

6. **Песенко Ю. А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука, 1982. – 287 с.
7. **Проскурина Н. С.** Еще один подход к сопряженному анализу хорологической структуры растительного покрова и населения мышевидных грызунов // Экология. – 1986. – № 6. – С. 14-20.
8. **Смулов А. В.** Новый тип статистического распределения и его применение в экологических исследованиях // Зоологический журнал. – 1975. – Т. 54, № 2. – С. 283-289.
9. **Флинт В. Е.** Пространственная структура популяций млекопитающих. – М.: Наука, 1977. – 183 с.
10. **Шенброт Г. И.** Экологическая ниша: методы изучения // Методы исследования в экологии и этологии. – Пушкино, 1986. – С. 76-93.
11. **Mazurkiewicz M.** Factors influencing the distribution of the bank vole in forest habitats // Acta theriol. – 1994. – Vol. 39, N 2. – P. 113-126.
12. **Morris D. W.** Patterns and scale of habitat use in two temperate zone small mammal faunas // Can. J. Zool. – 1984. – Vol. 62, N 8. – P. 1540-1547.

Надійшла до редколегії 20.04.03.

УДК 591.444: 599.322.2: 591.526

Ю. Н. Олейник

Одесский национальный университет им. И. И. Мечникова

**МОРФО–ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ
ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ КРАПЧАТОГО СУСЛИКА
SPERMOPHILUS SUSLICUS (MAMMALIA, RODENTIA)
В ПОСЕЛЕНИЯХ РАЗНОЙ ПЛОТНОСТИ**

Установлено, що збільшення щільності населення ховрахів супроводжується зміною цілого ряду показників функціональної активності щитовидної залози і, насамперед, висоти тироцитів. Адаптивна відповідь щитовидної залози статевонезрілих ховрахів в умовах високої щільності населення визначається зміною розмірів фолікулів. У дорослих особин відповідна реакція залози на збільшення щільності населення пов'язана, насамперед, зі зміною розмірів тироцитів і їхніх ядер, а також числа резорбційних вакуолей.

Введение

Антропогенное освоение территории, особенности севооборота, включающего в себя посевы многолетних трав, приводит к распаду старых и возникновению новых поселений крапчатого суслика. Новые поселения основаны сусликами, происходящими из разных частей одного, а иногда и нескольких поселений. Тем самым, определяется генетическая разнокачественность молодых поселений, повышенная по сравнению с материнскими колониями [7], появление потомства более крупных размеров, увеличение плодовитости. При достижении высокой плотности населения происходит снижение величины выводков и мельчание животных. Происходящие в процессе нарастания и стабилизации численности изменения размеров и плодовитости самок являются внешним выражением качества поселений [7; 16], совпадая с аналогичными изменениями у других млекопитающих в ходе динамики численности.

Формирование внешних проявлений нового качества группировок зависит от функционирования различных систем внутренних органов организма [15]. В качестве

одной из таких систем, действующих на уровне организма и в тоже время влияющий на динамические характеристики популяции, может рассматриваться эндокринный комплекс [4; 12] и, в частности, система «гипофиз – щитовидная железа» [13]. Исследование адаптационных изменений щитовидной железы крапчатого суслика в поселениях, находящихся на разных стадиях развития, позволит сделать более обоснованные выводы о характере взаимодействия между экологическими факторами и реакциями отдельных органов, взаимосвязи тканевого и надорганизменных уровней организации.

Материал и методы исследования

Материалом настоящей работы послужили щитовидные железы крапчатого суслика, извлеченные у животных в течение 15 минут после гибели и зафиксированные в жидкости Буэна. Для выявления границ тироцитов, ядер клеток, резорбционных вакуолей, границ тиреоидных фолликулов, стромы щитовидной железы использована методика многоцветной окраски по Н. З. Слинченко [10].

Всего исследованы железы от 195 особей крапчатого суслика, отловленных в период гона. Относительная плотность изученных популяций составляла 30–300 экз./га. Плотность населения определяли по числу жилых нор на учетных площадках в наиболее заселенных сусликами участках. Статистическую обработку полученных данных проводили по стандартным методикам [6].

Результаты и их обсуждение

Формирование структурных и дефинитивных характеристик органов и раннее программирование метаболизма у потомства во многом зависят от состояния материнского организма в критические периоды развития эмбрионов [11]. У копытных леммингов уже в пренатальный период отмечается зависимость развития морфо-функциональных особенностей щитовидной железы от стадии популяционного цикла [14].

В возрасте 20 суток у молодых крапчатых сусликов, родившихся в виварии от самок, отловленных на последних стадиях беременности в поселениях с разной плотностью населения, морфо-функциональные параметры щитовидной железы существенно не отличаются.

Выход молоди из гнезда сопровождается увеличением контактов со взрослыми сусликами. При этом поселения высокой плотности характеризуются ускорением процесса расселения молоди, конкуренцией за норы между молодыми сусликами и повышенной агрессивностью взрослых при защите своих индивидуальных участков [9]. В таких поселениях агонистическое поведение выступает в роли сильного стрессора. С. К. Гупта с соавт. [18] показали, что у животных, на которых направлены агрессивные действия, существенно уменьшается высота тироцитов.

У молодых особей крапчатого суслика расселение и освоение территории (второй месяц постнатального развития) в условиях повышенной относительной плотности населения сопровождается уменьшением показателей функциональной активности щитовидной железы. При относительной плотности населения 60 экз./га щитовидная железа крапчатого суслика характеризуется более высокими средними значениями высоты тироцитов, размеров их ядер, чем в поселениях с большей плотностью населения. В щитовидной железе сусликов, добытых в поселениях с относительной невысокой плотностью населения, большую часть занимают участки, имеющие мелкофолликулярную структуру. Все это может рассматриваться как свидетельство более высокой функциональной активности железы по сравнению с результатами, полученными при исследовании железы сусликов из поселений с отно-

сительной плотностью до 170 экз./га. Однако на этом этапе постнатального развития сусликов для большинства гистостереометрических показателей активности щитовидной железы, за исключением числа тироцитов в фолликуле, статистическая значимость различий не установлена.

Спустя месяц после завершения расселения молодняка в щитовидной железе сусликов, обитающих в условиях более высокой плотности, наблюдается увеличение на 16 % числа клеток эпителия, выстилающих фолликулы. Возрастает изменчивость параметров, характеризующих размеры фолликулов. Чаще начинают регистрироваться крупные фолликулы сложной конфигурации. При отсутствии существенных изменений высоты тироцитов, это можно рассматривать как компенсаторную реакцию органа, направленную на сохранение относительно высокой функциональной активности железы в условиях повышенной плотности населения. Анализ гистостереометрических параметров свидетельствует о большей активности органа в условиях низкой плотности населения крапчатого суслика.

У половозрелых сусликов с повышением плотности группировок наблюдается тенденция к уменьшению величины некоторых параметров щитовидной железы: высоты тироцитов, числа тироцитов в фолликуле, размера фолликулов (табл. 1; рис. 1).

Таблица 1

Морфометрические параметры щитовидной железы половозрелых самцов крапчатого суслика в поселениях с разной плотностью населения

Параметр ¹	Плотность популяции, экз./га							
	40 (n=18)		60 (n=40)		200 (n=18)		300 (n=8)	
	X	δ	X	δ	X	δ	X	δ
<i>H</i>	8,8±0,4	1,7	8,6±0,2	1,1	8,1±0,2	0,9	7,6±0,4	1,2
<i>D</i>	6,2±0,1	0,3	6,1±0,0	0,3	6,1±0,0	0,2	6,1±0,2	0,6
<i>d</i>	5,0±0,1	0,4	5,0±0,0	0,3	4,7±0,1	0,4	4,9±0,2	0,7
<i>F</i>	87,4±3,5	14,7	90,2±2,6	16,4	88,2±2,3	9,7	75,3±5,2	14,6
<i>f</i>	57,8±2,7	11,6	63,1±1,9	12,0	61,7±2,0	14,4	56,6±3,8	10,9
<i>n</i>	21,4±1,0	4,0	22,1±0,8	5,0	22,7±1,0	4,2	17,8±2,1	4,7
<i>N</i>	5,7±0,9	3,6	6,7±0,6	3,6	8,0±0,9	4,2	3,6±0,5	1,5

Примечание: ¹ *H* – высота тироцита; *D* – большой диаметр ядра тироцита; *d* – меньший диаметр ядра тироцита; *F* – большой диаметр фолликула; *f* – меньший диаметр фолликула; *n* – число тироцитов в фолликуле; *N* – число резорбционных вакуолей.

Число резорбционных вакуолей в щитовидной железе крапчатого суслика при плотности поселения 300 экз./га уменьшается почти вдвое (на 46 %) по сравнению с аналогичным показателем у сусликов, обитающих при существенно меньшей плотности (60 экз./га). Расчеты относительного объема стромы, коллоида и эпителия в щитовидной железе сусликов из поселений высокой плотности показали некоторое увеличение объемной доли коллоида (с 27 % до 33 %) в фолликулах железы.

Интрафолликулярный коллоид плотный, в отдельных фолликулах принимает слоистый вид. Относительный объем эпителия в железе уменьшается примерно на четверть (24 %) в тех поселениях, где плотность сусликов составляет 200 экз./га и более. Одновременно с этим наблюдается процесс уменьшения числа тироцитов в фолликуле (примерно на 20 %), сопровождающийся уменьшением высоты тироидного эпителия.

Щитовидная железа у сусликов, обитающих в условиях более высокой плотности населения, приобретает преимущественно мелкофолликулярную структуру.

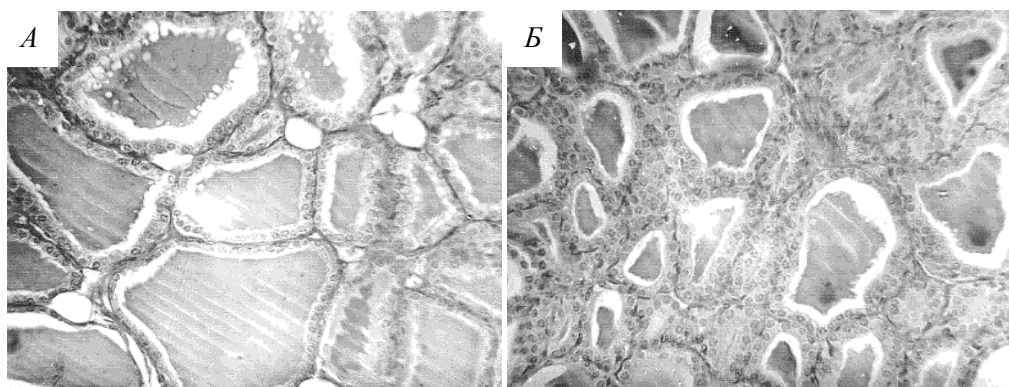


Рис. 1. Щитовидная железа половозрелого самца крапчатого суслика: *A* – поселение с плотностью 300 экз./га (невысокий эпителий, плотный интрафолликулярный коллоид); *B* – поселение с плотностью 100 экз./га (высокий эпителий); окр. по Н. З. Слинченко; ув. $\times 40$

Влияние плотности поселения на параметры щитовидной железы крапчатого суслика, начиная с раннего постнатального периода, подтверждается и результатами однофакторного дисперсионного анализа (табл. 2).

Таблица 2

Влияние плотности населения на показатели активности щитовидной железы крапчатого суслика на разных этапах его постнатального развития (по результатам однофакторного дисперсионного анализа, значения критерия *F*)

Параметр ¹	Возраст			
	1 месяц (<i>n</i> =23)	2 месяца (<i>n</i> =47)	3 месяца (<i>n</i> =37)	>10 месяцев (<i>n</i> =88)
<i>H</i>	0,16	8,35	19,88 ^{***}	2,39 [*]
<i>D</i>	0,01	0,40	0,16	5,74 ^{***}
<i>d</i>	4,47 [*]	3,32	4,19 [*]	5,97 ^{***}
<i>F</i>	1,77	4,58 [*]	4,86 [*]	1,22
<i>f</i>	3,28	4,20 [*]	4,75 [*]	0,83
<i>n</i>	9,53 [*]	11,92 ^{**}	3,42	1,04
<i>N</i>	0,46	0,60	0,15	2,60 [*]

Примечание: ¹ – обозначения те же, что в табл. 1; * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$.

Судя по полученным данным, у сусликов, находящихся еще на стадии активного роста (2–3 месяца постнатального развития), изменения плотности популяции вызываются не только на высоте тироцитов, но и на размерах фолликулов, числе тироцитов, выстилающих фолликулы (соответственно $F=4,58$ и $F=11,92$; при $p < 0,05$). У половозрелых самцов крапчатого суслика щитовидная железа реагирует на флуктуации плотности населения по-иному: изменяются высота тироцитов, размеры их ядра, а также число резорбционных вакуолей (табл. 2).

У половозрелых сусликов показатели активности щитовидной железы и плотность поселения характеризуются относительно слабой корреляционной зависимостью этих параметров друг от друга (от $r=0,23$ до $r = 0,50$, при $p < 0,05$). При плотности популяции не больше 100 экз./га наиболее сильные корреляционные связи с численностью сусликов характерны для высоты тироцитов и размеров их ядра. Увеличение плотности населения до 170–300 экз./га приводит к формированию иной системы корреляционных связей между численностью и морфометрическими показателями функциональной активности железы взрослых сусликов: плотность населения сусликов достоверно коррелирует с размерами фолликулов, числом тироцитов и

резорбционных вакуолей в фолликуле. Аналогичным образом на существенное увеличение плотности населения сусликов реагирует и щитовидная железа неполовозрелых особей.

Таким образом, структура корреляционных связей между показателями активности щитовидной железы и плотностью группировок динамически изменяется: при низкой и средней плотности поселения в адаптивном ответе щитовидной железы ведущая роль принадлежит таким показателям как высота тироцита и размеры его ядра, а при высокой – размерам фолликулов и числу выстилающих их тироцитов. Уменьшение парафолликулярной ткани, объема фолликулярного эпителия в паренхиме железы в сочетании с незначительной высотой тироцитов отражает процесс угнетения тиреоидной функции в условиях высокой плотности населения. Полученные нами результаты совпадают с данными о влиянии численности, фаз популяционного цикла на функциональную активность щитовидной железы половозрелых особей других видов млекопитающих [1; 15].

Ослабление функциональной активности щитовидной железы половозрелых сусликов, вероятно, связано с напряженностью, возникающей при внутривидовых контактах вследствие присущей сусликам территориальности [7], проявление которой в некоторых случаях может приводить к гибели особей [20]. При совместном содержании в клетках отдельные самцы крапчатого суслика смертельно травмировали других особей [8].

Не исключено, что в условиях высокой плотности поселения из-за уменьшения размеров индивидуальных участков [3] такого рода взаимодействия будут встречаться чаще, чем в разреженных группировках. Возникающее у сусликов возбуждение или оборонительное поведение приводит к уменьшению способности щитовидной железы воспринимать йод и, как следствие, уменьшается продукция ее гормонов. Длительное сохранение агрессивных взаимодействий (хронический стресс) приводит к уменьшению объемной плотности и высоты эпителиальной выстилки аденомеров, а также среднего объема ядер тироцитов [5]. К снижению активности щитовидной железы приводят и травмы, получаемые зверьками в результате агрессивного поведения [2].

С увеличением плотности поселения наблюдается ухудшение поедаемости корма, уменьшение прироста массы тела сусликов. Результатом этого может стать появление потомства с существенно меньшими размерами тела, с различными нарушениями метаболических реакций [11], способствующими появлению различных болезней и ускоряющими старение.

Полученные нами данные свидетельствуют о меньших значениях экстерьерных признаков у половозрелых сусликов из поселений с большей плотностью населения. Уменьшение потребления корма, частичное голодание вызывают снижение уровня гормональной активности щитовидной железы [19]. Расстройство физиологических реакций организма, связанное с усвоением пищи, у самцов крапчатого суслика из поселений с высокой плотностью могут служить причиной гибели в весенний период [8]. В совокупности с внутривидовыми контактами это, несомненно, сказывается на уменьшении численности поселений крапчатого суслика.

Выводы

Полученные результаты позволили выявить некоторые закономерности в реакции щитовидной железы крапчатого суслика на увеличение плотности населения в его группировках. Адаптивный ответ щитовидной железы как неполовозрелых, так и взрослых сусликов в условиях высокой плотности населения определяется изменени-

ем размеров фолликулов, числа и высоты, составляющих их тироцитов. При низкой и средней численности у взрослых особей наиболее существенны изменения размеров тироцитов и их ядер, а также числа резорбционных вакуолей.

Библиографические ссылки

1. **Ахметов И. З.** Эколого-физиологические особенности грызунов в искусственных популяциях различной численности // *Экология*. – 1986. – № 1. – С. 48-55.
2. **Ахметов И. З.** Щитовидная железа при эмоциональном и болевом стрессе: [К изучению особенностей физиологии животных] // *Науч. докл. высш. шк. Биол. науки*. – 1987. – № 1. – С. 54-59.
3. **Варшавский С. Н.** Некоторые особенности внутривидовых отношений у сусликов и их экологическое значение // *Вопросы экологии*. – Т. 2. – К., 1957. – С. 12-25.
4. **Дэвис Е. Д., Кристиан Д. Д.** Популяционная регуляция у млекопитающих // *Экология*. – 1976. – № 1. – С. 15-31.
5. **Красноперов Р. А., Глумова В. А., Рящиков С. Н., Прошутина Н. Э.** Влияние хронического экспериментального стресса и эндогенных опиоидов на гистофизиологические параметры щитовидной железы // *Бюл. эксп. биол. и мед.* – 1992. – Вып. 1. – С. 33-35.
6. **Лакин Г. Ф.** Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
7. **Лобков В. А.** Крапчатый суслик северо-западного Причерноморья: биология, функционирование популяций. – Одесса: Астропринт, 1999. – 272 с.
8. **Лобков В. А.** Изменения численности и половой структуры поселений крапчатого суслика (*Citellus suslicus*) в весенний период // *Зоологический журнал*. – 1991. – Т. 70, № 10. – С. 114-122.
9. **Лысикова Н. Н.** Влияние плотности населения на характер взаимодействий у горного суслика в период расселения молодых // *Коммуникативные механизмы регуляции популяционной структуры у млекопитающих*. – М., 1988. – С. 73-75.
10. **Слинченко Н. З.** Быстрая и прочная окраска соединительной ткани, гиалина, фибрина и фибриноидов // *Архив патологии*. – 1964. – № 2. – С. 84.
11. **Тимофеева Н. М., Гордова Л. А., Егорова В. В., Никитина А. А.** Ограничение белка в питании беременных самок приводит к нарушению функционирования ферментных систем пищеварительных и непищеварительных органов у потомства // *Бюл. экспер. биол. и мед.* – 2003. – Т. 135, № 2. – С. 136-139.
12. **Ткачев А. В.** Роль нейроэндокринных факторов в саморегуляции численности популяции // *Экология*. – 1976. – № 2. – С. 30-35.
13. **Ткачев А. В., Беруль И. В., Чернявский Ф. Б.** Структура щитовидной железы леммингов в связи с сезонностью и численностью популяции // *Экология*. – 1980. – № 2. – С. 67-73.
14. **Хлыновская И. В.** Общие закономерности развития щитовидной железы копытных леммингов о. Врангеля в динамике популяционного цикла // *Архив анат., гистол. и эмбриол.* – 1990. – № 4. – С. 80-95.
15. **Чернявский Ф. Б., Ткачев А. В.** Популяционные циклы леммингов в Арктике: Экологические и эндокринные аспекты. – М.: Наука, 1982. – 164 с.
16. **Шварц С. С.** Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения // *Зоологический журнал*. – 1963. – Т. 42, № 3. – С. 417-433.
17. **Шилов И. А.** Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. – М.: Наука, 1977. – 261 с.
18. **Gupta S. K., Bhat G., Maiti B. R.** Thyroid gland responses to intermale aggression in an inherently aggressive wild rat // *Endocrinology*. – 1982. – Vol. 280, N 3. – P. 350-352.
19. **Morten R., Jacobsen E.** Seasonal changes in growth rate, feed intake, growth hormone, and thyroid hormones in young male reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) // *Can. J. Zool.* – 1982. – Vol. 260, N 1. – P. 15-23.
20. **Sherman P. W., Morton M. L.** Demography of Belding's ground squirrels // *Ecology*. – 1984. – Vol. 265, N 5. – P. 1617-1628.

Надійшла до редколегії 24.04.03.