

Температурная регуляция ритмов зимней спячки

А.И. Ануфриев

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия
anufry@ibpc.ysn.ru

Аннотация. Работа посвящена изучению температурной регуляции ритмики зимней спячки у зимоспящих видов сем. *Sciuridae*. Использованы материалы наблюдений за ходом зимней спячки по температуре тела и температуре в подстилке гнезда 34 особей четырех видов. Впервые у беличьих в состоянии гипотермии получены графические зависимости температуры тела от температуры среды и зависимости продолжительности оцепенений от температуры тела. У всех видов имеется относительно небольшой интервал температуры тела (от 1° до -1 °C), в котором отмечены наиболее продолжительные периоды спячки, зависимость температуры тела от температуры среды выражена отчетливо. Зона температурного оптимума спячки у всех видов близка к температуре почв их коренных местообитаний на протяжении большей части зимовки. У зимоспящих сем. *Sciuridae* и сем. *Erinaceus* во время спячки присутствует ряд сходных черт в общей организации ряда процессов спячки и температурной регуляции ее ритмики.

Ключевые слова: зимняя спячка, температура тела, температура среды, гипотермия, пробуждения, температурная регуляция.

Благодарности. Работа выполнена в рамках темы Государственного задания ИБПК ЯНЦ СО РАН: «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». AAAA-A17-117020110058-4.

Введение

Зимняя спячка присутствует в широком филогенетическом диапазоне видов млекопитающих и характеризуется длительными гипотермическими оцепенениями, которые регулярно прерываются краткими периодами нормотермии [1]. Интервал внешних температур, в границах которого возможно протекание спячки, у зимоспящих млекопитающих ограничен. Для большинства гибернантов он находится в пределах от -5° до 15 °C [2]. Для сусликов верхняя граница температуры среды, при которой возможна спячка, расположена около 22 °C, при более высоких температурах состояние спячки не наступает. У сурков этот показатель также находится около 22°, у хомячков в пределах 9–12 °C, у летучих мышей выше 22° [3–6]. Длительность периодов оцепенения (баутов – от англ. bout период) имеет внутривидовые, межвидовые и сезонные особенности [7–11]. Имеется зависимость между глубиной спячки (температурой тела и продолжительностью оцепенений) и температурой окружающей среды у золотистых сусликов, летучих мышей, у четырех видов бурундуков рода *Eutamias*,

у европейских ежей, европейских сусликов и альпийских сурков [9, 11–13].

Целью настоящей работы было изучение влияния температуры среды на ход зимней спячки и формирование ритмов спячки у животных четырех видов сем. *Sciuridae*, и их сравнение со спячкой представителя сем. *Erinaceus*.

Материал и методики исследований

В сообщение вошли материалы, полученные с 2010 по 2019 г., с перерасчетом накопленных данных в соответствии с поставленной целью (см. таблицу). Бурундуков (*Tamias sibiricus ja-cutensis* Ognev, 1935) и длиннохвостых (сибирских) сусликов (*Spermophilus undulatus* Pallas, 1778) отлавливали в окрестностях г. Якутск в августе. Черношапочных сурков (*Marmota camtschatica* Pallas, 1811) и арктических (берингийских) сусликов (*Spermophilus parryii* Richardsony, 1827) отлавливали на территории Якутии в отрогах Верхоянского хребта в безморозный период. Черношапочных сурков было три особи, два самца и самка, наблюдения за температурой тела проводили на протяжении трех лет. Эксперимен-

ТЕМПЕРАТУРНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РИТМОВ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ

Исследованные виды и объем материала

The studied species and volume of the material

Вид	Число особей	Период исследований	Объем материала, тыс. ч	Масса тела перед спячкой, г
Type of species	Number of species	Study period	Volume of the material (thousand/ hour)	Body weight before hibernation (g)
<i>T. sibiricus</i>	8	2011-2016	32,0	97–124
<i>S. undulatus</i>	15	2012-2019	57,8	760–1140
<i>S. parryii</i>	8	2010-2014	33,6	840–1180
<i>M. camtschatica</i> *	3	2010-2013	40,5	960–3800

тальным животным до начала спячки, в конце августа – сентябре, внутрибрюшинно имплантировали приборы длительной регистрации температуры тела (температурные накопители¹ DS-1922L). Приборы были запрограммированы на измерение температуры с частотой 1 раз в 60 мин. Часть материала от бурундуков и двух видов сусликов получена при наблюдении за температурой в подстилке гнезда на протяжении зимней спячки.

Эти данные использованы при расчете зависимости длительности оцепенений от температуры среды. В зимний период в подвальном помещении ИБПК СО РАН, где зимовали животные, поддерживали температурный режим, близкий к естественному на горизонтах почв коренных местообитаний животных. По полученному массиву цифровых данных о температуре тела и температуре среды рассчитаны зависимость температуры тела от температуры среды, зависимость продолжительности периодов гипотермии от температуры тела и от температуры среды. Приведенные в сообщении сравнительные данные о спячке белогрудого ежа получены при обработке первичных материалов и написании статей о спячке двух видов семейства *Erinaceus* [14, 15].

Результаты

Начало спячки у всех видов в экспериментальных условиях характеризовалось относительно непродолжительными погружениями в гипотермическое состояние, длительность которых постепенно увеличивалась. Уменьшение продолжительности оцепенений для всех видов характерно перед окончанием спячки. Температура тела в нормотермии между интервалами гипотермии у всех

видов находилась на уровне 33–37 °С. Продолжительность нормотермного состояния при спонтанных пробуждениях у беличьих 11–16, саморазогревание 3–6 ч. Остыивание при залегании в спячку у бурундуков 5–7, у сусликов 10–12, у сурков снижение температуры тела занимает до 40 ч. Длительность интервалов гипотермии в спячке у сибирского бурундука наименьшая среди рассматриваемых видов, в среднем 5–7 сут., максимальная до 229 ч (9,5 сут.). У двух видов сусликов и у черношапочного сурка максимальная продолжительность периодов гипотермии может превышать 400 ч (17–20 сут.). Средняя длительность периодов спячки 10–12 сут.

При перезимовке четырех длиннохвостых сусликов в шольне ИМЗ СО РАН 2018/19 гг. зверьки от 58 до 68 % общего времени спячки находились в состоянии гипотермии с температурой тела от 0 до –1 °С. Спячка проходила в абсолютной темноте и при отсутствии шумового влияния, неизбежного при перезимовке в виварии. Температура среды с ноября до начала апреля понизилась от –3 до –8 °С. Средняя продолжительность оцепенений была 225–331 ч, пробуждений – от 15 до 23 ч (оценения: гипотермия + остыивание при залегании; пробуждения: гомойотермия + саморазогревание). Доля времени, которое зверьки проводили в состоянии гипотермии, 94–95 % от общего времени спячки. Максимальная продолжительность гипотермического периода в спячке у взрослого самца была 501 ч, ранее таких продолжительных баутов у беличьих не отмечалось. Зверек, у которого зарегистрирован такой продолжительный период гипотермии, к началу спячки годовалый самец массой тела 920 г. За 3,5 тыс. ч спячки потери массы у него составили 258 г (около 1,7 г/сут. [16]).

Для всех видов выявлена зависимость температуры тела от температуры окружающей среды (рис. 1). Форма графика от близкой к линейной

¹ Подробное описание прибора и основные характеристики можно найти на сайтах www.elin.ru, <http://www.thermochron.ru/>, <http://www.ibdl.ru/>

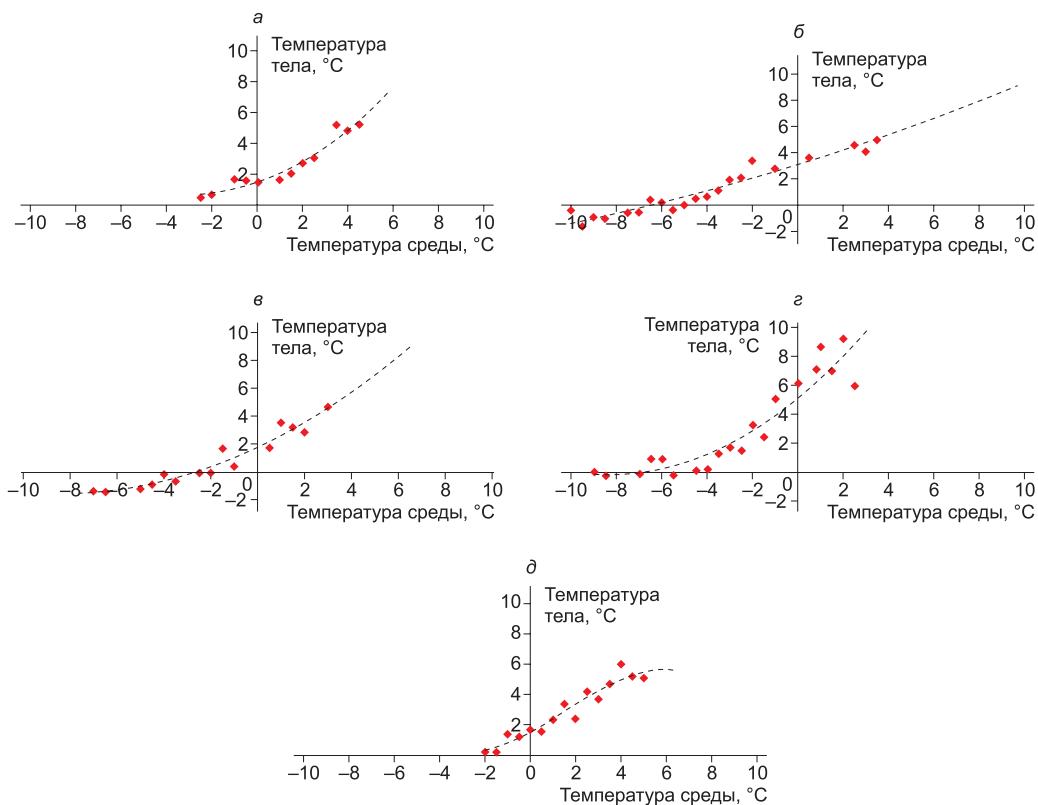


Рис. 1. Зависимость температура тела от температуры среды в период зимней спячки у бурундука (а), длиннохвостого суслика (б), арктического суслика (с), черношапочного сурка (д), белогрудого ежа (д – [14]).

Fig. 1. Dependence of body temperature on the temperature of the environment during the winter hibernation of a chipmunk (a), long-tailed gopher (δ), arctic gopher (c), black-capped marmot (d), and white-breasted hedgehog (δ – [14]).

до экспоненциальной. Особенно это выражено у длиннохвостого суслика. Графическая кривая аппроксимируется и линейной и экспоненциальной зависимостями, при этом в обоих случаях коэффициент аппроксимации около 0,93 (рис. 1, б). У бурундука минимальная температура тела (0,5 °С) была при температурах среды −2 ... −3 °С и монотонно возрастала с ростом температуры среды. У длиннохвостого и арктического сусликов минимальная температура тела в спячке (до −2 °С) отмечена при окружающих температурах −6 ... −8 °С. У черношапочного сурка минимальная температура тела до −1 °С, при температурах внешней среды −8 °С и ниже, при окружающих температурах выше 0 °С температура тела возрастила, а длительность оцепенений уменьшалась.

У всех видов отчетливо выражена зависимость продолжительности периодов гипотермии от температуры окружающей среды. Графические кривые аппроксимируются параболой. Максимальная продолжительность гипотермии у разных

видов отмечена в различных диапазонах температуры среды. У бурундука и длиннохвостого суслика диапазон температур с наиболее продолжительными периодами спячки расположен в области от −2 ... −3 до −3 ... −4 °С. У арктических сусликов и сурков область оптимальных для спячки температур почти целиком расположена в диапазоне ниже 0 °С. При температурах среды выше 0 °С продолжительность интервалов гипотермии у сурков не превышала 200 ч. При температурах среды ниже и выше оптимальных для всех видов, длительность периодов гипотермии снижалась (рис. 2).

Длительность периодов гипотермии связана с температурой среды, температура тела также зависит от последней. Значит, имеется температура тела, при которой периоды гипотермии максимальны. Наиболее продолжительные периоды спячки у всех видов отмечены в диапазоне температуры тела от −1 до 1 °С (рис. 3). Минимальная отмеченная температура тела у бурундука была 0,5 °С, у сибирских и арктических сусликов

ТЕМПЕРАТУРНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РИТМОВ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ

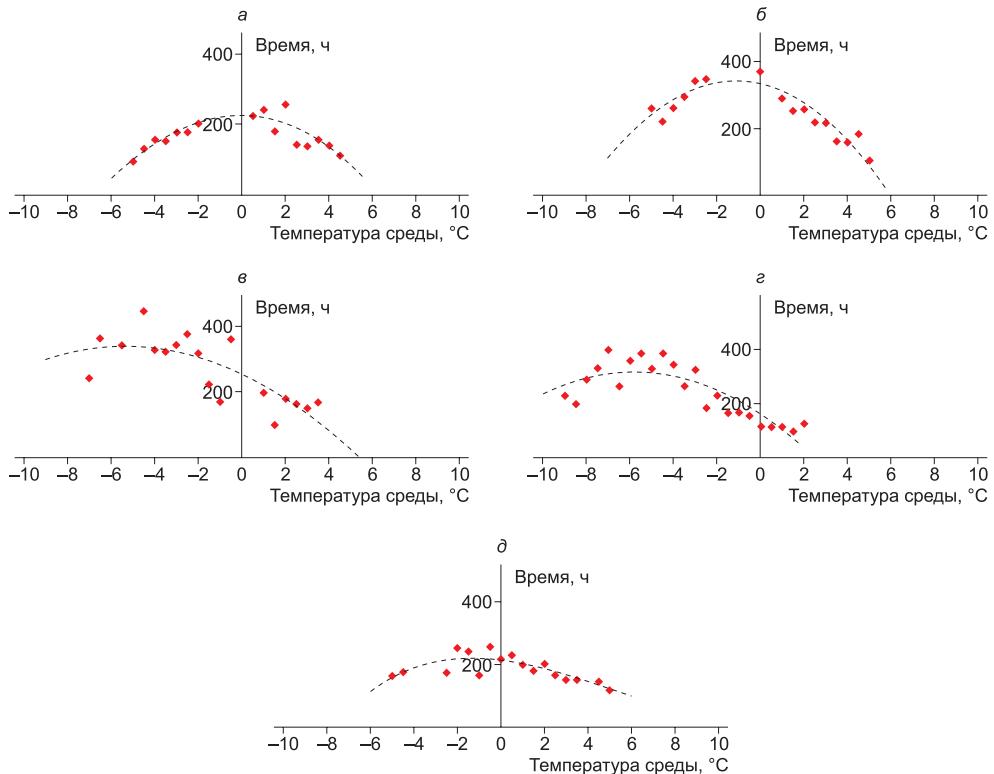


Рис. 2. Зависимость продолжительности интервалов гипотермии от температуры среды у сибирского бурундука (*а*), сибирского суслика (*б*), арктического суслика (*в*), черношапочного сурка (*г*) и белогрудого ежа (*д* – [14]).

Fig. 2. Dependence of the hypothermia intervals duration on the environment temperature of a Siberian chipmunk (*a*), Siberian gopher (*б*), Arctic gopher (*в*), black-capped marmot (*г*) and white-breasted hedgehog (*д* – [14]).

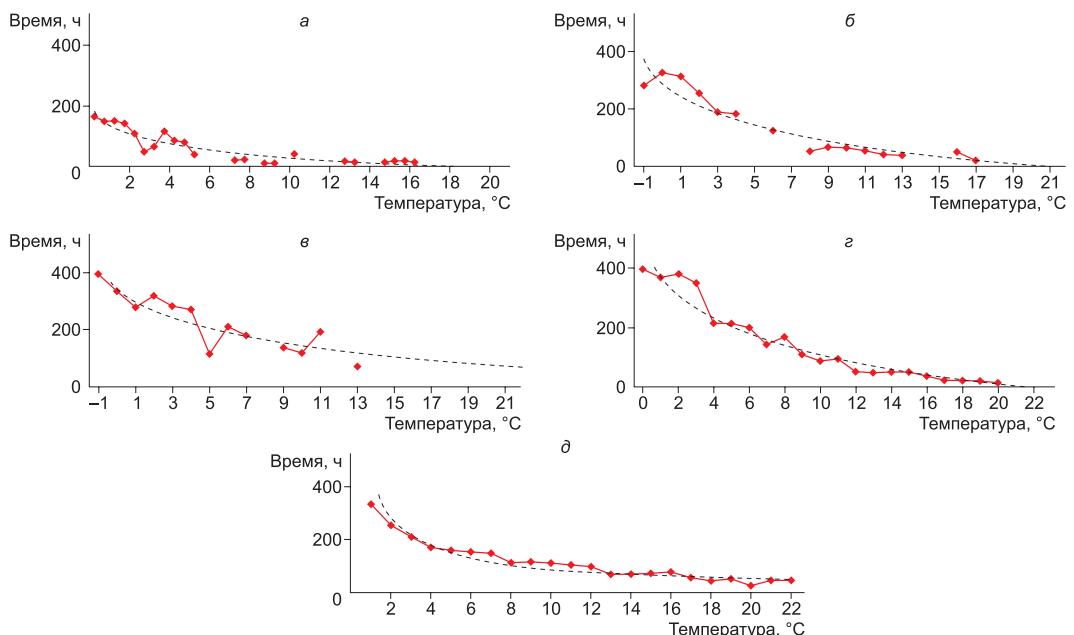


Рис. 3. Зависимость продолжительности интервалов гипотермии от температуры тела у сибирского бурундука (*а*), сибирского суслика (*б*), арктического суслика (*в*), черношапочного сурка (*г*) и белогрудого ежа (*д* – [14]).

Fig. 3. Dependence of the hypothermia intervals duration on body temperature of a Siberian chipmunk (*a*), Siberian gopher (*б*), Arctic gopher (*в*), black-capped marmot (*г*) and white-breasted hedgehog (*д* – [14]).

до -2°C , причем при температурах тела ниже -1°C длительность интервалов гипотермии заметно снижалась [17, 18]. Наиболее продолжительные периоды гипотермии, около 400 ч, у арктического суслика отмечены при температурах тела около -1°C . Продолжительность гибернации уменьшалась и была минимальна при температуре тела, максимальной при гибнении вида. Спячка бурундук с температурой тела выше 16°C не отмечена, у сибирского суслика это $15\text{--}17^{\circ}\text{C}$, арктического суслика 13°C , черношапочного сурка 20°C .

Обсуждение

Сибирский бурундук и длиннохвостый суслик совместно обитают на одной территории, соответственно сходны температурные почвенно-грунтовые условия перезимовки, у бурундука углубленность нор до 120, у длиннохвостого суслика – 120–140 см, и это связано с глубиной сезонной оттайки грунта [17]. Соответственно зимняя спячка проходит в сходном диапазоне температур среды. Вместе с тем, у этих видов имеются различия в протекании спячки. Относительно крупные длиннохвостые суслики способны находиться в спячке с температурой в полости тела ниже 0°C , и с максимальной продолжительностью периодов гипотермии до 17 суток и более. Бурундук, имеющий значительно меньшие размеры и массу тела, способен находиться в гипотермии до 10 сут., с температурой тела выше 0°C .

У арктического суслика зимняя спячка практически на всем ее протяжении проходит при температурах среды ниже нуля, с минимальными значениями ниже -10°C , в период завершения спячки и выхода животных на поверхность почвы [17]. В диапазоне от -2 и до -6°C отмечены наиболее продолжительные периоды гипотермии (рис. 2, в). Наиболее продолжительные интервалы гипотермии у арктического суслика из Верхоянья при температурах тела ниже 0° , а у длиннохвостого суслика при околонулевых значениях (см. рис. 2, б, в).

Диапазон предпочтаемых температур в спячке у черношапочного почти сурка целиком расположен в области температур ниже 0°C , причем нижняя граница интервала предпочтаемых внешних температур около $-8 \dots -10^{\circ}\text{C}$ (см. рис. 2, г). Отметим, что спячка черношапочного сурка с температурой тела до -1°C отмечена при температурах среды около и ниже -8°C . При тем-

пературах тела около нуля отмечены наиболее продолжительные периоды спячки (см. рис. 3, г).

Все исследованные виды объединяет способность находиться в состоянии зимней спячки при окружающих температурах среды ниже нуля. У трех видов описана способность находиться в состоянии гипотермии с температурой тела (внутрибрюшинно и под кожей) ниже 0°C [17, 19]. Совсем недавно было показано, что два вида ежей сем. *Erinaceus*, имеющие обширные ареалы на Европейском континенте (*E. roumanicus* и *E. europaeus*), способны находиться в спячке с температурой в полости тела ниже 0° [14, 15]. У белогрудого ежа в состоянии гипотермии, как и у беличьих, также было выявлена оптимальная для зимней спячки температурная зона, которая включает температурный интервал с положительными и отрицательными значениями (см. рис. 2, д). Оптимальная для спячки температура тела также находилась в области околонулевых значений (см. рис. 3, д). Минимальная температура в полости тела у белогрудого ежа была $-1,3^{\circ}\text{C}$ [14]. У представителей этих филогенетически достаточно удаленных семейств, *Sciuridae* и *Erinaceus*, прослеживается ряд сходных черт в общей организации зимней спячки и ее составляющих. В начальный период спячки интервалы гипотермии относительно непродолжительны, с ноября по март достигают максимальной длительности, у ежей до 17, у сусликов и сурков до 18–20 сут. Перед окончанием спячки, в конце марта–начале апреля, пробуждения учащаются. Для всех видов характерен относительно быстрый рост температуры при спонтанных пробуждениях. За 3–5 ч зимоспящие с околонулевыми положительными либо отрицательными температурами тела превращаются в гомотермных животных с температурой в полости тела около $35\text{--}37^{\circ}\text{C}$. Сходны и механизмы влияния температуры среды на формирование ритмов зимней спячки. Общей является способность находиться в гипотермии в условиях отрицательных температур среды, с температурой тела ниже 0°C [14, 15].

Заключение

Зона температурного оптимума спячки у исследованных зимоспящих видов соответствует температуре почв месторасположения зимовых гнезд, их коренных местообитаний на протяжении большей части периода зимней спячки. Это не противоречит экологическому закону «оп-

ТЕМПЕРАТУРНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РИТМОВ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ

тимумов» и зависимости от факторов среды. У всех изученных видов имеется относительно узкая область температуры тела, при которой отмечены наиболее продолжительные периоды спячки (от 1 до -1°C). Отчетливо выражена зависимость температуры тела от температуры среды.

Повышенную степень холодаадаптации демонстрируют виды, заселяющие территории с более холодными почвенно-грунтовыми условиями зимовки и спячки, это арктический суслик и черношапочный сурок. Зимняя спячка у сибирского бурундука и сибирского суслика оптимально проходит как при оклонулевых положительных, так и при оклонулевых отрицательных температурах среды.

Представители сем. Sciuridae и сем. Erinaceus во время зимней спячки демонстрируют удивительное сходство в общей организации ряда процессов зимней спячки и температурной регуляции ее ритмики.

Литература

1. Melvin R. G., Andrews M. T. Torpor induction in mammals: recent discoveries fueling new ideas // Trends Endocrinol. Metab. 2009. No. 20. P. 490–498.
2. Слоним А.Д. Экологическая физиология животных. М.: Высшая школа, 1971. 448 с.
3. Калабухов Н.И. Летняя спячка сусликов (*C. fulvus* и *C. rygmaeus*) // Тр. лаб. эксперимент. биологии Моск. Зоопарка, 1929. Т. 5. С. 163–176.
4. Kayser Ch. The physiology of natural hibernation. N.-Y: Pergamon Press, 1961. 325 p.
5. Pengelley E.T., Fisher K.C. Onset and cessation of hibernation under constant temperature and light in the golden-mantled ground squirrel, *Citellus lateralis* // Nature. 1957. Vol.180. P. 1371–1372.
6. Pengelley E.T., Fisher K.C. The effect of temperature and photoperiod on the yearly hibernating behavior of captive golden-mantled ground squirrel (*Citellus lateralis*) // Canadian. J. Zool. 1963. Vol. 41. P. 1103–1120.
7. Strumwasser F. Factors in the pattern, timing and predictability of hibernation in the squirrel, *Citellus beecheryi* // Am. J. Physiol. 1959. Vol. 196. P. 8–14.
8. Pengelley E.T., Fisher K.C. The effect of temperature and rhythmical arousal ground squirrels (*Citellus lateralis*) // Can. J. Zool. 1961. Vol. 39, No. 1. P. 105–120.
9. Ortmann S., Heldmaier G. Regulation of body temperature and energy requirements of hibernating Alpine marmots (*Marmota marmota*) //Am. J. Physiol. Regulatory Integrative Comp. Physiol. 2000. Vol. 278, No. 3. P. 698–704.
10. Oklejewicz M., Daan S., Strijkstra A.M. Temporal organization of hibernation in wild-type and tau mutant Syrian hamsters // J. Comp. Physiol. (B). 2001. Vol. 171. P. 431–439.
11. Hut R.A., Barnes B.M., Daan S. Body temperature patterns before, during, and after semi-natural hibernation in the European ground squirrel // J. Comp. Physiol. [B] 2002. Vol. 172 (1). P. 47–58.
12. Kristofersson R., Soivio A. Hibernation of the hedgehog (*Erinaceus europaeus L.*) The periodicity of hibernation of undisturbed animals during the winter in a constant ambient temperature // Ann. Acad. Sci. Fenn. 1964(A). IV. Biol. Vol. 122. P. 1–22.
13. Heller H., Poulsom T.L. Circannual rhythms. II. Endogenous and exogenous factors controlling reproduction and hibernation in chipmunks (*Eutamias*) and ground squirrel (*Spermophilus*) //Comp. Biochem. and Physiol. 1970. Vol. 33. P. 357–383.
14. Рутовская М.В., Диатропов 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//Зоол. журн. 2019а. № 5. С. 556–566.
15. Рутовская М. В., Диатропов 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// Журн. эвол. биохим. и физиол. 2019б. Т. 55. Вып. 6. С. 463–464.
16. Ануфриев А.И., Ядрюхинский В.Ф. Температурная регуляция процессов зимней спячки у длиннохвостого суслика *Spermophilus undulatus* Pallas, 1778 // Принципы экологии. 2019. Т. 8. № 3. С. 8–17.
17. Ануфриев А.И. Механизмы зимней спячки мелких млекопитающих Якутии. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 157 с.
18. Ануфриев А.И. Экологические механизмы температурных адаптаций млекопитающих и зимующих птиц Якутии. Новосибирск: Издательство СО РАН, 2013. 220 с.
19. Barnes B.M. Freeze avoidance in a mammal: body temperatures below 0°C in an Arctic hibernator// Science. 1989. Vol. 244. P. 1593–1595.

Поступила в редакцию 04.02.2020

Принята к публикации 24.03.2020

Об авторе

АНУФРИЕВ Андрей Иванович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Россия, 677980, г. Якутск, пр. Ленина, 41, <https://orcid.org/0000-0003-1246-3275>, anufry@ibpc.yandex.ru.

Информация для цитирования

Ануфриев А.И. Температурная регуляция ритмов зимней спячки // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2020, Т. 25, № 1. С. 60–67. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2020-25-1-6>

DOI 10.31242/2618-9712-2020-25-1-6

Temperature regulation in the rhythm of winter hibernation

A.I. Anufriev

Institute for Biological Problems of Cryolithozone
Siberian Branch of Russian Academy for Sciences, Yakutsk, Russia
gogoleva_ss@mail.ru

Abstract. The work is devoted to the study for temperature regulation of hibernation rhythms in winter-sleeping species of Sciuridae family. The data on observations of hibernation course on body temperature and temperature in the nest litter of 34 individuals from four species were used. For the first time graphical dependences of body temperature on the environment temperature and the dependence of the torpor duration on body temperature in squirrels in a state of hypothermia were obtained. All species have a relatively small interval of body temperature (from +1 to -1 °C), in which the longest periods of hibernation are marked, the dependence of body temperature on the environment temperature is clearly expressed. The hibernation temperature optimum zone, in all species, is close to the soil temperature regime of their native habitats during most of the wintering. Hibernators from Sciuridae and Erinaceus families, during their hibernation, demonstrate a number of similarities in the overall organization of hibernation processes, and temperature regulation of its rhythm.

Key words: hibernation, body temperature, environment temperature, hypothermia, awakenings, temperature regulations.

Acknowledgements. The research was carried out within the framework of state assignment of Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS "The structure and dynamics of animal populations and communities in the cold region of the North-East of Russia in modern conditions of global climate change and the anthropogenic transformation of northern ecosystems: factors, mechanisms, adaptations, conservation." AAAA-A17-117020110058-4.

References

1. Melvin R. G., Andrews M. T. Torpor induction in mammals: recent discoveries fueling new ideas // Trends Endocrinol. Metab. 2009. No. 20. P. 490–498.
2. Slonim A.D. Ehkologicheskaya fiziologiya zhivotnykh. M.: Vysshaya shkola, 1971. 448 p.
3. Kalabukhov N.I. Letnyaya spyachka suslikov (*C. fulvus* i *C. pygmaeus*)// Tr. lab. ehksperiment. biologii Mosk. Zooparka. 1929. Vol. 5. P. 163–176.
4. Kayser Ch. The physiology of natural hibernation. N.-Y: Pergamon Press, 1961. 325 p.
5. Pengelley E.T., Fisher K.C. Onset and cessation of hibernation under constant temperature and light in the golden-mantled ground squirrel, *Citellus lateralis* // Nature. 1957. Vol.180. P. 1371–1372.
6. Pengelley E.T., Fisher K.C. The effect of temperature and photoperiod on the yearly hibernating behavior of captive golden-mantled ground squirrel (*Citellus lateralis*) // Canadian. J. Zool. 1963. Vol. 41. P. 1103–1120.
7. Strumwasser F. Factors in the pattern, timing and predictability of hibernation in the squirrel, *Citellus beecheryi* // Am. J. Physiol. 1959. Vol. 196. P. 8–14.
8. Pengelley E.T., Fisher K.C. The effect of temperature and rhythmical arousal ground squirrels (*Citellus lateralis*) // Can. J. Zool. 1961. Vol. 39, No. 1. P. 105–120.
9. Ortmann S., Heldmaier G. Regulation of body temperature and energy requirements of hibernating Alpine marmots (*Marmota marmota*) //Am. J. Physiol. Regulatory Integrative Comp. Physiol. 2000. Vol. 278, No. 3. P. 698–704.
10. Oklejewicz M., Daan S., Strijkstra A.M. Temporal organization of hibernation in wild-type and tau mutant Syrian hamsters // J. Comp. Physiol. (B). 2001. Vol. 171. P. 431–439.

ТЕМПЕРАТУРНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ РИТМОВ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ

11. *Hut R.A., Barnes B.M., Daan S.* Body temperature patterns before, during, and after semi-natural hibernation in the European ground squirrel // *J. Comp. Physiol. [B]* 2002. Vol. 172 (1). P. 47–58.
12. *Kristofersson R., Soivio A.* Hibernation of the hedgehog (*Erinaceus europaeus L.*) The periodicity of hibernation of undisturbed animals during the winter in a constant ambient temperature // *Ann. Acad. Sci. Fenn.* 1964(A). IV. Biol. Vol. 122. P. 1–22.
13. *Heller H., Poulsom T.L.* Circannual rhythms. II. Endogenous and exogenous factors controlling reproduction and hibernation in chipmunks (*Eutamias*) and ground squirrel (*Spermophilus*) // *Comp. Biochem. and Physiol.* 1970. Vol. 33. P. 357–383.
14. *Rutovskaya M.V., Diatropov M. E., Kuznetsova E.V., Anufriev A.I., Feoktistova N.Y., Surov A.V.* Dinamika temperatury tela belogrudogo ezha (*Erinaceus roumanicus* Barrett-Hamilton, 1900) vo vremya zimnej spyachki // *Zool. zhurn.* 2019a. No. 5. P. 556–566.
15. *Rutovskaya M.V., Diatropov M.E., Kuznetsova E.V., Anufriev A.I., Feoktistova N.Y., Surov A.V.* Fenomen snizheniya temperatury tela do otritsatel'nykh znachenij u ezhej roda *Erinaceus* vo vremya zimnej spyachki // *ZHurn. ehvol. biokhim. i fiziol.* 2019b. Vol 55, No. 6. P. 463–464.
16. *Anufriev A.I., YAdrikhinskij V.F.* Temperaturnaya reguljatsiya protsessov zimnej spyachki u dlinnokhvo-stogo suslika *Spermophilus undulatus* Pallas, 1778 // *Printsipy ehkologii.* 2019. Vol. 8, No. 3. P. 8–17.
17. *Anufriev A.I.* Mekhanizmy zimnej spyachki melkikh mlekopitayushhikh Yakutii. Novosibirsk: Izd-vo SO RAN. 2008. 157 p.
18. *Anufriev A.I.* Ehkologicheskie mekhanizmy temperaturnykh adaptatsij mlekopitayushhikh i zimuyushhikh ptits Yakutii. Novosibirsk: Izdatel'stvo SO RAN. 2013. 220 p.
19. *Barnes B.M.* Freeze avoidance in a mammal: body temperatures below 0 °C in an Arctic hibernator // *Science.* 1989. Vol. 244. P. 1593–1595.

About the author

ANUFRIEV Andrey Ivanovich, doctor of biological sciences, chief researcher, Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, 41 Lenina pr., Yakutsk, 677980, Russia,
<https://orcid.org/0000-0003-1246-3275>, anufry@ibpc.yandex.ru

Citation

Anufriev A.I. Temperature regulation in the rhythm of winter hibernation // *Arctic and Subarctic Natural Resources.* 2020, Vol. 25, N 1. P. 60–67. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2020-25-1-6>