

## **ЭНДОКРИННАЯ ФУНКЦИЯ ГОНАД И АГРЕССИВНОСТЬ САМЦОВ ВОДЯНОЙ ПОЛЕВКИ (*ARVICOLA TERRESTRIS* L.) НА СПАДЕ ЧИСЛЕННОСТИ ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ**

**М.П. Мошкин, Ю.М. Плюснин, Л.А. Герлинская, О.В. Марченко, В.И. Евсиков**

Снижение численности естественной популяции водяных полевок сопровождается уменьшением веса тела, числа ран и концентрации тестостерона в плазме крови у самцов. Введение полевок тестостерона-пропионата или хорионического гонадотропина вызывает у них повышение агрессивности. Результаты полевых и экспериментальных исследований указывают на наличие причинной связи между динамикой эндокринной функции гонад и морфологическими и поведенческими изменениями водяных полевек в период спада численности.

Многолетние колебания численности природных популяций мышевидных грызунов сочетаются с параллельными изменениями многих поведенческих и морфофизиологических характеристик особей, правило, на спаде численности уменьшаются размеры животных (Яскин, 1981; Чернявский, Ткачев, 1982; Krebs, 1978) и их агрессивность (Christian, 1961; Krebs, 1978). Снижение частоты агонистических взаимодействий в период депрессии численности определяется, с одной стороны, меньшей вероятностью прямых контактов между животными одного вида, с другой, увеличением доли неагрессивных особей. Последнее может быть связано с изменением генетической структуры популяции (Garten, 1976; Krebs, 1978).

Хорошо известно, что в формировании агрессивности, как индивидуального свойства животного, важную роль играют половые гормоны (Leshner, 1975). Однако прямых исследований эндокринной функции гонад у грызунов в разные фазы популяционной динамики практически не проводилось, а косвенная оценка по репродуктивным характеристикам самцов не может быть достаточно надежной, поскольку концентрация тестостерона в плазме крови не связана прямо пропорциональной зависимостью с фертильностью самцов (Осадчук, Науменко, 1983).

Цель данной работы — изучение эндокринной функции гонад у водяных полевок и ее роли в формировании многолетней и сезонной динамики агрессивного поведения. Для этого в течение трех лет у самцов из природной популяции оценивали изменения некоторых проявлений агонистического поведения и концентрации тестостерона в плазме крови. В лабораторных условиях изучали влияние андрогенов и хорионического гонадотропина на агрессивность водяных полевок.

Полевые наблюдения проводились в Убинском районе Новосибирской области в 1980—1982 гг. Водяных полевок для физиологических исследований отлавливали живоловками, конусами и цилиндрами с июня по сентябрь 1980 г., с апреля по октябрь 1981 г. и с мая по июль 1982 г. Сокращение сроков работ в 1982 г. было обусловлено резким снижением численности водяных полевок.

Животных в течение двух-четырех суток после отлова содержали по одной особи в вольерах 35х35х35 см при свободном доступе к воде и корму. Температуру в полевом и лабораторном вивариях поддерживали на уровне +17° С, освещение люминесцентными лампами включали с 6 до 22 ч. Пробы крови, собранные после декапитации полевок, центрифугировали, отбирали плазму, которую хранили в замороженном состоянии.

Концентрацию тестостерона в плазме определяли радиоиммунным методом с применением наборов фирмы СЕА Sorin (Франция). На внутренней поверхности шкурки животного подсчитывали общее число ран и шрамов. При анализе материалов выделяли две возрастные группы: к перезимовавшим относили полевок, отловленных в первой половине лета (до августа) и имевших вес тела не менее 130 г, а семенников — не менее 0,5 г.; к сеголеткам — животных с меньшими размерами тела и семенников и пойманных с июня по октябрь.

Экспериментальное исследование роли андрогенов и гонадотропных гормонов в формировании агрессивного поведения было выполнено в августе — сентябре 1982 г. на самцах водяной полевки, пойманных в весенне-летний сезон и содержавшихся не менее 10 дней до эксперимента в отдельных вольерах. Животные были разделены на три группы по 10 особей: 1) группа К—контрольные животные, получавшие ежедневно физиологический раствор по 0,1 мл внутримышечно; 2) группа ТП — животные, получавшие ежедневно тестостерон-пропионат (ТП) в дозе 500 мкг на полевку; 3) группа ХГ — животные, которым ежедневно вводили хорионический гонадотропин (ХГ) в дозе 25 ед/100 г. После недельного курса гормональной терапии определяли изменение веса тела, а с 9-го по 14-й дни проводили оценку агрессивности полевок. Параметры агонистического поведения тестировали во второй половине дня спустя 6—8 ч от момента введения препаратов. Для этого двух полевок помещали в вольеру 35х35 см, разделенную перегородкой на две равные части. После подъема перегородки в течение 10 мин регистрировали латентное время атаки (до начала первой драки), число и продолжительность драк, количество агрессивных выпадов и обнюхиваний.

### **ДИНАМИКА ЭНДОКРИННОЙ ФУНКЦИИ ГОНАД И ПРОЯВЛЕНИЙ АГОНИСТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ У САМЦОВ ВОДЯНОЙ ПОЛЕВКИ В ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ**

За трехлетний период исследований у самцов водяной полевки отмечались значительные изменения эндокринной функции половых желез, выражающиеся более чем в десятикратном уменьшении концентрации тестостерона в плазме крови в 1981 — 1982 гг. по сравнению с 1980 г. (см. рисунок). Количество ран и вес тела у перезимовавших особей монотонно снижались с 1980 по 1982 г. Уменьшение числа ран наблюдалось также и у сеголеток.

Прослеживается определенная взаимосвязь между эндокринной функцией гонад, интенсивностью агрессивных взаимодействий и весом тела у самцов водяной полевки. Наибольший уровень агрессивности и размеров тела наблюдался у перезимовавших особей в 1980 г. при максимальной концентрации тестостерона в плазме крови. Перезимовавшие полевки 1981 г. формировались при высоком уровне андрогенов в молодом возрасте (сеголетки 1980 г.), который резко снизился после зимовки. По количеству ран и весу тела эти животные занимали промежуточное положение. Наконец, самцы, отловленные в 1982 г., имели низкие концентрации тестостерона как в молодом, так и зрелом возрасте и характеризовались минимальными размерами тела и числом ранений.

Полевые исследования 1981 — 1982 гг. охватывали практически весь период от выхода водяных полевок на места размножения до обратной миграции на зимовку. За это время у самцов отмечались значительные изменения эндокринных и поведенческих параметров. У перезимовавших особей наибольший уровень тестостерона в плазме крови наблюдался в начале сезона размножения (табл. 1). Количество ран также было максимальным. У сеголеток концентрация тестостерона в плазме крови летом была ниже, чем осенью (табл. 2). Число ран также нарастало к концу лета. Их максимальное

количество совпадало с выселением молодых полевков на возвышенные места и переходом к зимнему образу жизни. Выход на зимовку в 1980 г. наблюдался позже (сентябрь), чем в 1981 г. (август). Индивидуальные значения концентрации тестостерона в плазме крови у самцов сеголеток положительно коррелировали с числом ран ( $r = 0,4$ ,  $P < 0,05$  в 1981 г.).

Таким образом, многолетние и сезонные изменения содержания тестостерона в плазме крови в определенной степени совпадают с динамикой числа ран у самцов водяной полевки. Однако влияние гормонов на агонистическое поведение животных имеет видовые особенности (Дьюсбери, 1981). Поэтому нами была проведена экспериментальная проверка выявленной в полевых наблюдениях взаимосвязи между эндокринной функцией гонад и агрессивностью самцов.

[01]

Многолетняя динамика веса тела, числа ран и концентрация тестостерона в плазме крови (логарифмическая шкала) у самцов водяной полевки.

Таблица 1

Сезонная динамика концентрации тестостерон в плазме крови (нг/мл) и числа ран у перезимовавших самцов водяной полевки

Показатель	Год	Апрель 1	Май 2	Июнь 3	Июль 4	Достоверность различий
Концентрация тестостерона	1980 I	–	–	13,6 ± 1,4 (13)	17,5 ± 0,9 (4)	$P_{3-4} < 0,05$
	1981 II	1,5 ± 0,4 (15)*	1,0 ± 0,1 (23)	0,8 ± 0,1 (30)	0,4 ± 0,1 (11)	$P_{1,2,3-4} < 0,02$
	1982 III	–	1,6 ± 0,1 (23)	1,2 ± 0,1 (13)	1,5 ± 0,2 (5)	$P_{2-3} < 0,05$
Достоверность различий		–	$P_{II-III} < 0,001$	$P_{I-II} < 0,001$ $P_{I-III} < 0,001$ $P_{II-III} < 0,05$	$P_{I-II} < 0,001$ $P_{I-III} < 0,001$ $P_{II-III} < 0,001$	–
Число ран	1980 I	–	–	18,7 ± 1,0 (7)	13,8 ± 1,2 (51)	$P_{3-4} < 0,001$
	1981 II	9,6 ± 1,0 (71)	11,6 ± 1,0 (85)	11,6 ± 0,6 (118)	9,7 ± 0,6 (83)	$P_{3-4} < 0,05$
	1982 III	–	7,8 ± 1,4 (28)	5,0 ± 0,8 (29)	1,0 ± 0,6 (4)	$P_{2,3-4} < 0,001$
Достоверность различий		–	$P_{II-III} < 0,05$	$P_{I-II} < 0,001$ $P_{I-III} < 0,001$ $P_{II-III} < 0,001$	$P_{I-II} < 0,001$ $P_{I-III} < 0,001$ $P_{II-III} < 0,001$	–

\* Здесь и в табл. 2, 3 в скобках указано число случаев.

Таблица 2

**Сезонная динамика концентрации тестостерон в плазме крови (нг/мл) и числа ран у самцов сеголеток**

Показатель	Год	Июнь 1	Июль 2	Август 3	Сентябрь 4	Достоверности различий
Концентрация тестостерона	1980	-	-	11,7 ± 2,5 (6)	-	-
	1981	0,2 ± 0,1 (5)	0,2 ± 0,1 (11)	0,1 ± 0,04 (5) P < 0,001	0,8 ± 0,2 (13)	P <sub>1-4</sub> < 0,05
Число ран	1980	1,6 ± 0,3 (10)	2,0 ± 0,2 (38)	2,9 ± 0,5 (22)	13,0 ± 1,6 (16)	P <sub>1-3</sub> < 0,05 P <sub>1,2,3-4</sub> < 0,001
	1981	0,4 ± 0,2 (13)	2,1 ± 0,3 (117)	4,9 ± 0,4 (175)	3,3 ± 0,6 (63)	P <sub>1-2,3,4</sub> < 0,001 P <sub>3-2,4</sub> < 0,05

**ВЛИЯНИЕ ПОЛОВЫХ ГОРМОНОВ НА АГРЕССИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ САМЦОВ ВОДЯНОЙ ПОЛЕВКИ**

Для изменения уровня андрогенов экспериментальным животным вводили тестостерон-пропионат (ТП) и хорионический гонадотропин (ХГ). В первом случае через час после инъекции препарата концентрация тестостерона в плазме крови достигала 70—90 нг/мл, снижаясь через 24 ч до 22—55 нг/мл (табл. 3). Следовательно, у данной группы животных концентрация андрогенов на протяжении всего эксперимента значительно превышала гормональные уровни, наблюдаемые у интакт-ных водяных полевок (см. табл. 1). Введение ХГ вызывало повышение концентрации тестостерона до 21—55 нг/мл (через час) с последующим снижением до 12—18 нг/мл (через сутки), т. е. до уровня, сопоставимого с содержанием тестостерона у половозрелых самцов в естественных условиях (см. табл. 1, 1980 г.).

После недельного курса гормональной терапии вес тела достоверно повысился у полевок из группы ТП на 8,2±2,4 г (P<0.01). В группе ХГ прибавка веса составила 2,9±3,2 г, а в контрольной группе отмечалась тенденция к снижению веса тела на 2,7±2,4 г. Различия в изменениях веса между группами ТП и К статистически достоверны (P<0.01).

Таблица 3

Концентрации тестостерон в плазме крови (нг/мл) при введении половых гормонов

Гормональный препарат	Время после введения, ч	
	1	24
Тестостерон-пропионат (500 мкг на полевку)	70, 82, 90 (3)	32 ± 6 (5)
Хорионический гонадотропин (25 ед./100г)	36 ± 7 (5)	12 ± 2 (5)

Таблица 4

Влияние половых гормонов на поведение самцов водяной полевки при парных ссаживаниях

Показатели	Типы ссаживаний					
	К-К (18)	ХГ-ХГ (18)	ТП-ТП (20)	К-ХГ (11)	К-ТП (9)	ХГ-ТП (11)
	1	2	3	4	5	6
Латентное время атаки, с	254 23-600 5	248 4-600	187 1-600 5	197 4-600 5	352 29-600 1, 3, 4	186 1-600
Количество драк	0, 3 0-2 2, 3, 4, 5, 6	2, 9 0-6 1, 4	3, 0 0-10 1, 4	1, 4 0-5 1, 2, 3, 6	1, 8 0-7 1, 3	3, 7 0-10 1, 4
Суммарная продолжительность драк, с	0, 4 0-3 2, 3, 4, 5, 6	35 0-198 1, 3, 4, 5	60 0-308 1, 2, 4, 5	7, 3 0-30 1, 2, 3, 6	16 0-67 1, 2, 3, 6	84 0-230 1, 4, 5
Число агрессивных выпадов	1, 6 0-3 4	1, 9 0-9	2, 4 0-5	3, 5 0-8 1, 6	2, 2 0-5	1, 5 0-3 4
Число обнюхиваний	3, 2 0-7 2, 3, 5, 6	4, 7 0-18 1, 3, 5, 6	1, 4 0-3 1, 2, 4	3, 4 0-8 3, 5	1, 3 0-6 1, 2, 4	2, 0 0-8 1, 2

*Примечание: В скобках указано число парных ссаживаний. По каждому показателю даны сверху вниз: среднее значение, лимиты, типы ссаживаний, с которыми были выявлены достоверные отличия ( $P < 0,05$ ) по критерию  $\chi^2$ .*

Агрессивное поведение полевок оценивали при ссаживании двух особей из одинаковых и разных экспериментальных групп. При внутригрупповых ссаживаниях животные, получавшие гормоны, достоверно отличались от контрольных по числу и продолжительности драк. Наиболее выраженная стимуляция агрессивного поведения наблюдалась при введении ТП. У полевок этой группы суммарная продолжительность драк была выше по сравнению с полевыми, получавшими ХГ (табл. 4). Исследовательский интерес к другой особи, выражавшийся в количестве обнюхиваний, возрастал в группе ХГ и падал в группе ТП при сопоставлении с контрольными полевыми. В парах, образованных из животных, получавших разные гормональные препараты (ТП—ХГ), также отмечалось значительно большее, чем в контроле, количество и продолжительность драк. Доля агрессивных выпадов была достоверно выше у полевок из группы ТП ( $81,3 \pm 9,7\%$  от общего числа выпадов), а доля обнюхиваний—из группы ХГ ( $82,4 \pm 9,2\%$ ).

При ссаживании контрольных животных с полевыми из группы ТП наблюдалось увеличение латентного времени атаки по сравнению с внут-ригрупповыми ссаживаниями ( $P < 0,05$ ). Число и продолжительность драк у этих пар были выше, чем у контрольных, но ниже, чем при ссаживании обоих партнеров из группы ТП ( $P < 0,05$ ). Все драки инициировали полевики, которым вводили ТП.

В парах, образованных из животных групп К и ХГ, число и продолжительность драк больше по сравнению с контролем ( $P < 0,05$ ). Контрольные животные в этих парах чаще совершали агрессивные выпады ( $92,0 \pm 3,8\%$ ), а животные, которым вводили ХГ, демонстрировали большую долю обнюхиваний ( $74,1 \pm 5,8\%$ ).

Таким образом, введение половых гормонов существенно влияет на характер агонистического поведения самцов водяной полевки. Причем тестостерон в большей степени стимулирует агрессивность животных, а хориогадотропный гормон повышает и агрессивность, и исследовательский интерес к партнерам. Введение ТП подавляет реакцию обнюхивания не только у особей, получивших этот препарат, но и у их партнеров. Так, у контрольных полевок при внутригрупповом ссаживании количество обнюхиваний равнялось в среднем на особь  $1,6 \pm 0,3$ . В паре с животным, из группы ТП оно уменьшилось до  $0,6 \pm 0,2$  ( $P < 0,02$ ). Снижение наблюдалось и у полевок из группы ХГ, у которых число обнюхиваний на особь составляло при внутригрупповом ссаживании  $2,4 \pm 0,2$ , а в паре с животным из группы ТП —  $1,2 \pm 0,4$  ( $P < 0,05$ ). Причиной подавления исследовательского поведения может быть большая вероятность спровоцировать драку при обнюхивании агрессивного партнера.

В литературе отсутствуют данные о прямом действии гонадотропинов на агонистическое поведение животных. Очевидно, основной причиной различных эффектов ТП и ХГ является неодинаковая зависимость от концентрации андрогенов нервных механизмов, контролирующих разные формы поведения. По концентрации тестостерона в плазме крови экспериментальные группы животных распределялись следующим образом:  $K < XG < TP$ . По-видимому, индивидуальная агрессивность животных возрастает пропорционально повышению уровня андрогенов в широком диапазоне концентраций, тогда как исследовательское поведение вначале стимулируется, а при дальнейшем росте содержания тестостерона в крови подавляется. Это предположение хорошо согласуется с анализом репродуктивной эффективности самцов мышей в зависимости от генетически детерминированного уровня андрогенов (Осадчук, Науменко, 1983). Оказывается, максимальное число фертильных покрытий наблюдается у самцов, имеющих средние концентрации тестостерона в плазме крови.

Наблюдаемые у самцов водяной полевки морфофизиологические и поведенческие изменения на спаде численности согласуются с данными, полученными на других видах мышевидных грызунов (Яскин, 1981; Чернявский, Ткачев, 1982; Christian, 1961; Krebs, 1978), и подтверждают точку зрения о наличии универсального комплекса ответных реакций, развертывающихся в популяции при действии любых факторов, ограничивающих рост ее численности (Яскин, 1981; Krebs, 1978). В основе универсального популяционного ответа, видимо, лежат неспецифические механизмы индивидуального реагирования на неблагоприятные воздействия разной природы. Как показывают наши исследования, ведущей причиной снижения веса тела и агрессивности самцов водяной полевки является подавление эндокринной функции гонад.

Деятельность гипоталамо-гипофизарно-гонадной системы находится под множественным контролем, в том числе со стороны симпато-адреналовой и гипофизарно-надпочечниковой систем (Coilu e. a., 1979; Seibel, Taunoy, 1982). По нашим данным, многолетняя и сезонная динамика концентрации тестостерона в плазме крови у самцов водяной полевки не коррелировала с изменениями уровня глюкокортикоидов и веса надпочечников. В то же время отмечались реципрокные отношения между содержанием тестостерона и свободных жирных кислот (СЖК) в крови. Концентрация СЖК в 1981 и 1982 гг. была достоверно выше по сравнению с 1980 г. ( $J0.001$ ). Между индивидуальными значениями этих параметров выявлена отрицательная корреляция, коэффициенты которой равнялись в 1980 г.  $0,43$  ( $J0.05$ ), в 1981 г. —  $0,25$  ( $J0.05$ ) и в 1982 г. —  $0,34$  ( $J0.05$ ). Уровень СЖК отражает функциональную активность жиромо

близкую функцию механизмов, и в первую очередь симпатико-адреналовой системы (Панин, 1978). Последняя, как известно (Seibel, Taymor, 1982), оказывает угнетающее действие на функцию половых желез.

Следовательно, гипоталамо-гипофизарно-гонадную систему, функционирование которой определяется многими внешними и внутренними причинами, можно рассматривать как одно из центральных звеньев в механизме, обеспечивающем универсальную корреляцию между динамикой численности животных в природных популяциях и изменениями их размеров, агрессивности и репродуктивных потенций.

## ВЫВОДЫ

1. На спаде численности природной популяции у самцов водяной полевки происходит уменьшение веса тела, снижение агрессивности и падение концентрации тестостерона в плазме крови.

2. Введение самцам водяной полевки тестостерона-пропионата вызывает у них повышение веса тела и агрессивности при одновременном подавлении реакций обнюхивания. Хорионический гонадотропин, напротив, стимулирует и агонистическое, и исследовательское поведение.

Экспериментальные факты свидетельствуют о причинной связи между изменениями эндокринной функции гонад и динамикой морфофизиологических и поведенческих характеристик, наблюдаемых у самцов водяной полевки на спаде численности естественной популяции.

Биологический институт СО АН СССР

## ЛИТЕРАТУРА

**Осадчук А.В., Науменко Е.В.** Генетико-эндокринные механизмы дифференциального размножения в микропопуляциях у самцов лабораторных мышей. — ДАН СССР, 1983, 268, № 4, с. 983—987.

**Панин Л.Е.** Энергетические аспекты адаптации. Л.: Медицина, 1978, 185 с.

**Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В.** Популяционные циклы леммингов в Арктике. Экологические и эндокринные аспекты. М.: Наука, 1982, 178 с.

**Яскин В.А.** Реакция рыжих полевок на зимние условия, засуху и изменения плотности популяции. — Экология, 1981, № 1, с. 46—54.

**Christian J.J.** Phenomena associated with population density. — Proc. Nat. Acad. Sci USA, 1961, 47, p. 428—449.

**Collu R., Fache Y., Ducharme J.-R.** Hormonal modifications induced by chronic stress in rats. — J. Steroid. Biochem., 1979, 11, № 1, p. 989—1000.

**Garten C.T.** Relationships between aggressive behavior and genetic heterozygosity in the oldfield mouse, *Peromyscus polionotus*. — Evolution, 1976, 30, p. 59—72.

**Krebs C.J.** A review of the Chitty hypothesis of population regulation. — Canad. J. Zool., 1978, 56, p. 2463—2480.

**Leshner A.J.** A model of hormones and agonistic behavior. — Physiol. And Behav., 1975, 15, p. 225—235.

**Seibel M.M., Taymor M.L.** Emotional aspects of in fertility. — Fertil. And Steril., 1982, 37, № 1-2, p. 137-145.

*Поступила в редакцию 12 августа 1983 г.*