

**СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГОРМОНАЛЬНОГО ОТВЕТА
САМЦОВ ХОМЯЧКА ЭВЕРСМАНА
(*ALLOCRICETULUS EVERSMANNI*, CRICETINAE, RODENTIA)
НА ОБОНЯТЕЛЬНЫЕ СИГНАЛЫ САМОК-КОНСПЕЦИФИКОВ**

М. В. Кропоткина, Е. В. Кузнецова, Н. Ю. Феоктистова

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: marriyashka@yandex.ru*

Поступила в редакцию 11.06.16 г.

Сезонные особенности гормонального ответа самцов хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni*, Cricetinae, Rodentia) на обонятельные сигналы самок-конспецификов. – Кропоткина М. В., Кузнецова Е. В., Феоктистова Н. Ю. – Для успешного размножения необходимо, чтобы самец и самка достигли определенного физиологического состояния, что у грызунов часто обеспечивается обонятельными сигналами. Исследовался характер гормонального ответа самцов хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni*) на естественные экскреты (мочу, секрет среднебрюшной железы (СБЖ) самок-конспецификов в разные сезоны года при содержании животных в условиях естественного светового и температурного режимов. Показано, что осенью достоверных изменений уровня тестостерона в крови самцов ни на один из предъявляемых сигналов не отмечено. Зимой и весной достоверное повышение уровня тестостерона ($P < 0.05$) вызывал запах секрета СБЖ самок. Летом аналогичная реакция отмечалась только на мочу ($P < 0.05$) самок-конспецификов. При этом, летом и осенью у самцов отмечалось достоверное снижение уровня кортизола в ответ на экспозицию запаха мочи самок ($P < 0.05$). Зимой и весной к аналогичному результату приводила экспозиция обоих исследуемых экскретов. Уровень прогестерона у самцов достоверно повышался при предъявлении как мочи, так и СБЖ самок ($P < 0.05$) во все сезоны года, за исключением запаха СБЖ летом. Таким образом, снижение уровня кортизола в сочетании с одновременным повышением уровней тестостерона и прогестерона позволяет самцам исследуемого вида достигать максимального репродуктивного успеха, несмотря на высокую степень их внутривидовой агрессии.

Ключевые слова: *Allocricetulus evermanni*, обоняние, запаховые сигналы, естественные экскреты, тестостерон, прогестерон, кортизол.

Seasonal changes in the hormonal response of Eversmann hamster (*Allocricetulus evermanni*, Cricetinae, Rodentia) males to conspecific females' olfactory signals. – Kropotkina M. V., Kuznetsova E. V., and Feoktistova N. Yu. – Reproductive success demands both the male and female getting a particular physiological status, which is usually provided in rodents by certain olfactory signals. The hormonal response of Eversmann hamster (*Allocricetulus evermanni*) males to the natural excretes (urine, midventral gland secretion (MVGS)) of conspecific females was studied during several seasons of the year, the animals kept in the conditions of natural lighting and temperature regimes. In the autumn, no reliable changes of the testosterone level in males in response to any presented signal were noted. In the winter and spring, a reliable ($P < 0.05$) increase in the testosterone level was caused by the female MVGS odor. In the summer, a similar reaction to conspecific female urine ($P < 0.05$) was noted only. Moreover, in the summer and autumn, males showed a reliable decrease of the cortisol level in response to the female urine odor ($P < 0.05$). In the winter and spring, a similar result was caused by exposition to both odors. The progesterone level in males reliably ($P < 0.05$) increased at exposure to both female urine and MVGS in all the seasons of the year, except for the female MVGS in the summer. Therefore, the

decreased cortisol level in combination with the simultaneously increased testosterone and progesterone ones allow the males of the species under study to achieve their maximum reproductive success, despite the high degree of their intraspecific aggression.

Key words: *Allocricetulus eversmanni*, urine, midventral gland secretion, testosterone, progesterone, cortisol.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-3-263-270

ВВЕДЕНИЕ

Обонятельный анализатор – филогенетически наиболее древняя сенсорная система (Тамар, 1976; Wilson, 1970). В настоящее время установлено, что гены, кодирующие обонятельные рецепторы, составляют до 5% всего генома позвоночных, что делает суперсемейство генов обонятельных рецепторов одним из самых крупных и свидетельствует об их исключительной важности для млекопитающих-макросматиков (Buck, 2004). В популяционных взаимоотношениях химические сигналы могут информировать о плотности населения и, соответственно, участвовать в регулировании как территориальных отношений, так и процесса воспроизводства (Шилов, 1977, 2002). Исключительно важное значение запаховые сигналы представляют для ночных грызунов, особенно ведущих одиночный образ жизни, так как позволяют животным избегать нежелательных контактов друг с другом, при этом необходимая информация через оставленные запаховые метки к особям все равно поступает.

Использование химических сигналов имеет как положительные, так и отрицательные стороны. Преимущества химической коммуникации для наземных позвоночных животных определяются тем, что химические сигналы отлично воспринимаются реципиентами в темноте и энергетически дешевы, так как для их оставления часто используются естественные метаболиты, они долго сохраняются во внешней среде, что позволяет особям контактировать только с меткой, а не с самим животным (Рожнов, 2011). Ограничения накладываются и физическими свойствами среды, расстоянием от отправителя до получателя, химическим арсеналом отправителя, физиологическими параметрами формирования сигнала и т.д. (Sachs, 1999). Однако в отношении большинства представителей п/сем. *Cricetinae* положительные стороны химической коммуникации явно преобладают над отрицательными в связи с тем, что прямые контакты в популяциях этих животных часто сопряжены с агрессивными взаимодействиями.

Химические сигналы через основную и дополнительную обонятельные системы регулируют выработку половых стероидов. Тестостерон и его метаболиты повышают сексуальную мотивацию, стимулируют сперматогенез и половое поведение самцов (Wilson, 1999). Прогестерон, являясь предшественником кортикостероидов и тестостерона, в то же время подавляет синтез последнего (при внутримышечном введении) (Jevaraj et al., 2001). В конечном итоге химические сигналы самок вызывают целую цепь биохимических и гормональных реакций, стимулируют ухаживания и обеспечивают успешное спаривание (Котенкова, 2014).

Химический состав ольфакторных сигналов и их восприятие зависят от гормонального состояния особей-доноров и реципиентов, а оно, в свою очередь, – от

продолжительности светового дня (сезона) (Zucker et al., 1980; Powers et al., 1985; Ferkin et al., 1994). Высокий уровень тестостерона у сезонно размножающихся животных обеспечивает интерес самцов к запаху самок и развитие полового поведения, а низкий – элиминирует интерес и подавляет половое поведение (Bronson, 1988, 1989). Таким образом, роль химических сигналов в разные сезоны года может быть различной, а характер ответа на запаховые сигналы может определять взаимоотношения между особями (Феоктистова, 2008, Кропоткина, 2012; Zucker et al., 1980; Ferkin et al., 1994; Leonard, Ferkin, 1999). Следовательно, основываясь на гормональных ответах самцов на запаховые сигналы самок, можно высказать предположения о характере взаимоотношений между особями разных полов в разные сезоны года.

Наибольший интерес представляет исследование таких взаимоотношений у видов, наблюдения за которыми в природе в осенне-зимний период затруднены. Таким видом, в частности, является представитель рода *Allocricetulus* – хомячок Эверсмана, который широко распространен – от Средней и Нижней Волги до Иртыша на востоке и Северного Сибиря на юге (Слудский и др., 1977). Однако данных о его биологии крайне мало. Есть разноречивые сообщения о том, что вид залегает в спячку в Приуралье, а в Нижнем Поволжье активен и даже размножается зимой (Щепотьев, 1959; Флинт и др., 1970; Воронцов, 1982).

Ранее хомячка Эверсмана практически не содержали в лабораторных условиях. При этом имеется небольшое число работ, посвященных его поведению в природе в весенне-летний период (Рюриков и др., 2003, 2005). Показано, например, что взрослые животные занимают индивидуальные участки площадью от 0.1 до 7.3 га. Индивидуальные участки самок не перекрываются друг с другом, но участки самцов охватывают, как правило, участки нескольких самок и пересекаются с другими самцами. Каждая особь использует несколько нор, причем одна нора может использоваться для отдыха несколькими особями попеременно.

В период размножения взрослые самцы активно ищут рецептивных самок (Рюриков и др., 2005), при этом и самцы и самки оставляют пахучие метки, как мочевые, так и при помощи потирания СБЖ о субстрат (собственные наблюдения).

В ИПЭЭ РАН удалось размножить хомячка Эверсмана в лабораторных условиях и установить, что в осенне-зимний период для него характерна нерегулярная гипотермия с падением температуры до 5-6°C и продолжительностью баутов сна не более двух суток (Ушакова и др., 2010; Клевезаль и др., 2015). Однако не все особи демонстрируют зимнюю гипотермию – часть остаются активными, что подтверждает возможность зимнего размножения этого вида.

В связи с этим представляется актуальным выявить особенности восприятия экскретов и гормональные ответы самцов хомячка Эверсмана на ольфакторные сигналы самок-конспецификов в разные сезоны года при содержании в условиях естественных светового и температурного режимов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В эксперименте использовано 10 самцов от первого поколения хомячков Эверсмана, пойманных в Саратовском Заволжье и составляющих «Коллекцию живых млекопитающих диких видов грызунов и насекомых» Института проблем

экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. Животных содержали поодиночке, в необогреваемом помещении, защищенном от дождя и снега, в клетках размером 21×16×14 см, при естественных световом режиме и температуре (г. Москва). В качестве гнездового материала использовали хлопковую вату, в качестве подстилки – древесную стружку. Так как рацион хомячка Эверсмана в природе богат белками (Флинт, Головкин, 1961), то помимо зернофуража и свежих овощей зверьки получали мясо, творог, яйца.

В один и тот же день животным-реципиентам предъявляли только один экскрет или воду (контрольная экспозиция), эксперимент проводили не чаще, чем один раз в неделю. Экскреты получали не менее чем от двух особей-доноров (в целях сведения к минимуму влияния индивидуальных характеристик запахов) в течение суток перед предъявлением и хранили в холодильнике (+2°C – +4°C). Для сбора мочи хомячков-доноров помещали в метаболические клетки с сетчатым полом, секрет СБЖ собирали ватным тампоном и переносили в пластиковую пробирку с 1 мл дистиллированной воды.

Во избежание влияния суточных ритмов секреции гормонов экспозицию экскретов и взятие крови производили в одно и то же время суток (с 10 до 11 ч). В клетку тестируемого животного помещали фильтровальную бумагу диаметром 4 см, на которую было нанесено 100 мкл исследуемого экскрета доноров. После 30-минутной экспозиции у каждого тестируемого животного брали 0.4 – 0.5 мл крови из подъязычной вены. Данная процедура занимала не более 30 с и не вызывала стресс-реакции у животных, которая могла бы приводить к выбросу кортизола в кровь (Graievskaia et al., 1986). Сыворотку крови отделяли центрифугированием при 6000 об./мин и хранили при температуре минус 18°C до проведения измерений. Обработку результатов проводили в мае – июне 2016 г. Для определения концентрации гормонов (тестостерона, прогестерона и кортизола) применяли метод гетерогенного иммуноферментного анализа с помощью планшетного спектрофотометра iMark (Bio-Rad) с коммерческими наборами реактивов компании «Иммунотех» (Москва, Россия).

Статистическую оценку достоверности различий проводили с помощью критерия Вилкоксона (Wilcoxon matched pairs test) с использованием программы Statistica 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Характер изменения уровня тестостерона, прогестерона и кортизола в плазме крови самцов хомячка Эверсмана в ответ на экспозицию мочи и секрета СБЖ самок-конспецификов в разные сезоны года представлен в таблице.

В осенний период достоверных изменений уровня тестостерона в крови самцов ни на один из предъявляемых сигналов не отмечено. Зимой и весной достоверное повышение уровня тестостерона ($P < 0.05$) вызывал только секрет СБЖ самок. А летом аналогичный ответ фиксировался только на экспозицию мочи самок ($P < 0.05$). При этом уровень кортизола достоверно снижался в ответ на запах мочи самок в летний и осенний периоды ($P < 0.05$), зимой и весной достоверное снижение концентрации кортизола вызывали оба исследуемых экскрета. При

СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГОРМОНАЛЬНОГО ОТВЕТА САМЦОВ ХОМЯЧКА

предъявлении мочи и СБЖ самок-конспецификов уровень прогестерона у самцов достоверно повышался ($P < 0.05$) во все сезоны года, кроме предъявления СБЖ в летний период.

Гормональный ответ самцов хомячка Эверсмана
на экспозицию экскретов самок-конспецификов, нг/мл

Экспозиция	Кортизол	Тестостерон	Прогестерон
Осень			
Контроль	84.58±10.29	1.9±0.50	0.13±0.04
Моча	10.57±2.94*	7.06±2.10	0.35±0.05*
СБЖ	41.84±22.53	5.21±2.34	0.43±0.14*
Зима			
Контроль	49.17±9.58	3.4±1.10	0.16±0.01
Моча	16.17±5.19*	8.25±2.46	0.23±0.02*
СБЖ	16.27±4.14*	10.17±2.85*	0.35±0.08*
Весна			
Контроль	49.32±12.22	6.5±1.40	0.11±0.01
Моча	11.94±2.89*	13.04±2.18	0.27±0.05*
СБЖ	15.88±2.72*	11.44±1.35*	0.19±0.01*
Лето			
Контроль	18.73±3.92	4.41±0.63	0.11±0.01
Моча	11.96±1.46*	10.44±2.59*	0.31±0.05**
СБЖ	12.65±4.22	9.30±2.25	0.19±0.02

Примечание. Достоверность отличий от контроля: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$.

Таким образом, химические сигналы, способные вызвать у самцов хомячка Эверсмана достоверный подъем уровня тестостерона, присутствуют как в моче, так и в секрете СБЖ самок-конспецификов подобно тому, как это было отмечено ранее для ряда других видов п/сем. *Cricetinae* – мохноногих (Феоктистова, 2008; Феоктистова, Найдено, 2006) и китайского хомячков (Поташникова, Феоктистова, 2014).

Появление в зимний период в секрете СБЖ самок химических сигналов, вызывающих достоверное повышение уровня тестостерона в плазме крови самцов, можно объяснить лучшей, по сравнению с мочой, сохранностью на субстрате (благодаря жировой основе) этого секрета. Следовательно, находящаяся в нем информация эффективнее достигает особей-получателей (т.е. самцов), подготавливая их к встречам с самками. Таким образом, уже зимой, с увеличением длины светового дня, самцы начинают интересоваться самками (Кузнецова и др., 2014).

В летний период только запах мочи самок вызывает достоверное повышение уровня тестостерона ($P < 0.05$) у самцов-конспецификов. Таким образом, можно предположить, что наиболее активное размножение в природе у исследуемого вида происходит весной, поскольку именно в этот сезон на все исследуемые химические сигналы самцы дают наиболее яркий гормональный ответ.

Как показали исследования В. С. Громова и В. В. Вознесенской (2013), корреляции уровня тестостерона, агрессивности и проявления родительской заботы в значительной степени зависят от пространственно-этологической структуры конкретного вида. Если у одних видов повышенный уровень тестостерона усиливает агрессивные мотивации и ослабляет родительскую заботу, то у других – он может даже стимулировать проявление заботы о детенышах со стороны отца (Громов, 2013; Громов, Вознесенская, 2013). Прогестерон у самцов также может стимулировать родительскую заботу. Например, у самцов хомячка Кэмпбелла «западной» филогруппы уровень прогестерона перед рождением выводка и сразу после появления на свет детенышей выше, чем в другое время (Wynne-Edwards, 2003; Schum, Wynne-Edwards, 2005).

Таким образом, снижение уровня кортизола (под воздействием запаха особей противоположного пола) в сочетании с одновременным повышением уровней тестостерона и прогестерона позволяет самцам исследуемого вида достигать максимального репродуктивного успеха, несмотря на высокую степень внутривидовой агрессии.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 16-14-10269).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронцов Н. Н. Фауна СССР. Млекопитающие. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. 1982. 449 с.
- Громов В. С. Забота о потомстве у грызунов : физиологические, этологические и эволюционные аспекты. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2013. 338 с.
- Громов В. С., Вознесенская В. В. Забота о потомстве, агрессивность и секреция тестостерона у самцов грызунов : корреляционный анализ // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 5. С. 583 – 591.
- Клевезаль Г. А., Феоктистова Н. Ю., Щепоткин Д. В., Суров А. В. Особенности записи зимней спячки на поверхности резцов хомячков рода *Allocricetulus* // Зоол. журн. 2015. Т. 94, № 2. С. 259 – 272.
- Котенкова Е. В. Сравнительный анализ этологических и физиологических механизмов прекопуляционной репродуктивной изоляции у грызунов // Успехи современной биологии. 2014. Т. 134, № 5. С. 488 – 518.
- Кропоткина М. В. Сезонные особенности поведенческого и гормонального ответов самок мохноногих хомячков на экскреты самцов-конспецификов // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. М. : Т-во науч. изд. КМК. 2012. С. 28.
- Кузнецова Е. В., Кропоткина М. В., Феоктистова Н. Ю., Суров А. В. Сезонные изменения массы тела, уровня половых стероидов и кортизола у самцов хомячков рода *Allocricetulus* // Поволж. экол. журн. 2014. № 4. С. 529 – 536.
- Потапшикова Е. В., Феоктистова Н. Ю. Сезонные особенности гормонального ответа самцов китайского хомячка (*Cricetulus b. griseus*) на химические сигналы самок – конспецификов // Сенсорные системы. 2014. Т. 28, № 1. С. 93 – 98.
- Рожнов В. В. Опосредованная хемокоммуникация в социальном поведении млекопитающих. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2011. 288 с.
- Рюриков Г. Б., Суров А. В. К вопросу о причинах изолированности ареалов серого и эверсманнова хомячков в Заволжье // Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья : материалы междунар. совещ. Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 2005. С. 181 – 185.

СЕЗОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГОРМОНАЛЬНОГО ОТВЕТА САМЦОВ ХОМЯЧКА

Рюриков Г. Б., Суров А. В., Тихонов И. А. Хомячок Эверсмана (*Allocricetulus evermanni*) в Саратовском Заволжье : экология и поведение в природе // Поволж. экол. журн. 2003. № 3. С. 251 – 258.

Слудский А. А., Бекенов А., Борисенко В. А., Грачев Ю. А., Исмагилов М. И., Капитонов В. И., Страутман Е. И., Федосенко А. К., Шубин И. Г. Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата : Наука КазССР, 1977. Т. 1, ч. 2. 536 с.

Тамар Г. Основы сенсорной физиологии. М. : Мир, 1976. 520 с.

Ушакова М. В., Феоктистова Н. Ю., Петровский Д. В., Гуреева А. В., Найденоко С. В., Суров А. В. Особенности зимней спячки хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859) из Саратовского Заволжья // Поволж. экол. журн. 2010. № 4. С. 415 – 422.

Феоктистова Н. Ю. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, поведение, химическая коммуникация. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 446 с.

Феоктистова Н. Ю., Найденоко С. В. Гормональный ответ хомячка Роборовского (*Phodopus roborovskii*) на химические сигналы конспецификов как показатель сезонной динамики размножения // Экология. 2006. № 6. С. 464 – 468.

Флинт В. Е., Головкин А. Н. Очерк сравнительной экологии хомячков Тувы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66, вып. 5. С. 57 – 75.

Флинт В. Е., Чугунов Ю. Д., Смирин В. М. Млекопитающие СССР. М. : Мысль, 1970. 437 с.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М. : Изд-во МГУ, 1977. 260 с.

Шилов И. А. Популяционный гомеостаз // Зоол. журн. 2002. Т. 81, вып. 9. С. 1029 – 1047.

Щепотьев Н. В. О зимней активности хомячка Эверсмана // Природа. 1959. № 7. С. 113.

Bronson F. H. Seasonal regulation of reproduction in mammals // Physiology Reproduction / eds. E. Knobil, J. Neill. New York : Raven Press, 1988. Vol. II. P. 1831 – 1872.

Bronson F. H. Mammalian reproductive biology. Chicago : The University of Chicago Press, 1989. 336 p.

Buck L. B. Olfactory receptors and odor coding in mammals // Nutrition Reviews. 2004. Vol. 62, № 11. P. 184 – 188.

Ferkin M. H., Sorokin E. S., Renfro M. W., Johnston R. E. Attractiveness of male odors to females varies directly with plasma testosterone concentration in meadow voles // Physiology and Behavior. 1994. Vol. 55. P. 347 – 353.

Graievskaya B. M., Surov A. V., Meshersky I. G. The tongue vein as a source of blood in the golden hamster // Zeitschrift Versuchstierkunde. 1986. Vol. 28, № 1. P. 41 – 43.

Jeyaraj D. A., Maran R. R. M., Aruldas M. M., Govindarajulu P. Progesterone induced modulation of serum hormonal profiles in adult male and female rats // Endocrine Research. 2001. Vol. 27, № 1 – 2. P. 223 – 232.

Leonard S. T., Ferkin M. H. Prolactin and testosterone mediate seasonal differences in male preference for the odors of females and the attractiveness of male odors to females // Advances in chemical signals in vertebrates / eds. R. E. Johnston, D. Muller-Schwarze, P. W. Sorensen. New York : Kluwer Acad. Plenum Publ., 1999. P. 437 – 443.

Powers J. B., Bergondy M. L., Matochik J. A. Male hamster sociosexual behaviors : effects of testosterone and its metabolites // Physiology and Behavior. 1985. Vol. 35, № 4. P. 607 – 616.

Sachs B. D. Airborne aphrodisiac odor from estrous rats : implication for pheromonal classification // Advances in Chemical Signals in Vertebrates / eds. R. E. Johnston, D. Muller-Schwarze, P. W. Sorensen. New York : Kluwer Acad. Plenum Publ., 1999. P. 333 – 342.

Schum J. E., Wynne-Edwards K. E. Estradiol and progesterone in parental and non-parental hamsters (*Phodopus*) becoming father : conflict with hypothesized roles // Hormones and Behavior. 2005. № 47. P. 410 – 418.

Wilson E. O. Chemical communication within animal species // Chemical ecology / eds. E. Sondheimer, J. B. Simeone. New York : Academic press, 1970. P. 133 – 155.

Wilson J. The role of androgens in male gender role behavior // Endocrine Reviews. 1999. Vol. 20, № 5. P. 726 – 737.

Wynne-Edwards K. E. From dwarf hamster to daddy : the intersection of ecology, evolution, and physiology that produces paternal behavior // Advances in the Study of Behavior. 2003. Vol. 32. P. 207 – 261.

Zucker I., Johnston P. G., Frost D. Comparative, physiological and biochronometric analyses of rodent seasonal reproductive cycles // Progress in Reproductive Biology. 1980. Vol. 5. P. 102 – 103.