

Оригинальная статья

Температура тела и ритмика спячки бурундука *Eutamias sibiricus* в различных диапазонах окружающих температур

А. И. Ануфриев^{✉,1}, В. Ф. Ядрихинский²

¹Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск, Российская Федерация

²Арктический государственный агротехнологический университет, г. Якутск, Российская Федерация

✉ anufry@ibpc.ysn.ru

Аннотация

Целью работы является изучение хода зимней спячки сибирского бурундука в широком температурном диапазоне, выявление оптимальной для спячки температур среды и способности к зимовке при относительно низких окружающих температурах. Перед периодом спячки в конце августа трем зверькам, у которых выполнены наблюдения за температурой тела, были проведены операции по хирургическому вживлению термохронов – температурных накопителей DS-1922L-F5. Ритмику спячки четырех бурундуков проводили по изменению температуры в подстилке гнезда, зимовальных домиках зверьков. После перевода зверька в подземную лабораторию, где температура среды была $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$, градиент между температурами тела и среды вырос почти на $8\text{ }^{\circ}\text{C}$, а с понижением температуры среды увеличился до $12\div 14\text{ }^{\circ}\text{C}$. Снизилась продолжительность периодов гипотермии, возросла частота пробуждений. Минимальная температура тела была не ниже 1° . Наиболее продолжительные периоды гипотермии отмечены у зверьков в диапазоне температур от -4 до $4\text{ }^{\circ}\text{C}$, достигая $226\div 283\text{ ч}$ ($9,4\text{--}11,8\text{ сут.}$). Средняя продолжительность интервалов гипотермии за спячку у двух бурундуков, зимовавших при температурах ниже $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$, была 73 и 99 ч , у остальных особей $174\div 188\text{ ч}$. Зимняя спячка бурундука в Якутии оптимально проходит в температурном диапазоне от $-4\div -6\text{ }^{\circ}\text{C}$ до $5\text{--}6\text{ }^{\circ}\text{C}$. При температурах среды выше $12\text{--}14\text{ }^{\circ}\text{C}$ спячка прекращается. Температура среды ниже $-6\div -10\text{ }^{\circ}\text{C}$ способствует изменению ритмики спячки, продолжительность интервалов гипотермии становится минимальной, как и при высоких положительных температурах. Полученные материалы, несомненно, расширяют представления о способности к зимней спячке относительно мелких млекопитающих при низких (до $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$) температурах среды. Данные могут быть использованы при сравнительном изучении зимней спячки относительно мелких, до 100 г , зимоспящих млекопитающих (хомячки, сони).

Ключевые слова: сибирский бурундук, зимняя спячка, температура тела, температура среды, ритмика спячки, гипотермия, нормотермия, временная организация

Финансирование. Исследования финансированы в рамках базового проекта ИБПК СО РАН «Популяции и сообщества животных водных и наземных экосистем криолитозоны восточного сектора российской Арктики и Субарктики: разнообразие, структура и устойчивость в условиях естественных и антропогенных воздействий» (код научной темы № FWRS-2021-0044; номер гос. регистрации в ЕГИСУ № 121020500194-9).

Для цитирования: Ануфриев А.И., Ядрихинский В.Ф. Температура тела и ритмика спячки бурундука *Eutamias sibiricus* в различных диапазонах окружающих температур. *Природные ресурсы Арктики и Субарктики*. 2024;29(4):618–627. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2024-29-4-618-627>

Original article

The body temperature and hibernation pattern of the chipmunk *Eutamias sibiricus* across various ambient temperature ranges

Andrey I. Anufriev^{✉,1}, Valery F. Yadrkhinsky²

¹Institute for Biological Problems of Cryolithozone,

Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Yakutsk, Russian Federation

²Arctic State Agrotechnological University, Yakutsk, Russian Federation

✉ anufry@ibpc.ysn.ru

Abstract

The aim of this research was to investigate the hibernation pattern of the Siberian chipmunk across a broad range of temperatures, to determine the optimal temperature for hibernation, and to assess their ability to hibernate in relatively

low environmental temperatures. In late August, three chipmunks had thermochron temperature sensors (DS-1922L-F5) surgically implanted to monitor their body temperature. The hibernation cycles of four chipmunks were studied by altering the temperature in their nesting materials. When the animals were moved to an underground lab with a temperature of $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$, the difference between their body temperature and the surrounding temperature increased by nearly $8\text{ }^{\circ}\text{C}$, reaching $12\text{ }^{\circ}\text{C}$ to $14\text{ }^{\circ}\text{C}$ as the ambient temperature dropped further. The length of hypothermia periods decreased while the frequency of awakenings increased. The lowest recorded body temperature was at least $1\text{ }^{\circ}\text{C}$. The longest hypothermia durations occurred in chipmunks exposed to temperatures between $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ and $4\text{ }^{\circ}\text{C}$, lasting 226 to 283 hours (9.4 to 11.8 days). For two chipmunks hibernating at temperatures below $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$, the hypothermia intervals averaged 73 and 99 hours, while other individuals had intervals of 174 to 188 hours. The optimal hibernation temperature range for chipmunks in Yakutia is between $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ to $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$ and $+5\text{ }^{\circ}\text{C}$ to $+6\text{ }^{\circ}\text{C}$. Hibernation ceases at ambient temperatures above $12\text{ }^{\circ}\text{C}$ to $14\text{ }^{\circ}\text{C}$. When temperatures drop below $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$ to $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$, the hibernation rhythm changes, resulting in shorter hypothermia intervals, similar to those observed at higher positive temperatures. This research enhances our understanding of how relatively small mammals can hibernate in low ambient temperatures (down to $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$). The findings may also be relevant for comparative studies on the hibernation of other small winter-hibernating mammals, such as hamsters and dormice, weighing up to 100 grams.

Keywords: Siberian chipmunk, hibernation, body temperature, ambient temperature, hibernation rhythm, hypothermia, normothermy, temporary organization

Funding. This study was conducted within the framework of the basic project of the Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS “Populations and animal communities of aquatic and terrestrial ecosystems of the cryolithozone of the eastern sector of the Russian Arctic and Subarctic: diversity, structure and stability under natural and anthropogenic influences” (theme No. FWRS-2021-0044; registration No. 121020500194-9).

For citation: Anufriev A.I., Yadrikhinsky V.F. The body temperature and hibernation pattern of the chipmunk *Eutamias sibiricus* across various ambient temperature ranges. *Arctic and Subarctic Natural Resources*. 2024;29(4):618–627. (In Russ.); <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2024-29-4-618-627>

Введение

В Якутии бурундук *Eutamias sibiricus* (Laxmann, 1769) распространен в таежной зоне [1]. Заселяет опушки высокоствольных лесов, березняков с примесью ели. Относительно небольшое животное с массой тела у взрослых особей в летний период 60–80 г, к началу спячки до 100 г и выше. Зимой впадает в спячку, зимует в земляных норах углубленностью до 80–120 см [2]. Во время спячки принимает пищу, запасенную осенью. Зимняя спячка представляет чередование оцепенений, прерываемых периодическими пробуждениями. Продолжительность оцепенений в основном 7–9 сут., минимальная температура тела в спячке до $0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Спячка с октября до апреля, 160–180 сут., сроки залегания и выхода не зависят от конкретных экологических условий местообитания зверьков [3].

В современной литературе по зимней спячке ритмика спячки рассматривается в основном с позиции причин, вызывающих периодические спонтанные пробуждения. В меньшей степени обращают внимание на факторы, влияющие на продолжительность оцепенений и пробуждений. Предполагается, что пробуждения жизненно необходимы мелким зимоспящим млекопитающим для возобновления транскрипции, обновления внутриклеточных структур и активации иммун-

ной системы для борьбы с патогенами [4–7]. Синтез макромолекул, таких как РНК и белок, более эффективен и проходит в более высоком темпе при высоких температурах тела [8]. Вместе с тем, пробуждения остаются по-прежнему загадкой зимней спячки, но их важность такова, что они встречаются у подавляющего большинства зимоспящих млекопитающих [9].

Успешность зимовки и выживаемость в спячке зависят от глубины и продолжительности состояния с пониженной температурой тела на протяжении зимнего периода. Вместе с тем, механизм влияния температуры среды на формирование ритмов спячки до конца не понятен, поскольку недостаточно материалов о видовых особенностях процесса протекания спячки.

Целью представленной работы было изучение хода зимней спячки сибирского бурундука в широком температурном диапазоне, выявление оптимальной для спячки температуры среды и способности к зимовке при относительно низких окружающих температурах.

Материал и методы исследования

Бурундуков для проведения экспериментов отлавливали в окрестностях г. Якутск в безморозный период, на протяжении августа и в начале сентября живоловками. Всего при выполнении работы использовано семь особей. Зверьков

содержали в помещении вивария при комнатной температуре и естественном для данной местности световом режиме. Ежедневно животные получали свежий корм: семена подсолнечника, комбикорм, зелень одуванчика, морковь. Зверьки предпочитали семечки подсолнечника и морковь. К наступлению спячки животные набирали максимальный годовой вес, у отдельных самцов масса тела превышала 120 г. Во время спячки у животных в клетках всегда присутствовали корм, вода или снег. В конце августа трем зверькам, у которых выполнены наблюдения за температурой тела, проведены операции по хирургическому вживлению термохронов – температурных накопителей¹ DS-1922L-F5. Операцию проводили под общим наркозом, методика операции описана ранее [10]. Поскольку бурундуки имеют относительно небольшие размеры и массу тела, приборы имплантировали подкожно, в подмышечную впадину, со стороны спины. Режим измерения температуры тела был одно измерение в 60 мин. Заживление происходило в течение 10–12 сут. В статье использованы материалы о температуре тела трех зверьков: зимовка двух проходила в виварии института, один зимовал в помещении подземной штольни Института мерзлотоведения СО РАН (г. Якутск). Температуры в штольне (глубина 16–18 м) были ниже, чем в виварии, ранее там проводились работы с зимоспящими сусликами [11].

Наблюдения за ритмикой зимней спячки четырех бурундуков проводили по изменению температуры в подстилке гнезда, зимовальных домиках зверьков (изготовленных из фанеры 10 × 10 × 10 см). К донышку домика приклеивали термохрон, запрограммированный на измерение температуры с частотой один раз в 60 мин. Во время спячки температура в домике была близка к температуре окружающей среды, при пробуждениях поднималась на 10–15 °С. Всего проанализировано свыше 25 тыс. измерений температуры тела, среды и температуры в подстилке зимовочных камер.

Обработку материала проводили с использованием стандартных приемов (Ms Excel, описательная статистика, анализ данных). В сообщении обобщены материалы о зимовке и спячке бурундуков в период с 2013 по 2020 г.

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

Результаты

С июля среднесуточная температура тела зимоспящих животных постепенно снижается, достигая минимума в октябре–ноябре, в том числе и у бурундуков [3]. В условиях эксперимента вхождение в спячку бурундуков обычно растянуто во времени, в основном проходит на протяжении ноября, но некоторые зверьки могут залечь в спячку и в первой декаде декабря. Начало спячки характеризуется непродолжительными погружениями в гипотермию, в основном в периоды ночного сна. Постепенно интервалы гипотермии возрастают, формируются ритмы зимней спячки, включающие интервалы гипотермии и периодические пробуждения (рис. 1). Температура тела на протяжении периодов гипотермии до определенных значений следует за температурой среды. Минимальная температура тела у бурундуков в гипотермии составляла в основном 1 °С. Минимальное время саморазогревания при спонтанных пробуждениях составляло 3 ч, максимальное около 6 ч, в среднем 4,4±0,27 [12]. За это время зверьки разогревались до температуры 35,5–37,5 °С, что ниже температуры у тех же зверьков во внеспячный период, 38,5–39,0 °С (табл. 1).

На протяжении периода «глубокой спячки» с ноября по апрель минимальная температура тела во время интервалов гипотермии у бурундука 1, зимовавшего в подземной лаборатории ИМЗ СО РАН, была менее 2 °С при температурах среды ниже 0 °С. Начало спячки у этого бурундука проходило в виварии ИБПК СО РАН при положительных температурах среды, температура тела зверька отличалась от окружающей температуры менее чем на 1 °С (см. рис. 1, б). После перевода зверька в подземную лабораторию, где изначально температура среды была –4 °С, градиент между температурой тела и среды вырос почти на 8 °С, а с понижением температуры среды увеличился до 12–14 °С. Заметно снизилась продолжительность периодов гипотермии, частота пробуждений была высокой до конца спячки. При этом минимальная температура тела была не ниже 1 °С. В апреле температура в подземелье поднялась до значений –5 ÷ –6 °С, возросли минимальные температуры тела бурундука перед завершением спячки.

У бурундука 2 (см. рис. 1, а), спячка которого проходила в виварии при менее низких температурах среды, минимальная температура тела так-

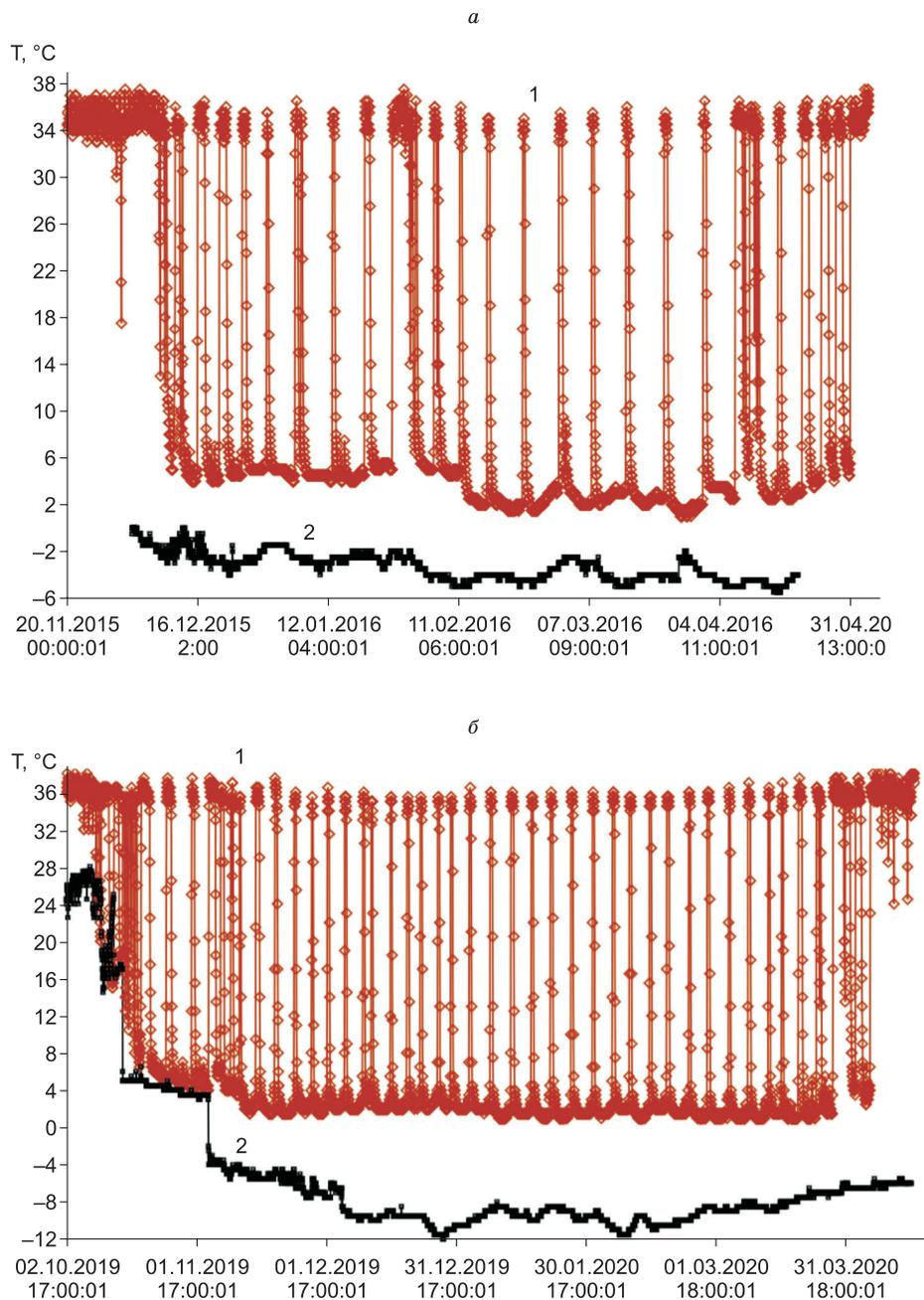


Рис. 1. Динамика температуры тела у бурундука в период зимней спячки: *a* – при температурах среды до -6°C ; *b* – при температурах среды до -12°C ; 1 – температура тела; 2 – температура среды

Fig. 1. Dynamics of body temperature in a chipmunk during hibernation: *a* – at ambient temperatures up to -6°C ; *b* – at ambient temperatures up to -12°C ; 1 – body temperature; 2 – ambient temperature

же на протяжении спячки была не ниже 1°C , вместе с тем продолжительность оцепенений была заметно выше. При пробуждениях зверек разогревался до температуры $36,5\text{--}37,5^{\circ}\text{C}$. В целом температура тела у этих зверьков на протяжении спячки изменялась сходным образом. Различия заключались в более продолжитель-

ных интервалах гипотермии у зверька, зимовавшего при более высоких температурах среды.

Временная организация зимней спячки шести бурундуков приведена в табл. 2. Прежде всего, следует отметить, что общая продолжительность спячки у зверьков в условиях эксперимента варьировала от 105 до 173 сут. Наиболее продолжи-

Таблица 1
Температура тела у бурундуков
в период зимовки и спячки, °С

Table 1
Body temperature of chipmunks
during wintering and hibernation

Период	Бурундук № 1 n (M±m) Lim	Бурундук № 2 n (M±m) Lim	Бурундук № 7 n (M±m) Lim
Август	89 (36,8±0,078) 35,5–38,5	744 (35,96±0,03) 33,5–38,5	–
Сентябрь	720 (36,69±0,04) 33,0–39,0	720 (35,87±0,04) 32,5–39,0	–
Октябрь	744 (24,88±0,49) 4,5–38,5	744 (35,07±0,04) 33,0–37,5	–
Ноябрь	720 (10,15±0,48) 1,5–37,5	720 (34,89±0,05) 17,5–38,0	384 (30,99±0,49) 5,5–40,5
Декабрь	744 (7,43±0,40) 1,5–37,5	744 (19,11±0,52) 4,0–37,5	744 (8,06±0,42) 0,5–37,0
Январь	744 (6,31±0,39) 1,0–35,5	744 (11,83±0,48) 4,0–37,5	744 (17,64±0,53) 0,5–38,5
Февраль	672 (6,32±0,42) 1,0–36,0	672 (7,38±0,36) 1,5–36,5	500 (31,85±0,38) 8,0–38,0
Март	744 (9,76±0,51) 1,0–37,5	744 (5,9±0,35) 1,0–36,6	–
Апрель	397 (29,97±0,600) 2,5–39,0	720 (14,06±0,51) 2,5–36,5	–
Май	–	247 (36,10±0,039) 33,5–38,5	–

Примечание. n – число измерений, M – среднее, m – ошибка среднего, Lim – минимальные и максимальные значения. $p < 0,05$.

Note. n – is the number of measurements, M – is the average, m – is the error of the average, Lim – minimum and maximum values. $p < 0.05$.

тельные периоды гипотермии отмечены у зверьков, спячка у которых проходила в диапазоне температур от -4 до 4 °С (бурундуки в табл. 2 под номерами 3–6) и достигала 226–283 ч (9,4–11,8 сут.). У зверьков, зимовавших при более низких температурах (в табл. 2 № 1 и 2), максимальная продолжительность интервалов гипотермии была 110 и 175 ч, 4,6 и 7,3 сут. соответствен-

но. У тех же особей доля времени пребывания в состоянии нормотермии относительно высока и составляет соответственно 18,7 и 18,8 %. У зверьков, зимовавших при более высоких температурах среды, пребывание в нормотермном состоянии было от 5,1 до 8,2 %. Число спонтанных пробуждений за период спячки у зверьков 1 и 2 было соответственно 45 и 28, у остальных от 13 до 20. Средняя продолжительность интервалов гипотермии за спячку у двух бурундуков, зимовавших при температурах ниже -6 °С, составляло 73 и 99 ч, у остальных особей значительно выше 174–188 ч.

При наблюдении за спячкой по температуре тела бурундука № 7 зимой 2013/14 гг. произошел незапланированный эксперимент. Начальный период зимовки бурундука проходил при температурах от 0 до -3 °С. В последней декаде января из-за течи трубы отопления произошло растепление зимовального помещения, температура среды поднялась выше 10 °С и возростала до ликвидации аварии в начале марта. Зверек залег в спячку во второй половине ноября, периоды оцепенений постепенно нарастали и к январю достигли 7–8 сут. (рис. 2).

Температура тела в ноябре во время интервалов гипотермии понижалась до 5,5 °С; в декабре и январе до 0,5 °С, в феврале до 8,0 °С. При повышении окружающей температуры соответственно возросла температура тела зверьков, а время пребывания бурундуков в гипотермии уменьшилось в 2–3 раза. Произошло нарушение хода зимней спячки, а при достижении температуры окружающей среды 15 °С температура тела в последних эпизодах гипотермии у зверька была 17 °С. Зверек в этих условиях вышел из спячки, принимал пищу и пил воду. В дальнейшем, даже с понижением температуры среды, больше в состоянии гипотермии не впадал. Вероятно, это экспериментально установленная верхняя температурная граница зимней спячки бурундука.

Обсуждение

Интервал внешних температур, в границах которого возможно протекание спячки, у зимоспящих млекопитающих ограничен. Для большинства гибернантов он находится в пределах от -5 до 15 °С [13]. Для сусликов верхняя граница температуры среды, при которой возможна спячка, расположена около 22 °С, при более высоких температурах состояние спячки не наступает. У сурков этот показатель также находится также около 22°, у хомячков в пределах 9–12 °С,

**Бюджет времени в спячке у бурундуков во время зимовки
при различных температурах среды, °С**

Table 2

**The time allocation for hibernation among chipmunks
during wintering at various ambient temperatures in °C**

Показатель/условия	Экспериментальные животные					
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6
Температура зимовки (спячки), до °С	-9÷-12° С	-4÷-6° С	-2÷-4° С	-2÷-4° С	+2+4° С или -2÷-4° С	+2+4° С или -2÷-4° С
Общая продолжительность зимовки, ч/сут.	4050/168,7	3415/142,3	2520/105,2	2578/107,4	4149,0/172,9	3821/159,2
Гипотермия						
Общее время, ч/%	3291/81,3	2772/81,17	2393/94,9	2447/94,90	3847,0/92,72	3654,5/91,8
Среднее, ч M±m	73,13± 4,51	99,0±10,62	184,12±9,372	188,23± 16,45	174,86 ±9,85	182,73±11,49
Limit	6,0–110,0	5,0–175,0	131,5 – 226,5	25,0 – 245,0	83,0 – 247,0	89,5–283,0
N	45	28	13	14	22	20
Нормотермия						
Общее время, ч/%	759/18,7	643/18,83	126,5/5,1	131,0/5,1	302,5/7,27	326/8,2
Среднее, ч M±m	16,87±1,22	23,81 ±3,60	10,54± 0,91	10,08 ±0,95	14,40 ±0,99	17,16± 1,07
Limit	7,0–49,0	4,0–103,0	6,0–19,0	6,0–19,5	7,0 – 25,5	10,5 – 29,0
n	44	27	12	13	21	19

Примечание. № 1–6 – номера экспериментальных животных; M – среднее, m – ошибка среднего; Limit – минимальные и максимальные значения, N – число измерений; $p < 0,05$.

Note. No. 1–6 – numbers of experimental animals; ч – hour; M – is the average, m – is the error of the average; Limit – minimum and maximum values, N – is the number of measurements; $p < 0.05$.

у летучих мышей выше 22 °С [14–17]. Длительность периодов оцепенения (баутов – от англ. bout период) имеет внутривидовые, межвидовые и сезонные особенности [18–22]. Например, у европейского ежа в начале спячки продолжительность баутов составляет 2–3 сут., а в середине спячки две–три недели. У сусликов продолжительность периодов оцепенения в основном не более двух недель, у сурков – две–три недели, у более мелких зимоспящих грызунов (хомячки, бурундуки) – в пределах семи суток [21–28].

Температура тела сибирского бурундука в период зимней спячки изменяется в тех же пределах, что и у других зимоспящих беличьих Якутии (длиннохвостого и берингийского сусликов, черношапочного сурка). Основным отличием является способность более крупных видов находиться в состоянии гипотермии с температурой периферических частей тела ниже точки замерзания воды [10]. У бурундука температура тела под кожей на поверхности мышц не опускается

ниже 0,5–1,0 °С, даже при температурах окружающей среды около –12 °С.

Сибирский бурундук имеет значительно меньшие размеры и массу тела по сравнению с другими видами зимоспящих беличьих Якутии, и его спячку корректнее сравнивать со спячкой зверьков сопоставимых размеров и массы тела, с хомяком Брандта, Эверсмана и Радде. У хомяка Брандта (*Mesocricetus Brandti*) масса тела весной в среднем 96, перед спячкой 175 г, первые погружения в состояние гипотермии кратковременны и сопровождаются снижением температуры тела до 15,2 °С. Выходя из этого состояния, животные достигают своего прежнего уровня активности: температура тела около 36,6 °С. С постепенным снижением температуры тела до 1,7 °С увеличивается продолжительность периодов гипотермии с 14 до 277 ч, 11,5 сут. [29]. У бурундука также после первых погружений, когда температура тела с каждым эпизодом гипотермии становится все ниже, устанавливается

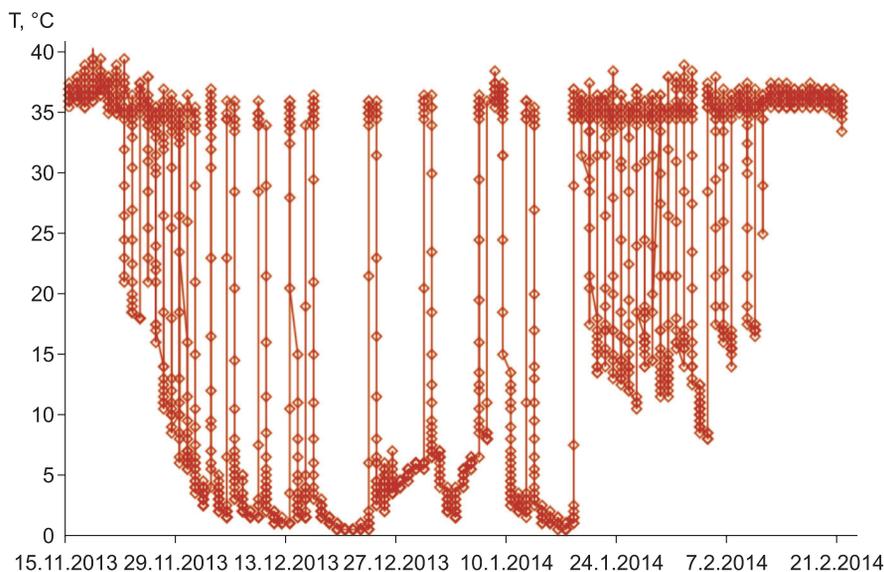


Рис. 2. Температура тела и ритмика спячки бурундука в различных температурных условиях

Fig. 2. Body temperature and hibernation pattern of a chipmunk in various temperature conditions

определенный ритм спячки с температурой тела около 1 °С и продолжительностью интервалов гипотермии до 283 ч, 11,8 сут. Средняя продолжительность эпизода гипотермии у хомяка Брандта составляет $157,8 \pm 10,9$ ч (6,6 сут.), а эпизода нормотермии – $12,9 \pm 1,2$ ч. В среднем хомяк проводит в гетеротермии более 170 суток. При этом снижение температуры тела при входе в спячку проходит значительно медленнее, в течение $12,8 \pm 0,8$ ч, чем ее повышение до нормотермии – $3,5 \pm 0,2$ ч [29]. У бурундука в период глубокой спячки средняя продолжительность гипотермии при температуре среды 2–4 °С у особей 5 и 6 составляет $174,86 \pm 9,85$ и $182,73 \pm 11,49$ ч соответственно, 7,3 и 7,6 сут., А максимальная продолжительность спячки в эксперименте около 173 сут. Саморазогревание при спонтанном пробуждении проходит чуть медленнее, чем у хомяка, в среднем за $4,4 \pm 0,27$ ч [12]. Время впадения бурундука в спячку, при периодических пробуждениях, зависит от температуры окружающей среды и, в основном, не превышает 10–12 ч.

У хомячков Эверсмана (*Allocricetulus evermanni*), отловленных в саратовском Заволжье, во время зимней спячки в состоянии гипотермии отмечено снижение температуры тела до 5 °С. За период наблюдений (декабрь–март) у самки с живленным термонакопителем отмечено 32 эпизода гипотермии с максимальной продолжительностью до 50 ч [30]. У хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) массой от 150 весной до 300 г осенью

средняя продолжительность одного периода гипотермии в период спячки была 166 ч с максимальной продолжительностью 327 ч (13,6 сут.), продолжительность периода нормотермии в среднем была $14 \pm 1,3$ ч. Средняя продолжительность гетеротермии составила $186,2 \pm 12,9$ дней [31].

Ранее установлена зависимость между глубиной спячки (температурой тела и продолжительностью оцепенений) и температурой окружающей среды у золотистых сусликов, летучих мышей, у четырех североамериканских видов бурундуков рода *Eutamias*, у европейских ежей, европейских сусликов и альпийских сурков [20, 22, 32, 33].

Естественные условия зимовки и спячки у бурундука и длиннохвостого суслика (*Sp. undulatus*) в Центральной Якутии сходны. Диапазон температур почвы, при которых проходит спячка, составляет 10–12 °С, от 3–5 °С в октябре–ноябре, до $-6 \div -8$ °С в конце марта–начале апреля. Ответом на низкие температуры среды ($-6 \div -12$ °С) у бурундука в спячке стало увеличение числа спонтанных пробуждений, по сравнению со спячкой в зоне оптимальных температур от -4 до $+4$ °С. Частота пробуждений удваивается, изменяется бюджет времени процессов спячки. Доля времени, затрачиваемого на нормотермию, составляет около 19 %, тогда как у зверьков, зимовавших в оптимальных условиях, была 5–8 %. Подобный ход зимней спячки бурундука ранее был отмечен при наблюдении за температурным режимом обитаемой искусственной норы.

Температура понижалась до -10°C – -12°C , интервалы гипотермии составляли менее 3 сут. [2]. Для зимоспящих относительно небольших размеров важнейшим фактором успешной зимовки становится достаточное количество корма, запасенного осенью. Так, у бурундука, зимовавшего в естественных условиях Восточной Сибири, был обнаружен запас кедровых орехов массой более 4 кг [34]. У хомяка Радде запасы составляют 2,8–4,31 кг зерна в сухом весе [35], у хомяка Брандта – 1,5–2,5 кг зерна и картофеля [36].

У длиннохвостых сусликов, зимовавших в условиях подземелья в аналогичном температурном режиме, изменения в ритмике спячки менее выражены. Вместе с тем температура тела сусликов на протяжении интервалов гипотермии до 67% общего бюджета времени спячки имела значения 0°C и ниже [11]. Экспериментально установлена верхняя температурная граница спячки бурундука. При температурах среды 12°C – 14°C зимняя спячка у бурундука прекращается в связи с относительно высокой температурой тела до 17°C . Ранее для зимоспящих видов было показано, что у черношапочного сурка (*Marmota camtschatica*) гипотермия отмечена до температуры тела 22°C , у белогрудого ежа (*Erinaceus roumanicus*) – до 22°C , у длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus*) – до 17°C [37].

Заключение

Зимняя спячка бурундука в Якутии оптимально проходит в температурном диапазоне от -4°C – -6°C до 5°C – 6°C . В этом интервале продолжительности оцепенений наиболее высокие. При температурах среды выше 12°C – 14°C спячка прекращается. Температура среды ниже -6°C – -10°C способствует изменению ритмики спячки, продолжительность интервалов гипотермии становится минимальной, как и при высоких положительных температурах. Несмотря на уменьшение периодов гипотермии до минимальных величин при температурах ниже 10°C спячка не прерывается, как при температурах выше 12°C – 14°C . Успешная зимовка у бурундука при относительно низких температурах среды возможна только при наличии достаточных запасов пищи. Зимовка и спячка бурундука по основным показателям достаточно близки к спячке хомяков, имеющих сходные размеры и массу тела.

Полученные материалы, несомненно, расширяют представления о способности к зимней спячке относительно мелких млекопитающих

при низких (до -10°C) температурах среды. Данные могут быть использованы при сравнительном изучении зимней спячки относительно мелких, до 100 г, зимоспящих млекопитающих (хомячки, сони) и быть полезными специалистам биологам (криобиология) и медикам (криомедицина) при разработке способов консервации и хранения биологического материала.

Список литературы / References

1. Тавровский В.А., Егоров О.В., Кривошеев В.Г. и др. *Млекопитающие Якутии*. М.: Наука; 1971. 660 с. Tavrovskiy V.A., Egorov O.V., Krivosheev V.G., et al. *Mammals of Yakutia*. Moscow: Nauka; 1971. 660 p. (In Russ.)
2. Винокуров В.Н., Соломонова Т.Н. Экология и жизненный цикл Якутского бурундука (*Tamias sibiricus jacutensis* Ognev, 1936). Якутск: Изд-во ЯГУ; 2002. 122 с. Vinokurov V.N., Solomonova T.N. *Ecology and life cycle of the Yakut chipmunk (Tamias sibiricus jacutensis Ognev, 1936)*. Yakutsk: Yakut State University Publishing House; 2002. 122 p. (In Russ.)
3. Ануфриев А.И. *Механизмы зимней спячки мелких млекопитающих Якутии*. Новосибирск. Изд-во СО РАН; 2008. 157 с. Anufriev A.I. *Mechanisms of hibernation in small mammals of Yakutia*. Novosibirsk SB RAS Publishing House; 2008. 157 p. (In Russ.)
4. van Breukelen F., Martin S.L. Translational initiation is uncoupled from elongation at 18°C during mammalian hibernation. *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. 2001;281:1374–1379.
5. Van Breukelen F., Martin S.L. Reversible depression of transcription during hibernation. *Journal of Comparative Physiology B*. 2002;172(5):355–361.
6. Prendergast B.J., Freeman D.A., Zucker I., Nelson R.J. Periodic arousal from hibernation is necessary for initiation of immune responses in ground squirrels. *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. 2002;282(4):1054–1062. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00562.2001>
7. D'Alessandro A., Nemkov T., Bogren L.K., et al. Comfortably numb and back: plasma metabolomics reveals biochemical adaptations in the hibernating 13-lined ground squirrel. *Journal of Proteome Research*. 2017;16(2):958–969.
8. Wiersma M., Beuren T.M.A., de Vrij E.L., et al. Torpor-arousal cycles in Syrian hamster heart are associated with transient activation of the protein quality control system. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part B, Biochemistry & Molecular Biology*. 2018;223:23–28.
9. Ballinger M.A., Andrews M.T. Nature's fat-burning machine: brown adipose tissue in a hibernating mammal. *Journal of Experimental Biology*. 2018;221(Suppl_1):jeb162586. <https://doi.org/10.1242/jeb.162586>

10. Ануфриев А.И. Экологические механизмы температурных адаптаций млекопитающих и зимующих птиц Якутии. Новосибирск: Издательство СО РАН; 2013. 214 с.
- Anufriev A.I. *Ecological mechanisms of temperature adaptation of mammals and wintering birds of Yakutia*. Novosibirsk: SB RAS Publishing House; 2013. 214 p. (In Russ.)
11. Ануфриев А.И., Ядрихинский В.Ф. Температурная регуляция процессов зимней спячки у длиннохвостого суслика *Spermophilus undulatus Pallas, 1778*. *Принципы экологии*. 2019;8(3):12–23. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2019.9322>
- Anufriev A., Yadrinsky V. Temperature regulation of hibernation processes in long-tailed gopher *Spermophilus undulatus Pallas, 1778*. *Principy èkologii*. 2019; 8(3):12–23. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2019.9322>. (In Russ.)
12. Ануфриев А.И. Динамика и скорость роста температуры тела у зимоспящих при пробуждениях. *Принципы экологии*. 2020;9(4):3–15.
- Anufriev A. Dynamics and rate of body temperature growth in hibernators upon awakening. *Principy èkologii*. 2020;9(4):3–15. (In Russ.)
13. Слоним А.Д. Экологическая физиология животных. М.: Высшая школа; 1971. 448 с.
- Slonim A.D. *Ecological physiology of animals*. Moscow: Vysshaya shkola Publ.; 1971. 448 p. (In Russ.)
14. Калабухов Н.И. Летняя спячка сусликов (*C. fulvus* и *C. pygmaeus*). *Труды Лаборатории экспериментальной биологии Московского зоопарка*. 1929;5:163–176.
- Kalabukhov N.I. Summer hibernation of gophers (*C. fulvus* и *C. pygmaeus*). *Trudy Laboratorii eksperimental'noi biologii Moskovskogo zooparka=Proceedings of the Laboratory of Experimental Biology of the Moscow Zoo*. 1929;5:163–176. (In Russ.)
15. Kayser Ch. The physiology of natural hibernation. N.Y: Pergamon Press; 1961. 325 p.
16. 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;180:1371–1372. <https://doi.org/10.1038/1801371b0>
17. 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 tescorum*). *Canadian Journal of Zoology*. 1963; 41(6):1103–1120. <https://doi.org/10.1139/z63-087>
18. Strumwasser F. Factors in the pattern, timing and predictability of hibernation in the squirrel, *Citellus beecheryi*. *American Journal of Physiology*. 1959;196(1):8–14.
19. Pengelley E.T., Fisher K.C. The effect of temperature and rhythmic arousal of ground squirrels (*Citellus lateralis*). *Canadian Journal of Zoology*. 1961;39(1):105–120.
20. Ortmann S., Heldmaier G. Regulation of body temperature and energy requirements of hibernating Alpine marmots (*Marmota marmota*). *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. 2000;278(3):698–704.
21. Oklejewicz M., Daan S., Strijkstra A.M. Temporal organization of hibernation in wild-type and tau mutant Syrian hamsters. *Journal of Comparative Physiology B*. 2001;171(5):431–439. <https://doi.org/10.1007/s003600100193>
22. Hut R.A., Barnes B.M., Daan S. Body temperature patterns before, during, and after semi-natural hibernation in the European ground squirrel. *Journal of Comparative Physiology B*. 2002;172(1):47–58. <https://doi.org/10.1007/s003600100226>
23. Duboeuf R. *Physiological compared (Etude sur le mechanism de la thermogenèse of dusommeil chez mammifères)*. Paris; 1898. 286 p.
24. Lyman Ch. P., Willis J.S., Malan A., Wang L.C.H. *Hibernation and torpor in mammals and birds*. N.Y.-L.: Acad. press. 1982. 318 p.
25. Galster W., Morrison P.R. Gluconeogenesis in arctic ground squirrels between periods of hibernation. *American Journal of Physiology*. 1975;228(1):325–330. <https://doi.org/10.1152/ajplegacy.1975.228.1.325>
26. Willis L.S., Goldman S.S., Foster R.F. Tissue K-concentration in relation to the role of kidney in hibernation and in the cause of periodic arousal. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. 1971;39(3):437–445. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(71\)90307-0](https://doi.org/10.1016/0300-9629(71)90307-0)
27. French A.R. Allometries of the duration of torpid and euthermic intervals during mammalian hibernation: a test of the theory of metabolic control of the timing of changes in body temperature. *Journal of Comparative Physiology B*. 1985;156(1):13–19. <https://doi.org/10.1007/BF00692921>
28. Buck C.L., Barnes B.M. Effects of ambient temperature on metabolic rate, respiratory quotient, and torpor in an arctic hibernator. *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. 2000;279(1):255–262 <https://doi.org/10.1152/ajpregu.2000.279.1.R255>
29. Чунков М.М., Омаров К.З., Суrow А.В. Предварительные данные по зимней спячке хомяка Брандта (*Mesocricetus brandti*). В кн.: *Теоретические и практические аспекты действия естественной и искусственной гипотермии на организм: Тезисы докладов Всероссийской конференции, г. Махачкала, 1–3 октября 2021 г.* Махачкала; 2021. С. 26–27.
- Chunkov M.M., Omarov K.Z., Surov A.V. Preliminary data on hibernation of the Brandt's hamster (*Mesocricetus brandti*). In: *Theoretical and practical aspects of the effect of natural and artificial hypothermia on the body: Proceedings of the All-Russian Conference, Makhachkala, October 1–3, 2021*. Makhachkala; 2021, pp. 26–27. (In Russ.)
30. Ушакова М.В., Феоктистова Н.Ю., Петровский Д.В. и др. Особенности зимней спячки хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni Brandt, 1859*) из

Саратовского Заволжья. *Поволжский экологический журнал*. 2010;(4):415–422.

Ushakova M.V., Feoktistova N.Yu., Petrovski D.V., et al. Hibernation features of Evermann hamster (*Allocretilus evermanni Brandt*, 1859) in the Saratov Trans-Volga region. *Povolzhskiy Journal of Ecology*. 2010;(4): 415–422. (In Russ.)

31. Чунков М.М. Особенности экологии хомяка Радде (*Mesocricetus raddei avaricus*) в условиях изменения характера землепользования в Горном Дагестане: Дис. ... канд. биол. наук. М. 2020. 177 с.

Chunkov M.M. Ecological features of Radde's hamster (*Mesocricetus raddei avaricus*) under conditions of changing land use in Mountainous Dagestan: Diss. ... Cand. Sci, Moscow. 2020. 177 p. (In Russ.)

32. 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. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae. Ser. A, IV. Biol.* 80:1-22.

33. Heller H., Poulson T.L. Circadian rhythms-II. Endogenous and exogenous factors controlling reproduction and hibernation in chipmunks (*Eutamias*) and ground squirrel (*Spermophilus*). *Comparative Biochemistry and Physiology*. 1970;33:357–383.

34. Штильмарк Ф. Бурундук. *Охота и охотничье хозяйство*. 1968;(5):14–16.

Shtilmark F. Chipmunk. *Hunting and game management*. 1968;(5):14–16.

35. Магомедов М.-Р.Д., Омаров К.З. Интенсивность питания и энергетические потребности хомяка Радде в различные периоды жизнедеятельности. *Экология*; 1994(4):39–45.

Magomedov M.-R.D., Omarov K.Z. Nutrition intensity and energy needs of the Rade hamster in different periods of life. *Ekologiya*; 1994(4):39–45. (In Russ.)

36. Погосян А.Р. Эколого-биологический очерк малоазиатского хомяка в условиях Армянской ССР. *Изв. АН. Арм. ССР, Биол. и с.-х. науки*, 1951;(1):27–39.

Pogosyan A.R. Ecological and biological description of the Asia Minor hamster in the conditions of the Armenian SSR. *Proceedings of the Academy of Sciences of Armenian SSR, Biol. and Agr. Sciences*. 1951;(1):27–39. (In Russ.)

37. Ануфриев А.И. Организация и регуляция ритмов зимней спячки у зимоспящих различной экологической специализации. В кн.: *Теоретические и практические аспекты действия естественной и искусственной гипотермии на организм. Тезисы докладов Всероссийской конференции, г. Махачкала, 1–3 октября 2021 г.* Махачкала; 2021. С. 6–7.

Anufriev A.I. Organization and regulation of hibernation rhythms in hibernators of various ecological specializations. In: *Theoretical and practical aspects of the effect of natural and artificial hypothermia on the body: Proceedings of the All-Russian Conference, Makhachkala, October 1–3, 2021*. Makhachkala; 2021, pp. 6–7. (In Russ.)

Об авторах

АНУФРИЕВ Андрей Иванович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, <https://orcid.org/0000000312463275>, Scopus Author ID: 7003764282, SPIN: 2459-3643, e-mail: anufry@ibpc.ysn.ru

ЯДРИХИНСКИЙ Валерий Федорович, кандидат сельскохозяйственных наук, профессор

Вклад авторов

Ануфриев А.И. – разработка концепции, ресурсное обеспечение исследования, руководство исследованием, получение финансирования, редактирование рукописи; **Ядрихинский В.Ф.** – проведение исследования, методология, создание черновика рукописи

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

About the authors

ANUFRIEV, Andrey Ivanovich, Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, <https://orcid.org/0000000312463275>, Scopus Author ID: 7003764282, SPIN: 2459-3643, e-mail: anufry@ibpc.ysn.ru

YADRIKHINSKY, Valery Fedorovich, Cand. Sci. (Agr.), Professor

Authors' contribution

Anufriev A.I. – conceptualization, resources, supervision, funding acquisition, writing – review & editing; **Yadrikhinsky V.F.** – investigation, methodology, writing – original draft

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

Поступила в редакцию / Submitted 07.02.2024

Поступила после рецензирования / Revised 19.09.2024

Принята к публикации / Accepted 14.10.2024