

На правах рукописи

УДК 591.8+591.463.2+599.323.43+504.054:615.9

ДАВЫДОВА ЮЛИЯ АЛЕКСЕЕВНА



**МИКРОСТРУКТУРА СЕМЕННИКОВ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ
В УСЛОВИЯХ ХРОНИЧЕСКОГО ХИМИЧЕСКОГО
ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ**

16.00.02. - патология, онкология и морфология животных

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург - 2007

Работа выполнена в лаборатории популяционной экотоксикологии Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук и на кафедре анатомии и гистологии животных Федерального государственного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Уральская государственная сельскохозяйственная академия».

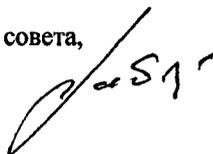
Научный руководитель	Доктор биологических наук Воробейчик Евгений Леонидович
Научный консультант	Доктор ветеринарных наук, профессор, заслуженный деятель науки РФ, Дроздова Людмила Ивановна
Официальные оппоненты:	Доктор биологических наук, профессор Дерхо Марина Аркадьевна Доктор биологических наук, профессор Усенко Виктор Иванович
Ведущее учреждение:	Институт ветеринарной медицины Омского государственного аграрного университета

Защита диссертации состоится 21 февраля 2007 г. в 13.00 часов на заседании диссертационного совета ДМ 220.067.03. в ФГОУ ВПО «Уральская государственная сельскохозяйственная академия» по адресу: 620075, г. Екатеринбург, ул. Карла Либкнехта, 42.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Уральской государственной сельскохозяйственной академии.

Автореферат разослан 19 января 2007 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
к.вет.н., доцент

 Рабовская Л.А.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Одним из приоритетных направлений фундаментальных исследований в области биологии является изучение структурно-функциональной организации наземных экосистем, динамики популяций и механизмов их устойчивости. В рамках этого направления изучается влияние природных и антропогенных факторов на структуру и динамику популяций животных. Экологический аспект популяционной биологии, в отличие от генетико-эволюционного (Тимофеев-Ресовский и др., 1973), направлен на изучение «повседневной» жизни популяции как формы существования вида в составе конкретных экосистем (Шилов, 1977, 1997). Популяция – система надорганизменного уровня, имеет специфическую деятельность, аналогичную специфической деятельности организма, органов, тканей, клеток. Она способна функционировать в динамичных условиях среды (в том числе и при техногенной трансформации), сохранять свою целостность во времени и в пространстве. Свойства целостности популяции наиболее четко проявляются в процессе воспроизводства, которое у высших позвоночных возможно благодаря бисексуальности составляющих ее особей.

Для оценки влияния химического загрязнения на параметры воспроизводства природной популяции необходимо изучать репродуктивный вклад обоих полов. В экотоксикологических исследованиях самцы мелких млекопитающих, из-за отсутствия полового цикла и многочисленных механизмов регулирования воспроизводства, присущих самкам, являются более предпочтительным объектом. Несмотря на это, интерпретация ответа репродуктивной системы самцов мелких млекопитающих, подверженных хроническому химическому воздействию, до сих пор неоднозначна. Преобладает мнение об уязвимости тестикул: в многочисленных токсикологических работах (Красовский, 1970; Parizek, 1983; Nolan, Scaikh, 1986; Sugawara et al., 1989; Chubb, 1992; и др.) описаны патоморфологические изменения в семенниках, которые авторы связывают с превышением уровней накопления тяжелых металлов. Значительно меньше работ, где показана устойчивость микроструктурных компонентов семенников мелких млекопитающих к химическому воздействию (Damek-Poprava, Sawicka-Kapusta, 2004). Констатация наличия/отсутствия нарушений микроструктуры семенника позволяет оценить потенциальную фертильность самцов в условиях трансформированных местообитаний. Для оценки реализованной плодовитости самцов необходим системный анализ их репродукции (микроструктура семенника – качество спермы – успешность спаривания – жизнеспособность выводка), возможный только в лабораторном эксперименте. Косвенную оценку можно получить, анализируя динамику популяции, в которую включены и репродуктивные

характеристики (в том числе морфологические) составляющих популяцию особей. Сопоставление фактов, полученных на популяционном и онтогенетическом уровнях, дает возможность изучения механизмов реакции мелких млекопитающих на хроническое химическое загрязнение.

На основе требований, предъявляемых к мелким млекопитающим как индикаторам химического загрязнения (высокая численность, интенсивный обмен веществ, интенсивное размножение, оседлость и небольшой участок обитания, сравнительно крупные размеры и др.) (Лозановская и др., 1998; Система мониторинговых наблюдений..., 2005), объектом исследования выбрана рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) – эвритопный вид, обитающий на обширных пространствах лесной и лесостепной зон Евразии и часто доминирующий в сообществах мышевидных грызунов.

Цель работы – анализ микроструктуры семенников рыжей полевки природной популяции для оценки влияния хронического химического загрязнения на репродуктивную функцию самцов.

Поставлены следующие задачи:

1. Определение уровней химического загрязнения участков, на которых проводились исследования мелких млекопитающих; сопоставление степени их загрязнения с фоновыми и импактными территориями Уральского региона.
2. Анализ накопления тяжелых металлов в организме рыжей полевки.
3. Исследование структуры сообществ мелких млекопитающих и демографический анализ популяции рыжей полевки, подверженных действию хронического химического загрязнения.
4. Сравнение морфофизиологических показателей самцов рыжей полевки фоновых и загрязненных местообитаний.
5. Анализ нормальных и патоморфологических изменений в семенниках рыжей полевки, обитающей в условиях хронического химического загрязнения.
6. Сравнение микроструктуры семенников рыжей полевки, населяющей территории с различным уровнем химического загрязнения среды.

Научная новизна и теоретическая значимость. Впервые на основе многолетнего исследования природных популяций мелких млекопитающих, обитающих в условиях хронического химического загрязнения, проведен комплексный анализ изменений микроструктуры семенников животных как на онтогенетическом уровне (в связи с возрастом, репродуктивным статусом, индивидуальным уровнем накопления тяжелых металлов), так и на популяционно-ценотическом (в связи с фазой популяционного цикла и уровнем токсической нагрузки). Показана устойчивость к токсической нагрузке морфофункциональной единицы семенника – извитых семенных канальцев, что оп-

ределяет способность самцов реализовывать репродуктивную функцию при химическом загрязнении.

Связь работы с плановыми исследованиями. Исследования выполнялись в рамках темы НИР лаборатории популяционной экотоксикологии ИЭРИЖ УрО РАН «Механизмы реакции наземных экосистем на токсическую нагрузку: роль экологической специфики видов» (№ гос. регистрации 01.2.006 13360); гранта №06-04-48359 РФФИ.

Практическая ценность. Результаты исследований представлены в виде экспертного заключения при выполнении научно-хозяйственного договора с Администрацией г. Кировграда по теме: «Проведение экологического мониторинга животного мира с использованием мелких млекопитающих». Материалы работы используются в курсах анатомии и гистологии животных, преподаваемых в Уральской государственной сельхозакадемии.

Положения, выносимые на защиту:

1. При анализе патоморфологических изменений в семеннике необходим дифференцированный подход, учитывающий свойства и функции структурных компонентов органа – оболочек, извитых семенных канальцев, интерстициальной ткани, системы микроциркуляции крови.

2. Семенник, благодаря своим микроструктурным свойствам (в первую очередь, наличие гематотестикулярного барьера), проявляет значительную устойчивость к хроническому химическому загрязнению. Наиболее защищенными являются извитые семенные канальцы, способные сохранять свою целостность при глубоких поражениях микроциркуляторного русла крови и интерстиция. Защищенность и устойчивость генеративного компонента семенника определяют сохранение репродуктивной функции в критических условиях.

Апробация работы. Результаты работы были представлены и доложены на конференциях молодых ученых Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург, 1998, 1999, 2002); на научных конференциях, посвященных исследованиям в Висимском заповеднике (Екатеринбург, 2001, 2006); на конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века» (Пушино, 2002); на Международной конференции, посвященной экологическим проблемам горных территорий (Екатеринбург, 2002); на Международном совещании «Териофауна России и сопредельных территорий» (VII съезд Териологического общества) (Москва, 2003); на VIII Международной экологической конференции «Актуальные проблемы сохранения устойчивости живых систем» (Белгород, 2004); на Сибирской зоологической конференции (Новосибирск, 2004); на VII и VIII Всероссийских популяционных семинарах (Сыктывкар, 2004; Н. Новгород, 2005); на Международной конференции «Проблемы популяционной экологии животных» (Томск, 2006).

Личный вклад автора. Автором проведены отловы животных (1996-2006 гг.), подготовка и анализ всех гистологических препаратов. При участии автора проведен сбор проб (снега, почвы, лесной подстилки, органов животных) для определения уровней накопления тяжелых металлов. Автором проведен анализ и статистическая обработка материала.

Публикации. По материалам исследований опубликовано 22 работы, в том числе 2 статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК для публикации результатов кандидатской диссертации.

Благодарности. Благодарю за всемерную поддержку научного руководителя д.б.н. Е.Л. Воробейчика и научного консультанта д.вет.н., профессора, заслуженного деятеля науки РФ Л.И. Дроздову. Благодарю к.г.н. Н.С. Исакова, к.б.н. Н.Е. Колчеву, д.б.н. О.А. Жигальского и к.б.н. В.П. Мамину, без которых эта работа бы не состоялась. Выражаю признательность за участие в работе и ее обсуждение моим коллегам Э.Х. Ахуновой, д.б.н. В.С. Безелю, к.б.н. К.И. Бердюгину, И.Ф. Вурдовой, к.б.н. О.Г. Гуляевой, к.б.н. Е.Ю. Захаровой, к.б.н. Л.Е. Лукьяновой, к.б.н. С.Ю. Кайгородовой, к.б.н. Н.Е. Колчевой, к.б.н. И.А. Кузнецовой, к.б.н. И.А. Кшнясеву, к.б.н. И.Н. Михайловой, д.б.н. В.Г. Монахову, к.б.н. С.В. Мухачевой, д.б.н. Г.В. Оленеву, к.б.н. В.И. Стариченко, Т.Ю. Сурковой, О.Е. Сушенцову, к.б.н. Э.А. Тарахтий, д.б.н. И.М. Хохуткину, к.б.н. М.В. Чибиряку. Выражаю благодарность администрации и сотрудникам Висимского заповедника за помощь в проведении полевых работ.

Структура и объем диссертации. Рукопись состоит из введения, 7 глав, заключения и выводов, списка цитированной литературы и приложения (Атлас нормальной и патологической морфологии семенников мелких млекопитающих). Диссертация изложена на 143 страницах машинописного текста, содержит 27 таблиц, 19 рисунков, 33 фотографии (в приложении). Список литературы включает 232 источника, в том числе 60 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение. Сформулирована актуальность и новизна проведенного исследования, обоснованы и поставлены цели и задачи работы.

Глава 1. Характеристика района исследования

1.1. Эколого-географические особенности района исследования. Исследования проведены на территориях, прилегающих к крупнейшим промышленным предприятиям Среднего Урала – Кировградскому медеплавильному комбинату (КМК) и Верхнетагильской ГРЭС. Приведены данные о рельефе, климате, почвах, растительном покрове этой территории. Уникальным для района с высоким уровнем концентрации промышленного производства было создание в 1971 г. Висимского государственного природного

заповедника, на территории которого проведена основная часть исследования. Выбраны и описаны три ключевых участка, расположенных на разном удалении от источников выбросов (табл. 1).

Таблица 1. Характеристика ключевых участков района КМК

Участок (зона нагрузки)	Расстояние от КМК (км)	Координаты, высота и у. м, расположение	Биотоп
Галашкинский (фоновая)	34.5	N 57°28', E 59°31', 401 м, западная часть заповедника вблизи д. Большие Галашки, начало ландшафтно-экологического профиля заповедника	пихто-ельник мелкотравно- вейниковый
Сутукский (буферная)	15 - 18.5	N 57°22', E 59°46', 576 м, юго-восточная (горная) часть заповедника, г. Большой Сутук, на южном склоне – район стационарных исследований мелких млекопитающих	пихто-ельник мелкотравно- вейниковый
Кировградский (импактная)	1.5 - 3.5	N 57°25', E 60°01', 327 м, к западу от КМК, ближайшие сохранившиеся участки леса	березняк, пихто-ельник черничный

Для сопоставления изучаемой территории с другими территориями Уральского региона по уровням загрязнения в сравнительном плане были привлечены материалы по следующим участкам: пос. Ключи Сысертского района Свердловской области (Биостанция Уральского госуниверситета); окрестности г. Артемовска; Национальный парк «Припышминские Боры», Тугулымская дача; участки фоновой (20-30 км), буферной (4-6 км), импактной (1-2 км) зон в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ); их подробное описание приводится в литературе (Мухачева, 1995, 2004; Воробейчик и др., 2006).

1.2. Характеристика источников выбросов. Кировградский медеплавильный комбинат (КМК) (современное название предприятия – «Производство полиметаллов», филиал ОАО «Уралэлектромедь») – один из старейших заводов Урала. Длительность его воздействия на экосистемы на настоящий момент составляет более 90 лет. Верхнетагильская ГРЭС действует в течение 50 лет. В составе выбросов медеплавильного комбината преобладает сернистый ангидрид, в выбросах электростанции – щелочная кальцийсодержащая пыль. Общая структура выбросов КМК сопоставима со структурой выбросов других крупных медеплавильных предприятий Урала, но в составе неорганической пыли среди тяжелых металлов преобладает свинец, тогда как на других предприятиях выше относительная доля меди и цинка. Суммарные объемы выбросов КМК и ВТГРЭС превышают объемы выбросов Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗа), Красноуральского медеплавильного комбината (ОАО «Святогор») и достигают значений выбросов Ка-

рабашского медеплавильного комбината – одного из крупнейших предприятий России. Распространение ореолов рассеяния тяжелых металлов и протяженность зон локальной техногенной нагрузки сопоставимы с таковыми для хорошо изученных территорий вокруг СУМЗа и Карабашского комбината, где загрязнение достигает региональных фоновых значений на расстоянии 20-40 км от предприятий в сторону минимальных переносов (Воробейчик и др., 1994; Степанов и др., 1992).

1.3. История изучения мелких млекопитающих в районе исследования. Приведена историография (1959-2006 гг.) изучения мелких млекопитающих в районе исследования. Большинство фаунистических и популяционно-экологических работ (М.Я. Марвин, К.И. Бердюгин, Л.П. Шарова, И.А. Кузнецова, О.А. Лукьянов, Л.Е. Лукьянова, И.А. Кшнясев, Е.В. Михеева) проведено на территории Висимского заповедника вне связи с проблемой влияния прилегающих промышленных предприятий. Исключением являются работы О.А. Лукьянова и Л.Е. Лукьяновой (1990, 1992), проведенные в непосредственной близости от источников загрязнения.

Глава 2. Материал и методы

2.1. Материал и методы полевых исследований. Для анализа аэрогенного поступления поллютантов в 2005 г. на участках был проведен отбор снега, многолетнего депонирования – лесной подстилки, накопления в организме мелких млекопитающих – органов преимущественного депонирования токсикантов (табл. 2).

Таблица 2. Объем химико-аналитических работ

Снег	Район КМК	7 пробных площадей (ПП), 70 проб
	Район СУМЗа	9 ПП, 135 проб
Лесная подстилка	Район КМК	22 ПП, 91 проба
	Район СУМЗа	208 ПП, 622 пробы
	Фоновые районы	29 ПП, 73 пробы
Рыжая полевка (почки, печень, скелет, семенники, везикулы)	Сутукский участок района КМК	86 особей, 184 образца (в том числе 73 скелета, 86 почек, 25 печени)
	Район СУМЗа	877 особей, 1519 образцов (в том числе. 665 скелета, 268 почек, 479 печени, 88 семенников, 19 везикул)

Отловы мелких млекопитающих вели на основе безвозвратного изъятия животных с использованием давилок и живоловок (Кучерук, 1952; Карасева, Телицына, 1996). Основной материал по рыжей полевке для демографического и гистологического анализа собран на Сутукском участке; отловы

проводили в течение 11 лет – с 1996 г. по 2002 г. по 3 серии (весной, летом, осенью), с 2004 г. по 2006 г. по 4 серии (весной, летом, осенью, зимой). Давилками отработано 9645 ловушко-суток (л.-с.), поймано 654 особи, живоловками – 9315 л.-с., 672 особи. Дополнительно привлекали материалы отловов: на Галашкинском участке И.А. Кузнецовой (2002, 2006 гг.), на Сутукском участке К.И. Бердюгина (1992-1994 гг.), Т.Ю. Сурковой (1995 г.), Л.Е. Лухьяновой (2002-2006 гг.), в окрестностях СУМЗа С.В. Мухачевой (2004 г.), в НПП «Припышминские Боры» К.И. Бердюгина (2005, 2006 гг.). В трех зонах химического градиента района КМК отловы проведены одновременно во второй половине июля 2006 года, отработано давилками – 660, живоловками – 215 л.-с., отловлено 48 особей рыжей полевки. Добытых зверьков определяли до вида (Млекопитающие Свердловской области, 2000), затем проводили стандартное морфологическое и морфофизиологическое обследование (Новиков, 1953; Шварц и др., 1968), определяли абсолютный возраст по скорости возрастных изменений зубов (Оленев, 1989) и принадлежность животных к репродуктивно-возрастным группам. Детально исследовали состояние генеративной системы (Тупикова, 1964), у половозрелых (прибылых и перезимовавших) самок анализировали число желтых тел беременности, количество эмбрионов и/или число плацентарных пятен предыдущих беременностей.

2.2. Камеральная обработка материала. Пробоподготовка снега, лесной подстилки и тканей животных проведена по стандартным методикам (Аринушкина, 1962; Хавезов, Цалев, 1983) в лаборатории популяционной экотоксикологии и в группе функциональной экологии почв ИЭРиЖ УрО РАН. Выбор тканей животных для анализа определялся преимущественным депонированием в них токсикантов: свинца - в скелете, кадмия - в почках и печени (Ершов, Плетнева, 1989). Для сравнительного анализа концентраций изученных элементов в организмах особей рыжей полевки привлечены данные, полученные ранее для района Среднеуральского медеплавильного завода (Мухачева, Безель, 1995; Мухачева, 1996; Мухачева, Тарахтий, 2004). Концентрации тяжелых металлов в биосубстратах и депонирующих средах определены методом атомной абсорбции на спектрометре AAS 6 Vario фирмы «Analitik Jena AG».

Семенники подвергали микроскопическому исследованию (Роскин, 1951; Kiszely, Posalaky, 1964; Волкова, Елецкий, 1982; Гистология, 2002), готовили парафиновые срезы по гистологическим методикам с последующим окрашиванием гематоксилином и эозином по рецептурам Майера, Эрлиха, Караччи. Подготовили гистологические препараты семенников 570 половозрелых и 215 неполовозрелых животных. Все микроскопические исследования документировали фотографической съемкой (микроскоп AXIOSTAR PLUS фирмы «CARL ZEISS», камера «CANON»).

Статистическую обработку материала проводили с использованием дисперсионного, лог-линейного, кластерного анализа и методов непараметрической статистики.

Глава 3. Оценка уровней загрязнения ключевых участков района исследования

3.1. Накопление тяжелых металлов в природных депонирующих средах. Анализ загрязнения снегового покрова позволил оценить актуальное поступление тяжелых металлов (табл. 3). В выпадениях преобладают $Fe > Zn > Pb > Cu$; доля $Ni > Cr > Cd > Co$ на порядок ниже, что соответствует структуре выбросов от медеплавильного комбината. Концентрация металлов в снеге Галашкинского участка соответствует уровню фоновой зоны СУМЗа. По сравнению с ним выпадения на вершине г. Большой Сутук превышены для цинка в 4, меди – 5.7, кадмия – 7.6 и свинца – 8.3 раза (достигают уровня буферной зоны возле СУМЗа, но в 2-5 раз ниже значений импактной зоны СУМЗа). По мере продвижения от вершин гор к их подножию выпадение металлов закономерно убывает, на восточном склоне г. Большой Сутук оно ниже, чем на вершине, но превышает фоновые значения в 2.3-2.9 раза.

Таблица 3. Содержание тяжелых металлов в снежном покрове (среднее \pm ошибка среднего), мг/м²

Участок (зона нагрузки)	Элемент			
	Cu	Cd	Pb	Zn
Район КМК:				
Галашкинский (фоновая)	2.37 \pm 0.44	0.09 \pm 0.01	4.53 \pm 0.53	13.48 \pm 0.87
Сутукский, склон горы (буферная)	5.68 \pm 0.62	0.23 \pm 0.04	13.07 \pm 1.93	19.60 \pm 3.37
Сутукский, вершина горы (буферная)	13.43 \pm 2.17	0.68 \pm 0.09	37.62 \pm 6.94	53.91 \pm 7.11
Район СУМЗа:				
30 км (фоновая)	2.73 \pm 0.24	0.12 \pm 0.01	5.31 \pm 1.13	7.28 \pm 0.49
4 км (буферная)	14.33 \pm 2.95	1.30 \pm 0.34	50.34 \pm 10.78	45.91 \pm 12.04
1 км (импактная)	25.43 \pm 1.69	3.55 \pm 0.25	130.04 \pm 7.16	100.34 \pm 7.83

Для Галашкинского и Сутукского участков количество образцов на пробной площади равно 10, для участков СУМЗа – 15, учетная единица при расчете ошибки – образец

Лесная подстилка – одно из основных депо техногенных элементов в экосистеме. Сопоставление содержания тяжелых металлов в лесной подстилке возле КМК и СУМЗа свидетельствует о соответствии загрязнения Кировградского участка зоне сильного загрязнения СУМЗа (табл. 4). Концентрации металлов в лесной подстилке Галашкинского участка соответствуют уровню фоновой зоны СУМЗа. По сравнению с Галашкинским участком содержание

элементов на вершине горы Большой Сутук превышено для цинка в 1.5, кадмия – 2.2, меди – 3.4, свинца – 7.3 раза.

Таблица 4. Содержание подвижных форм тяжелых металлов в лесной подстилке (среднее \pm ошибка среднего), мкг/г

Участок (зона нагрузки)	Элемент			
	Cu	Cd	Pb	Zn
Галашкинский (фоновая)	17.47 \pm 0.53	2.07 \pm 0.12	50.54 \pm 3.85	263.98 \pm 19.60
Сутукский, склон горы (буферная)	39.63 \pm 2.68	3.32 \pm 0.35	166.03 \pm 11.65	398.38 \pm 61.88
Сутукский, вершина горы (буферная)	59.71 \pm 5.46	4.65 \pm 0.82	368.17 \pm 39.97	397.09 \pm 64.62
Кировградский (импактная)	764.18 \pm 94.24	10.56 \pm 1.47	768.19 \pm 70.94	1503.34 \pm 405.88

Количество образцов на пробной площади равно 5; учетная единица при расчете ошибки – образец.

Сопоставление нескольких участков Свердловской области, не подверженных локальному техногенному загрязнению и рассматриваемых в качестве региональных фоновых территорий (пос. Ключи Сысертского района Свердловской области; окрестности г. Артемовска; Тугулымская дача НПП «Припышминские Боры»), показывает, что лесная подстилка Галашкинского участка содержит более высокие концентрации тяжелых металлов, особенно свинца (Воробейчик и др., 2006). Высокий уровень загрязнения горного Сутукского участка может объясняться перехватом атмосферных выпадений горными вершинами, что неоднократно описано в литературе (Стржиш, 1999). На более равнинных территориях расстояния 15-18 км до ближайших источников выбросов было бы почти достаточно для выхода на региональный фоновый уровень.

Анализ накопления тяжелых металлов в снеге и лесной подстилке позволил рассматривать выбранные участки в качестве импактной (Кировградский участок), буферной (Сутукский участок), фоновой (Галашкинский участок) зон градиента химического загрязнения.

3.2. Накопление тяжелых металлов в организме мелких млекопитающих. Высокое содержание тяжелых металлов в почве и лесной подстилке создает предпосылки для их повышенного поступления в организм животных. Концентрации токсикантов в почках и скелете рыжей полевки Сутукского участка в 1.5-3.9 раза превышают значения концентраций, определяемые для регионального фона, и приближаются к уровням, зарегистрированным другими авторами (Leffler, Nyholm, 1996; Sawicka-Kapusta et al., 1990; Milton et al., 2003) для промышленных районов Европы и России; они могут быть охарактеризованы как средние (буферные) значения, отмеченные у

зверьков, населяющих территории на удалении 5-15 км от мощных источников загрязнения.

Концентрации свинца и кадмия в депонирующих органах зависят от возраста животных, их пола и физиологического состояния. На протяжении жизненного цикла уровни накопления кадмия в почках существенно возрастают (рис. 1): у молодых неполовозрелых зверьков концентрация в среднем составляла 4.1 мкг/г сухой массы, к октябрю (4.5-5.5 месячные животные) увеличивалась до 12.2 мкг/г. Интенсивность метаболизма у неполовозрелых сеголеток ниже по сравнению с размножающимися животными. В зимний период происходят существенные изменения в кормовом спектре и в длительности непосредственного контакта животных с поллютантом. В течение зимовки темпы накопления токсикантов снижаются, поэтому концентрации в октябре у зверьков, «уходящих» в зиму, близки к обнаруженным у перезимовавших особей в апреле-мае. Весной начинается интенсивный рост зверьков, связанный с размножением. Уровень метаболизма существенно возрастает, увеличивается потребление корма и поступление с ним токсикантов: от весны к осени концентрация кадмия в почках возрастает в среднем в 3.5 раза (с 12.7 до 44.0 мкг/г сухого веса).

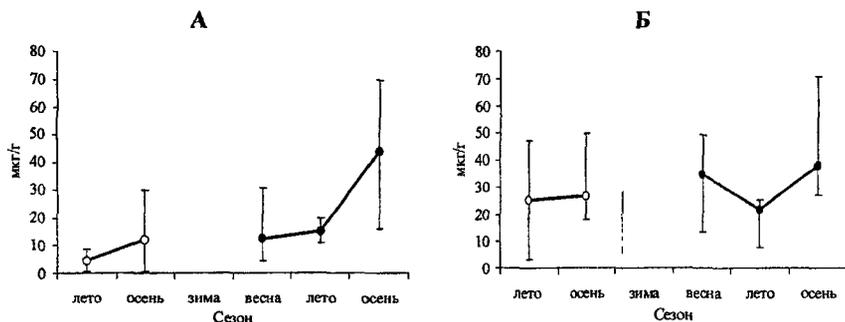


Рис. 1. Изменение концентрации (средняя, вертикальные линии – минимальные и максимальные значения) (мкг/г) кадмия в почках (А) и свинца в костях (Б) особей рыжей полевки в течение жизненного цикла. Светлые кружки – сеголетки, темные кружки – перезимовавшие особи; Сутукский участок (2004 г.).

У наиболее старых особей (в возрасте 520-580 дней) уровни накопления Cd достигают значений (64.1-69.5 мкг/г), которые превышают средние величины у перезимовавших рыжих полевок из импактной зоны (1-2 км) СУМЗа. Динамика накопления свинца в скелете сходна с тенденциями, описанными для кадмия – на протяжении жизненного цикла наблюдается почти двукратное увеличение концентрации. Максимальные концентрации зарегистри-

стрированы у перезимовавших особей (36.8 ± 2.5 мкг/г), минимальные – у неполовозрелых прибылых зверьков (26.0 ± 2.4 мкг/г). У неполовозрелых сеголеток в течение летне-осеннего периода интенсивного накопления свинца не отмечается ($25.8-26.6$ мкг/г), за время зимовки содержание элемента в скелете возрастает примерно на 20%, а к осени увеличивается еще на 40 %, достигая концентрации 46.0 мкг/г у наиболее старых зверьков (в возрасте 16 месяцев и старше).

Проведена оценка уровней накопления тяжелых металлов (Cd, Cu, Zn) в семенниках и семенных пузырьках разновозрастных самцов рыжей полевки, населяющих окрестности СУМЗа; значимых различий в накоплении не выявлено. Так, для перезимовавших особей средние значения Cd в семенниках составили 1.00, 1.03, 1.12 мкг/г для импактной, буферной и фоновой зон соответственно. По сравнению с органами-депо в репродуктивных органах самцов уровни накопления тяжелых металлов незначительны.

Таким образом, особи рыжей полевки, отловленные на Сутукском участке, имеют повышенные концентрации кадмия и свинца в органах их преимущественного депонирования. При таких уровнях у значительной части населения мелких млекопитающих ожидаемы эффекты токсического поражения. Согласно литературным данным наиболее чувствительные органы по отношению к хроническому действию кадмия – это почки и печень, в которых инкорпорируется до 30% элемента, присутствующего в организме, и вызывающего гистопатологические изменения (Nomiyama, Nomiyama, 1986; Chmielnicka et al., 1989; Goyer et al., 1989; Mueller, 1993; Shore, Douben, 1994; Leffler, Nyholm, 1996; Cook, Johnson, 1996; Swiergosz et al., 1998; Wlostowski, Krasowska, 1999; Griffin et al., 2000). По результатам лабораторных экспериментов негативное воздействие кадмий оказывает и на репродукцию млекопитающих, вызывая специфические селективные повреждения в тестикулах, эпидидимисе, неовулирующих яичниках и плаценте, приводя к деформации плода и спонтанным абортam (Levin et al., 1983; Mattison, 1983; Paksy et al., 1990 и др.). По данным J. Parizek (1983) в основе действия кадмия на гонады самцов лежат патологические изменения эндотелия сосудов в семенниках и разрушение сперматогенного эпителия. При суточном поступлении этого элемента в дозе 0.15 мкг/г массы тела в семенниках грызунов наблюдаются геморрагические некрозы тканей (Nolan, Scaikh, 1986). Другими авторами показано, что кадмий вызывает васкулярную деструкцию семенников (Sugawara et al., 1989; Chubb, 1992), а также может приводить к уменьшению диаметра семенных канальцев (Corpas, Antonio, 1998). Хроническое поступление свинца у самцов приводит к нарушениям сперматогенеза, снижению функции клеток Лейдига, дисфункции семявыводящих канальцев (Saxena, 1988; McGregor, Mason, 1990).

Глава 4. Структура и численность населения мелких млекопитающих в районе исследования

Для характеристики населения мелких млекопитающих, обитающих на территориях с разным уровнем токсической нагрузки, использовали видовой состав сообществ и общее обилие. Мелкие млекопитающие пихтово-еловых лесов Сутукского участка буферной зоны представлены тремя видами лесных полевков: рыжей, красно-серой, красной; тремя видами серых полевков: полевой-экономкой, обыкновенной и пашенной; лесной мышью; тремя видами насекомоядных: обыкновенной, средней и малой бурозубками. По данным многолетних отловов на этом участке также зарегистрированы: из мышевидных грызунов – полевая мышь, лесной лемминг, мышь-малютка; из насекомоядных – европейский крот и крошечная бурозубка. Общая численность меняется от 0.25 до 53.5 особей на 100 ловушко-суток. На Кировградском участке в березняке и пихто-ельнике видовой состав мелких млекопитающих значительно беднее из-за отсутствия стенотопных видов, предъявляющих к среде обитания более жесткие требования. Обилие мелких млекопитающих на Сутукском участке в 7 раз выше, чем в импактной зоне КМК. Полученные результаты согласуются с ранее опубликованными данными (Лукиянова, 1992; Мухачева, 1996; Лукиянова, Мухачева, 2006) и свидетельствуют о песимальных условиях местообитаний для мелких млекопитающих в импактных зонах химического загрязнения.

Глава 5. Динамика и структура популяции рыжей полевки

5.1. Динамика численности популяции, популяционный цикл. Максимальные значения индекса обилия отмечены для рыжей полевки, которая, являясь эвритопным видом, доминирует в населении мелких млекопитающих всех исследуемых участков. Динамика популяции рассмотрена на материалах многолетних наблюдений, проводившихся на Сутукском участке. Доля рыжей полевки в многолетних учетах – 0.54, размах 0.3-1.0; в отдельные годы численность рыжей полевки определяет общую численность всего населения. Анализ многолетней динамики численности популяции рыжей полевки показал, что для нее характерен трехлетний популяционный цикл (Кшнясев, Давыдова, 2004, 2005). Все годы наблюдений классифицированы на три группы – фазы популяционного цикла: «депрессия», «рост», «пик», с различным характером сезонной динамики плотности. Фаза пика характеризуется наиболее высокой численностью популяции весной (особи/ловушко-сутки – 75/650) даже по сравнению с фазой роста (29/900): $\chi^2(1)=40.4$, $p<0.001$. Фазы роста и пика имеют сходную численность популяции летом

(93/700 и 68/500, $\chi^2(1)=0.1$). Численность популяции в фазе пика осенью (50/800) ниже, чем в фазе роста (103/350) – $\chi^2(1)=111.4$, $p<0.001$ и катастрофически снижается к весне следующего года (фазе депрессии) до 8/700.

5.2. Динамика репродуктивно-возрастной структуры популяции.

Репродуктивно-возрастная структура отражает онтогенетическую гетерогенность животных, составляющих популяцию, обуславливает преэминентность популяционных процессов; обеспечивает высокую приспособляемость популяций к изменяющимся условиям среды, является важнейшим диагностическим признаком качества среды обитания (Шварц, 1962; Оленев, 2004). При анализе динамики структуры популяции структурными единицами считали группы перезимовавших особей, половозрелых и неполовозрелых сеголеток. Каждая из групп «ответственна» за определенный временной интервал существования популяции и имеет свои морфофизиологические особенности (Оленев, 1964; Тарахтий, Давыдова, 2004; 2006). Динамика репродуктивно-возрастной структуры заключается в последовательной и закономерной смене перезимовавших (старых) зверьков на сеголеток (молодых).

Таблица 5. Структура населения рыжей полевки в трех фазах популяционного цикла (количество особей); Сутукский участок (1995-2004 гг).

Фаза цикла (число лет наблюдений)	Репродуктивно-возрастные группы									Пол		Σ	Обра-ботано л.с.
	Перезимовавшие особи			Половозрелые сеголетки			Неполовозрелые сеголетки			♂♂	♀♀		
	♂♂	♀♀	Σ	♂♂	♀♀	Σ	♂♂	♀♀	Σ				
Депрессия (3)	8	5	13	5	6	11	9	6	15	22	17	39	2300
Рост (3)	21	4	25	42	37	79	66	55	121	129	96	225	1950
Пик (4)	89	49	138	0	0	0	63	52	115	152	101	243	2350
Σ	118	58	166	47	43	90	138	113	251	303	214	517	6600

Ярким проявлением эффекта зависимости включения сеголеток в репродукцию от фазы популяционного цикла явилось отсутствие половозрелых сеголеток рыжей полевки в фазе пика (1995, 1998, 2001, 2004 гг.) (табл. 5); подавление созревания прибылых при высокой плотности у лесных полевков отмечено рядом авторов (Kalela, 1957; Saitoh, 1981; Wiger, 1979; Bondrup-Nielsen, Ims, 1986; Bujalska, 1990 и др.). Ведущим механизмом наблюдаемой циклической динамики является «социальное ингибирование», заключающееся в плотностно-зависимом торможении (блокировке) созревания прибы-

лых особей в год их рождения, обусловленном социальными взаимодействиями (интерференционной конкуренцией) с перезимовавшими особями.

Половая структура населения рыжей полевки связана с возрастом особей (табл. 5): если для сеголеток доля самцов существенно не превосходит доли самок ($p=0.28$), то среди перезимовавших наблюдается значимый сдвиг в сторону преобладания самцов ($p<0.02$), который может быть интерпретирован как следствие худшего выживания размножающихся самок. Приписать наблюдаемый сдвиг исключительно меньшей подвижности размножающихся самок невозможно, так как такого сдвига не наблюдается среди сеголеток ($\chi^2(1)=0.7$, $p=0.79$).

Репродуктивно-возрастная структура популяции в градиенте техногенной трансформации местообитаний. Особенностью структуры популяции рыжей полевки Кировградского участка является отсутствие в ее составе перезимовавших особей и неполовозрелых сеголеток. Отсутствие перезимовавших зверьков может быть связано с более быстрой их элиминацией по сравнению с популяцией буферной зоны. С другой стороны, при крайне низкой плотности аборигенного населения популяции импактных территорий могут поддерживаться за счет потока мигрантов – расселяющихся с соседних участков молодых особей (так называемый «source-sink» механизм). Такой интерпретации соответствует и наблюдаемое отсутствие неполовозрелых сеголеток.

5.3. Репродуктивные характеристики самок рыжей полевки. Проведена оценка плодовитости самок рыжей полевки Сутукского участка, составляющих популяцию в годы с разной демографической ситуацией (Давыдова, Кшнясев, 2005). Наблюдается сезонное снижение параметров плодовитости (желтых тел: $F(2; 123)=14.9$, $p<0.0001$; эмбрионов: $F(2; 112)=18.3$, $p<0.0001$). Число желтых тел у перезимовавших самок снижается с 7.8-9.0 весной до 5.4-6.3 летом ($H(100)=18.3$, $p\leq 0.0001$); количество эмбрионов соответственно с 6.35-6.96 весной до 4.54-6.26 летом ($H(81)=9.0$, $p<0.003$), что может быть связано с изменением фотопериода, эффектом уменьшения плодовитости в последующих беременностях и сезонным ростом (от весны к лету) численности популяции. Модальное значение числа эмбрионов весной фазы «роста» для перезимовавших самок (7) несколько больше, чем в фазе «пика» (6), ($H(65)=5.25$, $p<0.022$), что с известной осторожностью может быть интерпретировано как эффект более высокой численности. Снижение репродуктивных параметров самок может рассматриваться скорее как симптом повышенной численности, а его вклад в изменение пополнения популяции, очевидно, слишком мал по сравнению с «валовыми» характеристиками

(числом размножающихся самок, продолжительностью репродуктивного периода и др.) и факторами выживания/смертности, которые вносят основной вклад в динамику.

Морфофункциональное состояние яичников исследовали в фазе «пика» (2001 г.) популяции (Давыдова, 2004). В яичниках беременных самок рыжей полевки обнаружены признаки суперфетации, когда наряду с нормально развитыми желтыми телами беременности имеются граафовы пузырьки (третьичные фолликулы) (Кузнецов ..., 2002) без признаков атрезии. Явление суперфетации или добавочной беременности (Вундер, 1980; Козло, 1984; Гончаров и др., 1985) признается редким, а зачастую аномальным или патологическим случаем, связанным с эндокринными расстройствами. У мышевидных грызунов (красных полевок, обитающих в высокогорьях) подобное явление описано Л.Е. Лукьяновой (1985), которой высказано предположение, что это способ реализации высокого репродуктивного потенциала животных, существующих в пессимальных условиях. Известные механизмы регуляции плодовитости, как правило, осуществляются в сторону ее уменьшения и актуальны в периоды «перепроизводства» в популяциях. Суперфетация относится к механизмам, увеличивающим плодовитость самок за счет сокращения сроков между родами и, по-видимому, возможна в периоды быстрого наращивания количества особей в популяции.

Диагностика репродуктивного состояния самок позволила установить приблизительные сроки начала и окончания периода размножения в популяции. По многолетним наблюдениям продолжительность сезона размножения рыжей полевки на Сутукском участке составляет в среднем 4.5-5.0 месяцев. Фаза «депрессии» характеризуется более поздним, по сравнению с другими фазами, началом размножения перезимовавших особей и вступлением в размножение прибылых. В фазе «роста» отмечается более раннее (в том числе подснежное) начало размножения перезимовавших особей и вступление в размножение прибылых (Давыдова, Тарахтий, 2006). Как для фазы «депрессии», так и для фазы «роста» характерно отсутствие в весенних и раннелетних отловах неполовозрелых сеголеток (все прибылые созревают и вступают в размножение), в осенних отловах – перезимовавших животных. Фаза «роста» имеет самый длительный, а фаза «пика» самый короткий репродуктивный период.

Глава 6. Морфофизиологические характеристики самцов рыжей полевки при разных уровнях токсической нагрузки

Абсолютные и относительные показатели массы и размеров тела, а также отдельных органов наглядно характеризуют морфофизиологическое состояние животного (Шварц, 1958; Шварц и др., 1968; Оленев, 1964; Добринский, 1970). Сравнивали массу и длину тела, массу сердца, селезенки, почек, надпочечников, печени, желудка и генеративных органов половозрелых самцов рыжей полевки, обитающих на участках с разным уровнем токсической нагрузки; в анализе использовали материалы июльских отловов 2006 г. У животных Галашкинского фонового участка масса тела, масса сердца, почки и селезенки, семенников и семенных пузырьков существенно больше по сравнению с животными Кировградского импактного участка ($F(22.30)=4.175$, $p=0.0001$). Анализ морфофизиологических параметров животных, пойманных в окрестностях СУМЗа, также показал, что зверьки с фоновых участков отличаются большей массой тела (25.0-26.4 г против 24.3 и 23.6 г на буферном и импактном) и абсолютной массой семенника (416 мг против 405 и 385 мг, соответственно).

Индекс семенника рыжей полевки рассматривали как морфофизиологический и репродуктивный показатель. К условиям, сопровождающим увеличение индекса органа, относят повышение двигательной активности, интенсификацию обменных процессов, уменьшение размеров тела, активное функционирование органа – параметры, которые характеризуют животных в фазе «депрессии» популяции. У половозрелых (перезимовавших) самцов рыжей полевки определяли индекс семенника – отношение массы семенника к массе тела животного (мг/г). В фазе «депрессии» у самцов рыжей полевки отмечен максимальный индекс семенника – 17.65%, в фазе «пика» минимальный – 13.98%, в фазе «роста» популяции индекс имеет промежуточное значение – 15.03% ($F(2; 161)=10.18$; $p<0.001$). При этом абсолютная масса тела и семенника у полевок в фазе «депрессии» ниже, чем в фазе «пика» популяции (Давыдова, 2004). В то же время, нет значимых различий индекса семенника у самцов, отловленных в градиенте токсической нагрузки (16.7 мг/г в фоновой, 16.8 – в буферной, 16.3 – в импактной зоне) (Мухачева, Давыдова, 2006). Индекс семенника может быть показателем напряженности репродуктивного процесса в определенной фазе популяционного цикла. Вопрос о связи индекса семенника с уровнем токсической нагрузки остается открытым.

Глава 7. Микроструктура семенников рыжей полевки в градиенте химического загрязнения

7.1. Возрастные и сезонные изменения в семенниках. Репродуктивная функция связана с возрастом животного. Морфологическое описание семенников и придаточных желез, а также их морфометрические параметры на каждом этапе развития известны для многих видов животных, в том числе и рыжей полевки, и часто приводятся в качестве основных критериев определения половозрелости самцов (Европейская рыжая полевка, 1981). Короткий жизненный период полевок и «упрощенная» схема морфофизиологических изменений (возрастные изменения тождественны сезонным) семенников дают возможность получить детальную картину их трансформаций, необходимую для диагностики морфофункционального состояния семенников в различные периоды жизни животного и в различных условиях существования. Нами исследована динамика микроструктурных изменений семенников рыжей полевки разных репродуктивно-возрастных групп, даны качественные и количественные характеристики состояния эпителио-сперматогенного слоя, интерстициальной ткани, оболочек канальцев и собственных оболочек. Иллюстративный материал представлен в приложении.

Безусловным признаком наступившей половозрелости самца является появление сперматозоидов в придатке семенника, где происходит их созревание. Без выявления сперматозоидов в мазке содержимого эпидидимиса по массе семенника можно с достаточной точностью определить половозрелость и потенциальное участие самца в размножении. Для этого провели гистологический анализ семенников созревающих сеголетов и выделили группы животных, находящиеся на разных стадиях созревания (на разных стадиях дифференцировки сперматогенных клеток эпителио-сперматогенного слоя семенника). В тестикулах животных с массой семенника 7.5-22.5 мг наблюдается деление сперматогоний и увеличение просвета семенных канальцев; с массой 19.0-43.5 мг – обнаруживаются ранние и поздние сперматоциты, активное деление, дальнейшее увеличение диаметра и просвета семенных канальцев; с массой 41.5-65.5 мг – активный спермиогенез, в эпителио-сперматогенном слое насчитывается не менее 4-х типов дифференцирующихся клеток. Зверьки, имеющие массу семенников от 65.5 мг и выше, содержат в семенных канальцах сперматозоиды и могут считаться достигшими половозрелости.

У мышевидных грызунов сезонная (что тождественно возрастной) инволюция семенников характеризуется комплексом дегенеративных изменений тканей (поэтому часто вместо выражения «инволюирующий» используют «дегенерирующий семенник»), связанных с угасанием репродуктивной

функции, т.е. со старением. В этом смысле сезонную инволюцию можно принимать за «нормальную» физиологическую дегенерацию, соответствующую репродуктивному статусу и возрасту животного. Однако даже при глубоко перерождении клеточно-тканевых элементов органа сохраняется целостность его морфофункциональных единиц – извитых семенных канальцев.

7.2. Патоморфологические изменения в семенниках. Ключевыми для интерпретации наблюдающихся патоморфологических изменений в семенниках являются взгляды И.В. Давыдовского (1961) на то, что патологические формы реакции организма закономерны и не противоречат его физиологии. Физиологические реакции представляют собой динамический и морфологический стереотип и превращение его в стереотип патологический надо рассматривать не просто как «нарушение» или их «повреждение», а как своеобразное приспособление физиологических функций к конкретным условиям существования. Патологический процесс противопоставляется нормальному, но является физиологическим, функциональным.

Прямой связи между наличием патоморфологических изменений в семеннике и индивидуальным уровнем накопления тяжелых металлов в организме нами не выявлено. Представление о непосредственной связи между внешним фактором (действием токсиканта) и реакцией организма является упрощенным, связь с внешними причинами чаще всего опосредована, т.е. причина не абсолютно эквивалентна действию. Из патоморфологической практики известно, что один воздействующий фактор может вызывать различные реакции, а на действие нескольких разных факторов можно наблюдать один тип реакций (неспецифические реакции). Реакция конкретного организма на химическое загрязнение обусловлена его индивидуальными свойствами (вид, пол, возраст и др.).

Характеристика патоморфологических изменений. При анализе микроструктуры семенников половозрелых особей рыжей полевки различали две группы патоморфологических изменений.

К первой группе относили патоморфологические изменения в системе микроциркуляции крови семенника, которые наблюдались как в строме, так и в сосудистом русле капсулы. К нарушениям гемодинамики относили: утолщение стенки сосудов, гиперемия сосудов, сладжирование эритроцитов, частичный гемолиз, периваскулярный отек, выпадение зерен гемосидерина, сосудистую плазморрагию.

Ко второй группе относили изменения, связанные с морфофункциональной единицей семенника – извитыми семенными канальцами: наличие многоядерных клеток, нарушение координации сперматозоидов, вакуолизацию и десквамацию эпителио-сперматогенного слоя канальца, атрофию из-

витых семенных канальцев, дезорганизацию клеток эпителио-сперматогенного слоя канальцев, деформацию канальцев, очаговое воспаление и очаговые некрозы. Наиболее часто встречались: дезорганизация клеток эпителио-сперматогенного слоя канальцев – следствие нарушения его компартментной структуры, обусловленного дисфункцией клеток Сертоли; очаговое воспаление, при котором вокруг канальцев распространяется лимфоидный инфильтрат и атрофия канальцев.

Преобладающий вид среди нарушений, встречающихся в канальцевом пространстве семенника – атрофия извитых семенных канальцев. Она является морфологическим проявлением компенсаторно-приспособительных процессов и наблюдается как в нормальных, так и в патологических условиях. Из нормальных (эволюционных, «статических», инволюционных) атрофий нас интересовала последняя, совпадающая с периодом старения. Из формального определения атрофии – уменьшения в объеме органа, ткани или отдельной клетки с соответствующим снижением или угасанием их функции, следует, что орган (ткань, клетка) имел до атрофии нормальные размеры, массу и функцию и что знание этих норм предопределяет возможность характеристики данного процесса как атрофического. Атрофия приобретает черты патологического явления, если она происходит в сроки, не соответствующие нормальному развитию индивидуума. Патологические атрофии могут быть обусловлены различными причинами – диземией, обменно-трофическими расстройствами, выпадением функциональной деятельности и др. Частота встречаемости атрофии семенных канальцев положительно связана (коэффициенты ранговой корреляции Спирмена, $n=276$) с очаговым воспалением (0.481 , $p<0.0001$), разрастанием интерстиция (0.465 , $p<0.0001$), частотой многоядерных клеток (0.670 , $p<0.0001$). Необходимо подчеркнуть, что в большинстве случаев (кроме тотальных плазморрагии и некроза) наряду с патологическими изменениями всегда регистрируются неповрежденные семенные канальцы с нормально протекающим сперматогенезом.

Патоморфологические изменения в семенниках рыжсей полевки разных репродуктивно-возрастных групп. У неполовозрелых сеголеток нарушения микроструктуры семенников не выявлены. У созревающих сеголеток регистрировали многоядерные клетки (сперматоциты и сперматиды). Как вид нарушений, не сопровождающийся другими патологическими изменениями, наблюдается только у молодых созревающих самцов, и, по-видимому, является признаком начала патологического процесса. У половозрелых особей (перезимовавших и прибылых) определяли долю самцов, имеющих атрофию канальцев и нарушения гемодинамики. Сравнивали только самцов, отловленных в фазе «депрессии» и «роста» (в фазе «пика» популяционного цикла

группа половозрелых сеголеток отсутствует). По доле самцов, имеющих атрофию семенных канальцев, отличия между репродуктивно-возрастными группами не значимы: $\chi^2(1)=1.72$, $p=0.232$. Таким образом, атрофические изменения в семеннике одинаково характерны для разновозрастных животных (для животных с разным типом онтогенеза). Доля самцов с нарушением гемодинамики семенников среди перезимовавших особей значительно выше, чем в группе половозрелых сеголеток: $\chi^2(1)=8.04$, $p=0.005$. Нарушения гемодинамики коррелированы с возрастом животных.

Патоморфологические изменения в семенниках рыжей полевки на разных фазах популяционного цикла. На всех фазах популяционного цикла у самцов Сутукского участка регистрировали в семенниках атрофию семенных канальцев и нарушения гемодинамики (табл. 6).

Таблица 6. Частота встречаемости нарушений у половозрелых самцов в разные фазы популяционного цикла; Сутукский участок (1992-2004 гг.).

Фаза популяционного цикла	Обследовано половозрелых самцов	Доля самцов (%), в семенниках которых регистрируется	
		атрофия	нарушения гемодинамики
Депрессия	31	19.3	41.9
Рост	148	40.5	52.0
Пик	131	25.9	19.9

По количеству в популяции самцов, имеющих атрофию семенных канальцев, значимые различия имеются между фазами «депрессии» и «роста»: $\chi^2(1)=4.08$, $p=0.046$ и между фазами «роста» и «пика»: $\chi^2(1)=6.98$, $p=0.008$. Фазы «депрессии» и «пика» не различаются: $\chi^2(1)=0.23$, $p=0.820$. Количество самцов, имеющих нарушения гемодинамики в семенниках, значимо различается между фазами «депрессии» и «пика»: $\chi^2(1)=30.42$, $p<0.001$ и между фазами «роста» и «пика»: $\chi^2(1)=7.45$, $p\leq 0.011$. Фазы «депрессии» и «роста» не различаются: $\chi^2(1)=0.78$, $p=0.437$. В фазе «роста» популяции доля самцов, имеющих патоморфологические изменения в семенниках, значительно выше, чем в другие фазы популяционного цикла.

Патоморфологические изменения в семенниках рыжей полевки, обитающей на территориях с разным уровнем химического загрязнения. Анализировали состояние семенников рыжей полевки в градиенте химического загрязнения КМК. В июле 2006 г. проведены одновременные отловы животных на всех ключевых участках. Последующий гистологический анализ нарушений микроструктуры семенников показал, что отличия между группами животных не значимы: Кировградский – Сутукский участки $\chi^2(1)=0.23$ $p=0.733$; Кировградский – Галашкинский участки $\chi^2(1)=0.01$ $p=0.915$; Сутукский –

Галашкинский участки $\chi^2(1) = 0.13$ $p = 0.716$, что связано, возможно, с большими выборками животных.

Для сравнения использовали материалы, полученные в ходе исследования морфофункционального состояния семенников рыжей полевки, обитающей в районе СУМЗа (Мухачева, Давыдова, 2006). В ходе анализа микроструктуры семенников половозрелых особей рыжей полевки, выявлены те же патоморфологические изменения, что и у животных, населяющих территории в районе КМК. Доля самцов, имеющих нарушения в канальцевой части семенника, минимальна в импактной зоне (14%), максимальна – на фоновом участке (67%). Обратная зависимость отмечена для нарушений гемодинамики гонад: на фоновой территории доля пораженных составляет 58%, импактной – 100%. Наблюдаемые патоморфологические изменения в семенниках животных, обитающих в зонах с разным уровнем токсической нагрузки, имеют разнонаправленный характер (рис. 2). Возможные причины различий в микроструктуре гонад – интенсивность и длительность воздействия загрязнителей, а также избирательная элиминация пораженных особей. В импактной зоне происходит интенсивная ротация зверьков, поскольку население не может поддерживать стабильную численность в течение жизненного цикла и постоянно пополняется за счет миграции с буферных территорий (Мухачева, Лукьянов, 1997). Вероятно, поэтому уровень нарушений эпителиосперматогенного слоя здесь минимальный. В то же время, система микроциркуляции крови чутко и оперативно реагирует на внешние воздействия, нарушения в гемодинамике обнаруживаются у всех особей, даже кратковременно находившихся в зоне интенсивного техногенного воздействия.

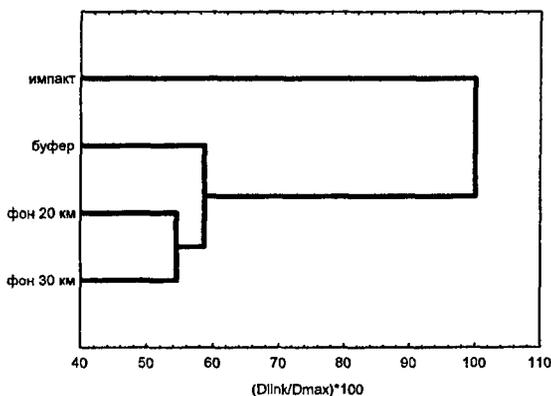


Рис. 2.
Дендрограмма сходства микроструктуры семенников рыжей полевки (4 участка градиента химического загрязнения СУМЗа; 2 группы патоморфологических изменений)

Атрофические изменения канальцев встречаются у самцов на фоновых территориях – Галашкинском участке района КМК, в 20 км и 30 км от СУМ-

За, в НПП «Припышминские Боры», но отсутствуют (или минимальны) на импактных участках КМК и СУМЗа.

Учитывая, что наличие патологических атрофий в семенниках не зависит от абсолютного возраста (типа онтогенеза) животного и имеет значимую связь с динамикой популяции (максимум регистрируется в фазе «роста» популяции), их наличие/отсутствие можно интерпретировать как механизм регуляции репродуктивной функции в разнообразных условиях.

Отсутствие или минимум патоморфологических изменений в канальцевой – генеративной части семенника на импактных участках можно рассматривать как компенсацию, способность «выравнивать» возникающее в условиях химического загрязнения функциональное напряжение в тканях органа. Этот вывод сделан только в отношении органов репродуктивной системы животных, имеющей различные возможности защиты и сохранения репродуктивной функции. У самцов это, в первую очередь, наличие специальных морфологических структур в семеннике – гематотестикулярного барьера. Проведенный ранее с акцентом на самок комплексный анализ цикла воспроизводства (Мухачева, 2001) также показал, что этапы формирования яйцеклеток наиболее устойчивы к химическому загрязнению.

Заключение

Популяционно-ценотический уровень реакции мелких млекопитающих на химическое загрязнение (изменение структуры сообществ, снижение обилия, динамика популяции) наиболее адекватен для оценки химического воздействия, т.к. интегрирует всю сумму разнообразных реакций онтогенетического уровня. Результаты сравнительного анализа сообществ мелких млекопитающих и популяционных параметров рыжей полевки импактной и буферной зоны подтверждают ранее сделанные выводы (Шефтель, 1987; Шилова и др., 1994; Лукьянова, 1990; Мухачева, 1996) о качестве среды импактной зоны как неоптимальном для их существования и поддержания достаточно высокого уровня плотности населения. Обнаруженные патоморфологические изменения в семенниках рыжей полевки могут свидетельствовать о снижении фертильности самцов, однако по сравнению с популяционными характеристиками, которые вносят основной вклад в устойчивое функционирование популяции, вклад самцов, имеющих нарушения микроструктуры семенника, в изменение пополнения популяции является незначительным.

Выводы

1. По накоплению тяжелых металлов в депонирующих средах и органах-депо рыжей полевки район горы Большой Суток Висимского заповедника, в котором проводились многолетние популяционно-экологические исследова-

дования, соответствует буферной зоне градиента токсической нагрузки со средним уровнем химического загрязнения.

2. Видовое богатство, общее обилие мелких млекопитающих, морфофизиологические показатели рыжей полевки (масса тела, сердца, почек, селезенки, семенников, семенных пузырьков) в импактной зоне района КМК существенно меньше, чем в буферной и фоновой зонах, что свидетельствует о неоптимальных условиях обитания.

3. Среди регистрируемых патоморфологических изменений генеративного компонента семенников половозрелых самцов рыжей полевки преобладают патологические атрофии, среди нарушений гемодинамики – гемосидерозы и плазморрагии.

4. В разные фазы популяционного цикла доля животных, имеющих атрофические семенные каналцы, составляет от 19 до 52%, максимум приходится на фазу роста. Наличие/отсутствие патологической атрофии в семенниках не зависит от возраста и уровня химического загрязнения местообитания животных.

5. С возрастом и уровнем химического загрязнения связаны нарушения гемодинамики в семенниках, частота встречаемости которых возрастает с увеличением токсической нагрузки.

6. Большая часть регистрируемых патоморфологических изменений имеет небольшую локализацию в семеннике, при этом практически всегда сохраняются неповрежденные извитые семенные каналцы, в которых продуцируются сперматозоиды.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Давыдова Ю.А. Сезонные изменения в семенниках рыжей полевки / Ю.А. Давыдова // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии: материалы конф. – Екатеринбург, 1999. – С. 48-51.

Давыдова Ю.А. Демографические характеристики популяции рыжей полевки Висимского заповедника / Ю.А. Давыдова // Исследования эталонных природных комплексов Урала: (материалы науч. конф., посвящ. 30 – летию Висим. заповедника). – Екатеринбург, 2001. – С. 281-284.

Давыдова Ю.А. К методике окрашивания гистологических срезов / Ю.А. Давыдова // Биота горных территорий: история и современное состояние: материалы конф. молодых ученых, 15-19 апр. 2002 г. – Екатеринбург, 2002. – С. 43-46.

Давыдова Ю.А. Сезонные и патологические изменения в семенниках рыжей полевки в течение репродуктивного периода / Ю.А. Давыдова // Экологические проблемы горных территорий: материалы Междунар. науч. конф., 18-20 июня 2002 г. - Екатеринбург, 2002. – С. 256-259.

Давыдова Ю.А. Морфофункциональное состояние семенников рыжей полевки при разных уровнях численности популяции / Ю.А. Давыдова // Териофауна России и сопредельных территорий: (VII съезд Териол. о-ва): материалы Междунар. совещ. 6-7 февр. 2003 г., Москва. – М., 2003. – С. 103.

Давыдова Ю.А. Морфофункциональное состояние яичников самок рыжей полевки в год высокой численности популяции / Ю.А. Давыдова // Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды: материалы Всерос. науч. конф., 11-15 окт. 2004. – Челябинск, 2004. – С. 19-24.

Давыдова Ю.А. Изменение индекса семенника рыжей полевки в разные фазы популяционного цикла / Ю.А. Давыдова // Научные чтения памяти профессора В.В. Станчинского. – Смоленск, 2004. – Вып. 4. – С. 353-356.

Давыдова Ю.А. Циклическая динамика плотности и структуры популяций лесных полевков в южной тайге / Ю.А. Давыдова, И.А. Кшнясев // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: сб. материалов Всерос. науч. конф. – Йошкар-Ола, 2004. – С. 202-204.

Тарахтий Э.А. Роль изменчивости показателей системы крови рыжей полевки в механизме устойчивости / Э.А. Тарахтий, Ю.А. Давыдова // Актуальные проблемы сохранения устойчивости живых систем: материалы VIII Междунар. науч. экол. конф., г. Белгород, 27-29 сент. 2004 г. – Белгород, 2004. – С. 216-217.

Давыдова Ю.А. Динамика структуры и плотности населения европейской рыжей полевки и изменчивость репродуктивных параметров самок / Ю.А. Давыдова, И.А. Кшнясев // Популяции в пространстве и времени: сб. материалов VIII Всерос. популяц. семинара (Н. Новгород, 11-15 апр. 2005 г.). – Н. Новгород, 2005. – С. 72-73.

Кшнясев И.А. Динамика плотности и структуры популяций лесных полевков в южной тайге / И.А. Кшнясев, Ю.А. Давыдова // Вест. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. – Вып. 1 (9). – С. 113-123.

Мухачева С.В. К возможным причинам патоморфологических изменений в семенниках рыжей полевки / С.В. Мухачева, Ю.А. Давыдова // Коллективная монография по материалам научной конференции «Экология промышленного региона и экологическое образование». – Нижний Тагил, 2006. – С. 113-117 – (Ученые записки НТГСПА; 2006).

Мухачева С.В. Состояние семенников рыжей полевки в условиях химического загрязнения среды обитания / С.В. Мухачева, Ю.А. Давыдова // Успехи современного естествознания. – 2006. – №2. – С. 65-66.

Воробейчик Е.Л. Исследование мелких млекопитающих Висимского заповедника: вклад в популяционную экотоксикологию? / Е.Л. Воробейчик, Ю.А. Давыдова, С.Ю. Кайгородова, С.В. Мухачева // Экологические исследования в Висимском биосферном заповеднике: материалы науч. конф., посвящ. 35-летию Висим. заповедника. – Екатеринбург, 2006. – С. 108-129.

Давыдова Ю.А. К зимней экологии европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) южной тайги / Ю.А. Давыдова, Э.А. Тарахтий // Экологические исследования в Висимском биосферном заповеднике: материалы науч. конф., посвящ. 35-летию Висим. заповедника. – Екатеринбург, 2006. – С. 144-151.

Тарахтий Э.А. Сезонная изменчивость показателей системы крови рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) разного репродуктивного состояния / Э.А. Тарахтий, Ю.А. Давыдова // Изв. РАН. Серия Биологическая. 2007. – в печати.

Подписано в печать 17.01.2007
Формат 60x84 1/16. Бумага Union Print. Гарнитура Таймс.
Печать на ризографе. Усл: печ. л. 1,0.
Тираж 100 экз. Заказ 8.
Банк культурной информации.
620026, Екатеринбург, ул. Р.Люксембург, 56.
E-mail: bki@sky.ru