

Оригинальная статья

УДК 574.24:59.009

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-79-97>

ДИНАМИКА ТЕМПЕРАТУРЫ ТЕЛА ХОМЯКА РАДДЕ (*MESOCRICETUS RADDEI*) (CRICETIDAE, RODENTIA) В ТЕЧЕНИЕ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ

М. М. Чунков ^{1✉}, Д. К. Омарова ¹, А. В. Суоров ²,
К. З. Омаров ¹, Н. Ю. Феоктистова ²

¹ Прикаспийский институт биологических ресурсов
Дагестанского федерального исследовательского центра РАН
Россия, 367000, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, д. 45

² Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33

Поступила в редакцию 21.11.2023 г., после доработки 26.12.2023 г., принята 26.12.2023 г., опубликована 20.03.2024 г.

Аннотация. В условиях, приближенных к естественным (зарытая в землю сетчатая клеть, где животные могли самостоятельно устраивать норы), исследовали динамику температуры тела хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) в период зимней спячки в горном Дагестане. Семи взрослым животным (трем самкам и четырем самцам) внутрибрюшинно имплантировали термонакопители, которые записывали температуру тела с интервалом 30 мин. Все особи успешно перезимовали и демонстрировали регулярные эпизоды гипотермии. Средняя продолжительность периода гетеротермии 192 ± 6.8 суток, одного эпизода гипотермии – 155.3 ± 6.2 ч, а нормотермии – 16.5 ± 1.2 ч. Минимальная температура тела достигала $+0.5^\circ\text{C}$. Показано, что температура тела и длительность эпизодов гипотермии отрицательно коррелируют с температурой внутри норы. Обсуждаются особенности спячки хомяка Радде в сравнении с другими зимоспящими видами грызунов.

Ключевые слова: температура тела, спячка, гипотермия, нормотермия, гетеротермия

Финансирование. Работа выполнена в рамках Государственного задания Прикаспийского института биологических ресурсов – обособленного подразделения Дагестанского федерального исследовательского центра РАН (№ 122032200288-0).

Соблюдение этических норм. Исследования животных проводили согласно рекомендациям национального стандарта Российской Федерации «Принципы надлежащей лабораторной практики» (ГОСТ Р 53434-2009). Протоколы с использованием животных были одобрены Комиссией по биоэтике Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (протокол № 45 от 08.04.2021 г.).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

✉ Для корреспонденции. Лаборатория экологии животных Прикаспийского института биологических ресурсов Дагестанского федерального исследовательского центра РАН.

ORCID и e-mail адреса: Чунков Магомед Магомедрасулович: <https://orcid.org/0000-0002-5950-9069>, chunkov@mail.ru; Омарова Джамиля Камильевна: <https://orcid.org/0000-0002-4985-3480>, omarovadk@mail.ru; Суоров Алексей Васильевич: <https://orcid.org/0000-0003-2030-8910>, Allocricetulus@gmail.com; Омаров Камиль Зубаирович: <https://orcid.org/0000-0001-6354-920X>, omarovkz@mail.ru; Феоктистова Наталья Юрьевна: <https://orcid.org/0000-0003-4010-2880>; feoktistovanyu@gmail.com.

Для цитирования. Чунков М. М., Омарова Д. К., Сузов А. В., Омаров К. З., Феоктистова Н. Ю. Динамика температуры тела хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) (Cricetidae, Rodentia) в течение зимней спячки // Поволжский экологический журнал. 2024. № 1. С. 79 – 97. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-79-97>

ВВЕДЕНИЕ

Считается, что зимняя спячка является одной из наиболее эффективных адаптаций, позволяющих экономить энергию в холодное время года у гомойотермных животных умеренных и арктических широт (Биологические ритмы, 1984; Geiser, Brigham, 2012; Nowack et al., 2017). В зависимости от видовой принадлежности снижение температуры тела во время зимней спячки позволяет снизить расход энергии от 10 до 70% (Heldmaier et al., 2004; Lovegrove, 2012). Гипотермия зарегистрирована почти у 100 видов млекопитающих, принадлежащих к 11 отрядам, и обычно это явление связано с наступлением неблагоприятных внешних условий (Ануфриев, 2008; Toien et al., 2011; Ruf, Geiser, 2015). На ход зимней спячки оказывают непосредственное влияние такие экзогенные факторы, как температура, освещенность, отсутствие корма. В ряде работ показано, что выживаемость зимоспящих видов грызунов (сибирский бурундук *Tamias sibiricus*, длиннохвостый суслик *Urocitellus undulatus*, хомяк Радде *Mesocricetus raddei*) зависит от упитанности зверьков (Магомедов и др., 2001; Ануфриев, Архипов, 2004). Сроки залегания, продолжительность и другие характеристики спячки могут сильно варьировать даже у представителей одного вида (Калабухов, 1956; Ануфриев, 2008). Не вызывает сомнений также и тот факт, что на особенности спячки влияет состояние животных в другие периоды года: сроки размножения, ускоренное развитие и накопление жира, интенсивность питания и изменение массы тела даже на малокалорийных кормах, концентрация половых гормонов, биохимические показатели крови и др. (Магомедов, Омаров, 1994; Омаров, 1995; Ануфриев, 2008; Феоктистова, 2008; Ушакова и др., 2010; Кузнецова, 2019; Вехник, 2022). Изучение особенностей спячки важно не только в плане сезонных адаптаций зимоспящих видов, но и для решения задач, связанных с сохранением этих видов.

В подсемействе *Cricetinae* описаны разные формы спячки. Для представителей рода *Allocricetulus* характерна нестандартная спячка, с эпизодами гипотермии длительностью не более 48 ч и нерегулярной нормотермией (Феоктистова и др., 2013; Клевезаль и др., 2015). Обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*) относится к факультативным гибернаторам, спячка у него может продолжаться до семи дней, при этом температура тела опускается до значений окружающей среды. Периоды нормотермии также наступают с неравными промежутками (Сузов, Феоктистова, 2023). Хомяк Радде (*Mesocricetus raddei* Nehring, 1894) – объект данного исследования, по-видимому, относится к облигатным гибернаторам, для которых спячка – обязательный период жизненного цикла, поэтому он должен отличаться от перечисленных выше видов хомяков и по характеру гипотермии сближаться с истинными гибернаторами, такими как сурки и суслики.

Хомяк Радде – эндемик Кавказа, в настоящее время он сильно сократил свою численность, и включен в ряд региональных красных книг – Красную книгу Став-

ропольского края и Республики Калмыкия. Выделяют три подвида *M. raddei nigriculus* Nehr. (1894), *M. raddei avaricus* Ogn. et Heptn. (1927) и *M. raddei raddei* Nehr. (1894), первый из которых обитает в равнинной части Предкавказья, два других – в горах (Виноградов, 1952).

M. raddei avaricus ведёт одиночный образ жизни, с периодом активности 4 – 5 месяцев в году (Магомедов, Омаров, 1995). Взрослые самцы залегают в спячку в конце августа, а взрослые самки сохраняют активность обычно до конца сентября. Сеголетки активны ещё дольше – до первых заморозков (конец октября) (Магомедов, Омаров, 1994, 1995). Пробуждение зверьков приходится на конец апреля – начало мая и зависит от погодных условий. К концу мая спячку завершают все особи, как молодые, так и взрослые. Этот параметр зависит от климатических условий конкретного года, а также региональных особенностей (Яковлев, Колесников, 1954; Омаров, 1995).

Помимо снижения температуры тела важной экологической адаптацией некоторых видов, впадающих в спячку, является запасание корма (Свириденко, 1957; French, 2000; Day, Bartness, 2003; Humphries et al., 2003). Если для факультативных гибернаторов запасание корма является естественной потребностью, то для видов с облигатной спячкой, которые практически не питаются в течение зимы, функция запасания кормов неочевидна.

С уходом зимоспящих животных в нору в осенне-зимний период у них нарушаются связи с экзогенными факторами, управляющими суточными ритмами. В частности, исчезает фотопериодизм, сглаживаются суточные колебания температуры и влажности и др. Основными факторами, позволяющими синхронизировать эндогенные ритмы с сезонными изменениями внешней среды, остаются лишь температура в почве и, в меньшей степени, атмосферное давление и влажность почвы (Ануфриев, 2008). Хомяк Радде хорошо адаптирован к условиям зимовки в условиях горного Дагестана, где зимние температуры могут опускаться до -25°C , однако температура в норе, на глубине 1.5 м, не снижается ниже нулевых значений.

Ранее была выявлена зависимость между глубиной спячки и температурой окружающей среды у летучих мышей, у четырёх видов бурундуков рода *Eutamias*, у европейских ежей (*Erinaceus europaeus*), европейских сусликов (*Spermophilus citellus*) и альпийских сурков (*Marmota marmota*) (Kristoffersson, Soivio, 1964; Heller, Poulson, 1970; Ortmann, Heldmaier, 2000; Hut et al., 2002). Зависимость продолжительности периодов гипотермии от температуры тела в спячке выявлена также у золотистого суслика (*Spermophilus lateralis*) в интервале температур от 2 до 22°C . Показано, что с понижением температуры тела увеличивалась продолжительность периодов оцепенений, и она имела логарифмический характер (Twente, Twente, 1965, 1967). Сравнительный анализ четырёх видов беличьих: бурундука (*T. sibiricus*), длиннохвостого суслика, черношапочного сурка (*Marmota camtschatica*) и берингийского суслика (*Spermophilus parryii*) показал, что у всех них имеется относительно небольшой интервал температуры тела (от 1° до -1°C), в который отмечены наиболее продолжительные периоды гипотермии, и зависимость температуры тела от температуры среды отчётливо выражена. При этом зона температурного оптимума во время спячки у всех видов близка к температуре поч-

вы в их коренных местообитаниях на протяжении большей части зимовки (Ануфриев, 2020).

Целью данного исследования было выявление влияния температуры окружающей среды на формирование ритмов зимней спячки хомяка Радде в условиях, приближенных к естественным.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проведено в период с 2011 по 2022 гг. в с. Хунзах (42°33'17" с.ш., 46°42'57" в.д., высота 1695 м н.у.м.) Хунзахского района Республики Дагестан, где наблюдали за зимовкой 7 особей (четырёх самцов и трех самок) хомяка Радде (подвид *M. raddei avaricus*), отловленных в агроландшафтах селения Мочох (42°40'30" с.ш., 46°37'55" в.д., высота 1670 м н.у.м.) того же района.

Отловленных в течение лета животных содержали поодиночке в клетках (100×30×30 см) с деревянным домиком внутри при естественном световом режиме. В августе-сентябре под наркозом животным имплантировали термонакопители. Масса термонакопителя составляет 1.5 г, точность измерения – не ниже 0.2°C, продолжительность работы от одного элемента питания около года (Петровский и др., 2008). Для наркоза использовали препарат ксиланит (1.5 мг/кг веса животного). Через несколько дней после проведения операции животных выпускали в экспериментальный сетчатый короб из оцинкованной сетки (размер 150×100×100 см, ячей 1×1 см), который был зарыт в землю так, чтобы 30 см его высоты оставалась свободной, а остальной объём был заполнен землей. В коробе хомяки имели возможность самостоятельно устроить нору и подготовить зимовочную камеру.

Животных в избытке обеспечивали кормом (зерновой смесью и овощами), а также гнездовым материалом. Зимовочные короба проверяли не реже одного раза в два-три дня на наличие следов выхода животных на поверхность. Осенью о выходах зверьков на поверхность судили по исчезновению корма, зимой и весной отслеживали открывание входных отверстий, которые обычно закрыты пробками, и по появлению новых выбросов.

После выхода из спячки (март – апрель) хомяков отлавливали, термонакопители изымали (также под наркозом) и считывали записанную информацию.

При расчете бюджета зимней спячки мы использовали деление на пассивный период – гипотермия и активный период – нормотермия. За эпизод гипотермии мы принимали временной интервал от начала устойчивого снижения температуры тела на 0.2°C за 60 мин до начала следующего устойчивого повышения температуры тела на 0.2°C за 60 мин продолжительностью не менее 24 ч. Эпизод нормотермии, соответственно, считали с момента возникновения тенденции к устойчивому повышению температуры тела со скоростью не менее 0.2°C за 60 мин до следующего устойчивого понижения, не менее чем на 0.2°C за 60 мин (Рутовская и др., 2019).

Для регистрации изменения температуры почвы на примерную глубину зимовочной норы мы закапывали почвенный термонакопитель. Связь продолжительности и других характеристик спячки с температурой почвы оценивали в период с декабря по март, когда наблюдались самые продолжительные эпизоды гипотер-

ДИНАМИКА ТЕМПЕРАТУРЫ ТЕЛА ХОМЯКА РАДДЕ

мии. Каждый эпизод гипотермии сопоставляли со средней температурой в норе. Определяли количество эпизодов гипотермии в интервале 15 – 14°C, затем 14 – 13°C, 13 – 12°C и т.д. Таким образом, в интервале от +15 до +3°C в норе было всего проанализировано 193 эпизода гипотермии.

Усреднение температуры тела зверька в каждый эпизод гипотермии проводили от момента завершения снижения температуры тела животного до начала ее повышения. Температура в норе усреднялась за такой же период времени. Сравнения проводили однофакторным дисперсионным анализом (ANOVA). Корреляции считали по непараметрическому критерию Спирмена.

Данные термонакопителей считаны и обработаны в программах Ecologger 2.3 и Excel 2010 (Microsoft Corp.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Зимняя спячка со снижением температуры тела до 0.5 – 5°C была зафиксирована у всех экспериментальных животных. Периоду спячки, а также окончательному выходу из неё предшествовали периоды с несколькими понижениями температуры тела на 5 – 7°C, и у разных особей их длительность различалась. Такой подготовительный период занимал около двух недель.

С каждым следующим эпизодом гипотермии температура тела опускалась все ниже, пока не достигала минимальных значений. Эпизоды гипотермии прерывались кратковременными подъемами температуры до нормальных значений (около 36.5°C) (нормотермия) (рис. 1, 2).

Продолжительность эпизодов гипотермии постепенно увеличивалась к середине зимы и в дальнейшем плавно сокращалась до выхода из спячки весной. Минимальные значения температуры тела также снижались к середине зимы, достигая 0.5 – 2°C, а затем нарастали. При этом продолжительность эпизодов нормотермии на протяжении всей спячки практически не менялась и длилась всегда менее суток.

В течение каждого эпизода гипотермии снижение температуры тела хомяков длилось от 4 до 26 ч (в среднем 16.9 ± 1.2 ч, число всех проанализированных эпизодов гипотермии ($n = 193$), среднее число эпизодов в расчете на одно животное составляло 27.4 ± 1.5 , при этом скорость снижения температуры – $1.61 \pm 0.13^\circ\text{C}/\text{ч}$. Этот процесс является пассивным, что подтверждается наличием достоверной отрицательной кор-

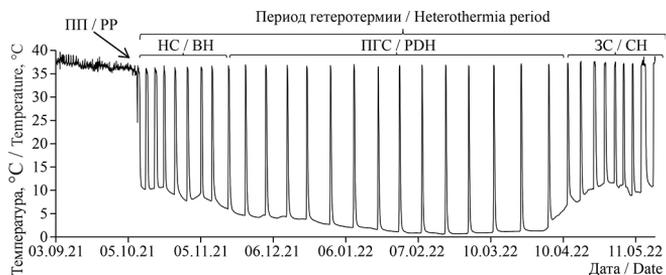


Рис. 1. Динамика температуры тела самки № 4058: ПП – подготовительный период, HC – начало спячки, ПГС – период глубокой спячки, ЗС – завершение спячки

Fig. 1. Body temperature dynamics of female No. 4058: PP – preparatory period, BH – beginning of hibernation, PDH – period of deep hibernation, CH – completion of hibernation

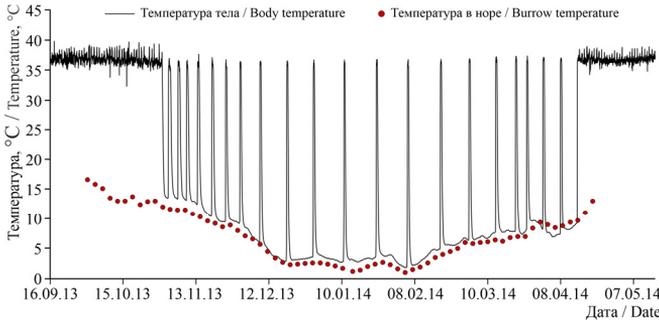


Рис. 2. Динамика температуры тела самца № 1040 и температуры в норе

Fig. 2. Dynamics of the body temperature of male No. 1040 and temperature in the burrow

что чем ниже температура в норе, тем продолжительнее эпизоды гипотермии, что также подтверждается достоверной отрицательной корреляцией ($R = -0.83$, $n = 124$, $p < 0.001$; рис. 3).

На рис. 4 показана связь продолжительности эпизодов гипотермии с температурой тела экспериментальных животных. Как видим, длительность интервалов гипотермии положительно коррелирует с температурой тела и аппроксимируется линейной прямой. Наиболее продолжительные усредненные эпизоды гипотермии наблюдаются в интервале между 1 – 3°C и составляют примерно 255 ч.

реляции скорости снижения температуры тела с температурой окружающей среды ($R = -0.45$, $n = 124$, $p < 0.001$).

Продолжительность эпизода гипотермии варьировала от нескольких часов до 300 ч и составляла в среднем 155.3±6.2 ($n = 193$) часов (таблица). Сопоставление динамики температуры тела с температурой в норе показало,

Параметры зимней спячки хомяков Радде, 2010 – 2022 гг. ($X \pm Sx$)

Table. Winter hibernation parameters of Ciscaucasian hamster, 2010–2022 ($X \pm Sx$)

№ чипа / пол / Chip no. / sex	Количество / Number		Средняя продолжительность эпизода гипотермии, ч / Average duration of hypothermia episode, h	Суммарное время, проведённое в состоянии гипотермии, сут. / Total time spent in hypothermia, days	Средняя продолжительность эпизода нормотермии, ч / Average duration episode of normothermia, h	Общее время проведённое в состоянии нормотермии, сут. / Total time spent in the state of normothermia, days	Общая продолжительность периода гетеротермии, сут. / Total duration of heterothermia period, days
	эпизодов гипотермии / hypothermia episodes	эпизодов нормотермии / episodes of normothermia					
49 / самка / female	8	7	155.2±19.4	–	19.6±3.2	–	185
1040 / самец / male	21	20	178.6±18.2	156.3±4.9	13.6±0.5	11.9±0.9	170
1440 / самец / male	25	24	168.5±13.1	178.6±6.5	19.9±2.1	19.9±1.5	199
4063 / самец / male	29	28	145.9±11.9	171.3±8	12.5±1.1	14.1±0.7	186
4058 / самка / female	32	31	156.5±12.5	196.6±6	14.6±0.6	16.5±1.3	215
4063# / самец / male	30	29	137.8±12.3	166.7±5.3	16.6±2.7	20.1±1.1	188
1534 / самка / female	24	25	149.1±17.5	150±7.3	20.2±1.9	20.5±1.8	172
Итого: средняя / Total: average	27.4±1.5	26.7±1.4	155.3±6.2	174.4±7.3	16.5±1.2	17.5±1.3	192±6.8

ДИНАМИКА ТЕМПЕРАТУРЫ ТЕЛА ХОМЯКА РАДДЕ

Температура тела хомяков в состоянии гипотермии составляла в среднем $6.2 \pm 0.3^\circ\text{C}$, $n = 124$ и изменялась в диапазоне от 0.5 до 25°C . Зависимость температуры тела от температуры в норе, по форме графической кривой, аппроксимируется линейной зависимостью ($R = 0.86$, $n = 113$, $p > 0.0001$) (рис. 5). Наиболее низкая температура тела в эпизоде гипотермии зарегистрирована у взрослой самки № 4058 в феврале и доходила до 0.5°C , в то время как у других животных температура тела не опускалась ниже 1°C .

При саморазогревании температура тела поднимается с $3 - 6^\circ\text{C}$ до 36.6°C относительно быстро и в среднем составляет $4.7 \pm 0.3^\circ\text{C}/\text{ч}$ ($n = 124$). Скорость разогрева составляла в среднем $6.2 \pm 0.2^\circ\text{C}/\text{ч}$ и имела положительную корреляцию с температурой норы ($R = 0.36$, $n = 124$, $p = 0.001$). Хомяки также демонстрируют индивидуальные различия как в длительности ($F_{(7,48)} = 5.49$, $p = 0.001$), так и в скорости разогрева ($F_{(7,48)} = 5.49$, $p = 0.001$).

Среднее количество эпизодов нормотермии составило 26.7 ± 1.4 ($n = 187$) (см. таблицу). Однако средняя продолжительность эпизода нормотермии в одни и те же месяцы (с октября по май) достоверно не различалась между зверьками ($n = 187$, $F_{(6,49)} = 1.12$, $p = 0.36$). В то же время средняя продолжительность эпизода нормотермии достоверно различалась по месяцам ($n = 187$, $F_{(7,48)} = 4.67$, $p = 0.00047$). Так, два первых месяца спячки (октябрь и ноябрь) ($17.6 - 24.8$ ч) вместе с последними двумя месяцами апрель и май ($15.5 - 24.6$ ч) отличались по продолжительности с января по март ($12.5 - 13.2$ ч) ($MS = 38.872$, $df = 48.000$, $p < 0.05$) (см. рис. 5). Средняя продолжительность эпизода нормотермии составила 16.5 ± 1.2 ($n = 187$) ч (см. таблицу), при средней температуре тела $36.3 \pm 0.09^\circ\text{C}$. Продолжительность эпизода нормотермии не различалась между зверьками и в течение первых 7–9 периодов уменьшалась от 25 до

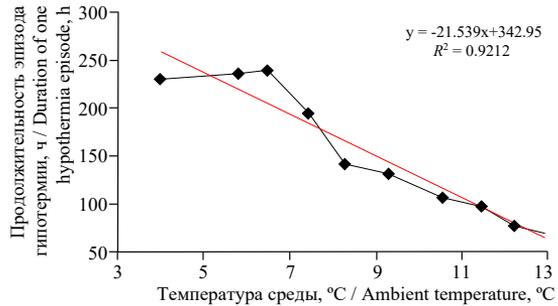


Рис. 3. Зависимость продолжительности эпизодов гипотермии хомяка Радде от температуры в норе
Fig. 3. Dependence of the duration of hypothermia episodes in the Ciscaucasian hamster on the temperature in the burrow

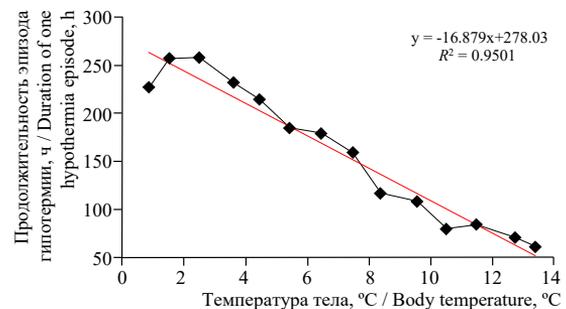


Рис. 4. Зависимость продолжительности эпизодов гипотермии от температуры тела у хомяка Радде в спячке
Fig. 4. Dependence of the duration of hypothermia episodes on the body temperature in hibernating Ciscaucasian hamster

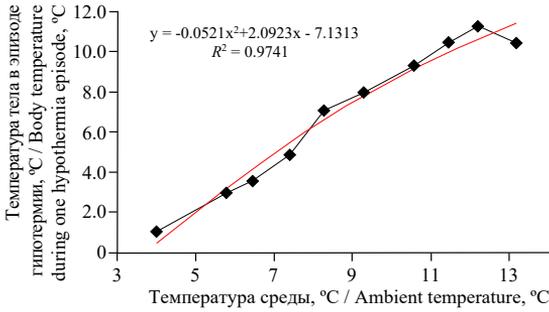


Рис. 5. Зависимость температуры тела от температуры в норе в период гетеротермии

Fig. 5. Dependence of the body temperature on the burrow temperature during one period of heterothermia

$F_{(6,49)} = 0.32$, $p = 0.894$). Максимально глубокая и продолжительная гипотермия отмечалась в период с декабря по март (Post Hoc Tests MS = 886.48, df = 40.000, $p = 0.00013$) (рис. 6).

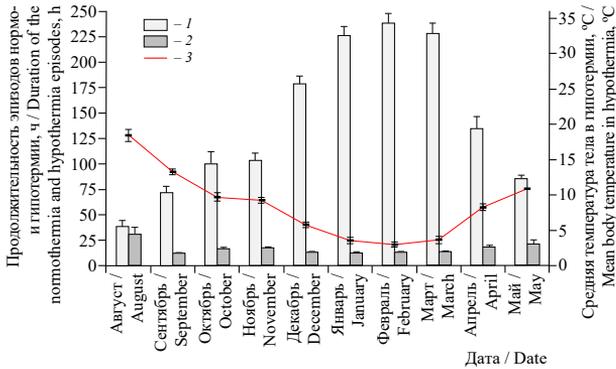


Рис. 6. Длительность эпизодов гипотермии (1), нормотермии (2) и изменение температуры тела (3) в течение спячки

Fig. 6. Duration of the hypothermia (1) and normothermia (2) episodes and changes in the body temperature (3) during hibernation

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Период спячки обычно определяют либо по времени, когда животное постоянно находится в своём убежище, как правило, под землёй (если у исследователя нет возможности постоянно измерять температуру тела), либо по интервалу между

15 ч. Затем в течение последующих 11 – 13 периодов менялась незначительно в пределах 10 – 13 ч, а в течение последних 5 – 7 периодов повышалась с 13 до 24 ч.

Среднее количество эпизодов гипотермии составило 27.4 ± 1.5 ($n = 193$) (см. таблицу). Средняя продолжительность эпизода гипотермии различалась по месяцам ($n = 166$, $F_{(7,48)} = 37.4$, $p < 0.00001$) (см. рис. 5). При этом достоверная индивидуальная изменчивость по этому параметру отсутствовала ($n = 166$,

Если на начальном этапе температура в нормотермии доходила до 36.5°C , то с постепенным увеличением длительности эпизода гипотермии она снижалась и в середине декабря составляла 36.0°C . С января температура в периоды нормотермии начинала постепенно подниматься и доходила в мае до 36.9°C .

Во время эпизодов нормотермии хомяки обычно не выходили из норы и оставались под землей вплоть до окончания спячки.

первым значительным снижением температуры тела и окончательным восстановлением нормального метаболизма (Калабухов, 1985; Michener, 1992; Hut et al., 2002). Результаты нашего исследования показали, что в условиях, приближенных к естественным, хомяк Радде в горном Дагестане впадает в истинную спячку со значительным снижением температуры, длительными (до 300 ч) периодами гипотермии и короткими (менее суток) – нормотермии. В результате общий период спячки (гетеротермии) достигал 192 сут. Все это время животные находились в зимовочной норе. В отличие от хомяка Радде некоторые другие виды, например, обыкновенный хомяк, может достаточно долго (несколько месяцев) находиться в норе, не выходя на поверхность, но при этом температура его тела может оставаться в пределах суточных колебаний (37 – 38°C) (Суров, Феоктистова, 2023). По нашим наблюдениям, перед первыми погружениями в гипотермию хомяк Радде также может проводить 5 – 10 дней под землёй, не выходя на поверхность, а в конце спячки – до трех суток.

У других истинных гибернаторов: лесного сурка (*Marmota monax*) (Zervanos, Salsbury, 2003), аляскинского сурка (*Marmota broweri*) (Lee et al., 2009) и анатолийского суслика (*Spermophilus xanthoprymnus*) (Gür et al., 2009) в период спячки также не фиксировались выходы на поверхность. Но у факультативного гибернатора – обыкновенного хомяка приемлемы оба варианта (он может выходить на поверхность в течение зимы или постоянно находиться в норе). Одной из причин такого поведения считают доступность и калорийность кормов (Wassmer, 2004; Sultz, Millesi, 2017; Siutz et al., 2017; Surov et al., 2019). Существенным фактором может быть и физиология конкретного вида, позволяющая ему перестраивать метаболизм в соответствии с доступностью кормов и температурой среды. При этом сделанные осенью запасы истинно зимоспящими видами, в отличие от торпящих и факультативных гибернаторов, практически не используются в течение зимы.

Как мы отметили выше, только в начале и в редких случаях в конце периода гетеротермии для хомяка Радде были характерны непродолжительные эпизоды гипотермии с незначительным снижением температуры тела. Подобная картина зафиксирована и у других облигатных гибернаторов: анатолийского суслика (Gür et al., 2009), черношапочного сурка (*M. camtschatica*) (Ануфриев и др., 2012), длиннохвостого суслика (Ануфриев, Ядрихинский, 2019) и др. Это также отличает истинных гибернаторов от факультативных и торпящих видов. Так, у хомячка Эверсманна (*Allocricetulus eversmani*) в течение всего гетеротермного периода (а не только в начале и в конце) глубокая спячка может чередоваться с небольшими понижениями температуры (Ушакова и др., 2010). А для хомячков родов *Cricetulus* и *Phodopus* характерны только торпоры, частота которых максимальна в середине зимы (Ушакова и др., 2012).

Продолжительность эпизодов гипотермии и нормотермии у арктического суслика (*S. parrui*), длиннохвостого суслика (Ануфриев, Ядрихинский, 2019) и черношапочного сурка (*M. camtschatica*) (Ануфриев и др., 2012) практически идентична эпизодам гипотермии и нормотермии хомяка Радде с той лишь разницей, что у всех трех видов эпизоды гипотермии в самый продолжительный период доходят до 400 – 450 ч, в то время как у хомяка Радде и близкородственного вида хомяка Брандта (*Mesocricetus brandti*) (Zaytseva et al., 2020) не превышают 300 ч, а про-

должительность эпизодов нормотермии у этих видов в большинстве случаев совпадает.

Показано, что зимоспящие виды в конце летнего (активного) периода удваивают или утраивают потребление пищи (Luman et al., 1982; Dark, 2005). Безусловно, серьезным отличием хомяка Радде от многих других облигатных гибернаторов является способность заготавливать корма в норе и возможность их использовать во время спячки и сразу после выхода из неё. Анализ питания хомяка Радде показал, что уровень потребления корма существенно меняется в различные сезоны года. В активный период (июль – сентябрь) взрослый хомяк Радде потребляет 18.7 ± 0.9 г пшеницы. С момента пробуждения и до наступления первых холодов интенсивность питания поддерживается на максимальном уровне. Начиная с октября–ноября суточная активность хомяков резко снижается, соответственно падает и интенсивность питания, которая до полного наступления спячки поддерживается на уровне 5.0 ± 0.40 г сухого вещества в сутки. Во время спячки использование пищи приходится на периоды их кратковременного пробуждения – один раз в 5 – 10 дней. Средний уровень суточного потребления в период спячки колеблется в пределах 0.12 ± 0.04 до 0.87 ± 0.06 г сухого вещества на особь (Магомедов, Омаров, 1994). Наши прошлые исследования показали, что продолжительность сезона спячки хомяка Радде в природе достигает 200 – 220 суток, а количество запасённого корма в норах составляет у взрослых хомяков 2.8 – 5.3 кг зерна в сухом весе (Омаров, 1995). Вышеприведенные данные позволяют заключить, что в период спячки хомяком Радде используется не более 4 – 7% зимних запасов. Можно предположить, что основную роль в переживании зимних условий играет уровень накопленного жира, а зимние запасы приобретают решающее значение весной, после пробуждения зверьков из спячки, которое происходит в конце апреля – начале мая. Важно, что хомяки выходят из спячки на месяц раньше начала вегетации в горах. В это время (май) в желудках хомяков обнаруживаются в основном зерновые корма, которые в природе в это время отсутствуют (Магомедов, Омаров, 1995). Вероятно, такая стратегия использования большей части зимних запасов (70 – 80%) в весенний период является адаптацией зимоспящих видов к условиям короткого вегетационного периода в горах (Магомедов, Омаров, 1994). Это дает возможность хомяку Радде как минимум на один месяц увеличить период активности, позволяя хомякам на месяц раньше начать размножение, что в конечном итоге обеспечивает выживаемость большей части сеголеток за счёт увеличения времени наживовки.

Общее время, проведённое в состоянии нормотермии, в период гетеротермии составляет для хомяка Радде 9.2%, и он занимает промежуточное положение между золотистым сусликом, у которого на нормотермию в среднем приходилось 5 – 6% (Torke, Twente, 1977), и белогрудым ежом (*Erinaceus roumanicus*) – 16.4% (Рутовская и др., 2019).

В большинстве случаев на протяжении зимней спячки температура тела хомяка Радде снижается до температуры близкой к внешней среде. Интересно, что в отличие от белогрудого ежа (*E. roumanicus*) (Рутовская и др., 2019), черношапочного сурка (Ануфриев и др., 2012), длиннохвостого и арктического сусликов

(Ануфриев, 2008; Соломонов и др., 2012; Ануфриев, Ядрихинский, 2019), хомяк Радде при минусовых значениях температуры окружающей среды не способен выходить из спячки и погибает (Чунков, Омаров, 2021). В природе хомяки Радде не сталкиваются со столь низкими температурами. В средней и южных областях России температура почвы на глубине около метра не опускается ниже 0°C.

Интересно, что характер протекания спячки самки хомяка Брандта (*M. brandti*), перезимовавшей в условиях аналогичного эксперимента, сходен с картиной спячки хомяков Радде. Так, средняя продолжительность эпизодов гипотермии составила 162.4 ± 12.9 ч, а эпизодов нормотермии 13.4 ± 0.8 ч. В среднем она провела в состоянии гетеротермии больше 185 суток (Zaytseva et al., 2020).

Зависимость температуры тела хомяка Радде от температуры в норе имеет практически линейную зависимость (см. рис. 4). Аналогичные результаты были получены на других зимоспящих видах: длиннохвостом и арктическом суслике и черношапочном сурке в Якутии (Ануфриев, Ядрихинский, 2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, характер спячки хомяка Радде в целом соответствует картине других облигатных гибернаторов. Температура в норе непосредственно влияет на формирование ритмов спячки, где только плюсовые значения температуры среды являются благоприятными для успешного её прохождения. Можно предположить, что отмеченные у хомяка Радде очень короткие периоды нормотермии позволяют экономнее расходовать энергию. При этом запасы корма в период спячки зверёк практически не использует.

Полученные результаты объясняют адаптационный смысл облигатной стратегии зимней спячки у горного вида, которому для выживания в условиях короткого вегетационного периода важно увеличить период активности за счет сохранения большей части зимних запасов на весну.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ануфриев А. И. Механизмы зимней спячки мелких млекопитающих Якутии. Новосибирск: Изд-во Сиб. отд-ния РАН, 2008. 158 с.

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>

Ануфриев А. И., Архипов Г. Г. Влияние размеров и массы тела на характер зимовки у зимоспящих семейства Sciuridae северо-востока России // Экология. 2004. № 3. С. 218 – 222.

Ануфриев А. И., Ядрихинский В. Ф. Температурная регуляция процессов зимней спячки у длиннохвостого суслика *Spermophilus undulatus* Pallas, 1778 // Принципы экологии. 2019. № 3. С. 12 – 23.

Ануфриев А. И., Соломонов Н. Г., Ядрихинский В. Ф., Охлопков И. М. Зимняя спячка черношапочного сурка *Marmota camtschatica* с температурой тела 0°C и -1°C // Доклады академии наук. 2012. Т. 447, № 6. С. 682 – 686.

Биологические ритмы / под ред. Ю. Ашофф. М.: Мир, 1984. Т. 2. 262 с.

Вехник В. А. Адаптации вида к обитанию на периферии ареала: обзор особенностей биологии полчка (*Glis glis* Linnaeus, 1766) в самой восточной популяции // Биосфера. 2022. Т. 14, № 1. С. 43 – 51. <http://dx.doi.org/10.24855/biosfera.v14i1.665>.

- Виноградов Б. С., Громов И. М. Грызуны фауны СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 299 с.
- Калабухов Н. И. Спячка животных. Харьков: Изд-во Харьк. ун-та, 1956. 269 с.
- Калабухов Н. И. Спячка млекопитающих. М.: Наука, 1985. 264 с.
- Клевезаль Г. А., Феоктистова Н. Ю., Щепоткин Д. В., Суров А. В. Особенности записи зимней спячки на поверхности резцов хомячков рода *Allocricetulus* // Зоологический журнал. 2015. Т. 94, № 2. С. 259 – 272. <http://dx.doi.org/10.7868/S0044513415020075>
- Кузнецова Е. В. Эколого-физиологические адаптации представителей подсемейства *Cricetinae* к осенне-зимним условиям: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2019. 24 с.
- Магомедов М.-Р. Д., Омаров К. З. Интенсивность питания и энергетические потребности хомяка Радде в различные периоды жизнедеятельности // Экология. 1994. № 4. С. 39 – 45.
- Магомедов М.-Р. Д., Омаров К. З. Особенности питания и состояния природной популяции хомяка Радде (*Mesocricetus raddei avaricus*) в агроландшафтах горного Дагестана // Зоологический журнал. 1995. Т. 74, № 3. С. 123 – 133.
- Магомедов М.-Р. Д., Омаров К. З., Гасанова С. М. Трофические и территориально зависимые механизмы регуляции плотности населения хомяка Радде *Mesocricetus raddei* (Rodentia, Cricetidae). 2. Регуляция зимней смертности // Зоологический журнал. 2001. Т. 80, № 1. С. 90 – 96.
- Омаров К. З. Особенности экологии хомяка Радде в агроландшафтах горного Дагестана в связи со спецификой кормовой базы: дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 220 с.
- Петровский Д. В., Новиков Е. А., Мошкин М. П. Динамика температуры тела обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*, Rodentia, Cricetidae) в зимний период // Зоологический журнал. 2008. Т. 87, № 12. С. 1504 – 1508.
- Рутовская М. В., Диатроптов М. Е., Кузнецова Е. В., Ануфриев А. И., Феоктистова Н. Ю., Суров А. В. Динамика температуры тела белогрудого ежа (*Erinaceus roumanicus*) во время зимней спячки // Зоологический журнал. 2019. Т. 98, № 5. С. 556 – 566. <http://dx.doi.org/10.1134/S004451341905009X>
- Свириденко П. А. Запасание корма животными. Киев: Изд-во АН УССР, 1957. 33 с.
- Соломонов Н. Г., Ануфриев А. И., Охлопков И. М. Ритмы зимней спячки арктического суслика *Spermophilus parryi* при температуре тела ниже нуля // Наука и образование. 2012. № 2. С. 60 – 64.
- Суров А. В., Феоктистова Н. Ю. Обыкновенный хомяк *Cricetus cricetus* (Linnaeus 1758). М.: РАН, 2023. 312 с.
- Ушакова М. В., Феоктистова Н. Ю., Петровский Д. В., Гуреева А. В., Найдено С. В., Суров А. В. Особенности зимней спячки хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859) из Саратовского Заволжья // Поволжский экологический журнал. 2010. № 4. С. 415 – 422.
- Ушакова М. В., Кропоткина М. В., Феоктистова Н. Ю., Суров А. В. Торпор у хомячков (Rodentia, Cricetinae) // Экология. 2012. № 1. С. 65 – 69.
- Феоктистова Н. Ю. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, поведение, химическая коммуникация. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 414 с.
- Феоктистова Н. Ю., Найдено С. В., Суров А. В., Менчинский К. М. Эколого-физиологические особенности сезонной биологии монгольского хомячка (*Allocricetulus curtatus* Allan, 1940, Cricetinae, Rodentia) // Экология. 2013. № 1. С. 60 – 64. <https://doi.org/10.7868/S0367059713010058>
- Чунков М. М., Омаров К. З. Сравнительный анализ зимней спячки хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) в лабораторных и естественных условиях // Известия Дагестанского государственного педагогического университета. Естественные и точные науки. 2021. Т. 15, № 1. С. 42 – 48. <https://doi.org/10.31161/1995-0675-2021-15-1-42-48>

Яковлев М. Г., Колесников И. М. Некоторые новые данные по распространению и экологии предкавказского хомяка в Ростовской области // Зоологический журнал. 1954. Т. 33, № 3. С. 693 – 700.

Dark J. Annual lipid cycles in hibernators: Integration of physiology and behavior // Annual Review of Nutrition. 2005. Vol. 25. P. 469 – 497. <https://doi.org/10.1146/annurev.nutr.25.050304.092514>

Day D. E., Bartness T. J. Fasting-induced increases in food hoarding are dependent on the foraging-effort level // Physiology & Behavior. 2003. Vol. 78, iss. 4 – 5. P. 655 – 668. [https://doi.org/10.1016/s0031-9384\(03\)00052-0](https://doi.org/10.1016/s0031-9384(03)00052-0)

French A. R. Interdependency of stored food and changes in body temperature during hibernation of the eastern chipmunk *Tamias striatus* // Journal of Mammalogy. 2000. Vol. 81, iss. 4. P. 979 – 985. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2000\)081%3C0979:IOSFAC%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2000)081%3C0979:IOSFAC%3E2.0.CO;2)

Geiser F., Brigham R. M. The other functions of torpor // Living in a Seasonal World / eds. T. Ruf, C. Bieber, W. Arnold, E. Millesi. Berlin; Heidelberg: Springer, 2012. P. 109 – 121.

Gür M. K., Rafinetti R., Gür H. Daily rhythmicity and hibernation in the Anatolian ground squirrel under natural and laboratory conditions // Journal of Comparative Physiology B. 2009. Vol. 179, iss. 2. P. 155 – 164. <https://doi.org/10.1007/s00360-008-0298-0>

Heldmaier G., Ortman S., Elvert R. Natural hypometabolism during hibernation and daily torpor in mammals // Respiratory Physiology & Neurobiology. 2004. Vol. 141, iss. 3. P. 317 – 329. <https://doi.org/10.1016/j.resp.2004.03.014>

Heller H. C., Poulson T. L. Circannian rhythms – II. Endogenous and exogenous factors controlling reproduction and hibernation in chipmunks (*Eutamias*) and ground squirrels (*Spermophilus*) // Comparative Biochemistry and Physiology. 1970. Vol. 33, iss. 2. P. 357 – 383. [https://doi.org/10.1016/0010-406X\(70\)90356-7](https://doi.org/10.1016/0010-406X(70)90356-7)

Humphries M. M., Thomas D. W., Kramer D. L. The role of energy availability in mammalian hibernation: A cost-benefit approach // Physiological and Biochemical Zoology. 2003. Vol. 76, № 2. P. 165 – 179. <https://doi.org/10.1086/367950>

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. Vol. 172, iss. 1. P. 47 – 58. <https://doi.org/10.1007/s003600100226>

Kristoffersson R., Soivio A. Studies on the periodicity of hibernation in the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.): I. A comparison of induced hypothermia in constant ambient temperatures of 4.5 and 10°C // Annales Zoologici Fennici. 1964. Vol. 1, № 4. P. 370 – 372. <https://www.jstor.org/stable/23730697>

Lee T. N., Barnes B. M., Buck C. L. Body temperature patterns during hibernation in a free-living Alaska marmot (*Marmota broweri*) // Ethology Ecology & Evolution. 2009. Vol. 21, iss. 3 – 4. P. 403 – 413. <https://doi.org/10.1080/08927014.2009.9522495>

Lovegrove B. G. The evolution of endothermy in Cenozoic mammals: A plesiomorphic–apomorphic continuum // Biological Reviews. 2012. Vol. 87, iss. 1. P. 128 – 162. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00188.x>

Lyman C. P., Willis J. S., Malan A., Wang L. C. H. Hibernation and Torpor in Mammals and Birds. New York; San Diego: Academic Press, 1982. 332 p.

Michener G. R. Sexual differences in over-winter torpor patterns of Richardson's ground squirrels in natural hibernacula // Oecologia. 1992. Vol. 89, iss. 3. P. 397 – 406. <https://doi.org/10.1007/BF00317418>

Nowack J., Stawski C., Geiser F. More functions of torpor and their roles in a changing world // Journal of Comparative Physiology B. 2017. Vol. 187, iss. 4 – 5. P. 889 – 897. <https://doi.org/10.1007/s00360-017-1100-y>

Ortman 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. Vol. 278, iss. 3. P. 698 – 704. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.2000.278.3.r698>

Ruf T., Geiser F. Daily torpor and hibernation in birds and mammals // Biological Reviews. 2015. Vol. 90, iss. 3. P. 891 – 926. <https://doi.org/10.1111/brv.12137>

Siutz C., Millesi E. Torpor patterns in common hamsters with and without access to food stores // Journal of Comparative Physiology B. 2017. Vol. 187, iss. 5 – 6. P. 881 – 888. <https://doi.org/10.1007/s00360-017-1093-6>

Siutz C., Nemeth M., Wagner K.-H., Quint R., Ruf T., Millesi E. Effects of food store quality on hibernation performance in common hamsters // PLoS ONE. 2017. Vol. 12, iss. 10. Article number e0185913. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185913>

Surov A. V., Zaytseva E. A., Kuptsov A. V., Katzman E. A., Bogomolov P. L., Sayan A. S., Potashnikova E. V., Tovpinetz N. N., Kuznetsova E. V., Tselarius A. Y., Feoktistova N. Y. Circle of life: The Common hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758) adaptations to urban environment // Integrative Zoology. 2019. Vol. 14, iss. 4. P. 383 – 395. <http://dx.doi.org/10.1111/1749-4877.12394>

Toien O., Blake J., Edgar D. M., Grahn D. A., Heller H. C., Barnes B. M. Hibernation in black bears: Independence of metabolic suppression from body temperature // Science. 2011. Vol. 331, № 6019. P. 906 – 909. <https://doi.org/10.1126/science.1199>

Torke K. G., Twente J. W. Behavior of *Spermophilus lateralis* between periods of hibernation // Journal of Mammalogy. 1977. Vol. 58, iss. 3. P. 385 – 390. <https://doi.org/10.2307/1379337>

Twente J. W., Twente J. A. Concentrations of D-Glucose in the blood of *Citellus lateralis* after known intervals of hibernating periods // Journal of Mammalogy. 1967. Vol. 48, iss. 3. P. 381 – 386. <https://doi.org/10.2307/1377770>

Twente J. W., Twente J. A. Regulation of hibernating periods by temperature // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 1965. Vol. 54, № 4. P. 1044 – 1051. <https://doi.org/10.1073/pnas.54.4.1058>

Wassmer T. Body temperature and above-ground patterns during hibernation in European hamsters (*Cricetus cricetus* L.) // Journal of Zoology. 2004. Vol. 262, iss. 3. P. 281 – 288.

Zaytseva E. A., Chunkov M. M., Omarov K. Z. Hibernation records on the incisor surface in the turkish hamster (*Mesocricetus brandti*) (Rodentia, Cricetidae) // Povolzhskiy Journal of Ecology. 2020. № 1. P. 44 – 51. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-1-44-51>

Zervanos S. M., Salsbury C. M. Seasonal body temperature fluctuations and energetic strategies in free-ranging eastern woodchucks (*Marmota monax*) // Journal of Mammalogy. 2003. Vol. 84, iss. 1. P. 299 – 310. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2003\)084<0299:SBTFAE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2003)084<0299:SBTFAE>2.0.CO;2)

**Body temperature dynamics of the Ciscaucasian hamster
(*Mesocricetus raddei*) (Cricetidae, Rodentia) during hibernation**

M. M. Chunkov ^{1✉}, **D. K. Omarova** ¹, **A. V. Surov** ²,
K. Z. Omarov ¹, **N. Yu. Feoktistova** ²

¹ *Precaspian Institute of Biological Resources of the Dagestan Federal Research Center,
Russian Academy of Sciences*

45 Gadzhieva St., Makhachkala 367000, Russia

² *A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences
33 Leninsky Prosp., Moscow 119071, Russia*

Received: November 21, 2023 / revised: December 26, 2023 / accepted: December 26, 2023 / published: March 20, 2024

Abstract. The body temperature dynamics of the Ciscaucasian hamster (*Mesocricetus raddei*) during winter hibernation was studied in semi-natural conditions (a mesh cage buried in the ground, where animals could dig burrows) in mountainous Dagestan. Thermologgers were implanted intraperitoneally to seven adult animals (three females and four males) to record body temperature at 30 min intervals. All individuals successfully overwintered and exhibited regular episodes of hypothermia. The average of total duration of one heterothermia period was 192 ± 6.8 days, that of one hypothermia and normothermia episode was 155.3 ± 6.2 h and 16.5 ± 1.2 h, respectively. The minimum body temperature reached $+0.5^\circ\text{C}$. It has been shown that the body temperature and the duration of hypothermia episodes are negatively correlated with the temperature inside the burrow. Adaptive hibernation mechanisms of the Ciscaucasian hamster and other hibernating mammalian species are discussed.

Keywords: body temperature, hibernation, hypothermia, normothermia, heterothermia

Funding. The work was carried out within the framework of the State Assignment of the Precaspian Institute of Biological Resources of the Dagestan Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences (No. 122032200288-0).

Ethics approval and consent to participate. Animal studies were performed according to the recommendations of the National standard of the Russian Federation "Principles of Good Laboratory Practice" (GOST P 53434-2009). Animal protocols were approved by the Bioethics Commission of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences (protocol No. 45 dated April 4, 2021).

Conflict of interest: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Chunkov M. M., Omarova D. K., Surov A. V., Omarov K. Z., Feoktistova N. Yu. Body temperature dynamics of the Ciscaucasian hamster (*Mesocricetus raddei*) (Cricetidae, Rodentia) during hibernation. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2024, no. 1, pp. 79–97 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2024-1-79-97>

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Animal Ecology of the Precaspian Institute of Biological Resources, Dagestan Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Magomed M. Chunkov: <https://orcid.org/0000-0002-5950-9069>, chunkov@mail.ru; Dzhamilya K. Omarova: <https://orcid.org/0000-0002-4985-3480>, omarovadk@mail.ru; Alexey V. Surov: <https://orcid.org/0000-0003-2030-8910>, Allocricetulus@gmail.com; Kamil Z. Omarov: <https://orcid.org/0000-0001-6354-920X>, omarovkz@mail.ru; Natalia Yu. Feoktistova: <https://orcid.org/0000-0003-4010-2880>; feoktistovanyu@gmail.com.

REFERENCES

- Anufriev A. I. *Mekhanizmy zimnei spiachki melkikh mlekopitaiushchikh Yakutii* [Mechanisms of Winter Hibernation of Small Mammals of Yakutia]. Novosibirsk, Izdatel'stvo Sibirskogo otdeleniya RAN, 2008. 158 p. (in Russian).
- Anufriev A. I. Temperature regulation in the rhythm of winter hibernation. *Arctic and Subarctic Natural Resources*, 2020, vol. 25, no. 1, pp. 60–67 (in Russian). <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2020-25-1-6>
- Anufriev A. I., Arkhipov G. G. Influence of body weight and size on the mode of wintering in hibernators of the family Sciuridae in Northeastern Russia. *Russian Journal of Ecology*, 2004, vol. 35, no. 3, pp. 189–193.
- Anufriev A. I., Yadrinhinsky V. F. Temperature regulation of hibernation processes in long-tailed gopher *Spermophilus undulatus* Pallas, 1778. *Principy ekologii*, 2019, no. 3, pp. 12–23 (in Russian).
- Anufriev A. I., Solomonov N. G., Yadrinhinskii V. F., Okhlopov I. M. Hibernation of the black-capped marmot *Marmota camtschatica* with body temperatures of 0 and -1°C. *Doklady Biological Sciences*, 2012, vol. 447, no. 1, pp. 381–385.
- Aschoff Ju., ed. *Biological Rhythms*. Moscow, Mir, 1984, vol. 2. 262 p. (in Russian).
- Vekhnik V. A. Species adaptation to the peripheral habitats of distribution range: A review of peculiarities of the utmost eastern population of the edible dormouse (*Glis glis* L., 1766). *Biosfera*, 2022, vol. 14, no. 1, pp. 43–51 (in Russian). <http://dx.doi.org/10.24855/biosfera.v14i1.665>
- Vinogradov B. S., Gromov I. M. *Gryzuny fauny SSSR* [Rodents of the Fauna of the USSR]. Moscow, Izdatel'stvo AN SSSR, 1952. 299 p. (in Russian).
- Kalabukhov N. I. *Spiachka zhivotnykh* [Hibernation of Animals]. Kharkov, Izdatel'stvo Khar'kovskogo universiteta, 1956. 269 p. (in Russian).
- Kalabukhov N. I. *Spiachka mlekopitaiushchikh* [Hibernation of Mammals]. Moscow, Nauka, 1985. 264 p. (in Russian).
- Klevezal G. A., Feoktistova N. Yu., Shehepotkin D. V., Surov A. V. Record of hibernation on incisors' surface in *Allocreictetus* hamsters. *Zoologicheskii zhurnal*, 2015, vol. 94, no. 2, pp. 259–272 (in Russian). <http://dx.doi.org/10.7868/S0044513415020075>
- Kuznetsova E. V. *Ecological and Physiological Adaptations of Representatives of the Subfamily Cricetinae to Autumn-winter Conditions*. Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Moscow, 2019. 24 p. (in Russian).
- Magomedov M.-R. D., Omarov K. Z. Feeding intensity and energy requirements of the Radde hamster in various periods of vital activity. *Ekologiya*, 1994, no. 4, pp. 39–45 (in Russian).
- Magomedov M.-R. D., Omarov K. Z. Features of nutrition and state of the natural population of Radde's hamster (*Mesocricetus raddei avaricus*) in the agrolandscapes of mountainous Dagestan. *Zoologicheskii zhurnal*, 1995, vol. 74, no. 3, pp. 123–133 (in Russian).
- Magomedov M.-R. D., Omarov K. Z., Gasanova S. M. Trophic and territorially dependent mechanisms of regulating density of *Mesocricetus raddei* population (Rodentia, Cricetidae). 2. Regulation of winter mortality. *Zoologicheskii zhurnal*, 2001, vol. 80, no. 1, pp. 90–96 (in Russian).
- Omarov K. Z. *Peculiarities of Radde's Hamster Ecology in Agrolandscapes of Mountainous Dagestan in Connection with the Specificity of Fodder Base*. Diss. Cand. Sci. (Biol.). Moscow, 1995. 220 p. (in Russian).
- Petrovsky D. V., Novikov E. A., Moshkin M. P. Dynamics of body temperature in the common mole vole (*Ellobius talpinus*, Rodentia, Cricetidae) in winter period. *Zoologicheskii zhurnal*, 2008, vol. 87, no. 12, pp. 1504–1508 (in Russian).
- Rutovskaya M. V., Diatropov M. E., Kuznetsova E. V., Anufriev A. I., Feoktistova N. Yu., Surov A. V. The dynamics of body temperature of the eastern European hedgehog (*Erinaceus*

roumanicus) during winter hibernation. *Zoologicheskii zhurnal*, 2019, vol. 98, no. 5, pp. 556–566 (in Russian). <http://dx.doi.org/10.1134/S004451341905009X>

Sviridenko P. A. *Zapasanie korma zhyvotnyimi* [Stocking of Fodder by Animals]. Kiev, Izdatel'stvo AN UkrSSR, 1957. 33 p. (in Russian).

Solomonov N. G., Anufriev A. I., Okhlopov I. M. Winter hibernation rhythms of the Arctic ground squirrel *Spermophilus parryi* at a body temperature below zero. *Nauka i obrazovanie*, 2012, no. 1, pp. 60–64 (in Russian).

Surov A. V., Feoktistova N. Yu. *Obyknovennyi khomiak Cricetus cricetus (Linnaeus 1758)* [Common Hamster *Cricetus cricetus* (Linnaeus 1758)]. Moscow, Russian Academy of Sciences Publ., 2023. 312 p. (in Russian).

Ushakova M. V., Feoktistova N. Yu., Petrovski D. V., Gureeva A. V., Najdenko S. V., Surov A. V. Hibernation features of Evermann hamster (*Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859) in the Saratov Trans-Volga region. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2010, no. 4, pp. 415–422 (in Russian).

Ushakova M. V., Kropotkina M. V., Feoktistova N. Yu., Surov A. V. Daily torpor in hamsters (Rodentia, Cricetinae). *Russian Journal of Ecology*, 2012, vol. 43, no. 1, pp. 62–66.

Feoktistova N. Yu. *Dwarf Hamsters (Phodopus: Cricetinae): Systematics, Phylogeography, Ecology, Physiology, Behaviour, Chemical Communication*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2008. 414 p. (in Russian).

Feoktistova N. Yu., Naidenko S. V., Surov A. V., Menchinskii E. M. Ecological and physiological characteristics of seasonal biology of the Mongolian hamster, *Allocricetulus curtatus* Allan 1940 (Cricetinae, Rodentia). *Russian Journal of Ecology*, 2013, vol. 44, no. 1, pp. 56–59. <https://doi.org/10.1134/S1067413613010050>

Chunkov M. M., Omarov K. Z. Comparative analysis of Radde's hamster (*Mesocricetus raddei*) winter hibernation in laboratory and in vivo. *Dagestan State Pedagogical University. Journal. Natural and Exact Sciences*, 2021, vol. 15, no. 1, pp. 42–48 (in Russian). <https://doi.org/10.31161/1995-0675-2021-15-1-42-48>

Yakovlev M. G., Kolesnikov I. M. Some new data on the distribution and ecology of the Pre-Caucasian hamster in the Rostov oblast. *Zoologicheskii zhurnal*, 1954, vol. 33, no. 3, pp. 693–700 (in Russian).

Dark J. Annual lipid cycles in hibernators: Integration of physiology and behavior. *Annual Review of Nutrition*, 2005, vol. 25, pp. 469–497. <https://doi.org/10.1146/annurev.nutr.25.050304.092514>

Day D. E., Bartness T. J. Fasting-induced increases in food hoarding are dependent on the foraging-effort level. *Physiology & Behavior*, 2003, vol. 78, iss. 4–5, pp. 655–668. [https://doi.org/10.1016/s0031-9384\(03\)00052-0](https://doi.org/10.1016/s0031-9384(03)00052-0)

French A. R. Interdependency of stored food and changes in body temperature during hibernation of the eastern chipmunk *Tamias striatus*. *Journal of Mammalogy*, 2000, vol. 81, iss. 4, pp. 979–985. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2000\)081%3C0979:IOSFAC%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2000)081%3C0979:IOSFAC%3E2.0.CO;2)

Geiser F., Brigham R. M. The other functions of torpor. In: Ruf T., Bieber C., Arnold W., Millesi E., eds. *Living in a Seasonal World*. Berlin, Heidelberg, Springer, 2012, pp. 109–121.

Gür M. K., Rafinetti R., Gür H. Daily rhythmicity and hibernation in the Anatolian ground squirrel under natural and laboratory conditions. *Journal of Comparative Physiology B*, 2009, vol. 179, iss. 2, pp. 155–164. <https://doi.org/10.1007/s00360-008-0298-0>

Heldmaier G., Ortman S., Elvert R. Natural hypometabolism during hibernation and daily torpor in mammals. *Respiratory Physiology & Neurobiology*, 2004, vol. 141, iss. 3, pp. 317–329. <https://doi.org/10.1016/j.resp.2004.03.014>

Heller H. C., Poulson T. L. Circannian rhythms – II. Endogenous and exogenous factors controlling reproduction and hibernation in chipmunks (*Eutamias*) and ground squirrels (*Spermophi-*

lus). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 1970, vol. 33, iss. 2, pp. 357–383. [https://doi.org/10.1016/0010-406X\(70\)90356-7](https://doi.org/10.1016/0010-406X(70)90356-7)

Humphries M. M., Thomas D. W., Kramer D. L. The role of energy availability in mammalian hibernation: A cost-benefit approach. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2003, vol. 76, no. 2, pp. 165–179. <https://doi.org/10.1086/367950>

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, vol. 172, iss. 1, pp. 47–58. <https://doi.org/10.1007/s003600100226>

Kristoffersson R., Soivio A. Studies on the periodicity of hibernation in the hedgehog (*Eri-naceus europaeus* L.): I. A comparison of induced hypothermia in constant ambient temperatures of 4.5 and 10°C. *Annales Zoologici Fennici*, 1964, vol. 1, no. 4, pp. 370–372. <https://www.jstor.org/stable/23730697>

Lee T. N., Barnes B. M., Buck C. L. Body temperature patterns during hibernation in a free-living Alaska marmot (*Marmota flaviventris*). *Ethology Ecology & Evolution*, 2009, vol. 21, iss. 3–4, pp. 403–413. <https://doi.org/10.1080/08927014.2009.9522495>

Lovegrove B. G. The evolution of endothermy in Cenozoic mammals: A plesiomorphic–apomorphic continuum. *Biological Reviews*, 2012, vol. 87, iss. 1, pp. 128–162. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00188.x>

Lyman C. P., Willis J. S., Malan A., Wang L. C. H. *Hibernation and Torpor in Mammals and Birds*. New York, San Diego, Academic Press, 1982. 332 p.

Michener G. R. Sexual differences in over-winter torpor patterns of Richardson's ground squirrels in natural hibernacula. *Oecologia*, 1992, vol. 89, iss. 3, pp. 397–406. <https://doi.org/10.1007/BF00317418>

Nowack J., Stawski C., Geiser F. More functions of torpor and their roles in a changing world. *Journal of Comparative Physiology B*, 2017, vol. 187, iss. 4–5, pp. 889–897. <https://doi.org/10.1007/s00360-017-1100-y>

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, vol. 278, iss. 3, pp. 698–704. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.2000.278.3.r698>

Ruf T., Geiser F. Daily torpor and hibernation in birds and mammals. *Biological Reviews*, 2015, vol. 90, iss. 3, pp. 891–926. <https://doi.org/10.1111/brv.12137>

Siutz C., Millesi E. Torpor patterns in common hamsters with and without access to food stores. *Journal of Comparative Physiology B*, 2017, vol. 187, iss. 5–6, pp. 881–888. <https://doi.org/10.1007/s00360-017-1093-6>

Siutz C., Nemeth M., Wagner K.-H., Quint R., Ruf T., Millesi E. Effects of food store quality on hibernation performance in common hamsters. *PLoS ONE*, 2017, vol. 12, iss. 10, article no. e0185913. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185913>

Surov A. V., Zaytseva E. A., Kuptsov A. V., Katzman E. A., Bogomolov P. L., Sayan A. S., Potashnikova E. V., Tovpinetz N. N., Kuznetsova E. V., Tselarius A. Y., Feoktistova N. Y. Circle of life: The Common hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758) adaptations to urban environment. *Integrative Zoology*, 2019, vol. 14, iss. 4, pp. 383–395. <http://dx.doi.org/10.1111/1749-4877.12394>

Toien O., Blake J., Edgar D. M., Grahn D. A., Heller H. C., Barnes B. M. Hibernation in black bears: Independence of metabolic suppression from body temperature. *Science*, 2011, vol. 331, no. 6019, pp. 906–909. <https://doi.org/10.1126/science.1199>

Torke K. G., Twente J. W. Behavior of *Spermophilus lateralis* between periods of hibernation. *Journal of Mammalogy*, 1977, vol. 58, iss. 3, pp. 385–390. <https://doi.org/10.2307/1379337>

ДИНАМИКА ТЕМПЕРАТУРЫ ТЕЛА ХОМЯКА РАДДЕ

Twente J. W., Twente J. A. Concentrations of D-Glucose in the blood of *Citellus lateralis* after known intervals of hibernating periods. *Journal of Mammalogy*, 1967, vol. 48, iss. 3, pp. 381–386. <https://doi.org/10.2307/1377770>

Twente J. W., Twente J. A. Regulation of hibernating periods by temperature. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1965, vol. 54, no. 4, pp. 1044–1051. <https://doi.org/10.1073/pnas.54.4.1058>

Wassmer T. Body temperature and above-ground patterns during hibernation in European hamsters (*Cricetus cricetus* L.). *Journal of Zoology*, 2004, vol. 262, iss. 3, pp. 281–288.

Zaytseva E. A., Chunkov M. M., Omarov K. Z. Hibernation records on the incisor surface in the turkish hamster (*Mesocricetus brandti*) (Rodentia, Cricetidae). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2020, no. 1, pp. 44–51. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-1-44-51>

Zervanos S. M., Salsbury C. M. Seasonal body temperature fluctuations and energetic strategies in free-ranging eastern woodchucks (*Marmota monax*). *Journal of Mammalogy*, 2003, vol. 84, iss. 1, pp. 299–310. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2003\)084<0299:SBTFAE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2003)084<0299:SBTFAE>2.0.CO;2)