

39. Reyes E. Rat brain γ -glutamyltranspeptidase: effect of alcohol // Res. Commun. Chem. Pathol. and Pharmacol. – 1978. – V. 21, №1. – P. 145–148.

40. Reyes E., William R., Miller W. Serum γ -glutamyltranspeptidase as a diagnostic aid in problem drinkers // Addict Behav. – 1980. – V. 5, №1. – P. 59–65.

41. Tate S.S. and Meister A. Interaction of γ -glutamyltranspeptidase with amino acids, dipeptides, and derivatives and analog glutathione // J. Biol. Chem. – 1974. – V. 249. – P. 7593–7602.

42. Vali Pasha K., Vijayan E. Glutathion and gamma-glutamyltranspeptidase in the adult female rat brain after intraventricular injection of somatostatin // Biochem. Int. – 1990. – V. 21, №2. – P. 209–217.

43. Yoshinori I., Masahiro N., Rioso O., Kiyomi S. Changes in histamine metabolism in the mouse hypothalamus induced by acute administration of ethanol // J. Neurochem. – 1985. – V. 45, №6. – P. 1880–1885.

Поступила в редакцию 29.01.2015

УДК 577.57.017.32

Механизмы зимней спячки и холодоустойчивости зимоспящих беличьих Якутии

А.И. Ануфриев

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск

Приведены материалы изучения механизмов зимней спячки беличьих Якутии в условиях естественного температурного фона. Рассмотрены три момента: ритмика зимней спячки и механизмы ее формирования; интенсивность метаболизма и механизмы ее регуляции; зимняя спячка беличьих Якутии с температурой тела ниже 0°C. У зимоспящих беличьих Якутии зимняя спячка состоит из сменяющих друг друга интервалов нормо- и гипотермии. В отличие от сородичей, обитающих в более теплом климате, период спячки продолжительнее, а максимальная длительность оцепенений выше. В состоянии гипотермии у бурундука обмен веществ снижается в 80–100 раз, у сусликов в 100–130, у сурка в 30–50 раз. Присутствует температурная зависимость метаболизма. У черношапочного сурка и двух видов сусликов минимальный уровень метаболизма в диапазоне околонулевых температур, у бурундука несколько выше. Черношапочный сурок, длиннохвостый и арктический суслики способны находиться в спячке с температурой тела ниже нуля, суслики – до –2°C, сурок – до –1°C.

Ключевые слова: зимняя спячка, суслики, сурки, бурундуки, терморегуляция, температура тела, ритмы спячки.

The report presents a study of hibernation mechanisms in Squiridae family in Yakutia in conditions of the natural temperature. The next three points are considered: the rhythm of winter hibernation and mechanisms of its forming; the intensity of metabolism and mechanisms of its regulation; winter hibernation of Squiridae in Yakutia with body temperature below zero degrees Celsius. A winter hibernation of winter-hibernating Squiridae of Yakutian consists of successive intervals of normothermia and hypothermia. Unlike the relative species living in warmer climate they have longer hibernating period and longer maximum length of the stupor duration. In a state of hypothermia, metabolism is reduced in 80–100 times in chipmunks, 100–130 times in gophers and 30–50 times in marmot. The temperature dependence of metabolism is present. The black-capped marmot and two gopher species have minimum metabolism level in the range of near zero temperatures. The chipmunk has it slightly higher. Black-capped marmot, Long-tailed and Arctic ground squirrels are capable to be in hibernation with a body temperature below zero, the ground squirrels – to 2 below zero and Black-capped marmot to 1 below zero degrees Celsius.

Key words: hibernation, gophers, groundhogs, chipmunks, thermal control, body temperature, hibernation rhythms.

В начале 80-х годов прошлого века в ИБПК СО РАН по инициативе д.б.н., проф. Н.Г. Со-

ломонова были организованы работы по изучению механизмов зимней спячки зимоспящих беличьих, обитающих в Якутии. К моменту начала исследований уже был накоплен определенный фактический материал об экологии и фи-

АНУФРИЕВ Андрей Иванович – д.б.н., г.н.с. ИБПК СО РАН, anufry@ibpc.ysn.ru

зиологии зимоспящих беличьих. Исследованиями специалистов института и кафедры зоологии СВФУ им. М.К. Аммосова были изучены основные эколого-физиологические характеристики видов. Было установлено, что численность зимоспящих беличьих имеет сезонную специфику, сроки залегания и выхода из спячки достаточно стабильны и приурочены к определенному режиму температуры среды. Численность бурундука и двух видов сусликов поддерживалась на высоком уровне благодаря использованию видами в питании продукции растениеводства и др. Определены основные экологические характеристики географических популяций видов: питание, размножение, использование территории. Исследован характер накопления жировых запасов, состав жира, обмен углеводов, изоферментный спектр ключевых ферментов [1–8]. Большинство вопросов, связанных с характеристикой зимней спячки видов, оставались не изученными. Не было известно, является спячка у беличьих Якутии процессом непрерывным или чередуется с периодическими пробуждениями, поскольку еще в середине 70-х годов известный специалист по зимней спячке животных Н.И. Калабухов предполагал, что у зимоспящих беличьих Севера спячка может быть процессом непрерывным [9–10]. Было не ясно, каким образом зимняя спячка беличьих Якутии проходит в условиях глубокого промерзания горизонтов почв, месторасположения зимовочных гнезд видов.

Основным направлением исследований было выявление механизмов, позволяющих зимоспящим беличьих Якутии зимовать в условиях непосредственной близости вечномерзлого грунта, когда большая часть периода зимней спячки проходит при температурах ниже точки замерзания воды. Соответственно был очерчен круг задач, способствовавших достижению цели. К ним относились: характеристика специфических видовых особенностей процесса перезимовки, выявление механизмов регуляции уровня метаболизма и температуры тела, особенностей формирования ритмов зимней спячки, продолжительности и соотношения частей спячки у разных видов, энергозатраты на части составляющие спячку, влияние флуктуаций факторов среды на ход и ритмику процесса.

В представленном сообщении приведены материалы изучения механизмов зимней спячки беличьих Якутии в условиях естественного температурного фона будут рассмотрены три ключевых момента: ритмика зимней спячки и механизмы ее формирования; интенсивность метаболизма и механизмы ее регуляции; зимняя спячка беличьих Якутии с температурой тела ниже 0°C.

Материал и методики исследований

Исследования проводились с использованием следующих методических подходов: об уровне метаболизма судили по потреблению кислорода, используя разработанный вариант методики исследования газообмена в открытой системе [11–12]. Ритмы зимней спячки и температуру тела животных исследовали при помощи непрерывной регистрации температуры тела при помощи имплантируемых в различные части тела, изначально, терморезисторов [13], затем с применением цифровых приборов [14]. Животных для исследований отлавливали в их естественных местообитаниях: длиннохвостых сусликов (*S. undulatus* Pallas, 1778) и сибирских бурундуков (*T. sibiricus jacutensis* Ognev, 1935) в окрестностях г. Якутска, черношапочных сурков (*M. camtschatica* Pallas, 1811) и арктических сусликов (*S. parryi* Richardsons, 1827) в Верхоянье. Экспериментальные исследования проводились в виварии ИБПК СО РАН в окрестностях г. Якутска.

Ритмика зимней спячки и механизмы ее формирования

Зимняя спячка грызунов включает два основных компонента: продолжительные оцепенения со значительным снижением метаболизма и температуры тела и относительно короткие периоды гомойотермного состояния. При периодических пробуждениях животные могут либо принимать пищу (хомяки и бурундуки), либо вообще обходиться без нее (суслики и сурки). У них выводятся из организма только жидкие экскременты или жидкие, и твердые. Существует ряд гипотез, с определенной долей вероятности объясняющих прерывистость спячки, тем не менее, природа, роль и соотношение эндогенных и экзогенных факторов в формировании ритмов зимней спячки окончательно не определены [15]. С переходом зимоспящих животных к норной жизни и потерей связи с поверхностью почвы количество воздействующих на них внешних факторов, синхронизирующих эндогенные ритмы с экзогенными, значительно снижается. Исчезает периодизм освещенности, температуры и влажности воздуха. Основными факторами, позволяющими синхронизировать эндогенные ритмы с сезонными изменениями внешней среды, по крайней мере, для зимоспящих грызунов северо-востока Сибири, остаются лишь температура, и, в меньшей степени, атмосферное давление и влажность почвы. Отсутствие внешних синхронизаторов вызывает изменения в организации суточных ритмов. Животные переходят на свободно текущие суточные ритмы сна – бодрствования [16].

В естественной среде переход зимоспящих беличьих Якутии к норной жизни, а затем к спячке происходит обычно после выпадения снега и установления отрицательных суточных температур. У сибирского бурундука и длиннохвостого суслика в Центральной Якутии этот период приходится обычно на первую половину октября, но в пределах ареалов видов эти сроки колеблются на 2–4 недели.

По нашим наблюдениям, бурундуки переходят к норной жизни несколько раньше, чем длиннохвостые суслики на общей территории обитания. Арктический (берингийский) суслик и черношапочный сурок, обитающие в более суровых климатических условиях горной тундры, уходят с поверхности почвы в более ранние сроки: в конце сентября – начале октября. В теплую осень длиннохвостый суслик не теряет связи с поверхностью почвы до конца октября, а отдельные выходы их из нор зарегистрированы нами в первой половине ноября. Процесс перехода зимоспящих животных от гомеотермии к гетеротермии и гипотермии продолжителен во времени и сопровождается короткими многократными понижениями температуры тела и уровня метаболизма. У длиннохвостого, арктического сусликов и черношапочного сурка в эксперименте первые случаи гипотермии отмечены в начале октября, у бурундуков – в начале ноября. Периоды гипотермии постепенно нарастают, достигая максимума в феврале–марте, затем их продолжительность уменьшалась (рис. 1–4). Существуют видовые особенности протекания зимней спячки, состоящие в разной продолжительности интервалов гипотермии и в сро-

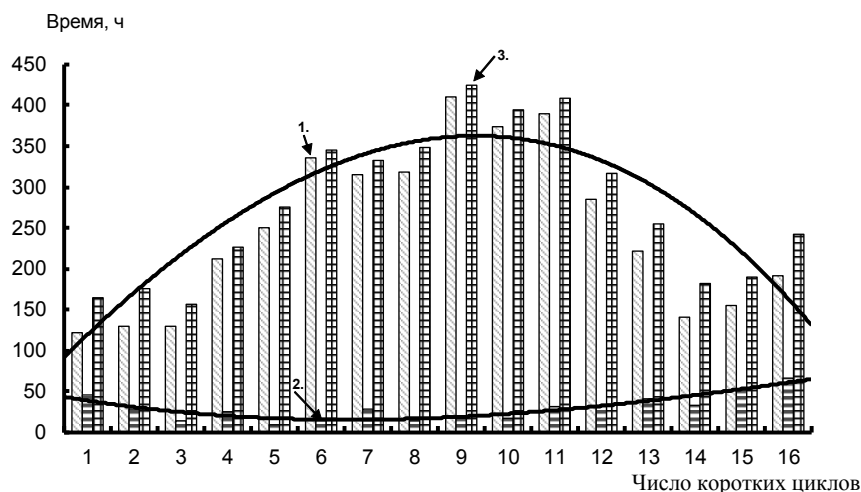


Рис. 1. Периодичность оценок и пробуждений у длиннохвостого суслика в период спячки (4670 ч) с 7 октября по 25 апреля. 1 – гипотермия; 2 – гетеротермия; 3 – продолжительность короткого цикла (гипотермия+гетеротермия)

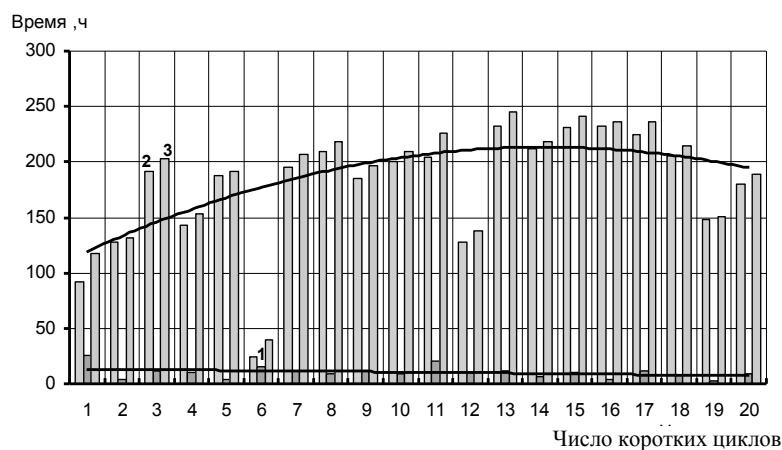


Рис.2. Число и продолжительность коротких циклов спячки у бурундука во время зимовки с 21 ноября по 20 апреля: 1 – гипотермия; 2 – нормотермия; 3 – продолжительность короткого цикла

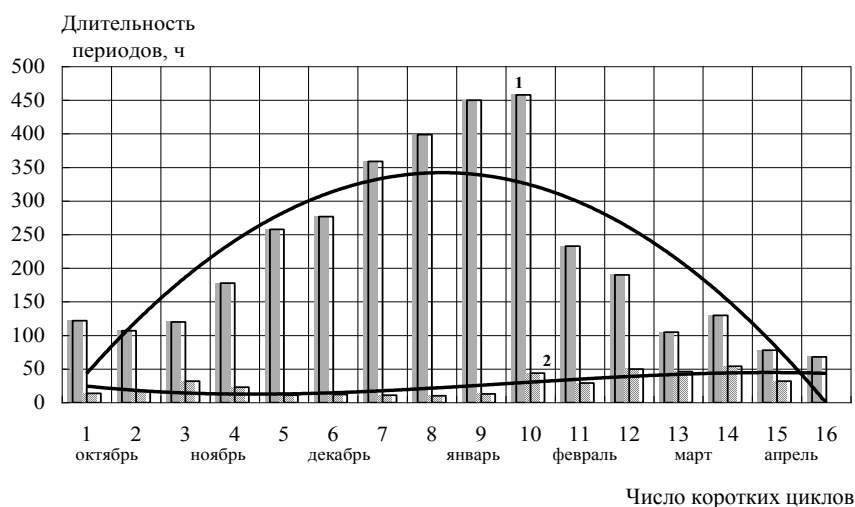


Рис. 3. Периодичность оценок и пробуждений у черношапочного сурка на протяжении периода зимней спячки (4375 ч) с 12 октября по 12 апреля: 1 – гипотермия; 2 – пробуждения

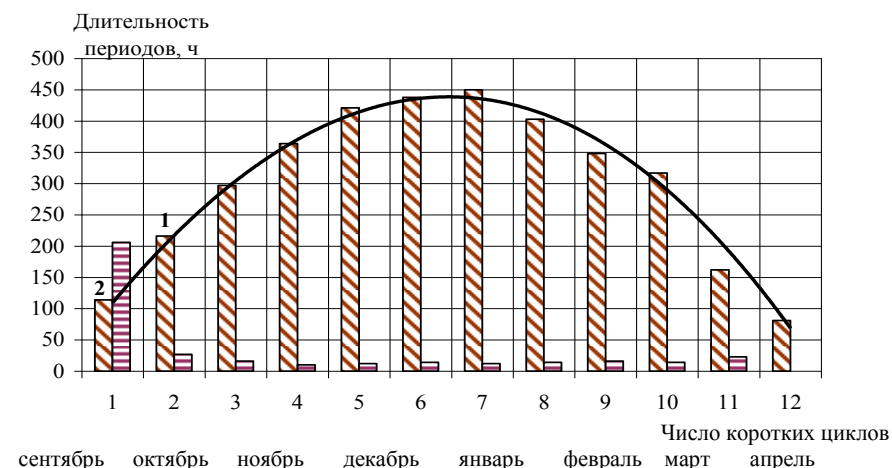


Рис. 4. Периодичность оцепенений и пробуждений у арктического суслика на протяжении зимней спячки: 1 – оцепенения; 2 – пробуждения

ках наступления спячки. Первые периоды понижения температуры тела кратковременны и были чаще приурочены к ночному времени суток. Затем длительности гипотермии постепенно увеличивались, животные прекращали принимать пищу, при пробуждениях выводили только жидкие экскременты. После двух–трех первых коротких периодов оцепенения зверьки приобретали способность находиться в гипотермии с температурой тела, незначительно превышающей температуру среды в положительной области значений. При отрицательных температурах среды градиент температур «тело–среда» постепенно возрастал.

У бурундука, в отличие от сусликов и сурков, процесс впадения в спячку более растянут во времени. На протяжении первой половины зимы они периодически впадали в гипотермию, чередуя непродолжительные оцепенения с периодами (3–5 сут) нормотермии. Глубокая спячка у бурундуков чаще начиналась с конца декабря, а у некоторых даже с января (рис. 2). После окончания спячки в конце марта – начале апреля, при переводе животных в помещение с естественным световым днем, суточные ритмы восстанавливались. Анализ продолжительностей временных составляющих спячки у животных разных видов семейства беличьих показал (табл. 1),

что максимальная продолжительность гипотермии в зоне оптимальных температур у арктического суслика составляла 453 ч (18,86 сут), у длиннохвостого – 412 ч (17,16 сут), у сибирского бурундука – 229 ч (9,54 сут) [12, 17].

У черношапочного сурка периоды гипотермии были еще продолжительнее 20,5–22 сут. Наибольшая продолжительность периодов гипотермии у сурка была отмечена в феврале–марте при температурах среды $-2...-3^{\circ}\text{C}$. У взрослой самки до 16,5, у годовалого самца 17, у сеголетков до 22 сут [18–19]. Отметим, что у европейских (аль-

пийских) сурков (*M. marmota*) максимальная продолжительность гипотермии на протяжении зимовки не превышает 19 сут, а у европейского суслика

(*S. citellus*) не более 14 сут [20–21]. У черношапочного сурка продолжительность залегания в спячку после спонтанного пробуждения происходит в течение суток (с температурой тела $32-36^{\circ}\text{C}$ до $1-2^{\circ}\text{C}$), пробуждение 4–6 ч, причем у более мелких зверьков и время пробуждения и время впадения в спячку значительно короче [22]. Зависимость продолжительности гипотермии от величины и массы животных, даже в пределах одного вида, отмечалась ранее [23–24].

Продолжительности гомойотермных периодов у каждого вида на протяжении зимы были относительно постоянными. У арктического и длиннохвостого сусликов отсутствовали достоверные различия по этому показателю. У бурундуков, уступающих по размерам и массе тела сусликам, длительности частей пробуждения были заметно короче. Максимальная продолжительность гипотермии у зимоспящих животных была тем выше, чем больше масса и размеры тела. Наблюдения за спячкой 14 особей трех видов беличьих на протяжении 3 тыс. ч показали, что время их пребывания в гипотермии

Таблица 1

Средняя продолжительность основных компонентов спячки

Вид	Фаза процесса, ч			
	разогревание	нормотермия	залегание	гипотермия
Бурундук	$3,22 \pm 0,13(36^*)$	$11,45 \pm 0,46(36)$	$5,25 \pm 0,21(36)$	$135,83 \pm 9,47(36)$
Длиннохвостый суслик	$4,9 \pm 0,08(79)$	$14,65 \pm 1,48(79)$	$10,56 \pm 0,29(79)$	$235,5 \pm 11,58(79)$
Арктический суслик	$4,9 \pm 0,17(22)$	$15,26 \pm 1,8(22)$	$9,8 \pm 0,49(22)$	$265,24 \pm 26,03(22)$

* Число измерений.

Таблица 2

Продолжительности компонентов спячки у 3 видов беличьих на протяжении 3 тыс. ч наблюдений

Показатель	Вид		
	бурундук	арктический суслик	долгохвостый суслик
Продолжительность гипотермии за спячку, ч	2278,33±142,75 (3*)	2252,0±231,59 (3)	2389,56±55,39 (8)
Продолжительность гетеротермии за спячку, ч	142,83 ± 11,83 (3)	95,5±11,18(3)	140,56±21,69(8)
Макс. продолжительность гипотермии, ч	212,33 ± 23,8 (3)	430,0±18,5(3)	392,7±13,17(8)
Макс. продолжительность гетеротермии, ч	18,0 ± 1,25 (3)	53,5±23,92(3)	29,25±9,29(8)
Гипотермия, %	94,2	95,04	94,5
Гетеротермия, %	5,8	4,96	5,5

* Число животных.

Таблица 3

Характеристика ритмов зимней спячки у черношапочных сурков

Показатель	Самец 1		Самец 2		Самка	
	гипотермия	пробуждение	гипотермия	пробуждение	гипотермия	пробуждение
Средняя продолжительность спячки, ч	220,75±33,25	26,53±4,06	185,6±25,22	18,4±2,34	215,12±29,81	19,6±2,77
Min-Max, ч	68–458	10–54	39–447	8–48	32–439	7–44
Число периодов, шт.	16	15	20	19	17	16
Общая продолжительность, ч	3532	398	3712	350	3657	294
Общая продолжительность, %	89,87	10,12	91,38	8,61	92,55	7,44

составляет 94–95%. Бурундуки пробуждались чаще сусликов, но продолжительность пробуждений у них заметно короче, и, в конечном итоге, общее время нахождения в гипотермии у бурундуков и сусликов в период глубокой спячки оказалось близким по абсолютной величине (табл. 2, [15]).

У черношапочных сурков продолжительность периодов нормотермии была несколько выше, чем у сусликов и бурундука (табл.3, рис.3). Это связано с более крупными размерами и массой тела сурков, поскольку разогревание и остывание у животных большей массы занимают больше времени.

На основании изложенных выше материалов о ритмике периодов гипо- и нормотермии нами выделены общие и видовые особенности ритмов зимней спячки у северных видов зимоспящих. У зимоспящих беличьих Якутии, как и у зимоспящих беличьих более низких широт, зимняя спячка состоит из периодически повторяющихся и сменяющих друг друга интервалов нормо- и гипотермии. Всю спячку условно можно разделить на три части:

1) залегание, состоящее из нескольких коротких периодов гипотермии, сопровождающихся постепенным снижением уровня метаболизма и возрастанием продолжительности оцепенений;

2) период глубокой спячки, характеризующийся минимальным уровнем метаболизма, максимальной продолжительностью периодов оцепенения;

3) окончание спячки, сопровождающееся уменьшением периодов гипотермии и возрастанием уровня метаболизма.

Интенсивность метаболизма и механизмы ее регуляции

Механизмы метаболического подавления во время гибернации мало изучены. Во время входа или выхода из гибернации изменениям температуры тела предшествуют изменения в потреблении кислорода, сердечных, дыхательных ритмов и церебрального кровотока. Все это доказывает активную регуляцию метаболизма, несмотря на влияние температуры [25–27], и подтверждает гипотезу, что парасимпатическое равновесие контролирует вхождение в спячку и ее протекание, а сдвиг равновесия провоцирует пробуждение [28–30]. Уровень метаболизма у животных в состоянии оцепенения понижается до $1/10 \div 1/100$ уровня у активных зверьков [31–32]. Во время гибернации арктических сусликов потребление кислорода сокращается от 1,0 до 0,01 млО₂ / г·ч [26,33].

Период зимней спячки у беличьих Якутии составляет от 180 до 200 сут. На протяжении спячки происходит снижение массы животных с постепенным нарастанием уровня метаболизма. В табл. 4 приведены материалы об уровне потребления кислорода и изменении массы тела у отдельного суслика (взрослая самка) в разные месяцы перезимовки. В начале спячки уровень обмена снижается, затем начинается его рост. За пять месяцев наблюдений животное потеряло

Потребление кислорода у длиннохвостого суслика в разные периоды зимней спячки при -2°C

Показатель	Период наблюдения				
	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март
Потребление кислорода, мл/г·ч	$0,128 \pm 0,01(7^*)$	$0,067 \pm 0,007(6)$	$0,07 \pm 0,003(6)$	$0,081 \pm 0,001(5)$	$0,087 \pm 0,003(3)$
Потребление кислорода, мл/жив.ч	0,093	0,045	0,045	0,048	0,049
Масса животного, г	727	673	618	596	567
Температура тела, $^{\circ}\text{C}$	3,6	2,8	2,3	2,4	1,6

* Число измерений.

22% от стартовой массы, относительный уровень потребления кислорода возрос на 28%. С потерей массы тела у животных относительный уровень обмена веществ изменяется сильнее, чем абсолютный.

Исследована температурная зависимость метаболизма находящихся в состоянии гипотермии двух видов сусликов, черношапочного сурка и сибирского бурундука. У всех исследованных зимоспящих беличьих определена зависимость уровня метаболизма от температуры окружающей среды [12, 15–17, 34–38].

При изменении температуры в положительную или отрицательную сторону животные реагировали в течение 5–10 мин. При изменении температуры от 0 до 5° и от 0 до -5° заметно увеличивалась частота дыхания, возрастало потребление кислорода (рис.5), но пробуждений отмечено не было. При температурах внешней среды -5° , -4° , -3° , -2° , -1° , 0° , 2° , 4° , 6° , 8° потребление кислорода у длиннохвостого суслика было ниже, чем у зверьков в летнее время, соответственно, в 8,3; 11,3; 20; 30; 44,7; 131,7; 72,1; 34,7; 12,8; 3,7 раза. Минимальный уровень обмена у длиннохвостого суслика в состоянии оцепенения отмечен при температурах, близких к околонулевым значениям – $0,0137 \pm 0,0012$ мл $\text{O}_2/\text{г}\cdot\text{ч}$. При таком уровне метаболизма частота сердечных сокращений не превышала 2–4 ударов в минуту. У длиннохвостого суслика в гипотермии происходила активная регуляция уровня метаболизма в зависимости от темпера-

туры окружающей среды. При температурах среды от -2 до $3-4^{\circ}\text{C}$ изменения уровня потребления кислорода незначительны (минимальный обмен), вне данного интервала интенсивность метаболизма увеличивалась. У арктического суслика выявлена сходная зависимость уровня метаболизма от температуры окружающей среды (рис.6). Минимальный обмен составлял $0,0157 \pm 0,001$ мл $\text{O}_2/\text{г}\cdot\text{ч}$ при температурах, близких к 0° , при изменении температуры в положительную либо отрицательную сторону потребление кислорода возрастало. У черношапочного сурка исследована температурная зависимость потребления кислорода в диапазоне температур от -3 до 6°C . Минимальный обмен зарегистрирован при температурах, близких к 0° , составлял в среднем $0,024 \pm 0,004$ мл $\text{O}_2/\text{г}\cdot\text{ч}$. При снижении или повышении температуры внешней среды также отмечен рост уровня потребления кислорода (рис.7). Проведено изучение температурной зависимости уровня метаболизма у гибернирующих бурундуков массой от 70 до 100 г. Прослежена динамика потребления кислорода в интервале температур от -6 до 10°C . Минимальное потребление кислорода, отмеченное при $3-5^{\circ}$, составляло $0,042 \pm 0,0017$ мл $\text{O}_2/\text{г}\cdot\text{ч}$. Снижение внешних температур вызывало резкий, почти линейный рост потребления кислорода. При -5°C потребление кислорода возрастало в 5 раз по сравнению с минимальным уровнем. При повышении температуры отмечен более плавный рост уровня метаболизма (рис.8).

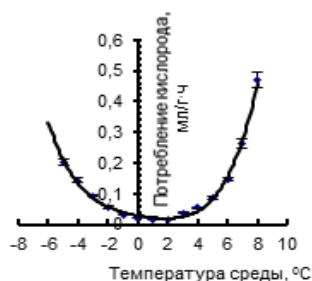


Рис. 5. Температурная регуляция метаболизма у длиннохвостого суслика в период зимней спячки

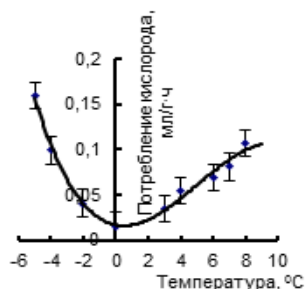


Рис. 6. Температурная регуляция метаболизма у арктического суслика в период зимней спячки

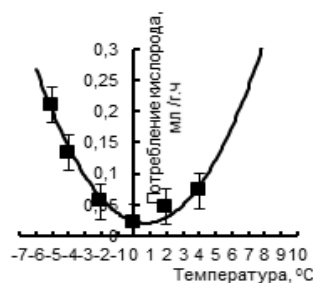


Рис. 7. Температурная зависимость регуляции уровня метаболизма у черношапочного сурка в спячке

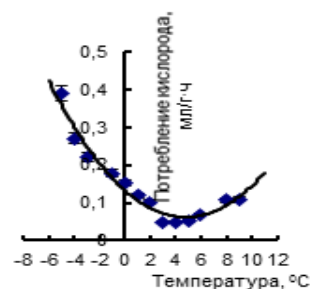


Рис. 8. Температурная зависимость регуляции уровня метаболизма у сибирского бурундука в спячке

Характер зависимости потребления кислорода от температуры среды у зимоспящих беличьих указывает на активную регуляцию уровня метаболизма и температуры тела в состоянии гипотермии. Для всех четырех зимоспящих видов беличьих северо-востока Сибири минимальный уровень обмена зарегистрирован в диапазоне температур от -1 до 5°C . При повышении или снижении температуры увеличивались энергозатраты на поддержание температуры тела. Если сравнивать относительные показатели минимального обмена, то на единицу массы тела меньше всех потребление кислорода у сусликов. Сравнение снижения уровня потребления кислорода в спячке по сравнению с активным состоянием у разных зимоспящих видов беличьих дает следующую картину: у бурндука обмен веществ снижается в 80–100 раз, у сусликов в 100–130, у сурка в 30–50 раз. Чем ниже масса тела, тем выше должен быть относительный уровень метаболизма. Но у сусликов уровень обмена оказался ниже, чем у остальных видов. Возможно, с этим связана способность сусликов находиться в спячке с отрицательной температурой периферических частей тела.

Зимняя спячка беличьих Якутии с температурой тела ниже 0°C

До последнего времени было известно, что среди млекопитающих лишь представители двух зимоспящих видов беличьих способны находиться в состоянии гипотермии с температурой тела ниже 0°C . Это длиннохвостый (*S. undulatus* Pallas, 1778) и берингийский (арктический) (*S. parryi* Richardson, 1827) суслики. Зимняя спячка длиннохвостого суслика с температурой тела ниже нуля отмечена в ряде публикаций [15, 35, 36, 39–43]. Имеются наблюдения о спячке арктического суслика с температурой тела ниже нуля [33, 44–46]. Лишь совсем недавно было установлено, что и черношапочный сурок (*Marmota camchatica* Pallas, 1811) на северо-востоке Сибири, в Якутии, во время зимней

спячки в периоды гипотермии способен поддерживать метаболизм при температурах тела около и даже ниже 0°C [17, 47].

Перед началом зимней спячки у сурков, как и у других видов зимоспящих беличьих, происходит ряд изменений в экологии и поведении, внешним проявлением которых являются: изменение ритмов суточной активности – снижается локомоторная деятельность; уменьшается, а затем прекращается прием пищи; зверьки достигают максимальной годовой массы; возрастает абсолютная и относительная продолжительность сна; понижается температура тела, снижается предпочитаемая температура среды [16]. Черношапочные сурки в естественных условиях в период зимовки до 250–270 сут проводят в норе, переходят к норной жизни во второй половине сентября, выходят на поверхность почвы со второй половины мая [48]. В течение августа–сентября среднесуточная температура тела сурков постепенно понижается (табл. 5). Первые сильные понижения температуры тела отмечены в конце сентября. Температура тела снижалась до $32\text{--}34^{\circ}$. В первой половине октября в ночные часы температура тела доходила до 13° на фоне резкого снижения среднесуточной температуры тела (табл. 6). Этот период, с конца сентября до середины октября, в сущности, уже является началом зимней спячки. Зверьки становятся малоподвижными, большую часть суток проводят в состоянии сна, в позе свернувшись «калачиком»: голова прижата к задним лапам, а хвост закрывает голову. Начало спячки характеризовалось относительно кратковременными постепенно нарастающими понижениями температуры тела. «Глубокая» спячка с продолжительными (до 6–8 сут) периодами гипотермии наступала в начале ноября.

Усредненная температура тела одного из сурков на протяжении сезона зимней спячки изменялась так: сентябрь ($35,30 \pm 0,067^{\circ}\text{C}$), октябрь ($27,85 \pm 0,35^{\circ}\text{C}$), ноябрь ($10,14 \pm 0,32^{\circ}\text{C}$), декабрь ($6,80 \pm 0,29^{\circ}\text{C}$), январь ($3,72 \pm 0,28^{\circ}\text{C}$), февраль ($2,37 \pm 0,25^{\circ}\text{C}$), март ($7,93 \pm 0,43^{\circ}\text{C}$), апрель

Таблица 5

Среднесуточная температура тела у представителей трех видов беличьих перед наступлением сезона зимней спячки

Вид/период		Август			Сентябрь		
		5	15	25	5	15	25
Арктический суслик	$M \pm m$	$37,23 \pm 0,23^*$	$37,0 \pm 0,10$	$36,92 \pm 0,15$	$35,85 \pm 0,18$	$35,56 \pm 0,21$	$34,83 \pm 0,27$
	Min–Max	35,5–39,0	36,0–38,0	36,0–38,0	34,0–37,0	34,0–37,5	30,5–36,5
Длиннохвостый суслик	$M \pm m$	-	-	$38,08 \pm 0,060$	$36,75 \pm 0,095$	$36,27 \pm 0,13$	$35,97 \pm 0,23$
	Min–Max	-	-	37,5–38,5	36,0–37,5	34,5–37,5	34,0–37,5
Черношапочный сурок	$M \pm m$	$36,71 \pm 0,19$	$35,96 \pm 0,22$	$36,33 \pm 0,19$	$35,85 \pm 0,19$	$35,29 \pm 0,23$	$33,77 \pm 0,47$
	Min–Max	35,5–38,5	34,5–38,0	35,0–38,0	34,0–37,5	32,5–36,5	27,5–36,0

* 24 измерения в сутки.

(21,89±0,53)°C. У второго сурка температура тела изменялась сходным образом. Наиболее низкие температуры тела в первый год наблюдений, до 0°C, отмечены у крупного самца 1 с января по март. У самца 2 температура тела опускалась до 0,5°C. При периодических пробуждениях температура тела животных поднималась до 35–36°C, пробуждения занимали относительно непродолжительное время. Вполне возможно, что периферические части тела у черношапочных сурков (под кожей и конечности) имели температуру ниже нуля, в периоды, когда температура в полости тела опускалась до нулевых значений. При наблюдении за температурой тела сурка 2 в зимний период 2011/12 г. установлено, что при снижении температуры среды ниже –8°C температура тела понижалась до значений ниже 0°C. В течение четырех месяцев температура сурка в периоды гипотермии имела отрицательные значения, минимальные до –1°C отмечены в периоды с наиболее низкими температурами среды (январь–февраль). В декабре и марте минимальные температуры были –0,5°C. При этом отмечено изменение ритма спячки сурка по сравнению с предыдущим годом. Это выражалось в уменьшении продолжительности периодов гипотермии в спячке при температурах ниже –8°C.

Арктический суслик в Якутии не имеет глубоких и теплых убежищ, углубленность нор до 80–100 см, и зимняя спячка, почти на всем ее протяжении, проходит при температурах среды ниже 0°C. Начало зимней спячки млекопитающих обычно связывают с их исчезновением из природных биотопов [32]. Но время начала залегания животных в спячку с понижением температуры тела в естественной среде определить невозможно. Так, арктический суслик в природных биотопах в Верхоянье исчезает в начале октября. Экспериментальные наблюдения показывают, что с середины октября температура тела зверьков периодически понижается до 25–30°C на фоне плавного снижения среднесуточной температуры тела. Отметим, что общее снижение температуры тела арктических сусликов начинается уже в августе. За полтора месяца, предшествующих спячке, среднесуточная температура тела зверьков понижалась на 2–3°C, возрастал диапазон ее суточных изменений (табл.5).

Среднесуточная температура тела у одного из арктических сусликов на протяжении сезона зимней спячки изменялась так: сентябрь 720(35,6±0,04)°C; октябрь 744(23,4±0,53)°C; ноябрь

720(5,3±0,34)°C; декабрь 744(1,94±0,25)°C; январь 744(–0,08±0,18)°C; февраль 670(0,89±0,30)°C; март 744(4,47±0,44)°C; апрель 161(23,01±1,64)°C. У суслика 1 минимальная температура тела в ноябре была 0°C, в декабре –0,5°C, в январе, феврале, марте до –2°C, в апреле, перед окончанием спячки –0,5°C. У 2 суслика температура тела ниже нуля также была отмечена с декабря по апрель (табл.6). У суслика 1 периоды гипотермии уже явно различались в середине–конце сентября. Этот зверек залег в спячку на 8–10 сут раньше. В период спячки температура тела у него была ниже, а продолжительность периодов с пониженной температурой больше. С приближением весны у обоих сусликов при пробуждениях температура тела стала подниматься до 37,5–38,0 °C, в то время как в период, который мы называем «глубокая спячка», это декабрь–март, во время спонтанных пробуждений зверьки разогревались в основном до 36,5°C. При низких положительных температурах среды, в начальный период спячки, градиент температур «среда–животное» составлял менее 1°C. С понижением температуры среды до отрицательных значений, –1...–3°C, температура тела зверьков снижалась до околонулевых значений. При температурах окружающей среды –4...–5°C температура тела животных на протяжении периодов гипотермии была –1,0...–1,5°C, при более низких температурах среды понижалась до –1,5...–2°C.

На протяжении периода оцепенения температура тела изменялась так: после очередного спонтанного пробуждения температура тела зверька монотонно, на протяжении 20–24 ч снижалась, достигала отрицательных значений и поддерживалась на таком уровне до следующего пробуждения. Длительность разогревания зверьков во время пробуждений в основном не превышала 4–6 ч, за этот период температура тела зверьков с –2°C, повышалась до 35–37°C. Процесс вхождения в спячку, снижение температуры тела, составлял 16–24 ч. Отметим, что в наших наблюдениях температура тела гибернирующего суслика не опускалась ниже –2°C, даже при температурах среды –8,5°C [46]. При наблюдении за североамериканским подвидом арктического суслика (*S. parryi kennicottii*) внутри брюшной полости была зарегистрирована температура –2,9° [45]. У этого же подвида арктического суслика, как позднее показали К. Бук и Б. Барнес [33], в брюшной полости при температурах среды –8°C, температура тела не понижалась ниже –1°C, при температуре среды –16°C намечалась тенденция к росту температуры тела.

Изменения температуры тела у длиннохвостого суслика 1 на протяжении периода спячки

* n(M± m); n – число измерений.

Таблица 6

Среднесуточная температура тела у трех видов зимоспящих белчих на протяжении периода зимней спячки

Период/особь		Суслик арктический		Суслик длиннохвостый		Сурок черношапочный		
						2010/11 г.		2011/12 г.
		1	2	1	2	1 ♂	2 ♂	2 ♂
Сентябрь	n*	720	720	313	652	330	330	722
	$M \pm m$	35,61±0,04	36,6±10,036	36,91±0,058	36,36±0,044	35,30±0,067	36,12 ±0,058	34,89±0,058
	Min–Max	29,0 – 38,0	33,5 – 38,5	34,13 – 38,75	32,5 – 38,5	32,0 – 37,5	32,5 – 38,0	22,5 – 37,5
Октябрь	n	744	744	496	744	744	744	744
	$M \pm m$	23,39±0,53	28,01±0,48	29,35±0,058	34,18±0,14	27,85±0,35	34,75± 0,093	22,41–0,42
	Min–Max	2,5 – 38,0	2,0 – 38,0	1,5 – 39,38	22,0 – 38,5	7,5 – 36,5	21,5 – 38,0	6,5 – 37,5
Ноябрь	n	720	720	480	720	720	720	720
	$M \pm m$	5,26±0,34	23,50±0,57	3,83±0,40	23,83±0,41	10,14±0,32	16,74 ±0,36	7,30±0,28
	Min–Max	0,0–38,0	2,0 – 38,5	–0,31 – 35,5	7,5 – 36,5	4,0 – 36,0	8,0 – 37,0	1,0 – 35,0
Декабрь	n	744	744	496	744	744	744	744
	$M \pm m$	1,94±0,25	4,68±0,35	1,31±0,30	23,81±0,42	6,80±0,29	10,92 ±0,29	3,39±0,28
	Min–Max	–0,5 – 36,5	–0,5 – 36,5	–1,06 – 35,81	8,5 – 36,5	1,0 – 35,5	4,5 – 36,5	–0,5 – 35,0
Январь	n	744	744	496	744	744	744	744
	$M \pm m$	–0,08±0,18	2,38±0,29	0,17±0,31	18,39±0,46	3,72± 0,28	5,43 ±0,27	2,028±0,27
	Min–Max	–2,0 – 36,5	–0,5 – 36,5	–2,06 – 36,0	7,5 – 36,5	0,0 – 36,0	1,0 – 36,0	–1,0 – 35,0
Февраль	n	672	672	464	672	672	672	696
	$M \pm m$	0,89±0,30	1,37±0,27	0,38±0,30	3,13±0,28	2,37± 0,25	3,92 ±0,31	1,94±0,28
	Min–Max	–2,0 – 37,0	–1,5 – 36,5	–2,0 – 35,69	0,0 – 36,5	0,0 – 35,0	0,5 – 35,5	–1,0–35,0
Март	n	744	744	496	744	744	744	744
	$M \pm m$	4,48±0,44	0,97±0,25	0,72±0,31	1,90±0,26	7,93± 0,43	5,30± 0,33	2,92±0,30
	Min–Max	–2,0 – 37,5	–1,5 – 36,5	–1,62 – 36,06	–0,5 – 36,5	0,0–35,0	1,0 – 35,5	–0,5 – 35,5
Апрель	n	720	720	480	720	720	720	720
	$M \pm m$	23,01±1,16	9,19±1,18	11,83±0,77	31,76±0,74	21,89± 0,53	20,10± 0,55	12,81±0,55
	Min–Max	–0,5 – 38,0	–0,5–38,0	–1,06–38,88	0,5 – 39,0	3,0 – 39,0	4,0 – 39,0	0,5 – 38,5
Май	n	–	–	362	744	744	744	567
	$M \pm m$	–	–	37,60±0,041	37,89±0,03	36,40±0,038	37,40±0,035	36,47±0,023
	Min–Max	–	–	35,63 – 39,38	35,5 – 40,5	33,0 – 38,5	35,0 – 39,5	34,5 – 38,0

n – число измерений.

и перед ее наступлением сходны с таковыми у арктического суслика и у черношапочного сурка (табл. 5–6). Периоды оцепенения в начале зимы непродолжительны, в декабре–январе они достигают максимальной продолжительности и поддерживаются на таком уровне до середины марта, затем длительность оцепенений постепенно сокращается. В начале апреля животные переходят к гомойотермии, в сроки, совпадающие с выходом зверьков из спячки в природе. Температура тела сусликов на протяжении всего процесса изменялась в соответствии с изменениями температуры окружающей среды. При температурах среды –3...–5°C температура тела длиннохвостых сусликов в межлопаточной области под кожей, а также внутри брюшины на протяжении периодов гипотермии понижалась до значений ниже 0°C, минимальная была не ниже –2°C. У длиннохвостых сусликов максимальная длительность оцепенений была немногим меньше, чем у арктических [15].

У второго длиннохвостого суслика до середины января спячка проходила в условиях

окружающих температур 4–6°C, затем температуру понизили до –2...–4°C. Спячка грызуна при относительно высоких положительных температурах среды характеризовалась высокой температурой тела и частыми спонтанными пробуждениями. При снижении температуры внешней среды до минусовых величин температура тела понизилась до значений ниже 0°C, а продолжительность периодов гипотермии возросла с 1–3 до 12–14 сут. Следовательно, пониженные температуры среды с более низкой температурой тела, до определенного предела, способствуют росту продолжительности оцепенений, что в свою очередь сокращает энергозатраты в спячке. И в ранних исследованиях [35–36], и в материалах, приведенных в данном сообщении, температура тела длиннохвостого суслика в состоянии гипотермии не опускалась ниже –2°C.

Спячка черношапочного сурка, арктического и длиннохвостого сусликов с температурой тела ниже 0°C является естественной адаптацией животных к условиям среды в период перезимовки, что позволяет видам выживать в окру-

жении глубоко промерзающих почв. Способность черношапочных сурков, арктических и длиннохвостых сусликов поддерживать метаболизм при отрицательных температурах тела, возможно, является важнейшим фактором успешности зимовки видов в условиях низких отрицательных окружающих температур.

Литература

1. Ларионов П.Д. Экологические наблюдения над якутским длиннохвостым сусликом // Зоол. журн. – 1943. – Т.22, вып. 2. – С. 234–246.
2. Ларионов П.Д. Мелкие грызуны Мегино-Кангаласского района и их стадияльное распределение // Уч. записки ЯГУ. – 1954, вып. 3. – С. 69–92.
3. Лабутин Ю.В., Соломонов Н.Г. Плодовитость в некоторых популяциях длиннохвостого суслика Якутии // Уч. записки ЯГУ. – 1967. – Вып. 17. – С. 54–58.
4. Винокуров В.Н. Опыт изучения некоторых эколого-морфологических особенностей длиннохвостых сусликов Якутии: дис. ...к.б.н. – Томск, 1970. – 136 с.
5. Тавровский и др. Млекопитающие Якутии / В.А. Тавровский, О.В. Егоров, В.Г. Кривошеев и др. – М.: Наука, 1971. – 660 с.
6. Соломонов Н.Г. Очерки популяционной экологии грызунов и зайца-беляка в Центральной Якутии. – Якутск, 1973. – 248 с.
7. Соломонов Н.Г. Сезонные аспекты экологии и физиологии грызунов и зайца-беляка в Центральной Якутии // Эколого-биологические исследования высоких широт. – Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1976. – С.3–14.
8. Винокуров В.Н., Ахременко А.К. Популяционная экология длиннохвостых сусликов Якутии. – Якутск, 1982. – 164 с.
9. Калабухов Н.И., Попков А.Ф., Шейкина Н.В. Изменчивость некоторых эколого-физиологических признаков у разных популяций сибирского длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus* Pall.) // Экология. – 1976. – №3. – С.44–54.
10. Калабухов Н.И., Попков А.Ф., Сердюк В.А. и др. Адаптивное значение сезонных изменений жировых запасов у грызунов семейства беличьих (Scuridae), впадающих в спячку и активных в течение года // Общая биология. – 1980. – Т.41, № 1. – С. 88–103.
11. Ахременко А.К., Ануфриев А.И. Вариант метода исследования газообмена в открытой системе. Вид и его продуктивность в ареале: тез. докл. IV Всесоюз. совещания. Ч.1. Млекопитающие (насекомоядные, грызуны). – Свердловск, 1984. – С.4–5.
12. Ануфриев А.И., Соломонова Т.Н., Турпанов А.А., Соломонов Н.Г. Экологические механизмы формирования биологических ритмов у зимоспящих семейства Sciuridae северо-востока Сибири // Экология. – 2005. – № 5. – С. 343–348.
13. Ануфриев А.И. Экспериментальное исследование экологии зимней спячки (на примере *Citellus undulatus* Pallas, 1778): автореф. дис. ...к.б.н. – М., 1988. – 17 с.
14. Ануфриев А.И., Ядрихинский В.Ф., Исаев А.П. Изменения температуры тела у животных различной экологической специализации в годовом цикле // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 2007. – Т.43, №3. – С.365.
15. Ануфриев А.И. Механизмы зимней спячки мелких млекопитающих Якутии. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. – 158 с.
16. Ануфриев А.И. Динамика массы тела у сусликов (*Citellus undulatus*) в спячке // Экология. – 2002. – № 1. – С.73–76.
17. Ануфриев А.И. Экологические механизмы температурных адаптаций млекопитающих и зимующих птиц Якутии. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2013. – 216 с.
18. Ахременко А.К., Ануфриев А.И., Соломонов Н.Г. и др. Зимняя спячка при температуре ниже нуля // Сибирский экологический журнал. – 1998. – № 3–4. – С. 347–352.
19. Васильев В.Н. Особенности зимней спячки черношапочного сурка (*M. camtschatica*) в Якутии // Зоол. журн. – 2000. – Т. 79, № 9. – С. 1114–1123.
20. 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, № 3. – P.698–704.
21. 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.
22. Васильев В.Н. Экология зимней спячки черношапочного сурка (*Marmota camtschatica* P.1811): автореф. дис. ...к.б.н. – М., 1989. – 22 с.
23. Johnson, 1931; цит. по Калабухову, 1986; Калабухов Н.И. Спячка млекопитающих как сочетание энергетического баланса организма и естественного отбора // Эволюционные аспекты гипобии и зимней спячки. – Л.: Наука, 1986. – С. 6–17.
24. 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 // J. Comp. Physiol. [B]. – 1985. – Vol. 156. – P. 13–19.
25. 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.
26. Tøien O., Drew K. L., Chao M. L. and Rice M. E. Ascorbate dynamics and oxygen consumption during arousal from hibernation in Arctic ground squirrels // Am. J. Physiol. Reg. Integr. Comp. Physiol. – 2001. – Vol. 281. – P.572–583.
27. Osborne P. G., Hashimoto M. State-dependent regulation of cortical blood flow and respiration in hamsters: Response to hypercapnia during arousal from hibernation // J. Physiol. – 2003. – Vol. 547. – P. 963–970.

28. *Twenty J. W. and Twenty J. A.* Autonomic regulation of hibernation by *Citellus* and *Eptesicus* // *Strategies in the Cold: Natural Torpor and Thermogenesis*. – New York: Acad. Press., 1978. – P. 327–373.
29. *Harris M.B., Milsom W.K.* Parasympathetic influence on heart rate in euthermic and hibernating ground squirrels // *J. Exp. Biol.* – 1995. – Vol. 198. – P.931–937.
30. *Milsom W.K., Zimmer M.B. and Harris M.B.* Regulation of cardiac rhythm in hibernating mammals // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1999. – Vol. (A) 124. – P.383–391.
31. *Слоним А.Д.* Экологическая физиология животных. – М.: Высшая школа, 1971. – 448 с.
32. *Калабухов Н.И.* Спячка млекопитающих. – М.: Наука, 1985. – 264 с.
33. *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.
34. *Ануфриев А.И., Ахременко А.К., Архипов Г.Г.* Бауты и уровень метаболизма у сусликов в спячке // Биологические проблемы Севера: тез. докл. XI Всесоюзного симпозиума: Адаптация человека и животных. – Якутск, 1986. – Вып. 5. – С. 69–70.
35. *Соломонов Н.Г., Ахременко А.К., Ануфриев А.И.* Динамика энергетических субстратов в тканях пробуждающихся сусликов // Механизмы зимней спячки. – Пушино, 1987. – С. 48–56.
36. *Ануфриев А.И., Ахременко А.К.* Энергетическая стоимость зимней спячки длиннохвостого суслика // *Экология*. – 1990. – № 5. – С. 68–72.
37. *Ануфриев А.И., Ахременко А.К.* Зимняя спячка и терморегуляция при температуре ниже нуля // *Экология*. – 1997. – №3. – С. 233–235.
38. *Ануфриев А.И., Архипов Г.Г.* Влияние размеров и массы тела на характер перезимовки у зимоспящих семейства Sciuridae северо-востока России // *Экология*. – 2004. – Т. 35, №3. – С. 189–194.
39. *Некипелов Н.В., Пешков Б.И.* Наблюдения над спячкой некоторых млекопитающих // *Изв. Иркутского гос. н.-и. противочумн. ин-та Сибири и Дальнего Востока*. – 1958. – Т. 20. – С. 29–37.
40. *Пауллер О.Ф.* О зимней спячке длиннохвостого суслика и условиях перезимовки блох в его гнезде // *Изв. Иркутского гос. н.-и. противочумн. ин-та Сибири и Дальнего Востока*. – 1959. – Т. 21. – С. 334–339.
41. *Васильев Г.И., Жовтый И.Ф.* Наблюдения за условиями перезимовки длиннохвостого суслика и его эктопаразитов // *Докл. Иркутского гос. н.-и. противочумн. ин-та Сибири и Дальнего Востока*. – Чита. 1974. – Т.10. – С. 218–221.
42. *Ипатьева Н.В.* Факторы, влияющие на выживаемость сусликов в период спячки и на их размножение: автореф. дис. ... к.б.н. – Л., 1968. – 25 с.
43. *Solomonov N.G., Anufriev A.I. and Solomonova T.N.* Mechanisms of hibernation in small mammals of Yakutia // *Cryobiology*. – 2010. – Vol. 61. – Issue 3. – P.397.
44. *Mayer W.V.* The protective value of the burrow system to the hibernating arctic ground squirrel, *S. undulatus* // *Anat. Rec.* – 1956. – Vol. 122. – P. 437–438.
45. *Barnes B.M.* Freeze avoidance in a mammal: body temperatures below 0°C in an Arctic hibernator // *Science*. – 1989. – Vol. 244. – P. 1593–1595.
46. *Solomonov N.G., Anufriev A.I., Solomonova T.N.* On the issue of phenomenon of winter hibernation of mammals // *Cryobiology*. – 2011. – Vol. 63. – Issue 3. – P. 340.
47. *Ануфриев А.И., Соломонов Н.Г., Ядрихинский В.Ф., Охлопков И.М.* Зимняя спячка черношапочного сурка *Marmota camtschatica* с температурой тела 0° и минус 1° // *ДАН*. – 2012. – Т. 447, № 6. – С.682–686.
48. *Капитонов В.И.* Черношапочный сурок // *Сурки: распространение и экология*. – М.: Наука, 1978. – С. 178–209.

Поступила в редакцию 27.01.2015