

Пути органоидифференцировки яичников малой лесной мыши (*Sylviaet usuralensis* Pallas, 1811) и участие самок в размножении

Д.А. Боков, *н.с.*, **С.Г. Топурия**, *соискатель*,
ГБОУ ВО ОрГМУ

Органоидифференцировка яичников – сложно регулируемый процесс, контролируемый активностью ряда генов (*Wnt4*, *Dax1*). Несмотря на большие успехи в изучении развития половых желёз, по мнению S. Gilbert (2003), данное явление остаётся «великой нерешённой загадкой биологии». Детерминация и гистогенетические свойства тканевых элементов яичников реализуются в известных диапазонах объёма, интенсивности и направления. При этом генетические условия регуляции органоидифференцировки модулируются экологическими факторами, что обуславливает до-

стижение эффективной адаптации репродуктивной активности [1, 2].

Вовлечение самки в размножение (момент первой овуляции) и участие в воспроизводстве связаны с особенностями полового созревания. Интенсификация последнего или его задержка выражаются и одновременно обуславливаются формированием пула резервных покоящихся фолликулов и становлением процессов овофолликулогенеза. Активность соответствующих механизмов регуляции поэтапно контролируется сначала интраовариальными условиями морфогенеза, потом экстрагонадными факторами – влиянием гипоталамо-гипофизарных гормонов [2, 3].

Важнейшим внутрияичниковым условием органоидифференцировки является трансформация rete ovarii и возникновение её взаимоотношений с элементами полового дифферона. При этом эпителиоциты сети вырабатывают мейоз-индуцирующие и мейоз-превентивные паракринные факторы. Такая роль сети яичника определяет конкретные кинетические возможности развития яйцеклеток и их отбора. Кроме того, значение сети обусловлено тем, что её элементы являются предшественниками оболочек фолликулов: покрышки и гранулёзы. Последние представляют собой эффекторы гипоталамо-гипофизарных гонадотропных влияний [4, 5].

На сегодняшний день имеются крайне ограниченные сведения о приспособительном значении всего комплекса морфогенетических процессов развития яичника, диапазон и механизмы которых обусловлены изменением экологических условий воспроизводства конкретной элементарной популяции. Это относится в том числе к виду малая лесная мышь, популяции которого демонстрируют эффективные стратегии репродукции и необходимый уровень параметров размножения. При этом физиологические механизмы реализации репродуктивного потенциала и их структурные факторы мало понятны [6–8].

Цель исследования заключалась в определении связи (и конкретных её закономерностей) комплекса популяционных процессов воспроизводства и интенсивности полового созревания самок малой лесной мыши, обусловленной данным диапазоном приспособительного потенциала физиологии половой системы отдельных особей. Была поставлена задача показать специфику соподчинения процессов репродукции на разных биосистемных уровнях с учётом особенностей напряжения средовых факторов местообитаний элементарных популяций.

Материал и методы исследования. Полевые выезды осуществляли в период 2003–2009 гг. в два типа местообитаний: техногенно трансформированные территории санитарно-защитной зоны Оренбургского газоперерабатывающего завода (СЗЗ ОГПЗ) и условно принятые за контрольные (фоновые) территории, расположенные в пределах интразональных биотопов степной зоны в Саракташском районе Оренбургской области [2, 9, 10]. Обследование местности проводили методом линейного трансекта с выставлением не менее 50 давилок Геро (со стандартной приманкой) на расстоянии 5 м друг от друга при одноразовом экспонировании. Всего было отработано 2325 ловушко-суток в СЗЗ ОГПЗ и 1073 ловушко-суток в контроле. Отловлено 215 самок малой лесной мыши в СЗЗ ОГПЗ и 123 — в контроле. Обследованные биотопы — лесополосы. Сбор полевых данных проводили в течение года в период с апреля по ноябрь включительно. Варьирование конкретных параметров в течение года сильно различалось в сравниваемых местообитани-

ях. В настоящем исследовании такое варьирование внутри года во внимание не принималось. Закономерности репродукции описывали для целостного цирканнуального периода воспроизводства.

Уровень органоидифференцировки гонад определяли на основе гистологического анализа. Для гистологических исследований материал подвергли стандартной обработке. Яичники фиксировали в 10-процентном нейтральном формалине, отмывали от фиксатора, дегидратировали, пропитывали пластическим материалом — парафином, изготавливали серийные тотальные срезы гонад толщиной 5–7 мкм. Последние окрашивали гематоксилином Майера и эозином.

Популяционно-статистический анализ провели с помощью обычных методов обработки количественных данных. Величиной допустимого уровня значимости считали значение вероятности, не превышающей 5-процентного уровня.

Результаты исследования. Процесс воспроизводства в санитарно-защитной зоне и на фоновой территории осуществляется при различном количественном составе популяций (табл.), когда в импакте относительное обилие зверьков достоверно и заметно меньше. Поэтому формирование функционально-репродуктивной структуры элементарных популяций малой лесной мыши, вовлечение самок в размножение и уровень репродуктивной активности характеризуются необходимо приспособительными параметрами при увеличении средового напряжения (СЗЗ ОГПЗ) и определены конкретным комплексом физиологических и экологических условий реализации воспроизводства. Такие условия на фоновых и техногенно преобразованных территориях, с одной стороны, выражают достижение способности поддерживать количественный и структурный состав популяции (феномен эффективной приспособленности), с другой стороны, демонстрируют активность тех или иных механизмов переключения функциональной активности половой системы зверьков, что обуславливает повышение фертильного потенциала и плодовитости для стабилизации численности группировок (в таблице определены такие факторы). Из приведённых количественных данных видно, что на популяционном уровне параметры воспроизводства в экологически неблагоприятной территории поддерживаются на уровне фоновых (контрольных). И плодовитость, и доля самок, участвующих в размножении, фактически не различаются. Очевидно, что показанные равенства данных параметров воспроизводства характеризуют гомеостатическую инвариантность группировок в пределах местообитаний, принадлежащих природной зоне степей Южного Предуралья. Такая констатация, вероятно, отражает сущность реализуемых закономерностей биологии репродукции вида малой лесной мыши в связи с ведущей тенденцией популяционной динамики на этапе собственно экогенеза.

Уровень репродукции, как популяционной функции, в сравниваемых группировках достигается на основе разнонаправленных процессов физиологической адаптации особей, возникновения специфических условий функциональной активности репродуктивной системы организма самок.

Анализ развития половых желёз самок позволил установить, что на техногенно преобразованной территории достоверно снижается индекс яичника (табл.). Причём нарушение органогенеза гонад показано для каждого из яичников в паре. Такое изменение относительной массы органа может свидетельствовать о повышении функциональной нагрузки и исчерпании потенциала гормональной и герминативной активности половых желёз, их истощении.

Кроме того, следует обратить внимание и на изменение возрастнo-онтогенетической структуры группировок малой лесной мыши в СЗЗ ОГПЗ и в контроле. Масса тела самок, вступающих в размножение в санитарной зоне, снижается, что обуславливает глубокую трансформацию накопления частот зверьков в выделенных классах распределения массы тела (табл.). В неблагоприятной зоне усиливаются нижние классы, а частоты верхних классов приближаются к нулю.

Таким образом, на всех биологических уровнях репродуктивной активности (популяционном, организменном и органном (гонадном) наблюдается складывание специфического для каждой группировки набора условий воспроизводства, выражающих его интенсивность и имманентный приспособительный характер.

Реализация механизма высокого уровня участия в репродукции, её интенсификация связана со становлением репродуктивного потенциала зверьков – их половым созреванием.

Половое созревание – сложный физиологический процесс, в основе которого лежит органо-дифференцировка половых желёз. В сравниваемых элементарных популяциях малой лесной мыши органо-дифференцировка яичников – это модулируемое явление развития, зависимое от плотности группировок.

Высота органо-дифференцировки яичников характеризуется спектром структурных феноменов, когда предельными случаями развития являются гипоплазия и гиперплазия половых желёз самок, формирующих соответствующие функционально-репродуктивные группы с конкретной долей на данной территории (СЗЗ ОГПЗ или контроль).

На фоновой территории среди групп неполовозрелых самок преобладают зверьки с гипоплазией

Морфофункциональные и экологические условия репродуктивной активности самок малой лесной мыши

Параметр	Контроль (X±Sx)	СЗЗ ОГПЗ (X±Sx)	Критерий достоверности
Относительное обилие группировок, ос/100 лов.-сут.	43,8±2,0 N=1073	27,0±1,1 N=2325	t=9,48>t _{0,001} =3,29 P<0,001
Индекс яичника, мг/г	0,873±0,037 N=64	0,698±0,054 N=34	t=2,69>t _{0,01} =2,62 P<0,01
Полихорический показатель взаимосвязи массы тела и факта беременности (ρ ₇ ²)	0,8±0,06 N=123	0,4±0,07 N=215	t=4,40>t _{0,001} =3,29 P<0,001
Количество эмбрионов, приходящихся на самку, абс. ед.	6,5±0,3	6,3±0,3	t=0
Доля размножающихся самок (беременных в данный момент), %	19,0±3,7	18,3±2,8	χ ² =1,76<χ _{0,05} ² =7,82 P<0,05

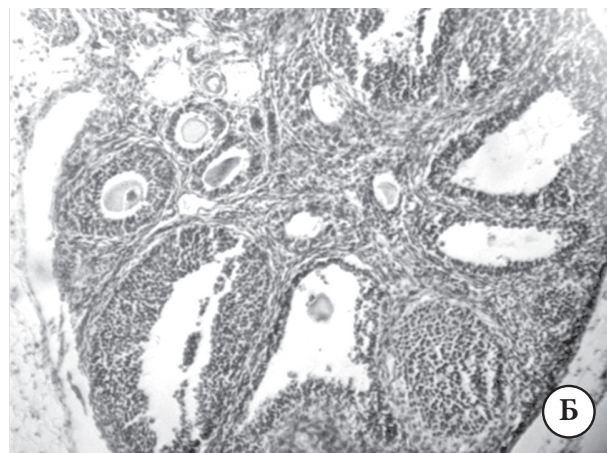
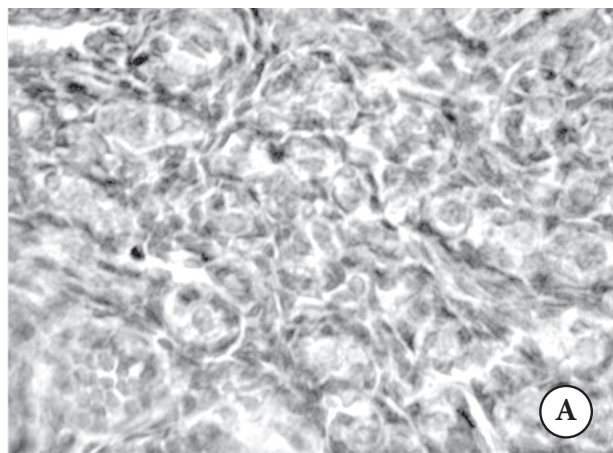


Рис. – Микропрепараты яичников неполовозрелых самок малой лесной мыши с разным уровнем дифференцировки яичников:

А – гипоплазия (×400); Б – гиперплазия (×100). Окр.: гематоксилин Майера и эозин

яичников (рис. А). Такие гонады характеризуются эмбриотипическим строением. Главный признак низкого уровня органоцифровки – незавершённость процессов формирования фолликулярного аппарата, когда в корковом веществе наблюдаются синцитиальные ассоциации овогоний. При этом происходит активное становление взаимоотношений эпителиоцитов сети яичника (будущих префолликулярных клеток), разрушающих синцитий, с овогониями. Значительный объём таких морфогенетических процессов в гонаде выражает их ведущий характер на данном этапе онтогенеза. Следует отметить, что в корковом веществе яичников с гипоплазией визуализируются и фолликулы более поздних этапов развития: первичные и вторичные. Но первичных фолликулов – единицы, а во вторичных фолликулах ещё даже не начался процесс образования полости, при этом они, как правило, подвергаются атрезии.

Несформированность пула примордиальных фолликулов – основной фактор ограничения вступления ово-соматических гистионов в большой рост, так как именно количественный состав покоящихся фолликулов определяет возможности поддержания фолликулогенеза.

На территориях, где условия обитания антропогенно трансформированы, практически все неполовозрелые самки, только что вышедшие на поверхность, характеризуются интенсификацией полового созревания, что обусловлено и выражается гиперпластическими процессами в половых железах.

В яичниках зверьков из СЗЗ ОГПЗ всегда присутствует группа преовуляторных фолликулов (малая лесная мышь – полиовуляторный вид), имеющих развитую полость, парящую яйцеклетку, иногда сформированную стигму, а также дифференцированные текальные эндокриноциты с признаками стероидогенной активности (рис. Б).

Дифференцировка эндокринных клеток покрышки третичных фолликулов свидетельствует о том, что яичник испытывает влияние фолликулостимулирующего гормона. Следовательно, у таких самок уже сформированы связи между центральными эндокринными органами и половыми железами и активна гипоталамо-гипофизарно-гонадная функциональная система. При этом большинство покоящихся фолликулов вступило в большой рост и в корковом веществе преобладают вторичные фолликулы на разных этапах развития, что подготавливает немедленное вступление самок в размножение после окончательного установления продуктивного фолликулогенеза. Такое соотношение этапов дифференцировки ово-соматических гистионов определяет исчерпание запаса примордиальных фолликулов и лимитирование репродуктивного потенциала самок.

Выводы. Полученные в настоящем исследовании данные по биологии репродукции малой лесной мыши позволили верифицировать новые

закономерности регуляции вовлечения самок в размножение в связи с конкретными феноменами участия в воспроизводстве.

Повышение степени гетерогенности средовых условий и уровня напряжения внешних факторов определяет ограничение возможностей воспроизводства. При этом наблюдается модулирование механизмов репродукции на всех биологических уровнях. Ведущее направление всего комплекса приспособительных процессов здесь – это поддержание стабильной численности. Основными условиями реализации показанных механизмов репродукции являются интенсификация полового созревания и протекция плодовитости, а также функционально-репродуктивной структуры группировок. На фоновой территории при избыточной плотности группировок малой лесной мыши активные механизмы воспроизводства контролируют поддержание оптимальной численности. При этом происходит ограничение вовлечения самок в размножение и подавление их репродуктивного потенциала, возрастает доля прохолостовавших самок, когда после овуляции оплодотворения не происходит.

Литература

1. Боков Д.А. Морфофункциональная характеристика органов репродуктивной системы грызунов в условиях техногенных загрязнений окружающей среды / Д.А. Боков, Е.В. Блинова, Е.В. Дзизенко, А.М. Абдильданова // Медицинская наука и образование Урала. 2008. № 4. С. 72.
2. Шевлюк Н.Н. Сравнительная морфофункциональная характеристика органов репродуктивной системы мелких млекопитающих в условиях антропогенной трансформации степных экосистем Южного Урала / Н.Н. Шевлюк, Е.В. Блинова, Д.А. Боков, Л.Л. Дёмина, Е.Е. Елина, О.А. Мешкова, М.Ф. Рыскулов // Морфология. 2013. № 5. С. 40–45.
3. Дёмина Л.Л., Боков Д.А. Оценка эколого-морфологических параметров мелких млекопитающих в условиях техногенного воздействия // Вестник Оренбургского государственного университета. 2007. № 12. С. 21–26.
4. Gilbert S.F. Developmental Biology. – Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc., 2003. 850 p.
5. Шевлюк Н.Н. Морфофункциональные особенности размножения мелких млекопитающих в условиях урбанизированной среды обитания на примере г. Оренбурга / Н.Н. Шевлюк, Е.В. Блинова, Д.А. Боков, Н.В. Обухова, Н.А. Сивожелезова, Л.Л. Дёмина, М.Ф. Рыскулов // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2014. № 2 (46). С. 201–203.
6. Боков Д.А. Параметры функциональной морфологии селезёнки мелких млекопитающих и оценка условий перестройки системы крови и иммунитета при действии факторов газоперерабатывающего производства // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2015. Т. 17. № 5 (2). С. 327–332.
7. Большаков В.Н. Популяционная экология мелких млекопитающих пойменных лесов реки Сакмары (Оренбургская область) / В.Н. Большаков, А.Г. Васильев, И.А. Васильева, М.В. Чибиряк // Вестник Оренбургского государственного университета. 2015. № 10. С. 104–107.
8. Обухова Н.В. Сравнительная эколого-морфологическая и функциональная характеристика органов репродуктивной системы позвоночных популяций, обитающих в зоне влияния предприятия чёрной металлургии / Н.В. Обухова, Н.Н. Шевлюк, О.А. Мешкова, Л.Н. Филатова // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2010. № 1 (28). С. 208–210.
9. Топурия Г.М. Экология и воспроизводство животных. М-во сельского хоз-ва Российской Федерации, ФГОУ ВПО «Оренбургский гос. аграрный ун-т». Оренбург, 2009. С. 23–27.
10. Ребезов М.Б., Топурия Г.М., Топурия Л.Ю. Экологические проблемы Южного Урала // Международный научно-исследовательский журнал. 2015. № 4-1 (35). С. 25–28.