



<http://ecopri.ru>

<http://petsu.ru>

Издатель

ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»
Российская Федерация, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

Т. 9. № 4(38). Декабрь, 2020

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов

Редакционная коллегия

Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. Е. Веселов
Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
J. P. Kurhinen
А. М. Макаров
А. Ю. Мейгал
J. B. Jakovlev

Службы поддержки

А. Г. Марахтанов
Е. В. Голубев
С. Л. Смирнова
Н. Д. Чернышева
М. Л. Киреева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Анохина, 20. Каб. 208.

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>





УДК УДК 591.322.2:531.543

Динамика и скорость роста температуры тела у зимоспящих при пробуждениях

АНУФРИЕВ
Андрей Иванович

доктор биологических наук, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, anufry@ibpc.ysn.ru

Ключевые слова:

зимняя спячка
пробуждения
температура тела
скорость роста температуры
сурок
длиннохвостый суслик
арктический суслик
бурундук
белогрудый еж

Аннотация:

В представленном сообщении проанализированы динамика температуры тела и скорость роста температуры при пробуждениях у зимоспящих сем. Sciuridae и сем. Erinaceus. Наблюдения за температурой тела проводились с термографов, имплантированных в полость тела. Анализ пробуждения показал, что присутствует S-образность температурного графика саморазогревания. Скорость роста температуры тела у животных различна на разных этапах саморазогревания. На начальном этапе температура тела растет медленно, почти линейно. Затем наступает фаза быстрого роста температуры тела, которая у всех животных происходит в диапазоне от 10–12 до 22–25 °С. Скорость роста температуры достигает максимума, после чего резко снижается. У представителей пяти рассматриваемых видов пиковая скорость роста температуры тела составляла в среднем 0.2–0.35 град./мин. Средняя скорость роста температуры была 0.1–0.15 град./мин. У белогрудого ежа *E. roumanicus* максимальная скорость на 60 % выше, чем у близких по массе тела беличьих (*S. undulatus*, *S. parryii* и *M. camtschatica*) и сходна с максимальной скоростью разогревания бурундука (*T. sibiricus*) с массой тела на порядок меньше.

© 2020 Петрозаводский государственный университет

Получена: 24 апреля 2020 года

Опубликована: 26 декабря 2020 года

Введение

Зимняя спячка присутствует у представителей широкого филогенетического диапазона мелких и средних млекопитающих. Характеризуется длительными периодами гипотермического оцепенения, которые регулярно прерываются краткими интервалами нормотермии, пробуждениями (Melvin and Andrews, 2009). Пробуждения – по-прежнему загадка зимней спячки, но их значение таково, что они встречаются у подавляющего большинства зимоспящих млекопитающих. При пробуждениях фаза быстрого саморазогревания включает в себя несократительный термогенез, возникающий в специализированном «органе саморазогревания», уникальном для млекопитающих и называемом бурой жировой тканью (Калабухов, 1985; Ballinger and Andrews, 2018). Предполагается, что пробуждения жизненно необходимы мелким зимоспящим млекопитающим для возобновления транскрипции, обновления внутриклеточных структур и активации иммунной системы для борьбы с патогенами. Синтез макромолекул, таких как РНК и белок, более эффективен и проходит в более высоком темпе, при высоких температурах тела (Van Breukelen and Martin, 2001, 2002; Prendergast et al., 2002; D'Alessandro et al., 2017; Wiersma et al., 2018).

При периодических спонтанных пробуждениях процесс саморазогревания происходит в сжатые

сроки и сопровождается быстрым ростом уровня метаболизма и температуры тела. Скорость роста температуры тела – показатель способности организма зимоспящего животного быстро продуцировать и выделять достаточное количество энергии для саморазогревания. В представленном сообщении в сравнительном плане проанализирована динамика температуры тела и скорость роста температуры при регулярных периодических пробуждениях у особей пяти зимоспящих видов семейств *Sciuridae* и *Erinaceidae*.

Материалы

В работе использованы материалы, полученные от животных, постоянно проживавших в Республиканском зоопарке «Орто-Дойду»: черношапочных сурков (*Marmota camtschatica* Pallas, 1811) и арктических (берингийских) сусликов (*Spermophilus parryii* Richardson, 1827). Родина этих животных – отроги Верхоянского хребта в Якутии. Работа с бурундуками (*Tamias sibiricus jacutensis* Ognev, 1935) и длиннохвостыми сусликами (*Spermophilus undulatus* Pallas, 1778) проводилась со зверьками, отловленными в окрестностях г. Якутска в безморозный период. Проанализированы данные, полученные в 2010–2019 гг. Сравнительные материалы по белогрудым ежам (*Erinaceus roumanicus* Barrett-Hamilton, 1900) получены при обработке первичных материалов и совместном написании статей по зимней спячке ежей (Рутовская и др., 2019а, б). В зимний период в подвальном помещении ИБПК СО РАН, где зимовали животные, поддерживали температурный режим, близкий к естественному на горизонтах почв коренных местообитаний животных. Зимой 2018/19 г. спячка длиннохвостых сусликов проходила в штольне подземной лаборатории Института мерзлотоведения СО РАН (г. Якутск) (Ануфриев, Ядрихинский, 2019). Белогрудые ежи зимовали на экспериментальной базе ИПЭЭ РАН зимой 2017/18 г. в Подмоскowie в заранее подготовленных искусственных норах. Характеристика экспериментальных животных представлена в табл. 1.

Методы

Представителям сем. Беличьи до начала спячки, в конце августа – сентябре, внутрибрюшинно имплантировали приборы длительной регистрации температуры тела (температурные накопители DS-1922L, подробное описание прибора и основные характеристики можно найти на сайтах: www.elin.ru, <http://www.thermochron.ru/>, <http://www.ibdl.ru/>).

Таблица 1. Основные параметры экспериментальных животных

Вид	Число особей	Период исследований	Пол животных
<i>T. sibiricus</i>	3	2010/11; 2019/20	2♂; 1♀
<i>S. undulatus</i>	3	2018/2019	3♂
<i>S. parryii</i>	3	2009/10; 2014/15	2♂; 1♀
<i>M. camtschatica</i>	3	2011/2012	2♂; 1♀
<i>E. roumanicus</i>	3	2017/18	3♂

Приборы были запрограммированы на измерение температуры с частотой 1 раз в 60 мин. Аналогичными приборами проводили регистрацию температуры окружающей среды. Бурундукам, из-за их относительно небольших размеров, приборы имплантировали под кожу, в переднюю часть тела (в подмышечную впадину). Белогрудым ежам до начала спячки в те же сроки внутрибрюшинно были имплантированы измерители Петровского (Петровский и др., 2008) (термонакопители ДТН4-28 «ЭМБИ РЕСЕРЧ», Новосибирск). Измерения проводились с частотой 1 раз в 20 мин.

Проанализировано по 6–7 пробуждений в период «глубокой» спячки (декабрь – март) у трех особей каждого вида. У бурундуков и ежей – в диапазоне температуры среды от $-3...5$ до $+3...5^{\circ}$. У двух видов сусликов и черношапочных сурков в диапазоне от $-10...8$ до $+2...4^{\circ}$. В этих температурных диапазонах проходит зимняя спячка исследованных видов в естественной среде. У всех видов расчет скорости температуры тела и времени разогревания проводили при достижении скорости роста температуры $0.01-0.02$ $^{\circ}/\text{мин}$. Окончанием саморазогревания считали снижение скорости роста температуры также $0.01-0.02$ $^{\circ}/\text{мин}$. Сравнивались максимальные и средние скорости роста температуры тела при пробуждении, время пробуждений у пяти зимоспящих видов. Статистическую обработку проводили, используя стандартный пакет анализа MS Excel, при сравнении средних значений измеряемых величин использовали критерий Стьюдента. Работу с животными проводили с учетом рекомендаций национального стандарта, по принципам надлежащей лабораторной практики Российской Федерации, ГОСТ 3 53434-2009.

Результаты

За время зимней спячки представители изучаемых видов многократно погружались в состояние гипотермии, периодически прерываемое пробуждениями. Анализ полученных и имеющихся материалов показал, что число пробуждений за сезон зимней спячки у разных видов различно. Так, два вида сусликов (*Sp. undulatus* и *Sp. parryii*) за почти шестимесячный период спячки при оптимальных для спячки температурах среды в основном пробуждались от 12 до 15 раз, максимальная продолжительность гипотермии составляла 400 ч и более. Бурундук, обладающий наименьшей массой тела среди сравниваемых видов, за спячку пробуждался 20 раз и более с максимальной продолжительностью до 229 ч. Черношапочный сурок, наиболее крупный представитель зимоспящих, за спячку пробуждался около 20 раз, максимальная продолжительность гипотермии превышала 400 ч. Наибольшее число пробуждений за спячку отмечено у белогрудого ежа, до 35. Максимальная продолжительность гипотермии у белогрудых ежей также около 400 ч (рис. 1). У черношапочного сурка и белогрудого ежа календарная продолжительность спячки в естественной среде выше, чем у остальных видов (Ануфриев, 2008; Ануфриев, Ядрихинский, 2019; Рutowская и др., 2019а).

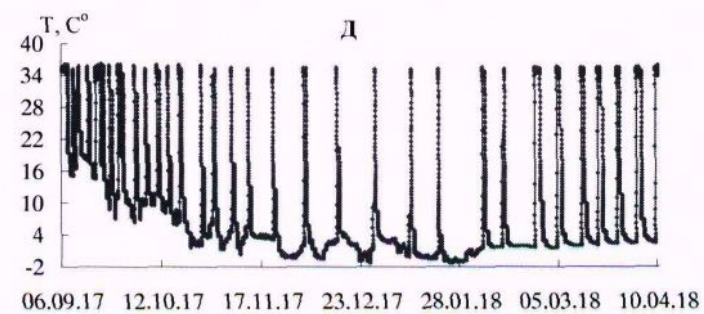
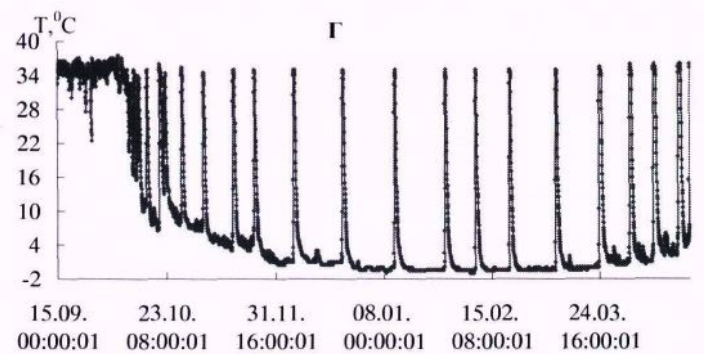
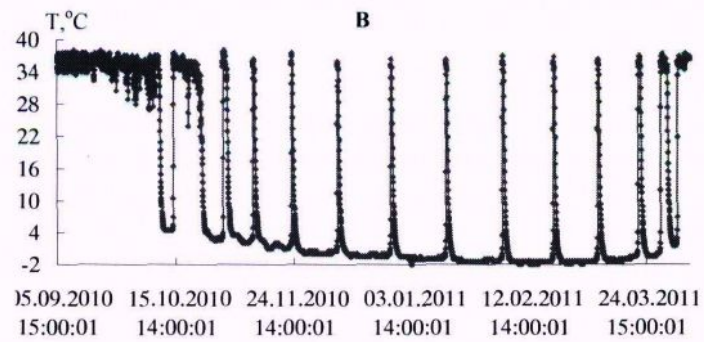
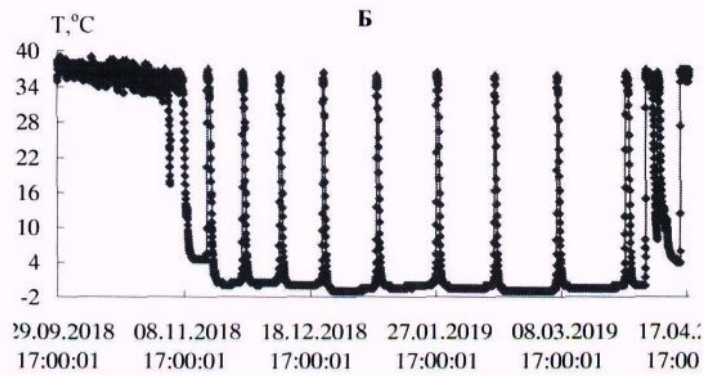
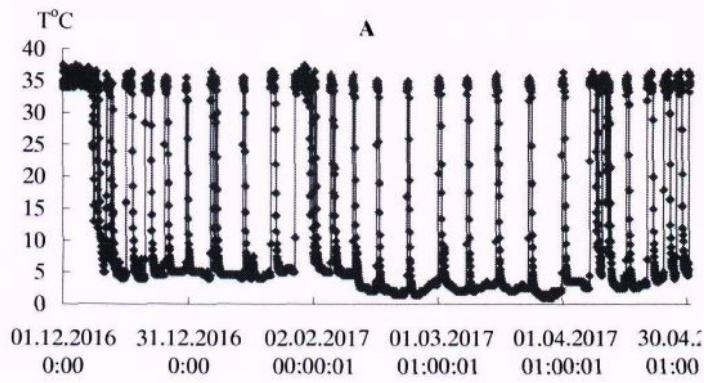


Рис. 1. Типичные примеры хода зимней спячки (по температуре тела) у бурундука (А), длиннохвостого (Б) и арктического (В) сусликов, черношапочного сурка (Г) и белогрудого ежа (Д) (Рутовская и др., 2019)

Fig. 1. Typical examples of the course of hibernation (body temperature) in the Chipmunk (А), Long-tailed (Б) and Arctic (В) ground squirrels, Black-capped marmot (Г), and White-breasted hedgehog (Д) (Rutkovskaya et al., 2019)

У всех экспериментальных животных продолжительность активной части саморазогреваний составляла в среднем 4–6 ч (табл. 2), а температура тела у окончательно пробудившихся зверьков имела значения 33–35 °С, в редких случаях до 36 °С. Анализ графика температурной зависимости показал, что повсеместно присутствует S-образность температурного графика саморазогревания (рис. 2).

Таблица 2. Скорость и время саморазогревания при пробуждении у пяти зимоспящих видов

Вид / параметр	<i>T. sibiricus</i> (M ± m) Me Min - Max	<i>M. undulatus</i> (M ± m) Me - Max	Min	<i>S. arcticus</i> (M ± m) Me - Max	Min	<i>M. campbelli</i> (M ± m) Me
Вмах °С/мин	(0.33 ± 0.02)0.37 0.15-0.45	(0.22 ± 0.017)0.23 0.13-0.37		(0.2 ± 0.007)0.21 0.17-0.24		(0.2 ± 0.01)0.2 0.13-0.24
Усредн. °С/мин	(0.15 ± 0.01)0.14 0.12-0.2	(0.12 ± 0.01)0.11 0.09-0.154		(0.106 ± 0.03)0.1 0.084-0.122		(0.096 ± 0.006)0.09 0.07-0.12
Длит. пробужд. ч	(4.4 ± 0.27)4.0 3.0-6.0	(5.7 ± 0.18)5.6 5.0-7.0		(5.4 ± 0.16)5.2 5.0-6.0		(5.9 ± 0.2)5.9 5.0-6.0

Примечание. *m* - количество проанализированных пробуждений, у всех видов, по 20; Me - медиана.

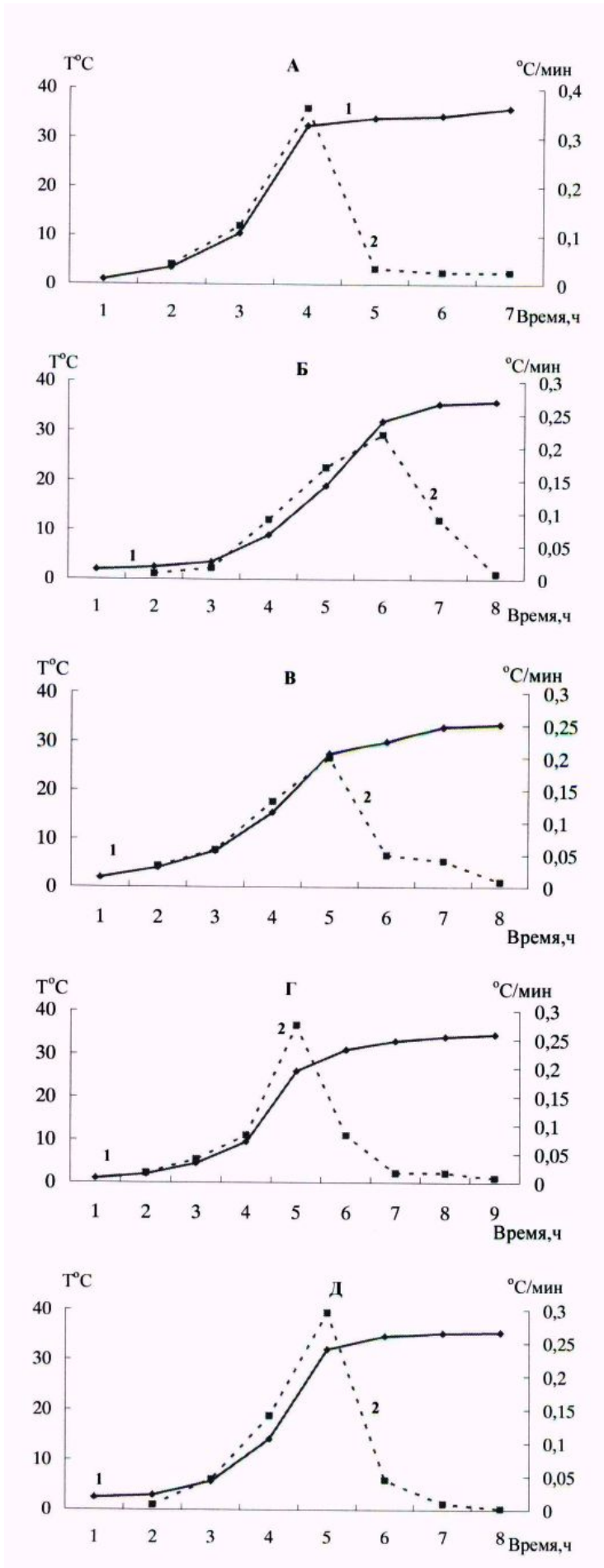


Рис. 2. Динамика температуры тела при пробуждении у сибирского бурундука (А), арктического суслика (Б), длиннохвостого суслика (В), черношапочного сурка (Г) и белогрудого ежа: 1 – температура тела; 2 – скорость роста температуры тела

Fig. 2. Dynamics of body temperature on arousal in the Siberian chipmunk (A), Arctic ground squirrel (B), Long-tailed souslik (B), Black-capped marmot (Г) and White-breasted hedgehog: 1 – body temperature; 2 – rate of body temperature growth

Это означает, что саморазогревание – процесс активный и имеет кумулятивную направленность. Скорость роста температуры тела у животных различна на разных этапах саморазогревания. На начальном этапе температура тела растет медленно, почти линейно. Затем наступает фаза быстрого роста, которая у всех животных происходит в диапазоне температуры тела от 10–12 до 22–25 °С. Скорость роста температуры достигает максимума, после чего резко снижается. Имеется точка «перелома» графика скорости роста температуры тела, указывающая на окончание активного процесса саморазогревания. В начальный период саморазогревания и при максимальной скорости продуцирования тепла происходит разогрев и аккумуляция тепла в передней части тела, которая разогревается значительно быстрее задней. Это фаза несократительного термогенеза. Более быстрый разогрев передней части тела обусловлен локализацией в ней запасов бурого жира, расположенного в подмышечных впадинах, а также покрывающего тонким слоем сердечную сумку и внутреннюю часть грудного отдела позвоночника. При саморазогревании длиннохвостого суслика разница температуры в ротовой полости и в прямой кишке превышает 10 °С (Ануфриев, 2008). После прохождения пика максимальной скорости роста температуры тела выработанное тепло перераспределяется по всему организму, скорость роста температуры тела снижается и становится нулевой. Эта часть саморазогревания сопровождается выраженным «дрожанием» животных – фаза сократительного термогенеза. У представителей всех пяти рассматриваемых видов пиковая скорость роста температуры тела составляла в среднем 0.2–0.35 град./мин. А средняя скорость роста температуры – 0.1–0.15 град./мин. Чем продолжительнее время саморазогревания, тем ниже скорость роста температуры тела. У белогрудого ежа и сибирского бурундука среднее время саморазогревания близко по значениям, максимальная скорость роста температуры также близка.

Температура окружающей среды непосредственно влияет на общее время пробуждения. Во время спячки при температурах среды ниже минус 5–6 °С температура тела у рассматриваемых животных, кроме сибирского бурундука, могла иметь значения ниже 0 °С (см. рис. 1) (Ануфриев, 2008; Рutowская, 2019б). В этом случае увеличивалась продолжительность начальной стадии саморазогревания, предшествующей «быстрому» разогреванию. Ее длительность зависела от температуры окружающей среды, начальной температуры тела и, вероятно, массы зверька. Так, у длиннохвостого суслика, пробуждение которого началось с температуры в полости тела минус 1 °С, начальная стадия пробуждения, когда температура тела росла медленно и почти линейно, длилась несколько часов. За это время она подросла на 3–4°. Затем при достижении температуры 2–3 °С начиналось обычное пробуждение с характерным быстрым ростом температуры, и за 6 ч зверек приобретал температуру около 34–35 °С (рис. 3). Стрелками показаны начало и окончание активной части пробуждения. На рис. 3 пробуждение взрослого самца 6–7 марта, это тот же зверек на рис. 1. У исследованных животных, спячка которых проходила с температурой тела 2–3 °С и выше, быстрый рост температуры начинался после непродолжительного предварительного этапа.

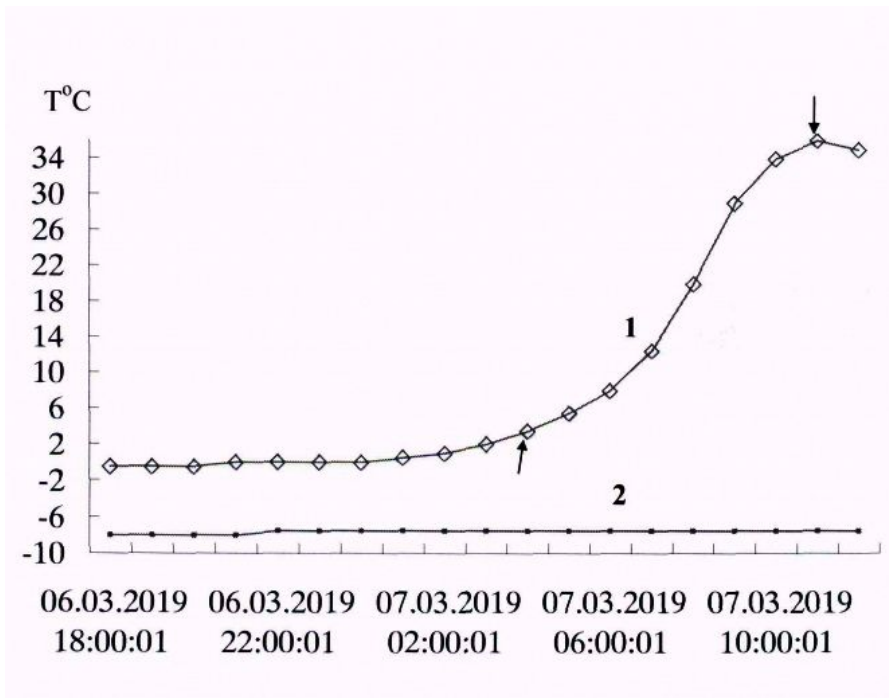


Рис. 3. Динамика роста температуры тела у длиннохвостого суслика при пробуждении в спячке с температурой тела ниже 0 °С: 1 - температура тела; 2 - температура среды. Стрелками обозначено начало и окончание процесса разогревания

Fig. 3. Dynamics of body temperature growth in a long-tailed ground squirrel upon interbout arousal with body temperature below 0 °C: 1 - body temperature; 2 - ambient temperature. Arrows indicate the beginning and end of the heating process

У исследованных видов на протяжении периода «глубокой» спячки при пробуждениях основные характеристики «активного» саморазогревания (время, скорость) изменялись незначительно (рис. 4).

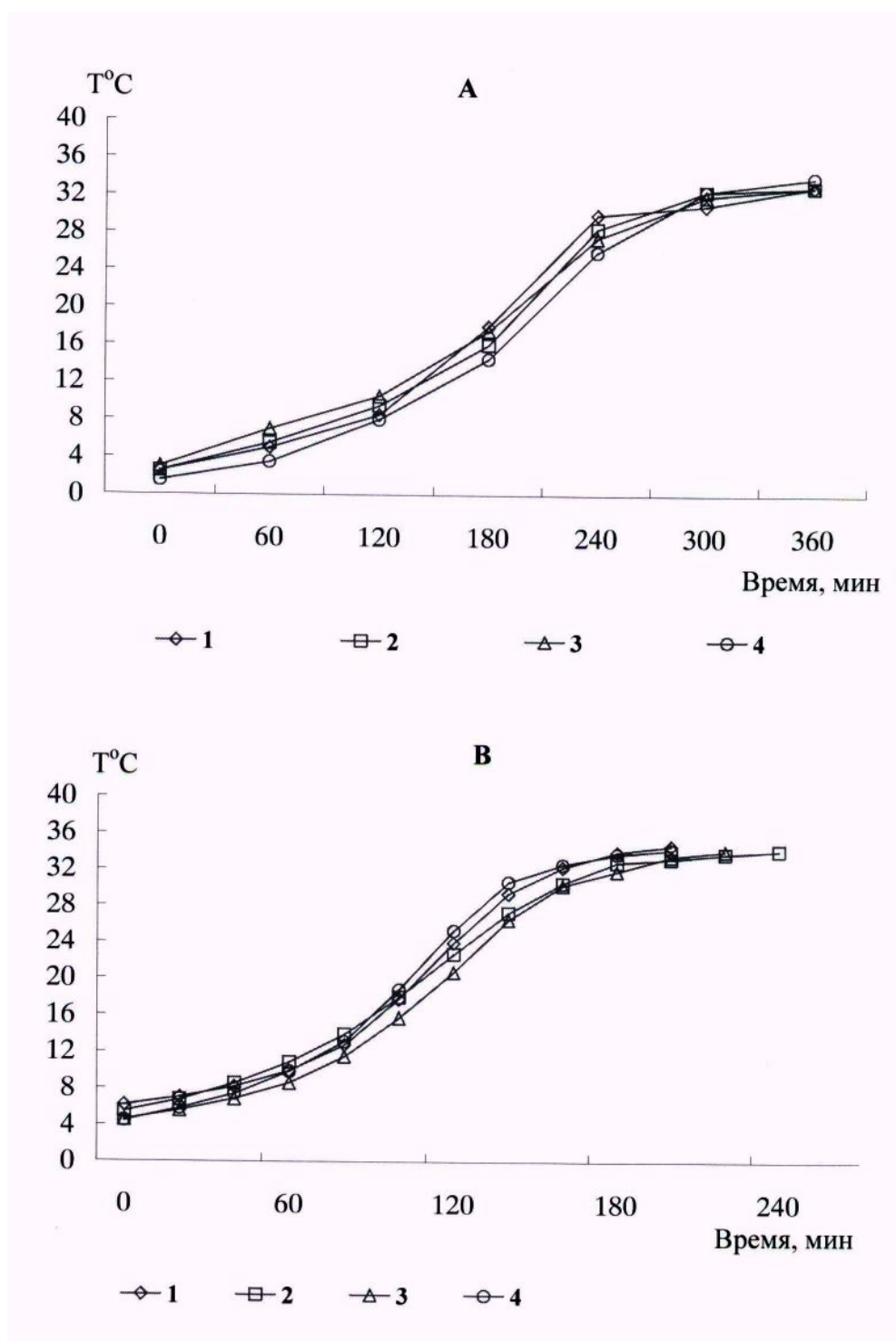


Рис. 4. Динамика температуры тела при пробуждении у длиннохвостого суслика (А) и белогрудого ежа (В) на протяжении спячки: 1 - декабрь; 2 - январь; 3 - февраль; 4 - март
Fig. 4. Dynamics of body temperature on awakening in a long-tailed ground squirrel (A) and white-breasted hedgehog (B) during hibernation: 1 - December; 2 - January; 3 - February; 4 - March

Обсуждение

С переходом зимоспящих животных к норной жизни и потери связи с поверхностью почвы количество воздействующих на них внешних факторов, синхронизирующих эндогенные ритмы с экзогенными, значительно снижается. Исчезает суточный периодизм изменения освещенности, температуры и влажности окружающей среды. Основными факторами, позволяющими синхронизировать эндогенные ритмы с сезонными изменениями внешней среды, по крайней мере для

зимоспящих северо-востока Сибири, остаются лишь температура, в меньшей степени – атмосферное давление и влажность почвы (Ануфриев, 2008). Регуляция ритмов зимней спячки в значительной степени связана с температурой внешней среды. Так, для длиннохвостого суслика еще в начале 90-х годов прошлого века была выявлена зависимость продолжительности периодов гипотермии и уровня метаболизма от температуры среды. Позднее сходная зависимость была получена для арктического суслика с Аляски (Ануфриев, Ахременко, 1990; Buck, Barnes, 2000). Аналогичные зависимости выявлены для сибирского бурундука, черношапочного сурка и белогрудого ежа (Ахременко и др., 1998; Ануфриев, 2008; Рutowская и др., 2019). У каждого зимоспящего вида в период спячки имеется температурный диапазон, в котором продолжительности периодов гипотермии максимальны, а уровень обмена минимален. Этот диапазон температуры среды близок к температурам почвы, месторасположениям зимовочных гнезд коренных местообитаний видов, зонам «оптимума» спячки (Ануфриев, 2008). Частота пробуждений связана с температурными условиями протекания спячки и косвенно подтверждает гипотезу о метаболической природе пробуждений (Калабухов, 1985). Температура среды, при которой проходит спячка, влияет на продолжительность саморазогревания животных. Так, у длиннохвостого суслика в начальный период спячки при температуре среды 3–4 °С саморазогревание при пробуждении проходит за 4 ч, в период глубокой спячки около 6 ч. У белогрудого ежа в начальный период спячки при относительно высоких температурах среды также наблюдается высокая частота пробуждений, а время саморазогревания значительно короче. Анализ динамики температуры тела у длиннохвостого и золотистого сусликов показал, что чем выше начальная температура тела, тем меньше продолжительность пробуждений (Соломонов и др., 1987; Utz et al., 2007). Поэтому мы рассматриваем пробуждения после установления стабильного ритма спячки, который мы условно называем «глубокая» спячка. Ранее анализ пробуждений длиннохвостого суслика показал, что самопроизвольные (спонтанные) пробуждения по характеру графической зависимости не отличались от спровоцированных (вызванных) пробуждений. При пробуждениях животных с температурой тела ниже 5 °С скорость разогревания достигает максимума в диапазоне температуры тела 20–23 °С. Если пробуждение проходит при более высоких температурах, уменьшается время разогревания, максимальная скорость разогревания – при более высоких температурах тела (Ануфриев, 2008).

У изучаемых видов «активная» часть саморазогревания начинается при температурах тела около 2–3 °С, у ежей чуть выше. У этих видов, за исключением бурундука, отмечена спячка с температурой тела ниже 0 °С. При спячке с температурой тела ниже 0 °С перед началом «активного» саморазогревания температура тела гибернарующих животных возрастает практически линейно, продолжительность этой части пробуждения зависит от температуры тела, следовательно, и от температуры среды и может продолжиться несколько часов.

Периодические пробуждения мелких зимоспящих животных энергетически необычайно расточительны. Это отмечал еще Н. И. Калабухов (1985), они имеют метаболическую природу. Основным источником тепла в мышцах разогревающихся зимоспящих животных является свободное несопряженное окисление, в основе которого лежит разобщение окисления и фосфорилирования (Нейфах, Даудова, 1964; Скулачев, 1972). И действительно, наибольшая часть энергозатрат в период спячки связана именно с периодическими пробуждениями. Прямое измерение массы тела *T. sibiricus* и *S. undulatus* показало, что при каждом пробуждении потери массы тела у бурундуков составляют 0.15, а у сусликов 0.1 г/жив./ч. Наиболее энергозатратной частью является саморазогревание, потребление кислорода при максимальной скорости роста температуры тела у длиннохвостого суслика в три раза выше, чем у окончательно пробудившегося зверька. Графическая кривая потребления кислорода при пробуждении длиннохвостого суслика и график скорости роста температуры тела очень похожи (Ануфриев, 2008).

Саморазогревание у всех видов происходит в сжатые сроки с быстрым продуцированием тепла. У австралийской ехидны (*Tachyglossus aculeatus*) бурый жир отсутствует, температура тела при пробуждении растет практически линейно и продолжается свыше десяти часов (Augee, Ealeu, 1968). Среди рассматриваемых беличьих сибирский бурундук имеет размеры и массу тела на порядок меньшие по сравнению с остальными видами. Продолжительность пробуждения у бурундука, по сравнению с остальными видами беличьих, меньше только на 25–29 %, максимальная скорость разогревания выше на 60 %, а средняя скорость на 25–30 % ($P < 0.05$). У рукокрылых, например северного кожанка с массой тела около 10 г, при температурах среды от 0 до минус 2 °С саморазогревание при пробуждении занимает около 30 мин, а весь цикл – пробуждение и залегание в спячку – около 1.5 ч. Длительность оцепенений в естественной среде в период «глубокой» спячки, в январе – феврале, у кожанка составляет 8–11 сут и сопоставима с продолжительностью периодов гипотермии у бурундука

(Ануфриев, Ревин, 2006; Кириллин и др., 2018).

У ежевых, имеющих массу тела близкую к двум видам сусликов, пробуждения проходят в более сжатые сроки и с более высоким продуцированием тепла в единицу времени. Причем время пробуждения на 15–20 % меньше, максимальная скорость на 60 %, а средняя выше на 15–18 % ($P < 0.05$). Вместе с тем графические зависимости динамики температуры тела и скорости роста температуры тела сходны со сравниваемыми видами (см. рис. 2). Имеется еще ряд сходных черт зимней спячки у представителей семейств Беличьи и Ежовые. Все исследованные виды объединяет способность находиться в состоянии зимней спячки при окружающих температурах среды ниже нуля. У трех видов беличьих описана способность находиться в состоянии гипотермии с температурой тела (внутрибрюшинно и под кожей) ниже 0 °С (Ануфриев, 2008). Совсем недавно было показано, что два вида ежей сем. *Eginaseus*, имеющих обширные ареалы на Европейском континенте (*E. roumanicus* и *E. euroraesus*), могут находиться в спячке с температурой в полости тела ниже 0 °С. У всех рассматриваемых видов число пробуждений за спячку напрямую связано с температурой окружающей среды. Наиболее продолжительные периоды оцепенений отмечены при оптимальных для спячки каждого вида температурах среды, которые в коренных местообитаниях видов поддерживаются на большей части зимовки и спячки (Рутовская и др., 2019а; б; Ануфриев, 2020).

На протяжении сезона зимней спячки у особей исследованных видов в эксперименте поддерживались относительно постоянные температурные условия зимовки, сходные с естественными. Крайние значения температурного диапазона спячки поддерживались непродолжительное время. Зверьки находились в спячке в гнездах из пакли и сухой травы, уменьшая воздействие внешней температуры. На протяжении периода «глубокой» спячки, декабрь – март, не отмечено существенных изменений основных характеристик пробуждений (скорости роста температуры, увеличения или уменьшения времени саморазогревания) (см. рис. 4). Но в начале зимовок, когда температура среды всегда была относительно высокой, частота пробуждений была выше, температура тела зверьков составляла 6–7 °С, соответственно, время разогревания было менее продолжительным.

Заключение

Форма графических кривых динамики температуры тела, скорости роста температуры тела и, вероятно, механизм продуцирования тепла при пробуждениях сходны у рассмотренных видов. Имеются отличия в скорости роста температуры тела и продолжительности процесса разогревания, отражающие экологические особенности видов. Более крупные зимоспящие беличьи затрачивают на пробуждения больше времени, средняя и максимальная скорость роста температуры тела ниже. Бело грудый еж демонстрирует скорость роста температуры тела большую, а время разогрева меньшее по сравнению с близкими по размерам и массе тела беличьими. Возможно, это отличие является одной из особенностей энергетики зимней спячки ежевых.

Библиография

Ануфриев А. И. Механизмы зимней спячки мелких млекопитающих Якутии [Mechanisms of winter hibernation of small mammals in Yakutia]. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. С. 1–157.

Ануфриев А. И. Температурная регуляция ритмов зимней спячки [Temperature regulation of winter hibernation rhythms] // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2020. Т. 25. № 1. С. 60–67.

Ануфриев А. И., Ахременко А. К. Энергетическая стоимость зимней спячки длиннохвостого суслика [Energy cost of winter hibernation of the long-tailed ground squirrel] // Экология. 1990. № 5. С. 68–72.

Ануфриев А. И., Ревин Ю. В. Биоэнергетика зимней спячки летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) в Якутии. [Bioenergetics of winter hibernation of bats (Chiroptera, Vespertilionidae) in Yakutia] // Plecotus et al. 2006. № 9. С. 8–18.

Ануфриев А. И., Ядрихинский В. Ф. Температурная регуляция процессов зимней спячки у длиннохвостого суслика *Spermophilus undulatus* Pallas, 1778 [Temperature regulation of hibernation processes in the long-tailed ground squirrel *Spermophilus undulatus* Pallas, 1778] // Принципы экологии. 2019. Т. 8. № 3. С. 8–17.

Ахременко А. К., Ануфриев А. И., Соломонов Н. Г., Соломонова Т. Н., Васильев В. Н. Зимняя спячка при температуре ниже нуля [Winter hibernation at temperatures below zero] // Сибирский экологический журнал. 1998. № 3–4. С. 347–352.

Калабухов Н. И. Спячка млекопитающих [Hibernation of mammals]. М.: Наука, 1985. 264 с.

Кириллин Р. А., Соломонов Н. Г., Ануфриев А. И., Охлопков И. М. Зимовка северного кожанка (*Eptesicus nilssonii*, Chiroptera, Vespertilionidae) в окрестностях г. Якутска (Центральная Якутия) [Wintering of the Northern leatherback (*Eptesicus nilssonii*, Chiroptera, Vespertilionidae) in the vicinity of Yakutsk (Central Yakutia)] // Зоологический журнал. 2018. Т. 97. № 9. С. 1171–1175.

Нейфах С. А., Даудова Г. М. Разобщение окислительного фосфорилирования в печени в момент пробуждения зимоспящего животного [Dissociation of oxidative phosphorylation in the liver at the time of awakening of a winter-sleeping animal] // Биохимия. 1964. Т. 29. № 5. С. 1003–1008.

Петровский Д. В., Новиков Е. А., Мошкин М. П. Динамика температуры тела обыкновенной слепушонки (*ELLOBIUS TALPINUS*, RODENTIA, CRICETIDAE) в зимний период [Dynamics of body temperature of the common blind cat (*ELLOBIUS TALPINUS*, RODENTIA, CRICETIDAE) in winter] // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 12. С. 1504–1508.

Рутовская М. В., Диатроптов М. Е., Кузнецова Е. В., Ануфриев А. И., Феоктистова Н. Ю., Суров А. В. Динамика температуры тела белогрудого ежа (*Erinaceus roumanicus* Barrett-Hamilton, 1900) во время зимней спячки [Dynamics of body temperature in the white-breasted hedgehog (*Erinaceus roumanicus* Barrett-Hamilton, 1900) during winter hibernation] // Зоологический журнал. 2019а. № 5. С. 556–566.

Рутовская М. В., Диатроптов М. Е., Кузнецова Е. В., Ануфриев А. И., Феоктистова Н. Ю., Суров А. В. Феномен снижения температуры тела до отрицательных значений у ежей рода *Erinaceus* во время зимней спячки [The Phenomenon of lowering body temperature to negative values in hedgehogs of the genus *Erinaceus* during winter hibernation] // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2019б. Т. 55. Вып. 6. С. 463–464.

Скулачев В. П. Трансформация энергии в биологических мембранах [Energy Transformation in biological membranes]. М: Наука, 1972. 448 с.

Соломонов Н. Г., Ахременко А. К., Ануфриев А. И. Динамика энергетических субстратов в тканях пробуждающихся сусликов [Dynamics of energy substrates in the tissues of awakening ground squirrels] // Механизмы зимней спячки. Пушино, 1987. С. 48–56.

Augee M. L., Ealeu E. N. Torpor of the echidna, *Tachyglossus aculeatus* // J. Mammol. 1968. Vol. 49. № 3. P. 446–464.

Ballinger M. A., Andrews M. T. Nature's fat-burning machine: brown adipose tissue in a hibernating mammal // J. Exp. Biol. 2018. Vol. 221. DOI: 10.1242/jeb.162586.

Buck C. L., Barnes B. M. Effects of ambient temperature on metabolic rate, respiratory quotient, and torpor in an arctic hibernator // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 2000. Vol. 279. № 1. P. 255–262.

D'Alessandro A., Nemkov T., Bogren L. K., Martin S. L. and Hansen K. C. Comfortably numb and back: plasma metabolomics reveals biochemical adaptations in the hibernating 13-lined ground squirrel // J. Proteome Res. 2017. Vol. 16. P. 958–969.

Melvin R. G. and Andrews M. T. Torpor induction in mammals: recent discoveries fueling new ideas // Trends Endocrinol. Metab. 2009. № 20. P. 490–498.

Prendergast B. J., Freeman D. A., Zucker I. and Nelson R. J. Periodic arousal from hibernation is necessary for initiation of immune responses in ground squirrels // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 2002. Vol. 282.

P. 1054–1062.

Utz J. C., Velickovska V., Shmereva A., Van Breukelen F. Temporal and temperature effects on the maximum rate of rewarming from hibernation // *Journal of Thermal Biology*. 2007. Vol. 32. P. 276–281.

Van Breukelen F., Martin S. L. Translational initiation is uncoupled from elongation at 18 degrees C during mammalian hibernation // *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 2001. Vol. 281. P. 1374–1379.

Van Breukelen F., Martin S. L. Reversible depression of transcription during hibernation // *J. Comp. Physiol.* 2002. Vol. 172. P. 355–361.

Wiersma M., Beuren T. M. A., de Vrij E. L., Reitsema V. A., Bruintjes J. J., Bouma H. R., Brundel B. J., Henning R. H. Torpor-arousal cycles in Syrian hamster heart are associated with transient activation of the protein quality control system // *Comp. Biochem. Physiol. (B). Biochem. Mol. Biol.* 2018. Vol. 223. P. 23–28.

Благодарности

Работа выполнена в рамках темы Государственного задания ИБПК ЯНЦ СОРАН: «Структура и динамика популяций и сообществ животных холодного региона Северо-Востока России в современных условиях глобального изменения климата и антропогенной трансформации северных экосистем: факторы, механизмы, адаптации, сохранение» АААА-А17-117020110058-4.

Dynamics and rate of body temperature growth in hibernators upon awakening

**ANUFRIEV
Andrei**

*D.Sc., Institute for biological problems of cryolithozone
SB RAS, anufry@ibpc.ysn.ru*

Keywords:

hibernation
awakening
body temperature
rate of temperature increase
Marmot
Long-tailed ground squirrel
Arctic ground squirrel
Chipmunk
White-breasted hedgehog

Summary:

The presented report analyzes the dynamics of body temperature and the rate of temperature growth during awakenings in winter-sleeping Sciuridae and Erinaceus families. Observations of body temperature were carried out with thermographs implanted in the body cavity. Analysis of the awakening showed that there is an S-shape of the temperature graph of self-heating. The rate of increase in body temperature in animals varies at different stages of self-heating. At the initial stage, the body temperature increases slowly and almost linearly. Then comes the phase of rapid growth of body temperature, which in all animals occurs in the range from 10–12 to 22–25°C. The rate of temperature growth reaches a maximum, after which it sharply decreases. In the representatives of the five species under consideration, the peak rate of increase in body temperature was on average 0.2–0.35 deg/min. The average rate of temperature growth was 0.1–0.15 deg/min. In the white-breasted hedgehog *E. roumanicus*, the maximum rate is 60% higher than that of similar squirrels (*S. undulatus*, *S. parryii* and *M. camtschatica*) and is similar to the maximum heating rate of the chipmunk (*T. sibiricus*) with a body weight of an order of magnitude less.

References

- Wiersma M., Beuren T. M. A., de Vrij E. L., Reitsema V. A., Bruintjes J. J., Bouma H. R., Brundel B. J., Henning R. H. Torpor-arousal cycles in Syrian hamster heart are associated with transient activation of the protein quality control system, *Comp. Biochem. Physiol. (B). Biochem. Mol. Biol.* 2018. Vol. 223. P. 23–28.
- Prendergast B. J., Freeman D. A., Zucker I. and Nelson R. J. Periodic arousal from hibernation is necessary for initiation of immune responses in ground squirrels, *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 2002. Vol. 282. P. 1054–1062.
- Ahremenko A. K. Anufriev A. I. Solomonov N. G. Solomonova T. N. Vasil'ev V. N. Winter hibernation at temperatures below zero, *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal.* 1998. No. 3–4. P. 347–352.
- Anufriev A. I. Ahremenko A. K. Energy cost of winter hibernation of the long-tailed ground squirrel, *Ekologiya.* 1990. No. 5. P. 68–72.
- Anufriev A. I. Revin Yu. V. Bioenergetics of winter hibernation of bats (Chiroptera, Vespertilionidae) in Yakutia, *Plecotus et al.* 2006. No. 9. P. 8–18.
- Anufriev A. I. Yadrinhinskiy V. F. Temperature regulation of hibernation processes in the long-tailed ground squirrel *Spermophilus undulatus* Pallas, 1778, *Principy ekologii.* 2019. T. 8. No. 3. P. 8–17.
- Anufriev A. I. Mechanisms of winter hibernation of small mammals in Yakutia. Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2008. P. 1–157.
- Anufriev A. I. Temperature regulation of winter hibernation rhythms, *Prirodnye resursy Arktiki i Subarktiki.* 2020. T. 25. No. 1. P. 60–67.
- Augee M. L., Ealeu E. N. Torpor of the echidna, *Tachyglossus aculeatus*, *J. Mammol.* 1968. Vol. 49. No. 3. P.

446–464.

Ballinger M. A., Andrews M. T. Nature's fat-burning machine: brown adipose tissue in a hibernating mammal, *J. Exp. Biol.* 2018. Vol. 221. DOI: 10.1242/jeb.162586.

Buck P. L., Barnes B. M. Effects of ambient temperature on metabolic rate, respiratory quotient, and torpor in an arctic hibernator, *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 2000. Vol. 279. No. 1. P. 255–262.

D'Alessandro A., Nemkov T., Bogren L. K., Martin S. L. and Hansen K. C. Comfortably numb and back: plasma metabolomics reveals biochemical adaptations in the hibernating 13-lined ground squirrel, *J. Proteome Res.* 2017. Vol. 16. P. 958–969.

Kalabuhov N. I. Hibernation of mammals. M.: Nauka, 1985. 264 p.

Kirillin R. A. Solomonov N. G. Anufriev A. I. Ohlopkov I. M. Wintering of the Northern leatherback (*Eptesicus nilssonii*, Chiroptera, Vespertilionidae) in the vicinity of Yakutsk (Central Yakutia), *Zoologicheskii zhurnal.* 2018. T. 97. No. 9. P. 1171–1175.

Melvin R. G. and Andrews M. T. Torpor induction in mammals: recent discoveries fueling new ideas, *Trends Endocrinol. Metab.* 2009. No. 20. R. 490–498.

Neyfah S. A. Daudova G. M. Dissociation of oxidative phosphorylation in the liver at the time of awakening of a winter-sleeping animal, *Biohimiya.* 1964. T. 29. No. 5. P. 1003–1008.

Petrovskiy D. V. Novikov E. A. Moshkin M. P. Dynamics of body temperature of the common blind cat (*ELLOBIUS TALPINUS*, RODENTIA, CRICETIDAE) in winter, *Zoologicheskii zhurnal.* 2008. T. 87. No. 12. P. 1504–1508.

Rutovskaya M. V. Diatroptov M. E. Kuznecova E. V. Anufriev A. I. Feoktistova N. Yu. Surov A. V. Dynamics of body temperature in the white-breasted hedgehog (*Erinaceus roumanicus* Barrett-Hamilton, 1900) during winter hibernation, *Zoologicheskii zhurnal.* 2019a. No. 5. P. 556–566.

Rutovskaya M. V. Diatroptov M. E. Kuznecova E. V. Anufriev A. I. Feoktistova N. Yu. Surov A. V. The Phenomenon of lowering body temperature to negative values in hedgehogs of the genus *Erinaceus* during winter hibernation, *Zhurnal evolyucionnoy biohimii i fiziologii.* 2019b. T. 55. Vyp. 6. P. 463–464.

Skulachev V. P. Energy Transformation in biological membranes. M: Nauka, 1972. 448 p.

Solomonov N. G. Ahremenko A. K. Anufriev A. I. Dynamics of energy substrates in the tissues of awakening ground squirrels, *Mehanizmy zimney spyachki.* Puschino, 1987. P. 48–56.

Utz J. C., Velickovska V., Shmereva A., Van Breukelen F. Temporal and temperature effects on the maximum rate of rewarming from hibernation, *Journal of Thermal Biology.* 2007. Vol. 32. P. 276–281.

Van Breukelen F., Martin S. L. Reversible depression of transcription during hibernation, *J. Comp. Physiol.* 2002. Vol. 172. P. 355–361.

Van Breukelen F., Martin S. L. Translational initiation is uncoupled from elongation at 18 degrees C during mammalian hibernation, *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 2001. Vol. 281. P. 1374–1379.