КОНЦЕНТРАЦИЯ КОРТИКОСТЕРОНА В КРОВИ У ЗАРЯНОК ВО ВРЕМЯ ВЕСЕННЕЙ И ОСЕННЕЙ МИГРАЦИЙ

© 2017 г. Ю. А. Лощагина^{1,2,*}, А. Л. Цвей¹, С. В. Найденко³

Представлено академиком РАН Д.С. Павловым 24.11.2016 г.

Поступило 25.11.2016 г.

Для оценки различий гормональных механизмов регуляции весенней и осенней миграции зарянок *Erithacus rubecula* сравнили концентрацию кортикостерона (“К”) в крови птиц, отловленных в течение обоих миграционных сезонов. Было проанализировано 414 проб крови. Обнаружили, что базовая и стрессовая концентрации “К” в крови свободноживущих зарянок во время весенней миграции практически в два раза выше этих показателей осенью. Результаты свидетельствуют о том, что осенняя и весенняя миграции являются независимыми стадиями годового цикла. Вероятно, увеличение концентрации “К” весной можно рассматривать как физиологическую подготовку к сезону размножения.

DOI: 10.7868/S0869565217090274

Весенняя и осенняя миграции являются стадиями годового цикла большинства видов воробьиных птиц, гнездящихся в умеренных и арктических широтах [1]. В оба миграционных сезона птицы преодолевают значительные расстояния, часто используя одни и те же маршруты и расходуя сходное количество энергии [2]. Это приводит к тому, что весной и осенью развивается комплекс похожих морфологических, физиологических и поведенческих адаптаций, называемых миграционным состоянием [3]. Однако скорость и продолжительность миграции [4], факторы окружающей среды (температура, ветра, количество корма и др.), фотопериод, развитие половой системы и уровень половых гормонов существенно различаются весной и осенью [5].

В регуляции поведения и физиологии птиц большую роль играет гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковая система (ГГНС) и кортикостерон (далее “К”), конечный гормон этого нейроэндокринного пути [6]. Различают базовую концентрацию этого гормона, отражающую интенсивность его секреции при осуществлении повседневных форм активности, и стрессовую концентрацию при продукции “К” в ответ на разные стрессовые ситуации и характеризующую

реактивность ГГНС [7]. Для определения базовой и стрессовой концентраций “К” у птиц применяется стандартный протокол [8]. Первую пробу крови обычно берут в течение трех минут после отлова для характеристики базового уровня “К”, после чего птицу помещают в матерчатый мешочек. Повторную, стрессовую пробу крови, характеризующую реактивность ГГНС на внешнее воздействие, берут через 20–30 мин после отлова.

Кортикостерон в базовой концентрации регулирует активность сердечно-сосудистой системы, иммунитета и энергетический обмен, а также усиливает локомоторную активность [7, 9]. Концентрации “К”, характеризующие реактивность ГГНС в ответ на внешние воздействия, подавляют рост, иммунитет и половое поведение. При этом усиливается тонус сердечно-сосудистой системы, катаболизм жира и белка, а также увеличивается локомоторная активность, что приводит к перераспределению ресурсов организма для избегания негативного воздействия стрессового события [7, 8].

Кортикостерон играет важную роль во время миграций птиц как стадий годового цикла с высоким расходом энергии и повышенной локомоторной активностью, когда птицы постоянно оказываются в местах с неизвестным распределением ресурсов и опасностей [10]. Однако сезонные различия экологических условий и положение миграций в годовом цикле могут приводить к различиям в механизмах регуляции весеннего и осеннего миграционного состояния. Различается ли концентрация “К” в крови у птиц в сезоны

¹ Зоологический институт Российской Академии наук, Санкт-Петербург

² Институт географии Российской Академии наук, Москва

³ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской Академии наук, Москва

*E-mail: julia.loshchagina@gmail.com

Рис. 1. Сезонные различия “базовой” (прямоугольники белого цвета – весна, $n = 85$ – осень, $n = 180$) и “стрессовой” (прямоугольники серого цвета – весна, $n = 63$, осень, $n = 86$) концентраций кортикостерона у зарянок, отловленных на Куршской косе во время сезонных миграций. Суммарные данные за период 2013–2015 гг. Медиана и межквартильный размах.

весенней и осенней миграции, до сих пор остается малоисследованным вопросом, а существующие данные противоречивы [11, 12].

Чтобы проверить гипотезу о различии механизмов регуляции весенней и осенней миграции, мы сравнили базовую и стрессовую концентрации “К” у зарянок (*Erithacus rubecula*) в течение обоих миграционных сезонов на протяжении трех лет подряд на Куршской косе Балтийского моря. Это составило предмет настоящего сообщения.

Отлов птиц проводили на двух полевых стационарах биологической станции “Рыбачий” ЗИН РАН и следовали стандартному протоколу [8]. Время взятия первой пробы крови (от момента отлова птицы до окончания забора крови) составляло в среднем 2 мин 53 с. Пробы у птиц в стрессовом состоянии были собраны в среднем через 23 мин после отлова. Их удалось собрать не во всех случаях, поэтому объемы выборки для базовой и стрессовой концентраций “К” отличаются. Кровь забирали из подкрыловой вены в микрокапилляры с гепарином. Объем каждой пробы не превышал 75 мкл. После взятия крови у птиц измерили массу тела, длину крыла и баллы жирности, затем они были окольцованы и выпущены. Кровь центрифугировали в гематокритной центрифуге Elmi CM-70 (“Elmi Ltd.”, Латвия). Образцы плазмы крови переносили в пробирки Эппендорф объемом 0,5 мл и замораживали при -20°C . Анализ концентрации “К” осуществляли в Лаборатории поведения и поведенческой экологии млекопитающих ИПЭЭ РАН (Москва) с помощью тест-наборов для ИФА (“DRG International Inc.”, США) согласно прилагаемой инструкции.

Кросс-реактивность антител к “К” для других стероидов варьировалась от 0,1 до 7,4%. Внутрипланшетный коэффициент вариации был равен 2,0% ($n = 379$), межпланшетный – 19,76% ($n = 18$). Всего было проанализировано 265 проб для определения базового уровня “К” и 149 проб – для стрессового уровня.

Статистический анализ проводили с помощью программы R версии 3.3.1 (R Core Team, 2016). Для нормализации распределения использовали десятичный логарифм концентрации “К”. Сравнение концентрации “К” в крови весной и осенью осуществляли с помощью построения линейной модели со смешанными эффектами [13], используя пакет *lme4*. Кроме фактора сезона (весна и осень) в качестве независимых фиксированных факторов в модель были включены время взятия пробы крови относительно отлова, значение массы тела, время отлова птицы в течение суток и дата отлова. Показатели “год” и “полевой стационар” были включены в модель в качестве случайных факторов. Достоверность различий в концентрации “К” между весной и осенью была оценена на основании функции *summary* пакета *lmerTest*.

Базовая концентрация “К” в плазме крови зарянок, отловленных в течение обоих миграционных сезонов, варьировалась от 1,13 до 256,80 нг/мл ($n = 265$). Значения концентрации выше 100 нг/мл ($n = 4$) сильно отстояли от основного пула точек и были исключены из дальнейшего анализа. Весной базовая концентрация “К” в крови была достоверно выше, чем осенью ($p < 0,0001$, рис. 1). Среднее значение, предсказанное моделью, составило $13,2 \pm 0,3$ нг/мл для осени и $23,2 \pm 0,7$ нг/мл для весны.

Концентрация “К” у птиц в стрессовом состоянии изменялась от 6,55 до 326,55 нг/мл ($n = 149$). Значения больше 200 нг/мл ($n = 3$) значительно выше по сравнению с распределением остальных значений, и они были исключены из анализа. Весной стрессовая концентрация “К” была достоверно выше, чем осенью ($p < 0,0001$, рис. 1). Среднее значение, предсказанное моделью, составило $32,9 \pm 0,5$ нг/мл для осени и $51,1 \pm 0,8$ нг/мл – для весны. Осенью была обнаружена слабая зависимость между “базовой” и “стрессовой” концентрациями “К” ($r_p = 0,22$, $p = 0,05$). Весной у особей с высокой базовой концентрацией “К” отмечали и более высокую стрессовую концентрацию гормона ($r_p = 0,31$, $p = 0,02$).

Наши результаты согласуются с данными по сезонным изменениям уровня “К”, полученными на белоголовой зонотрихии (*Zonotrichia leucophrys*) в Северной Америке [11, 14]. Однако у обыкновенной каменки (*Oenanthe oenanthe*) и черного дрозда (*Turdus merula*) в Европе не было обнаружено

сезонных различий в величине базовой концентрации “К” [12]. Причины этих противоречий не ясны. Тем не менее, трехлетние данные, собранные нами на Куршской косе, убедительно показывают, что величина базовой концентрации “К” в крови свободноживущих зарянок, а также активность ГГНС во время весенней миграции практически в два раза выше этих показателей во время осенней миграции (рис. 1).

Для объяснения сезонных различий концентраций “К” в плазме крови у птиц выдвинуто несколько гипотез [14]. Наиболее обоснована “подготовительная гипотеза”, согласно которой активность ГГНС повышается перед периодами повышенной вероятности встречи со стрессирующим воздействием. Если считать размножение таким периодом (в связи с необходимостью охраны гнездового участка, поиска партнера, повышенной активности при кормлении птенцов и т.д.), то увеличение базовой концентрации “К” и активности ГГНС весной можно рассматривать как физиологическую подготовку к сезону размножения [14].

Механизмом увеличения концентрации “К” весной может быть сочетание фотопериодической стимуляции и эндогенного ритма активности ГГНС, что приводит к увеличению массы надпочечников и интенсивности секреции “К” [10]. Кроме того, это может быть связано с увеличением секреции андрогенов, оказывающих стимулирующее действие на ГГНС вне зависимости от развития весеннего миграционного состояния [15]. Сезонные различия в силе действия разных экологических факторов также могут оказывать влияние на интенсивность секреции “К” [14].

Встает вопрос, как сходные изменения поведения и физиологического состояния, происходящие во время сезонных миграций, регулируются разными концентрациями “К”? Возможный механизм может основываться на сезонных различиях в чувствительности клеток к “К” [14]. Также регуляция может осуществляться на уровне белка, транспортирующего “К” в крови (кортикостероидсвязывающий глобулин, corticosterone binding globulin, CBG). В случае, если этот белок выполняет не только транспортную роль, но и может служить “буфером” для избыточных концентраций этого гормона, то увеличение CBG весной может снизить доступность “К” для тканей [14].

Помимо сезонных различий в показателях базовой концентрации “К” и активности ГГНС мы обнаружили, что величина зависимости между базовой и стрессовой концентрациями “К” различается весной и осенью.

Таким образом, результаты нашего исследования показывают, что, несмотря на внешнее сходство отдельных компонентов миграционного состояния, весенняя и осенняя миграции являются отдельными стадиями годового цикла, характеризующимися неодинаковыми концентрациями “К” и, возможно, разными механизмами гормональной регуляции.

Авторы выражают благодарность всем коллегам, принимавшим участие в отлове птиц и сборе проб крови. В.М. Гаврилов (Звенигородская биостанция им. Скадовского, МГУ) оказал неоценимую помощь в приобретении наборов для анализа концентрации кортикостерона.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 16–04–01773–а, 16–34–50116 мол_нр и 15–34–51145 мол_нр и Программы ЗИН РАН (Государственная тема № АААА-А16–116123010004–1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Wingfield J.C.* // *J. Ornithol.* 2005. V. 146. P. 291–304.
2. *Newton I.* *The Migration Ecology of Bird.* L.: Acad. Press, 2008. 976 p.
3. *Дольник В.Р.* Миграционное состояние птиц. М.: Наука, 1975. 398 с.
4. *Nilsson C., Klaassen R.H.G., Alerstam T.* // *Amer. Natur.* 2013. V. 181. P. 837–845.
5. *Cornelius J.M., Boswell T., Jenni-Eiermann S., Breuner C.W., Ramenofsky M.* // *Gen. Comp. Endocrinol.* 2013. V. 190. P. 47–60.
6. *Harvey S., Phillips J.G., Rees A., Hall T.R.* // *J. Exp. Biol.* 1984. V. 232. P. 633–645.
7. *Sapolsky R.M., Romero L.M., Munck A.U.* // *Endocrinol. Rev.* 2000. V. 21 № 1. P. 55–89.
8. *Wingfield J.C., Romero L.M.* // *J. Comp. Physiol.* 2001. P. 211–234.
9. *Astheimer L.B., Buttemer W.A., Wingfield J.C.* // *Ornis Scand.* 1992. P. 355–365.
10. *Ramenofsky M., Cornelius J.M., Helm B.* // *J. Ornithol.* 2012. V. 153. P. 181–191.
11. *Romero L.M., Ramenofsky M., Wingfield J.C.* // *Comp. Biochem. Phys. C.* 1997. V. 116. № 2. P. 171–177.
12. *Eikenaar C., Müller F., Klinner T., Bairlein F.* // *Gen. Comp. Endocrinol.* 2015. V. 224. P. 121–125.
13. *Zuur A.F., Ieno E.N., Walker N.J., Saveliev A., Smith G.M.* *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R.* N.Y. (NY): Springer, 2009. 574 p.
14. *Romero L.M.* // *Gen. Comp. Endocrinol.* 2002. V. 128. P. 1–24.
15. *Deviche P.* // *Amer. Zool.* 1995. V. 35. P. 234–245.