

Половой диморфизм содержания белка в моче у мышевидных грызунов: связь с численностью популяций

Г. Г. НАЗАРОВА, Л. П. ПРОСКУРНЯК, О. Ф. ПОТАПОВА

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11
E-mail: galinanazarova@mail.ru*

Статья поступила 19.04.2017

Принята к печати 02.11.2017

АННОТАЦИЯ

Белки мочи и связанные с ними феромоны играют важную роль в хемокоммуникации. Результаты сравнительного исследования, выполненного на водяных полевках, степных пеструшках и хомячках Кэмпбелла, дополненные сведениями литературы по семи другим видам мышевидных грызунов, показали наличие положительной связи между проявлением полового диморфизма по содержанию в моче белка, с характерной для вида численностью популяций и амплитудой ее колебаний. У малочисленных видов отношение содержания белка в моче самцов к таковому у самок составило 0,9, у фоновых, постоянно встречающихся в отловах, – 3,4, а у видов с периодическими высокоамплитудными колебаниями численности – 8,3. Вероятно, повышенный уровень физиологической протеинурии у самцов массовых видов грызунов является адаптацией к существованию в условиях высокой популяционной плотности.

Ключевые слова: грызуны, численность популяций, хемокоммуникация, белок мочи, половой диморфизм.

Низкомолекулярные белки мочи класса липокалинов, к которым относятся главные белки мочи (MUP) мышей и α -2u глобулин крыс, играют важную роль в хемокоммуникации у грызунов [Novotny, 2003; Janotova, Stopka, 2009]. Продукция этих белков осуществляется в печени, контролируется андрогенами, тироксином и гормоном роста [Knopf et al., 1983]. В моче самцов содержание белка обычно выше, чем в моче самок [Kruczek, Marchlewska-Koj, 1985; Veunon et al., 2008]. MUP удерживают феромоны в связывающей области, задерживая их высвобождение из мочевого меток, при этом обладают собствен-

ной феромональной активностью [Chamero et al., 2007]. Феромональные лиганды MUP опосредуют физиологические и поведенческие реакции конспецификов: агрессивное поведение самцов, синхронизируют наступление эструса у самок, вызывают блок беременности, обладают как аттрактивными, так и аверсивными свойствами [Jones, Nowell, 1973; Novotny et al., 1985; Novotny, 2003; Thompson et al., 2007]. Концентрация и спектр изоформ MUP зависят от возраста, пола, физиологического состояния, генотипа животных, социального окружения [Flower, 1996; Chamero et al., 2007; Новиков

и др., 2009; Janotova, Stopka, 2011; Nazarova et al., 2016]. Изучение механизмов хемокоммуникации с участием белков мочи до сих пор проводится на ограниченном числе объектов, в основном линейных инбредных крысах и мышах. Значение для жизнедеятельности других видов качественного состава белков мочи и их количественных вариаций практически не исследовано.

Грызуны – хорошо исследованная систематическая группа в отношении биологии размножения и социальной организации, многолетней и сезонной динамики численности популяций, систем спаривания, агрессивного и репродуктивного поведения [Громов, 2008]. Для маркировки территории они используют секреты специализированных кожных желез, мочу и фекалии. В репертуаре маркировочного поведения самцов хомячков рода *Phodopus* преобладает мечение среднебрюшной железой и аногенитальной областью, а самки для привлечения половых партнеров метят свои участки мочой [Васильева, 1990; Феоктистова, 2008; Феоктистова и др., 2011]. У мышей и полевок мочевые метки оставляют и самцы, и самки [Wolff, Powell, 1984; Rozenfeld, Denoell, 1994]. Хемосигналы меток передают разностороннюю биологически-значимую информацию о виде, поле, индивидуальности, физиологическом состоянии, социальном ранге особей и играют важную роль в информационном обмене между особями своего и других видов, упорядочивании территориальных отношений, координации процесса размножения [Соколов, 1973; Harvey et al., 1989; Novotny et al., 1990; Шиллов, 1991; Drickamer, 2001; Malone et al., 2005].

Сигнальное значение имеет не только химический состав оставляемых самцами мочевых меток, но и их пространственное распределение, плотность маркировки [Malone et al., 2005], стабильность эмиссии биологически-активных летучих соединений во времени. Относительное постоянство биологического сигнального поля обеспечивается за счет обновления меток с использованием секретов кожных желез, синтеза и выделения с мочой феромонсвязывающих белков. Дикie взрослые самцы домово́й мыши поддерживают стабильные группы с относительно низким уровнем прямой агрессии благодаря по-

стоянному обновлению собственных меток, знакомству с запаховыми “автографами” особей, обитающих на территории [Hurst et al., 1993], наличию памяти об исходе предыдущих агрессивных взаимодействий, на основе которой формируется поведение избегания определенных участков территории [Jones, Nowell, 1973; Hurst et al., 1993].

У мышей, крыс, полевок, леммингов самцы, как правило, более агрессивны, чем самки. Самец-доминант охраняет территорию и чаще атакует интродеров. Интенсивность агрессивных контактов увеличивается с ростом численности. Самки же обычно проявляют субмиссивное поведение по отношению к самцу и редко подвергаются серьезным атакам с его стороны. Агрессивность самок повышается в период беременности и лактации, когда они защищают собственную территорию и потомство [Плюснин, 1988; Евсиков и др., 1999; Громов, 2008].

Предпринятое сравнительное исследование содержания белка в моче самцов и самок нескольких видов мышевидных грызунов основано на предположении, что межвидовые различия выраженности полового диморфизма ассоциированы с характерной для вида средней численностью популяции, с которой, в свою очередь, положительно связана вероятность агрессивных контактов между самцами. Исходя из сведений литературы о преобладающем вкладе липокалинов в пул общего белка мочи у грызунов и полоспецифическом характере их экспрессии [Beynon et al., 2008], в данной работе оценен половой диморфизм содержания общего белка мочи у нескольких видов грызунов. В качестве модельных объектов выбраны водяная полевка (*Arvicola amphibius*), степная пеструшка (*Lagurus lagurus*) и хомячок Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*). Использованы опубликованные данные по содержанию белка в моче самцов и самок других видов мышевидных грызунов, оцененные в условиях виварного содержания: *Pitymys subterraneus*, *Microtus agrestis*, *Myodes glareolus* [Kruczek, Marchlewska-Koj, 1985; Beynon et al., 2008], *Peromyscus leopus* [Cain et al., 1992], *Mus musculus domesticus* [Cheetham et al., 2009], *Mastomys coucha* [Daniszova et al., 2009], *Phodopus roborovskii* [Beynon et al., 2008].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Степные пеструшки представлены особями 15–18 поколения в количестве 20 пар самцов и самок, отловленных в Новосибирской обл. в 2003–2004 гг., и их потомками.

Хомячки Кэмпбелла – первым и вторым поколением двух пар особей, отловленных в республике Тыва в 2009 г.

Виварная группа водяных полевок основана в 1984 г. животными из природной популяции (Новосибирская обл.). До настоящего времени она поддерживается за счет контролируемого разведения пар, не состоящих в близком родстве, и через каждые 1–3 года пополняется дикими особями из той же популяции для ограничения инбридинга.

В работе использованы только половозрелые животные, не имевшие репродуктивного опыта. Возраст степных пеструшек и хомячков Кэмпбелла 2–3 мес., водяных полевок 9–12 мес. Следует отметить, что половое созревание самцов водяной полевки и в природе, и в условиях вивария происходит только в апреле – мае следующего года после рождения [Назарова, 2011]. По этой причине сравниваемые виды не выровнены по возрасту.

Животных содержали в индивидуальных клетках при свободном доступе к воде и корму (свежие овощи, пророщенные злаки, распаренная крупа).

Мочу собирали в мае – июле с 10 до 12 ч в поддоны, установленные под клетки животных, или при взятии в руки. Содержание белка определяли колориметрическим методом с пирогаллоловым красным, используя набор реактивов ЗАО “Вектор-Бест” (пос. Кольцово,

Новосибирская обл.). Мочу 10 мин центрифугировали при 3000 об/мин. Затем образцы перемешивали с реагентом и выдерживали 10 мин при 18–25 °С. Оптическую плотность измеряли при длине волны 598 нм в кювете с длиной оптического пути 1 см против холстой пробы.

Концентрацию креатинина определяли по методу Яффе с помощью набора реактивов ЗАО “Вектор-Бест” в соответствии с инструкцией.

Половой диморфизм оценивали как отношение концентрации белка в моче самцов к таковому у самок (или креатининового индекса белка).

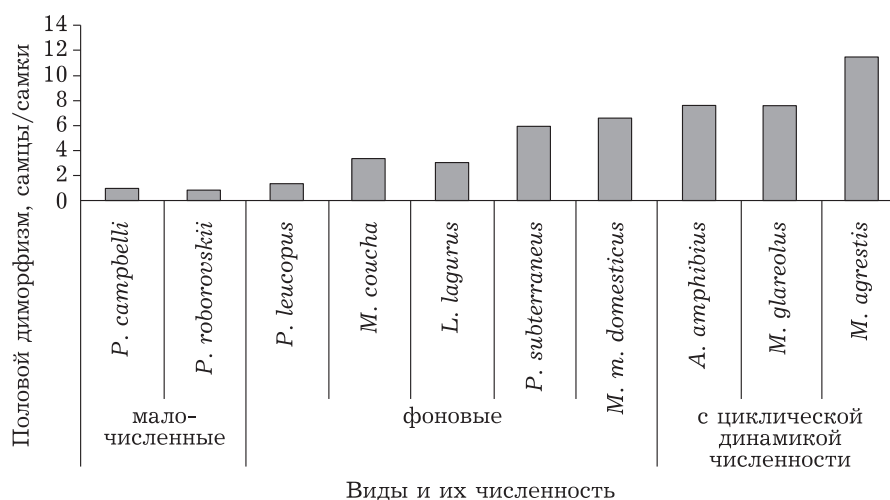
Статистическую обработку результатов выполняли с помощью программы Statistica 6.1. Хотя распределение концентрации белка в моче и креатининового индекса в анализируемых выборках соответствовало нормальному, для установления половых различий использовали критерий Манна – Уитни в связи малым размером выборок по некоторым видам. Критическим значением принято $p < 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В табл. 1 приведены средние значения содержания белка, креатинина и креатининового индекса белка у самок и самцов водяной полевки, степной пеструшки и хомячка Кэмпбелла. Результаты статистического анализа с использованием критерия Манна – Уитни показали, что у самцов водяной полевки содержание белка в моче и его креатининовый индекс достоверно выше, чем у самок

Т а б л и ц а 1
Содержание белка и креатинина в моче

Вид	Пол	N	Белок, г/л	Креатинин, ммоль/л	Белок/креатинин, г/ммоль	Половой диморфизм	
						креатининовый индекс	содержание белка
Степная пеструшка	Самцы	11	1,70 ± 0,22	3,84 ± 0,71	0,61 ± 0,16	2,77	3,04
	Самки	8	0,56 ± 0,20	2,90 ± 0,72	0,22 ± 0,07		
Водяная полевка	Самцы	22	2,65 ± 0,21	5,46 ± 0,35	0,55 ± 0,07	6,88	7,57
	Самки	20	0,35 ± 0,03	4,84 ± 0,34	0,08 ± 0,008		
Хомячок Кэмпбелла	Самцы	7	0,37 ± 0,08	2,64 ± 0,86	0,18 ± 0,05	2,25	0,97
	Самки	3	0,38 ± 0,07	4,26 ± 0,93	0,08 ± 0,004		



Связь полового диморфизма по содержанию белка в моче грызунов с численностью популяций

($z = 5,51$; $p < 0,001$ и $z = 5,34$; $p < 0,001$ соответственно). У степной пеструшки достоверные половые различия обнаружены и по содержанию белка ($z = 3,05$; $p < 0,01$), и по его креатининовому индексу ($z = 2,64$; $p < 0,01$). У хомячка Кэмпбелла половой диморфизм по содержанию белка не выражен ($z = 0,11$; $p = 0,91$), а креатининовый индекс у самцов достоверно выше, чем у самок ($z = 2,39$; $p < 0,05$).

Данные по водяной полевке, степной пеструшке и хомячку Кэмпбелла дополнены имеющимися сведениями литературы о выраженности полового диморфизма по содержанию белка в моче у других грызунов, различающихся по размеру ареала, численности, социальной организации, системе спаривания (см. рисунок). Наиболее изученный аспект экологии – численность популяций и особенности ее динамики (табл. 2). При разделении

Т а б л и ц а 2

Численность популяций сравнимых видов грызунов и особенности ее динамики

Вид	Относительная численность, особей/га	Циклические колебания численности		Источник
		есть/нет	амплитуда	
<i>Phodopus campbelli</i>	1	Нет	–	[Феоктистова, [2008]
<i>Phodopus roborovskii</i>	0,5–18	»	–	[Громов, 2008; Феоктистова, 2008]
<i>Mastomys coucha</i>	5	»	–	[Skinner, Smithers, 1990; Granjon et al., 1997; Avenant, 2000; Krystufek et al., 2008]
<i>Peromyscus leucopus</i>	До 79	Есть	10	[Wolff, 1985]
<i>Lagurus lagurus</i>	30–200	»	20	[Опарин, 2010; Дупал, 2014]
<i>Pitymys subterraneus</i>	До 75.6	»	14	[Загороднюк, 1992]
<i>Microtus agrestis</i>	До 250	»	126	[Lambin et al., 2000; Hörnfeldt, 2004]
<i>Myodes glareolus</i>	До 50–100	»	130	[Hansson, Henttonen, 1985; Hörnfeldt, 2004; Бердюгин и др., 2007]
<i>Mus musculus domesticus</i>	До 1000	»	100–2000	[Singleton et al., 2001]
<i>Arvicola amphibius</i>	То же	»	10000	[Dundjerski, 1988; Порог, 1999; Литвинов и др., 2013]

грызунов на три группы: 1) малочисленные (*Phodopus campbelli*, *Phodopus roborovskii*); 2) фоновые, постоянно фиксируемые в отловах, но численность которых по годам колеблется незначительно (*Peromyscus leucopus*, *Mastomys coucha*, *Lagurus lagurus*, *Pitymys subterraneus*); 3) многочисленные и испытывающие значительные регулярные колебания численности (*Mus musculus domesticus*, *Arvicola amphibius*, *Myodes glareolus*, *Microtus agrestis*) и последующего сравнения соотношения концентрации белка в моче самцов и самок (см. рисунок) оказалось, что выраженность полового диморфизма у фоновых и малочисленных видов грызунов ниже, чем у видов с циклической динамикой численности, и составляет в среднем 0,94, 3,43 и 8,31 соответственно. Обнаружена достоверная положительная корреляция между половым диморфизмом по содержанию белка в моче сравниваемых видов грызунов и рангом их численности, соответствующим номеру группы: $r_s = 0,93$; $n = 10$; $p < 0,001$.

ОБСУЖДЕНИЕ

В результате выполненного исследования обнаружена достоверная тенденция возрастания половых различий по содержанию экскретируемого с мочой белка с повышением численности популяции, характерной для вида. Наличие полового диморфизма свидетельствует о зависимой от пола экспрессии признака. Известно, что в гормональной регуляции синтеза феромонсвязывающих белков мочи участвуют андрогены, глюкокортикоиды, тироксин и гормон роста [Knopf et al., 1983].

Положительная связь между выраженностью полового диморфизма содержания белка в моче и численностью популяций указывает, что способность к усиленной продукции белковых компонентов мочевых меток может иметь адаптивное значение для существования или размножения самцов в условиях повышенной вероятности агрессивных контактов между ними. В популяционных исследованиях на мышах обнаружено, что половой диморфизм содержания белка в моче варьирует у разных видов и подвидов диких мышей. Авторы предполагают, что количе-

ство белка мочи и его качественные характеристики важны для индивидуального распознавания конспецификов и выбора брачного партнера [Sampsel, Held, 1985].

Наиболее детально связь между численностью популяции и частотой агрессивных контактов между самцами изучена на водяной полевке [Евсиков и др., 1999; Moorhouse, Macdonald, 2008]. Ее популяции структурированы на локальные репродуктивные группировки. Самцы устанавливают иерархическую систему с перекрывающимися индивидуальными участками, а участки самок перекрываются незначительно [Пантелеев и др., 1980]. Площадь индивидуальных участков, степень их перекрывания и частота агрессивных взаимодействий имеют прямую зависимость от численности популяции [Евсиков и др., 1999; Moorhouse, Macdonald, 2008].

Интересно, что в период весеннего роста и полового созревания концентрация экскретируемого с мочой белка у самцов многократно повышается, по сравнению с периодом репродуктивного покоя, а у самок остается на стабильно низком уровне [Назарова, Проскурняк, 2012]. Для выяснения хемокоммуникационной роли белков мочи в регуляции межсамцовых территориальных отношений проведен эксперимент, имитирующий внедрение на территорию “резидента” незнакомого самца посредством ежедневного размещения в его клетке подстилки “интродера”. Показано, что обонятельные стимулы подстилки половозрелых самцов вызывают агрессивную реакцию у других особей того же пола, усиливающуюся с повышением содержания белка в моче самца, от которого собрана подстилка. Выяснено также, что на уровень экскреции низкомолекулярного белка с мочой влияют хемосенсорные стимулы социального окружения [Nazarova et al., 2016]. Значение количественных вариаций белка мочи у самцов для взаимодействий с самками остается пока невыясненным. На мышах показано, что с креатининовым индексом белка в моче самцов отрицательно коррелирует их половая мотивация и положительно уровень эмбриональной смертности у покрытых самок. На основании этого сделан вывод, что усиление затрат на маркировку сопро-

вождается снижением успеха размножения самцов [Герлинская и др., 2007]. Данные авторов и сведения литературы указывают, что у сравниваемых видов грызунов белки мочи вовлечены в поведенческие и физиологические механизмы регуляции численности популяций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты сравнительного исследования выраженности полового диморфизма содержания белка в моче у 10 видов мышевидных грызунов, различающихся по численности популяций и особенностям ее динамики, указывают, что физиологическая способность к повышенной продукции и экскреции белка с мочой может иметь адаптивное значение для существования в условиях высокой популяционной плотности и связанной с ней повышенной частоты агрессивных контактов между самцами. Хемокоммуникация с участием белков мочи или их феромональных лигандов может иметь важное значение в регуляции численности популяций на оптимальном для вида уровне.

Благодарим Н. В. Лопатину за отлов хомячков Кэмпбелла, использованных для основания лабораторной колонии.

Работа выполнена по Программе ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг. (проект № VI.51.1.8.) и при поддержке РФФИ: 11-04-277а.

ЛИТЕРАТУРА

- Бердюгин К. И., Большаков В. Н., Балахнов В. С., Пасхальный С. П., Штро В. Г. Млекопитающие Горного Урала. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2007. 384 с.
- Васильева Н. Ю. Функция специфических кожных желез. Функциональные и эволюционные аспекты маркировочного поведения грызунов на примере представителей п/сем. Cricetinae: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 28 с.
- Герлинская Л. А., Фролова Ю. А., Кондратюк Е. Ю., Мошкин М. П. Затраты на маркировку и репродуктивный успех у самцов мышей лабораторной линии ICR // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68, № 4. С. 294–304.
- Громов В. С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 581 с.
- Дупал Т. А. Распространение, численность и структура популяции степной пеструшки (*Lagurus lagurus*, Rodentia, Arvicolina) на периферии ареала // Зоол. журн. 2014. Т. 93, № 12. С. 1454–1460.
- Евсиков В. И., Потапов М. А., Музыка В. Ю. Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. Сообщение II. Пространственно-этологическая структура популяции // Сиб. экол. журн. 1999. Т. 6, № 1. С. 69–77 [Evsikov V. I., Potapov M. A., Muzyka V. Yu. Population Ecology of water vole (*Arvicola terrestris* L.) in Western Siberia. II. Spacial etological structure of populations // Contemporary Problems of Ecology. 1999. Vol. 6, N 1. P. 69–77].
- Загороднюк И. В. Географическое распространение и уровни численности *Terricola Subterraneus* на территории СССР // Зоол. журн. 1992. Т. 71. С. 86–97.
- Литвинов Ю. Н., Ковалева В. Ю., Ефимов В. М., Галактионов Ю. К. Цикличность популяции водяной полевки как фактор биоразнообразия в экосистемах Западной Сибири // Экология. 2013. № 5. С. 383–388.
- Назарова Г. Г. Аногенитальное расстояние как прогностический признак половой зрелости самцов водяной полевки (*Arvicola terrestris*) // Зоол. журн. 2011. Т. 90, № 1. С. 121–122.
- Назарова Г. Г., Проскурняк Л. П. Содержание белка в моче самцов и самок водяной полевки (*Arvicola amphibius*) в период весеннего роста и полового созревания // Журн. эволюционной биохимии и физиологии. 2012. Т. 48, № 6. С. 593–596 [Nazarova G. G., Proskurnyak L. P. Protein content in urine of male and female water vole (*Arvicola amphibius*) at the period of spring growth and sexual maturation // J. Evol. Biochem. Physiol. 2013. Vol. 49, N 3. P. 360–364].
- Новиков С. Н., Чураков Г. А., Филимонок А. А., Ермакова И. И., Федорова Е. М., Буркот И. А. Влияние генотипа и пола на экспрессию белков мочи комплекса MUP в постнатальном онтогенезе мыши // Онтогенез. 2009. Т. 40. С. 261–269.
- Опарин М. Л., Опарина О. С., Матросов А. Н., Кузнецов А. А. Динамика фауны млекопитающих степей волго-уральского междуречья за последнее столетие // Поволж. экол. журн. 2010. № 1. С. 71–85.
- Пантелеев П. А., Терехина А. Н., Елисеев Л. Н. Водяная полевка // Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, 1980. С. 248–258.
- Плюснин Ю. М. Этологическая структура популяции водяной полевки на разных фазах динамики численности: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1988. 18 с.
- Рогов В. Г. Динамика численности и демографические параметры популяции водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в подтаежной зоне Западной Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1999. 19 с.
- Соколов В. Е. Кожный покров млекопитающих. М.: Наука, 1973. 487 с.
- Феоктистова Н. Ю. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогения, физиология, поведение, химическая коммуникация. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 414 с.

- Феокистова Н. Ю., Гуреев С. В., Гуреева А. В., Найдено С. В. Прекопуляционные хемокоммуникативные механизмы изоляции у хомячков рода *Phodopus* // Сенсорные системы. 2011. Т. 25, № 1. С. 86–92.
- Шилов И. А. Механизмы формирования и поддержания пространственно-этологической структуры внутри популяций // Структура популяций у млекопитающих. Сер. Вопр. териологии. М.: Наука, 1991. С. 65–86.
- Avenant N. L. Small mammal community characteristics as indicators of ecological disturbance in the Willem Pretorius Nature Reserve, Free State, South Africa // S. Afr. Journ. Wildl. Res. 2000. Vol. 30. P. 26–33.
- Beynon R. J., Hurst J. L., Turton M. J., Robertson D. H. L., Armstrong S. D., Cheetham S. A., Simpson D., MacNicol A., Humphries R. E. Urinary lipocalins in Rodenta: is there a generic model? // Chemical signals in vertebrates, 11 / eds. J. L. Hurst, R. J. Beynon, S. C. Roberts, T. D. Wyatt. New York: Springer, 2008. P. 37–49.
- Cain K. A., Burns T. A., Stalling D. T. Urinary proteins in four rodent species // Comp. Biochem. Physiol. B. 1992. Vol. 101. P. 199–204.
- Chamero P., Marton T. F., Logan D. W., Flanagan K., Cruzl J. R., Saghatelian A., Cravatt B. F., Stowers L. Identification of protein pheromones that promote aggressive behaviour // Nature. 2007. Vol. 450. P. 899–903.
- Cheetham S. A., Smith A. L., Armstrong S. D., Beynon R. J., Hurst J. L. Limited variation in the major urinary proteins of laboratory mice // Physiol. Behav. 2009. Vol. 96. P. 253–261.
- Danisova K., Janotova K., Jedelsky P. L., Stopka P. Urinary lipocalins in *Mastomys coucha* // Folia Zool. 2009. Vol. 58, Suppl. 1. P. 56–64.
- Drickamer L. C. Urine marking and social dominance in male house mice // Behav. Process. 2001. Vol. 53. P. 113–120.
- Dundjerski Z. Outbreak of *Arvicola terrestris* in rice fields in Yugoslavia // EPPO Bull. 1988. Vol. 18. P. 445–451.
- Flower D. R. The lipocalin protein family: structure and function // Biochem. Journ. 1996. Vol. 318. P. 1–14.
- Granjon L., Duplantier J. M., Catalan J., Britton-Davidian J. Systematics of the genus *Mastomys* (Thomas, 1915) (Rodentia, Muridae): A review // Belg. Journ. Zool. 1997. Vol. 127. P. 7–18.
- Hansson L., Henttonen H. Gradients in density variations of small rodents: importance of latitude and snow cover // Oecologia. 1985. Vol. 67. P. 394–402.
- Harvey S., Jemiolo B., Novotny M. Pattern of volatile compounds in dominant and subordinate male mouse urine // J. Chem. Ecol. 1989. Vol. 15. P. 2061–2072.
- Hörnfeldt B. Long-term decline in numbers of cyclic voles in boreal Sweden: analysis and presentation of hypotheses // Oikos. 2004. Vol. 107. P. 376–392.
- Hurst J. L., Fang J., Barnard C. The role of substrate odours in maintaining social tolerance between male house mice, *Mus musculus domesticus* // Anim. Behav. 1993. Vol. 45. P. 997–1006.
- Janotova K., Stopka P. Mechanisms of chemical communication: The role of Major Urinary Proteins // Folia Zool. 2009. Vol. 58, Suppl. 1. P. 41–55.
- Janotova K., Stopka P. The level of major urinary proteins is socially regulated in wild *Mus musculus musculus* // J. Chem. Ecol. 2011. Vol. 37. P. 647–656.
- Jones R. B., Nowell N. W. Aversive and aggression-promoting properties of urine from dominant and subordinate male mice // Anim. Learn. Behav. 1973. Vol. 1. P. 207–210.
- Knopf J. L., Gallagher J. F., Held W. A. Differential, multihormonal regulation of the mouse major urinary protein gene family in the liver // Mol. Cell. Biol. 1983. Vol. 3. P. 2232–2240.
- Kruczek M., Marchlewska-Koj A. Androgen-dependent proteins in the urine of bank voles (*Clethrionomys glareolus*) // J. Reprod. Fert. 1985. Vol. 75. P. 179–185.
- Krystufek B., Habertl W., Baxter R. M. Rodent assemblage in a habitat mosaic within the Valley Thicket Vegetation of the Eastern Cape Province, South Africa // Afr. Journ. Ecol. 2008. Vol. 46. P. 80–87.
- Lambin X., Petty S. J., Mackinnon J. L. Cyclical dynamics in field vole populations and generalist predation // J. Anim. Ecol. 2000. Vol. 69. P. 106–118.
- Malone N., Armstrong S. D., Humphries R. E., Beynon R. J., Hurst J. L. The signaling of competitive ability by male house mice // Chemical Signals in Vertebrates. 2005. Vol. 10, Part 1-2. P. 77–88.
- Moorhouse T. P., Macdonald D. W. What limits male range sizes at different population densities? Evidence from three populations of water voles // J. Zool. 2008. Vol. 274. P. 395–402.
- Nazarova G. G., Proskurniak L. P., Yuzhik E. I. The presence of strange males' odor induces behavioral responses and elevated levels of low molecular weight proteins excreted in the urine of mature water voles (*Arvicola amphibius* L.) // J. Chem. Ecol. 2016. Vol. 42, N 3. P. 270–276.
- Novotny M., Harvey S., Jemiolo B. Chemistry of male dominance in the house mouse, *Mus domesticus* // Experientia. 1990. Vol. 46. P. 109–113.
- Novotny M., Harvey S., Jemiolo B., Alberto J. Synthetic pheromones that promote inter-male aggression in mice // P. Natl. Acad. Sci. USA. 1985. Vol. 82. P. 2059–2061.
- Novotny M. V. Pheromones, binding proteins and receptor responses in rodents // Biochem. Soc. Transactions. 2003. Vol. 31, Part 1. P. 117–122.
- Rozenfeld F. M., Denoël A. Chemical signals involved in spacing behavior of breeding female bank voles (*Clethrionomys glareolus* Schreber 1780, Microtidae, Rodentia) // J. Chem. Ecol. 1994. Vol. 20, N. 3. P. 803–813.
- Sampsel B., Held W. Variation in the major urinary protein multigene family in wild-derived mice // Genetics. 1985. Vol. 109. P. 549–568.
- Singleton G., Krebs C. J., Davis S., Chambers L., Brown P. Populations in southeastern Australia reproductive changes in fluctuating house mouse // Proc. R. Soc. Lond. B. 2001. Vol. 268. P. 1741–1748.
- Skinner J., Smithers R. The Mammals of the South African Subregion. Pretoria: University of Pretoria, 1990. 771 p.
- Thompson R. N., McMillon R., Napier A., Wekesa K. S. Pregnancy block by MHC class I peptides is mediated via the production of inositol 1,4,5-trisphosphate in the mouse vomeronasal organ // J. Exp. Biol. 2007. Vol. 210. P. 1406–1412.

Wolff P. R., Powell A. J. Urine patterns in mice: An analysis of male/female countermarking // *Anim. Behav.* 1984. Vol. 32. P. 1185–1191.

Wolff J. O. Comparative population ecology of *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus* // *Can. Journ. Zool.* 1985. Vol. 63. P. 1548–1555.

Sexual Dimorphism of the Protein Level in Urine of Muridae Rodents: Relation to Population Numbers

G. G. NAZAROVA, L. P. PROSKURNYAK, O. F. POTAPOVA

*Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of RAS
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11
E-mail: galinanazarova@mail.ru*

The results of the comparative study conducted on water voles, steppe lemming, and Campbell hamster supplemented with published data on seven other Muridae rodent species revealed positive relation between the extent of sexual dimorphism estimated by protein level in urine and typical of each species population abundance and amplitude of its variation. In species with usually low population numbers the ratio of protein in urine of males to that of females comprised 0.9, in species with relative stable population numbers – 3.4, and in species with periodical high amplitude fluctuation of population numbers – 8.3.

Key words: rodents, population numbers, chemocommunication, urine protein, sexual dimorphism.