

УДК 591.51

ВЛИЯНИЕ ФОНОВОГО И ПОВЫШЕННОГО УРОВНЯ БЕСПОКОЙСТВА НА РАЗМНОЖЕНИЕ КАРЛИКОВЫХ СЕВЕРОАФРИКАНСКИХ ПЕСЧАНОК (*GERBILLUS CAMPESTRIS*) В УСЛОВИЯХ НЕВОЛИ

С.Р. Сапожникова¹, Ф.А. Тумасьян², С.В. Попов³

Предпринята попытка оценить влияние различных факторов стресса на успешность размножения карликовой североафриканской песчанки (*Gerbillus campestris*). Исследование проводили на искусственной популяции песчанок, многие поколения которых содержатся в Московском зоопарке. Оценено влияние различий в посещаемости помещений с животными на успешность их размножения, а также наличия или отсутствия в помещениях с животными щетинистых броненосцев (*ChaetophRACTUS villosus*). Проанализированы данные для двух помещений, посещаемость которых персоналом различалась в два раза. Тем не менее, сравнение успешности размножения животных не показало достоверных отличий. Боязнь новизны, оцененная в тесте «выход из укрытия» у зверьков из помещения, где люди бывали чаще, оказалась незначительно выше, чем у животных из другого помещения. В то же время, появление в одном помещении с песчанками щетинистых броненосцев повысило успешность размножения песчанок. После изъятия броненосцев успешность размножения песчанок еще более возросла. Совокупность полученных данных приводит авторов к выводу, что в случае песчанок уровень стресса, оптимальный для репродуктивной активности, значительно выше оптимального уровня стресса для исследования нового пространства. Фоновый уровень стресса изученных нами зверьков был, вероятно, ниже значения, оптимального для размножения.

Ключевые слова: карликовая североафриканская песчанка, оптимальный уровень стресса, успешность размножения.

Негативное влияние хронического стресса (дистресса) на репродуктивные процессы достаточно хорошо изучено (обзор Prasad et al., 2016) и проявляется как непосредственно (подавление секреции половых гормонов (Liptrap, 1993; Dobson, Smith, 1995)), так и косвенно (снижение жизнеспособности самок и потомства, в частности за счет иммунной супрессии (Griffin, 1989)). Однако появляются свидетельства того, что определенный уровень стресса положительно сказывается на репродуктивных показателях (Garr et al., 2014; Petrella et al., 2014; Zelena, 2015) или даже становится необходимым для реализации полового поведения (Carlstead, Shepherdson, 1994; Maeda, Tsukamura, 2006). Таким образом, репродуктивная активность, по-видимому, в полной мере подчиняется закону Йеркса–Додсона (Yerks, Dodson, 1908) и наиболее эффективна при оптимальном уровне стресса.

В условиях контролируемой среды (в неволе) животные постоянно испытывают беспокойство от общения с персоналом. Кроме того, причиной стресса могут быть звуки, запахи, вибрация и т.д. (Владышевский, 2004). Обычно бывает трудно определить, насколько испытываемый под действием этих факторов стресс отличается от оптимальных значений. В наши задачи входила попытка оценить влияние изменения уровня фонового «стресса содержания» на успешность размножения карликовой североафриканской песчанки в условиях вивария Московского зоопарка. В том случае, когда повышение степени внешнего беспокойства сопровождается снижением успеха размножения, можно сделать вывод, что фоновый стресс превышает оптимум. В обратном случае стресс, очевидно, не достигает оптимальных значений (Попов, 2011).

¹ Сапожникова Светлана Ромуальдовна – вед. зоолог, ГАУ Московский зоопарк (s.sapojnikova@moscowzoo.ru; для связи); ² Тумасьян Филипп Анатольевич – вед. зоолог, ГАУ Московский зоопарк (philtum@gmail.com); ³ Попов Сергей Владиленович – сотрудник СО РАН, докт. биол. наук (ioeb@biol.bscnet.ru, zoosvp79@gmail.com).

Материалы и методы

Условия содержания животных. Карликовые североафриканские песчанки живут в Московском зоопарке на протяжении последних 25 лет. Зверьков, использованных в данном исследовании, содержали парами, выводки отсаживали в двухмесячном возрасте. В других случаях представители этого вида оказались способными существовать либо в семейных группах (родительская пара и 1–2 выводка), либо в однополых группах сибсов.

Животные содержались при естественном световом дне и температуре +(20–24) °С в вольерах 40×40×30 см с двумя укрытиями и древесной стружкой в качестве подстилки. Вольеры размещали в несколько ярусов на стеллажах так, чтобы нижний ярус был приподнят на 35 см над полом. Вольеры с участвующими в эксперименте зверьками были расположены в двух соседних помещениях: помещение № 1 (площадь 24 м², объем 48 м³) и помещение № 2 (площадь 14 м², объем 42 м³). Условия ухода за животными в обоих помещениях полностью совпадали: песчанки получали корм согласно рационам Московского зоопарка (Книга рационов, 2009), причем запасы корма пополнялись в одни и те же дни 3 раза в неделю (одновременно из вольеров убирали несъеденные остатки сочных кормов). Чистку вольеров с полной сменой подстилки проводили один раз в месяц. Ежедневно зверьки получали материал для гнезд (сено или траву), ветки, а также картонные коробки (для обогащения среды); 1–2 раза в неделю помещения облучали ультрафиолетовой лампой «УФО-В».

В течение 2013 г. проводили учет посещения людьми помещений № 1 и № 2. Для этого использовали счетчики прохода («Кондор-3»), показания с которых снимали ежедневно. Учет посещения комнат показал, что в помещение № 1 люди заходили в среднем в 2,4 раза чаще, чем в помещение № 2 (72 565 и 15 414 заходов за один год соответственно, в среднем 286,8 и 121,8 заходов в день). Таким образом, фоновый уровень беспокойства зверьков в помещении № 1 был более чем в два раза выше.

Кроме того, в помещении № 2 в период с декабря 2013 г. по ноябрь 2015 г. периодически обитали щетинистые броненосцы (*Chaetophractus villosus*): 20.12.2013–25.12.2013 (самка); 23.06.2014–6.10.2014 (самка); 6.10.2014–

20.10.2014 (самка и самец); 20.11.2015–17.02.2015 (самка и самец); 22.09.2015–24.11.2015 (самка). Броненосцев содержали на полу помещения, в котором располагались стеллажи с песчанками. Непосредственного контакта песчанок с броненосцами не происходило, так как вольеры с песчанками были приподняты на высоту, недоступную броненосцам. Таким образом, имелись возможности только для дистанционных контактов (визуального, ольфакторного⁴ и акустического). Тем не менее, песчанки, несомненно, воспринимали близкое присутствие броненосцев и испытывали в периоды совместного содержания дополнительное воздействие стресса.

Сбор и анализ данных. Объектами наблюдений в нашей работе служили взрослые самки, которые в течение календарного года не менее двух месяцев находились вместе с самцом (эта же самка в следующем году рассматривалась как отдельный случай). Для каждого случая фиксировали наличие или отсутствие размножения, а для размножившихся самок отмечали число выводков и число доживших до половой зрелости детенышей. Это позволило оценить успешность размножения по следующим показателям:

- 1 – доля размножившихся самок от общего числа самок, находившихся в паре с самцами;
- 2 – среднее число выводков на одну размножившуюся самку;
- 3 – среднее число выживших детенышей на один выводок.

Каждый из этих показателей может испытывать влияние фонового уровня стресса, однако это влияние может проявляться по-разному. Участие самок в размножении (показатели 1 и 2) может быть как подавлено при супрессии выделения половых гормонов вследствие дистресса, так и стимулировано повышением фонового стресса до оптимального уровня, а выживаемость потомства, вероятно, находится лишь в обратной зависимости от уровня стресса матери.

В помещении № 1 в период с 2012 по 2016 г. были отработаны 47 случаев, при этом размножившихся самок было 6; в помещении № 2 соответствующие показатели составляли 51 и 26. Для того, чтобы оценить влияние фонового стресса, вызванного контактами с человеком, мы сравнили успешность размножения карликовых североафриканских песчанок в помещениях № 1 и № 2 в периоды, когда в помещении № 2 не было

⁴ Определенные возможности ольфакторного восприятия броненосцев были и у песчанок в помещении № 1, так как помещения герметично изолированы не были.

броненосцев (до 20.12.2013 и после 24.11.2015). Влияние дополнительного фактора стресса (присутствие броненосцев) мы оценивали, сравнивая успешность размножения песчанок в помещении № 2 в течение трех периодов: до 20.12.2013; с 20.12.2013 по 24.11.2015 и после 24.11.2015 (до появления броненосцев, в присутствии броненосцев и после того, как броненосцев окончательно изъяли из помещения).

Помимо оценок успешности размножения, летом 2014 г. для 16 зверьков из помещения № 1 и 14 зверьков из помещения № 2 был проведен тест «выход из укрытия» (Anderson, 1938). Этот тест проводили по следующей схеме: зверька помещали в чистый закрытый домик, находящийся в пластиковом контейнере, после чего его оставляли на 5 мин для адаптации. Далее дверцу открывали и фиксировали время, через которое зверь ставил на пол контейнера 2 лапы и все 4 лапы (момент выхода). В анализе, помимо времени выхода двумя и четырьмя лапами, оценивали разницу этих значений – скорость выхода. Время и скорость выхода из домика мы рассматривали как показатели боязни новизны, отражающие степень воздействия стресса на зверька.

Для сравнения использовали критерии непараметрической статистики (программа Statistica 6.0): критерий Хи-квадрат для сравнения долей самок, участвовавших в размножении, и U-критерий Манна–Уитни для сравнения остальных показателей успешности размножения и показателей поведения в тесте «выход из укрытия».

Результаты

Влияние фонового уровня беспокойства. Латентный период до выхода из укрытия у песчанок в помещении № 1 составил $2,95 \pm 1,3$ с, а в помещении № 2 – $2,33 \pm 1,2$ с (разница недостоверна:

тест Манна–Уитни; $U = 70,0$; $Z = -0,72$, $p = 0,47$). Скорость выхода из укрытия у песчанок из помещения № 1 оказалась ниже по сравнению с этим параметром у зверьков из помещения № 2 (31,4 и 9,1 с соответственно: тест Манна–Уитни; $U = 44$, $Z = -1,80$; $p = 0,07$).

Таким образом, боязнь новизны у животных из помещения № 1, где люди бывали чаще, оказалась выше, что свидетельствует о более высоком уровне фонового стресса. Однако различия оказались невелики по основному показателю – латентному периоду до выхода, они недостоверны. Это означает, что в условиях вивария зоопарка более чем двукратное превышение уровня беспокойства, исходящего от людей, лишь незначительно повышает фоновый уровень стресса у песчанок.

Результаты сравнения показателей успешности размножения карликовых песчанок в помещениях № 1 и № 2 представлены в таблице.

Ни по одному из трех показателей успешности размножения мы не обнаружили достоверных различий между двумя выборками песчанок, чей фоновый уровень беспокойства различался не менее чем в два раза. При этом по первым двум показателям преимущество было у песчанок, находившимся в менее посещаемом (т.е. менее стрессогенном) помещении, а по третьему (выживаемость детенышей) впереди оказались зверьки из более посещаемого помещения № 1.

Влияние дополнительного стрессора (присутствия в помещении броненосцев). Показатели успешности размножения песчанок в помещении № 2 до появления (период 1), в присутствии (период 2) и после нахождения там броненосцев (период 3) представлены на рис. 1–3.

Различия долей размножившихся самок в разные периоды недостоверны (критерий Хи-квадрат, $p > 0,05$). Все различия в выживаемости

Успешность размножения карликовых песчанок в помещениях с разным фоновым уровнем беспокойства (в отсутствие броненосцев)

| Помещение | Доля размножившихся самок | Доля выводков на одну размножившуюся самку за один месяц | Доля выживших до половозрелости детенышей на один выводок |
|---------------------|---|--|---|
| № 1 | 4/18 (0,222) | 10/23 (0,43) | 19/10 (1,90) |
| № 2 | 11/24 (0,458) | 41/89 (0,46) | 55/41 (1,34) |
| Результат сравнения | недостоверно Хи-квадрат: $p = 0,269$ | недостоверно Манн–Уитни: $p = 0,845$ | недостоверно Манн–Уитни: $p = 0,433$ |

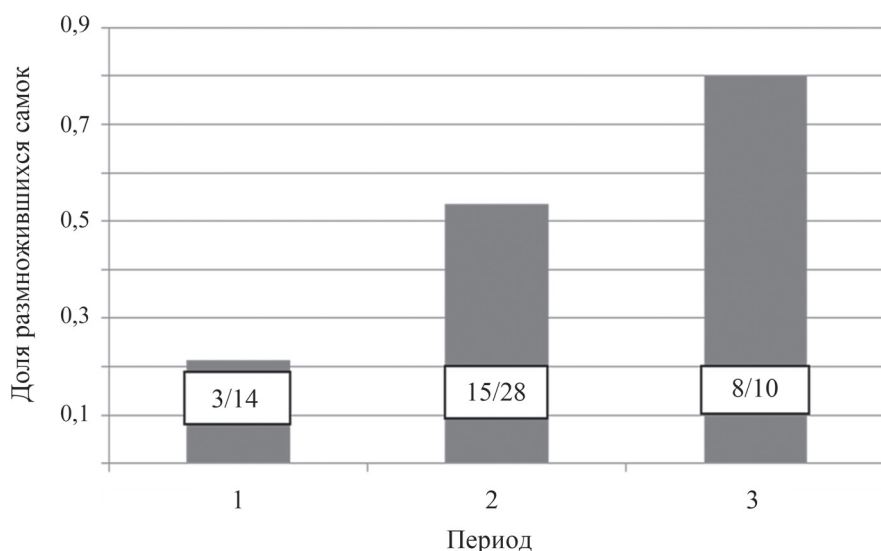


Рис. 1. Успешность размножения карликовых песчанок в зависимости от наличия в помещении броненосцев (доля размножившихся самок: 1 – до появления броненосцев, 2 – в период нахождения с броненосцами, 3 – после прекращения контактов с броненосцами)

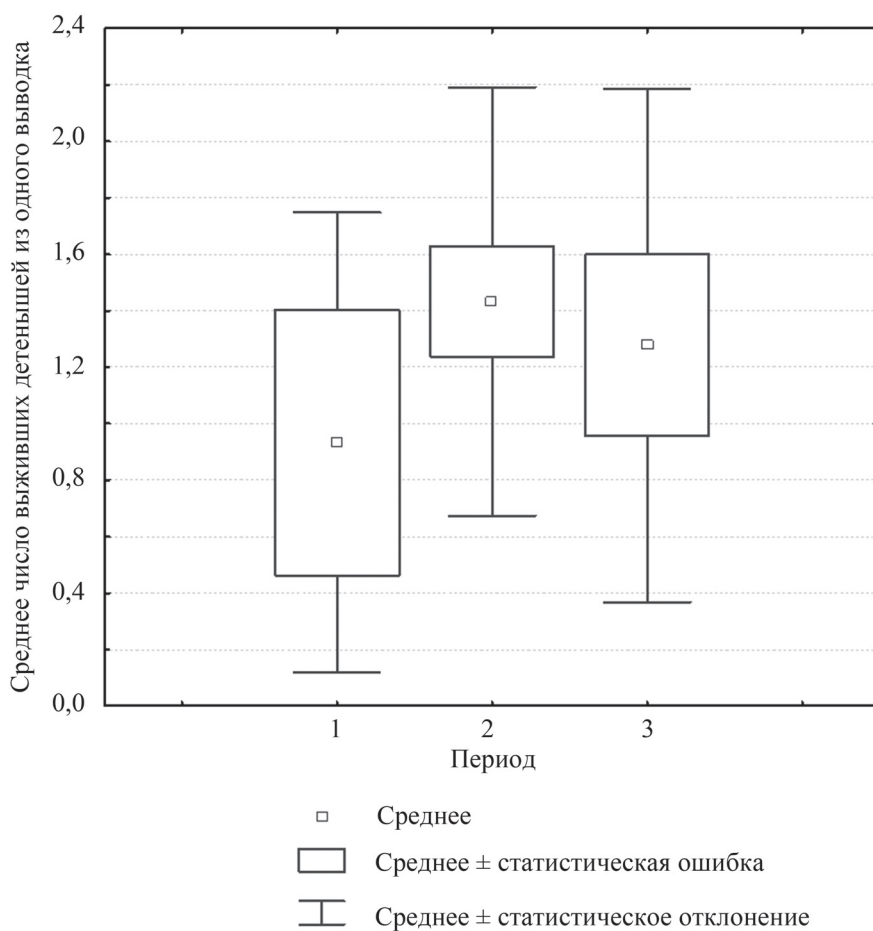


Рис. 2. Успешность размножения карликовых песчанок в зависимости от наличия в помещении броненосцев (среднее число выживших детенышей из одного выводка в период: 1 – до появления броненосцев, 2 – в период нахождения с броненосцами, 3 – после прекращения контактов с броненосцами)

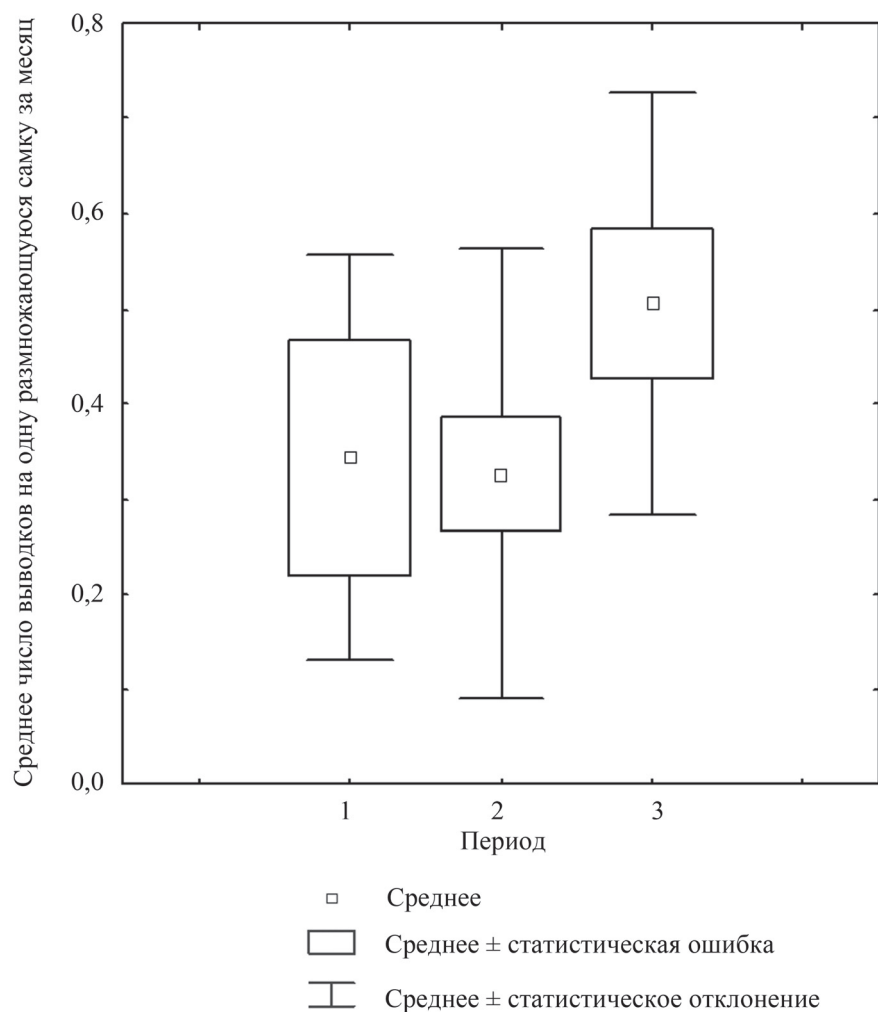


Рис. 3. Успешность размножения карликовых песчанок в зависимости от наличия в помещении броненосцев (среднее число выводков на одну размножающуюся самку за месяц: 1 – до появления броненосцев, 2 – в период нахождения с броненосцами, 3 – после прекращения контактов с броненосцами)

детенышей, оцененные по U-критерию Манна–Уитни, недостоверны ($p > 0,05$).

На рис. 3 значение в период 3 (0,51) достоверно превышает значение в период 2 (0,33) – U-критерий Манна–Уитни, $Z = -2,304$, $p = 0,02$; прочие различия недостоверны ($p > 0,05$).

Таким образом, доля размножившихся самок увеличилась с появлением броненосцев, а после их изъятия увеличилась еще более, однако все эти изменения недостоверны.

Число детенышей из каждого выводка, доживших до половозрелости, также увеличилось после появления броненосцев, а после их изъятия практически не изменилось, однако и в этом случае все изменения недостоверны.

Число выводков на одну размножающуюся самку в пересчете на один месяц после появления броненосцев практически не изменилось, а после изъятия броненосцев достоверно выросло.

Как видно из приведенных результатов, выявилась общая тенденция к повышению успешности размножения песчанок после появления в помещении броненосцев, причем эта тенденция сохранилась, а по некоторым показателям даже усилилась после того, как броненосцев из помещения убрали. Хотя почти все обнаруженные изменения оказались статистически недостоверны, можно с уверенностью утверждать, что наличие в помещении броненосцев не оказывает негативного воздействия на размножение песчанок.

Обсуждение

Полученные данные убедительно свидетельствуют о том, что более чем двукратные различия фонового уровня беспокойства (а значит и стресса) и воздействие такого стрессора, как нахождение в помещении щетинистого броненос-

ца, не оказывают на размножение карликовых североафриканских песчанок подавляющего воздействия. Более того, в присутствии броненосцев песчанки размножались успешнее (хотя и недо-стоверно), чем ранее. При этом результаты теста «выход из укрытия» показывают, что зверьки в более посещаемом помещении испытывали больший стресс, который снижал, хотя и незначительно, их исследовательскую активность. Совокупность этих данных приводит к выводу, что, во-первых, в случае песчанок уровень стресса, оптимальный для репродуктивной активности, значительно выше оптимального уровня для исследования нового пространства; а во-вторых, фоновый уровень стресса изученных нами зверьков был, вероятно, ниже значения, оптимального для размножения.

Представляет определенный интерес тот факт, что после прекращения практики периодического содержания броненосцев в помещении с песчанками, что снизило уровень беспокойства (стресса), показатели размножения карликовых североафриканских песчанок не вернулись к исходным значениям, а продолжали нарастать. Этому можно дать два объяснения: динамику успешности размножения опре-

деляют иные, не учитываемые нами, факторы, действие которых случайно совпало с появлением в помещении броненосцев, или стресс, вызванный появлением броненосцев, послужил «триггером», запускающим репродукцию самок, чье размножение было ранее каким-то образом заторможено. Начав размножаться, такие зверьки и их созревшие потомки уже не нуждались в дополнительной внешней стимуляции.

Мы оценивали три показателя успешности размножения. Оказалось, что если доля размножающихся самок и число выводков на одну размножающуюся самку во всех случаях изменяются однонаправленно, то число выживших в каждом выводке детенышей зачастую меняется в противоположном направлении. Это не удивительно, поскольку первые два показателя характеризуют состояние самок, а третий – состояние детенышей. Свидетельство в пользу того, что чем интенсивнее размножаются самки, тем меньше выживаемость детенышей, соответствует распространенной теории «трейд-офф» (Charnov, Ernest, 2006), однако обнаружение этого эффекта на внутривидовом уровне – явление нечастое и требует дальнейшего изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Владышевский А.Д.* Значение фактора беспокойства для птиц и млекопитающих // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2004. 24 с. [*Vladysheskiy A.D.* Znachenie faktora bespokojstva dlya ptits i mlekopitayushchikh // Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Krasnoyarsk, 2004. 24 s.].
- Книга рационов. Основные нормы кормления животных Московского зоопарка. М., 2009. 389 с. [Книга рацион. Osnovnye normy kormleniya zhiivotnykh Moskovskogo zooparka. М., 2009. 389 s.].
- Попов С.В.* Механизмы поведения млекопитающих: роль стресса и неопределенности среды // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2011. 47 с. [*Popov S.V.* Mekhanizmy povedeniya mlekopitayushchikh: role stressa i neopredelennosti sredy // Avtoref. dis. ... doct. biol. nauk. М., 2011. 47 s.].
- Anderson E.E.* The interrelationship of drives in the male albino rat. III. Interrelations among measures of emotional, sexual and exploratory behavior // *J. Genet. Psychol.* 1938. Vol. 53. P. 335–352.
- Carlstead K., Shepherdson D.J.* Effects of environmental enrichment on reproduction // *Zoo Biol.* 1994. Vol. 13. P. 447–458.
- Charnov E.L., Ernest S.K.* The offspring-size/clutch-size trade-off in mammals // *Am. Nat.* 2006. Vol. 167. N 4. P. 578–582.
- Dobson H, Smith R.F.* Stress and reproduction in farm animals // *J. Reprod. Fertil. Suppl.* 1995. Vol. 49. P. 451–461.
- Gapp K., Soldado-Magraner S., Alvarez-Sánchez M., Bohacek J., Vernaz G., Huan Shu, Franklin T.B., Wolfner D., Mansuy I.M.* Early life stress in fathers improves behavioral flexibility in their offspring // *Nature Communications.* 2014. Vol. 5. Art. 5466.
- Griffin J.F.T.* Stress and immunity: a unifying concept // *Veterinary Immunology and Immunopathology.* 1989. Vol. 20. P. 263–312.
- Liptrap R.M.* Stress and reproduction in domestic animals // *Ann. NY Acad. Sci.* 1993. Vol. 697. P. 275–284.
- Maeda K., Tsukamura H.* The Impact of Stress on Reproduction: Are Glucocorticoids Inhibitory or Protective to Gonadotropin Secretion? // *Endocrinology.* 2006. Vol. 147. Iss. 5. P. 2505 (URL: <https://doi.org/10.1210/endo.147.5.9998>).
- Petrella C., Guili Ch., Agostini S. et al.* записать всех авторов публикации: *Petrella C., Guili Ch., Agostini S., Bacquie V., Zinni M., Theodorou V., Broccardo M., Casolini P., Improta G.* Maternal exposure to low levels of corticosterone during lactation protects against experimental inflammatory colitis-induced damage in adult rat offspring // *PLoS ONE.* 2014. Vol. 9. N 11. Article ID e113389.

Prasad S, Tiwari M, Pandey A.N., Shrivastav T.G., Chaube S.K. Impact of stress on oocyte quality and reproductive outcome // J. Biomed. Sci. 2016. Vol. 23. P. 36 (doi:10.1186/s12929-016-0253-4).

Yerkes R., Dodson J. The relation of strength of stimulus to

rapidity of habit-formation. // J. Comp. Neurol. Psychol. 1908. N 18. P. 459–482.

Zelena D. The Janus Face of Stress on Reproduction: From Health to Disease // International Journal of Endocrinology. 2015. Vol. 2015. Article ID 458129. 10 p. (<https://doi.org/10.1155/2015/458129>).

Поступила в редакцию / Received 02.09.2019
Принято к публикации / Accepted 20.09.2019

THE IMPACT OF BACKGROUND AND ELEVATED ANXIETY ON THE REPRODUCTION OF DWARF NORTH AFRICAN GERBIL (*GERBILLUS CAMPESTRIS*) IN CAPTIVITY

S.R. Sapojnikova¹, Ph.A. Tumasian², S.V. Popov³

The authors attempted to assess the effect of various stress factors on the success of the reproduction of the North African gerbil (*Gerbillus campestris*). The study was conducted on an artificial population of gerbils, for many generations contained in the Moscow Zoo. The effect of differences in the attendance of people in rooms with animals on the success of their reproduction, as well as the presence or absence of large hairy armadillo (*Chaetophractus villosus*) in the rooms was evaluated. Data for two rooms, the attendance staff for which differed twice was analyzed. However, a comparison of the breeding success of animals showed no significant differences. The fear of novelty, assessed in the “exit from the shelter” test for animals from a room where people were more often, was slightly higher than for animals from another room. At the same time, the appearance of large hairy armadillo in the same room with the gerbils increased the success of the gerbil reproduction. After the removal of armadillos, the success of gerbil reproduction increased even more. The totality of the obtained data leads the authors to the conclusion that, in the case of gerbils, the optimum stress level during reproduction is significantly higher than in the study of the new space. The background stress level of the studied animals was, apparently, below the optimum value for reproduction.

Key words: North African gerbil, optimal stress level, breeding success.

¹ Sapojnikova Svetlana Romualdovna, leading Zoologist, Moscow zoo (s.sapojnikova@moscowzoo.ru); ² Tumasian Philipp Anatolievich, leading Zoologist, Moscow zoo (philtum@gmail.com); ³ Popov Sergej Vladilenovich, SO RAS, doctor of science (zoosvp79@gmail.com).