

УДК 57.017.53

ИССЛЕДОВАНИЕ РЕПРОДУКТИВНОЙ ФУНКЦИИ САМОК РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*) НА РАЗНЫХ ФАЗАХ ПОПУЛЯЦИОННОГО ЦИКЛА

¹Байtimiрова Е.А., ²Михеева Е.В.

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, e-mail: bay@ipae.uran.ru;

²ФГБУ «Всероссийский научно-исследовательский институт по проблемам гражданской обороны и чрезвычайных ситуаций», Уральский филиал, Екатеринбург, e-mail: vniipirc@mail.ru

Проведено изучение максимальных диаметров фолликулов в яичниках рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) на разных фазах популяционного цикла. Интенсивность фолликулогенеза оценивалась у беременных и неполовозрелых самок в фазы пика и роста численности популяции в условиях заповедника. Отмечена межгодовая динамика интенсивности овариального фолликулогенеза. Показано, что созревание сеголеток можно предсказать, основываясь на данных по интенсивности фолликулогенеза у самок.

Ключевые слова: рыжая полевка, овариальный фолликул, динамика численности, размножение

STUDY OF BANK VOLE (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*) FEMALE REPRODUCTIVE FUNCTION IN DIFFERENT POPULATION CYCLE PHASES

¹Baytimirova E.A., ²Mikheeva E.V.

¹Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Division of Russian Academy of sciences, Ekaterinburg, e-mail: bay@ipae.uran.ru;

²Civil Defense and Disaster Management All Russian Science Research Institute Ministry of Russian Federation for Civil Defense, Emergency and Elimination of Consequences of Natural Disasters, Ekaterinburg, e-mail: vniipirc@mail.ru

The maximum diameters of bank vole's ovarian follicles in different phases of the population cycle were studied. The intensity of folliculogenesis was evaluated in pregnant and immature females in the peak and growth phase of population on the territory of reserve. The interannual dynamics of the ovarian folliculogenesis intensity was marked. It is shown that the sexual maturation of juveniles can be predicted based on female's folliculogenesis intensity data.

Keywords: bank vole, ovarian follicle, population dynamics, reproduction

Циклический характер динамики численности многих видов мелких млекопитающих, до сих пор остается одной из актуальных проблем популяционной экологии. Исследователи выдвигают разные гипотезы для ее объяснения, заостряя свое внимание на том или ином определяющем факторе. Одни авторы на первый план выносят эффекты трофических взаимодействий [9], другие в качестве ведущего фактора рассматривают влияние хищников [3], изменение климатических параметров [4], материнский эффект. При этом у рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780), как правило, авторами не отмечается существенных колебаний плодовитости в ходе цикла и соответственно не рассматривается этот параметр как фактор, играющий существенную роль в регуляции численности. Гораздо чаще наблюдается зависимость созревания сеголеток в год рождения от плотности популяции [5].

Общеизвестно, что скорость полового созревания находится под контролем нейроэндокринной и иммунной систем. В целой серии публикаций Christian J.J. [8] подроб-

но изложена гипотеза о возможных нейроэндокринных механизмах регуляции численности мелких грызунов. Согласно этой гипотезе на разных фазах цикла меняется функционирование не только отдельных желез, но и всего эндокринного комплекса. Проявляется это в деятельности двух систем: гипофиз–надпочечник, которая наиболее активна в фазе пика численности, и гипофиз–гонады, доминирующей в период депрессии и роста. Репродуктивный успех популяции во многом обеспечивается преобладанием адреналового или гонадного фрагментов. Следовательно, эндокринный комплекс – важная часть авторегуляторных механизмов, участвующих в формировании популяционных циклов мелких млекопитающих.

Одним из ярких примеров роли эндокринного комплекса в регуляции численности мелких млекопитающих являются формы популяционной динамики, описанные у леммингов и лесных полевок в тундровой и таежной зонах Северо-Востока Сибири [6].

Вместе с тем, в современной литературе весьма немногочисленны работы, каса-

ющиеся такого важного физиологического процесса, как фолликулогенез, который напрямую зависит от деятельности системы гипофиз-надпочечник. Как правило, авторы ограничиваются описанием плодовитости и эмбриональной смертности, соответственно не рассматривается связь фолликулогенеза с динамикой численности популяции [1]. Изучение фолликулогенеза у мышевидных грызунов позволяет оценить компенсаторно-приспособительные возможности репродуктивной функции самок в экстремальных условиях существования.

Материалы и методы исследования

Отловы рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) проводили в летний период (июнь-август) с 2001 по 2006 г. с помощью ловушек Геро и живоловок, которые выставляли в линии по 50 штук. Отработано 5500 ловушко-суток, отловлено 323 особи рыжей полевки, гистологическое изучение яичников проведено у 71 самки. Обозначение фаз цикла было введено на основании анализа демографической структуры и относительной численности популяции. Половую зрелость животных определяли по комплексу морфофизиологических показателей.

Измерение максимальных диаметров фолликулов проводили на серийных срезах, изготовленных по стандартной методике с использованием программного продукта ImageJ в соответствии с общепринятыми рекомендациями [2]. Для оценки интенсивности процесса фолликулогенеза в яичниках беременных и неполовозрелых самок рыжей полевки измеряли максимальные диаметры компактных и полостных фолликулов.

Чтобы исключить влияние особенностей овариального цикла половозрелых животных на функциональную активность яичника, оценку интенсивности процесса фолликулогенеза проводили только у беременных самок. Мы сочли возможным объединить данные для беременных самок разного возраста (сеголетки и перезимовавшие), поскольку статистически значимых различий по оцениваемым признакам не было обнаружено. Для исключения влияния возрастных особенностей на функциональную активность яичника у неполовозрелых самок рыжей полевки были сформированы выборки одномесячных и двухмесячных особей [2].

Оценка интенсивности фолликулогенеза у беременных и неполовозрелых самок проведена в фазы пика и роста численности, поскольку поимки самок в фазу депрессии были единичны.

Статистическую обработку данных провели с помощью многофакторных моделей дисперсионного анализа, посредством пакета прикладных программ «Statistica». При проверке гипотез о значимости факторов выбран 5%-й уровень значимости.

Результаты исследования и их обсуждение

По результатам многолетних отловов рыжей полевки в Висимском государственном природном биосферном заповеднике до 2005(6) г., установлены трехлетние циклы популяционной динамики численности, характеризующиеся фазами: депрессия, рост и пик [3]. Согласно нашим данным в период с 2001 г. по 2006 г., на территории Висимского заповедника также наблюдались трехлетние циклы (табл. 1).

Половозрастная структура популяции представлена в табл. 2.

Таблица 1
Численность рыжей полевки на территории Висимского государственного природного биосферного заповедника

Район / год	Относительное обилие, ос./100 лов.-сут.					
	2001 (пик)	2002 (депрессия)	2003 (рост)	2004 (пик)	2005 (депрессия)	2006 (рост)
Висим	40.0	-	5	22	0	13.5

Таблица 2
Половозрастная структура популяции рыжей полевки территории Висимского государственного природного биосферного заповедника (июнь-август)

Возраст / репродуктивный статус	Перезимовавшие, %		Сеголетки, %			
			неполовозрелые		половозрелые	
	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы
Год / пол						
2001	14	10	43	33	-	-
2003	6	12	29	18	12	23
2004	14	-	38	33	10	5
2006	11	8	30	40	11	-

Группа размножающихся сеголеток полностью отсутствовала в отловах в 2001 («пик») году, а в 2004 («пик») году составила 15%, что в 2,3 раза ниже значений за 2003 («рост») год, но превышает показатели по 2006 («рост») году в 1,4 раза. Таким образом, основываясь на собственных наблюдениях, а также на работах Кшнясева И.А. и Давыдовой Ю.А. [3], занимающихся исследованием динамики населения мелких млекопитающих в данном районе с 1995 года по настоящее время, можно сказать, что в 2006 году произошло изменение режима трехлетней динамики.

В критические периоды онтогенеза организм наиболее чувствителен к изменению внешней среды, и воздействие неблагоприятных факторов именно в эти моменты во многом определяет физиологические характеристики взрослых животных [10]. Изменения условий внутренней среды материнского организма, в которых происходит развитие плода, влияют на темпы созревания потомства. Выраженный гиперкортицизм у матери приведет к транс-

формации метаболизма стероидных гормонов. А повышенная функция щитовидной железы отразится на структурном и функциональном становлении репродуктивной системы.

Поскольку уровень синтеза эстрадиола в фолликуле растет экспоненциально и строго коррелирует с диаметром фолликула, а стимуляция секреции ФСГ сопровождается интенсификацией фолликулогенеза, то изучение максимальных диаметров фолликулов в яичниках самок позволит оценить эндокринный статус самок на определенной фазе популяционного цикла. Поэтому для оценки особенностей полового созревания самок рыжей полевки и интенсивности фолликулогенеза у половозрелых животных на разных фазах цикла нами был выбран такой параметр как размер растущих фолликулов в яичниках.

При изучении становления фолликулогенеза у отловленных нами неполовозрелых животных показано увеличение максимальных диаметров фолликулов в зависимости от возраста животного (рис. 1).

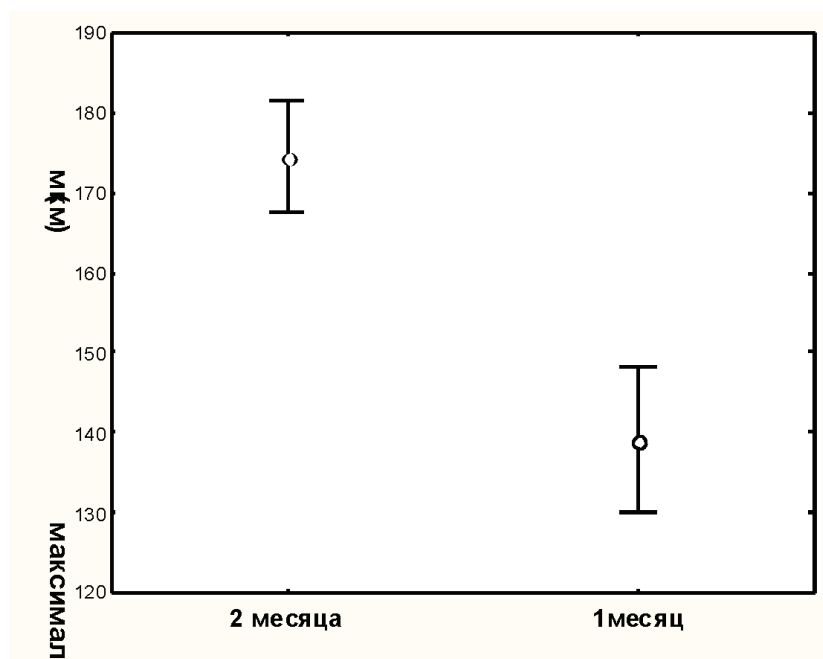


Рис. 1. Максимальный диаметр фолликулов в яичнике рыжей полевки (неполовозрелость) (среднее ± 0.95 доверительный интервал) при действии фактора возраст. $F(1, 102)=38.4$ ($p<0,05$)

На графике видно, что увеличение секреции гонадотропинов гипофизом в процессе полового созревания строго коррелирует с диаметрами растущих фолликулов в яичнике.

Своеобразие эндокринного статуса популяции в каждой конкретной демографи-

ческой ситуации закладывается на ранних этапах развития потомства под влиянием гормональных перестроек в материнском организме. Генетически детерминированный высокий репродуктивный потенциал рыжей полевки обуславливает высокую интенсивность размножения у зверьков,

родившихся в фазе «роста» численности популяции. Возрастающая численность животных должна достигнуть определенной величины, чтобы создать условия формирования соответствующих изменений в эндокринном статусе матери. Известно, что гормональные сдвиги, которые возникают при переуплотнении, влияют на половое поведение; все чаще встречается неспособность к спариванию, бесплодие, выкидыши, поедание детенышей родителями. Родительская забота о потомстве ослабевает, и детеныши покидают гнездо в очень раннем возрасте, что снижает вероятность их выживания. Усиливается агрессивность животных.

Это, в свою очередь, приведет к торможению морфофункционального становления репродуктивной системы у потомства. В фазу депрессии условия внешней и вну-

тренней среды развивающегося организма оптимизируются, и высокие темпы морфогенеза яичника восстанавливаются [7].

Следовательно, в фазу роста численности популяции интенсивность фолликулогенеза должна повышаться, на пике – снижаться.

В результате проведенного нами анализа показано, что размеры фолликулов в фазу роста численности популяции в 2003 году по сравнению с пиком у беременных самок увеличиваются (рис. 2), это демонстрирует зависимость интенсивности созревания генеративных элементов яичника от плотности популяции. Среди неполовозрелых животных должна наблюдаться такая же реакция. Известно, что в год роста численности популяции практически все сеголетки достигают половой зрелости и вступают в размножение, а в год пика численности половозрелые сеголетки почти не встречаются в отловах.

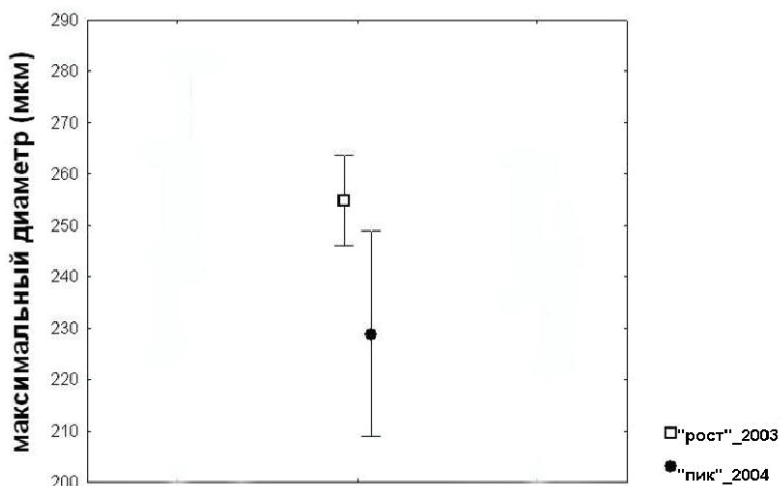


Рис. 2. Максимальный диаметр фолликулов в яичнике рыжей полевки (беременность) (среднее \pm 0,95 доверительный интервал) при действии фактора фаза популяционного цикла ($p < 0,05$)

Следующий за 2004-м, 2005 год, как и ожидалось, был годом депрессии численности. Год 2006-й на основании многолетней динамики численности популяции в данном районе должен был стать стадией роста. Однако рассчитанные показатели по относительному обилию рыжей полевки 2006 года превысили таковые в 2,7 раза по сравнению со стадией роста в 2003. Отличия в меньшую сторону от показателей, соответствующих пиковым составили всего 1,6 раза в сравнении с 2004 годом, и 2,9 раза в сравнении с 2001 годом. В связи с этим можно было предположить, что морфофункциональное состояние репродуктивной системы животных несколько изменится.

В результате проведенного сравнения было установлено следующее. Значения максимальных диаметров фолликулов в яичниках самок, отловленных в 2006 году (рост), оказались ниже пиковых значений (рис. 3).

Полученные данные, по нашему мнению, свидетельствуют о том, что численность популяции в 2004 году хоть и была достаточно высокой, но не достигла пороговой величины, определив высокую интенсивность фолликулогенеза у самок рыжей полевки. В следующем 2005 году (фаза депрессии) функциональное состояние репродуктивной системы самок оптимизировалось настолько, что смогло обеспечить восстановление высоких темпов морфогенеза яичника уже на следующий год и обеспечить наблю-

даемое интенсивное нарастание численности популяции. Вследствие этого в 2006 году мы наблюдали нетипично низкие для фазы роста

значения диаметров фолликулов в яичниках животных в сочетании с относительно высокой численностью популяции.

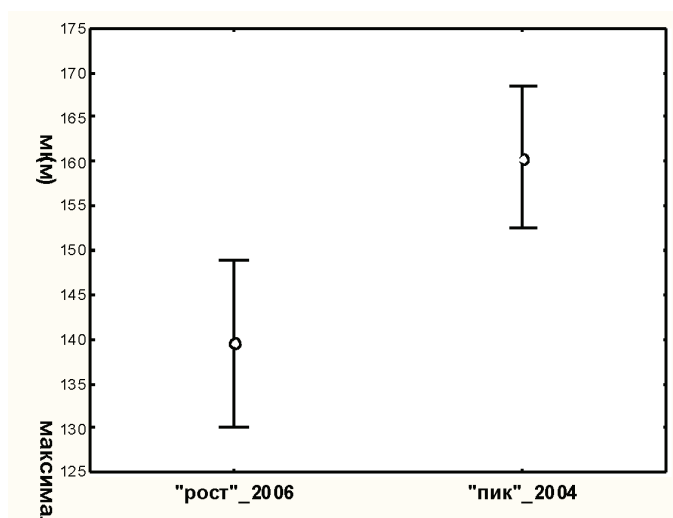


Рис. 3. Максимальный диаметр фолликулов в яичнике рыжей полевки (неполовозрелость) (среднее \pm 0.95 доверительный интервал) при действии фактора фаза популяционного цикла. $F(1, 102)=11.28$ ($p<0,05$)

Безусловно, перенаселение является не единственным фактором, приводящим к стрессированности животных в популяции. Свой вклад в процесс регуляции численности мелких млекопитающих вносят такие факторы, как обеспеченность пищей, обилие хищников, паразитов, климатические условия и т.п. В данной работе мы не рассматриваем воздействие внешних факторов, стараясь описать полученные данные с точки зрения концепции авторегуляции численности в природных популяциях животных или, так называемой, гипотезы физиологических эффектов стресса, обусловленных переуплотнением.

Таким образом, наши данные свидетельствуют о наличии среди механизмов регуляции численности популяции рыжей полевки эндокринной составляющей. Весомый вклад в изменение численности способны внести сеголетки в год рождения. Изучение максимальных диаметров растущих фолликулов у неполовозрелых самок позволяет определить скорость полового созревания и возможность вступления в размножение животных. Следовательно, вероятность созревания сеголеток в текущем году, можно предсказать исходя из уровня плотности популяции предыдущего года, а также основываясь на данных по интенсивности фолликулогенеза у самок.

Полученные данные по интенсивности овариального фолликулогенеза рыжей

полевки на разных фазах численности популяции, дополняют представления о механизмах саморегуляции численности мышевидных грызунов.

Список литературы

1. Башенина Н.В. Пути адаптации мышевидных грызунов / [отв. ред. К.К. Флеров]. – М.: Наука, 1977. 356 с.
2. Волкова О.В., Боровая Т.Г. Методы количественного анализа в оценке морфофункционального состояния яичника // Архив анатомии. 1990. Т. 99, № 11. С. 81-84.
3. Кшняев И.А., Давыдова Ю.А. Закономерности и особенности динамики населения мелких млекопитающих в среднеуральской южной тайге // Современное состояние и перспективы развития ООПТ Урала: матер. научно-практич. конф., посвященной 40-летию Висимского гос. природного биосферного заповедника и 10-летию присвоения ему статуса биосферного (Нижний Тагил, 2-4 декабря, 2011 г.). – Нижний Тагил, 2001. С. 168-176.
4. Окулова Н.М. К экологии полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) в лесостепном Черноземье. I. Численность / Н.М. Окулова, И. А. Дуванова, Е. В. Калинин, Т.А. Миронова, В.Ю. Недосекин, В.Ф. Дроздова // Поволжский экологический журнал. 2011. № 2. С. 174 – 184.
5. Цветкова А.А. Структура населения, численность и популяционные показатели мелких млекопитающих в саратовском Правобережье // Поволжский экологический журнал. 2010. № 4. С. 423 – 437.
6. Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н. Циклы леммингов и полевков на Севере / Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. 150 с.
7. Шварева Н.В. Популяционные аспекты развития яичников у копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus* Pall.) // Журнал общей биологии. 1987. Т. 48. № 4. С. 499-505.
8. Christian J.J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth / J.J. Christian; ed. W. Mayer, R. Gelder // J.Physiological Mammalogy. 1963. Vol. 1 P. 189-353.
9. Klemola, T., Norrdahl, K. & Korpimäki, E. Do delayed effects of overgrazing explain population cycles in voles? // Oikos. 2000. Т. 90. P. 509-516.
10. Scott J.P. Critical periods in behavioural development // Science. 1962. Vol. 138. № 3544. P. 949-958.