

УДК 591.481.11:591.5

ИЗМЕНЕНИЯ ГИППОКАМПА В СВЯЗИ С ДИНАМИКОЙ ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ

© 2022 г. В. А. Яскин®

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

®E-mail: yaskin_v@mail.ru

Поступила в редакцию 11.05.2020 г.

После доработки 08.07.2020 г.

Принята к публикации 08.07.2020 г.

Изучали изменчивость гиппокампа в связи с многолетним циклом плотности популяции и действием, связанных с поведением плотностно-зависимых механизмов авторегуляции. Исследование полевых сборов морфологического материала рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*, Rodentia) выявило годовую изменчивость размера гиппокампа на фоне изменений плотности популяции. Абсолютная и относительная масса гиппокампа были достоверно больше у молодых осенних полевок в год пика численности на фоне выраженной стресс-реакции, проявлявшейся в увеличенной массе надпочечников. Эта особенность морфологии головного мозга сохранялась в течение жизненного цикла животных, родившихся в год пика численности. Обсуждаются возможные факторы и механизмы изменчивости гиппокампа в связи с динамикой плотности популяции.

Ключевые слова: гиппокамп, изменчивость, динамика плотности популяции, социальный стресс, рыжая полевка

DOI: 10.31857/S1026347022020159

Исследование последствий социального стресса на модели развития мозга в природной популяции животных помимо теоретического может иметь также и прикладной интерес, поскольку известно, что большинство стрессовых стимулов, ведущих к психопатологии у людей, имеют социальную природу (Bjorkqvist, 2001). Гиппокамп – отдел мозга, функционально связанный с пространственным поведением и памятью, эмоциональными реакциями животных, регулированием реакции на стресс – традиционно привлекает внимание большого числа исследователей. На лабораторных животных экспериментально показано, что эта часть мозга характеризуется морфологической пластичностью, в том числе, в связи с влиянием сезонных факторов, таких как длина светового дня, изменение уровня половых гормонов (Shors *et al.*, 2001; Galea, 2008; Workman *et al.*, 2011). В последние годы все больше появляется подобных исследований на животных из природных популяций. Сезонные различия в морфологии гиппокампа диких видов мелких млекопитающих отмечены в ряде работ (Yaskin, 1984, 2013, 2019; Lavenex *et al.*, 2000; Burger *et al.*, 2013; Spritzer, 2017; Lázaro *et al.*, 2018). Исследования, посвященные хронографической изменчивости и морфологической пластичности гиппокампа в связи с динамикой плотности природных популяций животных и действием, свя-

занных с поведением плотностно-зависимых механизмов авторегуляции, ранее не проводились.

Цель работы – изучение изменчивости размера гиппокампа в связи с уровнем популяционной плотности в природной популяции рыжей полевки на фоне предполагаемого действия зависимых от плотности механизмов авторегуляции.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые сборы морфологического материала в природной популяции рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*) были проведены в пойме реки Пышмы (Среднее Зауралье) в 1975–1978 гг. Обилие оценивали методом отлова в ловушки Геро со стандартной приманкой на линиях (количество экземпляров на 100 ловушко-суток). Обследование животных и обработка морфологического материала были проведены по единой методике (Яскин, 2016; Yaskin, 1984). Массу надпочечников определяли с точностью до 0.2 мг. Относительная масса надпочечников по отношению к массе тела выражена в мг/г. Мозг животных без твердой мозговой оболочки взвешивали с точностью до 1 мг и затем фиксировали в 10%-ном формалине. Каждый мозг хранили в отдельной пробирке с этикеткой. Препарирование мозга и выделение гиппокампа проводили с использованием микроскопа

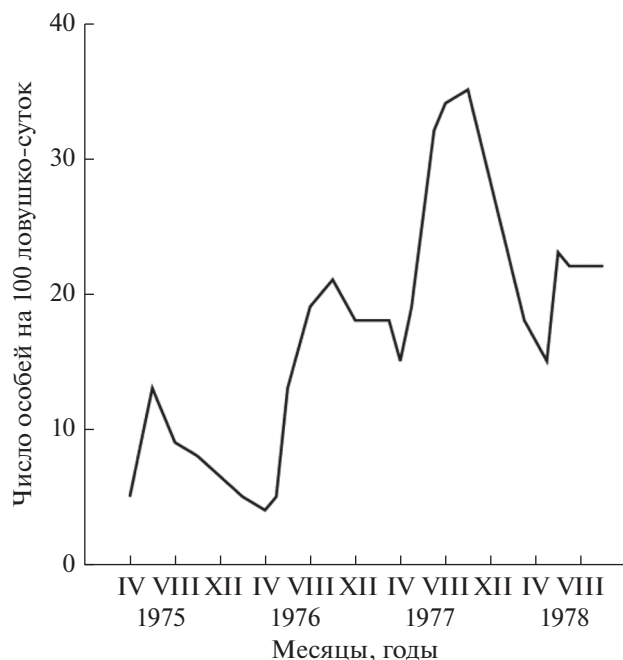


Рис. 1. Динамика относительной численности рыжих полевок.

МБС-2 не ранее чем через месяц с момента фиксации. Отделы мозга взвешивали с точностью до 0.2 мг. Через коэффициент пересчета, определенный отдельно для каждого мозга, полученные значения переводили в нативную массу (Яскин, 2016). Масса головного мозга и гиппокампа была определена у 597 рыжих полевок.

Все полевки были разделены на две группы: *весенние* – быстро созревали и участвовали в размножении в год своего рождения, к осени в основной массе вымирали; и *осенние* – в год своего рождения половой зрелости не достигали, составляли основную часть зимующей популяции и, соответственно, группы перезимовавших на следующий год (Яскин, 2020). Для статистической оценки достоверности различий признаков использовали *t*-критерий Стьюдента. Нормальность распределения оценивали методом Колмогорова-Смирнова. При обработке материала была использована программа Statistica 8. Подсчитывали среднее и стандартную ошибку средней ($M \pm m$), пределы, коэффициент вариации признаков ($Cv, \%$). Относительная масса мозга по отношению к массе тела выражена в мг/г. Относительная масса гиппокампа по отношению к массе всего мозга выражена в промилле (‰).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Период сбора материала охватил периоды низкой, средней и высокой численности рыжей полевки (рис. 1). За весь период улов полевок коле-

бался в пределах 4–35 экземпляров на 100 ловушко-суток. Минимальным этот показатель был в 1975 г. В 1976 г. происходило быстрое нарастание численности – с июня по октябрь она увеличилась в 4 раза. В 1977 г., в год наибольшей численности, с мая по июнь произошло двукратное увеличение численности. Во второй половине лета при попадаемости зверьков 30–35 экз. на 100 ловушко-суток рост численности остановился. На следующий год попадаемость полевок была заметно ниже. В период роста численности (1976 г.) обращала на себя внимание высокая интенсивность размножения молодых, в июне и июле половозрелые самцы составляли 62–67%, размножающиеся самки 58–65%. В год наибольшей численности (1977 г.) процент участвующих в размножении сеголеток был заметно ниже. Если в июне 1977 г. половозрелыми были 30% всех молодых самцов, что значительно ниже, чем в другие годы, то в июле их число сократилось до 5%. Участвующие в размножении молодые самки составляли в июне–июле года пика 8–30%, тогда как в предыдущий и последующий годы – 58–85%. Обусловлено это тем, что практически все зверьки из вторых пометов, в обычные годы участвовавшие в размножении, не достигали половой зрелости в год пика.

Следует отметить изменение размеров надпочечников в связи с динамикой плотности популяции. Известно, что в условиях перенаселенности у высших позвоночных происходит увеличение надпочечников в связи с социогенным стрессом и повышенной продукцией глюкокортикоидных гормонов в корковом слое (Шварц и др., 1968; Christian, 1971). В год пика численности масса надпочечников полевок оказалась заметно и статистически достоверно выше, чем в другие годы. Относительная масса надпочечников молодых осенних полевок в октябре года пика (0.198 ± 0.007 мг/г, $n = 57$) была на 41% выше ($P < 0.001$), чем в октябре года перед пиком (0.140 ± 0.005 мг/г, $n = 91$). Относительно более крупные надпочечники были также у весенних сеголеток в летние месяцы года пика.

Таким образом, в год пика наблюдались характерные авторегуляторные популяционные механизмы, связанные предположительно с социальным стрессом: репродуктивная супрессия молодых полевок (в особенности самцов), ранняя остановка размножения, увеличение размеров надпочечников сеголеток.

При сравнении хронографических изменений массы мозга с динамикой популяции, следует отметить, что максимальных значений средняя масса мозга рыжих полевок достигала в летние месяцы года пика численности. Высоки значения массы мозга в год перед пиком численности. Заметно более низкая средняя масса мозга была у

Таблица 1. Годовая изменчивость абсолютной и относительной массы гиппокампа, массы мозга и массы тела осенних рыжих полевок ($M \pm m$)

Время отлова, возраст, мес.	Год	<i>n</i>	Масса гиппокампа, мг	Относительная масса гиппокампа, %	Масса мозга, мг	Масса тела, г	Относительная масса мозга, мг/г
Октябрь, 1–3 мес.	1975	8	55.8 ± 0.83	104.2 ± 1.73	536 ± 5.5	15.1 ± 0.99	36.4 ± 2.2
	1976	13	58.8 ± 0.58	101.7 ± 0.98	578 ± 8.6	16.5 ± 0.52	35.4 ± 1.2
	1977	58	63.1 ± 0.73	109.4 ± 1.02	577 ± 3.8	15.1 ± 0.21	38.6 ± 0.5
	1978	38	56.7 ± 0.74	101.5 ± 0.80	558 ± 4.9	14.5 ± 0.39	39.4 ± 1.0
Март, 6–8 мес.	1976	22	55.7 ± 1.01	105.5 ± 1.04	528 ± 6.3	17.5 ± 0.40	30.4 ± 0.6
	1977	26	54.1 ± 0.70	101.4 ± 0.88	533 ± 5.4	17.1 ± 0.31	31.4 ± 0.5
	1978	22	59.2 ± 0.70	111.1 ± 0.79	534 ± 6.3	14.2 ± 0.30	37.9 ± 0.8
Июнь, 9–11 мес.	1976	6	67.9 ± 1.22	112.6 ± 3.24	598 ± 10	32.0 ± 2.60	19.2 ± 1.3
	1977	36	68.5 ± 1.02	113.2 ± 0.81	604 ± 5.6	23.0 ± 0.48	26.6 ± 0.5
	1978	20	68.6 ± 1.61	117.4 ± 1.40	563 ± 8.5	21.2 ± 0.80	27.9 ± 0.8

полевок в год после пика. Так, в июне 1978 г. масса мозга была на 4.5% ($P < 0.001$) ниже, чем в июне года пика (1977 г.), в октябре – ниже на 3.5% ($P < 0.001$). Различалась также и относительная масса мозга. Динамика этого признака больше отражает изменения массы тела нежели массы мозга (таблица). В однородных в возрастном отношении выборках рыжих полевок вариабельность массы тела и относительной массы мозга заметно выше (в среднем $C_v = 15\%$) чем вариабельность абсолютной массы мозга ($C_v = 5\%$). При сравнении динамики таких признаков как масса тела, масса головного мозга и относительная масса головного мозга можно отметить, что абсолютная масса головного мозга наиболее четко изменяется в соответствии с ходом популяционной численности.

Абсолютная и относительная масса гиппокампа у молодых осенних рыжих полевок, отловленных в октябре года пика (возраст 1–3 мес.), оказалась достоверно выше по сравнению с другими годами (табл. 1). Масса гиппокампа в октябре года пика (1977 г.) была больше, чем в октябре 1975, 1976 и 1978 гг. на 13.1, 7.3 и 11.3% соответственно, при $P < 0.001$. Относительная масса гиппокампа (по отношению к массе мозга) в октябре года пика была выше, чем в 1975 г. на 5.0% ($P < 0.05$) и выше, чем в 1976 и 1978 гг. на 7.6 и 7.8% ($P < 0.001$). Такая особенность осенних полевок, родившихся в год пика, сохраняется до весны следующего года. Абсолютная и относительная масса гиппокампа этих полевок в возрасте 6–8 месяцев, отловленных в конце зимы еще под снегом (март 1978 г.), была больше при сравнении с аналогичными выборками предыдущих лет. Различия по абсолютной массе гиппокампа с 1976 и 1977 гг. составляли 6.3 и 9.4% ($P < 0.05$; $P < 0.001$), по относительной 5.3 и 9.6% ($P < 0.001$). У более старших 9–11 ме-

сячных перезимовавших полевок родившихся в год пика (июнь 1978 г.), различий по абсолютной массе гиппокампа по сравнению с предыдущими годами уже не наблюдалось, но оставалась несколько более высокой относительная масса гиппокампа, – на 4.3 ($P > 0.05$) и 3.7% ($P < 0.05$) по сравнению с 1976 и 1977 гг. Эти различия по относительной массе гиппокампа при отсутствии их по абсолютной объясняются более низкой общей массой головного мозга перезимовавших полевок, родившихся в год пика численности, по сравнению с другими годами.

У весенних полевок значимых различий по абсолютной и относительной массе гиппокампа в летние месяцы разных лет не наблюдалось.

ОБСУЖДЕНИЕ

Данные об изменчивости мозга млекопитающих в связи с динамикой плотности популяции очень малочисленны. Вероятно, это связано с тем, что в зоологических полевых исследованиях приоритетным было сохранение черепов для коллекций. На песках Ямала было показано, что при резких колебаниях численности масса мозга молодых самцов изменяется синхронно с массой тела, она выше в годы пика по сравнению с годами минимума численности (Дубравина, 1976). Отмечены изменения средней массы мозга узкочерепных полевок в связи с динамикой плотности популяции (Яскин, 1988). В целом, средняя масса мозга полевок в популяции повышается в фазу нарастания численности и заметно понижается при спаде численности.

Важную роль в регуляции роста и размножения могут играть внутривидовые, зависящие от плотности механизмы, связанные со

стрессом. Многими авторами принимается предположение Кристиана о важном значении поведенческих взаимодействий в регуляции популяции у мелких млекопитающих (Роговин, Мошкин, 2007). В соответствии с гипотезой авторегуляции численности мелких млекопитающих Кристиана (Christian, 1971; Krebs, 2013) социогенный стресс рассматривается как причина смертности и репродуктивной супрессии особей в популяции. Вместе с тем стресс можно рассматривать с точки зрения выживания индивида при ухудшении условий его обитания за счет отказа животного от участия в размножении. Наблюдавшееся нами торможение созревания молодых рыжих полевок и увеличение надпочечников в год пика свидетельствует о включении зависимых от плотности популяции механизмов регуляции численности. Увеличение плотности животных сопровождается повышением функциональной активности надпочечников, связанной с социальным стрессом и повышением концентрации глюкокортикоидов (Шилов, 1977; Novikov, Moshkin, 1998). Зависящее от плотности (плотность социальной среды) поведение запускает и контролирует нейроэндокринные регуляторные механизмы, ведущие к замедлению темпа размножения, созревания, обуславливающие смертность из-за супрессии иммунитета, “болезней адаптации” (Роговин, Мошкин, 2007).

Ось гипоталамус–гипофиз–надпочечник играет ключевую роль в адаптации к стрессам окружающей среды. Лимбические области, такие как миндалина и гиппокамп, вовлечены во врожденное социальное поведение и реакцию на социальный стресс; они также участвуют при формировании агрессии (Rosell, Siever, 2015). Хотя более изучены функции гиппокампа в памяти и навигации, следует отметить, что этот отдел головного мозга также играет важную роль в регулировании реакции на стресс (Smulders, 2017). Гиппокамп, паравентрикулярное ядро гипоталамуса, передний гипофиз и кора надпочечников интегрированы во взаимозависимую систему, которая поддерживает внутренний гомеостаз. Вместо широко принятого термина – гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковая система, ГГНС (HPA – hypothalamic-pituitary-adrenal axis) – некоторыми авторами (например, Vázquez, 1998) в последнее время стал использоваться новый термин, подразумевающий участие в системе также и гиппокампа – limbic-hypothalamic-pituitary-adrenal axis (LHPA). В русскоязычной научной литературе соответствующий термин пока не получил распространения. Более высокая абсолютная и относительная масса гиппокампа у осенних полевок в год пика численности может быть связана с повышенным уровнем стресс-реакции, обусловленной высокой плотностью популяции. В экспериментальных работах показана пластичность гиппокампа в ответ на влияние стресса (McEwen, 1999, 2012;

Sapolsky, 2003). Гиппокамп является особенно пластичной областью мозга, которая реагирует как на высокий, так и на низкий уровень стероидов надпочечников (Fuchs *et al.*, 2001). Социальные факторы влияют на гиппокамп, который тесно связан с нейроэндокринной регуляцией и играет важную роль в эмоциональной обработке и в ключевых аспектах обучения и памяти (Fuchs *et al.*, 2001). Острый стресс может увеличивать количество дендритных шипиков в гиппокампе у самцов; также стресс усиливает ассоциативное обучение и вовлекает нейронные механизмы улучшения памяти (Shors *et al.*, 2001). Умеренный пренатальный стресс увеличивает нейрогенез в зубчатой извилине гиппокампа крыс, что может объяснить их более быстрое освоение пространственного обучения (Fujioka *et al.*, 2006)

Адекватные реакции эндокринной системы, обеспечивающие адаптации организма к меняющимся условиям внешней среды, возможны только при участии в регуляции эндокринных функций центральной нервной системы. Значение некоторых центральных механизмов в активации гипофизарно-надпочечниковой секреции на пике численности продемонстрировано на красной полевке. В годы высокой численности (пик и спад) происходит повышенный синтез вазопрессина в нейросекреторных клетках паравентрикулярного и супраоптического ядер гипоталамуса, что может приводить к активации адренокортикотропной функции гипофиза, а в годы низкой численности (депрессия и рост) возрастает синтез окситоцина, играющего ключевую роль в стимуляции генеративной функции (Владиминова и др., 2006). Гиппокамп регулирует адренокортикальную активность на уровне гипоталамуса посредством экспрессии и секреции секретогенных агентов АКТГ (Jacobson, Sapolsky, 1991). Изменения в функционировании желез внутренней секреции, возникающие при первичной реакции центральной нервной системы на изменения внешней среды, в частности, плотности популяции, могут приводить по принципу обратной связи к вторичным более глубоким морфологическим изменениям мозга. Половые гормоны модулируют нейрогенез в гиппокампе взрослых самцов и самок грызунов (Galea, 2008).

В год высокой плотности популяции мы не наблюдали существенного изменения массы всего мозга или массы гиппокампа у весенних сеголеток в летний период. Изменения отмечены только у осенних полевок в сентябре, октябре. Есть основания полагать, что различия в развитии мозга и комплексе интерьерных признаков закладываются на более ранних этапах онтогенеза – в период внутриутробного развития (Fujioka *et al.*, 2006; Weinstock, 2008). Некоторые физиологические особенности осенних генераций могут быть объяснены особенностями их матерей (Шварц,

1980). Пренатальный стресс влияет на скорость полового созревания у рыжей полевки (Marchlewska-Koj *et al.*, 2003). В ряде экспериментальных работ показано воздействие стресса при беременности на гиппокамп потомства (Weinstock, 2001; Роговин, 2019).

С изменчивостью гиппокампа в какой-то степени также могут быть связаны и плотностно-зависимые изменения агрессивности полевок. В некоторых случаях при удалении гиппокампа наблюдали снижение агрессивности животных (Blanchard, Blanchard, 1968). Хорошо известны изменения агрессивного поведения грызунов в связи с динамикой численности популяций (Krebs, 2013; Christian, 1971). Увеличение агрессивности на пике численности в природе отмечено у ряда видов мелких грызунов (Novikov, Moshkin, 1998; Krebs, 2013). Интересно отметить, что существенная редукция гиппокампа наблюдается у различных видов млекопитающих в процессе их доместикизации; предполагается, что это связано с подавлением инстинкта агрессивности и с приспособлением к жизни в “условиях без стресса” (Kruska, Röhrs, 1974). При попадании домашних животных в естественную среду наблюдался обратный процесс, причем изменения эти происходили относительно быстро – за несколько поколений (Kruska, Röhrs, 1974). Наши данные свидетельствуют, что изменения размера мозга и гиппокампа могут происходить от поколения к поколению.

Была продемонстрирована параллельная изменчивость особенностей пространственного поведения, в том числе величины индивидуальных участков, и размера гиппокампа рыжих полевок в сезонном внутригодовом цикле природной популяции (Yaskin, 2013). Сезонная изменчивость гиппокампа диких видов мелких млекопитающих (Yaskin, 1984, 2013, 2019; Burger *et al.*, 2013; Spritzer, 2017; Lázaro *et al.*, 2018) связывается авторами исследований с влиянием таких факторов как участие в размножении и изменение гормонального фона организма, изменение пространственного поведения животных. Вместе с тем, влияние этих же факторов характерно и для многолетней динамики численности грызунов. Сопоставляя данные по размножению, скорости созревания весенних и осенних полевок на фазе нарастания и депрессии численности, И.А. Шилов (1977) отмечает: “... популяция в фазе роста численности как бы уподобляется по эколого-физиологическим свойствам весенней генерации, а в фазе спада численности – осенней” (с. 176). Подобное сопоставление можно провести и по закономерностям развития мозга и гиппокампа. Показаны различия в закономерностях роста мозга и гиппокампа у сезонных генераций рыжей полевки (Яскин, 2020). Выявленные хронографические изменения гиппокампа рыжих полевок вероятно могут быть связаны также с плотностно-зависимыми изме-

нениями их поведения, в частности, уровнем агрессивности, особенностями пространственного поведения.

Хронографическая изменчивость массы мозга и гиппокампа полевок проявляет связь с динамикой плотности популяции. В год пика численности на фоне выраженной социогенной стресс-реакции, сопровождавшейся увеличением надпочечников полевок, и включением плотностно-зависимых механизмов регуляции численности, проявлявшимися в торможении полового созревания сеголеток, наблюдалось увеличение средней абсолютной и относительной массы гиппокампа рыжих полевок. Эта особенность морфологии головного мозга сохранялась у осенних полевок с возрастом, до весны следующего года и после перехода в группу перезимовавших.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Владимирова Е.Г., Черниговская Е.В., Данилова О.А. Гипоталамо-гипофизарная нейросекреторная система красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) в ходе популяционного цикла // Журн. эвол. биохимии и физиологии. 2006. Т. 42. Вып. 2. С. 167–176.
- Дубравина Н.Б. Изменение веса мозга млекопитающих в связи с географическими условиями обитания и динамикой численности // Информационные материалы Ин-та экол. раст. и жив. Свердловск. 1976. С. 22.
- Роговин К.А., Мошкин М.П. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) // Журн. общей биол. 2007. Т. 68. № 4. С. 244–267.
- Роговин К.А. Стресс в раннем онтогенезе как адаптивное явление // Журн. общей биол. 2019. Т. 80. № 2. С. 95–123.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных // Тр. Института экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР. 1968. Вып. 58. 387 с.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 1980. 277 с.
- Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ. 1977. 262 с.
- Яскин В.А. Сезонная и годовая изменчивость особенностей роста головного мозга узкочерепных полевок (*Microtus gregalis*) // Зоол. журн. 1988. Т. 67. Вып. 3. С. 438–447.
- Яскин В.А. Экспресс-метод оценки макроморфологических особенностей головного мозга мелких млекопитающих // Зоол. журн. 2016. Т. 95. № 3. С. 366–369.
- Яскин В.А. Рост гиппокампа у рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*, Rodentia) из разных сезонных генераций // Зоологический журн. 2020. Т. 99. № 4. С. 467–474.
- Bjorkqvist K. Social defeat as a stressor in humans // Physiol. Behav. 2001. V. 73. P. 435–442.
- Blanchard R.J., Blanchard D.C. Limbic lesions and reflexive fighting // J. Compar. Physiol. Psychol. 1968. V. 66. № 3. P. 603–605.

- Burger D.K., Saucier J.M., Iwaniuk A.N., Saucier D.M. Seasonal and sex differences in the hippocampus of a wild rodent // *Behav. Brain Res.* 2013. V. 236. P. 131–138.
- Christian J.J. Fighting, maturity and population density in *Microtus pennsylvanicus* // *J. Mammal.* 1971. V. 52. № 3. P. 556–567.
- Fuchs E., Flügge G., Ohl F., Lucassen P., Vollmann-Honsdorf G.K., Michaelis T. Psychosocial stress, glucocorticoids, and structural alterations in the tree shrew hippocampus // *Phys. Behavior.* 2001. V. 73. P. 285–291.
- Fujioka A., Fujioka T., Ishida Y., Maekawa T., Nakamura S. Differential effects of prenatal stress on the morphological maturation of hippocampal neurons // *Neuroscience.* 2006. V. 141. P. 907–915.
- Galea L.A. Gonadal hormone modulation of neurogenesis in the dentate gyrus of adult male and female rodents // *Brain Res. Rev.* 2008. V. 57. P. 332–341.
- Jacobson L., Sapolsky R. The role of the hippocampus in feedback of the hypothalamic-pituitary-adrenocortical axis // *Endocr. Rev.* 1991. V. 12. № 2. P. 118–134.
- Krebs C.J. Population fluctuations in rodents // University of Chicago Press. Chicago. Illinois, 2013. 306 p.
- Kruska D., Röhrs M. Comparative-quantitative investigations on brains of feral pigs from the Galapagos Islands and of European domestic pigs // *Z. Anat. Entwickl.-Gesch.* 1974. V. 144. P. 61–73.
- Lavenex P., Steele M.A., Jacobs L.F. The seasonal pattern of cell proliferation and neuron number in the dentate gyrus of wild adult eastern grey squirrels // *Eur. J. Neurosci.* 2000. V. 12. P. 643–648.
- Lázaro J., Hertel M., Sherwood C.C., Muturi M.M., Dechmann D.K.N. Profound seasonal changes in brain size and architecture in the common shrew // *Brain Struct. Funct.* 2018. V. 223. № 6. P. 2823–2840.
- Marchlewska-Koj A., Kruczek M., Kapusta J., Pochro E. Prenatal stress affects the rate of sexual maturation and attractiveness in bank voles // *Phys. Behav.* 2003. V. 79. P. 305–310.
- McEwen B.S. Stress and hippocampal plasticity // *Annu. Rev. Neurosci.* 1999. V. 22. P. 105–122.
- McEwen B.S. Brain on stress: how the social environment gets under the skin // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2012. V. 109. P. 17180–17185.
- Novikov E., Moshkin M. Sexual maturation, adrenocortical function and population density of red-backed vole, *Clethrionomys rutilus* (Pall.) // *Mammalia.* 1998. V. 62. P. 529–549.
- Rosell D.R., Siever L.J. The neurobiology of aggression and violence // *CNS Spectr.* 2015. V. 20. P. 254–279.
- Sapolsky R.M. Stress and plasticity in the limbic system // *Neurochem. Res.* 2003. V. 28. P. 1735–1742.
- Shors T.J., Chua C., Falduto J. Sex differences and opposite effects of stress on dendritic spine density in the male versus female hippocampus // *J. Neurosci.* 2001. V. 21. № 16. P. 6292–6297.
- Smulders T.V. The avian hippocampal formation and the stress response // *Brain Behav. Evol.* 2017. V. 90. № 1. P. 81–91.
- Spritzer M.D., Panning A.W., Engelman S.M., Prince W.T., Casler A.E. et al. Seasonal and sex differences in cell proliferation, neurogenesis, and cell death within the dentate gyrus of adult wild-caught meadow voles // *Neuroscience.* 2017. V. 360. P. 155–165.
- Vázquez D.M. Stress and the developing limbic–hypothalamic–pituitary–adrenal axis // *Psychoneuroendocrinology.* 1998. V. 23. № 7. P. 663–700.
- Weinstock M. Alterations induced by gestational stress in brain morphology and behaviour of the off-spring // *Prog. Neurobiol.* 2001. V. 65. P. 427–451.
- Weinstock M. The long-term behavioural consequences of prenatal stress // *Neuros. Biobehav. Rev.* 2008. P. 1073–1086.
- Workman J.L., Manny N., Walton J.C., Nelson R.J. Short day length alter stress and depressive-like responses, and hippocampal morphology in Siberian hamsters // *Horm. Behav.* 2011. V. 60. P. 520–528.
- Yaskin V.A. Seasonal changes in brain morphology in small mammals // Winter ecology of small mammals. Special Publication of Carnegie Museum of Natural History. № 10. Pittsburgh, 1984. P. 183–191.
- Yaskin V.A. Seasonal modulation of sex-related differences in hippocampus size and spatial behavior in bank voles (*Clethrionomys glareolus*, Rodentia, Cricetidae) // *Rus. J. Ecology.* 2013. V. 44. № 3. P. 221–226.
- Yaskin V.A. Seasonal variability of the hippocampus's architectonics in bank voles (*Clethrionomys glareolus*, Rodentia) // *Mosc. Univer. Biol. Sci. Bull.* 2019. V. 74. № 2. P. 103–107.

Hippocampal Changes Due to Population Density Dynamics of the Bank Vole

V. A. Yaskin*

Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

*e-mail: yaskin_v@mail.ru

We studied hippocampal variability in relation to the multiyear population density cycle and the action of density-dependent autoregulatory mechanisms associated with the behavior. A study of field collections of morphological material of bank voles (*Clethrionomys glareolus*, Rodentia) revealed annual variability of hippocampal size against changes in population density. The absolute and relative mass of the hippocampus was significantly higher in young autumn voles in the year of population peak against the background of a pronounced stress reaction manifested in an increased mass of the adrenal glands. This peculiarity of brain morphology persisted throughout the life cycle of animals born in the year of population peak. Possible factors and mechanisms of hippocampal variability in connection with the dynamics of population density are discussed.

Keywords: hippocampus, variability, dynamics of population density, social stress, bank vole