

ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

УДК 591.481.11:591.5

СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АРХИТЕКТониКИ ГИППОКАМПА
РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*, RODENTIA)

В.А. Яскин

Кафедра зоологии позвоночных, биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12
e-mail: yaskin_v@mail.ru

Прослежена сезонно-возрастная изменчивость архитектуры гиппокампа рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) из природной популяции (Московская область). Сравнивали животных осенней генерации на трех этапах жизненного цикла: осенью (возраст 1–3 мес.), в период зимнего уменьшения массы мозга (5–7 мес.) и после весеннего «скачка роста» (9–11 мес.) в летний период. Зимняя выборка отличалась статистически достоверно меньшей ($p < 0,05$) площадью среза как зубчатой извилины, так и поля СА3 гиппокампа. Близким по величине зимним уменьшением площади профильного поля характеризовались все изученные отделы гиппокампального комплекса: молекулярный и гранулярный слои зубчатой извилины, а также слои пирамидных клеток и волокон поля СА3 гиппокампа (9,4–13,3%). В весенний период рост гиппокампального комплекса возобновлялся. У перезимовавших полевок в летний период размер отделов гиппокампа был больше, чем у полевок в зимней выборке на 5,4–27,3%. Полученные результаты свидетельствуют о значительной морфологической пластичности основных структурных компонентов гиппокампа в связи с воздействием сезонных факторов у незимоспящих грызунов.

Ключевые слова: гиппокамп, зубчатая извилина, архитектура, морфологическая пластичность, сезонная изменчивость, рыжая полевка

Зимнее уменьшение высоты черепа и массы мозга, описанное впервые у землероек рода *Sorex* (Insectivora) [1, 2], было зарегистрировано также у ряда видов полевок (Rodentia, Cricetidae) [3, 4]. Хотя явление Денеля известно уже более полувека, его механизмы и функциональная значимость остаются до конца не выясненными.

Было установлено, что масса разных отделов головного мозга изменяется неодинаково, наибольшую регрессию размеров в зимний период как у землероек, так и у полевок претерпевают передние отделы головного мозга, практически нет сезонной изменчивости по массе продолговатого мозга, мозжечка и обонятельных луковиц [4, 5]. Среди отделов переднего мозга наибольшее весеннее увеличение после зимней регрессии, а также амплитуда сезонных колебаний характерны для массы гиппокампа [5, 6]. Сезонная изменчивость строения гиппокампа была отмечена у бурозубок рода *Sorex* (Insectivora) [7–9].

Морфологические изменения переднего мозга, органа сложных форм поведения, видимо, должны быть связаны также с изменением поведения животных. Гиппокамп, крупная структура переднего мозга, играет важную роль в ориента-

ции и пространственном запоминании у млекопитающих и птиц. Он формирует когнитивную карту индивидуальной среды и поэтому вовлечен преимущественно в обработку пространственной информации [10]. Роль гиппокампа в пространственном обучении продемонстрирована, в частности, на рыжих полёвках [11]. Имеются данные, характеризующие однонаправленную сезонную изменчивость размера гиппокампа и пространственного поведения у рыжих полевок [6], а также бурозубок рода *Sorex* [7]. Гиппокамп проявляет такую же значительную пластичность, как и пространственное поведение, в частности, наблюдается рост этого отдела мозга в позднем постнатальном онтогенезе после зимней регрессии в период, когда отмечается увеличение индивидуальных участков животных [6, 7].

Ранее были выявлены сезонные изменения архитектуры новой коры рыжих полевок — в частности, отмечено достоверное зимнее увеличение числа клеток на единицу площади среза [12]. На основании сопоставления данных о снижении относительной площади нейронов в новой коре, уменьшении размеров нейронов в V слое теменной области коры и увеличении числа клеток на

единицу площади среза было сделано предположение о зимнем уменьшении размеров нейронов во всех слоях коры или в большей их части.

Архитектонические механизмы сезонной изменчивости массы гиппокампа остаются невыясненными. Целью работы было проследить на гистологическом уровне на примере рыжей полевки за изменениями, происходящими в гиппокампальном комплексе незимоспящих мелких млекопитающих в период сезонных колебаний массы их головного мозга и массы гиппокампа. Задача заключалась в установлении того, какие именно отделы гиппокампа обладают структурной лабильностью.

Материалы и методы

Исследовали мозг рыжих полевок, отловленных в разные сезоны в Одинцовском районе Московской области. Полевок отлавливали живоловками. Возраст зверьков был установлен по степени развития корней зубов [13], учитывали также размеры тела, степень развития тимуса и генеративной системы, а также морфологические признаки меченых эталонных животных с известным календарным возрастом. Исследовали мозг полевок примерно одного времени рождения из «осенней» генерации (появлялись в популяции с конца июля — начала августа по сентябрь, в год своего рождения половой зрелости не достигали, на следующий год составляли основу группы перезимовавших), отловленных в разные времена года. Для гистологической обработки был отобран мозг 5 полевок, отловленных осенью (возраст 1–3 мес.), 5 — добытых зимой (5–7 мес.) и 5 перезимовавших полевок, отловленных следующим летом (9–11 мес.).

Мозг, фиксированный в 10%-м нормальном формалине, промывали в воде в течение 24 ч, затем фиксировали в жидкости Карнуа и заливали в парафин по стандартной методике (температура плавления заливочного парафина 56°C). Чтобы уменьшить ошибки из-за вариативности толщины срезов, в один блок заливали одновременно материал из трех сезонно-возрастных выборок (один над другим). Из парафиновых блоков готовили серийные фронтальные срезы толщиной 20 мкм. Каждый пятый срез с помощью тонкого слоя белка с глицерином наклеивали на предметное стекло. На каждое стекло наклеивали три среза и окрашивали по Ниссию.

Для того, чтобы анализ микроструктуры мозга на серийных фронтальных срезах проводился в одном и том же участке гиппокампальной формации, был выбран морфологический маркер. По мере продвижения от фронтального полюса переднего мозга к каудальному наступает момент, когда зубчатая фасция из разомкнутой структуры на срезе превращается в замкнутую овальную структуру (рисунок). Именно эти первые срезы каудальной части переднего мозга, на которых зубчатая фасция принимала вид овала, использовались для количественного морфометрического исследования.



Рисунок. Фронтальный срез каудальной части переднего мозга рыжей полевки. Морфометрический анализ проводился в данном участке гиппокампальной формации.

Гистологические срезы головного мозга микроскопировали с помощью микроскопа Axioskop (Carl Zeiss, Германия) при увеличении $\times 25$ и посредством видеокамеры передавали на компьютер. Измерения площадей анализируемых структур осуществляли в ручном и автоматическом режимах. Автоматическую морфометрию осуществ-

ляли с помощью программного обеспечения KS 300 v.2,0 (Kontron Imaging System, Германия). Были стандартизированы параметры съемки и преобразования изображений: установлен размер изображения, уровень яркости, контрастности, границ гистограмм серого.

Измеряли профильное поле пирамидных клеток гиппокампа (поле CA3), площадь белого вещества гиппокампа (мшистые волокна), профильное поле гранулярных клеток зубчатой фасции, площадь молекулярного слоя зубчатой фасции. Наружный контур зубчатой фасции (FD, *fascia dentata*), образованный неокрашенным молекулярным слоем, обводили в ручном режиме и определяли общую площадь FD и гиппокампа. Окрашенные клеточные поля (гранулярные клетки FD и пирамидные клетки гиппокампа) измеряли в автоматическом режиме. Площадь волокон гиппокампа получали путем вычитания из полной площади овала, образованного гранулярными клетками FD (измеряли в автоматическом режиме), площади непосредственно гранулярных клеток, а также площади пирамидных клеток гиппокампа.

Для статистической оценки достоверности различий признаков использовали *t*-критерий Стьюдента (при сравнении данных, характеризующихся нормальным распределением в выборках).

Результаты и обсуждение

Животных сравнивали на трех этапах жизненного цикла — до зимней регрессии массы мозга и гиппокампа, в момент зимней регрессии и после весеннего «скачка роста». Средняя масса мозга осенних полевок уменьшилась с октября ($536 \pm 5,3$ мг) по февраль ($496 \pm 6,3$ мг) на 7,5% ($p < 0,05$) и увеличилась к июню ($546 \pm 6,4$ мг) на 10,1% ($p < 0,05$). Масса тела в осенней и зимней выборках достоверно не различалась (14,0–14,5 г), после весеннего «скачка роста» она была выше (20,8 г) на 46% ($p < 0,05$).

Полученные результаты, характеризующие сезонно-возрастную динамику размеров изученных отделов гиппокампальной формации, представлены в таблице. В зимний период происходило уменьшение обоих рассмотренных отделов гиппокампальной формации, уменьшалось профильное поле фронтального сечения как зубчатой фации, так и поля СА3 гиппокампа. В зимней выборке площадь среза как зубчатой извилины, так и поля СА3 гиппокампа была достоверно меньше ($p < 0,05$), чем в осенней. Нельзя говорить о преимущественном уменьшении в зимний период одного из двух основных компонентов гиппокампа — клеточного слоя либо слоя волокон. Близкой по величине зимней регрессией характеризовались все изученные отделы гиппокампального комплекса — молекулярный и гранулярный слои зубчатой извилины, слои пирамидных клеток и волокон поля СА3 гиппокампа.

В весенний период у полевок в возрасте 6–10 мес. произошло увеличение отделов гиппокампальной формации. Прирост площади слоев зубчатой извилины был примерно одинаков. В поле СА3 гиппокампа отмечено заметно большее весеннее увеличение клеточного компонента (+27,3%) по сравнению с увеличением профильного поля волокон (+5,3%).

Полученные данные характеризуют сезонно-возрастные изменения размеров и структуры гиппокампального комплекса рыжих полевок. Данные по весеннему приросту площади срезов гиппокампа и зубчатой фации свидетельствуют о процессах роста этих отделов головного мозга в позднем постнатальном онтогенезе. Полученные в работе результаты морфометрических исследований гистологических препаратов, характеризующие сезонно-возрастную изменчивость гиппокампального комплекса, в целом сходны с динамикой, выявленной ранее другими (макроморфологическими) методами [6]. Сходная картина сезонной динамики результатов морфометрии серийных гистологических препаратов гиппокампа и массы гиппокампа была отмечена также у обыкновенных бурозубок [7].

Сезонные различия в анатомии гиппокампа

разных видов грызунов отмечены в ряде работ [3, 6, 14–19]. Выявлена сезонная изменчивость размера зубчатой извилины в природной популяции земляной белки Ричардсона (*Urocyon richardsonii*) [19].

Сезонная изменчивость гиппокампа, вероятно, обусловлена несколькими механизмами. С возрастом содержание воды как во всем организме, так и в головном мозге понижается. Зимнее снижение содержания воды в организме животных и, в частности, в мозге и гиппокампе может указывать на снижение интенсивности процессов жизнедеятельности. Зимнее уменьшение мозга рыжих полевок обусловлено как понижением содержания в нем воды, так и уменьшением сухой массы мозга [3, 6]. В период весеннего «скачка роста» у перезимовавших полевок сухая масса мозга увеличивалась на 10%, абсолютная масса воды в мозге — на 14%. Соответственно, весной увеличивалась гидратация нервной ткани. Таким образом, зимнее понижение содержания воды в мозге было обусловлено одновременно возрастными и сезонными (обратимыми) факторами [3].

Длительное время считалось, что птицы и млекопитающие имеют постмитотичный мозг и число нервных клеток после рождения не увеличивается. Однако гиппокампальный нейрогенез был отмечен у взрослых особей животных различных групп [20, 21]. Исследования клеточной пролиферации и апоптозов у обыкновенной (*Sorex araneus*) и малой (*S. minutus*) бурозубок выявили, что, за исключением двух структур — зубчатой фации и перивентрикулярной зоны, в которых происходил обмен клеток — популяция клеток мозга стабильна в течение жизненного цикла, несмотря на большие осцилляции объема мозга этих животных [8]. Исследования сезонной изменчивости микроскопического строения гиппокампа у обыкновенной бурозубки не выявило статистически значимых различий по количеству нервных клеток на единицу среза зубчатой фации в сезонных выборках [7]. С другой стороны, было отмечено увеличение ширины среза зубчатой фации от зимы к лету, что косвенно может подтверждать существование нейрогенеза в этом отделе мозга обыкновенных бурозубок. Изучение сезонно-возрастной изменчивости диаметра гранулярных клеток зубчатой фации этих животных выявило уменьшение этого показателя зимой и новое увеличение весной [7].

Увеличение числа нейронов в единице площади среза отделов переднего мозга рыжих полевок в зимний период [4] может свидетельствовать о сокращении межклеточного пространства. Поскольку объем нервных клеток также уменьшался в этот период, вопрос о соотносительной роли изменений объема клеточных элементов и межкле-

точного пространства в сезонной изменчивости нервных структур остается открытым.

Данные по сезонной изменчивости числа клеток в гиппокампе противоречивы. Первоначально было показано, что клеточные популяции мозга землероек *S. araneus* и *S. minutus* стабильны в период сезонных колебаний размера мозга [8]. Из этого следует, что другие признаки, такие как размер тела клетки или объем нейрона, должны измениться. По данным с использованием других стереологических методов число клеток также было стабильным в большинстве исследованных структур за исключением неокортекса, в котором число клеток от лета к зиме понизилось на 25%, и гиппокампа – снижение на 30% [22]. Измерения проводились с использованием стереологических методов в сериях срезов, окрашенных по Ниссию. Объем исследуемых структур (измеренный с использованием принципа Кавальери) изменялся по-разному в различных структурах. Наибольшее сокращение объема от лета до зимы наблюдалось в базальных ганглиях (29,8%) и неокортексе (27,5%). Средний размер клеток у зимующих животных был на 20% меньше, чем у молодых, отловленных летом. Уменьшение размера тела клетки, по-видимому, коррелирует с изменениями общего объема структуры.

Это означает, что объем тел нейрональных клеток является одним из важных факторов, обуславливающих сезонные изменения объема мозга у обыкновенных землероек [22].

Тот факт, что после рождения начинается гибель нервных клеток, также

свидетельствует в пользу того, что увеличение мозга в постнатальном периоде происходит за счет роста клеток, которые существуют уже при рождении. Вероятно, что и сезонные обратимые изменения размера мозга и гиппокампа обусловлены преимущественно изменением не числа клеток, а их размеров, зависящих в свою очередь от их функционального состояния.

Структурные изменения головного мозга, вероятно, переключаются фотопериодом, динамика массы мозга в популяциях полевков (при коррекции по массе тела) практически полностью совпадает с сезонной динамикой длины светового дня [3, 4]. Это косвенно подтверждается экспериментальными данными: в лаборатории самцы пенсильванских полевков (*Microtus pennsylvanicus*), выращенные при летнем фотопериоде (14-часовой световой день), обладали более тяжелым мозгом, чем самцы, выращенные при зимнем фотопериоде (10-часовой световой день) [23].

Показано наличие взаимосвязи между объемом гиппокампа и уровнем половых гормонов у пенсильванских полевков (*Microtus pennsylvanicus*) в условиях экспериментальной колонии: самцы с высоким уровнем тестостерона, как и самки с высоким уровнем эстрадиола, отличались большим объемом гиппокампа [14]. Так как уровень половых гормонов закономерно изменяется по сезонам у грызунов и насекомых, можно предположить, что изменчивость гиппокампа тесно связана как с изменением уровня гормонов, так и с динамикой пространственного поведения, различающегося у полов.

Изменения мозга зависят как от активности

Таблица

Сезонно-возрастные изменения площади профильного поля отделов гиппокампальной формации осенних рыжих полевков (в %, НП – неполовозрелые, ПР – половозрелые размножающиеся, * – $p < 0,05$)

Отдел гиппокампальной формации	Осень, НП → Зима, НП	Зима, НП → Лето, ПР
Зубчатая фасция и поле СА3 гиппокампа	– 12,8*	+ 16,3*
Зубчатая фасция	– 12,4*	+ 21,0*
Гранулярный слой зубчатой фасции	– 9,4	+ 22,4*
Молекулярный слой зубчатой фасции	– 13,3*	+ 20,5*
Поле СА3 гиппокампа	– 13,1*	+ 7,7
Пирамидные клетки поля СА3 гиппокампа	– 13,2*	+ 27,3*
Волокна поля СА3 гиппокампа	– 13,1*	+ 5,3

физиологических процессов (что выражается, в частности, в динамике содержания воды), так и от микроморфологических тканей и изменений (изменения объема нервных клеток и волокон, процессов нейрогенеза и др.). Можно полагать, что, независимо от природы специфиче-

ских тканевых или клеточных механизмов, динамика размера гиппокампа связана с изменением его функциональной активности. Например, его зимнее уменьшение и весеннее увеличение могут быть связаны, в частности, с изменением пространственного поведения, его депрессией зимой и активизацией весной.

Все изученные отделы гиппокампальной фор-

мации проявляют значительную морфологическую пластичность. Наблюдается рост отделов гиппокампа в позднем постнатальном онтогенезе у перезимовавших полевок (в период, когда происходит увеличение индивидуальных участков животных). Факты сезонной дегенерации и возобновления роста гиппокампа примечательны чрезвычайно высокой скоростью наблюдаемых морфологических изменений и свидетельствуют о том, что гиппокамп может очень быстро реагировать на экологические стимулы. Как поведение, так и структуры мозга непосредственно его обуславливающие могут быть фенотипически пластичными в ответ на изменяющиеся требования

среды.

Автор благодарен сотруднику Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН Н.А. Ушаковой за помощь при компьютерной морфометрической обработке материала.

Работа выполнена в рамках темы госзадания «Изучение адаптаций позвоночных животных методами сравнительной и функциональной морфологии», ч. 2, номер ЦИТИС: АААА-А16-116021660071-1.

Эксперименты проведены с соблюдением этических норм работы с животными, установленными Комиссией по биоэтике МГУ. Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Dehnel A. Studies on the genus *Sorex* L. // Ann. Univ. M. Curie-Sklod. 1949. Vol. 4. N 2. P. 18–102.
2. Bielak T., Pucek Z. Seasonal changes in the brain weight of the common shrew (*Sorex araneus araneus* Linnaeus, 1758) // Acta Theriol. 1960. Vol. 3. N 13. P. 297–300.
3. Yaskin V.A. Seasonal changes in brain morphology in small mammals // Winter ecology of small mammals. Special Publication N 10 / Ed. J.F. Merritt. Pittsburgh: Carnegie Museum of Natural History, 1984. P. 183–191.
4. Яскин В.А. Сезонные изменения размеров головного мозга и черепа мелких млекопитающих // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50. № 4. С. 470–480.
5. Yaskin V.A. Variation in brain morphology of the common shrew // Advances in biology of shrews. Special Publication N 18 / Eds. J.F. Merritt, G.L. Kirkland, and R.K. Rose. Pittsburgh: Carnegie Museum of Natural History, 1994. P. 155–161.
6. Yaskin V.A. Seasonal modulation of sex-related differences in hippocampus size and spatial behavior in bank voles, *Clethrionomys glareolus* (Rodentia, Cricetidae) // Russ. J. Ecol. 2013. Vol. 44. N 3. P. 221–226.
7. Yaskin V.A. The annual cycle of spatial behavior and hippocampal volume in *Sorex* // Advances in the biology of shrews II / Ed. J.F. Merritt, S. Churchfield, R. Hutterer, and B.I. Sheftel. N.Y.: International Society of Shrew Biologists, 2005. P. 373–385.
8. Bartkowska K., Djavadian R.L., Taylor J.R.E., Turlejski K. Generation recruitment and death of brain cells throughout the life cycle of *Sorex* shrews (Lypotyphla) // Eur. J. Neurosci. 2008. Vol. 27. N 7. P. 1710–1721.
9. Lázaro J., Hertel M., Sherwood C.C., Muturi M., Dechmann D.K.N. Profound seasonal changes in brain size and architecture in the common shrew // Brain Struct. Funct. 2018. Vol. 223. N 6. P. 2823–2840.
10. O'Keefe J., Nadel L. The hippocampus as a cognitive map. Oxford: Clarendon Press, 1978. 230 pp.
11. Lebedev I.V., Bezryadnov D.V., Deacon R.M.J., Kuptsov P.A., Malygin V.M., Pleskacheva M.G. The effect of caudal hippocampus lesions in a Morris water maze in bank voles (*Clethrionomys glareolus*) // Biol. Bull. 2013. Vol. 40. N 2. P. 179–186.
12. Яскин В.А. Изменение архитектоники некоторых отделов переднего мозга в зимний период у рыжей полевки // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 1998. № 3. С. 33–38.
13. Тупикова Н.В., Сидорова Г.А., Коновалова Э.А. Определитель возраста лесных полевок // Фауна и экология грызунов. № 9. М.: Изд. МГУ, 1970. С. 160–167.
14. Galea L.A.M., Perrot-Sinal T.S., Kavaliers M., Ossenkopp K.P. Relations of hippocampal volume and dentate gyrus width to gonadal hormone levels in male and female meadow voles // Brain Res. 1999. Vol. 821. N 2. P. 383–391.
15. Lavenex P., Steele M.A., Jacobs L.F. The seasonal pattern of cell proliferation and neuron number in the dentate gyrus of wild adult eastern grey squirrels // Eur. J. Neurosci. 2000. Vol. 12. N 2. P. 643–648.
16. Workman J.L., Bowers S.L., Nelson R.J. Enrichment and photoperiod interact to affect spatial learning and hippocampal dendritic morphology in white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) // Eur. J. Neurosci. 2009. Vol. 29. N 1. P. 161–170.
17. Workman J.L., Manny N., Walton J.C., Nelson R.J. Short day length alter stress and depressive-like responses, and hippocampal morphology in Siberian hamsters // Horm. Behav. 2011. Vol. 60. N 5. P. 520–528.
18. Burger D.K., Saucier J.M., Iwaniuk A.N., Saucier

- D.M. Seasonal and sex differences in the hippocampus of a wild rodents // *Behav. Brain Res.* 2013. Vol. 236. P. 131–138.
19. Burger D.K., Gulbrandsen T., Saucier D.M., Iwaniuk A.N. The effects of season and sex on dentate gyrus size and neurogenesis in a wild rodent, Richardson's ground squirrel (*Urocitellus richardsonii*) // *Neuroscience*. 2014. Vol. 272. P. 240–251.
20. van Praag H., Schinder A.F., Christie B.R., Toni N., Palmer T.D., Gage F.H. Functional neurogenesis in the adult hippocampus // *Nature*. 2002. Vol. 415. N 6875. P. 1030–1034.
21. Amrein I., Isler K., Lipp H.-P. Comparing adult hippocampal neurogenesis in mammalian species and orders: influence of chronological age and life history stage // *Eur. J. Neurosci.* 2011. Vol. 34. N 6. P. 978–987.
22. Turlejski K., Michalski A., Bartkowska K., Shchipanov N.A., Tumasian F., Taylor J., Djavadian R. New data on brain mechanisms of the Dehnel effect and age-dependent behavior in *Sorex araneus* // *Advances in Biology of Shrews III. Materials of the International conference.* Moscow: KMK, 2010. P. 69–70.
23. Dark J., Spears N., Whaling C.S., Wade G.N., Meyer J.S., Zucker I. Long day lengths promote brain growth in meadow voles // *Develop. Brain Res.* 1990. Vol. 53. N 2. P. 264–269.

Поступила в редакцию 31.01.2019 г.
После доработки 18.04.2019 г.
Принята в печать 23.04.2019 г.

RESEARCH ARTICLE

SEASONAL VARIABILITY OF THE HIPPOCAMPUS ARCHITECTONICS IN BANK VOLE (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*, RODENTIA)

V.A. Yaskin

*Department of Vertebrate Zoology, School of Biology, Lomonosov Moscow State University, Leninskiye
gory 1–12, Moscow, 119134, Russia
e-mail: yaskin_v@mail.ru*

The seasonal and age variability of the hippocampus of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) from the natural population (Moscow region) was traced. The animals of the autumn generation were compared at three stages of the life cycle: in the fall (1–3 months old), during the winter decrease in brain mass (5–7 months), after the spring «growth spurt» (9–11 months). The winter sample differed statistically significantly smaller ($p < 0,05$) section area of both the dentate gyrus and the CA3 field of the hippocampus. All the studied divisions of the hippocampal complex – molecular and granular layers of the dentate gyrus, layers of pyramidal cells and fibers of the CA3 field of the hippocampus were characterized by a similar winter decrease (9,4–13,3%). In spring, there was a regrowth in all parts of the hippocampal complex. In the summertime in overwintered voles, the size of the hippocampal divisions was larger than that in the winter sample by 5,4–27,3%. The results indicate a significant morphological plasticity of the main structural components of the hippocampus due to the influence of seasonal factors in non-winter-sleeping rodents.

Keywords: *hippocampus, dentate gyrus, architectonics, morphological plasticity, seasonal variability, bank vole*

Сведения об авторе

Яскин Владимир Александрович – канд. биол. наук, ст. науч. сотр. кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ. Тел. 8-495-939-45-78; e-mail: yaskin_v@mail.ru