ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 6, с. 660–670

УДК 599.322/.324;57.022

ЗАВИСИМОСТЬ РОСТА И ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ ВОДЯНЫХ ПОЛЕВОК (*ARVICOLA AMPHIBIUS*, RODENTIA, ARVICOLINAE) ОТ СЕЗОНА РОЖДЕНИЯ И СЕМЕЙНЫХ ФАКТОРОВ

© 2021 г. Г. Г. Назарова[a, *], Л. П. Проскурняк[a], Е. И. Южик[a, b]

[a] *Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091 Россия*

[b] *Институт молекулярной патологии и патоморфологии ФИЦ фундаментальной и трансляционной медицины, ул. Тимакова, 2, Новосибирск, 630117 Россия*

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

Поступила в редакцию 28.02.2020 г.
После доработки 18.03.2020 г.
Принята к публикации 04.04.2020 г.

В условиях вивария изучены рост и половое созревание водяных полевок, потомков постоянных родительских пар, в зависимости от календарных сроков рождения (май или сентябрь), семейной принадлежности и характеристик семейной среды (масса тела родителей, величина помета и соотношение полов при рождении). Результаты множественного регрессионного анализа показали, что ключевую роль в регуляции роста и репродуктивного развития у водяной полевки играют внутригодовые изменения длительности светового периода. По окончании зимнего периода половое созревание особей весенней когорты, судя по клеточному составу вагинальнах мазков у самок, содержанию тестостерона в крови самцов и аногенитальному расстоянию самцов, происходит быстрее, чем у особей осенней когорты. Показано, что масса тела имеет бóльшее значение для наступления готовности к размножению, чем возраст, поскольку особи осенних когорт, достигшие половой зрелости, не отличались по массе тела от весенних. На динамику массы тела достоверно влияет семейная принадлежность. Возраст полового созревания водяных полевок снижается с увеличением массы тела матери и доли самцов в помете при рождении.

Ключевые слова: водяная полевка, *Arvicola amphibius* L., сезон рождения, семья, рост, половое созревание, масса тела, тестостерон

DOI: 10.31857/S0044513421040127

Сезонная цикличность репродуктивной и метаболической активности наблюдается почти повсеместно среди живых организмов, эволюционировавших в умеренных и полярных широтах. Размножение – энергетически затратный процесс, находящийся под контролем разнообразных сигналов абиотической и биотической среды (Trainor et al., 2006; Bronson, 2009), благодаря этому рождение и воспитание потомства происходит в наиболее благополучное время года. Для видов, которые характеризуются коротким сроком беременности и которые обитают в умеренных широтах, – хомяков, мышевидных грызунов и полевок – нейроэндокринная активация репродуктивной оси происходит на исходе зимы и ранней весной, с увеличением продолжительности светового дня.

В регуляции полового созревания сезонноразмножающихся грызунов ключевую роль играет информация о продолжительности светового периода и направлении его изменения (Bronson, 2009). Хотя нейробиологическая основа до конца не ясна (Plant, 2015), известно, что гипоталамус животных с сезонным ритмом размножения обладает высокой пластичностью (Ebling, 2014). Для запуска центрального механизма полового созревания необходим специфический нервный сигнал из преоптической области гипоталамуса, тесно связанной с циркадными ритмами (Plant, 2012). В настоящее время ключевым триггером высвобождения гонадолиберина и запуска полового созревания считают кисспептин, секретируемый нейронами аркуатного ядра гипоталамуса (Cameron, 2011; Uenoyama et al., 2019). Важное значение имеет соматотропная гормональная ось, основные эффекторы которой – гормон роста и инсулиноподобный фактор роста 1 (Bartke et al., 2013; Yuan et al., 2012). Линии мышей с мутациями, снижающими функциональность соматотропной оси, имеют бóльшую продолжительность жизни и отсроченное половое созревание

по сравнению с мышами контрольной линии (Bartke et al., 2013). Все это свидетельствует о тесной сопряженности характеристик жизненного цикла, которые находятся под контролем факторов внешней среды и имеют существенную генетическую составляющую (Bronson, 1988; Bartke et al., 2013; Falconer, 1984).

Для мышевидных грызунов умеренных широт характерна поливариантность онтогенетического развития в зависимости от сезона рождения (Оленев, Григоркина, 2014). Такая гетерогенность популяции позволяет наиболее полно реализовать ее репродуктивный потенциал, а также поддерживать численность и генетическое разнообразие в популяции. Водяной полевке (*Arvicola amphibius* L.), обитающей в подтаежной зоне Западной Сибири, свойственна строгая сезонность размножения, причем длительность репродуктивного периода зависит от фазы популяционного цикла (Евсиков и др., 2001). Характеристики жизненных циклов особей разных когорт и влияющие на них факторы в настоящее время остаются слабо изученными.

Цель – изучить рост и половое созревание водяных полевок в зависимости от сезона рождения и условий раннего развития, связанных с семейной принадлежностью и характеристиками семейной среды (масса тела родителей, величина помета и соотношение полов при рождении). Задачи: 1) выяснить динамику роста особей весенней и осенней когорт водяной полевки, полученных от постоянных родительских пар, содержащихся в условиях естественного светового режима, стабильных температурных и кормовых условиях; 2) оценить содержание тестостерона в крови самцов в период полового созревания и выяснить его связь с сезоном рождения и массой тела; 3) оценить зависимость скорости роста и полового созревания от семейной принадлежности, массы тела родителей, величины и полового состава пометов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена на водяных полевках, содержащихся в условиях вивария, при естественном световом режиме и свободном доступе к воде и корму (распаренная зерновая смесь, морковь, трава, пророщенный овес). Генетическая гетерогенность виварных животных поддерживается за счет пополнения особями из природных популяций и учета коэффициента родства при подборе родительских пар (не более 12.5%). В 2018 г. средний коэффициент инбридинга в лабораторной колонии составлял 6.01%.

В 2018 г. из 8 самцов и 8 самок возраста 289–478 дней были сформированы репродуктивные пары, которые содержались в соединенных трубкой-переходом клетках (25 × 25 × 48 см) в периоды 16–28 апреля и 12 августа–2 сентября без изменения состава пар. Факт спаривания и наступления беременности устанавливали по: 1) наличию спермы в вагинальном мазке; 2) наступлению продолжительного диэструса; 3) увеличению массы тела самки. Самца отсаживали от самки на 14–18-й день беременности. Детенышей отсаживали от матери в возрасте трех недель и содержали индивидуально.

От каждой пары получено 2 помета – один весной (8–13 мая), другой осенью (3–5 сентября). Средний интервал между родами составил 117 дней. Всего изучено 29 животных, родившихся весной (11 самцов и 18 самок), и 27 животных, родившихся осенью (17 самцов и 10 самок). Все исследуемые особи дожили до наступления половой зрелости.

Оценка роста и полового созревания

Индивидуально меченых детенышей взвешивали на весах “Ohaus sc6010”. Взвешивание проводили еженедельно от рождения до 10-недельного возраста, а в зимний период (январе и феврале), а также в мае, июне, августе и сентябре – в последнюю декаду каждого месяца; в период быстрого весеннего роста и полового созревания (в марте–апреле) – еженедельно, оценивая при этом их половую зрелость.

Наступление половой зрелости у самок определяли по: 1) открытию влагалища; 2) наличию ороговевших чешуй в вагинальном мазке (не менее 50% от общего числа клеток) – состояния, свидетельствующего о готовности самок к спариванию (Назарова и др., 2007). Половое созревание самцов оценивали по аногенитальному расстоянию. К половозрелым относили особей с аногенетальным расстоянием, превышающим 26 мм (Назарова, 2011).

Определение содержания тестостерона в крови

Уровень тестостерона в крови самцов определяли однократно 18.03.2018, в период полового созревания. Кровь брали из ретроорбитального синуса. Из крови выделяли сыворотку, затем ее хранили в пластиковых микропробирках при –20°С. Определение концентрации тестостерона (нМ/л) в сыворотке осуществляли с помощью набора реагентов для иммуноферментного анализа (ЗАО “Вектор-Бест”, г. Новосибирск). Чувствительность набора 0.2 нмоль/л, коэффициент вариации не превышает 8%. Концентрацию определяли по калибровочной кривой после измерения оптической плотности раствора с образцами сыворотки при основной длине волны 450 нм и референтной длине волны 620 нм на спектрофотометре “PowerWave XS2”.

Таблица 1. Масса тела родителей, плодовитость и половой состав пометов в зависимости от сезона года

Сезон года	Масса тела, г				Величина помета		Соотношение полов (% самцов)	
	матерей			отцов				
	при покрытии	после родов	при отъеме детенышей	при покрытии	при рождении	при отъеме от матери	при рождении	при отъеме от матери
Весна	144.2 ± 11.6	163.0 ± 9.9	140.9 ± 10.1	205.3 ± 10.2	4.2 ± 0.3	3.8 ± 0.4	35.0 ± 8.9	37.1 ± 8.3
Осень	182.3 ± 14.2	183.5 ± 14.2	146.2 ± 9.6	211.9 ± 8.4	4.4 ± 0.5	4.1 ± 0.5	58.5 ± 11.5	61.0 ± 11.3
Достоверность различий *p*	<0.001	<0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05

Статистический анализ данных

Статистическую обработку данных проводили, используя программу “Statistica 6.1”. Влияние сезона рождения, семейной принадлежности, пола на рост потомства определяли с помощью многомерного анализа (модуль “общая линейная модель”, GLM). В качестве факторных переменных использовали сезон рождения и идентификационный номер родительской пары. Сезон рождения включали в анализ как случайный фактор. Пол учитывали как ковариату. Влияние вышеперечисленных факторов на возраст полового созревания потомства и массу тела при достижении половой зрелости проводили отдельно для самцов и самок.

Для выяснения влияния на возраст полового созревания характеристик родителей (масса тела при спаривании) и условий семейной среды (величина помета, процент самцов при рождении) использовали общую линейную модель, включая сезон рождения как категориальную переменную.

Для оценки влияния сезона на гормональный статус самцов использовали непараметрический критерий Манна–Уитни, т.к. распределение уровня тестостерона в крови отличалось от нормального. Связь между содержанием тестостерона в крови с другими признаками устанавливали с помощью корреляции Спирмена. Для оценки достоверности сезонных различий признаков с нормальным распределением использовали критерий Шеффе. Различия между частотами устанавливали по методу χ^2. Средние значения в таблицах и тексте приведены со своими стандартными ошибками. Уровень статистической значимости принят $p < 0.05$.

Работа выполнена в соответствии с правилами проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденными распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 N 12000-496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 N 22.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Масса тела родителей, величина помета и соотношение полов при рождении в разные сезоны года

В апреле–мае масса тела размножавшихся самок при покрытии и родах была достоверно ниже, чем в августе–сентябре. Величина помета при рождении, отъеме от матери и половой состав пометов не различались (табл. 1).

Рост потомства

Результаты анализа зависимости массы тела потомства в разном возрасте от сезона рождения, семейной принадлежности (идентификационного номера родительской пары) и пола, выполненного с помощью GLM, приведены в табл. 2. Достоверное влияние сезона рождения обнаружено в возрасте трех недель и сохранялось до июня следующего года, т.е. во взрослом состоянии. Половые различия массы тела установлены, начиная с возраста шести недель. Графики динамики массы тела самок и самцов весенней и осенней когорт представлены на рис. 1*а*–1*в*.

Влияние семейной принадлежности обнаружено уже при рождении и сохранялось на протяжении всего исследованного периода онтогенеза, что свидетельствует о существенном влиянии генетических факторов на динамику роста массы тела.

Таблица 2. Влияние сезона рождения, принадлежности к семейной группе и пола на массу тела потомства

Возраст, календарные сроки	Эффекты	*SS*	*df*	*MS*	*F*	*P*
0 нед	Сезон рождения	0.11	1	0.11	0.37	>0.05
	Семейная принадлежность	6.16	7	0.88	2.85	**<0.05**
	Пол	0.23	1	0.23	0.74	>0.05
3 нед	Сезон рождения	203.09	1	203.09	22.76	**<0.001**
	Семейная принадлежность	798.76	7	114.11	12.79	**<0.001**
	Пол	9.70	1	9.70	1.09	>0.05
6 нед	Сезон рождения	1025.59	1	1025.59	23.23	**<0.001**
	Семейная принадлежность	681.01	7	97.29	2.20	**<0.05**
	Пол	354.77	1	354.77	8.04	**<0.01**
10 нед	Сезон рождения	3009.62	1	3009.62	42.10	**<0.001**
	Семейная принадлежность	3073.84	7	439.12	6.14	**<0.001**
	Пол	1178.53	1	1178.53	16.49	**<0.001**
Январь	Сезон рождения	6681.65	1	6681.65	23.14	**<0.001**
	Семейная принадлежность	9752.53	7	1393.22	4.82	**<0.001**
	Пол	4815.28	1	4815.28	16.68	**<0.001**
Февраль	Сезон рождения	18017.19	1	18017.19	21.08	**<0.001**
	Семейная принадлежность	13900.89	7	1985.84	2.32	**<0.01**
	Пол	13077.47	1	13077.47	15.30	**<0.001**
Март	Сезон рождения	34773.12	1	34773.12	36.71	**<0.001**
	Семейная принадлежность	27060.27	7	3865.75	4.08	**0.001**
	Пол	39659.30	1	39659.30	41.87	**<0.001**
Апрель	Сезон рождения	24056.07	1	24056.07	27.80	**<0.001**
	Семейная принадлежность	46573.30	7	6653.33	7.69	**<0.001**
	Пол	61491.26	1	61491.26	71.07	**<0.001**
Май	Сезон рождения	11636.87	1	11636.87	18.62	**<0.001**
	Семейная принадлежность	50927.27	7	7275.32	11.64	**<0.001**
	Пол	43233.68	1	43233.68	69.19	**<0.001**
Июнь	Сезон рождения	5510.42	1	5510.42	7.06	**0.01**
	Семейная принадлежность	39716.07	7	5673.72	7.27	**<0.001**
	Пол	33019.22	1	33019.22	42.33	**<0.001**
Август	Сезон рождения	2817.05	1	2817.05	2.62	>0.05
	Семейная принадлежность	41465.61	7	5923.66	5.52	**<0.001**
	Пол	23299.76	1	23299.76	21.72	**<0.001**
Сентябрь	Сезон рождения	1389.38	1	1389.38	1.37	>0.05
	Семейная принадлежность	37300.09	7	5328.58	5.24	**<0.001**
	Пол	7417.82	1	7417.82	7.30	**<0.01**

Жирным шрифтом выделены статистически значимые эффекты.

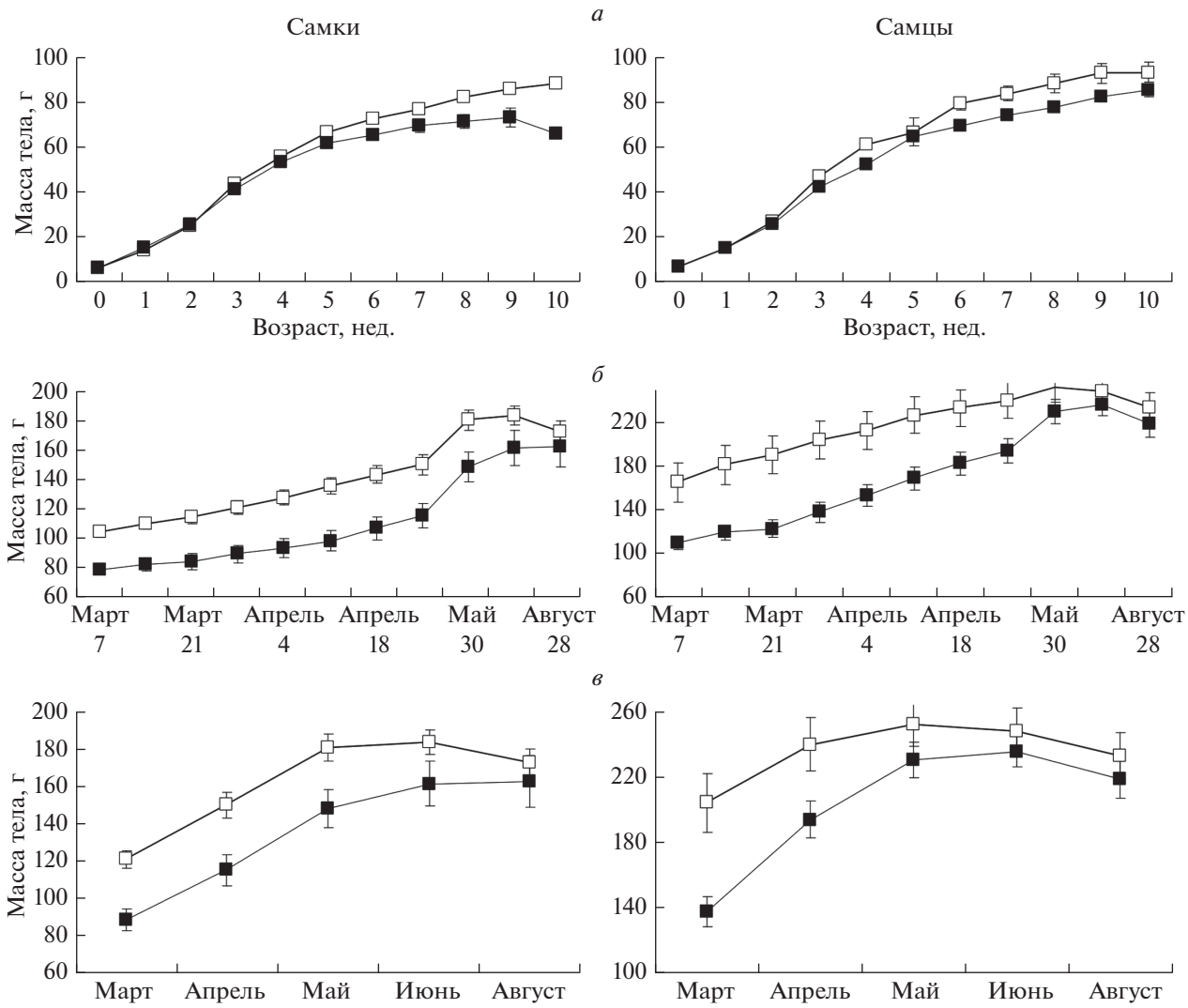

Рис. 1. Динамика массы тела особей весенней и осенней когорт: *а* – в первые 10 недель жизни, *б* – в осеннее-зимний период, *в* – в весенне-летний период. Светлые квадраты – весенняя когорта, темные – осенняя.

Половое созревание потомства

Влияние идентификационного номера родителей и сезона рождения на возраст полового созревания самок

Результаты статистического анализа, выполненного с помощью GLM, показали, что возраст самок при достижении половой зрелости достоверно связан с сезоном рождения (открытие влагалища: $F_{1,19} = 269.7$, $p < 0.001$; наступление рецептивного репродуктивного состояния: $F_{1,19} = 286.2$, $p < 0.001$). Возраст открытия влагалища и наступления рецептивного состояния не зависит от семейной принадлежности ($F_{7,19} = 1.54$, $p > 0.05$ и $F_{7,19} = 2.15$, $p > 0.05$ соответственно). Из представленных на рис. 2 зависимостей следует, что половое созревание самок весенней когорты начинается и завершается в более ранние календарные сроки, чем у самок осенней когорты.

В среднем, наступление рецептивного состояния регистрируется через 7.0 ± 2.3 дней после открытия влагалища. Физиологическая готовность к размножению самок осенней когорты наступает в более молодом возрасте, на 96 дней раньше, чем у самок весенней когорты (табл. 3).

Влияние семейной принадлежности и сезона рождения на массу тела самок при открытии влагалища и наступлении физиологической готовности к спариванию

Масса тела при открытии влагалища зависит от сезона рождения ($F_{1,19} = 9.81$, $p < 0.01$) и семейной принадлежности ($F_{7,19} = 4.25$, $p < 0.01$). Масса тела при достижении физиологической готовно-

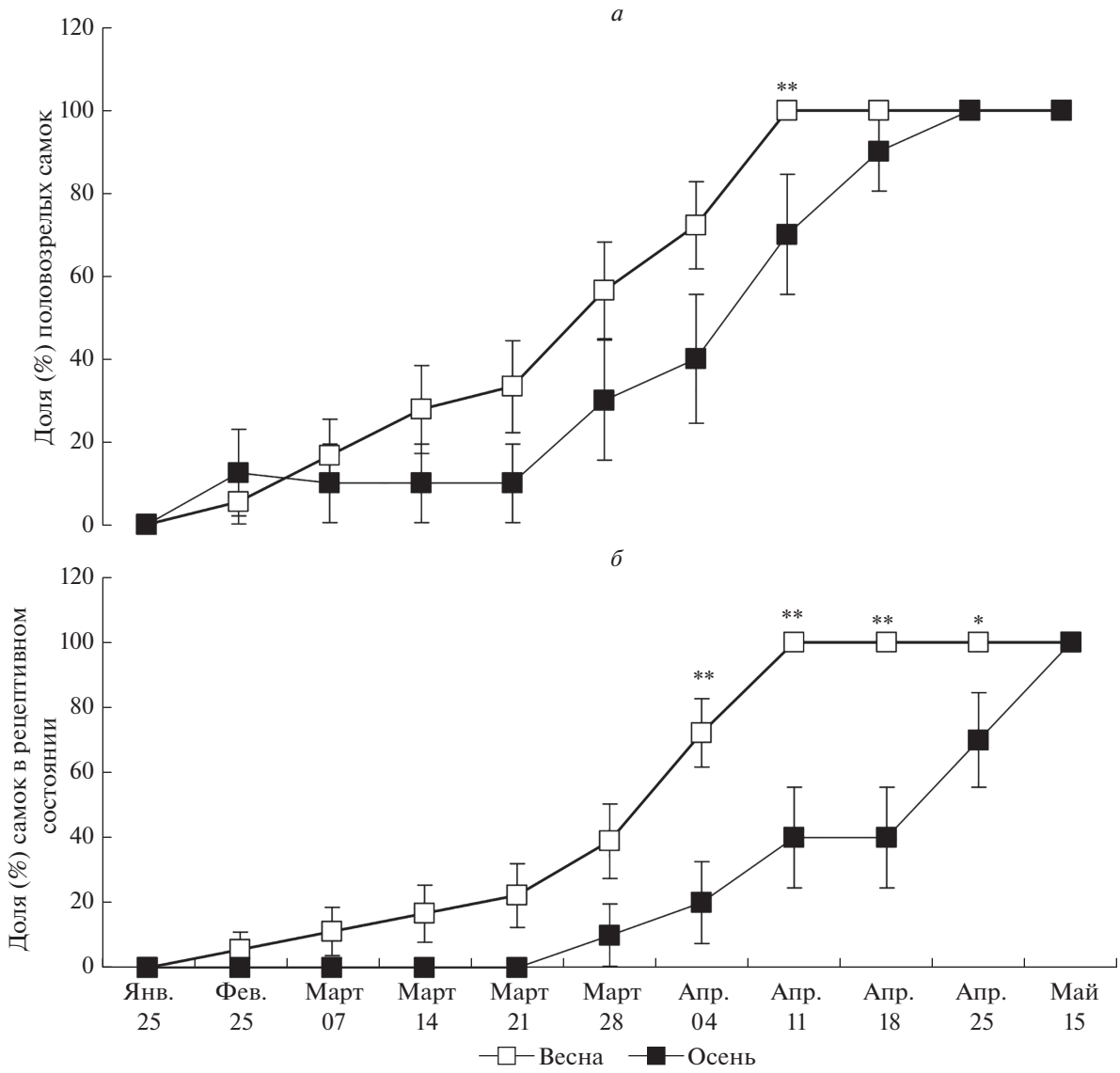

Рис. 2. Доля половозрелых самок: *а* – с открытым влагалищем, *б* – в рецептивном физиологическом состоянии в разные календарные даты в зависимости от сезона рождения. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

сти к спариванию связана только с семейной принадлежностью ($F_{7,19} = 2.48$, $p < 0.05$) и не зависит от сезона рождения ($F_{1,19} = 0.20$, $p > 0.05$), табл. 3. Результаты работы свидетельствуют о существовании критического порога массы тела, необходимого для завершения полового созревания самок. Вероятно, генетический фактор определяет скорость роста, а масса тела определяет наступление половой зрелости у самок водяной полевки.

Влияние семейной принадлежности и сезона рождения на половое созревание самцов

У самцов, как и у самок, возраст полового созревания связан с сезоном рождения ($F_{1,19} = 227.94$, $p < 0.001$) и не зависит от семейной принадлежности ($F_{7,19} = 2.41$, $p > 0.05$). На массу тела достигших половой зрелости самцов сезон рождения и семейная принадлежность не влияют ($F_{1,19} = 4.15$, $p > 0.05$ и $F_{7,19} = 2.26$, $p > 0.05$ соответственно).

Рис. 3 иллюстрирует динамику полового созревания самцов весенней и осенней когорт. Из представленных результатов следует, что самцы весенней когорты достигают половой зрелости в более ранние календарные сроки. Достоверных различий массы тела самцов весенней и осенней когорт при достижении ими половой зрелости не наблюдалось (табл. 3).

Таблица 3. Возраст и масса тела при наступлении половой зрелости особей весенней и осенней когорт

Сезон рождения	Самки				Самцы	
	возраст, дни		масса тела, г		возраст, дни	масса тела, г
	открытия влагалища	наступления рецептивного состояния	при открытии влагалища	при наступлении рецептивного состояния		
Весна	322.0 ± 3.4 (18)	324.7 ± 3.1 (18)	119.6 ± 4.4 (18)	122.8 ± 4.2 (18)	323.9 ± 5.3 (11)	208.0 ± 11.8 (11)
Осень	213.7 ± 5.1 (10)	228.5 ± 4.6 (10)	96.0 ± 5.2 (10)	114.8 ± 4.6 (10)	232.1 ± 3.8 (17)	192.4 ± 6.9 (17)
Достоверность различий *p*	**<0.001**	**<0.001**	**<0.001**	>0.05	**<0.001**	>0.05

Примечания. В скобках – число животных. Жирным шрифтом выделены статистически значимые различия между средними показателями весенних и осенних когорт.

Содержание тестостерона в крови самцов, родившихся в разные сезоны года

От сезона рождения зависит содержание тестостерона в крови самцов на следующий год после рождения, в марте, ($U = 38.5$, $Z = 3.21$, $p < 0.01$). У самцов весенней генерации оно существенно выше (рис. 4).

Выявлены сильные корреляции между содержанием тестостерона в крови самцов, их массой тела ($r_s = 0.76$, $p < 0.001$) и аногенитальным расстоянием ($r_s = 0.74$, $p < 0.001$).

Влияние семейных факторов на половое созревание потомства

Величина помета при рождении

Результаты статистического анализа полученных данных с использование GLM (факторная переменная – сезон рождения, предикторные – масса тела матери, отца, величина помета и процент самцов при рождении) показали, что от величины помета при рождении исследуемые характеристики жизненной истории потомства не зависели.

Соотношение полов при рождении

С увеличением доли самцов в пометах снижаются возраст открытия влагалища у самок ($\beta = -0.37 \pm 0.13$, $p < 0.05$) и возраст наступления рецептивного состояния ($\beta = -0.45 \pm 0.10$, $p < 0.001$). Физиологическая готовность самок к спариванию наступает при меньшей массе тела ($\beta = -0.33 \pm 0.14$).

Репродуктивное развитие самцов не зависит от соотношения полов в помете.

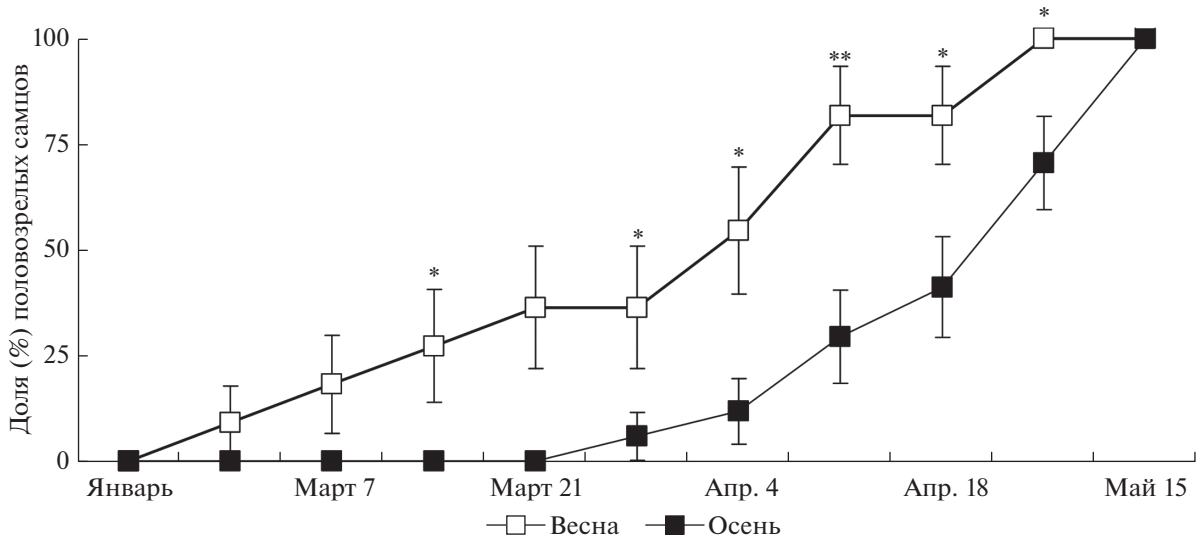

Рис. 3. Доля половозрелых самцов в разные календарные даты в зависимости от сезона их рождения (весна, осень). * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$.

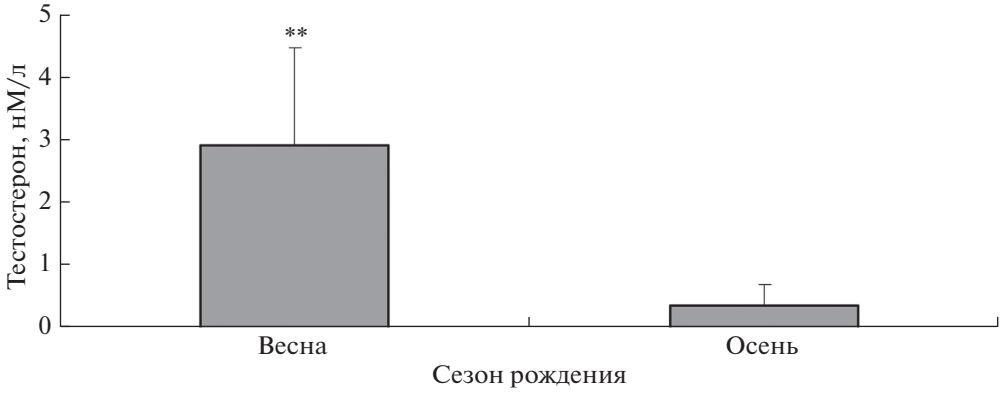

Рис. 4. Содержание тестостерона в период полового созревания (март) в крови самцов, родившихся в разные сезоны года. ** $p < 0.01$.

Масса тела матери

С повышением массы тела матери снижается возраст наступления физиологической готовности к спариванию у дочерей ($\beta = -0.15 \pm 0.07$, $p < 0.05$), при этом обнаружена положительная связь между массой тела матерей и половозрелых дочерей в возрасте открытия влагалища и наступления рецептивного состояния ($\beta = 0.39 \pm 0.10$, $p < 0.001$ и $\beta = 0.33 \pm 0.10$, $p < 0.01$ соответственно). Установлено достоверное влияние массы тела матери на возраст и массу тела самцов при достижении ими половой зрелости ($\beta = -0.20 \pm 0.08$, $p < 0.05$ и $\beta = 0.38 \pm 0.17$, $p < 0.01$ соответственно). Таким образом, результаты статистического анализа, учитывающего совместное влияние сезонных и семейных факторов, показали, что потомство более крупных матерей растет быстрее и достигает половой зрелости раньше.

Масса тела отца

Достоверного влияния массы тела отца на репродуктивное развитие потомства не обнаружено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение факторов, влияющих на рост водяных полевок, выявило его зависимость от сезона рождения. Замедление роста особей осенней когорты, по сравнению с весенней, происходит после отъема от матери, в возрасте трех недель, и сохраняется на протяжении всего первого года жизни. Связано это, очевидно, с различной продолжительностью светового периода, поскольку другие условия содержания и состав родительских пар не менялись. Ранее экспериментально было доказано, что скорость роста водяных полевок зависит от продолжительности светлого времени суток (Евсиков и др., 1989).

Половое созревание особей весенней когорты происходило в более ранние календарные сроки. У грызунов биологические различия особей, связанные с сезоном рождения, обнаружены еще в середине прошлого века (Шварц и др., 1964). В природных популяциях водяных полевок особи весенних когорт отличаются от осенних ускоренным метаболизмом, более высокой скоростью роста и полового созревания (Евсиков и др., 2001; Соловьев, 2006). Связанная с сезоном рождения адаптивная регуляция роста и полового созревания обнаружена у полевки-экономки (*Microtus oeconomus*). В соответствии с моделью оптимального распределения ресурсов генерации, рожденные в конце лета и осенью, останавливают рост и возобновляют его только весной. Зимой крупные полевки хуже выживают, а высокая скорость роста весной положительно коррелирует с успехом размножения (Gliwicz, 1996). Аналогичные закономерности развития осенних генераций отмечены у степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) и других видов полевок *Microtus gregalis*, *Microtus arvalis*, *Microtus middendorffi*, *Microtus agrestis*, *Myodes glareolus* как в природных популяциях, так и в лабораторных условиях (Шварц и др., 1964; Ивантер, Леонтьев, 2013; Оленев, Григоркина, 2014). Разница в половом созревании весенних и летних генераций отмечена и у сезонно размножающихся хомячков рода *Phodopus* (Феоктистова, 2008). Сезонная динамика уровня тестостерона в крови самцов хомячка Робовского (*P. roborovskii*) отражает репродуктивную активность: зимой базальный уровень тестостерона самый низкий, его рост отмечается перед началом сезона размножения (в феврале–марте), самый высокий уровень тестостерона отмечен в летние месяцы на пике размножения, затем уровень гормона снижается и остается низким с сентября по январь (Феоктистова, 2008). Таким образом, дифференциальное размножение особей в популяции связано с гетерогенностью возрастного состава, что играет важ-

ную роль в поддержании генетической структуры популяций (Оленев, Григоркина, 2014).

Результаты выполненного исследования выявили достоверное влияние семейной принадлежности на динамику массы тела потомства, что свидетельствует о генетической обусловленности темпов роста. Показано наличие положительной связи между массой тела матери и массой тела потомства при достижении половой зрелости, влияние отца статистически незначимо. Таким образом, потомство более крупных матерей растет более быстрыми темпами.

Обнаружен новый интересный результат – масса тела достигших половой зрелости зверьков весенней и осенней когорт достоверно не различалась. Вероятно, половое созревание у водяной полевки в большей степени зависит от массы тела, чем от возраста. Возможно, необходимо достижение критического порога массы тела для наступления полового созревания. С физическими кондициями животных связан успех размножения у водяной полевки (Назарова, Евсиков, 2011).

Сопряженная вариабельность возраста полового созревания и массы тела обнаружена в популяционных и лабораторных исследованиях на других млекопитающих. У монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus*) ограничение пищи сопровождается снижением массы тела и массы репродуктивных органов у особей разного пола (Karakas et al., 2005). У пашенной полевки (*Microtus agrestis*) половое созревание полевок из популяций с особями, имеющими бóльшую массу тела, наступает в более ранние календарные сроки (Ergon et al., 2001). У самцов енота-полоскуна (*Procyon lotor*) половое созревание связано с сезонными изменениями, но при достижении критической массы тела половое созревание наступает раньше, в ювенильной стадии развития (Okuyama et al., 2013). Центральный механизм, реализующий этот феномен, связан с регуляцией секреции кисспептина в гипоталамусе, которую модулируют метаболические сигналы, такие как лептин и грелин (Uenoyama et al., 2019).

Величина помета у многоплодных грызунов значительно влияет на скорость роста (определяется доступностью материнского молока) и полового созревания. В экспериментах с манипуляцией численного состава пометов показано, что самки из больших пометов созревают позже, чем из малых, а масса тела при половом созревании у них одинакова (Drickamer, 1981). У крыс с увеличением числа детенышей в помете половое созревание самок наступает позже. Частично это связано со скоростью роста, а частично – с функцией надпочечников. Кортикостерон во взаимодействии с лютеинизирующим и фолликулостимулирующим гормонами ускоряет половое созревание. У крыс в пометах малой величины базальный уровень кортикостерона ниже, а стресс-реактивность выше (Rivest, 1991). Мы не обнаружили влияния величины помета на половое созревание у водяной полевки.

Соотношение полов в помете – еще один фактор, изученный в данном исследовании, который может влиять на скорость полового созревания потомства через: 1) эффект взаимного расположения эмбрионов в матке (vom Saal, 1989); 2) материнское поведение и его программирующее влияние на репродуктивное развитие потомства (Cameron, 2011); 3) феромональный эффект (Vandenberg, 1980; Johnston, 2003). Физиологические эффекты соотношения полов в пометах и гормонального статуса матери на репродуктивное развитие потомства выявлены в ряде исследований на млекопитающих. Выяснено, что у свиней фармакологически стимулированный эструс наступал чаще у самок, родившихся в пометах, в которых численно преобладали самцы (Seyfang et al., 2017). При увеличении доли самцов в помете возраст полового созревания потомков снижается (Lamberson et al., 1988). Эти эффекты могут быть опосредованы как внутриутробным влиянием тестостерона, так и воздействием феромонов при взрослении. Известно, что самки быстрее созревают в присутствии запаха самца (Vandenberg, 1980; Johnston, 2003). У крыс высокий уровень эстрадиола в период беременности ускоряет открытие влагалища у самок-потомков (Hilakivi-Clarke et al., 1997). Имплантаты с тестостероном также ускоряют открытие влагалища, но не влияют на овуляцию, что, скорее всего, связано с тканеспецифичной ароматизацией тестостерона во влагалищном эпителии (Rivest, 1991).

Материнская забота программирует репродуктивное развитие потомков через тканеспецифичную экспрессию рецепторов эстрогена ERα. В зависимости от выраженности материнской заботы количество рецепторов ERα изменяется и на нейронах гипоталамуса, секретирующих кисспептин, который является ключевым фактором в запуске сигнала для полового созревания (Cameron, 2011; Uenoyama et al., 2019). Заботливые матери, которые чаще вылизывают детенышей, выращивают самок, отличающихся высокой степенью заботы о потомках (Cameron, 2011). В реализацию этого эффекта, по-видимому, вовлечены эпигенетические изменения (метилирование ДНК). Известно, что в крысиных пометах матери чуть чаще вылизывают самцов, поэтому самки из пометов с высоким процентом самцов несколько недополучают материнской заботы, что приводит к их более раннему созреванию и более раннему участию в размножении (Cameron, 2011). У водяной полевки механизмы, опосредующие влияние полового состава пометов на возраст полового созревания самок, не изучены.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сезонные факторы, а именно внутригодовые изменения длительности светового периода, играют ключевую роль в регуляции роста и репродуктивных процессов у водяной полевки. При содержании водяных полевок в условиях естественного светового режима обнаружены достоверные различия динамики массы тела особей весенних и осенних когорт, родившихся в постоянных родительских парах; причем эти различия сохранялись на протяжении первого года жизни. По окончании зимнего периода половое созревание особей весенних когорт происходит более быстрыми темпами, благодаря чему они могут вступать в размножение раньше, чем особи осенних генераций. В регуляции скорости полового созревания имеют значение условия раннего развития – масса тела матери и половой состав пометов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по Программе ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг. (проект № VI.51.1.8.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Евсиков В.И., Герлинская Л.А., Мошкин М.П., Музыка В.Ю., Назарова Г.Г., и др., 2001. Генетико-физиологические основы популяционного гомеостаза // Водяная полевка. Сер. “Виды фауны России и сопредельных стран”. Ред. Пантелеев П.А. М.: Наука. С. 386–412.

Евсиков В.И., Скорова С.В., Назарова Г.Г., Мошкин М.П., 1989. Влияние фотопериода на рост и репродуктивную функцию водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) // Экология. № 6. С. 58–63.

Ивантер Э.В., Леонтьев И.А., 2013. К изучению размножения и экологической структуры популяции темной полевки (*Microtus agrestis*) в Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. № 6. С. 116–125.

Назарова Г.Г., 2011. Аногенитальное расстояние как прогностический признак половой зрелости самцов водяной полевки (*Arvicola terrestris*) // Зоологический журнал. Т. 90. № 1. С. 121–122.

Назарова Г.Г., Евсиков В.И., 2011. Эволюционная экология плодовитости животных: адаптивные возможности потомков предопределяются условиями их пренатального развития (на примере водяной полевки, *Arvicola terrestris* L.) // Вавиловский журнал генетики и селекции. Т. 15. № 3. С. 585–592

Назарова Г.Г., Потапов М.А., Евсиков В.И., 2007. Вероятность наступления эструса и спаривания у водяной полевки, *Arvicola terrestris* L., зависят от физического состояния самок, полового опыта и поведения брачных партнеров // Зоологический журнал. Т. 86. № 12. С. 1507–1512.

Оленев Г.В., Григоркина Е.Б., 2014. Функциональные закономерности жизнедеятельности популяций грызунов в зимний период // Экология. № 6. С. 428–438.

Соловьев В.А., 2006. Водяная полевка (*Arvicola terrestris* Linnaeus, 1758) европейского Северо-Востока. Сыктывкар (Коми НЦ УрО РАН). 180 с.

Феоктистова Н.Ю., 2008. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, поведение, химическая коммуникация. М.: Товарищество научных изданий КМК. 414 с.

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

Bartke A., Sun L.Y., Longo V., 2013. Somatotropic signaling: trade-offs between growth, reproductive development, and longevity // Physiological Reviews. V. 93. № 2. P. 571–598.

Bronson F.H., 1988. Mammalian reproductive strategies: genes, photoperiod and latitude // Reproduction Nutrition Development. V. 28. P. 335–347.

Bronson F.H., 2009. Climate change and seasonal reproduction in mammals // Philosophical Transactions of the Royal Society B. V. 364. P. 3331–3340.

Cameron N.M., 2011. Maternal programming of reproductive function and behavior in the female rat // Frontiers in Evolutionary Neuroscience. V. 3. A. 10.

Drickamer L.C., 1981. Selection for age of sexual maturation in mice and the consequences for population regulation // Behavioral and Neural Biology. V. 31. P. 82–89.

Ebling F.J., 2014. Hypothalamic control of seasonal changes in food intake and body weight // Frontiers in neuroendocrinology. V. 37. P. 97–107.

Ergon T., Lambin X., Stenseth N.C., 2001. Life-history traits of voles in a fluctuating population respond to immediate environment // Nature. V. 411. P. 1043–1045.

Falconer D.S., 1984. Weight and age at puberty in female and male mice of strains selected for large and small body size // Genetics Research. V. 44. P. 47–72.

Gliwicz J., 1996. Life history of voles: growth and maturation in seasonal cohorts of the root vole // Miscellania Zoologica. V. 19. № 1. P. 1–12.

Hilakivi-Clarke L., Clarke R., Onojafe I., Raygada M., Cho E., et al., 1997. A maternal diet high in n-6 polyunsaturated fats alters mammary gland development, puberty onset, and breast cancer risk among female rat offspring // Proceedings of the National Academy of Sciences. V. 94. P. 9372–9377.

Johnston R.E., 2003. Chemical communication in rodents: from pheromones to individual recognition // Journal of Mammalogy. V. 84. P. 1141–1162.

Karakas A., Camsan C., Serin E., Gunduz B., 2005. Effects of photoperiod and food availability on growth, leptin, sexual maturation and maintenance in the Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) // Zoological Science. V. 22. P. 665–670.

Lamberson W.R., Blair R.M., Rohde Parfet K.A., Day B.N., Johnson R.K., 1988. Effect of sex ratio of birth litter on subsequent reproductive performance of gilts // Journal of Animal Science. V. 66. P. 595–598.

Okuyama M.W., Shimozuru M., Abe G., Nakai M., Sashika M. et al., 2013. Timing of puberty and its relationship with body growth and season in male raccoons (*Procyon lotor*) in Hokkaido // Journal of reproduction and development. V. 59. № 4. P. 361–367.

Plant T.M., 2012. A comparison of the neuroendocrine mechanisms underlying the initiation of the preovulatory LH surge in the human, Old World monkey and rodent // Frontiers in Neuroendocrinology. V. 33. № 2. P. 160–168.

Plant T.M., 2015. Neuroendocrine control of the onset of puberty // Frontiers in Neuroendocrinology. V. 38. P. 73–88.

Rivest R.W., 1991. Sexual maturation in female rats: hereditary, developmental and environmental aspects // Experientia. V. 47. № 10. P. 1027–1038.

Seyfang J., Kirkwood R.N., Tilbrook A.J., Ralph C.R., 2017. The pre-ovulatory luteinizing hormone surge is affected by the sex ratio of a gilt's birth litter // Manipulating Pig Production XVI, Melbourne, Australia. Clayton, VIC Australia. V. 57. № 12. P. 2474.

Trainor B.C., Martin L.B.I, Greiwe K.M., Kuhlman J.R., Nelson R.J., 2006. Social and photoperiod effects on reproduction in five species of Peromyscus // General and Comparative Endocrinology. V. 148. № 2. P. 252–259.

Uenoyama Y., Inoue N., Nakamura S., Tsukamura H., 2019. Central mechanism controlling pubertal onset in mammals: a triggering role of kisspeptin // Frontiers in Endocrinology. V. 10. A. 312.

Vandenbergh J.G., 1980. The influence of pheromones on puberty in rodents // Cemical signals. Vertebrates and aqatic invertebrates. Eds D.R.M. Silverstein. New York; London: Plenum Press. P. 229–241.

vom Saal FS., 1989. Sexual differentiation in litter-bearing mammals: influence of sex of adjacent fetuses in utero // J. Anim. Sci. V. 67. № 7. P. 1824–1840.

Yuan R., Meng Q., Nautiyal J., Flurkey K., Tsaih S.W. et al., 2012. Genetic coregulation of age of female sexual maturation and lifespan through circulating IGF1 among inbred mouse strains // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. V. 109. № 21. P. 8224–9229.

THE GROWTH AND PUBERTY OF WATER VOLES (*ARVICOLA AMPHIBIUS*, RODENTIA, ARVICOLINAE) IN RELATION TO BIRTH SEASON AND FAMILY FACTORS

G. G. Nazarova[1, *], L. P. Proskurnyak[1], E. I. Yuzhik[1, 2]

[1]*Institute of the Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Science, Frunze str., 11, Novosibirsk, 630091 Russia*

[2]*Institute of Molecular Pathology and Pathomorphology, Federal Research Center of Fundamental and Translational Medicine, Timakova str., 2, Novosibirsk, 630117 Russia*

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

In vivarium conditions, the growth and puberty of the offspring of constant parental pairs have been studied in relation to the calendar terms of birth (May or September) and the characteristics of the family environment (identification number of the parental pair, body mass of parents, litter size, and sex ratio at birth). The results of multiple regression analysis show that intra-annual changes in the duration of the light period play the key role in the regulation of growth and reproductive development in the water vole. At the end of the winter period, the puberty of spring cohort individuals, based on the cellular composition of vagina smears in females, the testosterone content in the blood of males and their anogenital distance, occurs faster than in autumn cohort individuals. Body weight is shown to be more important to the onset of reproductive activity than age, because individuals of spring and autumn cohorts that reached puberty did not differ in body weight. The growth dynamics are significantly affected by the identification number of parents. The puberty age of water voles is decreased with an increasing body mass of the mother and the proportion of males in the litter at birth.

Keywords: water vole, *Arvicola amphibius* L., season of birth, family, growth, puberty, body mass, testosterone