ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2020, том 99, № 4, с. 467–474

УДК 591.481.11:591.5

РОСТ ГИППОКАМПА У РЫЖИХ ПОЛЕВОК (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*, RODENTIA) ИЗ РАЗНЫХ СЕЗОННЫХ ГЕНЕРАЦИЙ

© 2020 г. В. А. Яскин*

Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва 119992, Россия

** e-mail: yaskin_v@mail.ru*

Поступила в редакцию 13.02.2019 г.
После доработки 28.03.2019 г.
Принята к публикации 20.05.2019 г.

В сравнительном плане рассмотрена изменчивость массы гиппокампа в позднем постнатальном онтогенезе рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*) из весенней и осенней генераций. Масса гиппокампа весенних полевок увеличивалась равномерно в течение их короткого жизненного цикла и приближалась к максимальным для вида значениям в двухмесячном возрасте. У осенних полевок была выявлена двухвершинная кривая роста – гиппокамп увеличивался до сентября, после чего наблюдалась осенне-зимняя регрессия массы этого отдела мозга. Возобновление роста гиппокампа осенних полевок происходило в возрасте 7–9 месяцев и совпадало по времени с началом периода размножения. Дефинитивного размера гиппокамп осенних полевок достигал в возрасте 10–11 месяцев. Полученные результаты характеризуют специфические черты роста гиппокампа у весенних и осенних полевок; обсуждаются механизмы переключения альтернативных типов онтогенеза сезонных генераций.

Ключевые слова: гиппокамп, альтернативные типы онтогенеза, сезонные генерации, рыжая полевка

DOI: 10.31857/S0044513420020166

Для рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*), как и для других видов мелких грызунов средних и северных широт, характерна смена поколений перезимовавших полевок физиологически неоднородным поколением сеголеток. Часть сеголеток – “весенняя генерация” – созревает, вступает в размножение и обеспечивает прирост популяции в год своего рождения, другая – “осенняя генерация” – остается неполовозрелой до следующего сезона размножения. Известно, что закономерности развития полевок разного времени рождения – животных из разных сезонных генераций – различаются (Шварц и др., 1964; Амстиславская, Балахонов, 1974; Маклаков и др., 2004; Тарахтий, Давыдова, 2007; Кравченко и др., 2011).

Гиппокамп – отдел мозга, функционально связанный с пространственным обучением и памятью, эмоциональными реакциями животных, и традиционно привлекающий внимание большого числа исследователей – характеризуется морфологической пластичностью, в том числе, в связи с влиянием сезонных факторов, таких как длина светового дня, изменение уровня половых гормонов. Работы, посвященные пластичности этого отдела мозга, обычно проводятся в эксперименте на лабораторных животных (Pyter et al., 2005; Galea et al., 2008; Workman et al., 2009, 2011). В последние годы все больше появляется подобных исследований на животных из природных популяций. Сезонные различия в морфологии гиппокампа диких видов грызунов отмечены в ряде работ (Яскин, 2013; Yaskin, 1984; Galea, et al., 1999; Lavenex et al., 2000; Bartkowska et al., 2008; Turlejski et al., 2010; Walton et al., 2014; Burger et al., 2013, 2014; Spritzer, 2017).

Данные о специфических чертах роста гиппокампа у сезонных генераций грызунов, судя по литературе, ранее не публиковались.

Механизмы возникновения эколого-физиологических различий между разными генерациями до конца не ясны. Они могут быть связаны с разными уровнями организации животных – поведенческим, морфофизиологическим, клеточным и т.д. Поведение – это путь взаимодействия животного со средой, но материальной основой поведения является головной мозг. Поэтому особый интерес представляют исследования особенностей развития головного мозга чередующихся поколений животных, в связи с цикличностью жизнедеятельности популяции. Цель настоящей работы – выяснить специфические черты возрастной изменчивости гиппокампа у весенней и осенней генераций рыжих полевок, развиваю-

щихся в различающихся условиях естественной среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение природных популяций рыжих полевок и сбор морфологического материала (использовали живоловки) проводили круглогодично на трех площадках наблюдений: в пойме р. Пышмы (Западная Сибирь) в 1975–1978 гг., в Московской области (Звенигородская биостанция МГУ) в 1986–1987 гг. и в Зубцовском р-не Тверской обл. в 1988–2003 гг. Обследование животных и обработка морфологического материала были проведены по единой методике (Яскин, 2016; Yaskin, 1984). Масса головного мозга и гиппокампа была определена у 597 рыжих полевок из первой популяции, у 58 особей – из второй и у 130 особей – из третьей. Возраст зверьков был установлен по степени развития корней зубов (Тупикова и др., 1970), учитывали размеры тела, степень развития тимуса и генеративной системы, а также морфологические признаки меченых эталонных животных с известным календарным возрастом. В зависимости от времени рождения полевки были разделены на две группы: “весенние” – появлялись в популяциях с конца мая по июль, рано приступали к размножению, к осени в основной массе вымирали; “осенние” – в год своего рождения половой зрелости не достигали, на следующий год составляли группу перезимовавших (в обычные годы появлялись с конца июля–начала августа по сентябрь).

Для статистической оценки достоверности различий признаков использовали *t*-критерий Стьюдента (при сравнении данных, характеризующихся нормальным распределением в выборках), а также метод хи-квадрат ($\chi 2$). Подсчитывались среднее, ошибка средней, пределы, коэффициент вариации признаков (*Cv*, %). Относительная масса гиппокампа по отношению к массе всего мозга выражена в промилле (‰).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гиппокампова формация, или гиппокамп, – крупный отдел старой коры, у млекопитающих в классическом понимании включает в себя два основных образования – Аммонов рог и зубчатую фасцию (cornu Ammonis, fascia dentata). Под массой гиппокампа в работе подразумевается суммарная величина этих двух основных составляющих гиппокамповой формации правого и левого полушарий.

В табл. 1 и 2 представлены данные, характеризующие динамику рассматриваемых признаков самцов и самок весенних и осенних рыжих полевок (западносибирская популяция) в позднем постнатальном онтогенезе в течение их жизненного цикла в период самостоятельной жизни.

Большая часть короткого жизненного цикла весенних полевок в отличие от осенних проходит в относительно постоянных экологических условиях летнего периода. Данные по весенним полевкам разделены на две группы – неполовозрелые (НП) и размножающиеся (Р) (табл. 1). Абсолютная масса гиппокампа весенних полевок увеличивалась с возрастом: с июня по август на 15% ($P < 0.001$). Осенью, в конце жизненного цикла этих полевок, она несколько понижалась, – с августа по октябрь–декабрь на 4.3% (различия не достоверны). Масса гиппокампа половозрелых весенних полевок была выше, чем у неполовозрелых. В июне различия составляли 15.2% ($P < 0.001$), в июле – 4.5% ($P < 0.01$).

Относительная масса гиппокампа весенних полевок с возрастом быстро увеличивалась, в августе она приближалась по значению к массе этого отдела мозга перезимовавших полевок. С июня по август этот показатель увеличивался на 11.9%, $P < 0.001$. В августе относительная масса гиппо-

Таблица 1. Сезонные и возрастные изменения абсолютной и относительной (по отношению к массе мозга) массы гиппокампа весенних рыжих полевок

Время отлова	Возраст, месяцы	Число особей		Абсолютная масса гиппокампа, мг		*Cv*, %	Относительная масса гиппокампа, ‰		*Cv*, %
		самцы	самки	самцы	самки		самцы	самки	
Июнь	1 НП	31	25	54.6 ± 0.9	54.4 ± 1.0	9.3	98.2 ± 1.0	96.1 ± 1.0	5.7
	1 Р	25	9	63.1 ± 0.8	61.8 ± 1.3	6.5	105.8 ± 1.2	103.1 ± 1.6	5.6
Июль	1 НП	33	27	61.8 ± 0.9	59.8 ± 1.2	9.7	102.6 ± 1.1	100.8 ± 1.4	6.6
	1–2 Р	14	21	64.7 ± 0.9	62.8 ± 0.9	6.2	107.7 ± 1.7	104.1 ± 0.9	5.1
Август	2–3 Р	4	6	65.5 ± 1.4	66.7 ± 2.4	6.3	111.4 ± 2.4	112.8 ± 2.9	4.9
Октябрь–декабрь	4–7 Р	8		63.4 ± 1.4		6.4	109.2 ± 2.1		5.3

Примечания. $M \pm m$, НП – неполовозрелые, Р – размножающиеся (июнь–август) или размножавшиеся (август–декабрь).

Таблица 2. Сезонные и возрастные изменения абсолютной и относительной (по отношению к массе мозга) массы гиппокампа осенних рыжих полевок ($M \pm m$)

Время отлова	Возраст, месяцы	Число особей		Абсолютная масса гиппокампа, мг		*Cv*, %	Относительная масса гиппокампа, ‰		*Cv*, %
		самцы	самки	самцы	самки		самцы	самки	
Август	1	22	8	61.2 ± 1.6	60.2 ± 2.0	11.7	103.6 ± 2.0	99.4 ± 1.3	8.3
Октябрь	1–3	40	31	62.8 ± 1.0	61.7 ± 0.8	8.8	108.7 ± 1.3	107.1 ± 1.3	7.2
Декабрь	3–5	8	10	58.9 ± 0.9	58.8 ± 1.1	4.8	105.8 ± 0.9	107.0 ± 1.8	3.9
Февраль	5–7	24	21	57.4 ± 0.7	56.3 ± 0.8	7.1	105.5 ± 0.9	105.8 ± 1.1	4.6
Март	6–8	42	28	57.4 ± 0.7	54.4 ± 0.8	7.8	106,6 ± 0,9	104.2 ± 1.3	5.6
Апрель	7–9	31	13	63.6 ± 1.1	60.0 ± 1.4	9.6	109.2 ± 1.1	106.3 ± 1.0	5.1
Май	8–10	9	7	65.7 ± 1.2	65.9 ± 1.5	5.7	112.4 ± 1.5	112.7 ± 2.5	4.7
Июнь	9–11	44	18	69.6 ± 0.9	65.5 ± 0.5	7.1	116.6 ± 1.0	109.5 ± 1.6	6.5
Июль	10–12	12	13	73.6 ± 1.3	67.7 ± 1.2	7.4	119.7 ± 1.2	112.5 ± 1.5	5.1
Август	11–13	8		69.2 ± 1.1		4.5	114.1 ± 3.0		7.4
Октябрь–декабрь	13–15	5		67.2 ± 2.3		–	111.6 ± 1.2		–

кампа весенних полевок всего на 1.7% ниже, чем у перезимовавших (различия не значимы), и достоверно выше (на 9.4%, $P < 0.001$), чем у августовских молодых осенних полевок. Осенью, с августа по октябрь–декабрь относительная масса гиппокампа весенних полевок несколько понижалась (на 2.6%, различия не достоверны).

В табл. 2 представлена динамика признаков осенних полевок, начиная с месячного возраста (первая выборка, август) до завершения жизненного цикла в летние месяцы следующего года (перезимовавшие полевки). До следующей осени – до годовалого возраста – доживало лишь небольшое число осенних полевок. Абсолютная масса гиппокампа молодых осенних полевок несколько увеличивалась с августа по октябрь (на 2.4%, различия не достоверны), затем, в зимний период, закономерно понижалась (с октября по март на 10%, $P < 0.001$). С марта масса гиппокампа быстро увеличивалась и в апреле достигала первоначального осеннего уровня молодых октябрьских полевок и продолжала повышаться до середины лета. С марта по июль–август она увеличивалась на 23% ($P < 0.001$). В июне–августе масса гиппокампа перезимовавших на 10.7% ($P < 0.001$) больше, чем у молодых осенних полевок в октябре. Осенью, к концу жизни полевок, масса гиппокампа вновь уменьшалась, – с июля по октябрь–декабрь на 4.7% ($P < 0.05$).

Изменения относительной массы гиппокампа осенних полевок по направленности близки к изменениям его абсолютной массы. С августа по октябрь относительная масса гиппокампа осенних полевок повышалась на 5.4% ($P < 0.01$). Зимой она понижалась, – с октября по февраль на 2.2% ($P < 0.05$). С февраля по июль относительная масса гиппокампа снова увеличивалась, на этот раз весьма значительно (на 10%, $P < 0.001$), и в летние месяцы заметно превышала осенний уровень. В июле у перезимовавших осенних полевок она была на 7.4% ($P < 0.001$) выше, чем у молодых неполовозрелых полевок в октябре. К концу жизни осенних полевок относительная масса гиппокампа понижалась (с июля по октябрь–декабрь на 3.8%, $P < 0.05$).

Осеннее уменьшение гиппокампа как у осенних, так и у весенних полевок совпадало с периодом, когда полевки не размножались и демонстрировали регрессию гонад.

У осенних перезимовавших полевок прослеживался половой диморфизм по абсолютной и относительная массе гиппокампа ($P < 0.05$). Сходные менее выраженные половые различия наблюдались и у половозрелых размножающихся весенних полевок в июньской и июльской выборках (табл. 1), различия статистически не достоверны.

Коэффициент вариации абсолютной массы гиппокампа был несколько выше у неполовозрелых весенних полевок по сравнению с половозрелыми размножающимися (табл. 1). У осенних полевок можно отметить уменьшение индивидуальной изменчивости гиппокампа в период перехода от осени к зиме. Подобная закономерность известна для массы тела грызунов в этот период. Относительно более высокой индивидуальная изменчивость абсолютной массы гиппокампа у осенних полевок была в апреле – в период весеннего роста гиппокампа в возрасте 7–9 мес. (табл. 2).

Наиболее значительные различия в закономерностях роста гиппокампа у весенних и осенних полевок проявлялись после достижения ими

приблизительно двухмесячного возраста. С этого периода начиналось зимнее снижение массы гиппокампа осенних полевок, масса гиппокампа весенних зверьков продолжала увеличиваться и в августе приближалась по значению к массе гиппокампа у осенних перезимовавших полевок. В августе у весенних полевок она была на 4.3% ниже, чем у перезимовавших осенних (различия не достоверны) и на 8.7% ($P < 0.01$) выше, чем у молодых осенних полевок в этом же месяце.

Сходная общая картина специфических черт сезонно-возрастной изменчивости гиппокампа разных генераций рыжих полевок прослеживалась в подмосковной и тверской популяциях и в целом была аналогична динамике, продемонстрированной на западносибирской популяции. Западносибирские рыжие полевки характеризовались большей массой тела и головного мозга, а также достоверно большей массой гиппокампа. Относительная масса гиппокампа в разных популяциях при сравнении полевок из конкретных генераций с учетом сезона достоверно не различалась. В подмосковной и тверской популяциях весенний рост гиппокампа после осенне-зимней регрессии у осенних полевок был несколько менее выраженным (14–19%, $P < 0.01$), по сравнению с западно-сибирской (23%).

Возраст достижения дефинитивных размеров гиппокампа у осенних рыжих полевок был в 4–5 раз больше, чем у весенних. Это общая закономерность для всех трех рассматриваемых популяций.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сезонные генерации грызунов характеризуются двумя альтернативными типами онтогенеза, различающимися возрастом полового созревания и общей продолжительностью жизни. Специфика экологических, ряда морфофизиологических и цитологических особенностей грызунов, принадлежащих к разным сезонным генерациям отражена в серии работ начатых академиком Шварцем и сотрудниками (1964 и др.). Грызуны весеннего времени рождения (“весенние”) быстро достигают половой зрелости, приносят потомство в возрасте 2–3 месяцев, и к осени в возрасте 4–5 месяцев вымирают со всеми признаками старости. “Осенние” грызуны в год своего рождения половой зрелости не достигают и становятся способными к размножению только в возрасте 8–10 месяцев, по общей продолжительности жизни они превосходят весенних зверьков в 3–4 раза (Шварц и др., 1964). Весеннее поколение характеризуется очень короткой вегетативной фазой и относительно продолжительной генеративной. У осенних поколений, наоборот, вегетативная фаза по продолжительности в несколько раз превосходит генеративную. Отмечены различия в скорости роста тела и черепа рыжих полевок, родившихся весной, летом и осенью (Ивантер, 1975; Haitlinger, 1965 и др.). Показано, что интенсивность митотической активности красных полевок (*Clethrionomys rutilus*) высокая у весенних полевок и заметно понижена у осенних (Амстиславская, Балахонов, 1974). Специфика сезонных генераций полевок проявляется и при сравнении закономерностей роста головного мозга у животных разного времени рождения (Яскин, 1988, 2018; Yaskin, 1984). Масса всего мозга у весенних полевок приближается к конечным значениям в возрасте около 2 мес. Иная картина наблюдается у осенних полевок. Масса и пропорции мозга осенних полевок достигают дефинитивных показателей лишь после зимовки, в 10–11–месячном возрасте.

Период, когда показатели мозга, и гиппокампа в частности, начинают приближаться к дефинитивным значениям, в целом, совпадают с переходом вегетативной фазы в генеративную. У весенних и осенних полевок это происходит в существенно различающемся календарном возрасте. Прекращение нарастания массы мозга и гиппокампа может свидетельствовать о переходе животного во взрослое состояние.

Наступление периода размножения – одна из основных предпосылок повышения двигательной активности животных. Предполагается, что весеннее увеличение активности самок полевок *Clethrionomys* связано с формированием индивидуальных, не перекрывающихся друг с другом участков, тогда как весеннее увеличение размеров участков самцов обусловлено конкуренцией за контакты с максимальным количеством половозрелых самок (Mihok, 1981). Гиппокамп вовлечен в обработку пространственной информации об окружающей среде обитания (O`Keefe, Nadel, 1978). Многочисленные сравнительные межвидовые исследования свидетельствуют о взаимосвязи между степенью использования пространства (в частности, величиной индивидуальных участков) и размером гиппокампальной системы (Krebs et al., 1989; Jacobs, Schenk, 2003). Подобная закономерность наблюдается и в онтогенезе животных – выявлена однонаправленная сезонная изменчивость размера гиппокампа и пространственного поведения у бурозубок рода *Sorex* (Yaskin, 2005) и рыжих полевок (Яскин, 2013). Сезонная динамика размеров гиппокампа осенних рыжих полевок коррелировала с динамикой пространственного поведения, характерного для данного вида – двигательной активностью, средней величиной индивидуальных участков; также прослеживались и сезонные модуляции половых различий массы гиппокампа осенних полевок (Яскин, 2013). Половой диморфизм по размеру гиппокампа у осенних полевок начинал проявляться лишь с началом полового созревания в ве-

сенне-летний период (гиппокамп у самцов был больше, чем у самок) и соответствовал появляющемуся в этот период половому диморфизму по величине индивидуальных участков. Не было различий по обоим признакам у неполовозрелых полевок в зимний период. Подобную закономерность, но менее выраженную (различия статистически не достоверны), можно наблюдать и у полевок весенней генерации. Половые различия по массе гиппокампа начинают проявляться при вступлении молодых весенних полевок в размножение. Вероятно, это также совпадает по времени с увеличением их индивидуальных участков.

Экспериментально показано, что для половозрелых рыжих полевок характерна способность к хомингу; напротив, тенденции ориентации при перемещении не выражены у неполовозрелых особей в конце сезона размножения и у перезимовавших особей перед началом сезона размножения (Karlsson, 1984). Сопоставляя эти данные с нашими результатами по изменчивости гиппокампа, можно предположить, что различия в хоминге связаны с разным размером гиппокампа половозрелых и неполовозрелых полевок.

Гиппокамп связан также с агрессивным поведением (Rosell, Siever, 2015). Отмечается, что у половозрелых весенних рыжих полевок, также как и у осенних перезимовавших, в поведении наблюдаются элементы агрессии; агрессивное поведение не наблюдается у весенних неполовозрелых и осенних полевок в осенне-зимний период (Оленев, 2009). Таким образом, проявление агрессивного поведения у рыжих полевок из разных сезонных генераций совпадает с периодами, когда гиппокамп заканчивает рост у этих групп животных (данные настоящей работы).

Большинство экспериментальных исследований связи морфологии гиппокампа и пространственного поведения проводится в лаборатории. При этом для адекватного развития гиппокампа необходимо, чтобы онтогенез происходил в естественных условиях – в процессе знакомства со сложной окружающей средой (Jacobs, Menzel, 2014). Полевок сезонных генераций, различающихся по закономерностям развития гиппокампа, можно считать удобной моделью для изучения морфофизиологической основы разных форм поведения. Наши данные о росте гиппокампа весенних полевок, завершающемся в возрасте около 2 мес., согласуются с многочисленными литературными данными о развитии мозга в нормальном онтогенезе у лабораторных мелких грызунов, содержащихся в экспериментальных условиях. Специфика морфофизиологических показателей осенней генерации мелких грызунов во многом обусловлена влиянием неблагоприятных экологических факторов осени и зимы, приводящих к остановке роста, развития и созревания животных этой группы, а также к изменениям гиппокампа (двухвершинная кривая его роста).

Существование двух альтернативных вариантов онтогенеза ставит вопрос о сигнальных факторах среды, определяющих выбор реализуемой программы, и об эффекторных системах организма, модифицирующих течение морфофизиологических процессов. Продолжительность светового дня относят к сильным синхронизирующим сигналам годовых ритмов. Вместе с тем, в популяциях фотопериодичных видов – реагирующих на сезонную динамику продолжительности светового дня приспособительными изменениями физиологии и поведения – встречаются особи, игнорирующие естественные или экспериментальные изменения фотопериода (Штайнлехнер, Пухальский, 1999). Выбор реализуемой программы дальнейшего развития у животных может происходить еще до того, как они покинут материнское гнездо, получая информацию о текущем сезоне на основе изменений фотопериода или качественного состава пищи. Предполагается, что сеголетки красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) перед выходом из гнезда сохраняют поливариантный сценарий развития, который в дальнейшем реализуется в ходе взаимодействия отдельного организма с конкретными условиями среды (Кравченко и др., 2011). Естественная динамика фотопериода – вероятный ключевой фактор, обусловливающий сезонные изменения мозга. Средняя масса головного мозга полевок в популяциях закономерно изменяется по сезонам, напоминая динамику фотопериода, с запаздыванием по фазе на 1–2 месяца (Яскин, 1989). Самцы пенсильванских полевок (*M. pennsylvanicus*), выращенные в лабораторных условиях при летнем фотопериоде, обладали более тяжелым мозгом по сравнению с самцами, выращенными при зимнем фотопериоде (Dark et al., 1990). На белоногих хомячках (*Peromyscus leucopus*) экспериментально показано, что изменение длины светового дня может влиять на объем гиппокампа, нейрогенез в гиппокампе и успешность пространственного обучения (Pyter et al., 2005; Walton et al., 2014).

Два типа онтогенеза не приурочены строго ко времени рождения. Вероятно, в отдельных случаях альтернативными путями процессов развития могут следовать полевки из одного выводка. Реакции организма на изменения фотопериода могут быть модифицированы другими факторами среды, такими как температура, качество пищи. Летние засухи и другие неблагоприятные факторы могут приостановить размножение грызунов и резко затормозить скорость их роста значительно раньше наступления осеннего периода (Шварц и др., 1964; Яскин, 1981). Обратный пример – случаи зимнего размножения в благоприятные в кормовом отношении годы.

Гиппокамп – один из наиболее пластичных отделов мозга. При сравнении с сезонной динамикой таких отделов, как обонятельные луковицы, новая кора, стриатум, древняя кора, промежуточный и средний мозг, мозжечок, продолговатый мозг – гиппокамп характеризовался наибольшим весенним ростом после выраженной осенне–зимней регрессии массы (Yaskin, 1984). О том, что гиппокамп является особенно пластичной областью мозга, свидетельствуют также экспериментальные работы (Fuchs et al., 2001; Cameron, Glover, 2015).

Гиппокампальный нейрогенез был отмечен у взрослых особей млекопитающих различных групп (Praag et al., 2002; Gould, 2007; Duarte-Guterman et al., 2015). Морфологическая пластичность гиппокампа связана как с пролиферацией клеток, так и с изменением их размеров. Предполагается, что онтогенетические и экологические факторы в первую очередь влияют на регуляцию дифференцировки нейронов, а не на скорость пролиферации клеток (Amrein et al., 2011).

Половые гормоны и гормоны стресса модулируют нейропластичность и поведение (Galea et al., 2008). Показано наличие взаимосвязи между объемом гиппокампа и уровнем половых гормонов у пенсильванских полевок (*Microtus pennsylvanicus*) в условиях экспериментальной колонии: самцы с высоким уровнем тестостерона, также как самки с высоким уровнем эстрадиола, отличались большим объемом гиппокампа (Galea et al., 1999). Выявлена также пластичность гиппокампа в связи с сезонными факторами и репродуктивным статусом у диких земляных белок Ричардсона (*Urocitellus richardsonii*) (Burger et al., 2014). При разрушении гиппокампа наблюдали задержку полового созревания и нарушение эстрального цикла (Riss et al., 1963; Koikegami, 1964). Показано, что репродуктивный опыт самок может влиять на морфологическую пластичность гиппокампа (Pawluski, Galea, 2006). Так как уровень андрогенов закономерно изменяется по сезонам у грызунов, можно предположить, что изменчивость гиппокампа тесно связана как с изменением уровня гормонов, так и с динамикой пространственного поведения у сезонных генераций полевок. Динамику изменчивости гиппокампа и пространственного поведения наиболее вероятно можно объяснить как результат взаимодействия между генотипом и средой, которое в свою очередь опосредовано половыми и кортикостероидными гормонами. Многими исследованиями показано существование функциональной связи гиппокампа с гипоталамической нейросекреторной системой. Изменение потока афферентной импульсации, поступающей в гипоталамус из гиппокампа, вызывает перестройку эндокринных систем, управляемых гипоталамусом (Филаретов, 1979). Гиппокамп участвует в регуляции обратной связи гипоталамо-гипофизарно-адренокортикальной оси (Jacobson, Sapolsky, 1991). Недавние исследования продемонстрировали, что гормон роста может вырабатываться эндогенно внутри гиппокампа (Donahue, 2006).

Динамика массы мозга, вероятно, коррелирует с общим уровнем его функциональной активности. Существует представление о том, что размеры мозга животных могут определять размеры их тела на разных этапах онтогенеза (Sacher, Staffeldt, 1974). Более определенные корреляции размера и функции прослежены по динамике гиппокампа. Поскольку от уровня функционирования нервной системы определенным образом зависит, по-видимому, и активность генетического аппарата клеток внутренних органов и мышц (Лопатина и др., 1975), можно предположить, что изменения мозга первичны по отношению к комплексу сезонных адаптивных преобразований животных. Реализация генотипа изменчива и протекает приспособительно к конкретным факторам среды. При этом одной из существенных функций нервной системы является регуляция активности генетического аппарата по принципу обратной связи в соответствии с текущими нуждами организма, влиянием среды и индивидуального опыта. Конкретные факторы среды, в частности длина светового дня, могут влиять на триггерное переключение двух вариантов развития мозга (гиппокампа в частности), закономерности развития которого, в свою очередь, определяют стратегию и скорость формирования других морфофизиологических особенностей организма.

Сопоставляя наши данные, характеризующие гиппокамп как отдел мозга, наиболее изменчивый по сезонам по сравнению с другими отделами, и экспериментальные данные литературы, приведенные выше, можно высказать предположение, что гиппокамп является одним из важнейших звеньев в механизмах переключения двух альтернативных вариантов онтогенеза грызунов.

Полученные результаты характеризуют специфику роста гиппокампа для весенней и осенней сезонных генераций рыжих полевок в природных популяциях. Масса гиппокампа весенних полевок увеличивалась равномерно в течение их короткого жизненного цикла и приближалась к максимальным для вида значениям в двухмесячном возрасте. У осенних полевок была выявлена двухвершинная кривая роста, – возобновление роста гиппокампа после осенне-зимней регрессии массы происходило в возрасте 7–9 месяцев. Завершение роста гиппокампа у разных сезонных генераций происходило в существенно различающемся календарном возрасте и совпадало с началом полового созревания животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амстиславская Т.С., Балахонов В.С., 1974. Митотическая активность и ее связь с продолжительностью жизни и уровнем обмена у сезонных генераций субарктической популяции полевки *Clethrionomys rutilus* // Экология. № 4. С. 80–83.

Ивантер Э.В., 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 246 с.

Кравченко Л.Б., Завьялов Е.Л., Москвитина, Н.С., 2011. Половое созревание и возрастная динамика кортикостерона у двух видов лесных полевок (*Clethrionomys*, Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. Т. 90. № 12. С. 1522–1529.

Лопатина Н.Г., Пономаренко В.В., Смирнова Г.П., 1975. Гипотеза нервной регуляции процесса реализации наследственной информации // Проблемы высшей нервной деятельности и нейрофизиологии. Л.: Наука. С. 107–120.

Маклаков К.В., Оленев Г.В., Кряжимский Ф.В., 2004. Типы онтогенеза и территориальное распределение мелких грызунов // Экология. № 5. С. 1–9.

Оленев Г.В., 2009. Определение возраста цикломорфных грызунов, функционально-онтогенетическая детерминированность, экологические аспекты // Экология. № 2. С. 103–115.

Тарахтий Э.А., Давыдова Ю.А., 2007. Сезонная изменчивость показателей системы крови рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) разного репродуктивного состояния // Известия РАН. Серия биологическая. № 1. С. 14–25.

Тупикова Н.В., Сидорова Г.А., Коновалова Э.А., 1970. Определитель возраста лесных полевок // Фауна и экология грызунов. М.: Изд. МГУ. Вып. 9. С. 160–167.

Филаретов А.А., 1979. Нервная регуляция гипофизарно-адренокортикальной системы. Л.: Наука. 144 с.

Шварц С.С., Ищенко В.Г., Овчинникова Н.А., Оленев В.Г., Покровский А.В., Пястолова О.А., 1964. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов // Журнал общей биологии. Т. 25. № 6. С. 417–433.

Штайнлехнер С., Пухальский В., 1999. Сезонная регуляция размножения мелких млекопитающих // Сибирский экологический журнал. № 1. С. 23–35.

Яскин В.А., 1981. Реакция рыжих полевок на зимние условия, засуху и изменения плотности популяции // Экология. № 1. С. 46–54.

Яскин В.А., 1988. Сезонная и годовая изменчивость особенностей роста головного мозга узкочерепных полевок (*Microtus gregalis*) // Зоологический журнал. Т. 67. Вып. 3. С. 438–447.

Яскин В.А., 1989. Сезонные изменения размеров головного мозга и черепа мелких млекопитающих // Журнал общей биологии Т. 50. № 4. С. 470–480.

Яскин В.А., 2013. Сезонная модуляция половых различий размера гиппокампа и пространственного поведения у рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*, Rodentia) // Экология. № 3. С. 197–203.

Яскин В.А., 2016. Экспресс-метод оценки макроморфологических особенностей головного мозга мелких млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 95. № 3. С. 366–369.

Яскин В.А., 2018. Особенности роста головного мозга у красной полевки (*Clethrionomys glareolus*, Rodentia) разных сезонных генераций // Зоологический журнал. Т. 97. № 3. С. 343–347.

Amrein I., Isler K., Lipp H.-P., 2011. Comparing adult hippocampal neurogenesis in mammalian species and orders: influence of chronological age and life history stage // European Journal of Neuroscience. V. 34. Iss. 6. P. 978–987.

Bartkowska K., Djavadian R.L., Taylor J.R.E., Turlejski K., 2008. Generation recruitment and death of brain cells throughout the life cycle of Sorex shrews (Lypotyphla) // European Journal of Neuroscience. V. 27. P. 1710–1721.

Burger D.K., Gulbrandsen T., Saucier D.M., Iwaniuk A.N., 2014. The effects of season and sex on dentate gyrus size and neurogenesis in a wild rodent, Richardson's ground squirrel (*Urocitellus richardsonii*) // Neuroscience. V. 272. P. 240–251.

Burger D.K., Saucier J.M., Iwaniuk A.N., Saucier D.M., 2013. Seasonal and sex differences in the hippocampus of a wild rodents // Behavioural Brain Research. V. 236. P. 131–138.

Cameron H.A., Glover L.R., 2015. Adult neurogenesis: beyond learning and memory // Annual Review of Psychology. V. 66. P. 53–81.

Dark J., Spears N., Whaling C.S., Wade G.N., Meyer J.S., Zucker I., 1990. Long day lengths promote brain growth in meadow voles // Developmental Brain Research. V. 53. P. 264–269.

Donahue C.P., Kosik K.S., Shors T.J., 2006. Growth hormone is produced within the hippocampus where it responds to age, sex, and stress // Proceedings of National Academy of Sciences USA. V. 103. P. 6031–6036.

Duarte-Guterman P., Yagi S., Chow C., Galea L.A.M., 2015. Hippocampal learning, memory, and neurogenesis: Effects of sex and estrogens across the lifespan in adults. Hormones and Behavior. V. 75. P. 37–52.

Fuchs E., Flügge G., Ohl F., Lucassen P., Vollmann-Honsdorf G.K., Michaelis, T., 2001. Psychosocial stress, glucocorticoids, and structural alterations in the tree shrew hippocampus // Physiology and Behavior. V. 73. P. 285–291.

Galea L.A.M., Perrot-Sinal T.S., Kavaliers M., Ossenkopp K.P., 1999. Relations of hippocampal volume and dentate gyrus width to gonadal hormone levels in male and female meadow voles // Brain Research. V. 821. P. 383–391.

Galea L.A.M., Uban K.A., Epp J.R., Brummelte S., Barha C.K., Wilson W.L., Lieblich S.E., Pawluski J.L., 2008. Endocrine regulation of cognition and neuroplasticity: our pursuit to unveil the complex interaction between hormones, the brain, and behaviour // Canadian Journal of Experimental Psychology. V. 62. № 4. P. 247–260.

Gould E., 2007. How widespread is adult neurogenesis in mammals? // Nature Reviews Neuroscience. V. P. 481–488.

Haitlinger R., 1965. Morphological analysis of the Wroclaw population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) // Acta Theriologica. V. 10. P. 243–272.

Jacobs L. F., Menzel R., 2014. Navigation outside of the box: what the lab can learn from the field and what the field can learn from the lab // Movement Ecology. V. 2. (1). P. 1–22.

Jacobs L.F., Schenk F., 2003. Unpacking the cognitive map: the parallel map theory of hippocampal function // Psychological Review. V. 110. № 2. P. 285–315.

Jacobson L., Sapolsky R., 1991. The role of hippocampus in feedback regulation of the hypothalamic-pituitary-ad-

renocortical axis // Endocrinology Review. V. 12. P. 118–134.

Karlsson A.F., 1984. Age-differential homing tendencies in displaced bank voles, *Clethrionomys glareolus* // Animal Behaviour. V. 32. P. 515–519.

Koikegami H., 1964. Amygdala and other related limbic structures experimental studies on the anatomy and function // Acta Medica et Biologica. V. 12. P. 73–266.

Krebs J.R., Sherry D.F., Healey S.D., Perry V.H., Vaccarino A.L., 1989. Hippocampal specialization of food-storing birds // Proceedings of National Academy of Sciences USA. V. 86. P. 1388–1392.

Lavenex P., Steele M.A., Jacobs L.F., 2000. The seasonal pattern of cell proliferation and neuron number in the dentate gyrus of wild adult eastern grey squerrels // European Journal of Neuroscience. V. 12. P. 643–648.

Mihok S., 1981. Chitty's hypothesis and behaviour in subarctic red-backed voles *Clethrionomys gappery* // Oikos. V. 36. P. 281–295.

Mizoguchi K., Kunishita T., Chui D.H., Tabira T., 1992. Stress induces neuronal death in the hippocampus of castrated rats // Neuroscience Letters. V. 138. P. 157–160.

O'Keefe J., Nadel L., 1978. The hippocampus as a cognitive map. Oxford: Clarendon Press. 230 p.

Pawluski J.L., Galea L.A., 2006. Hippocampal morphology is differentially affected by reproductive experience in the mother // Journal of Neurobiology. V. 66. № 1. P. 71–81.

Praag H., van, Schinder A.F., Christie B.R., Toni N., Palmer T.D., Gage F.H., 2002. Functional neurogenesis in the adult hippocampus // Nature. V. 415. P. 1030–1034.

Pyter L.M., Reader B.F., Nelson R.J., 2005. Short photoperiods impair spatial learning and alter hippocampal dendritic morphology in adult male white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) // Journal of Neuroscience. V. 25(18). P. 4521–4526.

Riss W., Barstein S.D., Johnson R.W., 1963. Hippocampal or pyriform lobe damage in infancy and endocrine development of rats // American Journal of Physiology. V. 204. P. 861–866.

Rosell D.R., Siever L.J., 2015. The neurobiology of aggression and violence // CNS Spectrums. V. 20. P. 254–279.

Sacher G.A., Staffeldt E.F., 1974. Relation of gestation time to brain weight for placental mammals: implications for the theory of vertebrate growth // American Naturalist. V. 108. № 963. P. 593-615.

Spritzer M.D., Panning A.W., Engelman S.M., Prince W.T., Casler A.E. et al., 2017. Seasonal and sex differences in cell proliferation, neurogenesis, and cell death within the dentate gyrus of adult wild-caught meadow voles // Neuroscience. V. 360. P. 155–165

Turlejski K., Michalski A., Bartkowska K., Shchipanov N.A., Tumasian F., Taylor J., Djavadian R., 2010. New data on brain mechanisms of the Dehnel effect and age-dependent behavior in *Sorex araneus* // Advances in Biology of Shrews III. Materials of the Inernational conference. Moscow: KMK Scientific Press. P. 69–70.

Walton J.C., Aubrecht T.G., Weil Z.M., Leuner B., Nelson R.J., 2014. Photoperiodic regulation of hippocampal neurogenesis in adult male white-footed mice (Peromyscus leucopus) // European Journal of Neuroscience. V. 40. P. 2674–2679.

Workman J.L., Bowers S.L., Nelson R.J., 2009. Enrichment and photoperiod interact to affect spatial learning and hippocampal dendritic morphology in white-footed mice (*Peromiscus leucopus*) // European Journal of Neuroscience. V. 29. P. 161–170.

Workman J.L., Manny N., Walton J.C., Nelson R.J., 2011. Short day length alter stress and depressive-like responses, and hippocampal morphology in Siberian hamsters // Hormones and Behavior. V. 60. P. 520–528.

Yaskin V.A., 1984. Seasonal changes in brain morphology in small mammals // Winter ecology of small mammals. Special Publication of Carnegie Museum of Natural History. № 10. Pittsburgh. P. 183–191.

Yaskin V.A., 2005. The annual cycle of spatial behavior and hippocampal volume in *Sorex* // Advances in the biology of shrews II. Special Publication of the International Society of Shrew Biologists. № 01. N.Y. P. 373–385.

HIPPOCAMPUS GROWTH IN BANK VOLES (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*, RODENTIA) FROM DIFFERENT SEASONAL GENERATIONS

V. A. Yaskin*

Biological Faculty, M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow 119992, Russia

**e-mail: yaskin_v@mail.ru*

Age-related variations in the hippocampus mass in the late postnatal ontogeny of bank voles (*Clethrionomys glareolus*) from the spring and autumn generations are considered in a comparative aspect. The mass of the hippocampus of the spring voles is increased regularly over their short life cycle and approaches the values maximum for the species at two-months age. In the autumn voles, a two-peak growth curve is detected, the hippocampus increasing until September, after which an autumn-winter regression of the mass of this brain region was observed. The hippocampal growth of autumn voles resumed at the age of 7–9 months and coincided with the beginning of the reproduction period. The hippocampus of autumn voles reached the definitive size at the age of 10–11 months. The results obtained characterize specific features of hippocampal growth in spring and autumn voles. The mechanisms that switch the alternative types of ontogeny of the seasonal generations are discussed.

Keywords: hippocampus, alternative types of ontogeny, seasonal generations, bank vole