн-

докринных взаимодействий (Ермакова, 1991), либо разновидностью «общих неспецифических адаптационных реакций» (ОНАР) (Морфофункциональная..., 1989).



Рис. 5 Схема воздействия геохимических условий, фазы популяционного цикла, пола и репродуктивного статуса животных на функциональную активность щитовидной железы и коры надпочечника рыжей полевки. Буквами обозначено изменение размеров: З – зон коры надпочечника, К – клеток, Я – ядер; ДФ – изменение диаметра фолликулов щитовидной железы; ВЭ – изменение высоты фолликулярного эпителия; Иф – изменение индекса функции щитовидной железы.

В нашем случае структура щитовидной железы близка к той, которую наблюдали при развитии реакции «активации» (частный случай ОНАР) в ответ на внешнее воздействие средней силы (Морфофункциональная..., 1989). Поэтому мы считаем, что одновременное увеличение функциональной активности щи-

товидной железы и коры надпочечника у рыжей полевки, обитающей на территории природной биогеохимической провинции, – неспецифическая адаптивная реакция.

В результате проведенного многомерного дисперсионного анализа установлено, что морфофизиологические особенности животных и морфофункциональное состояние эндокринных желез зависят не только от геохимических условий обитания, но и от пола, репродуктивного статуса полевок, фазы популяционного цикла, что согласуется с данными литературы (Beer, 1951; Christian, 1956; Калабухов, 1962; Шварц, 1968; Чернявский, 1982; Большаков, 1984; Тепермен Дж., 1989; Евсиков, 1994; Moshkin, 1994; Бусыгина, 2001; Nairrdaki, 2002). Нами установлено, что изменение численности популяции может провоцировать морфологические изменения в тиреоидной паренхиме и во всех зонах коры надпочечника (рис. 5). Действие факторов «пол» и «репродуктивный статус» также связано с изменением функциональной активности коры надпочечника и щитовидной железы (рис. 5).

Оценка эффектов взаимодействий факторов показала, что экстремальные геохимические условия усиливают эффекты действия других факторов («фаза популяционного цикла», «пол», «репродуктивный статус»).

Тесная взаимосвязь адаптивных реакций организма и интенсивности метаболизма общеизвестна (Меерсон, 1973; Казначеев, 1980; Большаков, 1984; Агаджанян, 2001; Кряжимский, 2001; Ковальчук, 2003). Наблюдаемые нами морфофизиологические особенности рыжей полевки и морфофункциональные характеристики щитовидной железы и коры надпочечника животных, а также эффекты взаимодействий исследуемых факторов свидетельствуют, о том, что на территории природной биогеохимической провинции происходит интенсификация метаболизма и сокращение энергетического резерва животных. В связи с этим в районах природных биогеохимических провинций, вероятно, следует ожидать снижение устойчивости животных к действию различных факторов среды, особенно в тех ситуациях, которые требуют от организма значительных энергозатрат.

Выводы

1. На территории природной биогеохимической провинции отмечено увеличение содержания никеля, кобальта и хрома в тканях растений и животных по сравнению с фоновым участком.
2. В районе природной биогеохимической провинции установлено увеличение среднего значения индекса надпочечника, а так же частоты встречаемости низких значений гепатосупраренального коэффициента и индекса печени, что косвенно свидетельствует об увеличении энергозатрат животных аномального участка.
3. В экстремальных геохимических условиях выявлено увеличение индекса семенника полевок что, возможно, обеспечивает более высокий репродуктивный потенциал популяции на территории биогеохимической провинции.
4. В районе природной биогеохимической провинции с избыточным содержанием никеля, кобальта, хрома у рыжей полевки происходит увеличение площади пучковой зоны коры надпочечника, ее клеток и ядер, что, вероятно, связано с интенсификацией выработки глюкокортикоидов, обеспечивающих повышение неспецифической резистентности животных.
5. На аномальной территории обнаружено уменьшение среднего диаметра фолликула и индекса функции щитовидной железы животных, что свидетельствует об усилении секреторной активности тиреоидной паренхимы и, вероятно, способствует формированию долговременной адаптации в экстремальных геохимических условиях.
6. Одновременное увеличение функциональной активности коры надпочечника и щитовидной железы у рыжей полевки на территории природной биогеохимической провинции является неспецифической адаптивной реакцией и не сопровождается патологическими изменениями.
7. Обнаружен эффект синергизма в действии факторов («геохимические условия», «фаза популяционного цикла», «пол», «репродуктивный статус») на морфофизиологические характеристики полевок и состояние их эндокринных желез.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

1. Михеева Е.В. Анализ содержания некоторых химических элементов в почвах районов естественных геохимических аномалий / Е.В. Михеева // Биосфера и человечество: сб. материалов конф. молодых ученых памяти Н. В. Тимофеева-Ресовского, Екатеринбург, 24-28 апр. 2000 г. – Екатеринбург, 2000. – С. 168-169.

2. Михеева Е.В. Хром, никель, кобальт в системе почва-растение-животное в районе естественной геохимической аномалии / Е.В. Михеева // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: материалы конф. молодых ученых, 23-27 апр. 2001 г. – Екатеринбург, 2001. – Вып. 2. – С. 167-169.

3. Михеева Е.В. Тяжёлые металлы в системе почва – растение – животное в биогеохимической провинции естественного происхождения / Е.В. Михеева // Биология – наука XXI века: сб. тез. 6-ой шк. – конф., Пущино, 20-24 мая 2002 г. – Пущино, 2002. – Т. 3. – С. 133-134.

4. Михеева Е.В. Использование растений из районов естественных геохимических аномалий для биологической рекультивации нарушенных промышленностью земель / Е.В. Михеева, О.А. Жигальский // Биологическая рекультивация нарушенных земель: материалы междунар. совещ., Екатеринбург, 3-7 июня 2002 г. – Екатеринбург, 2003. – С. 352-356.

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

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

7. Михеева Е.В. Система почва – растение – животное в районе естественной геохимической аномалии: оценка накопления тяжелых металлов / Е.В. Михеева // Экология 2003: сб. тез. междунар. молодежной конф., Архангельск, 17-19 июня 2003 г. – Архангельск, 2003б. – С. 51-52.

8. Михеева Е.В. Тяжёлые металлы в системе почва – растение – животное в районе естественной геохимической аномалии / Е.В. Михеева, О.А. Жигальский, В.П. Мамина // Экология. – 2003в. – № 4. – С. 318-320.

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

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

11. Михеева Е.В. Эколого-физиологические особенности рыжей полевки в районе естественной геохимической аномалии / Е.В. Михеева, О.А. Жигальский, В.П. Мамина // Методы популяционной биологии: сб. материалов VII всерос. популяц. семинара, Сыктывкар, 16-21 февр. 2004 г. – Сыктывкар, 2004в. – Ч. 1. – С. 141-143.

12. Михеева Е.В. Факторы динамики морфофизиологических показателей рыжей полевки / Е.В. Михеева, О.А. Жигальский // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов всерос. научной конф., Йошкар-Ола, 18-24 сент. 2004. – Йошкар-Ола, 2004г. – С. 227-228.

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

14. Морфофункциональные особенности коры надпочечника рыжей полевки в районе геохимической аномалии / Е.В. Михеева, Е.А. Зверева, В.П.

Мамина, О.А. Жигальский // Сибирская зоологич. конф., посвящ. 60-летию Ин-та систематики и экологии животных СО РАН: сб. тез. Новосибирск, 15-22 сент. 2004 г. – Новосибирск, 2004. – С. 290-291.

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

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

17. Михеева Е.В. Механизмы адаптации рыжей полевки к экстремальным геохимическим условиям / Е.В. Михеева // Там же. – С. 167-170.

18. Рыжая полевка на территории биогеохимической провинции: эколого-физиологические особенности / Е.В. Михеева, Е.А. Байтимова, О.А. Жигальский, В.П. Мамина // Популяции в пространстве и времени: сб. материалов VIII всерос. популяц. семинара, Нижний Новгород, 11-15 апр. 2005 г., – Нижний Новгород, 2005. – С. 243-245.

19. Адаптация рыжей полевки к условиям природной биогеохимической провинции с избыточным содержанием никеля, кобальта и хрома / Е.В. Михеева, О.А. Жигальский, В.П. Мамина, Е.А. Байтимова // Журнал общей биологии. – 2006. – Т. 67, № 3. – С.212-221.