

Московский государственный университет
имени М.В. Ломоносова
Биологический факультет
Звенигородская биологическая станция им. С.Н. Скадовского
Зоологический институт РАН
Биологическая станция «Рыбачий»

**Энергетика и годовые циклы птиц
(памяти В.Р. Дольника)**

**Energetics and annual cycles of birds
(in memory of V.R. Dolnik)**

Материалы международной конференции

**Звенигородская биологическая станция МГУ,
24–29 сентября 2015 г.**

**Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2015**

ГОРМОНАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ СЕЗОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ МИГРИРУЮЩИХ ПТИЦ

Ю.А. Лощагина^{1,2}, А.Л. Цвей²

¹ МГУ им. М.В. Ломоносова;

² Биологическая станция «Рыбачий» ЗИН РАН

HORMONAL REGULATION OF PHYSIOLOGICAL CONDITION SEASONALITY IN MIGRATORY BIRDS

J.A. Loshchagina^{1,2}, A.L. Tsvey²

¹ Lomonosov Moscow State University;

² Biological Station Rybachy, Zoological Institute RAS

e-mail: julia.loshchagina@gmail.com

Годовой цикл мигрирующих птиц представляет собой приспособление организма к циклическим изменениям условий окружающей среды. Обычно годовой цикл палеарктических мигрантов насчитывает пять стадий: размножение, послебрачную линьку, миграцию с мест размножения на места зимовки, зимовку и обратную миграцию к местам гнездования (Jacobs, Wingfield, 2000; Носков, Рымкевич, 2005). Каждая стадия характеризуется определенным набором поведенческих и физиологических адаптаций, соответствующих потребностям организма в этот период. Переход с одной стадии на другую контролируется как внешними, так и внутренними факторами (Cornelius et al., 2013), однако точные физиологические механизмы этих переходов до сих пор остаются невыясненными (Wingfield, 2008).

В основе смены стадий жизненного цикла у мигрирующих птиц лежат эндогенные окологодные ритмы (Дольник, 1975; Gwinner, 1996b). Даже в неменяющихся экспериментальных условиях многие виды птиц проявляют признаки, характерные для каждой стадии жизненного цикла (Gwinner, 1986). Для своевременного развития каждой стадии необходима синхронизация внутренних часов с каким-либо внешним фактором, однозначно характеризующим сезон. Для воробьиных птиц умеренных широт таким фактором является фотопериод, то есть продолжительность светлого времени суток (Dawson et al., 2001). Увеличение длины светового дня в конце зимы – начале весны запускает весеннюю миграцию, а также развитие репродуктивной системы (Дольник, 1975; Gwinner, 1996a), сопровождающееся повышенной секрецией андрогенов (Wingfield et al., 1990; Ramenofsky et al., 1999), оказывающих стимулирующее действие на весеннее миграционное состояние (Deviche, 1995). После размноже-

ния репродуктивная система деградирует, несмотря на длинный световой день — наступает состояние фоторефрактерности, которое совпадает с осенней миграцией, протекающей при уменьшающейся длине светового дня (Moore et al., 1982; Dawson et al., 2001; Ramenofsky et al., 2012). Этот процесс контролируется только эндогенными механизмами, хотя существуют данные, что осенью уменьшение длины светового дня ускоряет многие миграционные функции (Helm et al., 2009; Vojarinova, Babushkina, 2015).

Ключевая роль в регуляции смены стадий жизненного цикла птиц принадлежит эндокринной системе (Cornelius et al., 2013). Как во время миграции, так и в остальные стадии годового цикла, в регуляции поведения и физиологических изменений большую роль играет система гипоталамус-гипофиз-надпочечники, обеспечивающая адекватную реакцию организма на постоянную смену условий (Ramenofsky et al., 2012). Конечным гормоном этого нейроэндокринного пути является кортикостерон, основной глюкокортикоид птиц (Harvey et al., 1984; Ramenofsky, Wingfield, 2007). Кортикостерон активирует мышечную липопротеин липазу (muscle lipoprotein lipase), которая окисляет жирные кислоты при активной работе мышцы (Gray et al., 1990; Ramenofsky, 1990). Уровень кортикостерона в крови повышается перед началом полета, а также при увеличении жировых резервов или массы тела (Holberton, 1999; Piersma et al., 2000; Landys-Ciannelli et al., 2002; Landys et al., 2004c; Eikenaar et al., 2013). Однако в некоторых работах подобной связи не обнаружено (Long, Holberton, 2004; Falsone et al., 2009; Wagner et al., 2014). Особи с высокой концентрацией кортикостерона в крови показывают более высокий уровень миграционной активности и четко ориентируются в миграционном направлении по сравнению с птицами с низким уровнем кортикостерона (Löhms et al., 2003). Несмотря на то, что участие кортикостерона в регуляции процессов, характеризующих миграционное состояние птиц, показано для обоих миграционных сезонов, весной концентрация кортикостерона, как правило, выше, чем осенью (Romero, Wingfield, 1998; Romero, 2002).

Целью нашей работы являлось изучение роли кортикостерона в регуляции осеннего и весеннего миграционного состояния, а также смены стадий годового цикла воробьиных птиц. Для этого мы брали пробы крови в естественной для птиц обстановке, а также прослеживали динамику концентрации кортикостерона в течение года в контролируемых лабораторных условиях. Во время весенней и осенней миграции мы брали пробы крови у зарянок (*Erithacus rubecula*), отловленных в паутинные сети на Куршской косе Балтийского моря. После взятия крови птицы ($n = 133$) были окольцованы, измерены и выпущены. Для оценки межсезонных

различий физиологического состояния пойманных птиц мы использовали массу тела и базальную концентрацию кортикостерона в плазме крови. Стандартизированная масса тела не отличалась между сезонами (ANCOVA, $F_{(1,123)} = 0,48$, $p = 0,49$). Средняя концентрация кортикостерона в плазме крови весной ($29,4 \pm 1,7$ (SE) нг/мл) была почти в 2 раза выше, чем осенью ($16,5 \pm 1,8$ нг/мл; ANCOVA, $F_{(1,105)} = 4,7$, $p = 0,033$). Весной концентрация кортикостерона в плазме крови может возрастать за счет гипоталамо-гипофизарной стимуляции надпочечников в результате увеличения длины светового дня (Meier et al., 1965).

Изменение концентрации кортикостерона при смене стадий годового цикла было изучено в экспериментальных условиях у двух видов: дальнего мигранта — садовой славки (*Sylvia borin*) и ближнего мигранта — зарянки. С середины сентября по конец июня птицы содержались в индивидуальных клетках. Стадии годового цикла определялись на основании наличия/интенсивности ночной локомоторной активности и динамики массы тела. Осенью славки проявляли высокий уровень ночной активности до конца октября, которая на более низком уровне сохранялась на протяжении всего зимнего периода и снова значительно увеличивалась в апреле. У большинства зарянок ночная активность закончилась в ноябре и возобновилась в марте. Масса тела зарянок на протяжении зимнего периода была низкой и практически не изменялась, весеннее миграционное ожирение началось в конце февраля. У славков масса тела достоверно увеличилась в ноябре и оставалась высокой до периода линьки. Весеннее миграционное ожирение началось в конце марта, но было значительно слабее осеннего. Данные различия отражают миграционные стратегии исследуемых видов. Сроки смены стадий годового цикла в целом соответствуют поведению, наблюдаемому в природе и результатам, полученным ранее в экспериментальных условиях (Gwinner 1996a). В докладе будет представлена динамика концентрации кортикостерона и других физиологических показателей в течение исследуемых стадий годового цикла.

Данное исследование выполнено при поддержке грантов РФФИ (№№13-04-00490-а и 14-34-50045-мол_нр) и участия ЗИН РАН (гостема № 01201351182).

Список литературы

- Дольник В.Р., 1975. Миграционное состояние птиц. М.: Наука. 399 с.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., 2005. Формы миграционной активности в годовом цикле птиц // Иовченко Н.П. (Ред.). Орнитологические исследования в Приладожье. СПб.: Изд-во СПбГУ. С. 18–60.
- Bojarinova J., Babushkina O., 2015. Photoperiodic conditions affect the level of locomotory activity during autumn migration in the Long-tailed Tit (*Aegithalos c. caudatus*) // Auk. Vol. 132. No. 2. P. 370–379.

- Cornelius J.M., Boswell T., Jenni-Eiermann S., Breuner C.W., Ramenofsky M., 2013. Contributions of endocrinology to the migration life history of birds // Gen. Comp. Endocr. Vol. 190. P. 47–60.
- Dawson A., King V.M., Bentley G.E., Ball G.F., 2001. Photoperiodic control of seasonality in birds // J. Biol. Rhythm. Vol. 16. No. 4. P. 365–380.
- Deviche P., 1995. Androgen regulation of avian premigratory hyperphagia and fattening: from eco-physiology to neuroendocrinology // Am. Zool. Vol. 35. No. 3. P. 234–245.
- Eikenaar C., Fritsch A., Bairlein F., 2013. Corticosterone and migratory fueling in Northern wheatears facing different barrier crossings // Gen. Comp. Endocr. Vol. 186. P. 181–186.
- Falson K., Jenni-Eiermann S., Jenni L., 2009. Corticosterone in migrating songbirds during endurance flight // Horm. Behav. Vol. 56. No. 5. P. 548–556.
- Gray J.M., Yarian D., Ramenofsky M., 1990. Corticosterone, foraging behavior, and metabolism in dark-eyed juncos, *Junco hyemalis* // Gen. Comp. Endocr. Vol. 79. No. 3. P. 375–384.
- Gwinner E., 1986. Circannual rhythms. Berlin Heidelberg: Springer. 154 p. — 1996a. Circannual clocks in avian reproduction and migration // Ibis. Vol. 138. No. 1. P. 47–63. — 1996b. Circadian and circannual programmes in avian migration // J. Exp. Biol. Vol. 199. No. 1. P. 39–48.
- Harvey S., Phillips J.G., Rees A., Hall T.R., 1984. Stress and adrenal function // J. Exp. Zool. Vol. 232. No. 3. P. 633–645.
- Helm B., Schwabl I., Gwinner E., 2009. Circannual basis of geographically distinct bird schedules // J. Exp. Biol. Vol. 212. No. 9. P. 1259–1269.
- Holberton R.L., 1999. Changes in patterns of corticosterone secretion concurrent with migratory fattening in a Neotropical migratory bird // Gen. Comp. Endocr. Vol. 116. No. 1. P. 49–58.
- Jacobs J.D., Wingfield J.C., 2000. Endocrine control of life-cycle stages: a constraint on response to the environment? // Condor. Vol. 102. No. 1. P. 35–51.
- Landys M.M., Wingfield J.C., Ramenofsky M., 2004c. Plasma corticosterone increases during migratory restlessness in the captive white-crowned sparrow *Zonotrichia leucophrys gambelli* // Horm. Behav. Vol. 46. No. 5. P. 574–581.
- Landys-Ciannelli M.M., Ramenofsky M., Piersma T., Jukema J., Wingfield J.C., 2002. Baseline and stress-induced plasma corticosterone during long-distance migration in the bar-tailed godwit, *Limosa lapponica* // Physiol. Biochem. Zool. Vol. 75. No. 1. P. 101–110.
- Löhmus M., Sandberg R., Holberton R.L., Moore F.R., 2003. Corticosterone levels in relation to migratory readiness in red-eyed vireos (*Vireo olivaceus*) // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 54. No. 3. P. 233–239.
- Long J.A., Holberton R.L., 2004. Corticosterone secretion, energetic condition, and a test of the migration modulation hypothesis in the hermit thrush (*Catharus guttatus*), a short-distance migrant // Auk. Vol. 121. No. 4. P. 1094–1102.
- Meier A. H., Farner D. S., King J. R., 1965. A possible endocrine basis for migratory behaviour in the White-crowned Sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambelii* // Anim. Behav. Vol. 13. No. 4. P. 453–465.
- Moore M.C., Donham R.S., Farner D.S., 1982. Physiological preparation for autumnal migration in white-crowned sparrows // Condor. Vol. 84. P. 410–419.

- Nilsson C., Klaassen R.H.G., Alerstam T.*, 2013. Differences in speed and duration of bird migration between spring and autumn // *Am. Nat.* Vol. 181. No. 6. P. 837–845.
- Piersma T., Reneerkens J., Ramenofsky M.*, 2000. Baseline corticosterone peaks in shorebirds with maximal energy stores for migration: a general preparatory mechanism for rapid behavioral and metabolic transitions? // *Gen. Comp. Endocr.* Vol. 120. No. 1. P. 118–126.
- Ramenofsky M.*, 1990. Fat storage and fat metabolism in relation to migration // Gwinner E. (Ed.). *Bird Migration*. Berlin Heidelberg: Springer. P. 214–231.
- Ramenofsky M., Cornelius J.M., Helm B.*, 2012. Physiological and behavioral responses of migrants to environmental cues // *J. Ornithol.* Vol. 153. No. 1. P. 181–191.
- Ramenofsky M., Savard R., Greenwood M.R.C.*, 1999. Seasonal and diel transitions in physiology and behavior in the migratory dark-eyed junco // *Comp. Biochem. Phys. A.* Vol. 122. No. 4. P. 385–397.
- Ramenofsky M., Wingfield J.C.*, 2007. Regulation of migration // *Bioscience.* Vol. 57. No. 2. P. 135–143.
- Romero L.M.*, 2002. Seasonal changes in plasma glucocorticoid concentrations in free-living vertebrates // *Gen. Comp. Endocr.* Vol. 128. No. 1. P. 1–24.
- Romero L.M., Wingfield J.C.*, 1998. Seasonal changes in adrenal sensitivity alter corticosterone levels in Gambel's white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys gambelii*) // *Comp. Biochem. Phys. C.* Vol. 119. No. 1. P. 31–36.
- Wagner D.N., Green D.J., Cooper J.M., Love O.P., Williams T.D.*, 2014. Variation in plasma corticosterone in migratory songbirds: A test of the migration-modulation hypothesis // *Physiol. Biochem. Zool.* Vol. 87. P. 695–703.
- Wingfield J.C.*, 2008. Organization of vertebrate annual cycles: implications for control mechanisms // *Philos. T. Roy. Soc. B.* Vol. 363. No. 1490. P. 425–441.
- Wingfield J.C., Schwabl H., Mattocks Jr. P.W.*, 1990. Endocrine mechanisms of migration // Gwinner E. (Ed.). *Bird Migration*. Berlin Heidelberg: Springer. P. 232–256.