

УДК 591.444:599.322.2

Ю. Н. Олейник, канд. биол. наук, доц.
Одесский национальный университет им. И. И. Мечникова,
кафедра зоологии
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65026, Украина

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ САМЦОВ КРАПЧАТОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS SUSLICUS* GULD.)

Установлено, что сезонные изменения структуры щитовидной железы тесно связаны с процессами жизнедеятельности (спячкой, размножением, линькой). Динамика изменений морфометрических параметров железы свидетельствует об увеличении активности органа с момента пробуждения к концу 2-го месяца периода активности. У самцов крапчатого суслика в этот период наблюдается интенсификация процесса линьки, начинается строительство зимних нор.

Ключевые слова: щитовидная железа, крапчатый суслик, сезонность.

Большинство авторов, подчеркивая своеобразие сезонных изменений щитовидной железы зимоспящих, отмечают максимальный уровень активности органа в период активности и минимальный — во время зимней спячки. Вместе с тем одни авторы указывают на максимум функции к моменту пробуждения (краснощекий и тринадцатиполосный суслик) [1, 2], другие — в первые дни после пробуждения (желтый суслик) [3], третьи — фиксировали наибольшую высоту тиреоидного эпителия спустя 1,5—2 месяца после пробуждения (суслик Ричардсона) [4]. Некоторые исследователи регистрировали морфологические признаки, свидетельствующие о максимуме функции щитовидной железы, в период зимней спячки [5].

Разноречивость данных о сезонных изменениях щитовидной железы связана, по-видимому, не только с различными методиками или продолжительностью исследования, но и "... изучением отдельных видов без учета популяционных, экологических и физиологических особенностей" [6]. Для зимоспящих весна, например, включает период пробуждения, гона, беременности и лактации, жиронакопления и линьки. Поэтому констатация факта о максимальной активности железы весной ограничивает наши представления о сезонной динамике деятельности этого органа у зимоспящих млекопитающих. Отсутствие сведений о структурных изменениях щитовидной железы на разных этапах годового цикла жизнедеятельности зимоспящих и определило цель данной работы — исследовать сезонную динамику морфофизио-

логических показателей активности щитовидной железы крапчатого суслика.

Материал и методы исследования

Гистологическому исследованию подвергнуты щитовидные железы от 166 годовалых самцов крапчатых сусликов. Щитовидные железы фиксировали в жидкости Буэна. Проводку всех образцов осуществляли по стандартной схеме. Исследованы морфометрические параметры, отражающие состояние тканевого уровня организации щитовидной железы и наиболее важные с точки зрения экологической гистологии: больший (F) и меньший диаметры фолликула, число тироцитов (n) и резорбционных вакуолей (N) в фолликуле, высоту тироцитов (H), больший и меньший диаметры ядра тироцита. На основании указанных морфометрических показателей вычисляли значения производных параметров: эксцентриситета фолликулов и эксцентриситета ядер тироцитов [7].

При формировании исследуемых групп и определении влияния возраста на морфометрические параметры железы использовали F-критерий Фишера [8].

Результаты и анализ результатов

Переход от активного состояния к спячке у сусликов происходит постепенно. Суслики в этот период реже появляются на поверхности и могут сутками отсиживаться в норах [9]. В гнезде периоды активности сменяются состоянием оцепенения, продолжительность которого постепенно увеличивается.

В период спячки дольчатость органа остается хорошо заметной. Фолликулы преимущественно вытянутой и овальной формы. Четкого проявления зональности в щитовидной железе крапчатого суслика в данной фазе его годового цикла не наблюдается. Функциональная активность щитовидной железы в период спячки уменьшается с наступлением длительных периодов оцепенения. Минимальные значения морфометрических показателей активности железы приходятся на 2-ой месяц гипобиоза. Сохранение относительно высокой функциональной активности железы в этот период приводит к истощению и гибели сусликов еще до завершения спячки [10]. С 12-ой недели спячки происходит увеличение морфофизиологических показателей активности щитовидной железы.

Не подвергая сомнению взаимосвязь структурных изменений щитовидной железы с уровнем функциональной активности данного органа, одни авторы, тем не менее, считают эти изменения наибольшими в период пробуждения [6], тогда как другие находят структурные перестройки (гетероморфность фолликулов, высота эпителия, степень развития аппарата Гольджи, шероховатого ЭПР) недостаточными для развития максимальной активности органа [11]. Эти внешне противо-

речивые утверждения согласуются между собой, если учесть, что в первые дни после пробуждения суслики ведут малоподвижный образ жизни: от зимовочных нор далеко не отходят, на поверхности проводят мало времени. Похолодание, выпадение снега, неблагоприятные кормовые условия способствуют залеганию зверьков во вторичную спячку. Возможность возвращения сусликов в состояние спячки как раз и определяется сравнительно невысоким по сравнению с весенне-летним периодом жизнедеятельности уровнем активности щитовидной железы (установлено уменьшение высоты тироцитов, числа резорбционных вакуолей, а также сохранение минимальной величины изменчивости структурных элементов, характерной для периода зимней спячки). С другой стороны, отсутствие форсированного термогенеза приводит к продолжению зимней спячки у отдельных особей до апреля — мая [9].

В период пробуждения в структуре железы четко проявляется зональность в распределении фолликулов разных размеров. В периферической зоне располагаются преимущественно крупные фолликулы, больший диаметр которых достигает 135 мкм. Мелкие и среднего размера фолликулы чаще собраны в группы, локализующиеся в центральной части органа. Иногда отмечается 2—3 подобные группы. Размеры фолликулов по сравнению с предшествующим периодом спячки возрастают на 22,3 %. Увеличивается вариабельность большего и меньшего диаметра фолликулов. Отмечаются случаи слияния фолликулов. Чаще наблюдаются фолликулы овальной, реже вытянутой или неправильной формы. Расчитанный объем фолликулов составляет 265377 мкм³.

Тироциты кубической или уплощенной формы. Последние встречаются преимущественно в крупных фолликулах. Высота тироцитов уменьшается (с $8,2 \pm 1,0$ мкм до $6,8 \pm 1,1$ мкм) (табл. 1), что, возможно, приводит к некоторому уменьшению синтетической функции железы. Не исключено, что это может быть связано с предшествующей мобилизацией всех механизмов теплообразования, обеспечивающих быстрое повышение температуры тела спящего суслика до величин, характерных для бодрствующего животного [12]. В щитовидной железе крапчатого суслика нами отмечены как значительные количества бурой жировой ткани, тесно прилегающей к капсуле железы, так и отдельные клетки в паренхиме данного органа, обеспечивающие включение форсированного термогенеза во время срочного разогрева суслика при выходе из спячки [13].

Коллоид присутствует во всех фолликулах. В крупных фолликулах коллоид имеет слоистый вид, а в мелких и средних — плотный, без признаков слоистости. Число резорбционных вакуолей мало, но все же выше, чем в период спячки, свидетельствуя об увеличении выхода секрета железы. Между фолликулами располагаются отдельные клетки бурой и белой жировой ткани.

Таблица 1

**Сезонные изменения морфометрических показателей активности
щитовидной железы самцов крапчатого суслика**

Время (нед.)	n (экз)	H (мкм)		F (мкм)		N		n	
		$X \pm S_x$	δ	$X \pm S_x$	δ	$X \pm S_x$	δ	$X \pm S_x$	δ
Активный период									
1	20	7.2 ± 0.25	1.1	89.7 ± 3.8	16.9	8.3 ± 0.9	3.9	20.9 ± 0.7	3.3
3	35	7.9 ± 0.27	1.6	86.8 ± 3.2	19.0	5.6 ± 0.7	4.2	22.0 ± 0.9	5.0
5	69	8.5 ± 0.16	1.3	87.8 ± 1.7	13.8	6.5 ± 0.4	3.4	22.0 ± 0.6	4.6
7	18	9.6 ± 0.27	1.1	91.2 ± 4.3	18.4	7.9 ± 0.7	3.1	22.0 ± 1.3	5.3
13	11	6.5 ± 0.26	0.8	84.5 ± 4.9	16.3	9.8 ± 1.1	3.6	20.5 ± 1.4	4.6
Спячка									
1,5	4	7.5 ± 0.5	0.2	52.0 ± 5.2	0.3	3.0 ± 2.3	2.3	-	-
4	4	6.2 ± 0.8	0.4	96.0 ± 14.3	0.4	-	-	-	-
8	4	4.8 ± 0.3	0.2	83.6 ± 5.1	0.2	-	-	-	-
12	4	8.2 ± 1.0	0.3	85.5 ± 8.0	0.4	5.8 ± 2.8	1.2	-	-
Вторич- ное залега- ние	4	6.9 ± 0.2	0.1	76.0 ± 4.6	0.02	4.8 ± 1.2	0.7	-	-

С окончанием периода пробуждения и началом периода гона (3–4 недели после пробуждения) продолжает регистрироваться зональность в железе. Размеры и форма фолликулов существенно не изменяется (табл. 1). Тироциты большей частью приобретают кубическую форму. В результате увеличивается и высота тироцитов (на 10 %). Уплотненные клетки локализуются преимущественно в крупных фолликулах, расположенных на периферии железы.

Коллоид в крупных фолликулах периферической зоны продолжает оставаться слоистым. В мелких и средних фолликулах он приобретает характер "размытого" коллоида. Между фолликулами разбросаны

многочисленные островки межфолликулярного эпителия. В железе местами сохраняются крупные островки белой жировой ткани. Значительные скопления белой жировой ткани располагаются около железы.

Через 5 недель после пробуждения (период завершения гона и начала линьки) зональность и дольчатость выражены особенно четко. В периферической зоне отмечаются отдельные огромные (135 мкм) фолликулы. Возрастает число фолликулов неправильной формы. Размеры фолликулов существенно не изменяются. Тироциты становятся кубическими и высококубическими. Высота тироцитов увеличивается до 8.5 ± 0.16 мкм (табл. 1). Слоистый коллоид сохраняется в крупных фолликулах периферической зоны. В фолликулах центральной зоны наблюдается уплотнение коллоида; он занимает всю полость фолликулов. Вакуолизация коллоида очень неравномерна в разных фолликулах, хотя в целом число резорбционных вакуолей по сравнению с предыдущим периодом существенно не увеличивается (табл. 1).

С усилением процесса линьки и интенсивности роста массы тела (7—8 недель после пробуждения) характерной для железы половозрелых животных зональности не наблюдается. Размеры фолликулов (т. е. больший и меньший диаметр фолликулов) существенно не увеличиваются. Однако возрастает вариабельность формы фолликулов: от овальных до щелевидных с почти отсутствующей внутренней полостью. Изменчивость формы тироцитов увеличивается: отмечаются тироциты различной формы от уплощенной до призматической. Как правило, в количественном отношении преобладают тироциты призматической формы. Высота тироцитов достигает максимальных величин — 9.6 ± 0.27 мкм ($P < 0,05$) (табл. 1). Плотность коллоида уменьшается. Наблюдается увеличение выведения коллоида из фолликулов, о чем свидетельствует увеличение числа резорбционных вакуолей (табл. 1; рис. 1).

В период подготовки к спячке (13—14 недель после пробуждения) вновь регистрируется зональность и дольчатость железы. Крупные фолликулы располагаются в периферической зоне. В центральной зоне локализуются мелкие фолликулы. В целом структуру железы можно охарактеризовать как мелкофолликулярную (табл. 1). Объем фолликулов меньше, чем в период пробуждения.

Тироциты, наряду с кубической, все чаще приобретают уплощенную форму (рис. 1). В первую очередь уплощенные тироциты отмечаются в крупных фолликулах на периферии. Высота эпителиальных клеток уменьшается почти в 1,5 раза (табл. 1). Коллоид уплотняется, а в крупных фолликулах он приобретает слоистость, свидетельствующую об уменьшении выведения секрета из фолликулов. Однако число резорбционных вакуолей еще достаточно велико (табл. 1). В периферической зоне железы располагаются многочисленные включения бурой и белой жировой ткани.

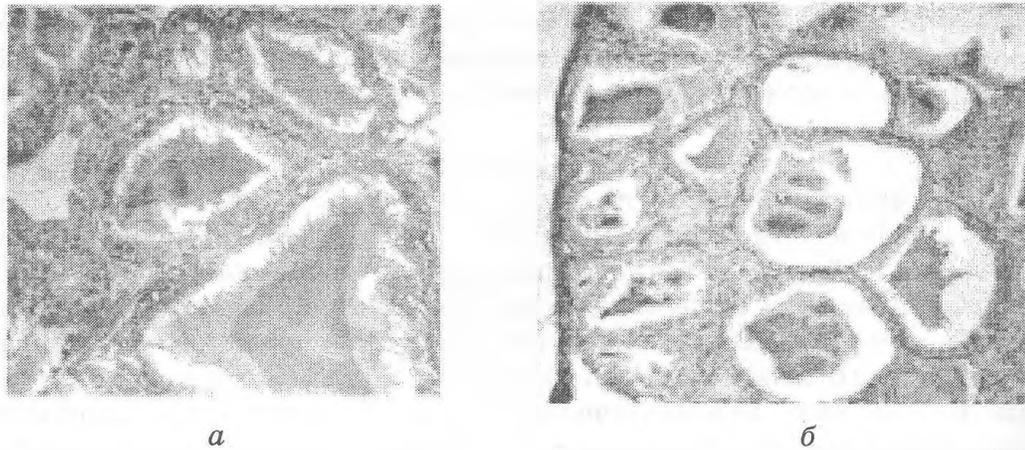


Рис. 1. Щитовидная железа половозрелого самца крапчатого суслика.
а — Высокий эпителий, интенсивная резорбция (7 недель после пробуждения).
б — Плоский эпителий, резорбция выражена незначительно (13 недель после пробуждения). Окр. по Слинченко. Ув. х 40.

В результате качественной визуальной оценки и анализа морфометрических параметров щитовидной железы установлено, что сезонные изменения структуры щитовидной железы тесно связаны с процессами жизнедеятельности (спячкой, размножением, линькой). Динамика морфометрических параметров железы свидетельствует об увеличении активности органа с момента пробуждения животного к концу 2-го месяца периода активности, когда у самцов крапчатого суслика наблюдается интенсификация процесса линьки, начинается строительство зимних нор. Повышенные энергозатраты в этот период прежде всего связаны с деятельностью щитовидной железы. Затраты энергии у сусликов в данный период не только не ниже, чем в период гона, но и выше [15, 16]. Так, если весной доля энергозатрат на двигательную активность составляет 53%, то в период активного строительства нор она достигает 64%. Благодаря увеличению активности щитовидной железы становится возможным и усиление процесса линьки. Установлено, что низкий уровень гормонов, продуцируемых щитовидной железой, тормозит процесс линьки [14]. Наблюдения за крапчатыми сусликами в неволе показали, что по мере затухания процесса размножения масса тела увеличивается [17]. Не исключено, что увеличение на этом этапе жизнедеятельности массы тела у самцов крапчатого суслика связано не только с накоплением жира, но и изменением скелетно-мышечной системы [18]. В этот период отмечается некоторое увеличение длины тела как у самцов, так и у самок. Таким образом, наблюдаемая высокая активность железы может быть связана с ростовыми процессами и не вступает в противоречие с известными фактами торможения функции щитовидной железы при увеличении массы тела за счет жировых отложений [19].

К концу 2-го месяца с начала пробуждения сусликов отмечаются первые признаки морфофункционального истощения железы: увеличе-

ние гетероморфности фолликулов (от овальных до щелевидных), появление уплощенных тироцитов. Происходит нарастание вакуолизации коллоида, вплоть до полного его исчезновения из полости фолликулов. Спустя 3,5 месяца после пробуждения показатели активности железы не отличаются от аналогичных параметров в период пробуждения.

Выводы

1. Динамика морфометрических параметров щитовидной железы бодрствующих самцов крапчатого суслика свидетельствует о достижении данным органом максимума своей функции к 7—8-ой неделе периода активности сусликов. В этот период наблюдается активизация процессов роста шерстного покрова (линька), увеличения массы тела у самцов крапчатого суслика, отмечается усиление роющей деятельности.
2. Минимальные значения морфометрических показателей активности железы приходятся на 2-ой месяц гипобиоза.

Литература

1. Михневич О. Ч., Костырев О. А. Сезонные изменения морфологии щитовидной железы у краснощекого суслика // Зимняя спячка и сезон. ритмы физиол. функц. — Новосибирск, Наука, 1971. — С. 33—42.
2. Hoffman R., Zarrow M. A. A comparison of seasonal changes and the effect of cold on the thyroid gland of the male rate and ground squirrel // Acta endocrinol. — 1958. — V. 227. — P. 77—84.
3. Ахметов И. З., Хайрутдинов Х. Ш. Спячка животных и функция щитовидной железы // Ж. общ. биол. — 1975. — Т. 36, № 6. — С. 942—949.
4. Winston B. W., Henderson N. E. Seasonal changes in morphology of the thyroid gland of a hibernator, *Spermophilus richardsoni* // Can. J. Zool. — 1981. — V. 258, № 6. — P. 1022—1031.
5. Вольфензон Л. Г., Ипатьева Н. В. Взаимосвязь циклических изменений функции щитовидной железы и холодоустойчивости in vitro у зимоспящих // Экология. — 1975. — № 3. — С. 51—59.
6. Ахметов И. З. Эколого-физиологические особенности щитовидной железы грызунов. — Ташкент: ФАН, 1978. — 136 с.
7. Гербильский Л. В. Внутриорганный интеграция щитовидной железы: Автореф. дисс. ... докт. мед. наук. — М., 1987. — 35 с.
8. Лакин Г. Ф. Биометрия. — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.
9. Лобков В. А. Крапчатый суслик северо-западного Причерноморья: биология, функционирование популяций. — Одесса: Астропринт, 1999. — 272 с.
10. Олейник Ю. Н. Структурные изменения щитовидной железы крапчатого суслика в период зимней спячки // Материалы V съезда Всес. териол. о-ва (29 января — 2 февраля 1990 г., Москва): Тез. докл., ч. 2. — М., 1990. — С. 210—211.
11. Demeneix B. A., Lachiver F., Henderson N. E. Thyroidal iodine and thyroglobulin in hibernating and active Richardson's ground squirrels *Spermophilus richardsoni* // Comp. Biochem. and Physiol. — 1983. — A75, № 5. — P. 273—284.
12. Тарасов В. Ф., Гальченко С. Е., Степанов И. О. Динамика теплообразования в организме сусликов при пробуждении от зимней спячки // Криобиология. — 1988. — № 2. — С. 22—24.
13. Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. — М.: Мир, 1977. — 398 с.

14. Johnson E. Seasonal adaptive coat changes in mammals // Acta Zool. Fennica. — 1984. — V. 2171. — P. 7—12.
15. Бескровный М. А. Влияние температуры и освещенности на крапчатого суслика *Citellus suslicus* Guld. // Экология. — 1976. — № 2. — С. 55—62.
16. Пастухов Ю. Ф., Невертдинова З. Г., Словигов Б. И. Годовой бюджет активности и энергозатрат у зимоспящих млекопитающих // Докл. АН СССР. — 1989. — Т. 305, № 5. — С. 1270—1273.
17. Лобков В. А., Олейник Ю. Н. Сезонная динамика веса тела и структурные изменения щитовидной железы у самцов крапчатого суслика // Материалы V съезда Всес. териол. о-ва (29 января — 2 февраля 1990 г., Москва): Тез. докл., ч. 2. — М., 1990. — С. 22—23.
18. Клевезаль Г. А. Возрастные особенности сезонного ритма роста скелета длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus*) // Зоол. ж. — 1978. — Т. 57, Вып. 6. — С. 917—923.
19. Ахметов И. З. Эколого-физиологические особенности функций щитовидной железы и ее взаимосвязь с весом тела у грызунов // Экология — 1979. — № 6. — С. 73—81.

Ю. М. Олійник

Одеський національний університет ім. І. І. Мечникова, кафедра зоології,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65026, Україна

**СТРУКТУРНА ОРГАНІЗАЦІЯ І СЕЗОННІ ЗМІНИ ЩИТОВИДНОЇ
ЗАЛОЗИ САМЦІВ КРАПЧАСТОГО ХОВРАХА (SPERMOPHILUS
SUSLICUS GULD.)**

Резюме

Установлено, що сезонні зміни структури щитовидної залози тісно пов'язані з процесами життєдіяльності (спячкою, розмноженням, линянням). Динаміка змін морфометричних параметрів залози свідчить про збільшення активності органа з моменту пробудження до кінця 2-го місяця періоду активності тварин, коли в самців крапчатого ховраха спостерігається інтенсифікація процесу линьки, починається будівництво зимових нір.

Ключові слова: щитовидна залоза, крапчастий ховрах, сезонні зміни

Y. N. Oleinik

Odessa National University, Department of Zoology
Dvoryanskaya St.2, Odessa, 65026, Ukraine

**STRUCTURAL ORGANIZATION AND SEASONAL CHANGES OF
THE THYROID GLAND OF THE MALE SPOTTED SOUSLIK
(SPERMOPHILUS SUSLICUS GULD.)**

Summary

It is established that the seasonal changes of the thyroid gland structure are closely connected with the processes of ability to live (hibernation, reproduction, shed). The dynamical changes of morphometric parameters of the gland testify to increasing of activity of a body from the moment of awakening to the end of 2 month period of activity, when the intensification of the shedding process is observed for a male spotted souslik, the construction of winter holes begins.

Keywords: thyroid gland, spotted souslik, seasonal changes.