

УДК 591.526

© 1991 г.

М. П. МОШКИН, Н. Г. ЕВДОКИМОВ, В. А. МИРОШНИЧЕНКО,
В. П. ПОЗМОГОВА, В. Н. БОЛЬШАКОВ

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОРТИКОСТЕРОИДНОЙ ФУНКЦИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ (*ELLOBIUS TALPINUS*)

Исследована пространственная изменчивость кортикостероидной функции в природных популяциях обыкновенной слепушонки. Показано, что в направлении с севера на юг снижается базальная концентрация глюкокортикоидов в плазме крови и возрастает кортикостероидная реакция на стрессирующие воздействия. Различия обыкновенных слепушонок по окраске меха отражаются на функциональной активности и реактивности гипофизарно-надпочечниковой системы. При этом пространственные изменения кортикостероидной функции и фенотипической структуры популяций носят коррелированный характер.

Кортикостероидная функция как один из элементов неспецифической адаптивной реакции организма влияет на многие компоненты приспособленности. Индивидуальные различия по функциональной активности и реактивности гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы (ГГНС) отражаются на устойчивости особей к инфекциям, эмоциогенным и физическим стрессорам, на положении их во внутрigrупповой иерархии [5, 9, 18, 24—26]. Исследования, выполненные на лабораторных и сельскохозяйственных животных, показывают, что существенный вклад в изменчивость кортикостероидной функции вносят генетические факторы [2, 11, 21, 28]. Это создает условия для эффективных изменений данной функции при селекции по поведенческим или вегетативным проявлениям эмоциональной реакции [11, 16, 23].

Высокая степень наследственной изменчивости показателей ГГНС, особенно в условиях стресса [1, 12], позволяет предположить, что кортикостероидная функция вовлекается в микроэволюционные преобразования популяций, обеспечивая их адаптацию к меняющимся условиям среды. Однако при изучении диких животных значительные трудности представляет анализ взаимозависимости между изменениями нейроэндокринных характеристик и фенотипической структуры популяций. Для решения этой проблемы может быть использован подход, основанный на: оценке наследуемости показателей ГГНС; поиске генетических маркеров, плейотропно влияющих на эту систему; анализе пространственно-временных изменений физиологических параметров и частот соответствующих генетических маркеров [4, 14, 15]. У млекопитающих плейотропное влияние на многие физиологические системы, в том числе и на ГГНС, оказывают гены, контролирующие окраску меха [7, 11, 20], поэтому значительный интерес для изучения пространственно-временной изменчивости нейроэндокринных характеристик представляют виды, полиморфные по окраске.

В данной работе изменчивость кортикостероидной функции была исследована в природных популяциях обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus*, для которых характерно закономерное увеличение доли меланистических форм в направлении с юго-востока на северо-запад [3]. Поскольку у норных видов окраска не имеет маскирующего значения, то клинальная изменчивость цветовых вариаций, по-видимому, связана с плейотропным влиянием генов окраски на функции организма, обеспечивающие приспособление животных в разных климато-географических условиях.

Таблица 1

Показатели кортикостероидной функции у обыкновенных слепушонок из разных мест отлова

Показатель	1	2	3	Достоверность различий
11-ОКС, мкг/100 мл				
фон	14,8 ± 1,2 (25)	9,6 ± 0,7 (43)	9,9 ± 0,6 (32)	$P_{1-2,3} < 0,01$
социальный конфликт	11,6 ± 1,2 (16)	11,5 ± 0,7 (37)	10,1 ± 0,7 (21)	—
иммобилизация	17,5 ± 1,5 (20)	11,8 ± 0,7* (42)	14,0 ± 1,0** (31)	$P_{1-2} < 0,001$
Индекс надпочечников, мг/100 г	26,9 ± 1,1 (25)	29,3 ± 0,8 (44)	33,6 ± 1,3 (34)	$P_{1-3} < 0,001$ $P_{2-3} < 0,01$

Примечание. 1 — Кунашакский район, 2 — Троицкий район, 3 — Наурзумский район; * — $P < 0,05$, ** — $P < 0,001$. В скобках дано число проанализированных особей. То же в табл. 2.

Таблица 2

Кoeffициенты вариаций (%) базальной концентрации 11-ОКС в плазме крови и кортикостероидной реакции на стрессирующие воздействия (% к фону) у слепушонок из разных мест отлова

Вариант опыта	1	2	3	Достоверность различий
Фон	39,5 ± 5,6 (25)	47,3 ± 5,2 (43)	34,3 ± 4,3 (32)	—
Реакция:				
на социальный конфликт	48,5 ± 8,6 (16)	75,2 ± 8,7 (37)	65,2 ± 10,1 (21)	$P_{1-2} < 0,05$
на иммобилизацию	40,4 ± 6,4 (20)	84,0 ± 9,2 (42)	46,4 ± 5,9 (31)	$P_{2-1,3} < 0,001$

Слепушонок отлавливали в августе 1989 г. в Наурзумском районе Кустанайской области (южная часть ареала), в Кунашакском (северная часть ареала) и Троицком (центр ареала) районах Челябинской области. Всего исследовано 96 зверьков. При анализе результатов использованы также материалы, которые были получены в Троицком районе в 1987 г. с использованием аналогичных методов исследования [3]. Сразу после отлова слепушонок, принадлежащих к одной семейной колонии, помещали в общие клетки. Сочные корма и гнездостроительный материал давали в избытке.

Кровь для определения концентрации глюкокортикоидов брали из ретроорбитального синуса. При оценке базального уровня гормонов отбор образцов крови проводили либо в момент отлова, либо на следующий день после помещения зверьков в полевой виварий. Базальная концентрация 11-оксикортикостероидов (11-ОКС) в плазме крови была одинаковой при обоих способах отбора проб: $10,4 \pm 0,6$ мкг на 100 мл ($n=76$) при взятии крови в момент отлова и $10,8 \pm 0,8$ мкг на 100 мл ($n=48$) при передержке в виварии. Через сутки после оценки базального уровня гормонов исследовали кортикостероидную реакцию на социальный конфликт, при моделировании которого двух зверьков одного пола, но из разных семейных групп помещали на 30 мин в трубу из органического стекла диаметром 40 мм и длиной 350 мм. В конце теста брали пробы крови. Зверьков возвращали в те же клетки, в которых они находились до опыта. Сутки спустя животных помещали на 1 ч в станки, ограничивающие движение. По окончании иммобилизационного теста брали пробы крови, декапитировали зверьков и определяли массу внутренних органов. При расчете индексов надпочечников использовали данные массы тела, полученные при взвешивании животных в день отлова.

Концентрацию 11-ОКС в плазме крови определяли флюориметрическим методом [22]. Кортикостероидную реакцию на стрессирующие воздействия оценивали по изменению гормонального уровня, выраженного в процентах от базальной концентрации. Полученные значения логарифмировали для приведения вариационного ряда в соответствие с законом нормального распределения.

У обыкновенных слепушонок, исследованных в конце лета, не обнаружено

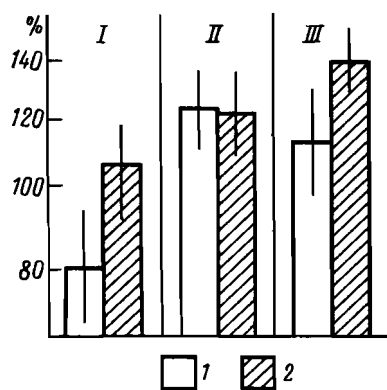


Рис. 1

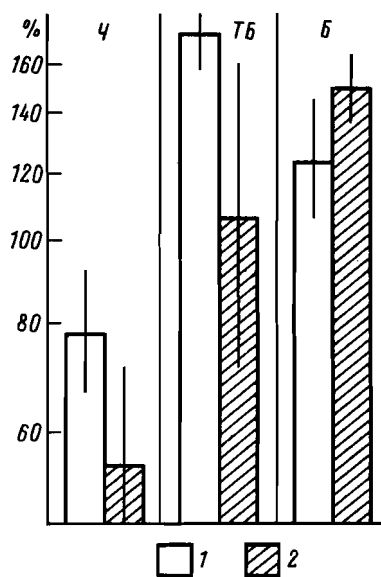


Рис. 2

Рис. 1. Кортикостероидная реакция (% от базального уровня) на социальный конфликт (1) и иммобилизацию (2) у обыкновенных слепушонок из разных мест отлова. Район: I — Кунашакский; II — Троицкий; III — Наурзумский. Достоверность различий по реакции: на социальный конфликт — $P_{I-II} < 0,05$, на иммобилизацию — $P_{I-III} < 0,05$

Рис. 2. Кортикостероидная реакция (% от базального уровня) на социальный конфликт (1) и иммобилизацию (2) у обыкновенных слепушонок разной окраски. Ч — черные; ТБ — темно-бурые; Б — бурые. Достоверность различий по реакции: на социальный конфликт — $P_{Ч-ТБ} < 0,01$, $P_{Ч-Б} < 0,05$; на иммобилизацию — $P_{Ч-Б} < 0,05$

достоверных половых различий по показателям кортикостероидной функции, поэтому при статистической обработке данные самцов и самок были объединены.

Обыкновенные слепушонки, отловленные на северной границе ареала, отличались от зверьков из центральной и южной частей более высокой базальной концентрацией 11-ОКС в плазме крови. Относительная масса надпочечников, наоборот, возрастала в направлении с севера на юг (табл. 1). В этом же направлении изменялась и кортикостероидная реакция на стрессирующие воздействия (рис. 1).

Дисперсия показателей кортикостероидной функции также была неодинаковой в разных частях ареала. Коэффициенты вариации глюкокортикоидной реакции на социальный конфликт и иммобилизацию были максимальными в центре ареала и снижались к периферии (табл. 2).

Свойственный обыкновенным слепушонкам семейный тип поселений [6] позволяет получить предварительную оценку наследуемости кортикостероидной функции у зверьков, отловленных в естественной среде обитания. Силу влияния семейной принадлежности на изменчивость показателей ГГНС определяли по коэффициентам внутрикласовой корреляции, достоверность которых оценивали по критерию Фишера [19]. У слепушонок, обитающих в северной и южной частях ареала, статистически значимое влияние семейной принадлежности было выявлено лишь в одном случае. Это относилось к изменчивости базальной концентрации 11-ОКС в плазме крови зверьков из Кунашакского района. В центре ареала семейная принадлежность оказывала существенное влияние как на базальный уровень гормонов, так и на выраженность кортикостероидной реакции на стрессирующие воздействия (табл. 3). Итак, в центре ареала в отличие от периферии отмечают более высокую вариабельность показателей

Таблица 3

Внутрисемейная корреляция показателей кортикостероидной функции у обыкновенных слепушонок из разных мест отлова

Место отлова	Фон				
	h^2	n_1	n_2	F	P
Кунашакский район	0,56	4	24	8,2	<0,001
Троицкий район					
1987 г.	0,32	10	69	3,6	<0,01
1989 г.	0,53	6	43	8,5	<0,001
Наурызумский район	-0,07	4	32	0,4	—

кортикостероидной функции и более значительный вклад наследственных факторов в их изменчивость.

Исследуемые популяции обыкновенных слепушонок существенно различались по соотношению окрасочных фенотипов. В северной части ареала отлавливались только черные особи, в южной — только бурые. В Троицком районе из 96 зверьков, пойманных в 1989 г., $15,6 \pm 3,7\%$ составляли меланисты, $43,8 \pm 5,1\%$ — особи бурой окраски и $40,6 \pm 5,0\%$ — темно-бурой. Различия по окраске меха, наблюдаемые у слепушонок в центре ареала, отражались на показателях кортикостероидной функции (рис. 2). Меланисты отличались от бурых и темно-бурых особей более высокой базальной концентрацией 11-ОКС в плазме крови и менее выраженной кортикостероидной реакцией на стрессирующие воздействия (табл. 4). Такое же распределение окрасочных фенотипов слепушонки по функциональной активности и реактивности ГГНС было получено при изучении Троицкой популяции в 1987 г. [3].

Таблица 4

Показатели кортикостероидной функции (11-ОКС, мкг на 100 мг) у обыкновенных слепушонок разной окраски

Показатель	Черные (1)	Темно-бурые (2)	Бурые (3)	Достоверность различий
Фон	$14,0 \pm 1,9$ (9)	$8,1 \pm 0,6$ (7)	$8,4 \pm 0,8$ (27)	$P_{1-2,3} < 0,05$
Социальный конфликт	$9,8 \pm 1,2$ (6)	$14,0 \pm 1,1^{**}$ (7)	$11,2 \pm 0,9^*$ (24)	$P_{1-2} < 0,05$
Иммобилизация	$9,3 \pm 1,7$ (8)	$11,2 \pm 3,1$ (7)	$12,6 \pm 0,7^{**}$ (27)	—

* $P < 0,05$.

** $P < 0,001$.

Пространственные изменения показателей кортикостероидной функции и соотношения цветовых морф находились в хорошем соответствии друг с другом. Преобладание меланистов в северной части ареала сочеталось с ростом базальной концентрации 11-ОКС в плазме крови и снижением кортикостероидной реакции на стрессирующие воздействия. Такое же соответствие наблюдалось и для межгодовых изменений базальной концентрации глюкокортикоидов и соотношения окрасочных фенотипов в Троицкой популяции обыкновенных слепушонок. Снижение доли меланистов с $44,2 \pm 4,5\%$ в 1987 г. до $15,6 \pm 3,7\%$ в 1989 г. ($P < 0,001$) сочеталось с уменьшением фонового уровня 11-ОКС в плазме крови с $27,1 \pm 1,0$ до $9,6 \pm 0,7$ мкг на 100 мл ($P < 0,001$).

Таким образом, при продвижении с севера на юг по ареалу обыкновенной слепушонки климат становится все более сухим и жарким. В связи с этим уменьшение базальной концентрации 11-ОКС в центральной и южной частях ареала можно рассматривать в качестве одного из механизмов, обеспечивающих экономию водных запасов организма, так как глюкокортикоиды оказывают

Реакция на социальный конфликт					Реакция на иммобилизацию				
h^2	n_1	n_2	F	P	h^2	h_1	n_2	F	P
0,27	3	16	2,7	—	0,26	4	20	2,8	—
0,16	10	61	2,1	<0,05	0,58	10	67	11,6	<0,001
0,39	6	37	4,8	<0,01	0,25	6	42	3,3	<0,05
-0,15	3	20	0,17	—	-0,09	4	31	0,4	—

Примечание. h^2 — коэффициент внутриклассовой корреляции для семейных групп; n_1 — число семей; n_2 — число особей; F — критерий Фишера; P — достоверность показателя. Данные по 1987 г. получены на основании статистической обработки материалов, опубликованных ранее [3].

стимулирующее влияние на водный и энергетический обмены [8, 27, 30]. Подобные изменения кортикостероидной функции наблюдаются у пустынных видов грызунов, для которых характерно более низкое содержание кортикостерона в плазме крови по сравнению с обитателями умеренной зоны [29].

Не меньшую роль в адаптации к разным климатическим условиям играет реактивность ГГНС. С этим свойством положительно коррелирует устойчивость животных к изменениям условий среды, в частности к колебаниям температуры [5, 10, 13]. У обыкновенных слепушонок величина кортикостероидной реакции возрастает в направлении с севера на юг. В этом же направлении повышается размах суточных и сезонных флуктуаций температуры воздуха и почвы.

Связаны ли адаптивные преобразования кортикостероидной функции с соответствующими изменениями генетической структуры популяций обыкновенной слепушонки? В пользу такого предположения свидетельствуют следующие факты. Во-первых, у слепушонок из центральной части ареала отмечаются статистически значимые коэффициенты наследуемости показателей кортикостероидной функции, что служит важной предпосылкой для эффективного отбора по данным признакам [17]. Во-вторых, плейотропное влияние генов окраски на показатели ГГНС сочетается у обыкновенных слепушонок с коррелированными пространственно-временными изменениями кортикостероидной функции и фенотипической структуры популяций. Причем эти изменения могут реализовываться за сравнительно короткий отрезок времени. Так, двухгодичная засуха 1988 и 1989 гг. сопровождалась в полиморфной популяции слепушонок существенными изменениями соотношениями окрасочных морф и содержания глюкокортикоидов в плазме крови.

Взаимосвязанные преобразования кортикостероидной функции и фенотипической структуры популяций отмечены и у других видов млекопитающих. В частности, сопряженная динамика кортикостероидной функции и фенотипической структуры популяции была выявлена в циклах численности водяной полевки, для которой характерно такое же плейотропное влияние генов окраски на показатели ГГНС [15]. Вполне вероятно, что у полиморфных по окраске видов пространственно-временные изменения в соотношении цветных морф служат отражением адаптивных преобразований нейроэндокринных функций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Беляев Д. К. // Вестн. АМН СССР. 1979. № 7. С. 9.
2. Беляев Д. К., Бородин П. М. // Эволюционная генетика. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. С. 35.
3. Большаков В. Н., Евдокимов Н. Г., Мошкин М. П., Позмогова В. П. // Докл. АН СССР. 1989. Т. 308. № 2. С. 500.
4. Герлинская Л. А. Изменчивость стресс-реактивности и ее адаптивное значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Ин-т цитологии и генетики СО АН СССР, 1987. 16 с.
5. Герлинская Л. А., Мошкин М. П. // Проблемы эндокринологии. 1984. Т. 30. № 4. С. 63.

6. Евдокимов Н. Г., Позмогова В. П. // Материалы 4-го съезда Всесоюз. териол. о-ва. Т. 1. М., 1986. С. 200.
7. Евсиков В. И. Генетические и фенотипические основы регулирования плодовитости млекопитающих: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск: Ин-т цитологии и генетики СО АН СССР, 1974. 32 с.
8. Колпаков М. Г. Механизмы кортикостероидной регуляции функции организма. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1978. 198 с.
9. Колпаков М. Г. // Экологическая физиология человека. Ч. 2. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. С. 443.
10. Корякина Л. А. // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1985. № 6 (399). Вып. 1. С. 148.
11. Маркель А. Л. Генетико-физиологические механизмы стрессовых реакций: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск: Ин-т цитологии и генетики СО АН СССР, 1986. 32 с.
12. Маркель А. Л., Бородин П. М. // Вопросы общей генетики. М.: Наука, 1981. С. 262.
13. Мошкин М. П. Роль стресса в поддержании популяционного гомеостаза млекопитающих: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск: Ин-т экологии растений и животных УРО АН СССР, 1989. 32 с.
14. Мошкин М. П., Герлинская Л. А., Евсиков В. И. // Экологическая генетика растений и животных: Тез. докл. 3-й Всесоюз. конф. Кишинев, 1987. С. 36.
15. Мошкин М. П., Евсиков В. И., Герлинская Л. А. // Онтогенетические и генетико-эволюционные аспекты нейроэндокринной регуляции стресса. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1990. С. 226.
16. Науменко Е. В., Беляев Д. К. // Вопросы общей генетики. М.: Наука, 1981. С. 230.
17. Никоро З. С., Рокицкий П. Ф. // Генетика. 1972. Т. 8. № 2. С. 170.
18. Селье Г. Очерки об адаптационном синдроме. М.: Медгиз, 1960. 254 с.
19. Снедекор Д. У. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. М., 1961. 503 с.
20. Хатт Ф. Б. Генетика животных. М.: Колос, 1969. 446 с.
21. Эйссер Ф. Р., Резниченко Л. П. // Генетика. 1977. Т. 13. № 3. С. 430.
22. Юденфренд С. Ю. Флуоресцентный анализ в биологии и медицине. М.: Мир, 1965. 484 с.
23. Blizard D. A. // Experientia. 1988. V. 44. № 6. P. 491.
24. Christian J. J. // Biosocial mechanisms of population regulation/Eds Cohen M. N. et al. New Haven: Galle Univ. press, 1980. P. 55.
25. Henry J. P., Stephens P. M. Stress, health and the social environment. A sociobiologic approach to medicine. New York; Heidelberg; Berlin: Springer-Verlag, 1977. 382 p.
26. Leshner A. I. // Hormones and aggressive behavior. N. Y.; L.: Plenum press, 1983. P. 27.
27. Levi J., Massry S. G., Kleeman C. R. // Proc. Soc. Exptl Biol. and Med. 1973. V. 142. P. 687.
28. Shire J. C. // Biol. Rev. 1976. V. 51. P. 105.
29. Vanjonack W. J., Scott I. M., Yousef M. K., Johnson H. D. // Compar. Biochem. and Physiol. A. 1975. V. 51. P. 17.
30. Yousef M. K., Johnson H. D. // J. Animal Sci. 1967. V. 26. P. 1087.

Биологический институт СО АН СССР, Новосибирск
Институт экологии растений и животных УРО АН СССР, Свердловск