

Коадаптация механизмов полового созревания самцов и самок малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811) при различной плотности элементарных популяций

Д.А. Боков, н.с., ФГБОУ ВО Оренбургский ГМУ

Половое созревание млекопитающих (в том числе грызунов) как экологическое явление выражает особенности вступления зверьков из

целостных функционально-репродуктивных групп в размножение [1–3]. Исходя из экологической трактовки половое созревание определяет уровень репродуктивной активности животных, воспроизводительные-динамические свойства

группировок при формировании их конкретной функционально-репродуктивной структуры, наконец, достижение необходимых параметров демографических процессов в элементарной популяции в пределах того или иного цикла (например, окологодного) [1, 2, 4–7].

Наступление половой зрелости – это этап онтогенеза, на котором животное становится фертильным. При этом на популяционном уровне фертильный потенциал связан с долей животных, способных к участию в размножении. Формирование таких долей всегда адаптивно: доли могут увеличиваться и потом вновь нарастать или также последовательно уменьшаться [7, 8]. При этом возникает вопрос: как же контролируется процесс формирования долей животных в популяции, способных принимать участие в размножении?

Лабильность накопления частот зверьков, принадлежащих к функционально-репродуктивным группам, способным к размножению особей, очевидно, обусловлена гетерогенным составом групп неполовозрелых животных, со сложной структурой и разновременной динамикой определения и становления репродуктивного потенциала зверьков [3, 9].

В основу анализа названных процессов, вероятно, целесообразно положить обоснование принципов взаимодействия популяционных параметров, что является в конечном итоге фактором активности соответствующих механизмов. Форма и природа (функциональная, корреляционная) связи параметров – сложное условие реализации конкретной популяционной репродуктивной стратегии.

Взаимодействие таких популяционных параметров, как доля функционально-репродуктивных групп, доля возрастно-онтогенетических групп, плотность элементарной популяции, доля мигрантов, доля отошедших зверьков, соотношение полов, абсолютная численность, статус вида в данном сообществе и пр., в конечном итоге и определяет особенности вступления зверьков в размножение – их половое созревание [1–3, 7, 9, 10].

Половое созревание животных – одновременно морфофизиологический процесс и активный механизм действия экологических закономерностей воспроизводства на уровне отдельных функционально-репродуктивных групп. Связь и соподчинение механизмов репродукции на разных уровнях (организменном и популяционном) имеет приспособительный характер, что в данном случае выражается в определении необходимых сроков вступления в размножение. Приспособительный феномен здесь – интенсивность полового созревания и соотношение его сроков с оптимальными для воспроизводства периодами в цирканнуальном цикле.

К сожалению, на сегодняшний день данная проблема не разработана в аспекте верификации принципиальных условий и механизмов воспроизводства при совместной адаптации функционально-репродуктивных групп самцов и самок. Кроме того, большой интерес представляют не только, собственно, параметры репродукции (как её экологические условия), но и регуляция полового созревания на уровне организма самцов и самок, развитие их репродуктивных систем, динамика органогенеза половых желёз и становления гипоталамо-гипофизарно-гонадной оси [11, 12].

Цель исследования – показать адаптивную взаимозависимость формирования функционально-репродуктивной структуры элементарных популяций малой лесной мыши с учётом распределения зверьков в различных половозрастных группах и специфики динамических параметров поддержания количественного состава популяций; обосновать физиологические механизмы полового созревания животных как фактора, определяющего эффективный диапазон долей зверьков, участвующих в размножении в конкретный период цирканнуального репродуктивного цикла.

Материал и методы исследования. Размножение малой лесной мыши (самцов и самок), особенности вовлечения зверьков в состав групп, поддерживающих воспроизводство, изучали в

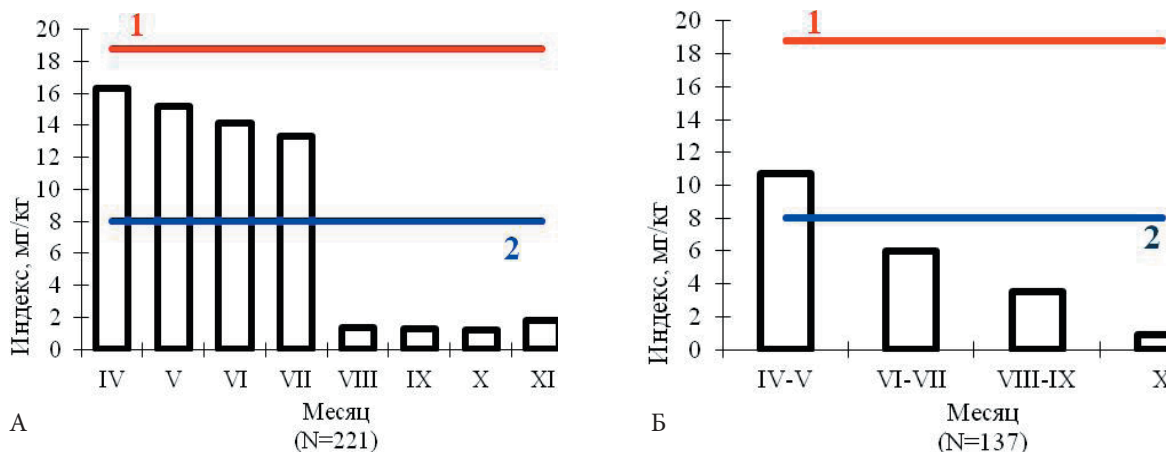


Рис. 1 – Изменение популяционных параметров массы семенника для всех выделенных весовых категорий самцов в целом в течение года. А – СЗЗ ОГПЗ, Б – контроль:
1 – верхняя граница индекса половозрелости; 2 – нижняя граница индекса половозрелости

элементарных популяциях, которые населяют местообитания с различным уровнем пессимизации средовых условий. Это лесополосы, расположенные в санитарно-защитной зоне Оренбургского газоперерабатывающего завода (СЗЗ ОГПЗ), а также в агроценозах Сракташского района Оренбургской области (контрольные территории). В зоне влияния газзавода изменён ценотический статус вида малая лесная мышь (сверхдоминант), снижены параметры физиологических процессов, нарушена динамика развития [1, 13]. Очевидно, что названные условия определяют новые закономерности популяционной трансформации и онтогенеза зверьков. Это является основой неэффективности механизмов поддержания необходимого количественного состава группировок. Установлено, что относительное обилие зверьков в СЗЗ ОГПЗ составило $27,0 \pm 1,1$, а в контроле – $43,8 \pm 2,0$ особи на 100 ловушко-суток ($P < 0,001$). Всего было отработано 2325 и 1073 ловушко-суток в СЗЗ ОГПЗ и контроле соответственно. Обследование местности осуществляли методом линейного трансекта. В ночное время экспонировались по 50–100 давилок Геро со стандартной приманкой. Полевые исследования проводили с апреля по ноябрь включительно в 2004–2009 гг. Соотношение

полов в сравниваемых популяциях было сдвинуто в сторону самцов. На фоновой территории данная тенденция была выражена в наибольшей степени, хотя и недостоверно ($P > 0,05$). В частности, доля самцов в контроле почти на 25% превышала долю самок (в СЗЗ – не более 10%).

Половое созревание и уровень репродуктивного потенциала зверьков изучали на основе верификации этапа органоидифференцировки гонад.

Для гистологических исследований половые железы самцов и самок подвергли стандартной обработке. Серийные гистологические срезы окрашивали гематоксилином Майера и эозином. Для морфометрии тканевых элементов использовали сетку Автандилова и винтовой окуляр-микрометр.

Все количественные данные (популяционные и гистогенетические параметры) обработали статистически. Уровень значимости принят на интервале 0–5%.

Результаты исследования. Анализ участия в размножении самцов – непростая задача. Косвенными методами являются расчёт относительной массы семенника (его индекса) и оценка возраста животного на основе определения его принадлежности к конкретному классу в распределении массы тела самцов в популяции. Оба метода требуют изначально-

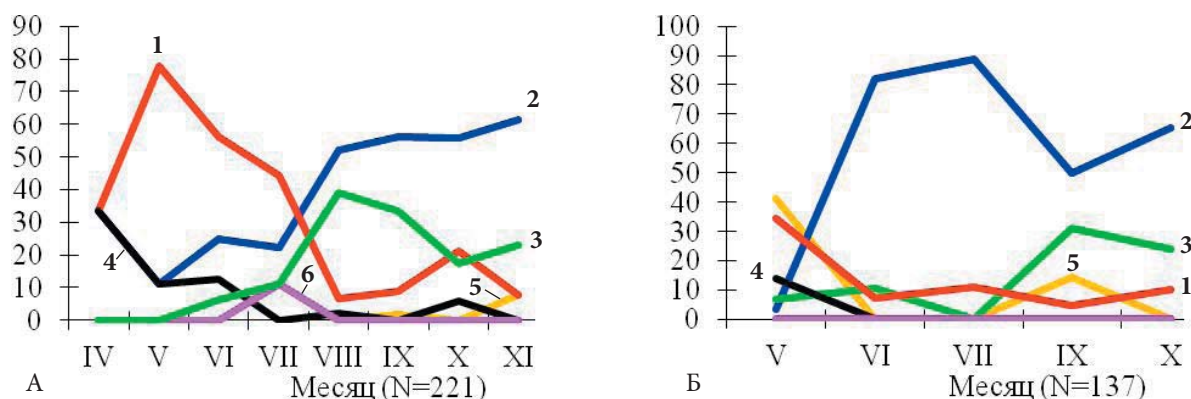


Рис. 2 – Самцы малой лесной мыши. Распределение по весовым категориям и его структура в течение года. А – СЗЗ ОГПЗ. Б – контроль. Количество особей (доли, %) по месяцам: 1 – самцы с массой тела 20,6–25,5 г; 2 – 15,6–20,5 г; 3 – 10,6–15,5 г; 4 – 25,6–30,5 г; 5 – до 10,5 г; 6 – более 30,6 г

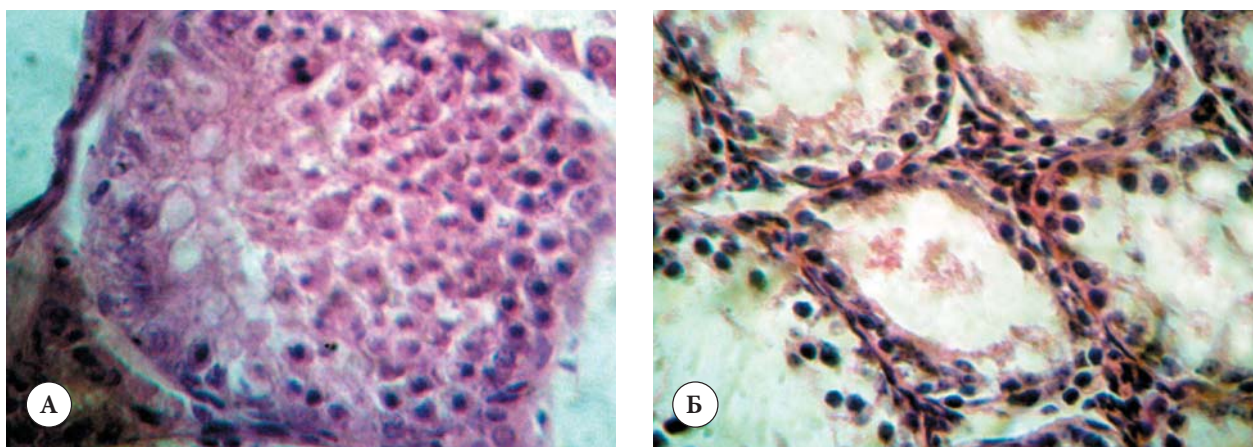


Рис. 3 – Блокада развития половых клеток (А) и асперматогенез (Б) у половозрелого самца и неполовозрелого самца *subadultus* соответственно на фоновой территории. Окр.: гематоксилин Майера и эозин. Увел.: $\times 400$

ной гистологической верификации уровня сперматогенной и эндокринной активности семенников для конкретного вида мелких млекопитающих.

Для самцов малой лесной мыши таким образом были установлены предельные значения интервала индекса семенника, соответствующие границам половозрелости и являющиеся её морфофункциональным критерием (рис. 1).

На графиках также видно, что наиболее репродуктивно активными месяцами в течение года для самцов являются весенние и начало лета. С середины лета репродуктивный потенциал самцов заметно снижается.

Половозрелыми оказываются самцы разных весовых категорий (рис. 2). При этом распределение частот выделенных классов массы тела в сравниваемых группировках характеризуется рядом особенностей. Во-первых, на фоновой территории резко снижена доля самцов с наибольшей массой тела: зверьки с весом более 30,6 г (6-я линия графика (лгр) не вылавливались вовсе, а вероятность обнаружения на местности зверьков с массой тела 25,6–30,5 г падала до нуля начиная с июня (4 лгр). Зверьки с наименьшей массой тела (только что вышедшие на поверхность) в СЗЗ начали обнаруживаться на статистически значимом уровне начиная лишь с сентября (5 лгр). В целом в элементарных популяциях контрольных местообитаний встречаются более молодые самцы. Во-вторых, очевидна многомесячная инертность возрастнo-онтогенетической структуры группировок в СЗЗ. Формирование групп сеголеток, принадлежащих последовательно появляющимся в популяции когортам (2 и 3 лгр), идёт медленно, и смена поколений (с массовым отходом перезимовавших самцов) наблюдается лишь в августе. В контроле наибольшая доля всегда у самых молодых (2 и 5 лгр).

В мае на фоновой территории доминируют когорты весенних сеголеток, а начиная с июня,

видимо, они же, но уже в составе другой весовой группы. В-третьих, в СЗЗ ОГПЗ очевидна значимая роль мигрантов в формировании весенних групп репродуктивно активных самцов.

Опираясь на данные о возрастнo-онтогенетической структуре (распределение весовых категорий) и цирканнуальной динамике индекса семенника, можно констатировать, что относительная масса семенника в контроле в весенние месяцы и в начале лета сильно занижена. При этом на фоновой территории последовательно преобладает группа самцов с массой тела 15–20 г (2 лгр), которые формируют группу зверьков, поддерживающих воспроизводство и имеющих достаточный фертильный потенциал.

Обнаруженное противоречие объясняется фактами блокады сперматогенной активности в гонадах, опустошения извитых семенных канальцев, а также придатков семенников и соответственным снижением их индекса. Данное явление наблюдается как у половозрелых самцов, так и у зверьков на этапе активного полового созревания (рис. 3).

На техногенно преобразованной территории у сеголеток летних и тем более осенних генераций половое созревание не наблюдается. Во второй половине лета и осенью у самцов с массой тела, соответствующей соматометрическим параметрам половозрелых зверьков, гонады имеют такое строение, когда в извитых семенных канальцах визуализируется 2–3 слоя фолликулярного эпителия и единичные, митотически неактивные недифференцированные сперматогонии.

К самкам описанные методы косвенной оценки возрастного периода онтогенеза не применимы, так как масса их тела изменяется на этапах беременности, а масса яичника зависит от наличия жёлтых тел, их количества и размеров (вариабельные параметры). Но наличие беременности, плацентарных пятен или жёлтых тел прямо указывает на участие самки в размножении (рис. 4).

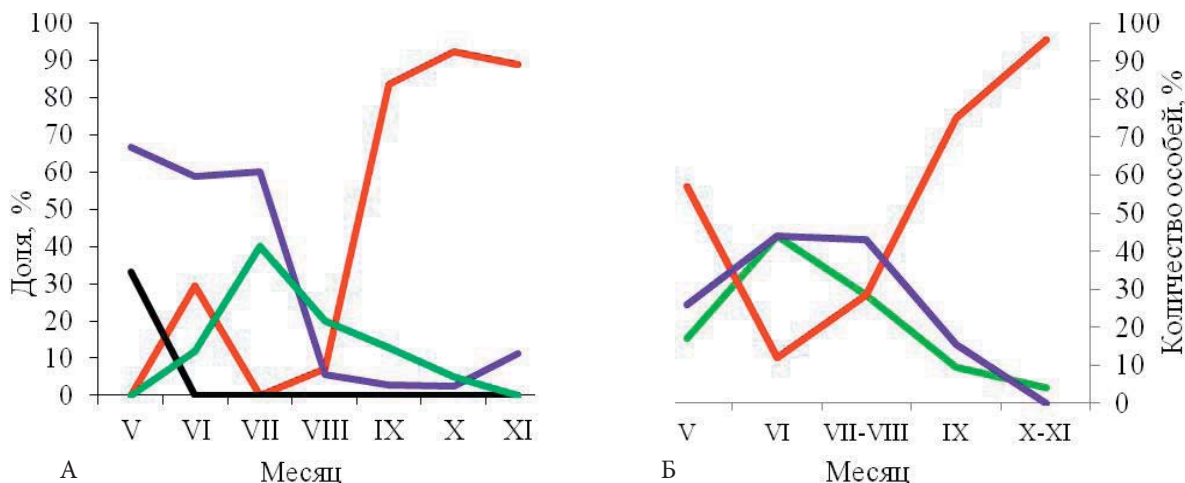


Рис. 4 – Структура участия самок в размножении. А – СЗЗ ОГПЗ, Б – контроль:
 1 – первый раз беременные; 2 – никогда не принимавшие участие в размножении; 3 – беременные, неоднократно принимавшие участие в размножении; 4 – не беременные, но с плацентарными пятнами

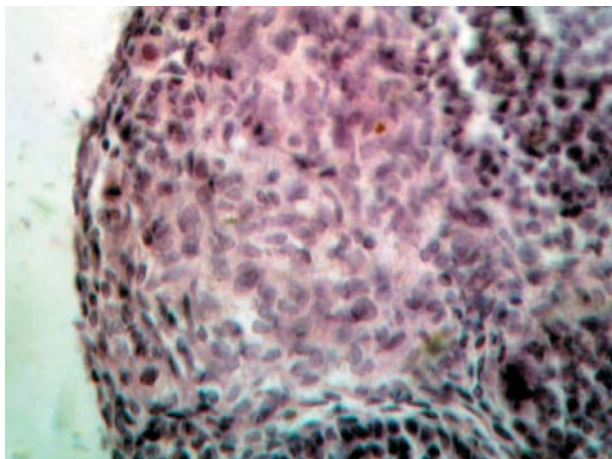


Рис. 5 – Эндокринная железа в корковом веществе яичника неполовозрелой самки. Окр.: гематоксилин Майера и эозин. Увел.: ×400

Из приведённых на графиках распределений функционально-репродуктивных групп самок на этапах цирканнуального популяционного цикла видно, что статистически значимые частоты группы самок беременных, неоднократно принимавших участие в размножении, определяются только в СЗЗ ОГПЗ (3 лгр). Пики накопления долей самок не беременных, но с плацентарными пятнами (отразмножившихся) по месяцам не совпадают. В контроле пик возникает на месяц раньше (4 лгр).

В мае на неблагоприятной территории все 100% выловленных самок оказались беременными (1 и 3 лгр), тогда как в интакте – не более 30%. Обращает на себя внимание тождественная в обеих популяциях особенность наличия фазы плато в накоплении долей первый раз беременных самок (1 лгр). При этом в СЗЗ ОГПЗ данные доли поддерживаются на большем в два раза уровне. Фаза плато на фоновой территории соответствует этапу увеличения частот групп неполовозрелых самок. В импакте, напротив, фаза плато соответствует такому изменению долей неполовозрелых самок, когда они не вылавливались (вероятность равна нулю).

Приведённые данные о группах самок с тем или иным статусом участия в размножении демонстрируют факты их быстрого полового созревания и пролонгированного периода онтогенеза, когда зверьки способны неоднократно размножаться. В контроле доля первый раз беременных самок всегда ниже, при сохранении положительных частот неполовозрелых (или прохолостовавших) самок. С учётом условия о высокой плотности элементарной популяции в контрольной зоне можно предположить об активности механизмов, ограничивающих половое созревание зверьков на фоновой территории.

Использование гистологических методов анализа яичников позволило получить данные, которые однозначно свидетельствуют о блокаде полового созревания инфантильных самок (рис. 5).

В корковом веществе половых желёз таких самок наблюдается массовая деструкция герминативных

структур (от примордиальных до третичных фолликулов), соматические элементы которых претерпевают железистый метаморфоз. При этом в корковом веществе яичника образуется множество различных по размеру желёз, видимо, гомологичных жёлтым телам, продуцирующих прогестерон, подавляющий фолликулогенез и ограничивающий влияние гипоталамо-гипофизарного комплекса.

Вывод. Полученные в настоящем исследовании данные продемонстрировали сходство тенденций в определении интенсивности и уровня полового созревания самцов и самок малой лесной мыши при различной плотности элементарных популяций на техногенно преобразованной и экологически благоприятной территориях. Обнаруженные тенденции имели очевидно приспособительный характер и соответствовали более раннему весеннему вступлению в размножение самцов и самок в санитарно-защитной зоне и активному (физиологически регулируемому) подавлению процесса полового созревания в местообитаниях с относительно высокой плотностью населения.

Литература

1. Боков Д.А., Неверова П.С. Новые данные о регенерации семенников малой лесной мыши (*Sylvemus uralensis*) // Морфология. 2016. № 3. С. 38–39.
2. Боков Д.А. Характеристика взаимоотношений половых клеток и sustentоцитов в условиях дегенеративной, адаптивной и регенераторной трансформации сперматогенного эпителия семенников / Д.А. Боков, Н.Н. Шевлюк, Е.Ж. Бекмухамбетов, Т.А. Джаркенов, А.А. Мамырбаев, Т.Ж. Умбетов, Н.В. Обухова // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2016. № 4 (60). С. 228–231.
3. Щипанов Н.А., Шилова С.А., Смирин Ю.М. Структура и функции различных поселений лесной мыши (*Apodemus uralensis*) // Успехи современной биологии. 1997. Т. 117. Вып. 5. С. 624–639.
4. Байтиминова Е.А., Мамина В.П., Жигальский О.А. Размножение европейской рыжей полёвки (*Myodes glareolus: Rodentia*) в условиях естественных геохимических аномалий // Журнал общей биологии. 2010. № 2. С. 176–186.
5. Быков А.В. Типы жизненных стратегий популяций лесной мыши в полупустыне Заволжья // Экология. 1987. № 3. С. 57–63.
6. Исаев С.И., Покаржевский А.Д. Рост и половое созревание лесных мышей при повышенном содержании ⁹⁰Sr в биогеоценозе // Экология. 1978. № 3. С. 64–68.
7. Лукьянов О.А., Лукьянова Л.Е. Демография и морфофизиология мигрирующих и осёдлых особей рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780) // Экология. 1997. № 2. С. 13–138.
8. Мамина В.П., Жигальский О.А. Репродуктивные потери у мелких млекопитающих: роль самок и самцов // Доклады Академии наук. 2009. № 4. С. 1–3.
9. Маклаков К.В., Оленев Г.В., Кряжмский Ф.В. Типы онтогенеза и территориальное распределение мелких грызунов // Экология. 2004. № 5. С. 366–374.
10. Колчева Н.Е. Заметки по морфологии и систематике лесной мыши, обитающей на Урале // Вестник Оренбургского государственного университета. 2006. № 4. Приложение. С. 67–69.
11. Боков Д.А. Интерстициальный эндокринный аппарат семенников экспериментальных животных в условиях хромозомной интоксикации / Д.А. Боков, Е.В. Ермолина, М.В. Семёнова, А.И. Смолягин, А.А. Стадников // Гигиена и санитария. 2014. № 4. С. 100–104.
12. Боков Д.А. Экспериментальное моделирование токсикогенной патологии эмбриогенеза: экологические аспекты / Д.А. Боков, П.С. Неверова, М.П. Обидченко, М.А. Сеньчукова, Н.Н. Шевлюк // Вестник Оренбургского государственного университета. 2015. № 10. С. 203–207.
13. 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.