

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова
Российской академии наук

На правах рукописи

Кузнецова Екатерина Владимировна

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА CRICETINAE
К ОСЕННЕ-ЗИМНИМ УСЛОВИЯМ**

03.02.04 – зоология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Феоктистова Наталья Юрьевна

Москва – 2019

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. АДАПТАЦИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ К УСЛОВИЯМ ОСЕННЕ-ЗИМНЕГО ПЕРИОДА. ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ГИПОТЕРМИЯ И ЕЁ ВАРИАНТЫ (Обзор литературы).....	9
1.1.Сезонные изменения массы тела	15
1.2.Изменения гормонального фона.....	18
1.3.Особенности углеводного и белкового метаболизма.....	24
1.4.Связь гематологических показателей с сезоном года у гетеротермных животных	28
1.5.Сезонные изменения иммунного ответа.....	35
ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ	39
2.1.Систематическое положение и краткие видовые описания	39
2.2.Ареалы и биотопическая приуроченность	41
2.3.Зимняя биология	42
2.4.Биология размножения.....	43
ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	46
3.1.Объекты и время проведения исследования	46
3.2.Методы исследования.....	47
3.3.Методы статистической обработки данных.....	56
ГЛАВА 4. РЕЗУЛЬТАТЫ.....	58
4.1.Особенности гипотермии у модельных видов.....	58
4.2.Сезонные изменения массы тела.....	59
4.3.Особенности гормональных перестроек	62
4.4.Сезонные изменения биохимических показателей крови	66

4.5. Характер изменений количества форменных элементов крови и лейкоцитарной формулы	69
4.6. Сезонные особенности гуморального иммунного ответа на Т-зависимый нереплицирующийся антиген	74
ГЛАВА 5. ОБСУЖДЕНИЕ.....	79
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	95
ВЫВОДЫ	98
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ.....	99
ТЕРМИНЫ И ОПРЕДЕЛЕНИЯ, ПРИНЯТЫЕ В ДАННОЙ РАБОТЕ	100
БЛАГОДАРНОСТИ	102
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	104
СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ.....	138

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Выявление механизмов адаптации животных к среде обитания – одна из фундаментальных проблем современной биологии. Известно, что сезонные различия внешних условий возрастают с увеличением географической широты, а годовая ритмичность особенно ярко проявляется у организмов, населяющих умеренные и полярные широты (Ашофф, 1984; Ануфриев, 2008, 2013). Осенне-зимний период (ОЗП) является наиболее критичным в жизни животных, обитающих в условиях умеренного климатического пояса. Он требует существенных этологических, морфологических и физиологических перестроек (Слоним, 1971; Schmidt-Nielsen, 1979; Хочачка, Сомеро, 1988; Environmental signal..., 2003; Life in the cold..., 2000, 2004; Heldmaier et al., 2004; Ланг-Оет и др., 2014). В отличие от многих видов холоднокровных животных, именно млекопитающие и птицы приобрели способность к регуляции температуры тела. Многие виды млекопитающих характеризуются круглогодичной активностью с поддержанием постоянной температуры тела, в то время как другие виды млекопитающих способны демонстрировать продолжительные эпизоды гипотермии в осенне-зимний период. Физиологическая гипотермия, сопровождающийся угнетением нормальных биологических функций (Carey et al., 2003), считается одним из наиболее действенных механизмов экономии энергетических ресурсов. К настоящему времени явление гипотермии описано у представителей нескольких таксономических групп млекопитающих: однопроходных, сумчатых, насекомоядных, грызунов, приматов, рукокрылых, хищных (Калабухов, 1967; Слоним, 1971; Ануфриев, 2008; Harlow, 1981; Lyman et al., 1982; Nicol, Andersen, 2002; Ruf, Geiser, 2015; Tøien et al., 2011).

Считается, что физиологическая гипотермия положительно отражается на выживаемости особи в целом (Geiser, Brigham, 2012; Nowack et al., 2017), так как помогает значительно экономить энергетические ресурсы в неблагоприятные периоды года (Heldmaier et al., 2004; Ruf, Geiser, 2015), кроме того, снижает риск

гибели от хищников (Lebl et al., 2011; Turbill et al., 2011; Bieber et al., 2012), уменьшает паразитарную нагрузку (Callait, Gauthier, 2000; Geiser, Brigham, 2012; Fietz et al., 2014; Nowack et al., 2017) и потери воды организмом (Cooper et al., 2005; Geiser, Brigham, 2012; Nowack et al., 2017), а также способствует увеличению продолжительности жизни (Turbill et al., 2011).

Однако к настоящему времени накоплены многочисленные данные, свидетельствующие и о негативных последствиях продолжительной гипотермии для организма. К ним относятся: значительные биохимические перестройки (Al-Badry, Taha, 1983; Tsiouris, 2005; Ануфриев, 2008; Storey, Storey, 2010); иммунная депрессия (Bouma et al., 2010 а,б; Franco et al., 2013); укорочение теломер (Turbill et al., 2013; Giroud et al., 2014; Hoelzl et al., 2016); ишемия (Carey et al., 2003); снижение эффективности синаптического переноса (Strijkstra et al., 2003); ухудшение памяти (Millesi et al., 2001); дефицит сна (Daan et al., 1991; Deboer, Tobler, 2000); оксидативный стресс (Carey et al., 2000; Orr et al., 2009; Avci et al., 2014); риск гибели в случае обнаружения хищником в состоянии гипотермии (Estok et al., 2009; Haarsma, Kaal, 2016). И всё-таки, несмотря на отмеченные выше негативные факторы, полагают, что гибернация является наиболее рациональным способом переживания неблагоприятных условий (Bieber et al., 2014).

Между видами с круглогодичной активностью и с продолжительной гипотермией существуют промежуточные варианты – это животные, способные впадать в кратковременное оцепенение (торпор) (около 80 видов) (Ruf, Geiser, 2015), а также виды, демонстрирующие факультативную спячку и накапливающие запасы вне организма (несколько видов хомяков, бурундуков) (Ануфриев, 2008, 2013). Для выявления механизмов адаптаций к ОЗП необходимо исследовать не только крайние варианты, но и весь спектр промежуточных стратегий, устанавливая специфику биохимических, гематологических, иммунных и гормональных перестроек в этот неблагоприятный период года.

Хорошей модельной группой для этого являются представители подсемейства Cricetinae. Внутри этой группы можно проследить разные стратегии

переживания неблагоприятных условий осенне-зимнего периода: торпор, факультативная спячка, облигатная спячка.

Цель работы - выявить сезонные изменения ряда физиологических параметров у представителей п/сем. Cricetinae в зависимости от стратегии переживания неблагоприятных условий осенне-зимнего периода.

Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

1) выявить особенности сезонных изменений массы тела и гормонального статуса у четырёх видов п/сем. Cricetinae, принадлежащих к трём родам (*Phodopus sungorus*, *Allocricetulus curtatus*, *A. evermanni*, *Cricetus cricetus*), с разными типами осенне-зимней гипотермии;

2) оценить изменения биохимических параметров крови и характер изменений формулы крови у *P. sungorus*, *A. curtatus*, *A. evermanni*, *C. cricetus*;

3) установить характер сезонных особенностей гуморального иммунного ответа у видов с разными типами гетеротермии (*P. sungorus*, *P. roborovskii*, *A. curtatus*, *C. cricetus*).

Научная новизна. Впервые показано, что виды, демонстрирующие нестандартную короткую спячку (род *Allocricetulus*), и виды с факультативной спячкой (*Cricetus cricetus*) не набирают массу тела к началу осенне-зимнего периода, а также не снижают её в течение спячки, как другие зимоспящие виды (суслики, сурки, ежи (Ануфриев, 2008, 2013)). Впервые получены данные о сезонной динамике форменных элементов крови и лейкоцитарной формулы у четырёх представителей п/сем. Cricetinae, демонстрирующих различные формы гипотермии. Впервые проведено сравнение сезонных изменений биохимических показателей крови и гормонального фона у гетеротермных видов. Разработана и впервые применена методика оценки гуморального иммунного ответа на T-зависимый нереплицирующийся антиген у четырёх видов п/сем. Cricetinae в разные сезоны года.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные данные вносят существенный вклад в изучение физиологических механизмов переживания

осенне-зимних условий гетеротермными видами. Новые сведения по биологии обыкновенного хомяка, включённого в приложение II Бернской конвенции в статусе строго охраняемого вида (Nechay, 2000), Красные книги практически всех Европейских стран и ряда региональных книг РФ (Surov et al., 2016), позволят более рационально подойти к реализации стратегии его охраны и восстановления. Разработанная методика, позволяющая оценить гуморальный иммунный ответ на Т-зависимый нереплицирующийся антиген и апробированная на 4 видах подсемейства, может быть применена для измерения гуморального иммунного ответа у ряда других видов млекопитающих, многие из которых являются лабораторными и/или домашними животными. В целом, изучение механизмов гипотермии, в частности нестандартной спячки, может иметь прикладное значение для биологии и медицины.

Материалы диссертации могут использоваться в лекционных и практических курсах биологических и ветеринарных факультетов университетов, ветеринарных академий.

Положения, выносимые на защиту:

1. Изученные представители п/сем. Cricetinae формируют ряд переходов между видами с круглогодичной активностью и облигатной гипотермией, что позволяет оценивать эволюционные тренды в плане адаптаций животных к неблагоприятным условиям осенне-зимнего периода.

2. Различия в характере гипотермии отражаются на гематологических и биохимических показателях, гормональных перестройках, а также иммунных характеристиках у изученных представителей п/сем. Cricetinae.

3. Для гетеротермных животных факультативная спячка и круглогодичная активность с торпорами являются более лабильной стратегией, а, следовательно, более адаптивной для переживания неблагоприятных условия осенне-зимнего периода, чем истинная спячка.

Апробация работы. Материалы диссертационной работы были представлены на четырёх отечественных и восьми международных конференциях, среди них: V Всероссийская конференция по поведению (Москва,

2012); 3-я Всероссийская научная конференция «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (Черноголовка, 2014); Всероссийская научная конференция «Вид и видообразование» (Москва, 2015); International conference “Ecosystems of Central Asia Under Current Condition of Socio-Economic Development” (Ulaanbaatar, Mongolia, 2015); 22nd, 24th, 25th Annual Meeting of International Hamster Workgroup, (Olomouc, Czech Republic, 2015; Uglich, Russia, 2017; Strasbourg, France, 2018); Всероссийская научная конференция «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 2016); The 15th International Conference on Rodent Biology “Rodens et Spatium” (Olomouc, Czech Republic, 2016); The 8th International Symposium of Integrative Zoology (Xilinhaote city, Xilinguole meng, Inner Mongolia, China, 2016); III Международная конференция «Современные проблемы биологической эволюции» (Москва, 2017); 6th International Conference of Rodent Biology and Management and 16th Rodens et Spatium (Potsdam, Germany, 2018).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 20 печатных работ, из них 7 статей в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК.

ГЛАВА 1.
АДАПТАЦИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ
УСЛОВИЯМ ОСЕННЕ-ЗИМНЕГО ПЕРИОДА.
ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ГИПОТЕРМИЯ И ЕЁ ВАРИАНТЫ
(Обзор литературы)

Среда обитания большинства млекопитающих, населяющих умеренные и полярные зоны, подвержена глубоким сезонным изменениям. Осенне-зимний период часто рассматривается как наиболее критичный для выживания многих видов млекопитающих, поскольку он сопряжён с высокими энергетическими затратами на терморегуляцию в условиях низких температур окружающей среды и недостатка пищевых ресурсов (Heldmaier, Klingenspor, 2003; Borniger et al., 2017). Для успешного выживания в этот период животные выработали разнообразные адаптации, направленные на сохранение энергии и повышение устойчивости к холоду. Условно эти адаптации можно разделить на три группы:

- 1) этологические (запасание корма, строительство убежищ, изменение положения тела, групповое скучивание, сезонные миграции, изменение суточной активности и т. д.)
- 2) морфологические (накопление жировых запасов в теле, изменение массы тела, густоты и окраски шерстного покрова и др.)
- 3) физиологические (изменение температуры тела, обмена веществ, гематологических параметров, функции эндокринной, сердечно-сосудистой, иммунной, репродуктивной и др. систем)

(Слоним, 1971; Schmidt-Nielsen, 1979; Калабухов, 1985; Bronson, 1985; Heldmaier, 1989; Хочачка, Сомеро, 1988; Environmental signal..., 2003; Life in the cold, 2003, 2004).

Сочетание разных типов адаптаций в зимний период позволяет гомойотермным животным поддерживать положительный тепловой баланс на фоне широких колебаний температуры окружающей среды. Основным

синхронизирующим сигналом для сезонных изменений в организме животных является фотопериод: изменения продолжительности светового дня помогают животным заблаговременно подготовиться к смене условий окружающей среды (Штайнлехнер, Пухальский, 1999).

В отличие от многих гомойотермных млекопитающих, сохраняющих двигательную активность зимой, некоторые виды животных приспособляются к суровым условиям окружающей среды за счёт значительного снижения температуры тела (физиологическая гипотермия) и уровня метаболизма (состояние гипометаболизма). Животные, способные в определённые периоды своего жизненного цикла, демонстрировать физиологическую гипотермию, называются гетеротермными. Существует два основных варианта физиологической гипотермии: торпор (оцепенение) и спячка (гибернация). Основные различия торпора и спячки представлены в таблице 1.

У гетеротермных животных наблюдаются значительные изменения метаболизма, в т. ч. переход с метаболизма углеводов на усиленный метаболизм запасённых липидов. Метаболическая депрессия резко выражена во время баутов сна у гибернирующих животных: уровень основного метаболизма может снижаться до 1-5% от уровня метаболизма в покое (подробнее см. 2.4) (Geiser, 2004; Storey, Storey, 2005). Интенсивность обмена веществ во время торпора составляет в среднем 35% от скорости метаболизма в покое (Ruf, Geizer, 2015).

Таблица 1. Виды физиологической гипотермии, их основные характеристики и примеры гетеротермных млекопитающих (по Melvin, Andrews, 2009, с дополнениями)

Вид гипотермии	T_T во время эпизода ГП, °С	$L_{ГП}$	Примеры			
			Отряд	Вид	T_T во время эпизода ГП, °С	$L_{ГП}$
Торпор	$10 \leq T_m \leq 25$	≤ 1 дня	Marsupialia	<i>Petaurus breviceps</i> *	10,4 – 24	13 – 23 ч
			Eulipotyphla	<i>Crocidura suaveolens</i>	17,9 – 21,6	3 – 8ч
			Carnivora	<i>Mephitis mephitis</i>	28 – 28,4	9 – 22ч
			Rodentia	<i>Phodopus sungorus</i>	12,3 - 22	4,5 – 20ч
Гибернация	$T_m < 10$	> 1 дня	Marsupialia	<i>Cercartetus nanus</i>	1,3 – 5,9	6 – 23д
			Eulipotyphla	<i>Erinaceus roumanicus</i> **	(- 1,3) – 15	4 – 17д
			Chiroptera	<i>Myotis lucifugus</i>	1,3 – 9	10 – 40д
			Carnivora	<i>Ursus americana</i>	28,4 – 32,3	45д
			Rodentia	<i>Spermophilus parryii</i>	(- 2,9) – 7,5	5 – 33д

Условные обозначения: ГП – гипотермия, T_T – температура тела, $L_{ГП}$ - продолжительность эпизода гипотермии, ч – час, д – день.

Примечание: *Ursus americana* относится к гибернирующим животным на основании продолжительности периода гипотермии (Ruf, Geizer, 2015). * - данные Körtner, Geiser (2000), ** - данные Рутовская с соавторами (2019).

Гибернация состоит из нескольких баутов сна, прерываемых периодами нормотермии (пробуждения), во время которых животное способно выходить из глубокого гипометаболического-гипотермического состояния (рис. 1).

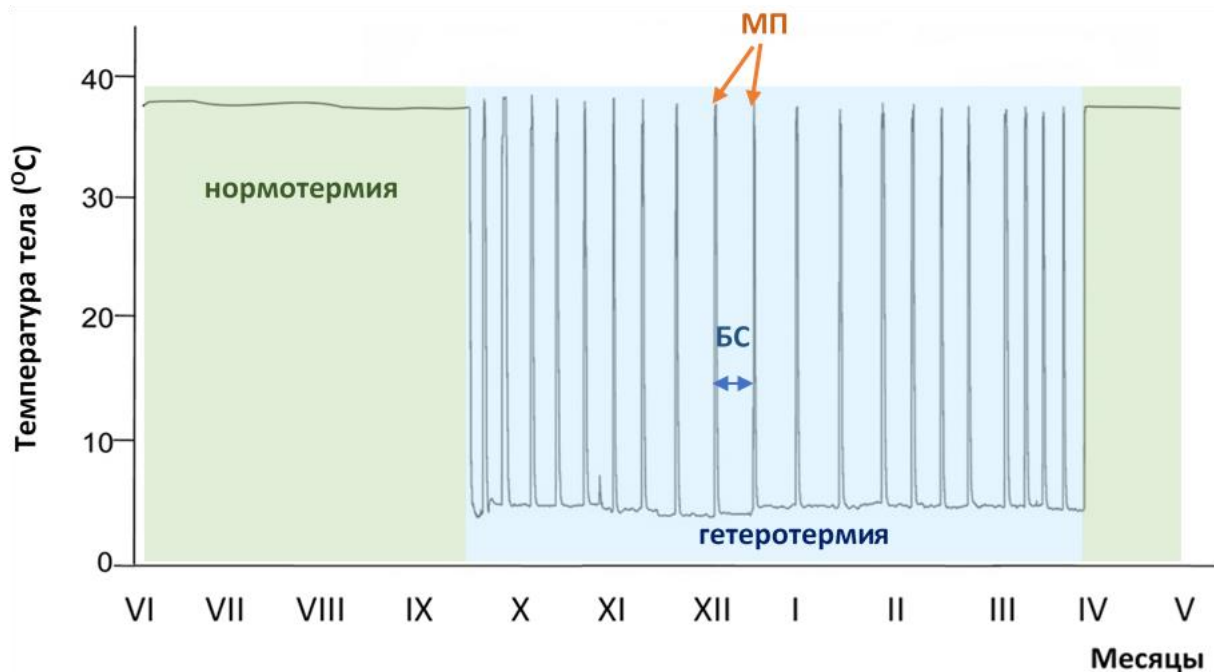


Рис.1. Схема изменения температуры тела у облигатного гибернатора тринадцатиполосного суслика (*Ictidomys tridecemlineatus*¹) (по Voima et al., 2010a, с изменениями).
Условные обозначения: БС – баут сна, МП – межбаутовое пробуждение. Зелёным цветом выделен период нормотермии, синим – гетеротермии.

Перед залеганием в спячку некоторые виды гибернаторов (например, суслики, сурки, ежи) накапливают значительные запасы жира, в то время как другие – запасают корм (например, хомяки, бурундуки) (Florant, Nealy, 2012).

¹ Поскольку систематический статус сусликов был пересмотрен, названия приводятся в соответствии с Helgen, K. M., Cole, F. R., Helgen, L. E., Wilson, D. E. Generic revision in the holarctic ground squirrel genus *Spermophilus* // J. Mammal. – 2009. – № 90. – P. 270–305.

Среди представителей п/сем. Cricetinae есть виды, для которых характерны разные способы переживания неблагоприятных условий осенне-зимнего периода:

- 1) круглогодичная активность (виды рода *Cricetulus*) (рис. 2) (Ушакова и др., 2012);

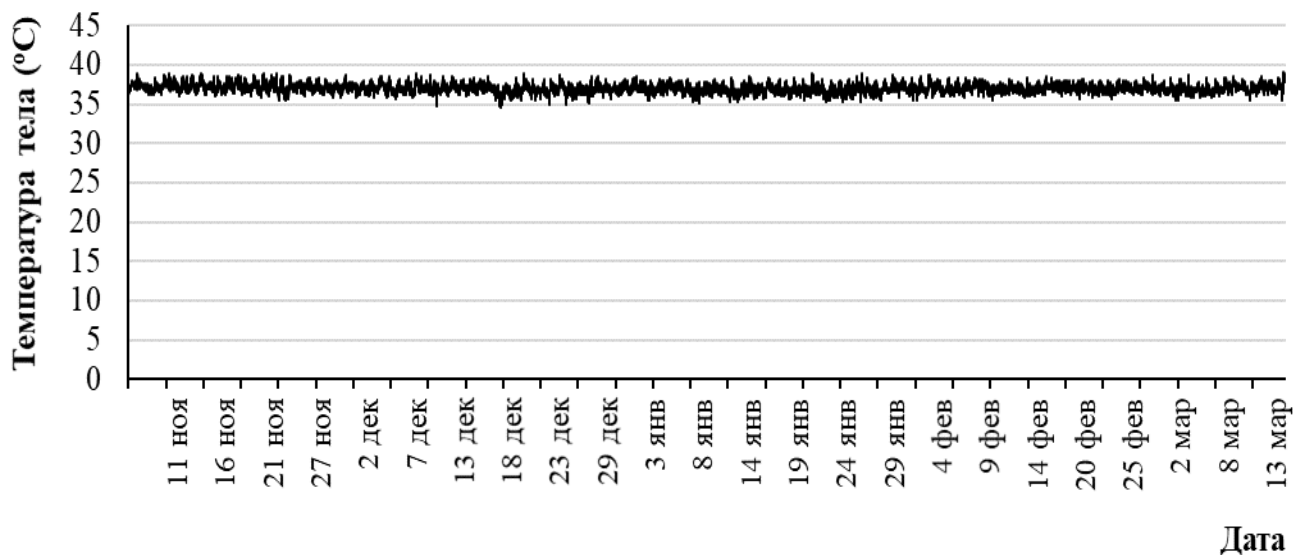


Рис. 2. График изменения температуры тела *Cricetulus migratorius*.

- 2) круглогодичная активность, прерываемая кратковременными торпорами (представители рода *Phodopus*) (рис. 3) (Heldmaier, Steinlechner, 1981; Weinert et al., 2009; Ушакова и др., 2012; Diedrich, Steinlechner, 2012; Khrushchova et al., 2018);

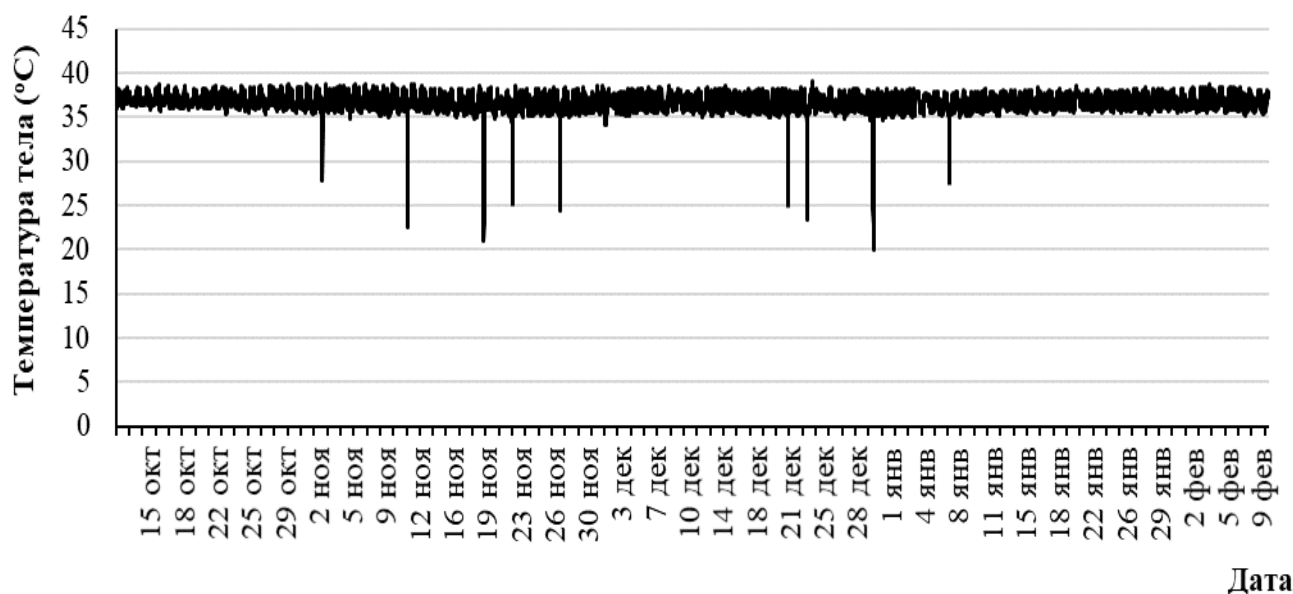


Рис. 3. График изменения температуры тела *Phodopus sungorus*.

- 3) нестандартная короткая спячка с нерегулярными периодами нормотермии, обнаруженная у представителей рода *Allocricetulus* (рис. 4) (Ушакова и др., 2010; Феоктистова и др., 2013; Клевезаль и др., 2015);

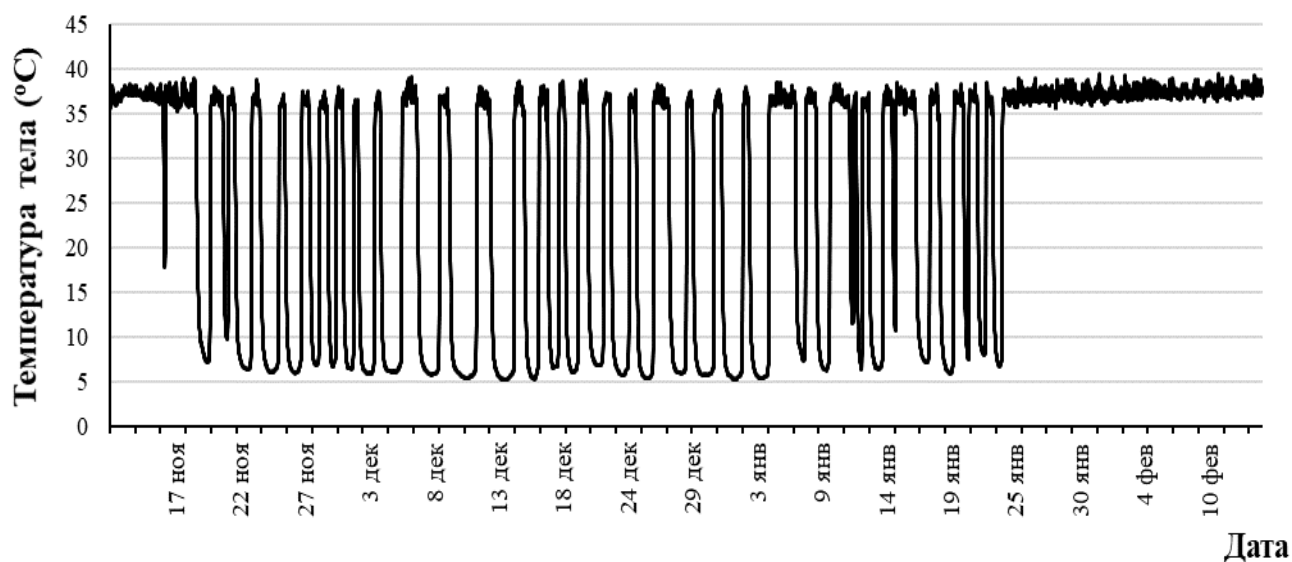


Рис. 4. График изменения температуры тела *Allocricetulus curtatus*.

- 4) факультативная спячка, описанная у единственного представителя рода *Cricetus* (рис. 5) (Воронцов 1982; Nechay, 2000);

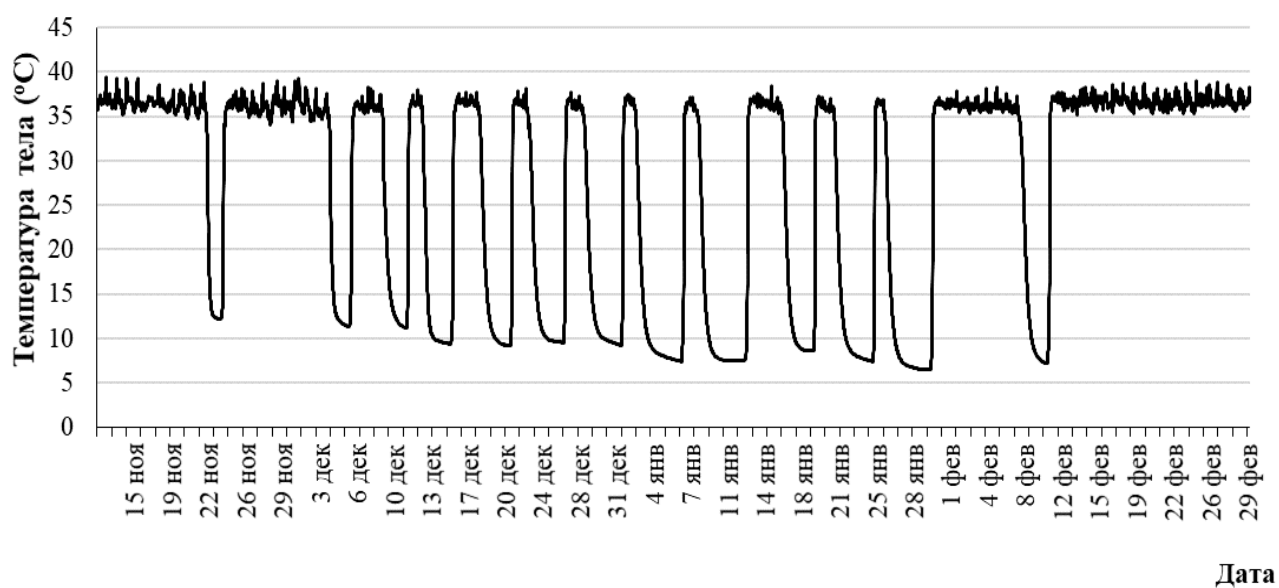


Рис. 5. График изменения температуры тела *Cricetus cricetus*.

5) облигатная спячка, характерная для представителей рода *Mesocricetus* (в частности, для хомяка Радде) (рис. 6) (Клевезаль и др., 2012, 2018).

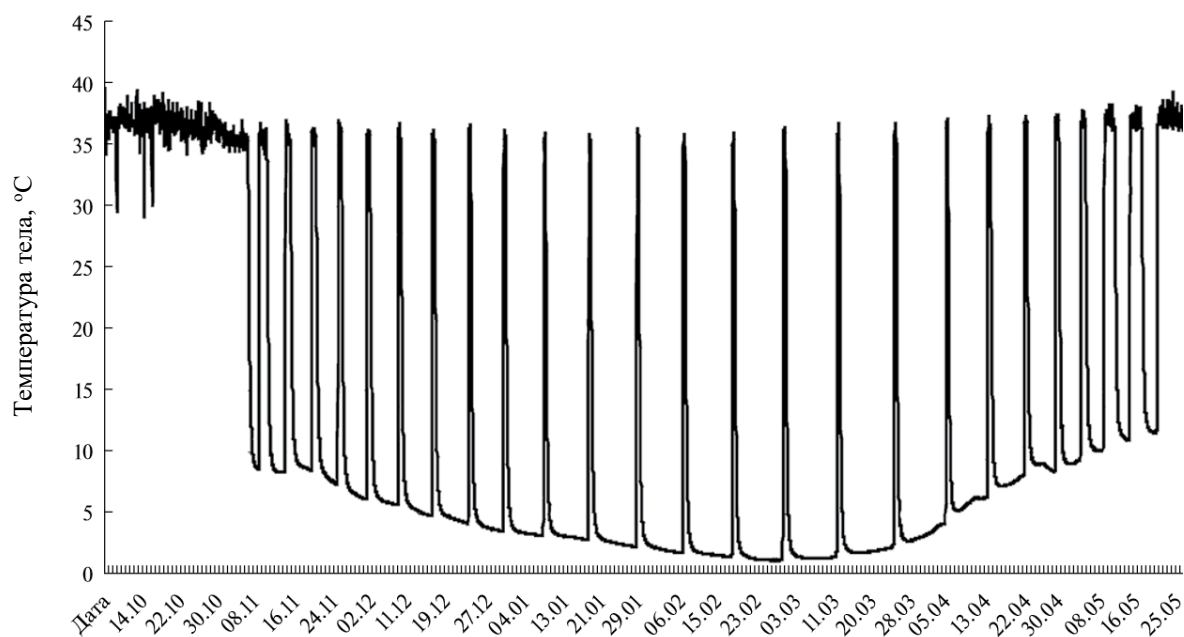


Рис. 6. График изменения температуры тела *Mesocricetus raddei* (Клевезаль и др., 2018).

Различия в стратегии подготовки к спячке отражаются на всех физиологических процессах, в том числе на динамике массы тела.

1.1.Сезонные изменения массы тела

Сезонные колебания климатических условий отражаются на доступности пищевых ресурсов для животных, обитающих в умеренных и полярных широтах. Чтобы успешно преодолеть эти трудности, многие виды млекопитающих перестраивают свой метаболизм и изменяют рацион в зимний период. Все эти перестройки влекут за собой изменения массы тела, которые особенно резко проявляются в ОЗП.

У многих видов мелких млекопитающих, сохраняющих активность в зимние месяцы, отмечается снижение массы тела. На землеройках рода *Sorex* показано уменьшение в зимний период не только общих размеров, но также и

краниометрических признаков – так называемое «явление Денеля» (Dehnel, 1949). Однако зимняя регрессия у грызунов затрагивает лишь общие размеры (массу) тела и к тому же проявляется не столь глубоко, как у бурозубок (Ивантер, 2015). Зимняя регрессия массы тела была продемонстрирована на различных видах грызунов (как из природных популяций, так и содержащихся в лабораторных условиях): *Microtus pennsylvanicus* (Dark et al., 1983), *P. sungorus* (Heldmaier, Klingenspor, 2003), *Sorex araneus* (Taylor et al., 2013), *Microtus ochrogaster* (Kriegsfeld, Nelson, 1996).

Основываясь на правиле Бергмана о закономерностях изменения размеров гомойотермных животных в связи с изменением температурного фактора, феномен зимней регрессии массы тела мелких млекопитающих кажется неадаптивным, так как уменьшение размеров приводит к увеличению относительной поверхности и теплопотерь организмом, что в конечном итоге повышает энергозатраты на терморегуляцию (Heldmaier, Steinlechner, 1981; Taylor et al., 2013). Однако у активных в зимний период мелких млекопитающих происходит частичная компенсация теплопотерь благодаря изменению шерстного покрова (Heldmaier, Klingenspor, 2003). Кроме того, несмотря на повышение теплопродукции, рассчитанной на 1 г массы тела, общие энергозатраты на особь зимой оказываются ниже, чем летом, что приводит к уменьшению количества пищи, потребляемой за день (Штайнлехнер, Пухальский, 1999). На джунгарских хомячках было установлено, что их общие энергетические потребности изменялись параллельно колебаниям массы тела: при снижении в зимний период массы тела на 40% общая энергетическая потребность особи также понижалась на 40% (Heldmaier, Klingenspor, 2003).

Считается, что снижение массы тела у животных, сохраняющих активность в зимний период, наиболее выражено у видов с массой менее 1 кг, тогда как более крупные млекопитающие имеют тенденцию к увеличению её зимой. Этот феномен ярче выражен в условиях северных широт и континентального климата (Heldmaier, Klingenspor, 2003).

У зимоспящих животных масса тела растёт перед наступлением спячки (осенью), а к моменту пробуждения достигает минимальных значений (рис. 7). Основным источником энергии в период гибернации у них служит жир. Установлена высокая положительная корреляция между массой тела гибернирующих видов и содержанием в нём жира (Ануфриев, 2008).

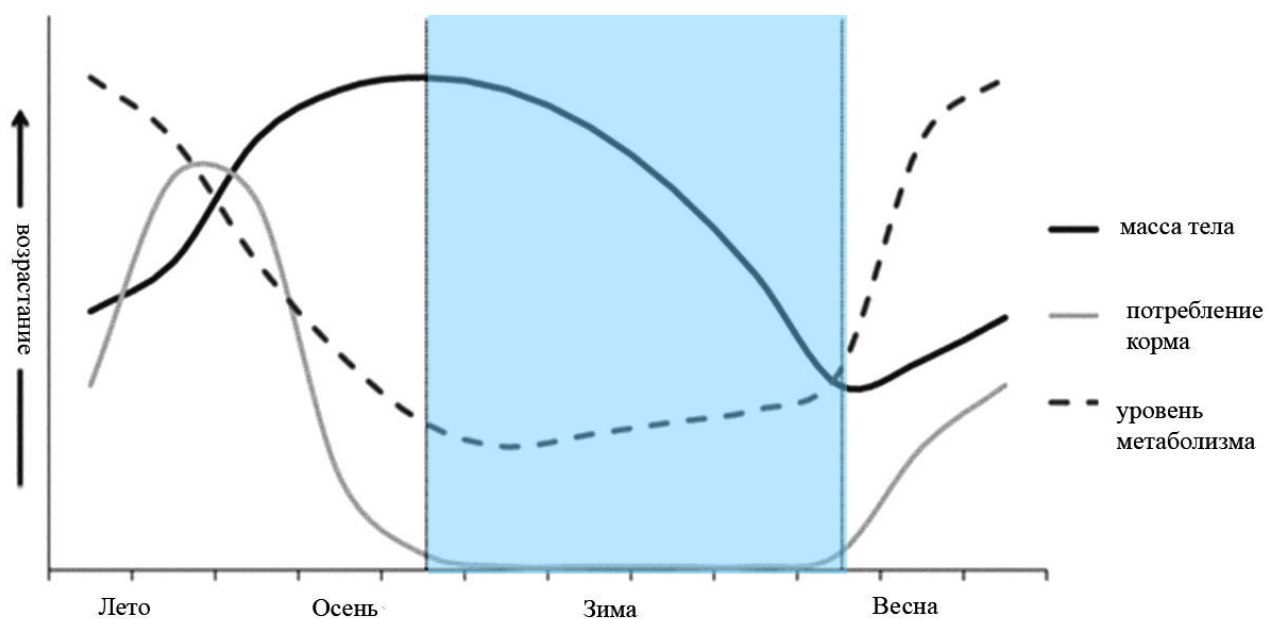


Рис. 7. Схема сезонных циклов массы тела, потребления пищи и уровня метаболизма у облигатного гибернатора (по Florant, Nealy, 2012). Синим цветом показан период спячки.

Кроме накопления жира, некоторые виды зимоспящих животных, делают значительные запасы корма и могут принимать пищу во время межбаутовых пробуждений. Примерами таких видов являются хомяки и бурундуки. Наличие запасов пищи является обязательным условием успешной зимовки у этих видов (Ануфриев, 2008). Именно эти грызуны (представители п/сем. Cricetinae) являются объектами нашего исследования.

Сезонные изменения массы тела непосредственно связаны с изменением гормонального фона.

1.2. Изменения гормонального фона

Глюкокортикоиды (ГК) и половые стероиды являются ключевыми компонентами эндокринных реакций организма в ответ на сезонные изменения окружающей среды (Place, Kenagy, 2000; Romero, 2002; Boonstra, 2005; Reeder, Kramer, 2005; Soto-Gamboa et al., 2005; Schradin, 2008). Секреция глюкокортикоидных гормонов контролируется гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой (ГГН) системой. После синтеза глюкокортикоиды быстро секретируются в кровь, где обратимо связываются с транспортным белком транскортином (кортикостероид-связывающий белок). Образованный макромолекулярный комплекс переносится к клеткам-мишеням и связывается с соответствующими рецепторами на этих клетках. Однако некоторые количества глюкокортикоидов находятся в плазме крови в свободной (несвязанной с транскортином) форме (Северин, 2004). Содержание свободного кортизола в крови животных видоспецифично и может составлять от 10% (у человека и лабораторных грызунов) (Северин, 2004; Taumans et al., 1997; Richard et al., 2010) до 90% (зарегистрировано у двух видов белок-летяг *Glaucomys sabrinus* и *G. volans* наряду с одними из самых высоких базальных концентраций ГК) (Desantis et al., 2013). Свободные формы ГК являются биологически активной фракцией (Северин, 2004) и способны реализовать свое действие на клетки-мишени, диффундируя через клеточную мембрану и связываясь затем с внутриклеточными рецепторами.

Глюкокортикоиды модулируют многочисленные физиологические и поведенческие ответные реакции организма на действия различных внешних и внутренних факторов (Sapolsky et al., 2000; Boonstra, 2005), им принадлежит важная роль в регуляции энергетического баланса (Dallman et al., 2007), а также в мобилизации энергетических ресурсов (Romero, 2002) и их распределении между конкурирующими физиологическими процессами в организме (Borniger et al., 2017), регуляции активности иммунной системы (Cain, Cidlowski, 2017).

Сезонные изменения базальных уровней глюкокортикоидов наблюдаются у большинства видов рептилий, амфибий, птиц и млекопитающих (как у диких, так и лабораторных животных), но паттерны сезонных колебаний могут отличаться у разных таксонов (предположительно из-за различий в их жизненных циклах) (Kenagy et al., 1999; Romero, 2002; Romero et al., 2008, 2017; Vera et al., 2011; 2013; Quispe et al., 2014; Borniger et al., 2017). Изменения базальных уровней ГК в крови на протяжении года отражают сезонные энергетические потребности животных (Wingfield et al., 1998). У большинства видов млекопитающих высокие базальные уровни ГК отмечаются в период размножения (Romero et al., 2017), однако есть виды, демонстрирующие повышение концентрации циркулирующих ГК в зимний период. Среда обитания и климатические условия являются факторами, способными модулировать физиологический стресс животных (Bauer et al., 2013; Breuner et al., 2003; Busch et al., 2011; Mueller et al., 2007; Wingfield et al., 2008). В зимний период ввиду низких температур окружающей среды значительно возрастают энергетические затраты организма на терморегуляцию, наблюдается дисбаланс между поступлением и расходом энергии; всё это, в свою очередь, приводит к увеличению базальных уровней глюкокортикоидов в крови (Sapolsky, 1992; Romero, 2002). Увеличение концентрации глюкокортикоидов приводит к интенсификации метаболизма (с преобладанием катаболических процессов), в результате чего происходит мобилизация энергетических ресурсов (Romero, 2002). Заблаговременная подготовка организма к изменениям условий окружающей среды позволяет минимизировать энергетические потребности путём перестройки физиологических систем организма (эндокринной, иммунной, нервной и др.) на новый функциональный уровень (Sapolsky, 1992).

Сезонные изменения концентраций циркулирующих ГК часто совпадают с колебаниями уровня транскортина в крови (Romero et al., 2017). Помимо этого, в течение года наблюдаются изменения в плотности рецепторов глюкокортикоидов в клетках-мишенях различных тканей (Romero et al., 2017). Всё это влияет на выраженность действия ГК на организм животных на разных этапах жизненного цикла.

У зимоспящих животных также наблюдаются ярко выраженные изменения концентрации ГК в течение года. Повышение циркулирующих ГК перед спячкой характерно для многих гибернирующих видов (Shivatcheva et al., 1988; Saboureau et al., 1979; Boswell et al., 1994; Reeder et al., 2004), накапливающих жир в период подготовки к спячке. Это повышение объясняется участием ГК в процессах липогенеза за счёт стимуляции синтеза липогенных ферментов и воздействия на секрецию инсулина (Berdanier, 1989; Dallman et al., 1993; Romero, 2002; Reeder et al., 2004; Weitten et al., 2013). Однако, для видов-гибернаторов характерно резкое снижение базальных уровней ГК во время эпизодов гипотермии (Denyes, Horwood, 1960; Saboureau et al., 1980; Shivatcheva et al., 1988; Шварева, Невретдинова, 1988). Гибернация характеризуется также низкой активностью кортикотропин-рилизинг-фактора (Nürnberg, 1995) – основного нейрогомона, участвующего в активации ГГН системы. Этот факт может служить одним из объяснений более низкого содержания ГК в крови животных во время гипотермии. Кроме того, надпочечники зимоспящих животных претерпевают серьёзные морфологические перестройки, приводящие к снижению кортикостероидной активности коры надпочечников в период спячки и подавлению секреции ГК (Ильясова, 1984). Во время спонтанных пробуждений базальный уровень ГК в крови резко повышается (Denyes, Horwood, 1960; Saboureau et al., 1980; Shivatcheva et al., 1988; Шварева, Невретдинова, 1988; Weitten et al., 2013), благодаря этому стимулируется липолиз, снижается утилизация глюкозы клетками периферических тканей (за исключением мозга), усиливается глюконеогенез (Gustafson, Belt, 1981; Willis, Wilcox, 2014). Все это способствует сбережению глюкозы на протяжении спячки для поддержания активного метаболизма во время кратковременных периодов нормотермии, а также энергетического обмена в мозге во время гипотермии (Willis, Wilcox, 2014).

Таким образом, сезонные изменения секреции ГК играют важную роль в подготовке гибернаторов к спячке и поддержании определенного гомеостаза на её протяжении.

Наряду с сезонными изменениями концентрации ГК, у животных, обитающих в условиях умеренного климатического пояса, также наблюдаются выраженные колебания репродуктивной активности. Изменения секреции половых стероидов, происходящие в течение года, контролируются системой гипоталамус-гипофиз-гонады (ГГГ). Гонадотропин-рилизинг-гормон, секретлируемый гипоталамусом, вызывает усиление секреции гонадотропных гормонов в передней доле гипофиза (лютеинизирующий гормон и фолликулостимулирующий гормон). В свою очередь, гонадотропины регулируют работу половых желез. Система ГГГ активируется в период размножения, что приводит к существенному увеличению размеров половых желез самцов, а также активному сперматогенезу и повышению концентрации циркулирующих андрогенов (Yoshimura, 2013). Основным андрогеном является тестостерон. Подобно глюкокортикоидам, тестостерон циркулирует в крови в связанном с белками плазмы (альбумином и специфическим глобулином) состоянии и в свободном виде. Именно свободная форма тестостерона проявляет биологическую активность. Известно, что у сезонно размножающихся видов (в частности, у грызунов) уровень тестостерона обычно высок во время сезона размножения (при длинном световом дне) и низок, когда животные не размножаются (при коротком световом дне) (Zucker et al., 1980; Leonard, Ferkin, 1999).

В зимний период большинство сезонно размножающихся видов, включая грызунов, ограничивают свою половую активность, что способствует сбережению значительного количества энергии (Gockel, Ruf, 2001), которая может быть направлена на поддержание температурного гомеостаза (Штайнлехнер, Пухальский, 1999; Heldmaier, Klingenspor, 2003). Прекращение размножения зимой характеризуется инволюцией гонад и приостановкой гаметогенеза (Bronson, 1989).

Однако даже у сезонно размножающихся видов часто наблюдается зимнее размножение (Nelson, 1987; Corbet, Harris, 1991; Blank, 1992). Это может означать, что, несмотря на суровые условия окружающей среды (низкие температуры и

ограниченность пищевых ресурсов), некоторые особи в популяции способны поддерживать активность гонад и размножаться в этот период. Одним из возможных объяснений такой разнокачественности особей является различная реактивность к изменениям фотопериода, которая была зафиксирована в лабораторных колониях некоторых видов (Dark, Zucker, 1986; Nelson, 1987; Moffat et al., 1993; Kerbeshian et al., 1994). Фоторефрактерность была также показана для джунгарского хомячка (Müller et al., 2015). Однако конкретные генетические изменения, ответственные за утрату видоспецифической реакции на фотопериод, остаются неизвестными (Штайнлехнер, Пухальский, 1999). Биологический смысл зимнего размножения может заключаться в потенциальной возможности выживания и последующего созревания дополнительно родившегося молодняка, что позволило бы популяции начать новый цикл размножения при большей численности (Оленев, Григоркина, 2014).

Репродуктивная активность гибернаторов также является сезонной (Wang, Lee, 2011). Перед залеганием в спячку у зимоспящих животных наблюдается инволюция гонад и снижение уровня половых стероидов в крови (Reznik-Schüller, Reznik, 1973; Saboureau, Dutourné, 1981; Barnes et al., 1986; Fowler, 1988; Wang, Lee, 2011). Необходимо отметить, что в течение своего жизненного цикла зимоспящие животные сталкиваются с серьёзными ограничениями, обусловленными короткой продолжительностью их активного периода (рис. 8): в течение всего нескольких месяцев их организм претерпевает целый комплекс физиологических и поведенческих изменений, таких как развитие гонад, усиление внутривидовой агрессии и территориального поведения у самцов, спаривание, выращивание потомства, а также накопление жира или запасание пищи для следующего периода спячки (Bieber, Ruf, 2004; Strauss et al., 2008; Richter et al., 2017). При этом период размножения у некоторых облигатных гибернаторов (например, суслики) может длиться всего 3-4 недели (Strauss et al., 2008, Васильева, Чабовский, 2017), но активация репродуктивной системы начинается ещё до окончания спячки. У большинства зимоспящих видов возобновление активности гонад и усиление секреции половых стероидов происходит во время

кратковременных пробуждений во второй половине спячки (Saboureau, Dutourné, 1981; Barnes et al., 1986; Goldman et al., 1986; Strauss et al., 2008). Гибернирующие животные также демонстрируют сезонные изменения концентрации гонадотропных гормонов (ФСГ, ЛГ) в крови, однако паттерны их секреции видоспецифичны (Barnes et al., 1988; Wang, Lee, 2011).

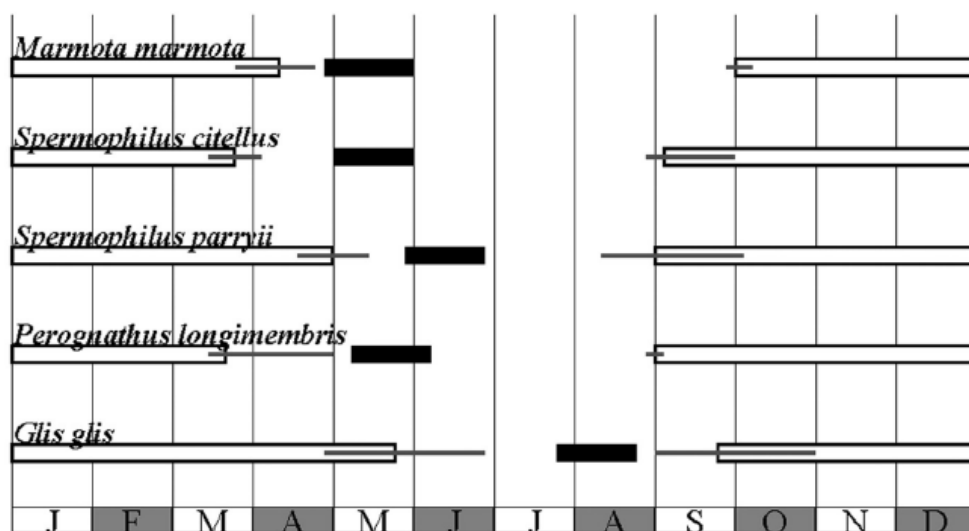


Рис.8. Жизненные циклы некоторых гетеротермных видов грызунов (по Bieber, Ruf, 2004). Чёрные прямоугольники – время рождения детенышей; белые прямоугольники – средняя продолжительность спячки; серые линии – изменчивость сроков залегания и выхода из спячки.

Помимо влияния на функционирование репродуктивной системы, половые гормоны могут также регулировать продолжительность периода спячки. На нескольких гибернирующих видах (берингийский суслик (*Urocyon parryi*), золотистый суслик (*Callospermophilus lateralis*), обыкновенный ёж (*Erinaceus europaeus*), хомяк Брандта (*Mesocricetus brandti*), сирийский хомячок (*M. auratus*), обыкновенный хомяк (*C. cricetus*)) было показано, что повышение концентрации тестостерона в крови у самцов (в том числе в результате экзогенного введения) во время спячки приводило к её окончанию, в то время как кастрация самцов достоверно увеличивала продолжительность спячки (Hall, Goldman, 1980; Janský et al., 1984; Saboureau, 1986; Darrow et al., 1988; Lee et al., 1990; Richter et al., 2017).

Наряду с сезонными колебаниями уровней тестостерона и гонадотропных гормонов, у гетеротермных животных были обнаружены резко выраженные изменения концентрации глобулина, связывающего половые гормоны (ГСПГ), который транспортирует тестостерон в метаболически неактивной форме к клеткам-мишеням (Gustafson, Damassa, 1985). Таким образом, колебания уровня ГСПГ будут влиять на количество свободного тестостерона, доступного для использования тканями (Gustafson, Damassa, 1985). Сезонная динамика уровня ГСПГ отличается у разных видов животных (Gustafson, Damassa, 1985; Saboureau et al., 1982).

Поскольку глюкокортикоиды и половые стероиды оказывают воздействие практически на все процессы обмена веществ в организме, колебания их уровней, происходящие в различные сезоны года, будут вызывать многочисленные метаболические перестройки. О некоторых из них пойдёт речь в следующем разделе.

1.3. Особенности углеводного и белкового метаболизма

Сезонные изменения в доступности пищевых и водных ресурсов вызывают соответствующие физиологические перестройки в организме животных, одним из проявлений которых является изменение скорости метаболизма. Способность значительно подавлять скорость метаболизма и погружаться в гипометаболическое состояние в ответ на действие экологических стресс-факторов была зарегистрирована практически для всех основных систематических групп животных (кольчатые черви, насекомые, моллюски, рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие) (Guppy, Withers, 1999; Storey, Storey, 2004). Длительность гипометаболизма среди млекопитающих и птиц варьирует от нескольких часов (во время торпора) до нескольких недель и месяцев (во время спячки) (Geiser, 1988; Wang, Wolowyk, 1988; Guppy, Withers, 1999; Storey, Storey, 2004). Хорошо известно, что гибернирующие

млекопитающие (например, суслики, сурки, ежи, летучие мыши) демонстрируют значительное снижение уровня основного метаболизма во время эпизодов гипотермии, что позволяет им экономить до 90% энергии (Wang, Wolowyk, 1988; Geiser, 2004), при этом скорость метаболизма может падать до 1-5% (при температуре тела 0-5 °C) от скорости метаболизма животных в покое (при 37°C) (Geiser, 2004; Storey, Storey, 2005). Следует подчеркнуть, что у впадающих в спячку млекопитающих подавление скорости метаболизма предшествует снижению температуры тела (Melvin, Andrews, 2009; Florant, Healy, 2012; Ху и др., 2014). Уменьшение скорости отдельных биохимических процессов у гетеротермных животных происходит не только в результате понижения температуры, но и вследствие скоординированного подавления активности ферментов. В состоянии спячки снижается экспрессия генов и синтез белка, ингибируется активность ряда ферментов за счёт их фосфорилирования протеинкиназами, изменения концентрации низкомолекулярных лигандов и белков, регулирующих ферментативную активность. Кроме того, вследствие изменения температуры меняются и кинетические параметры ферментативных реакций (Storey, Storey, 1990, 2004; Andrews, 2004; Morin, Storey, 2009; Ху и др., 2014).

Хорошо известно, что во время спячки в первую очередь перестраиваются процессы диссимиляции, что приводит к преимущественному использованию жиров, а не углеводов для производства энергии (Storey, Storey, 1990, 2004; Ануфриев, 2008; Wang, Lee, 2011; Коломийцева, 2011; Ланг-Оет и др., 2014; Ху и др., 2014). Запасание жира перед спячкой описано для многих зимоспящих животных (Ануфриев, 2008). Метаболизм липидов задаётся метаболизмом белков, участвующих в синтезе, деградации, переносе липидов и определяющих локализацию липидов в компартментах клетки (Коломийцева, 2011). Преимущественное использование жира вместе с подавлением окисления глюкозы приводит к экономии глюкозы. Так как гибернирующие животные обычно находятся в состоянии голодания (это характерно для видов, которые не питаются между баутами сна), экономия глюкозы также сохраняет тканевые

белки, которые являются одними из основных предшественников в глюконеогенезе (Wang, Lee, 2011). Вместе с тем поддержание функций эритроцитов и нервной ткани обеспечивается за счёт утилизации глюкозы (Львова, Михайленко, 1996; Северин, 2004; Storey, 2012). Несмотря на то, что перед спячкой наблюдается депонирование глюкозы в виде гликогена в тканях (прежде всего в печени) (Львова, Михайленко, 1996), эти запасы относительно невелики и недостаточны для всего срока гибернации. Поэтому во время зимней спячки, когда поступление глюкозы с пищей отсутствует или ограничено, важную роль в поддержании её гомеостаза приобретает синтез глюкозы из неуглеводных соединений (глицерол, лактат, некоторые аминокислоты) (Львова, Михайленко, 1996; Dark, 2005).

Увеличение интенсивности глюконеогенеза у гибернирующих сусликов регистрируется уже при погружении в спячку (при температуре тела +18 °С) и нарастает по мере удлинения сроков гибернации, при этом активность глюконеогенеза во время спячки превышает таковую у бодрствующих летом животных в 2-14 раз (Львова, Михайленко, 1996).

На длиннохвостых сусликах (*Urocitellus undulatus*) было также показано, что углеводы, израсходованные во время баута сна (длительностью 7-16 дней), быстро возобновлялись в течение коротких (14-24ч) периодических межбаутовых пробуждений (Galster, Morrison, 1975).

Так как в организме животных глюкоза является основным источником энергии, то её содержание в крови является важным индикатором состояния энергетического метаболизма у гетеротермных животных. В период спячки у гибернаторов наблюдается выраженная гипогликемия (Suomalainen, 1939, McVirmie et al., 1953; Biorck et al., 1956; Калабухов, 1985; Ануфриев, 2008; Ху и др., 2014).

Еще одной важной особенностью гипометаболизма, наблюдающегося в период спячки и торпора, является значительное снижение процессов синтеза и деградации белков (Lyman, Chatfield, 1955; van Breukelen, Carey, 2002; Storey, 2003; Storey, Storey, 2004; Velickovska et al. 2005). Это также позволяет экономить

энергию, т. к. биосинтез белка является очень энергоёмким процессом: на включение одной аминокислоты в растущую полипептидную цепь клетка затрачивает 4 макроэргические связи (Северин, 2004). Подсчитано, что интенсивность синтеза белка во время спячки становится настолько низкой, что составляет 0,13% от значений, регистрируемых в состоянии нормотермии (Zhegunov et al., 1988). Основным механизмом подавления синтеза протеинов является обратимое фосфорилирование белков (Storey, Storey, 2004; Wu et al., 2013). Также было показано, что снижение интенсивности синтеза белка у спящих сусликов сменяется гиперактивацией этого процесса во время спонтанных пробуждений между баутами сна, при этом скорость образования новых белков в 1.5-2 раза превышала таковую у активных сусликов (Жегунов, 1988; Жегунов, 1993). Однако к настоящему времени не было предложено ни одного механизма, объясняющего такое компенсаторное повышение синтеза белка во время межбаутовых пробуждений (van Breukelen et al., 2012).

Установлено, что у гибернирующих животных во время баутов сна скорость протеолиза резко снижается, что подтверждается результатами исследований по убиквитинированию белков во время спячки (Velickovska et al., 2005; Velickovska, van Breukelen, 2007). Известно, что убиквитин-зависимый протеолиз ответственен за деградацию практически всех регуляторных белков (Ciechanover et al., 1984; Rock et al., 1994). Было показано, что во время торпора в печени золотистых сусликов (*Callospermophilus lateralis*) и кишечнике тринадцатиполосных сусликов (*I. tridecemlineatus*) происходит резкое увеличение меченных убиквитином белков (van Breukelen, Carey, 2002; Velickovska, van Breukelen, 2007), что связано с их накоплением в организме из-за невозможности деградации во время баута сна (Velickovska et al., 2005; Velickovska, van Breukelen, 2007). Снижение интенсивности белковой деградации во время торпора/спячки способствует сохранению тканевых белков. Сохранение тканевых белков во время периодов гипотермии является важным для поддержания мышечной массы, от которой зависит образование тепла (в результате сократительного термогенеза) во время

периодических пробуждений, а также подвижность животных весной, после окончания спячки (Wang, Lee, 2011).

Одним из основных показателей белкового метаболизма является содержание общего белка в сыворотке крови, отражающее концентрацию всех белковых фракций в крови. Различают следующие белковые фракции (в результате электрофореза на ацетилцеллюлозе или геле агарозы): альбумины, α 1-глобулины, α 2-глобулины, β -глобулины, γ -глобулины. Альбумин является основным белком плазмы крови, связывающим различные гидрофобные вещества (Северин, 2004).

Было показано, что у истинных гибернаторов в состоянии спячки наблюдается повышение уровня общего белка и альбумина (Suomalainen, Karppanen, 1956, 1961; South, Jeffay, 1958; Galster, Morrison, 1966; Al-Badry, Taha, 1983). Также было установлено, что во время периодических пробуждений значения этих показателей возвращались к тем, которые регистрировались у животных в активном состоянии (South, Jeffay, 1958; Al-Badry, Taha, 1983).

Наиболее очевидной причиной повышения концентрации общего белка и альбумина в сыворотке крови гибернирующих животных во время спячки является гемоконцентрация (South, Jeffay, 1958). Это явление также подтверждалось повышением значений гематокрита в состоянии гипотермии у целого ряда таких гибернаторов, как, например, обыкновенный ёж (*Erinaceus europaeus*) (Biorck et al., 1956), длиннохвостый суслик (*U. undulatus*) (Maclean et al., 1975), колумбийский суслик (*U. columbianus*) (Nansel, Knoche, 1972), сирийский хомячок (*M. auratus*) (South, Jeffay, 1958), лесная мышовка (*Sicista betulina*) (Wołk, 1985).

1.4.Связь гематологических показателей с сезоном года у гетеротермных животных

Учитывая ключевую роль крови в поддержании гомеостаза всего организма, изучение происходящих в ней изменений является особенно важным для

расширения знаний о механизмах сезонных адаптаций животных к условиям обитания. Сезонная акклиматизация у гомойотермных животных часто сопровождается изменениями в составе крови. Эти изменения могут возникать как для облегчения транспорта кислорода в периоды повышенных энергетических потребностей (в зимние месяцы в связи с низкими температурами) (Sealander, 1960, 1962; Ruiz et al., 2004), так и в ответ на сезонные изменения патогенов в окружающей среде (Nelson, 2004).

У незимоспящих мелких млекопитающих в зимний период значительно возрастает интенсивность основного обмена, а также потребление кислорода, что приводит к повышению количества циркулирующих эритроцитов (Sealander, 1962). Считается, что адаптивное значение зимнего увеличения количества циркулирующих эритроцитов и концентрации гемоглобина заключается в усилении дыхательной функции крови (повышение её кислородной ёмкости), что необходимо для лучшего снабжения тканей кислородом в условиях низких температур окружающей среды и повышенного расходования энергии на терморегуляцию (Sealander, 1960, 1962; Шевченко, 1968). Уменьшение размеров эритроцитов наряду с повышением их количества в крови у незимоспящих грызунов в холодный период года также адаптивно, так как увеличивает общую поглотительную поверхность для кислорода (Темботова и др., 2014) и препятствует увеличению вязкости крови (Maclean et al., 1975; Promislow, 1991). Подобные изменения были выявлены у обыкновенной землеройки (*Sorex araneus*) (Wołk, 1974), серой (*Microtus arvalis*) (Шевченко, 1968) и рыжей полёвок (*Clethrionomys glareolus*) (Kostelevka-Myrcha, 1967), оленьих (*P. maniculatus*) (Sealander, 1962) и перуанских хомячков (*Abrothrix andinus*) (Rosenmann, Ruiz, 1993).

Изменение гематологических показателей наблюдается и у гетеротермных животных, однако полученные результаты неоднозначны и противоречивы. В таблице 2 представлены данные о характере изменений количества

циркулирующих эритроцитов во время спячки/торпора и при нормотермии у некоторых гетеротермных животных.

Таблица 2. Изменение числа циркулирующих эритроцитов во время гипотермии у некоторых торпирующих и гибернирующих видов млекопитающих

Виды	Количество эритроцитов ($\times 10^6$ /мкл)		Характер изменений	Литературный источник
	активное состояние	период гипотермии		
Торпирующие:				
<i>Peromyscus leucopus</i>	13,7	12,9	0	Maclean et al., 1975
<i>Phodopus sungorus</i>	9,3	10,3	+	Puchalski, Heldmaier, 1986
<i>Dromiciops gliroides</i>	8,1	4,7	-	Franco et al., 2013
Гибернирующие:				
<i>Marmota monax</i>	6,7	8,8	+	Szilagyi, Senturia, 1974
	6,2	6,6	0	Rasmussen, 1916
<i>Urocitellus parryi abulus</i>	6,7	12,0	+	Svihla, Bowman, 1952;
	7,1	9,0	+	Svihla et al., 1953
<i>Urocitellus undulatus</i>	7,1	9,0	+	Svihla et al., 1953
	5,9	8,0	+	Hock, 1964
	3,4	6,0	+	Novoselova et al., 2000
<i>Ictidomys tridecemlineatus</i>	8,1	5,0	-	Stuckey, Coco, 1942
	7,52	4,33	-	Spurrier, Dawe, 1973
	8,9	9,3	0	Cooper et al., 2016
<i>Poliocitellus franklinii</i>	10,0	6,7	-	Pivorun, Sinnamon, 1981
<i>Ictidomys mexicanus</i>	8,7	6,7	-	Larkin et al., 1972
<i>Urocitellus columbianus</i>	10,6	10,6	0	Nansel, Knoche, 1972
<i>Spermophilus citellus</i>	8,3	8,7	0	Bouma, 20106
<i>Sicista betulina</i>	10,2	12,3	+	Wołk, 1985
<i>Nyctalus noctula</i>	10,1	15,9	+	Барагунова и др., 2016

<i>Tadarida brasiliensis mexicana</i>	10,7	5,6	–	Krutzsch, Hughes, 1959
<i>Myotis velifer</i>	11,2	6,9	–	Krutzsch, Hughes, 1959
<i>Erinaceus europaeus</i>	9,0	7,4	–	Biork et al., 1956
	8,6	7,7	–	Bartels et al., 1969
<i>Cricetus cricetus</i>	7,7	8,2	+	Raths, 1953
	8,0	9,8	+	Lyman, Chatfield, 1955
<i>Mesocricetus auratus</i>	8,6	9,8	+	Lyman et al., 1957
	7,6	9,9	+	Suomalainen, Granstrom, 1955
	-	-	0	Bouma et al., 2011

Примечание. Символами обозначен характер изменений: «0» – нет достоверных изменений, «+» - увеличение, «-» - снижение.

На основании представленных в таблице 2 данных, можно отметить, что во время торпора и спячки число эритроцитов может как увеличиваться, так и уменьшаться или вообще оставаться без изменения.

Вместе с тем известно, что в состоянии спячки эритропоэз значительно подавляется (Lyman et al., 1957; Brace, 1952), а период жизни эритроцитов увеличивается вследствие замедления их старения и фактического отсутствия деструкции этих клеток крови (Brace, 1952; Brock, 1960; Reznik et al., 1975).

У истинных гибернаторов на протяжении спячки регистрируется выраженная лейкопения (рис. 9) (Nanse1, Knoche, 1972; Spurrier, Dawe, 1973; Suomalainen, Rosokivi, 1973; Reznik et al., 1975; Wołk, 1985; Bouma, 2010б, 2011). В состоянии гипотермии число циркулирующих лейкоцитов снижается примерно на 50% у торпирующих видов (Bouma et al., 2011; Franco et al., 2013) и на 95% – у гибернирующих (Pivorun, Sinnamon, 1981; Bouma et al., 2010а; Bouma et al., 2011). Во время периодических спонтанных пробуждений количество лейкоцитов быстро возрастает, однако примерно к середине периода бодрствования их число вновь снижается, достоверно отличаясь от летних значений этого показателя

(рис.9) (Voima, 2010б). Снижение количества лейкоцитов в крови, связано в первую очередь с тем, что во время гипотермии эти форменные элементы крови могут депонироваться в ряде органов, таких как кишечник, костный мозг, селезёнка и лёгкие (Inkovaara, Suomalainen, 1973; Voima et al., 2010a; Franco et al., 2013).

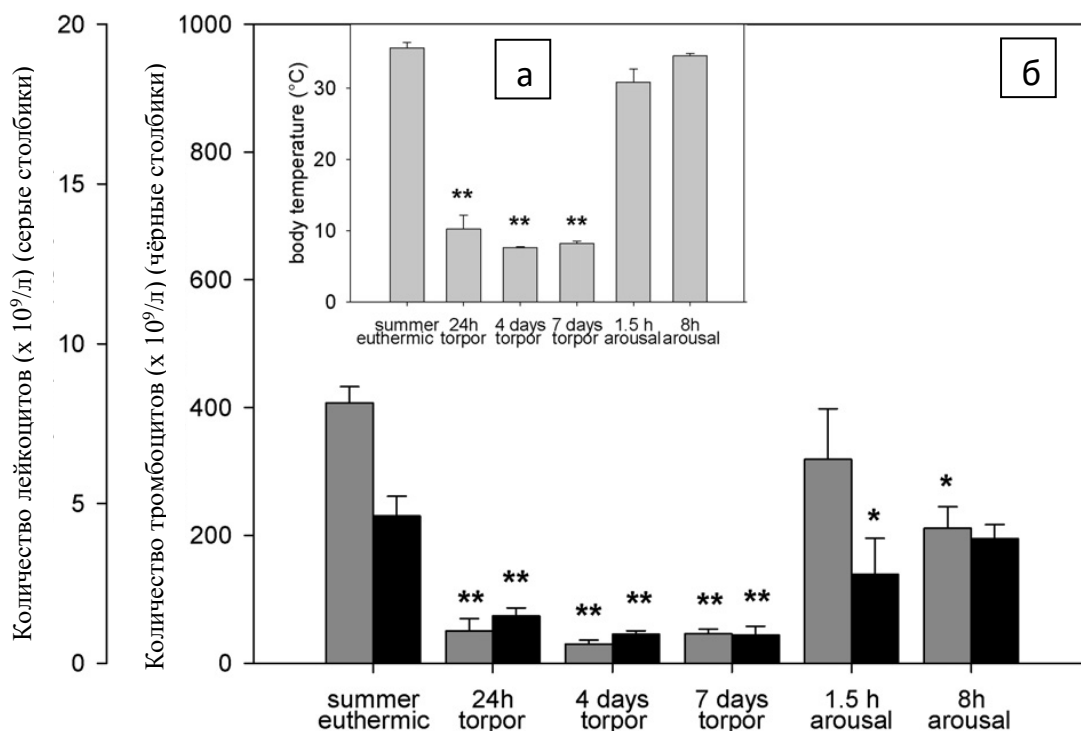


Рис. 9. Изменения температуры тела (а) и количества форменных элементов крови (б) у облигатного гибернатора европейского суслика (*Spermophilus citellus*) летом и в разные временные интервалы во время гибернации (по Voima et al., 2010). Серым цветом на диаграмме (б) обозначено количество циркулирующих лейкоцитов, чёрным – тромбоцитов. Образцы крови были взяты через 24ч (n=5), 4 дня (n=5) и 7 дней (n=5) после начала эпизода гипотермии, а также через 1,5ч (n=5) и 8ч (n=6) от начала межбаутового пробуждения.

*/** p < 0.05/0.01 по сравнению с летними значениями.

У зимоспящих видов лейкопения затрагивает все типы лейкоцитов (Ануфриев, 2008; Voima et al., 2010a, 2011). При этом в состоянии гипотермии оставшиеся в кровеносном русле примерно 10% лейкоцитов представлены в

основном нейтрофилами (90%) и лимфоцитами (9%) (Vouma et al., 2010a). Кроме того, количество сегментоядерных (зрелых форм) нейтрофилов снижается в шесть раз, в то время как число палочкоядерных (юных форм) понижается только в 1,5 раза (Suomalainen, Rosokivi, 1973).

Моноциты и нейтрофилы обладают сравнительно короткой продолжительностью жизни, намного меньшей, чем длина баута сна. Установлено, что, например, период полужизни моноцита мыши составляет 22ч, гранулоцита – 13,7 ч (Furth, Cohn, 1968; Eash et al., 2009). При этом у мышей менее 2% нейтрофилов находятся в кровеносном русле, а оставшиеся находятся в костном мозге. Вероятно, наблюдаемое у зимоспящих животных снижение количества гранулоцитов и моноцитов во время баута сна вызвано комбинацией нескольких факторов – низкой продукцией этих клеток во время гипотермии и сравнительно короткой продолжительностью их жизни, а также депонированием в ряде внутренних органов (лёгких, печени и селезёнке) (Inkovaara, Suomalainen, 1973; Vouma et al., 2010a; Vouma et al., 2010b). Во время пробуждений вновь образованные гранулоциты могут быстро выбрасываться из костного мозга. Хотя костный мозг гибернирующих сусликов содержит меньше клеток по сравнению с негибернирующими, во время спячки в нём находятся более зрелые гранулоциты (Szilagyi, Senturia, 1972; Vouma, 2010b), что может отражать адаптацию для быстрого восстановления пула циркулирующих гранулоцитов во время периодических пробуждений (Vouma et al., 2012). Так, например, было установлено, что у гибернирующих сусликов костный мозг содержал меньше миелобластов и нейтрофильных промиелоцитов (более ранние стадии), но гораздо больше нейтрофильных метамиелоцитов (поздние стадии), при этом содержание нейтрофильных миелоцитов (промежуточная стадия) достоверно не изменялось (Szilagyi, Senturia, 1972; Vouma et al., 2010a). Эти данные совместно с отмеченным фактом быстрого восстановления числа нейтрофилов во время пробуждений также свидетельствуют в пользу существования механизма депонирования иммунных клеток в определенных органах (Vouma et al., 2012).

На ежах было показано, что во время периодических пробуждений количество нейтрофилов и моноцитов быстро достигает уровней, регистрируемых в летний период, в то время как число лимфоцитов достигает лишь $\approx 50\%$ от регистрируемого в летний период (Suomalainen, Rosokivi, 1973; Vouma et al., 2010a).

В отличие от пониженного количества гранулоцитов, резкое снижение лимфоцитов в период спячки не может объясняться снижением их продукции, т.к. период полужизни лимфоцитов составляет несколько месяцев (Sprent, Tough, 1994; Parretta et al., 2008; Vouma et al., 2010б); кроме того, данные клетки не могут образовываться с такой высокой скоростью, как гранулоциты. Также было установлено, что лимфопения у зимоспящих грызунов не связана с массовым апоптозом лимфоцитов (Vouma, 2010б). Было доказано, что лимфопения во время спячки обусловлена временным хранением лимфоцитов во внутренних органах в результате активации молекул адгезии/ хоминг-рецепторов (Vouma et al., 2010б). На сирийских хомяках и джунгарских хомячках было продемонстрировано, что ключевую роль в миграции лимфоцитов во внутренние органы играет сфингозин-1-фосфат: падение температуры тела вызывало снижение его уровня в плазме крови, что, в свою очередь, провоцировало миграцию данных клеток (Vouma et al., 2011).

Соотношение различных форм лейкоцитов у гибернаторов видоспецифично и изменяется в зависимости от сезона (Ануфриев, 2008).

Резкое уменьшение числа циркулирующих нейтрофилов и моноцитов может приводить к значительному снижению иммунного ответа и недостаточному фагоцитозу, а снижение числа лимфоцитов будет отрицательно влиять на иммунологический надзор, приводя к ослабленному клеточному и гуморальному иммунным ответам (Vouma et al., 2010a).

Наиболее важным для организма последствием лейкопении, характерной для гетеротермных животных, может стать иммунная депрессия, а значит

повышение восприимчивости к инфекциям (Franco et al., 2013). Характер иммунного ответа у зимоспящих видов мы рассмотрим в следующем разделе.

1.5.Сезонные изменения иммунного ответа

Сезонные изменения различных показателей иммунной системы млекопитающих возникают в результате изменений фотопериода (длины светового дня) в течение года (Prendergast, Pyter, 2009). Фотопериод является одним из наиболее надежных сигналов окружающей среды, используя который, живые организмы могут точно определять время года и «предвидеть» относительно прогнозируемые сезонные колебания важных параметров среды. Причём животные могут использовать как абсолютные изменения длины светового дня, так и направление изменений фотопериода, в качестве основы для регулирования сезонных изменений в физиологии и поведении (Goldman, 2001).

Исторически сложилось, что на ранних этапах изучения сезонности иммунной функции исследователи прибегали к измерению размеров различных иммунологических тканей. Такой подход, несмотря на его сравнительно малую информативность, подтвердил представление о том, что иммунологические ткани (такие как ткани тимуса, селезёнки), а, таким образом, предположительно, и некоторые аспекты иммунной функции, реагируют на изменения фотопериода (Demas et al., 2010). Лимфоидные органы разделяют на центральные (первичные) и периферические (вторичные). В первичных органах происходит дифференцировка лимфоцитов. К этим органам относится тимус (где созревают Т-лимфоциты), костный мозг (созревание В-лимфоцитов, помимо основной кроветворной функции) или фабрициева сумка (где происходит созревание В-лимфоцитов у птиц). Кроме того, костный мозг выполняет некоторые функции периферического лимфоидного органа, являясь местом развития вторичного гуморального иммунного ответа. В процессе развития лимфоциты мигрируют из центральных органов в периферические (лимфоузлы, селезёнку, лимфоидную

ткань, связанную с кожей и слизистыми оболочками). Именно в них осуществляется контакт лимфоцитов с антигенами и развитие иммунного ответа (Ярилин, 1999). Изменяя размеры центральных и периферических органов, предполагалось, что увеличение размера иммунологических тканей отражало бóльшую иммунную активность (Demas et al., 2010). Эта точка зрения была заимствована из работ по изучению сезонных изменений репродуктивной активности, когда больший размер гонад соответствовал их повышенной функции. На множестве свободноживущих видов было показано увеличение массы лимфоидных тканей в условиях короткого светового дня. Например, при коротком фотопериоде масса селезёнки увеличивалась у серых крыс (*Rattus norvegicus*) (Wurtman, Weisel, 1969), сирийских хомяков (*M. auratus*) (Brainard et al., 1985; Vaughan et al., 1987) и оленьих хомячков (*Peromyscus maniculatus*) (Vriend, Lauber, 1973; Nelson, Demas, 1996). Однако, у других видов грызунов, таких как пашенная полевка (*Microtus agrestis*) (Newson, 1962)) и европейский суслик (*Spermophilus citellus*) (Shivatcheva, Hadjioloff, 1987) масса селезёнки зимой снижалась. Кроме того, фотопериод не влиял на массу тимуса и продукцию антител у сирийских хомяков (Brainard et. al, 1985). Эти данные показали важность сравнения лабораторных и полевых исследований, а также продемонстрировали необходимость использования более чувствительных иммунологических методов.

Наряду с другими глубокими физиологическими изменениями, происходящими в организме гетеротермных животных, в состоянии физиологической гипотермии были обнаружены серьёзные перестройки иммунной системы. Однако, к настоящему времени существует незначительное число работ, посвященных этой проблеме. Полученные данные свидетельствуют о снижении как врожденного, так и приобретенного иммунитета во время торпора и спячки. Во время спячки резко снижается количество всех типов циркулирующих лейкоцитов (Bouma et al., 2010; 2011; Reznik et al., 1975; Spurrier, Dawe, 1973), уровень комплемента (Maniero, 2002), значительно понижается устойчивость к разнообразным патогенам (например, в ответ на

липополисахарид) (Prendergast et al., 2002), способность к фагоцитозу (Bouma et al., 2010 а, б), снижается продукция цитокинов (Novoselova et al., 2000), пролиферация лимфоцитов (Novoselova et al., 2000), продукция антител (Andjus et al. 1964; Jaroslow, Serrell 1972; Burton, Reichman, 1999; Sidky et al., 1972; Bouma et al., 2012) и ухудшается отторжение кожных аллотрансплантатов (Shivatcheva, 1988). Механизмы, лежащие в основе такого иммунодефицитного состояния, до сих пор остаются нераскрытыми.

Снижение гуморального иммунного ответа во время спячки было впервые продемонстрировано на сирийском хомяке (*M. auratus*). Клетки селезёнки спящих животных не вырабатывали антитела в ответ на инкубацию при 37°C с эритроцитами барана *in vitro*, в отличие от спленоцитов, полученных от неспящих сирийских хомяков (Sidky, Auerbach, 1968). Эти данные в дальнейшем были подтверждены наблюдениями *in vivo*. Так, в исследовании, проведённом на тринадцатиполосных сусликах (*I. tridecemlineatus*), была обнаружена задержка в образовании антителообразующих клеток в селезёнке спящих сусликов в ответ на внутрибрюшинную иммунизацию эритроцитами барана, причём такая задержка продолжалась в течение всего баута сна (вплоть до 40 дней) (Jaroslow, Serrell, 1972). Кроме того, вторичная антигенная стимуляция с помощью лизоцима белка куриного яйца (Т-зависимый антиген) хомяков Брандта (*M. brandti*) приводила к более низким титрам антител у гибернарующих зверьков (Burton, Reichman, 1999). В другом исследовании было продемонстрировано, что не только торпор, но и эпизодическая принудительная гипотермия сусликов летом приводили к задержке антителообразования (Andjust et al., 1964). Таким образом, эти данные могут указывать на то, что низкая температура тела во время торпора препятствует индукции гуморального иммунного ответа на Т-зависимый антиген. В более поздних работах на тринадцатиполосных сусликах (*I. tridecemlineatus*) было показано, что во время спячки наблюдалось подавление гуморального иммунного ответа на Т-независимый антиген (NP-фиколл), в то время как способность к развитию ответа на Т-зависимый антиген (NP-овальбумин) сохранялась (Bouma et al., 2013). В задачу нашей работы входило установление

сезонных особенностей гуморального иммунного ответа у видов с нестандартной спячкой и факультативной гибернацией.

ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ

2.1. Систематическое положение и краткие видовые описания

Современные хомяки и хомячки подсемейства Cricetinae представляют собой отдельную филогенетическую линию, достаточно однородную как морфологически, так и экологически. Это обитатели открытых пространств (от лугов до пустынь, возделываемых угодий) от уровня моря до высокогорья (4500м) палеарктической части Евразии. Внешне представители подсемейства - зверьки короткохвостые, тупомордые, с короткой задней ступней (Павлинов, 2006).

Подсемейство представлено девятью родами: *Cricetus*, *Cricetulus*, *Allocricetulus*, *Mesocricetus*, *Tscherskia*, *Cansumys*, *Phodopus*, *Urocrinetus*, *Notocricetulus* (Lebedev et al., 2018).

В нашей работе рассмотрены виды, принадлежащие к трём родам: *Phodopus*, *Allocricetulus*, *Cricetus*.

Род мохноногие хомячки (*Phodopus* Miller, 1910) включает три вида: хомячка Роборовского (*P. roborovskii* Satunin, 1903), хомячка Кэмпбелла (*P. Campbelli* Thomas, 1905) и джунгарского хомячка (*P. sungorus* Pallas, 1771). В нашей работе мы исследовали *P. roborovskii* и *P. sungorus*. *P. roborovskii* – самый мелкий представитель п/сем., длина тела составляет 75-92 мм. Длина тела *P. sungorus* составляет около 88-89 мм.

Род эверсманновы хомячки (*Allocricetulus* Argypulo, 1932), включает два вида: хомячка Эверсманна (*Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859) и монгольского хомячка (*A. curtatus* Allen, 1925). Хомячок Эверсманна достигает длины до 160 мм; монгольский хомячок менее крупный – до 150 мм.

Род Хомяки обыкновенные (*Cricetus* Leske, 1779), включает один вид — обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* Linnaeus, 1758). Это самый крупный представитель подсемейства (длина тела составляет 240-320мм).

Род *Phodopus* (Neumann et al., 2006; Lebedev et al., 2018) оказался самым древним в подсемействе. Время обособления этой клады от основной ветви

Cricetinae оценивается в 8.5-12.2 млн. лет (Neumann et al., 2006). Время отделения хомячка Роборовского от общего ствола рода было оценено К. Нойманом в 5 млн. лет, а разделение *P. campbelli* и *P. sungorus* - 0.8-1 млн. лет (Neumann et al., 2006).

Внутри вида *P. sungorus* с помощью молекулярно-генетических методов было выделено две обособленные филогеографические группы - «Минусинская» и филогруппа с основной части ареала. Время дивергенции составляет около 220-320 тыс. лет. В нашей работе мы исследовали джунгарских хомячков, принадлежащих к «Минусинской» филогруппе, тогда как все ранее сделанные работы были осуществлены на животных из основной части ареала (Феоктистова, 2008).

Генетическая дистанция между *Allocricetulus evermanni* и *A. curtatus* по гену *cyt b* составляет 2.4% (Феоктистова и др., 2018). Предварительная оценка времени разделения между этими видами по мтДНК и по ряду ядерных генов составляет около 0.4-0.3 млн. лет (Lebedev et al., 2018).

Род *Cricetus* близок в роду *Allocricetulus*, время их разделения оценивается около 2.6 млн. лет (Neumann et al., 2006, Lebedev et al., 2018). Анализ филогеографической структуры обыкновенного хомяка показал, что на территории России и Казахстана в настоящее время выделяется три филогеографические линии: филогруппа E1 – западная (заселяющая территорию Брянской области и доходящая до Мценска, где она пересекается с группой E0); E0 – восточная, охватывающая территорию центральной России, Крыма, Урала и Северного Казахстана; «Кавказская» (K), заселяющая территорию Предкавказья (Feoktistova et al., 2017). В данной работе мы использовали обыкновенных хомяков, принадлежащих к филогруппе E0 (Крым).

2.2. Ареалы и биотопическая приуроченность

В основном представители п/сем. Cricetinae обитают в суровых условиях континентального климата с жарким и засушливым летом, характеризующимся большими перепадами температур от дня к ночи и морозной, зачастую малоснежной зимой (рис.10).

Ареал джунгарского хомячка охватывает юг Западной Сибири, Восточный Казахстан и Хакассию (изолированную от основной части ареала) (Mammal species of the world, 2005; Павлинов, 2006). Большая часть ареала этого вида расположена на территории настоящих разнотравно-дерновинно-злаковых и дерновинно-злаковых степей Центрального и Восточного Казахстана (Мещерский, 1992 а, б). На севере ареал *P. sungorus* совпадает с территориями лесостепной зоны Северного Казахстана и юга Западной Сибири, на юге включает также участок, относящийся к зоне полупустынь. В то же время данный вид широко распространен в лесостепной зоне (Карасева, 1963; Крыльцов, Шубин, 1964; Глотов, 1969).

Джунгарские хомячки, обитающие в Минусинской котловине, приурочены к мелкодерновинно-злаковым степям (Конева, 1983), сухой Хакасской степи (Наумов, Борзенкова, 1969) и в значительно меньшей степени связаны с лесостепными участками (Наумов, Борзенкова, 1969; Юдин и др., 1979).

Хомячок Роборовского обитает в пустынях и полупустынях Монголии и Северного Китая, на юге Восточного Казахстана (в районе оз. Зайсан), а на территории России – в Южной Туве. Хомячок Роборовского характеризуется ярко выраженной псаммофильностью (приуроченностью к пескам) (Млекопитающие Казахстана, 1977; Подтяжкин, Орлов, 1986; Феоктистова 2008). Местообитания *P. roborovskii* характеризуются высоким уровнем аридности.

Хомячок Эверсмана распространен от Нижнего Поволжья до Восточного Казахстана, где обитает в равнинных степях, полупустынях и только иногда заходит в пустыни (кроме того, этот вид часто селится на сельскохозяйственных угодьях).

Монгольский хомячок, распространенный в Монголии, Туве и Северном Синыцзяне (Китай) обитает в закрепленных песках, а также в солянковых полупустынях (Mammal species of the world, 2005; Павлинов, 2006).

Обыкновенный хомяк – широкоареальный вид, распространенный в лесостепях и степях Европы, Казахстана, юга Западной Сибири и Северного Синыцзяна (Mammal species of the world; 2005, Павлинов, 2006). Сейчас этот вид испытывает сильную фрагментацию ареала, особенно его Западной части, и резкое сокращение численности (Surov et al., 2016). Однако на фоне сокращения численности в естественных биотопах *C. cricetus* активно заселяет города (Feoktistova et al., 2013).

2.3. Зимняя биология

В качестве модельных выбраны пять видов п/сем. Cricetinae, для которых характерны разные способы переживания неблагоприятных условий осенне-зимнего периода:

- 1) представители рода *Phodopus* (*P. sungorus*, *P. roborovskii*) с круглогодичной активностью, прерываемой кратковременными торпорами;
- 2) представители рода *Allocricetulus* (*A. curtatus*, *A. evermanni*) с нестандартной короткой спячкой с нерегулярными периодами нормотермии;
- 3) представитель рода *Cricetus* (*C. cricetus*) с факультативной спячкой.

Наличие круглогодичной активности у джунгарских хомячков было отмечено более полувека назад (Афанасьев и др., 1953; Некипелов, 1960; Крыльцов, Шубин, 1964; Млекопитающие Казахстана, 1977; Юдин и др., 1979). В зимний период у этого вида происходит смена окраски меха с тёмно-серой на чисто белую (Hoffman, 1973; Афанасьев и др. 1953).

Данные о зимней биологии хомячка Роборовского в природных условиях скудные: ранее было известно, что для этого вида характерна круглогодичная активность и отсутствие спячки (Млекопитающие Казахстана, 1977). Однако

позднее в лабораторных условиях с помощью вживлённых внутрибрюшинно термонакопителей было показано наличие у *P. roborovskii* кратковременных торпоров в осенне-зимний период (Ушакова и др., 2012; Khrushchova et al., 2018).

Что касается хомячков Эверсмманна (*A. evermanni*), то исторические данные по зимней биологии этого вида весьма противоречивы. Так, были наблюдения о залегании этого вида в спячку в Приуралье, а в Нижнем Поволжье была отмечена его зимняя активность и даже размножение в зимние месяцы (Щепотьев, 1959; Воронцов, 1982).

Об особенностях зимней биологии монгольского хомячка литературных данных нет.

Факультативный характер спячки обыкновенного хомяка, а также увеличение массы тела у особей этого вида к весне было отмечено Палласом (Pallas, 1778; 1811). Между баутами сна хомяк может выходить на поверхность и принимать пищу. Неглубокая спячка обыкновенных хомяков отмечена на Южном Урале, где этот вид нередко выходит зимой из нор (Воронцов, 1982). В Сибири большинство хомяков находится в спячке с сентября по апрель (Сидоров и др., 2011), в Германии – с конца сентября по апрель (Nechay, 2000). Есть некоторые данные о спячке обыкновенного хомяка в условиях города Вены (Siutz et al., 2017, 2018).

2.4. Биология размножения

Интенсивное размножение джунгарских хомячков начинается после стаивания снега, обычно в апреле (Крыльцов, Шубин, 1964; Млекопитающие Казахстана, 1977). Значительное число беременных самок обнаруживается в конце сентября (Млекопитающие Казахстана, 1977), что свидетельствует о весьма продолжительном сезоне размножения у этого вида. Беременных самок джунгарского хомячка находили даже зимой (Скалон, 1949; Крыльцов, Шубин, 1964), что позволяет предполагать очень короткие периоды репродуктивного покоя у этого вида в течение года (Скалон, 1949).

Сведений относительно сезонных особенностей размножения хомячка Роборовского в природе нет. По литературным данным, полученным в лабораторных условиях, первые выводки появляются в конце февраля – начале марта, в апреле наблюдается первый пик размножения, в конце мая – начале июня начинается второй пик. Осенний период характеризуется резким снижением интенсивности размножения и уменьшением количества детёнышей в выводке (Feoktistova, Meschersky, 2005; Феоктистова, 2008).

Размножение хомячка Эверсмманна начинается в апреле, но известны случаи зимнего размножения (Щепотьев, 1959). Следует отметить, что как в природе, так и в лаборатории хомячки Эверсмманна очень агрессивны друг к другу (Рюриков и др., 2003). Спаривание происходит очень быстро и затем пара разбегается.

Размножение у монгольских хомячков начинается в апреле. В полевых условиях в мае были отловлены беременные самки (одна была беременна повторно) (Банников, 1954).

Исторические данные свидетельствовали о начале размножения у обыкновенного хомяка с середины апреля и появлении первых выводков в начале мая (Surov et al., 2016). Однако, в настоящее время в Европе начало размножения часто приходится на конец весны: в Австрии – на май (Hufnagl et al. 2011), в Нидерландах и Германии – на начало мая – начало июня (La Haye et al. 2014; Kayser, Stubbe 2002). В городской популяции обыкновенного хомяка в г.Симферополь отмечены самые ранние сроки начала размножения и появления первых выводков – середина марта (Surov et al., 2019). Репродуктивный период продолжается до июля (Nechay, 2000).



Рис. 10. Ареалы исследованных видов и места поимок представителей п/сем. Cricetidae. Цифрами обозначены минимальные значения температуры воздуха в зимний период. Стрелками показаны места поимок.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

3.1. Объекты и время проведения исследования

Материал для данной работы был собран в период с 2012 по 2018г. Объектами исследования послужили пять видов хомяков и хомячков п/сем Cricetinae, относящиеся к трём родам: *Phodopus*, *Allocricetulus*, *Cricetus*. Исследования проводились на:

1. монгольских хомячках (*A. curtatus*), полученных от разведения особей, пойманных в 2010-2011 гг. в окрестностях озера Тере-Холь (Эрзинский район, республика Тыва), первое-второе поколение в неволе;
2. потомках джунгарских хомячков *P. sungorus*, привезённых в 2014 г из изолята в Минусинской котловине («Минусинская» филогруппа), первое-второе поколение в неволе;
3. хомячках Эверсманны (*A. evermanni*), полученных от разведения особей, пойманных 2009 г в Саратовском Заволжье, первое-второе поколение в неволе;
4. хомячках Роборовского (*P. roborovskii*), полученных от разведения особей, пойманных в 1987–1989 гг. в окрестностях озера Тере-Холь (Эрзинский район, республика Тыва), более 20 поколений в неволе;
5. обыкновенных хомяках (*C. cricetus*), привезённых в 2014-2017 гг. из г. Симферополь.

В экспериментах использовали половозрелых самцов каждого вида. Животных содержали в помещении, защищённом от снега и дождя, при естественном световом и температурном режиме (Москва). В качестве гнездового материала и подстилки использовали хлопковую вату и древесную стружку. В состав корма, который зверьки получали в избытке, входила зерновая смесь, сырое или вареное мясо, творог, яйца, а также свежие овощи. На протяжении всего эксперимента самцов *P. sungorus*, *P. roborovskii*, *A. curtatus*, *A. evermanni* содержали поодиночке в клетках размером 26 × 20 × 13 см, самцы *C. cricetus*

содержались в индивидуальных двухъярусных клетках размером 54 × 33 × 20 см (каждый ярус).

3.2. Методы исследования

Для регистрации температуры тела у экспериментальных животных использовали термонакопители Петровского (Петровский, 2008). Температура тела записывалась с интервалом 20 мин. Для обработки данных с термонакопителей мы использовали программы Ecologger 3.4, Excel 2010. Термонакопители имплантировались животным внутрибрюшинно под общим наркозом с использованием комбинации препаратов Золетил 100 (Virbac, France) и Медитин (ООО «Аписан», Москва). В таблице 3 приведены дозировки препаратов для разных видов в пересчёте на действующее вещество: золазепам/тилетамин (Золетил 100) и медетомидин (Медитин). После проведения операции экспериментальных животных оставляли на грелке до полной реверсии из наркоза.

Взвешивание животных проводили с 9:00 до 11:00 ч ежемесячно на весах Acculab EC-410d1 с точностью 0,1г (для *P. sungorus*, *A. curtatus*, *A. evermanni*) и на весах Ohaus CL-2000 с точностью 1г (для *C. cricetus*).

Таблица 3. Препараты для общей анестезии и их дозировки у разных видов хомяков и хомячков

Вид животного	Золазепам / Тилетамин	Медетомидин	Способ введения
<i>P. sungorus</i> <i>P. roborovskii</i>	0,05 мг/г массы тела	0,0001 мг/г массы тела	внутримышечно
<i>A. curtatus</i> <i>A. evermanni</i>	0,06 мг/г массы тела	0,0001 мг/г массы тела	внутримышечно
<i>C. cricetus</i>	15 мг/кг массы тела	0,02 мг/кг массы тела	внутримышечно

Взятие крови (не более 1% от массы тела животного) из ретроорбитального синуса проводили ежемесячно с 9:00 до 11:00ч у неспящих животных под лёгкой анестезией (диэтиловый эфир). Данная процедура занимает менее 30 с, поэтому

не отражается на уровне кортизола и глюкозы в плазме крови (Graievskaya *et al.*, 1986). Кровь собирали в две пластиковые микропробирки: пробирку с K2 ЭДТА для подсчёта форменных элементов крови и изготовления мазков (Microvette®, Sarstedt, Германия) и пробирку с активатором свёртывания и разделяющим гелем для получения сыворотки крови (MiniCollect®, Greiner Bio-One GmbH, Австрия), которую в дальнейшем центрифугировали 10 мин при 5000 g для отделения сыворотки. Затем сыворотку переносили в чистые пробирки и хранили при -20 °C до проведения измерения концентрации биохимических показателей и гормонов (не более 2 месяцев с момента взятия крови) или при -80 °C до момента определения концентрации антител (не более 6 месяцев с момента взятия крови).

Концентрации глюкозы, общего белка и альбумина в сыворотке крови экспериментальных животных определяли на биохимическом анализаторе ChemWell 400 с помощью наборов реагентов (SPINREACT, Girona, Испания), согласно протоколу фирмы-изготовителя. Для определения концентрации глюкозы применяли ферментативный глюкозоксидазный метод (GOD - PAP), измерение оптической плотности проб проводили при длине волны 510 нм. Содержание общего белка в сыворотке крови определяли биуретовым методом при длине волны 546 нм, концентрацию альбумина - с использованием бромкрезолового зелёного при длине волны 630 нм.

Определение концентрации гормонов (тестостерона и кортизола) проводилось методом гетерогенного иммуноферментного анализа с помощью наборов реактивов компании «Иммунотех» (Москва, Россия). Оптическую плотность растворов в лунках планшета измеряли при длине волны 450 нм с помощью планшетного спектрофотометра iMark (Bio-rad, США). Согласно протоколу фирмы-изготовителя, при построении калибровочного графика и определении содержания кортизола и тестостерона в исследуемых образцах использовался кусочно-линейный метод аппроксимации.

Минимальная концентрация кортизола, определяемая с помощью набора, составляла не более 1,8 нг/мл, минимальная концентрация тестостерона – не более 0,006 нг/мл.

Перекрестная реакция использованных антител к кортизолу составляла: с 11-дезоксикортизолом – 0,9%; с кортикостероном – 0,6%; с дезоксикортикостероном – 0,06%; с преднизолоном – 6,0%; с прогестероном – 0,07%; с тестостероном – 0,08%; с эстрадиолом – 0,07%; с эстриолом – 0,07%. Перекрестная реакция антител к тестостерону с другими стероидами составляла: с 5-дигидротестостероном – 9%; с 11-гидрокситестостероном и 5-андростан-3,17-диолом – 1%; с прогестероном – 0,66%; с дегидроэпиандростерон сульфатом – 0,01%; с дегидроэпиандростероном – 0,008%; андростероном – 0,08%; с 11-гидроксипрогестероном – 0,03%; с дезоксикортикостероном – 0,03%; с кортикостероном – 0,03%.

Подсчёт форменных элементов крови (лейкоциты, эритроциты) проводили унифицированным методом в камере Горяева (Любина и др., 1984) с использованием микроскопа Leica DM1000 (Leica Microsystems, Германия/Швейцария). Для подсчёта эритроцитов образцы крови предварительно разводили в 200 раз с 0,9% раствором хлорида натрия. Затем заполняли камеру Горяева разведённой кровью и под малым увеличением микроскопа (100x) производили подсчёт числа эритроцитов в 80 малых квадратах. Пересчёт количества эритроцитов на 1 мкл крови выполняли по формуле (1):

$$X = a \cdot 10000 , \quad (1)$$

где X – количество эритроцитов в 1 мкл крови, a – число эритроцитов, подсчитанных в 80 малых квадратах.

Для подсчёта лейкоцитов образцы крови предварительно разводили в 20 раз с 3% раствором уксусной кислоты, подкрашенной метиленовым синим. После заполнения камеры Горяева разведённой кровью подсчитывали количество лейкоцитов в 100 больших квадратах под малым увеличением микроскопа (100x). Чтобы определить количество лейкоцитов в 1 мкл крови, пользовались следующей формулой (2):

$$X = a \cdot 50 , \quad (2)$$

где X – количество лейкоцитов в 1 мкл крови, a – число лейкоцитов, подсчитанных в 100 больших квадратах.

Лейкоцитарную формулу подсчитывали в сухих фиксированных и окрашенных мазках крови. Для фиксации и окрашивания мазков крови использовали набор реагентов Diff-Quik (Medion Diagnostics AG, Швейцария), данные процедуры осуществлялись согласно инструкции производителя. Микроскопия мазков проводилась с помощью микроскопа Leica DM1000 (Leica Microsystems, Германия/Швейцария) с использованием иммерсионной системы при увеличении 1000х. Соотношение различных типов лейкоцитов устанавливали путём подсчёта 100 лейкоцитов в мазке крови с дифференцированием различных форм этих клеток. Абсолютное число различных типов лейкоцитов вычисляли путём умножения их доли в лейкоцитарной формуле на общее число лейкоцитов (Любина и др., 1984).

Оценка гуморального иммунного ответа. Для оценки гуморального иммунитета был использован предложенный ранее метод (Demas, 2002) с некоторыми модификациями. В различные сезоны года измеряли концентрации анти-KLN IgG и анти-KLN IgM в сыворотке крови иммунизированных животных. С этой целью была разработана тест-система на основе твёрдофазного иммуноферментного анализа (непрямой неконкурентный метод) для определения антител к гемоцианину (KLN) в сыворотке крови животных.

KLN – гемоцианин моллюска *Megathura crenulate*, дыхательный пигмент из группы металлопротеинов. Обладает большой молекулярной массой (≈ 3000 kDa), благодаря чему является сильным иммуногеном. Его применение не вызывает воспалительной реакции или заболевания животного (Demas, 2002). KLN относится к группе Т-зависимых антигенов (Gore et al., 2004), т.е. не способен вызывать продукцию антител В-клетками без дополнительной стимуляции со стороны Т-лимфоцитов.

Экспериментальным животным подкожно (в область холки) вводили по 150мкг KLN, разведённого в 0,1 мл стерильного физраствора (0,9%-й водный раствор NaCl). На 10-й день после иммунизации производили взятие 200-500 мкл крови (объём взятой крови зависел от вида животного и его массы тела) из ретро-орбитального синуса в пробирки MiniCollect® (Greiner Bio-One GmbH, Австрия) с

активатором свёртывания и гелем для получения сыворотки. Затем пробирки с кровью центрифугировали, получившуюся сыворотку переносили в чистые пробирки и хранили при -80 °С до проведения анализа.

Иммуноферментный анализ. На поверхности лунок 96-луночных полистироловых планшетов (Nunc MaxiSorp, Thermo Fisher Scientific, США, кат. номер 44-2404-21) иммобилизовали КНЛ. Для этого в лунки планшета вносили по 100 мкл/лунка раствора КНЛ в карбонатно-бикарбонатном буфере (рН 9,6) в концентрации 10 мкг/мл. Концентрацию раствора КНЛ для иммобилизации на полистироловые планшеты подбирали эмпирически в предварительных экспериментах для получения максимально возможного количества иммобилизованных молекул КНЛ в лунке планшета, что зависело также от сорбционной ёмкости планшета.

В качестве положительного контроля использовали образец, представляющий собой пулированные гипериммунные сыворотки крови от группы животных каждого вида (*P. sungorus*, *P. roborovskii*, *A. curtatus*, *C. cricetus*), иммунизированных КЛН с адьювантами (полный и неполный адьюванты Фрейда) в течение месяца по схеме, приведённой в таблице 4.

Таблица 4. Протокол иммунизации животных для получения гипериммунных сывороток

Схема иммунизации (день)	Номер инъекции (место введения)	Доза КЛН (мкг/животное)	Полный адьювант Фрейда (мкл)	Неполный адьювант Фрейда (мкл)
1	1 ^я инъекция (подкожно)	150	100	-
7	2 ^я инъекция (подкожно)	150	-	100
21	3 ^я инъекция (подкожно)	150	-	100
35	4 ^я инъекция (подкожно)	150	-	100
49	Бустирование (внутривенно)	150	-	-
50	В з я т и е к р о в и			

В качестве отрицательного контроля для каждого вида хомячков использовалась объединённая сыворотка крови от 10 животных этого же вида, которым подкожно вводили 0,1мл физиологического раствора.

Проведение иммуноферментного анализа (непрямой неконкурентный метод). Для ИФА использовали плоскодонные полистироловые 96-луночные планшеты высокой степени связывания (Nunc MaxiSorp, Thermo Fisher Scientific, США, кат. номер 44-2404-21). Сенсibilизацию планшетов антигеном (KLH) проводили в буфере для иммобилизации антигена на полистироловый планшет (состав буфера указан в табл. 5), внося по 100мкл раствора KLH в концентрации 10 мкг/мл в каждую лунку, и инкубировали в течение ночи при +4°C. Затем содержимое лунок удаляли декантированием, в каждую лунку вносили по 200 мкл блокирующего раствора (табл. 5) и инкубировали 90 минут при +37°C. После этого планшеты отмывали промывочным буфером (по 250 мкл на лунку), а затем удаляли содержимое лунок декантированием. Данная процедура повторялась три раза. Далее в лунки в дубликатах вносили положительный контроль, отрицательный контроль и иммунные сыворотки в ФСБР по 100 мкл в лунку и инкубировали в течение 1ч при +37°C. В зависимости от анализа разведение контрольных и иммунных сывороток составляло: 1/100 (для определения анти-KLH IgG) или 1/10 (для определения анти-KLH IgM). Затем планшеты снова трижды промывали промывочным буфером (состав буфера указан в табл. 5); в каждую лунку добавляли по 100 мкл конъюгата вторичных антител против соответствующих иммуноглобулинов (G или M) сирийского хомячка с пероксидазой хрена, разведенного в специальном буфере (см. табл. 5). Разведение конъюгатов для определения анти-KLH IgG составляло 1/25000, для определения анти-KLH IgM – 1/10000. Далее планшеты инкубировали в течение 1ч при +37°C. После 3-кратной промывки в лунки планшета вносили по 100 мкл субстратного раствора (состав указан в табл. 5), инкубацию проводили в тёмном месте при +37°C. Реакцию останавливали через 15 минут путём внесения 100 мкл стоп-реагента (табл. 5) в каждую лунку. Оптическую плотность раствора в лунках

измеряли с помощью планшетного фотометра iMark (Bio-rad, США) при длине волны 450 нм.

Уровень иммунного ответа (%) каждого образца вычисляли по следующей формуле (3):

$$\text{Уровень иммунного ответа (\%)} = \frac{\overline{ОП}_{\text{образца}} - \overline{ОП}_{\text{отриц. контроля}}}{\overline{ОП}_{\text{полож. контроля}} - \overline{ОП}_{\text{отриц. контроля}}} * 100\%, \quad (3)$$

где $\overline{ОП}$ – средняя оптическая плотность раствора (нм).

Состав используемых реагентов представлен в таблице 5.

Количество используемых в экспериментах особей, а также объём проанализированного материала представлены в таблице 6.

Таблица 5. Список используемых реагентов и их состав

Реактив	Состав	Производитель
KLH	Гемоцианин <i>M. crenulata</i>	Sigma, США, кат. номер H7017
Буфер для иммобилизации антигена на полистироловый планшет	0,05М карбонатно-бикарбонатный буфер, pH 9,6.	Sigma, США, кат. номер C3041
Фосфатно-солевой буферный раствор (ФСБР)	0,01М фосфат натрия, 0,0027М хлорид кальция, 0,137М хлорид натрия, pH 7,4	Sigma, США, кат. номер P4417
Блокирующий раствор	1% бычий сывороточный альбумин (БСА) в ФСБР	БСА – MP Biomedicals, США, кат. номер 11BSASG100
Промывочный буфер	ФСБР; 0,05% твин-20, pH 7,0	ЗАО «НВО Иммунотех», Москва, кат. номер. ИФ-Р-32
Конъюгат кроличьих антител против иммуноглобулина G сирийского хомячка с пероксидазой хрена	Anti-Golden Syrian Hamster IgG (H&L) (Rabbit) Antibody Peroxidase Conjugated	Rockland, США, кат. номер 207-4302
Конъюгат кроличьих антител против иммуноглобулина M сирийского хомячка с пероксидазой хрена	Rabbit anti-Golden Syrian Hamster IgM Secondary Antibody (HRP)	Novus Biologicals, США, кат. номер NBP1-73864
Буфер для разведения конъюгата	0,5% БСА	ООО «Диатех-ЭМ», Москва
Субстратный раствор	Раствор, содержащий тетраметилбензидин (ТМБ) и пероксид водорода	ЗАО «НВО Иммунотех», Москва, кат. номер Р-04
Стоп-реагент	1М серная кислота	ООО «Диатех-ЭМ», Москва, кат. номер РМ-03

Таблица 6. Общий объём исследованного материала и примененные методики

Задачи экспериментов	Методы	Объекты и объём материала
Изменение температуры тела в период гетеротермии	Имплантация термонакопителей Петровского (внутрибрюшинно) и визуальные наблюдения	♂ <i>P. sungorus</i> (n=10), ♂ <i>P. roborovskii</i> (n=10), ♂ <i>A. curtatus</i> (n=10), ♂ <i>A. evermanni</i> (n=10), ♂ <i>C. cricetus</i> (n=20)
Сезонные изменения массы тела	Ежемесячные взвешивания животных	♂ <i>P. sungorus</i> (n=10), ♂ <i>A. curtatus</i> (n=10), ♂ <i>A. evermanni</i> (n=8), ♂ <i>C. cricetus</i> (n=16)
Сезонные особенности гормонального фона	Иммуноферментный анализ сыворотки крови на содержание тестостерона и кортизола	Исследовано 528 образцов сыворотки крови от ♂ <i>P. sungorus</i> (n=10), ♂ <i>A. curtatus</i> (n=10), ♂ <i>A. evermanni</i> (n=8), ♂ <i>C. cricetus</i> (n=16)
Сезонная динамика биохимических параметров крови	Измерение концентраций глюкозы, общего белка и альбумина с помощью биохимического анализатора.	Исследовано 528 образцов сыворотки крови от ♂ <i>P. sungorus</i> (n=10), ♂ <i>A. curtatus</i> (n=10), ♂ <i>A. evermanni</i> (n=8), ♂ <i>C. cricetus</i> (n=16)
Характер изменения формулы крови и числа форменных элементов	Подсчёт лейкоцитов и эритроцитов в камере Горяева, изготовление и окрашивание мазков крови, подсчёт в них различных типов лейкоцитов для выведения лейкоцитарной формулы крови	Исследовано 456 образцов крови и 912 мазков от ♂ <i>P. sungorus</i> (n=10), ♂ <i>A. curtatus</i> (n=10), ♂ <i>A. evermanni</i> (n=8), ♂ <i>C. cricetus</i> (n=10)
Сезонные особенности иммунного ответа	Иммунизация животных KLH. Взятие крови для получения сыворотки. Измерение концентрации анти-KLH IgG и IgM в сыворотке крови	Исследовано 162 образца сыворотки крови от ♂ <i>P. sungorus</i> (n=38), ♂ <i>P. roborovskii</i> (n=39), ♂ <i>A. curtatus</i> (n=42), ♂ <i>C. cricetus</i> (n=43)
	Разработка тест-системы для оценки уровня гуморального иммунного ответа животных к KLH на основе иммуноферментного метода	Иммунизация ♂ <i>P. sungorus</i> (n=10), ♂ <i>P. roborovskii</i> (n=10), ♂ <i>A. curtatus</i> (n=10), <i>C. cricetus</i> (n=3) антигеном с адьювантами в течение 1 месяца по заранее подобранной схеме (положительный контроль). Отрицательный контроль – по 10 самцов каждого вида, которым не вводили KLH.

3.3. Методы статистической обработки данных

Данные по массе тела соответствовали нормальному распределению (Shapiro-Wilk's W test, $p > 0.05$).

Распределения данных по концентрациям гормонов (кортизол, тестостерон), биохимических показателей (глюкоза, общий белок, альбумин) и гематологических показателей (форменные элементы крови) не соответствовали нормальному закону (Shapiro-Wilk's W test, $p < 0.05$) и были трансформированы с помощью логарифмической трансформации. Затем логарифмированные данные по каждому биохимическому и гематологическому показателю, представляющие собой ежемесячные измерения, были усреднены по сезонам года (осень-зима-весна-лето): для каждой особи бралось среднее значение исследуемого показателя из трех измерений, полученных в рамках одного сезона.

Различия между сезонами по биохимическим и гематологическим показателям, а также между месяцами по массе тела и уровню гормонов у каждого из модельных видов анализировали с помощью дисперсионного анализа для повторных измерений (ANOVA repeated measures). Для последующего попарного сравнения разных групп использовали апостериорный тест Тьюки (Tukey's test).

Поскольку уровень иммунного ответа экспериментальных животных был выражен через долю от максимально возможного, распределение этой переменной не соответствовало нормальному (Shapiro-Wilk's W test, $p < 0.05$), и данные были трансформированы с использованием арксинусной трансформации ($X'_i = \arcsin \sqrt{X_i}$). Некоторые особи не развивали иммунный ответ к 10 дню после иммунизации; таких животных условно считали не отвечающими на иммунизацию. Поэтому сначала мы сравнили соотношения отвечающих и не отвечающих на иммунизацию особей у разных видов п/сем. Cricetinae в разные сезоны с помощью частотного критерия χ^2 Пирсона.

Затем мы отдельно проанализировали изменчивость уровня иммунного ответа только у особей, отвечающих на иммунизацию, в зависимости от вида и

времени года с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (Factorial ANOVA). Для последующего попарного сравнения разных групп использовали тест Тьюки (Tukey's test).

Данные на графиках и диаграммах представлены в виде средних значений и стандартной ошибки среднего ($\bar{X} \pm SE$). Результаты тестов во всех случаях мы считали достоверными, если уровень значимости был строго меньше 0.05. Статистический анализ данных проводили в программе Statistica 12.0 (StatsSoft, Inc.).

ГЛАВА 4. РЕЗУЛЬТАТЫ

4.1. Особенности гипотермии у модельных видов

В результате анализа данных термонакопителей и визуальных наблюдений за состоянием экспериментальных животных было обнаружено, что все модельные виды демонстрировали гетеротермию (таул. 7). У джунгарского хомячка торпоры наблюдались только у 4 особей из 10, период гетеротермии длился с середины ноября до конца февраля, минимальная температура во время баута сна составляла +16 °С. Хомячки Роборовского демонстрировали более частые торпоры по сравнению с джунгарским хомячком с минимальной температурой тела +26 °С. У монгольского хомячка и хомячка Эверсмманна паттерны спячки были сходными, начало периода гетеротермии приходилось на декабрь, минимальная температура тела во время гипотермии составляла +5°С. Однако спячка монгольских хомячков была более продолжительной (до конца апреля) по сравнению с сестринским видом, у которого она длилась до конца февраля. Бауты сна у монгольского хомячка были более частыми: максимальное их число за весь период гетеротермии у *A. curtatus* составляло 50, в то время как у *A. evermanni* – 16 (табл. 7).

Таблица 7. Основные характеристики гетеротермии у модельных видов

Вид животного	Максимальный период гетеротермии	Мин. температура тела	Макс. кол-во эпизодов гипотермии
<i>P. sungorus</i>	Середина ноября - конец февраля	+16°С	9
<i>P. roborovskii</i>	Конец ноября - февраль	+26°С	21
<i>A. curtatus</i>	Декабрь – конец апреля	+5°С	50
<i>A. evermanni</i>	Декабрь – конец февраля	+5°С	16
<i>C. cricetus</i>	Декабрь - февраль	+5°С	26

Интересные данные были получены по спячке обыкновенного хомяка. В лабораторных условиях период гетеротермии у этого вида наблюдался с декабря по февраль, минимальная температура тела составила +5 °С. На протяжении зимы обыкновенные хомяки демонстрировали как короткие (менее суток), так и более длительные эпизоды гипотермии (от 1,5 до 5 дней) (рис. 11). Некоторые особи демонстрировали только 1-2 баута сна во время спячки.

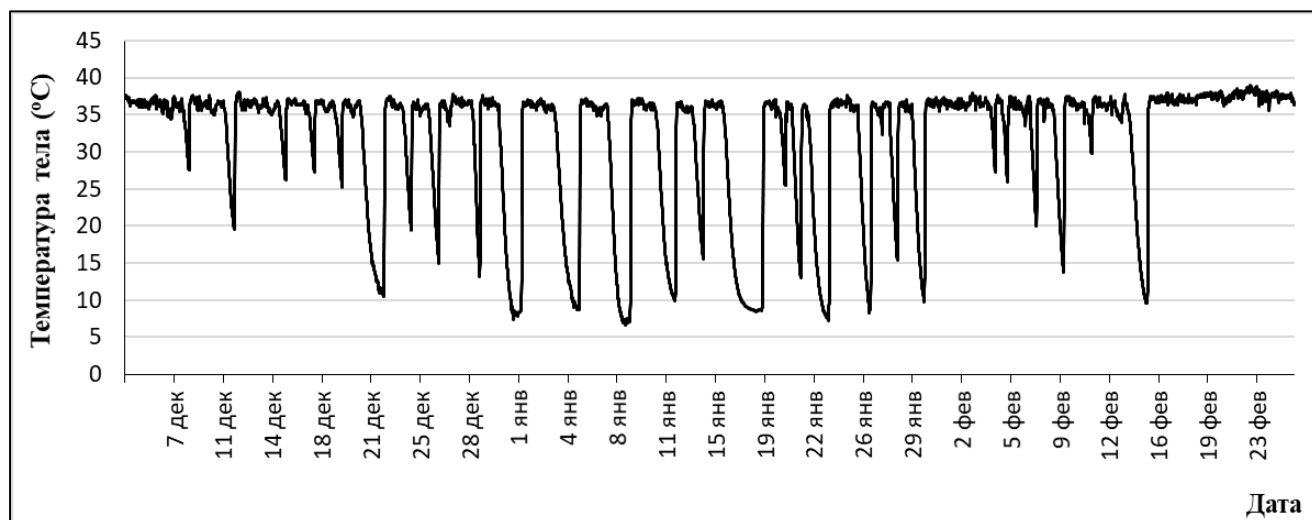


Рис. 11. График изменения температуры тела у самца №103 *Cricetus cricetus*, демонстрировавшего в зимний период как очень короткие, так и длительные эпизоды гипотермии.

4.2. Сезонные изменения массы тела

Нами были проанализированы сезонные изменения массы тела у четырёх видов п/сем *Cricetinae*, демонстрирующих различные стратегии переживания ОЗП. Изменения массы тела у всех модельных видов были достоверны: *P. sungorus* - $F=26,6$, $df = 11$, $p < 0.0001$; *A. curtatus* - $F=14,9$, $df = 11$, $p < 0.00001$, *A. evermanni* - $F=18,8$, $df = 11$, $p < 0.00001$; *C. cricetus* - $F=40,8$, $df = 11$, $p < 0.00001$. Обнаруженные изменения оказались разнонаправленными.

Масса тела у самцов джунгарского хомячка достоверно снижалась к ноябрю ($p=0.03$, по сравнению с сентябрем) и начинала повышаться уже в январе, достигая максимальных значений в летние месяцы (рис. 12). Достоверно более высокие значения массы тела были зарегистрированы в августе ($p<0,001$, по сравнению с любым месяцем ОЗП).

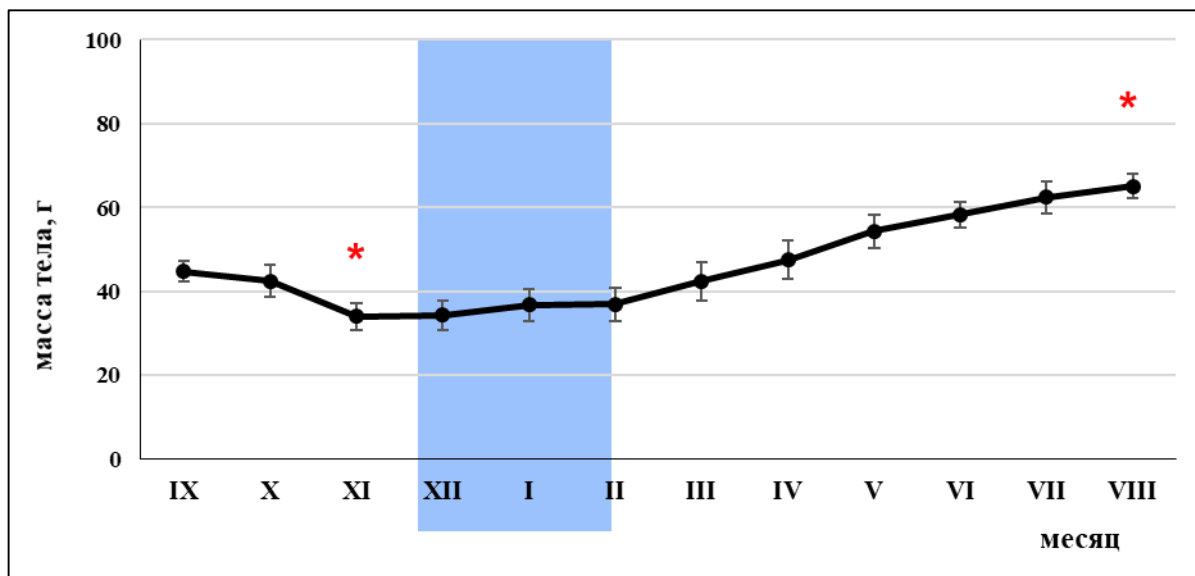


Рис. 12. Сезонные изменения массы тела у самцов *P. sungorus* «Минусинской» филогруппы. Синим цветом обозначен период гетеротермии; * $p < 0.05$.

Также, как и у джунгарских хомячков, у самцов монгольского хомячка наблюдалось достоверное снижение массы тела к октябрю ($p=0.002$) и ноябрю

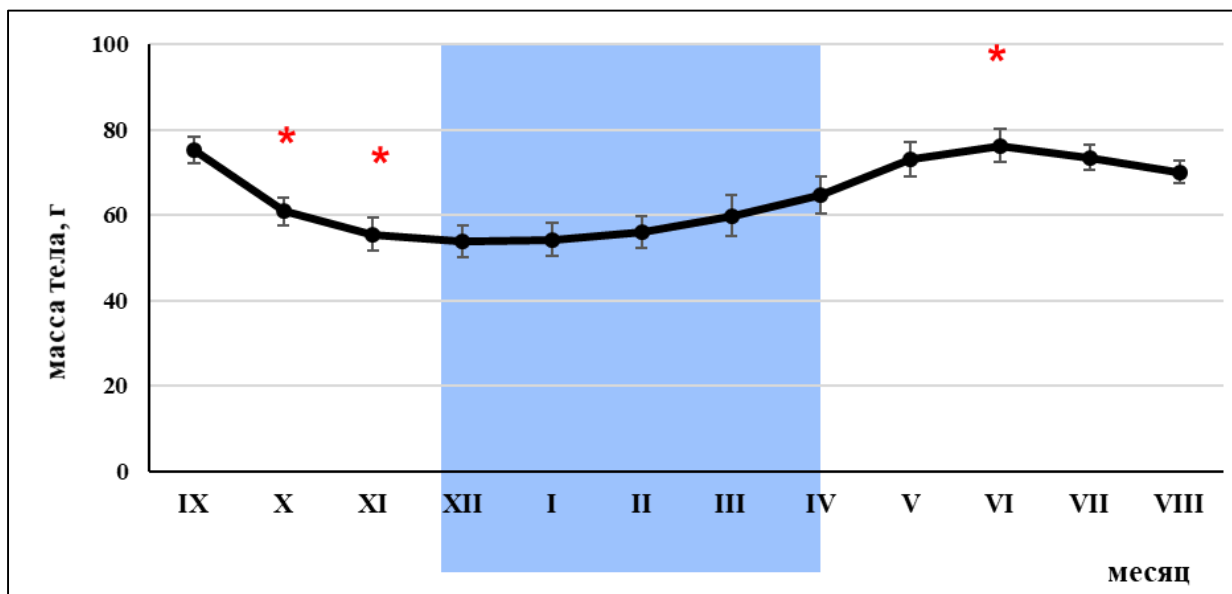


Рис. 13 Сезонные изменения массы тела у самцов *A. curtatus*. Синим цветом обозначен период гетеротермии; * $p < 0.05$.

($p=0.0001$) по сравнению с сентябрём. Далее, на протяжении зимних месяцев, масса тела стабилизировалась, а с марта она начинала плавно расти, достигая максимальных годовых значений в июне ($p<0.001$, по сравнению с декабрем) (рис.13). С середины лета отмечалась тенденция к снижению веса тела.

Масса тела самцов хомячка Эверсмманна достигала минимальных значений примерно в тот же период, что и у монгольского хомячка, - в сентябре-октябре (рис. 14). Однако, в отличие от сестринского вида *A. curtatus*, хомячки Эверсмманна демонстрировали повышение массы тела уже с ноября, которое в феврале становилось достоверным ($p=0.02$ по сравнению с сентябрём). Годового пика значения массы тела самцов *A. evermanni* достигали в июле ($p=0.0001$ по сравнению с каждым месяцем ОЗП). В августе наблюдалась тенденция к снижению веса.

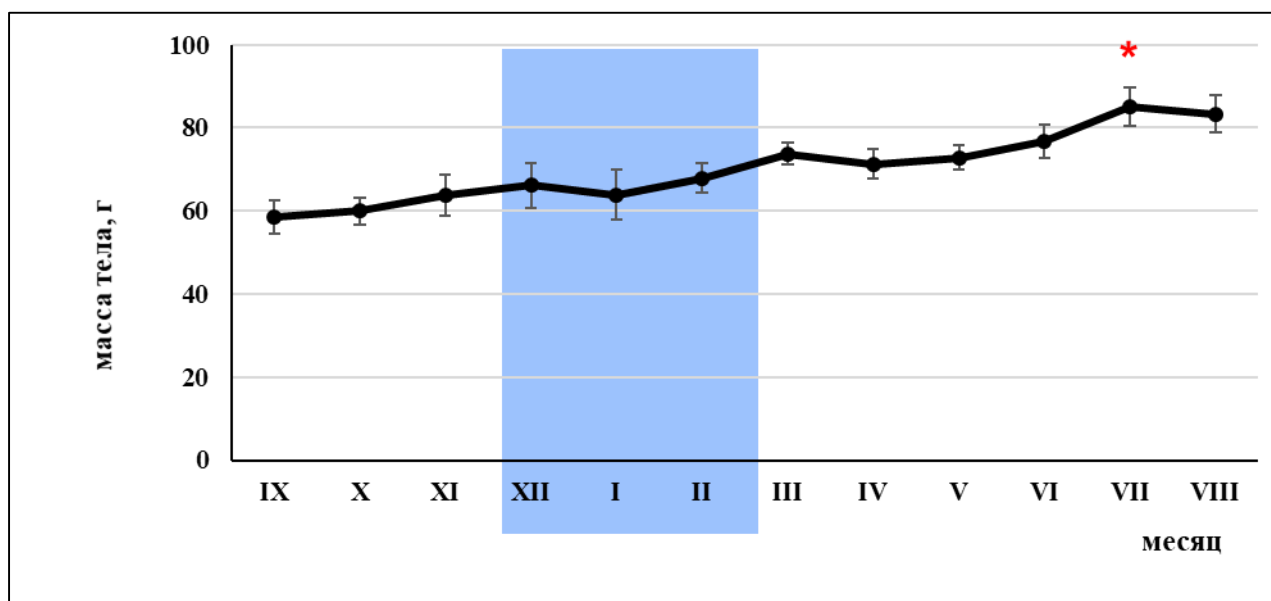


Рис. 14. Сезонные изменения массы тела у самцов *A. evermanni*.

Синим цветом обозначен период гетеротермии; * $p < 0.05$.

Сезонная динамика массы тела обыкновенного хомяка отличалась от наблюдаемой у джунгарского и монгольского хомячков (рис. 15). Масса тела у этого вида плавно возрастала с сентября по август, демонстрируя два

достоверных пика: в марте ($p=0.0001$ по сравнению с сентябрём) и в июле ($p=0.0001$ по сравнению с июнем и любым месяцем ОЗП).

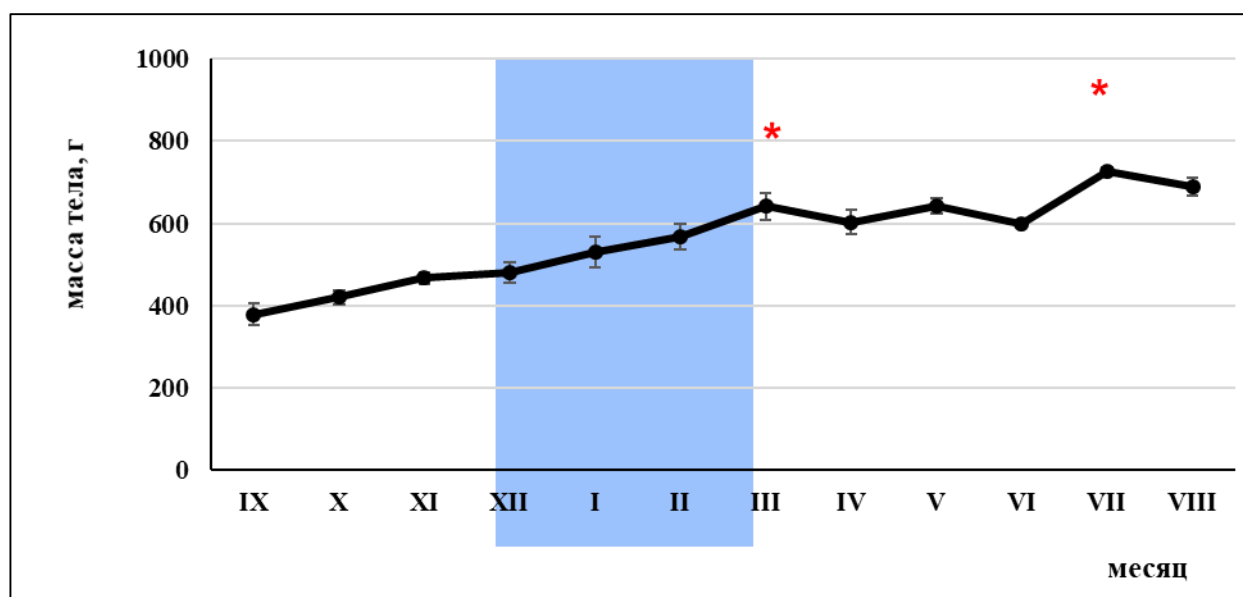


Рис. 15. Сезонные изменения массы тела у самцов *C. cricetus*. Синим цветом обозначен период гетеротермии; * $p < 0.05$.

4.3. Особенности гормональных перестроек

Анализ колебаний базального уровня кортизола у самцов джунгарского хомячка в течение года показал, что сезонные изменения концентрации этого гормона были недостоверны ($F=1.8$, $df=11$, $p=0.06$) и могут оцениваться только как тенденция. Уровень кортизола плавно повышался на протяжении осенне-зимнего периода, а в начале весны отмечалось его снижению. В течение лета уровень этого гормона оставался низким за исключением июля, когда был зарегистрирован небольшой недостоверный подъём (рис. 16).

Что касается изменений концентрации половых стероидов, то у самцов *P. sungorus* в течение года также не было зарегистрировано достоверных изменений уровня тестостерона ($F=1.9$, $df=11$, $p=0.051$). Наиболее низкие значения концентрации тестостерона у экспериментальных животных отмечались лишь в середине зимы (январь), но уже с февраля наблюдалась тенденция к его

повышению (рис. 16). Однако на протяжении всех сезонов регистрировались самцы с высоким уровнем тестостерона.

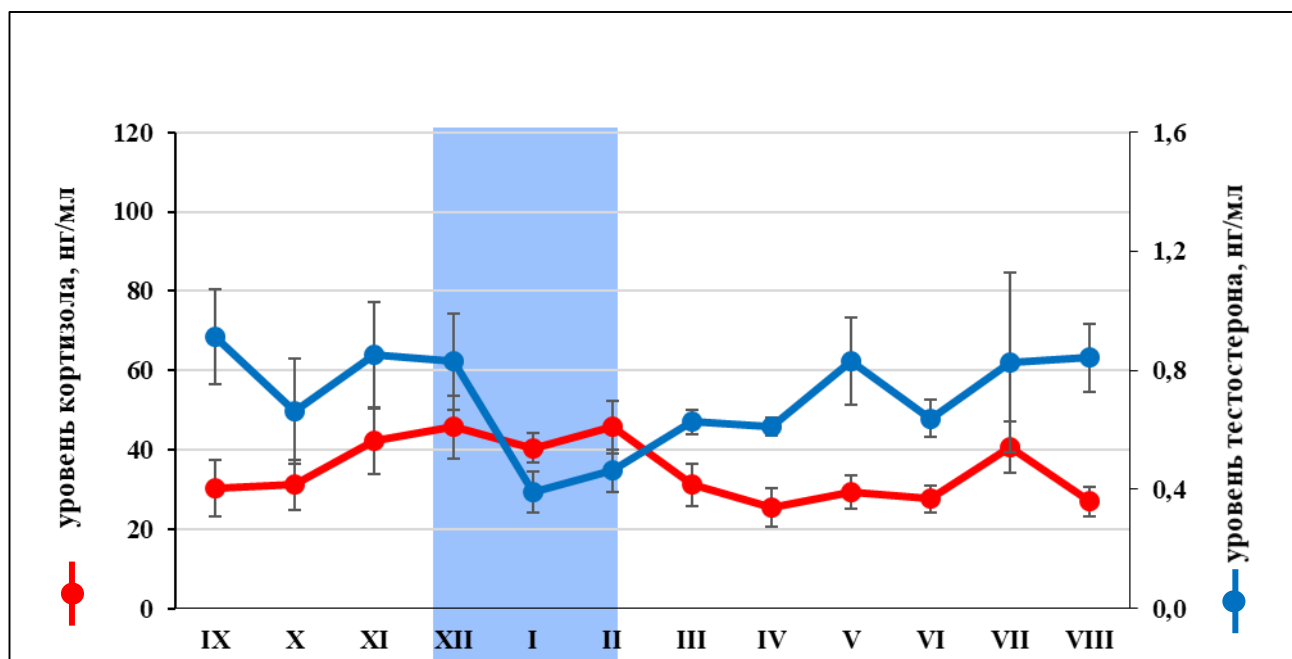


Рис. 16. Сезонные изменения базальных уровней кортизола и тестостерона в сыворотке крови самцов *P. sungorus*. Синим цветом выделен период гетеротермии. * $p < 0.05$

В отличие от джунгарских хомячков, эверсманновы хомячки демонстрировали достоверные сезонные колебания как уровня кортизола (*A. curtatus* – $F=9.4$, $df=11$, $p<0.0001$; *A. evermanni* – $F=4.5$, $df=11$, $p=0.00003$), так и тестостерона (*A. curtatus* – $F=20.2$, $df=11$, $p<0.0001$; *A. evermanni* – $F=6.4$, $df=11$, $p<0.0001$). Минимальный базальный уровень кортизола у самцов монгольского хомячка отмечался в сентябре, а затем он постепенно увеличивался к началу зимы (рис. 17). В зимние месяцы наблюдались максимальные концентрации кортизола ($p<0.0002$ по сравнению с сентябрем, $p<0.02$ по сравнению с ноябрем), а в марте уровень этого гормона достоверно падал ($p<0.03$ по сравнению с зимними месяцами) и оставался практически неизменным на протяжении весны и лета (рис. 17).

Что касается сезонной динамики уровня тестостерона, то у самцов *A. curtatus* достоверное повышение концентрации этого гормона отмечалось дважды: в марте-апреле ($p<0.0002$ по сравнению с октябрём-ноябрём) и с июня по

август ($p < 0.005$ по сравнению с осенними и зимними месяцами). В остальные сезоны года уровень тестостерона оставался очень низким (рис. 17).

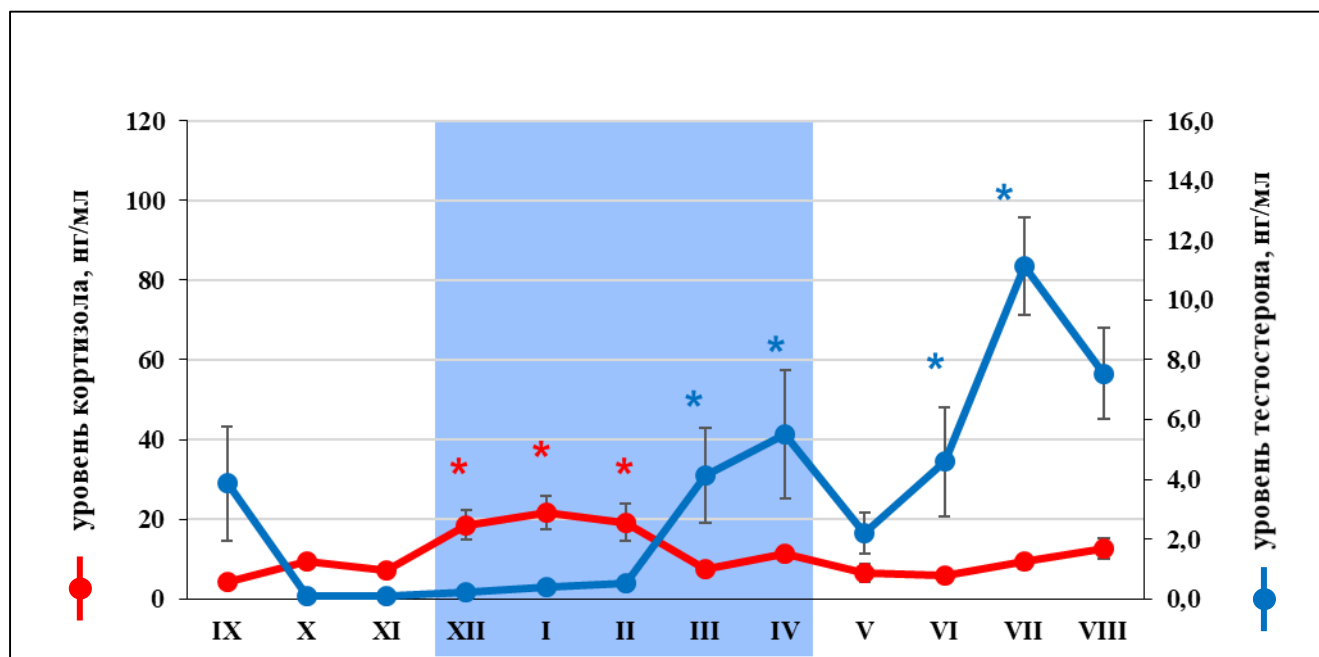


Рис. 17. Сезонные изменения базальных уровней кортизола и тестостерона в сыворотке крови самцов *A. curtatus*. Синим цветом выделен период гетеротермии. * - $p < 0.05$

У самцов хомячка Эверсмманна, в отличие от близкородственного монгольского хомячка, базальный уровень кортизола был высоким на протяжении ОЗП (рис. 18), достигая максимальных значений в октябре ($p = 0.0001$ по сравнению с июлем) и феврале ($p = 0.0001$ по сравнению с июлем). В марте концентрация этого гормона начинала снижаться, тенденция к снижению наблюдалась на протяжении весенне-летнего периода. Минимальный уровень кортизола был зарегистрирован в июле ($p < 0.002$ по сравнению с октябрём и февралём).

В осенне-зимний период концентрация тестостерона у самцов хомячка Эверсмманна была низкой (рис. 18), минимум регистрировался в сентябре ($p < 0.001$ по сравнению с любым из месяцев в период с февраля по август). С февраля уровень тестостерона начинал достоверно повышаться ($p = 0.0004$ по сравнению с

сентябрём), а годовой пик отмечался в марте ($p=0.0001$ по сравнению с сентябрём). Затем концентрация тестостерона плавно снижалась к концу лета.

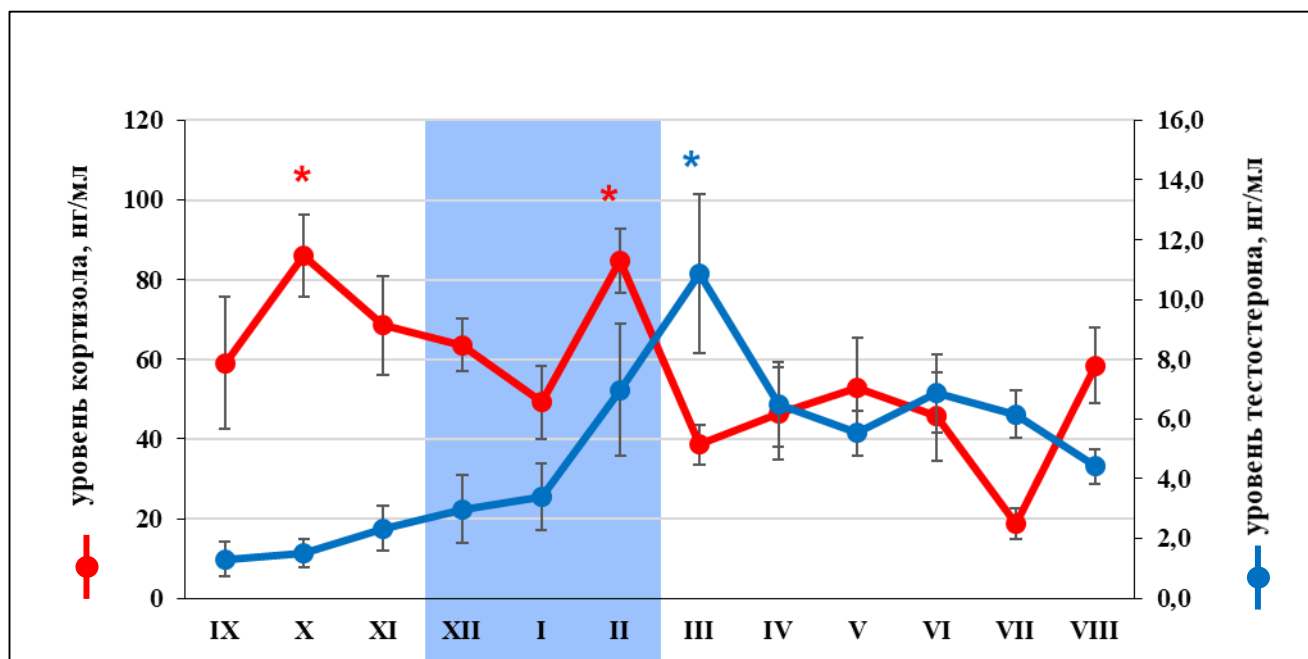


Рис. 18. Сезонные изменения базальных уровней кортизола и тестостерона в сыворотке крови самцов *A. evermanni*. Синим цветом выделен период гипотермии. * - $p < 0.05$

Изменения концентрации кортизола в сыворотке крови обыкновенных хомяков на протяжении года были достоверны ($F=3.5$, $df=11$, $p=0.0002$). Уровень кортизола плавно повышался перед спячкой (ноябрь), а в период гетеротермии отмечалась тенденция к его снижению (рис. 19). Весной концентрация гормона в сыворотке крови исследуемых особей начинала расти. В начале лета (июнь) наблюдалось достоверное снижение базального уровня кортизола ($p=0.03$ по сравнению с ноябрём), а минимальные годовые значения отмечались в августе ($p < 0.02$ по сравнению с июлем и сентябрём).

Что касается уровней тестостерона у самцов *C. cricetus*, то их изменения в течение года были достоверны ($F=18.2$, $df=11$, $p < 0.0001$). Анализ сезонной динамики концентрации тестостерона у обыкновенного хомяка выявил наличие двух достоверных пиков: первый регистрировался с января по апрель ($p < 0.0005$ по сравнению с осенними месяцами), а второй – более короткий – с июня по июль

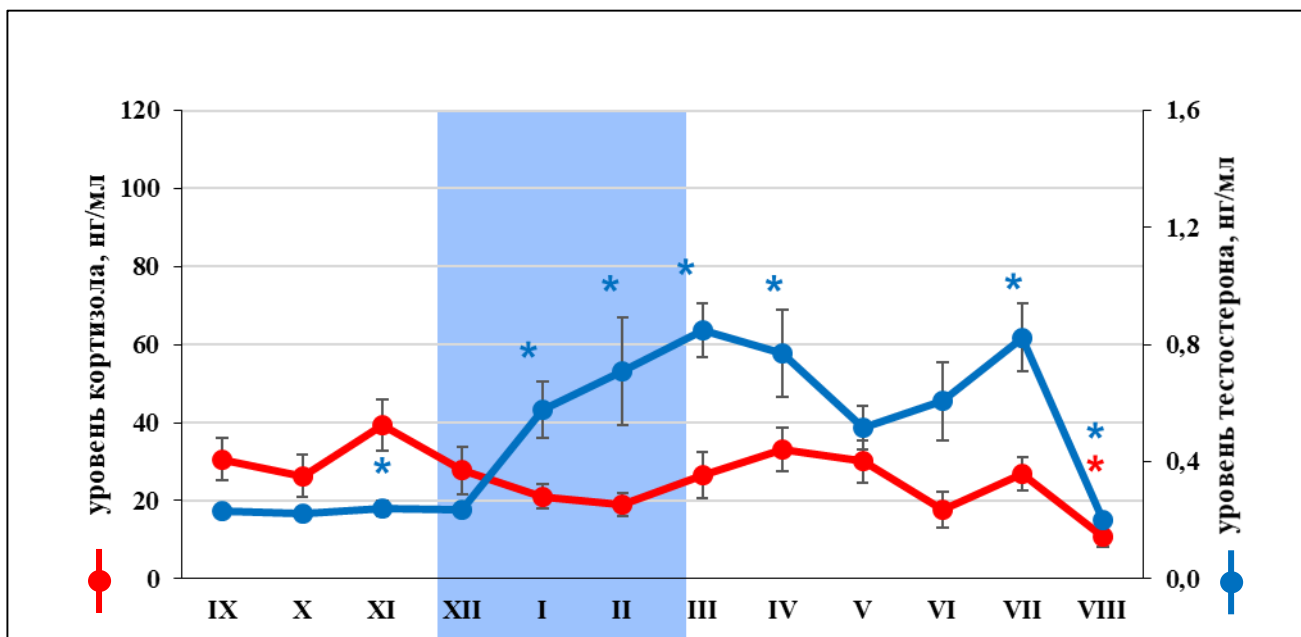


Рис. 19. Сезонные изменения базальных уровней кортизола и тестостерона в сыворотке крови самцов *C. cricetus*. Синим цветом выделен период гипотермии. * - $p < 0.05$

($p < 0.002$ по сравнению с осенними месяцами) (рис. 19). В конце лета уровень тестостерона достоверно снижался до минимальных годовых значений и оставался низким вплоть до наступления зимы ($p < 0.00006$ по сравнению с любым из месяцев в период с декабря по июль).

4.4. Сезонные изменения биохимических показателей крови

Изучение особенностей изменения концентрации глюкозы в сыворотке крови у модельных видов п/сем. Cricetinae в осенне-зимний период показало отсутствие выраженной гипогликемии (табл. 8). Тенденция к снижению уровня глюкозы в зимний период наблюдалась только у торпирующих джунгарских хомячков. У демонстрирующих нестандартную спячку монгольских хомячков, наоборот, было обнаружено достоверное повышение уровня глюкозы зимой по сравнению с осенью (табл. 8). У обыкновенного хомяка (*C. cricetus*), как и у *A. evermanni*, в зимний период также наблюдалась тенденция к повышению уровня глюкозы (табл. 8).

Весной у всех исследованных нами видов хомяков и хомячков содержание глюкозы в сыворотке крови повышалось (на уровне тенденции – у обоих видов эвесманновых хомячков, или достоверно – у *P. sungorus* и *C. cricetus*) (табл. 7).

Сезонные изменения уровня общего белка в сыворотке крови *P. sungorus* и *A. curtatus* были недостоверны (табл. 8). В зимний период у этих видов отмечалась тенденция к снижению концентрации общего белка в сыворотке крови. Достоверные сезонные изменения этого показателя были выявлены у *A. evermanni* и *C. cricetus* (табл. 8). Самцы *A. evermanni* демонстрировали достоверное повышение уровня общего белка зимой ($p=0.049$ по сравнению с осенью), в то время как его уровень в крови самцов *C. cricetus* не менялся на протяжении ОЗП, снижался летом и достоверно повышался к осени ($p=0.0008$ по сравнению с летом).

Достоверные изменения концентрации альбумина в течение года были характерны для всех рассматриваемых видов: *P. sungorus*, *A. curtatus*, *A. evermanni*, *C. cricetus* (табл. 8). Достоверно более низкие значения альбумина в зимний период по сравнению с весенним и летним наблюдались у *P. sungorus* ($p<0.04$) и *A. curtatus* ($p<0.05$). Самцы *A. evermanni* демонстрировали достоверное повышение концентрации альбумина весной ($p=0.04$ по сравнению с осенью), а на протяжении ОЗП его уровень не менялся. У самцов *C. cricetus* уровень сывороточного альбумина оставался постоянным с осени до весны, а затем снижался летом (значения близки к достоверным, $p=0.05$ по сравнению с зимой) (табл.8).

Табл. 8. Сезонные изменения биохимических показателей крови у представителей подсемейства Cricetinae ($X_{cp} \pm SE$)

Показатель	N	Осень	Зима	Весна	Лето	F	df	P
Глюкоза (мг/дл)								
<i>P. sungorus</i>	10	142,1 ± 9,7 ^{ab}	118,3 ± 7,6 ^a	168,2 ± 9,1 ^b	165,9 ± 5,1 ^b	8,2	3	0.0005
<i>A. curtatus</i>	10	99,3 ± 3,5 ^a	122,1 ± 9,5 ^b	126,9 ± 4,7 ^b	117,5 ± 4,5 ^{ab}	5,3	3	0.005
<i>A. evermanni</i>	8	138,4 ± 5,7 ^a	161,1 ± 6,0 ^{ac}	164,0 ± 4,2 ^c	107,5 ± 5,5 ^b	26,1	3	<0.0001
<i>C. cricetus</i>	16	158,8 ± 6,0 ^c	163,9 ± 7,7 ^c	182,7 ± 7,1 ^b	139,0 ± 5,6 ^a	23,2	3	<0.0001
Общий белок (г/л)								
<i>P. sungorus</i>	10	78,4 ± 3,0	72,6 ± 1,2	74,5 ± 1,3	72,2 ± 3,1	1,67	3	0.2
<i>A. curtatus</i>	10	80,2 ± 2,5	75,0 ± 2,6	72,7 ± 1,9	74,2 ± 3,1	1,66	3	0.2
<i>A. evermanni</i>	8	73,6 ± 1,4 ^a	81,5 ± 2,7 ^b	80,7 ± 2,1 ^a	74,5 ± 1,5 ^a	4,2	3	0.02
<i>C. cricetus</i>	16	78,3 ± 4,5 ^a	70,8 ± 2,0 ^{ab}	71,1 ± 1,2 ^{ab}	64,5 ± 1,0 ^b	5,95	3	0.002
Альбумин (г/л)								
<i>P. sungorus</i>	10	44,3 ± 0,6 ^{ab}	41,7 ± 0,8 ^a	44,7 ± 1,0 ^b	45,0 ± 0,8 ^b	4,3	3	0.01
<i>A. curtatus</i>	10	38,7 ± 0,8 ^a	39,7 ± 0,8 ^a	42,7 ± 0,7 ^b	43,5 ± 0,9 ^b	9,3	3	0.0002
<i>A. evermanni</i>	8	45,3 ± 1,0 ^a	46,5 ± 1,2 ^{ab}	50,1 ± 1,1 ^b	45,6 ± 0,8 ^{ab}	3,7	3	0.03
<i>C. cricetus</i>	16	43,3 ± 1,8 ^b	44,4 ± 1,7 ^b	40,6 ± 1,3 ^b	39,8 ± 0,7 ^a	3,1	3	0.04

Примечание: X_{cp} – средние значения; SE – ошибка средней; N – число животных; df – число степеней свободы; P – достоверность; a, b, c – одинаковыми буквами обозначены недостоверные различия между сезонами

4.5. Характер изменений количества форменных элементов крови и лейкоцитарной формулы

У всех исследованных нами представителей п/сем. Cricetinae, демонстрирующих торпор (джунгарские хомячки) или различные варианты спячки (хомячки эверсмманна, обыкновенный хомяк), не наблюдалось достоверных изменений числа эритроцитов в крови в осенне-зимний период: *P. sungorus* - $F=1.8$, $df=3$, $p=0.2$; *A. curtatus* - $F=1.4$, $df=3$, $p=0.3$; *A. evermanni* - $F=1.0$, $df=3$, $p=0.4$; *C. cricetus* - $F=1.8$, $df=3$, $p=0.2$ (табл. 8).

Что касается изменения числа лейкоцитов, то единственный из рассмотренных нами видов п/сем Cricetinae, который демонстрировал достоверное снижение содержания лейкоцитов в крови (лейкопению) в зимний период - это монгольский хомячок. При этом такая закономерность прослеживалась у него для всех форм лейкоцитов (лимфоциты, нейтрофилы, эозинофилы, базофилы, моноциты) (табл. 9). У остальных исследованных нами представителей п/сем. Cricetinae снижение лейкоцитов было менее выраженным и носило недостоверный характер (табл. 9).

Для исследованных нами видов был характерен лимфоцитарный профиль крови. При этом лимфоциты являлись преобладающим типом клеток крови во все сезоны года (табл. 9). Достоверное снижение числа циркулирующих сегментоядерных нейтрофилов в зимний период отмечалось у *P. sungorus* и *A. curtatus*. У *A. evermanni* оно не изменялось на протяжении осенне-зимнего периода, но достоверно повышалось к весне. Постоянное количество сегментоядерных нейтрофилов на протяжении всего года было характерно для *C. cricetus*.

Число палочкоядерных нейтрофилов в зимний период достоверно снижалось у двух видов эверсмановых хомячков, в то время как у джунгарских хомячков и обыкновенных хомячков количество данных клеток не изменялось на протяжении осенне-зимнего периода.

Сезонная динамика числа моноцитов также была сходной у джунгарских хомячков и обыкновенных хомяков: количество моноцитов оставалось постоянным в течение всего года. Для монгольского хомячка было характерно резкое достоверное снижение числа моноцитов зимой, в то время как у его ближайшего родственника хомячка Эверсмманна содержание этих клеток в крови на протяжении ОЗП достигало максимальных годовых значений (табл. 9).

Что касается динамики количества эозинофилов, то достоверное падение их числа зимой наблюдалось лишь у *A. curtatus* и *P. sungorus*. Для *A. evermanni* и *C. cricetus* достоверных изменений зарегистрировано не было, хотя у *A. evermanni* отмечалась тенденция к снижению количества этих клеток к осени.

Встречаемость базофилов у *P. sungorus*, *A. evermanni* и *C. cricetus* составила менее 0,1% (во все месяцы), и только у *A. curtatus* они встречались в большем количестве.

Табл. 9. Сезонные изменения гематологических показателей у представителей подсемейства Cricetinae ($X_{cp} \pm SE$)

Показатель	N	Осень	Зима	Весна	Лето	F	df	P
Эритроциты ($\times 10^6$ кл./мкл)								
<i>P. sungorus</i>	10	9,90 \pm 0,17	10,38 \pm 0,14	10,09 \pm 0,30	9,67 \pm 0,21	1,8	3	0.2
<i>A. curtatus</i>	10	10,08 \pm 0,29	9,97 \pm 0,28	10,74 \pm 0,33	10,00 \pm 0,40	1,4	3	0.3
<i>A. evermanni</i>	8	10,29 \pm 0,22	10,65 \pm 0,19	10,08 \pm 0,22	10,65 \pm 0,30	1,0	3	0.4
<i>C. cricetus</i>	10	8,95 \pm 0,22	9,10 \pm 0,26	8,51 \pm 0,19	8,60 \pm 0,18	1,8	3	0.2
Лейкоциты ($\times 10^3$ кл./мкл)								
<i>P. sungorus</i>	10	6,38 \pm 0,45	5,87 \pm 0,47	6,95 \pm 0,35	6,92 \pm 0,28	2,1	3	0.1
<i>A. curtatus</i>	10	6,17 \pm 0,54 ^b	3,85 \pm 0,54 ^a	5,38 \pm 0,54 ^b	5,87 \pm 0,54 ^b	11,1	3	<0.0001
<i>A. evermanni</i>	8	3,60 \pm 0,41	3,16 \pm 0,25	3,83 \pm 0,32	3,66 \pm 0,44	1,1	3	0.4
<i>C. cricetus</i>	10	8,16 \pm 0,52	7,99 \pm 0,77	8,80 \pm 0,71	8,69 \pm 0,70	0,6	3	0.6
Лимфоциты ($\times 10^3$ кл./мкл)								
<i>P. sungorus</i>	10	3,49 \pm 0,29	3,61 \pm 0,27	3,65 \pm 0,18	3,80 \pm 0,17	0,5	3	0.7
<i>A. curtatus</i>	10	3,07 \pm 0,17 ^a	2,01 \pm 0,24 ^b	2,45 \pm 0,21 ^{ab}	2,28 \pm 0,17 ^b	6,5	3	0.002
<i>A. evermanni</i>	8	2,45 \pm 0,28	2,08 \pm 0,19	2,17 \pm 0,24	2,00 \pm 0,18	0,9	3	0.5
<i>C. cricetus</i>	10	4,38 \pm 0,32	4,54 \pm 0,45	4,99 \pm 0,36	5,24 \pm 0,43	1,8	3	0.2

Продолжение таблицы 9

Показатель	N	Осень	Зима	Весна	Лето	F	df	P
Нейтрофилы сегментоядерные ($\times 10^3$ кл./мкл)								
<i>P. sungorus</i>	10	2,13 \pm 0,16 ^a	1,65 \pm 0,16 ^b	1,88 \pm 0,07 ^{ab}	2,24 \pm 0,10 ^a	5,3	3	0.005
<i>A. curtatus</i>	10	2,46 \pm 0,24 ^a	1,49 \pm 0,24 ^b	2,14 \pm 0,28 ^a	2,48 \pm 0,13 ^a	11,8	3	<0.0001
<i>A. evermanni</i>	8	0,72 \pm 0,07 ^a	0,73 \pm 0,05 ^a	1,36 \pm 0,14 ^b	1,21 \pm 0,13 ^b	16,8	3	<0.0001
<i>C. cricetus</i>	10	2,58 \pm 0,19	2,26 \pm 0,30	2,56 \pm 0,29	2,16 \pm 0,22	1,0	3	0.4
Нейтрофилы палочкоядерные ($\times 10^3$ кл./мкл)								
<i>P. sungorus</i>	10	0,22 \pm 0,02 ^a	0,24 \pm 0,04 ^a	0,22 \pm 0,02 ^a	0,37 \pm 0,02 ^b	8,5	3	0.0004
<i>A. curtatus</i>	10	0,16 \pm 0,03 ^{ab}	0,12 \pm 0,03 ^a	0,29 \pm 0,05 ^b	0,24 \pm 0,02 ^b	8,7	3	0.0003
<i>A. evermanni</i>	8	0,11 \pm 0,01 ^a	0,06 \pm 0,01 ^b	0,07 \pm 0,01 ^{ab}	0,08 \pm 0,01 ^{ab}	4,4	3	0.02
<i>C. cricetus</i>	10	0,42 \pm 0,05	0,53 \pm 0,08	0,50 \pm 0,06	0,50 \pm 0,08	0,5	3	0.7
Эозинофилы (ккл./мкл)								
<i>P. sungorus</i>	10	135,32 \pm 11,91 ^{ab}	99,57 \pm 16,56 ^b	193,13 \pm 16,37 ^a	184,20 \pm 15,38 ^a	9,4	3	0.0002
<i>A. curtatus</i>	10	195,50 \pm 43,23 ^a	56,73 \pm 17,68 ^b	165,33 \pm 23,10 ^a	186,33 \pm 32,08 ^a	12,9	3	<0.0001
<i>A. evermanni</i>	8	41,21 \pm 7,38	42,06 \pm 9,39	40,23 \pm 9,06	45,63 \pm 7,60	1,6	3	0.2
<i>C. cricetus</i>	10	176,81 \pm 20,29	176,85 \pm 35,87	175,14 \pm 28,00	234,46 \pm 50,91	0,7	3	0.6

Продолжение таблицы 9

Показатель	N	Осень	Зима	Весна	Лето	F	df	P
Моноциты (кл./мкл)								
<i>P. sungorus</i>	10	296,22 ± 43,00	253,16 ± 25,87	338,92 ± 36,45	305,98 ± 19,40	1,7	3	0,2
<i>A. curtatus</i>	10	420,97 ± 44,12 ^{ac}	185,45 ± 35,88 ^b	294,73 ± 37,34 ^a	558,85 ± 55,60 ^c	27,6	3	<0,0001
<i>A. evermanni</i>	8	309,21 ± 70,80 ^a	335,55 ± 31,71 ^a	196,74 ± 15,90 ^{ab}	156,96 ± 31,21 ^b	7,8	3	0,001
<i>C. cricetus</i>	10	496,03 ± 87,10	462,63 ± 79,49	597,21 ± 100,03	517,69 ± 75,78	0,3	3	0,8
Базофилы (кл./мкл)*								
<i>A. curtatus</i>	10	46,40 ± 13,46 ^{ac}	16,95 ± 6,67 ^b	43,38 ± 9,46 ^{ac}	31,43 ± 6,51 ^{bc}	5,0	3	0,007

Условные обозначения: X_{cp} – средние значения; SE – ошибка средней; N – число животных; df – число степеней свободы; P – достоверность; а, b, с – одинаковыми буквами обозначены недостоверные различия между сезонами; * - содержание базофилов в крови других видов п/сем Cricetinae не превышало 0,1%, поэтому они не представлены в данной таблице.

4.6. Сезонные особенности гуморального иммунного ответа на Т-зависимый нереплицирующийся антиген

Нами были проанализированы концентрации специфических антител (анти-KLN IgM и анти-KLN IgG) в ответ на стимуляцию Т-зависимым антигеном (KLN) у четырёх модельных видов, демонстрирующих разные варианты гипотермии.

Сезонные изменения уровней анти-KLN IgG

В результате проведённых исследований нами было показано, что только у гибернирующих видов хомяков (обыкновенный хомяк и монгольский хомячок) была выявлена достоверная сезонная динамика соотношения отвечающих и не отвечающих к 10 дню после иммунизации особей. Причём не отвечающие животные были зарегистрированы только в зимний период ($\chi^2 = 21.59$, $df=3$, $p < 0.0001$), летом все исследованные особи данных видов демонстрировали выраженный иммунный ответ (рис. 20). При этом не было выявлено достоверных различий по соотношению не отвечающих и отвечающих хомяков между гибернирующими видами ($\chi^2 = 0.78$, $df=1$, $p=0.4$).

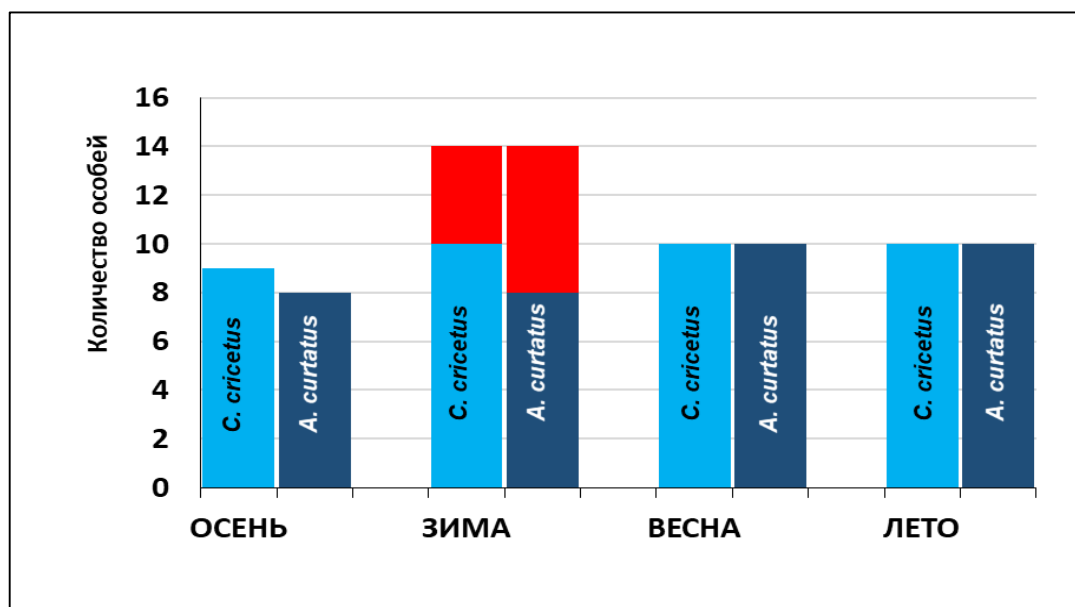


Рис. 20. Соотношение числа отвечающих и не отвечающих на иммунизацию особей у двух гибернирующих видов п/сем Cricetidae. Красным цветом обозначено число индивидов, не демонстрировавших анти-KLN IgG к 10 дню после иммунизации KLN.

При дальнейшем анализе только отвечавших особей у модельных видов было установлено, что уровень иммунного ответа зависел от вида ($F=9.8$, $df=3$, $p<0.0001$). Так, у джунгарского хомячка уровень иммунного ответа достоверно был достоверно выше по сравнению с остальными видами ($p<0.001$). Было обнаружено достоверное взаимодействие между факторами «вид животного» и «сезон года» ($F=2.2$, $df=9$, $p=0.03$); в частности, осенью уровень иммунного ответа у джунгарских хомячков был достоверно выше, чем у гибернирующих видов – обыкновенного хомячка ($p=0.004$) и монгольского хомячка ($p=0.01$), а летом был достоверно выше, чем у обыкновенного хомячка ($p=0.02$). Уровни иммунного ответа джунгарского хомячка и хомячка Роборовского в разные сезоны года не имели достоверных отличий между собой, а их сезонные колебания имели сходный характер.

Сезон года не оказывал достоверного влияния на уровень иммунного ответа у исследуемых видов хомячков ($F=0.8$, $df=3$, $p=0.5$).

В целом уровень анти-KLN IgG у гибернирующих видов снижался в осенне-зимний период и достигал максимальных значений весной. В то время, как у торпирующих видов хомячков этот показатель достигал максимальных значений осенью, а затем снижался к весне (рис. 21).

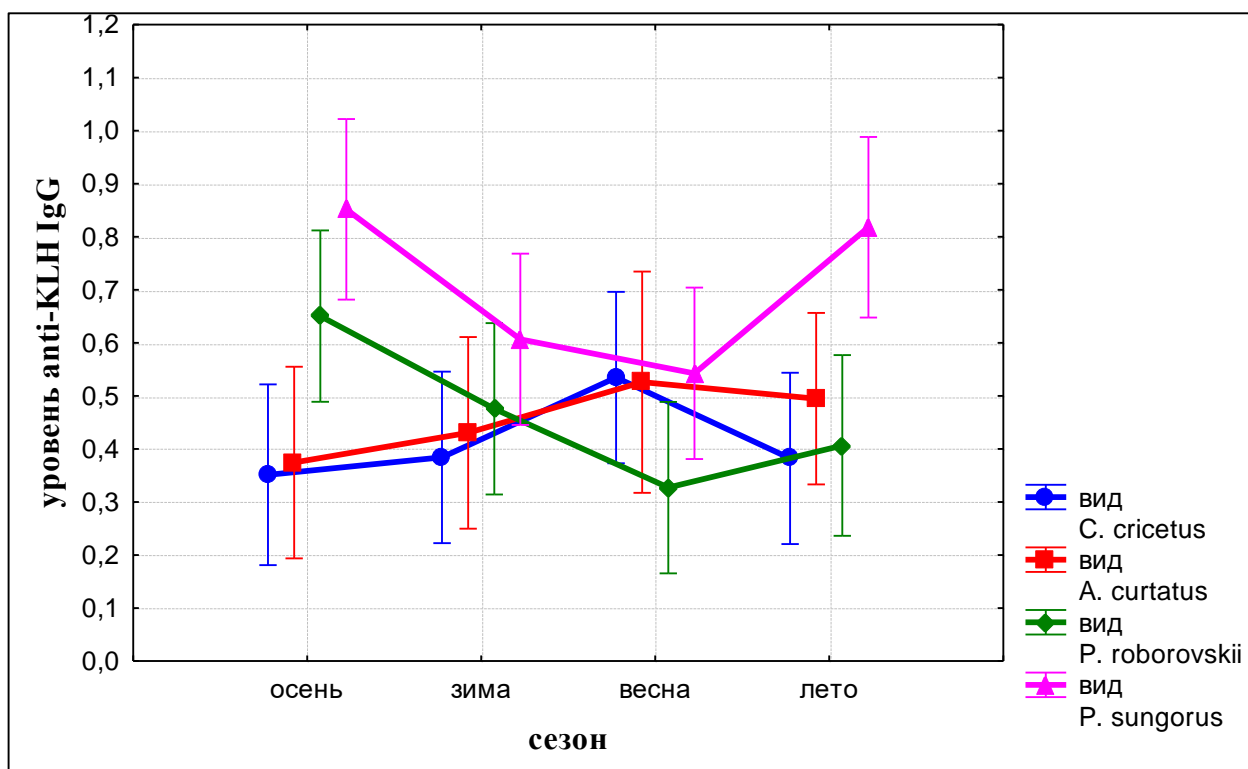


Рис. 21. Сезонные изменения уровня специфических IgG у исследованных видов п/сем Cricetinae, демонстрирующих разные стратегии переживания ОЗП. По оси ординат представлены значения трансформированных данных.

Сезонные изменения уровней анти-KLH IgM

У двух гибернирующих видов (*C. cricetus*, *A. curtatus*) была выявлена достоверная сезонная динамика соотношения отвечающих и не отвечающих на иммунизацию особей: животные, не демонстрирующие иммунный ответ на 10 день после иммунизации, регистрировались в только в осенне-зимний период ($\chi^2=8.69$, $df=3$, $p=0.03$) (рис. 22). При этом были обнаружены достоверные различия по соотношению не отвечающих и отвечающих хомяков между гибернирующими видами ($\chi^2=5.47$, $df=1$, $p=0.02$): у *C. cricetus* не отвечающие особи были зарегистрированы только осенью, а у *A. curtatus* – осенью и зимой.

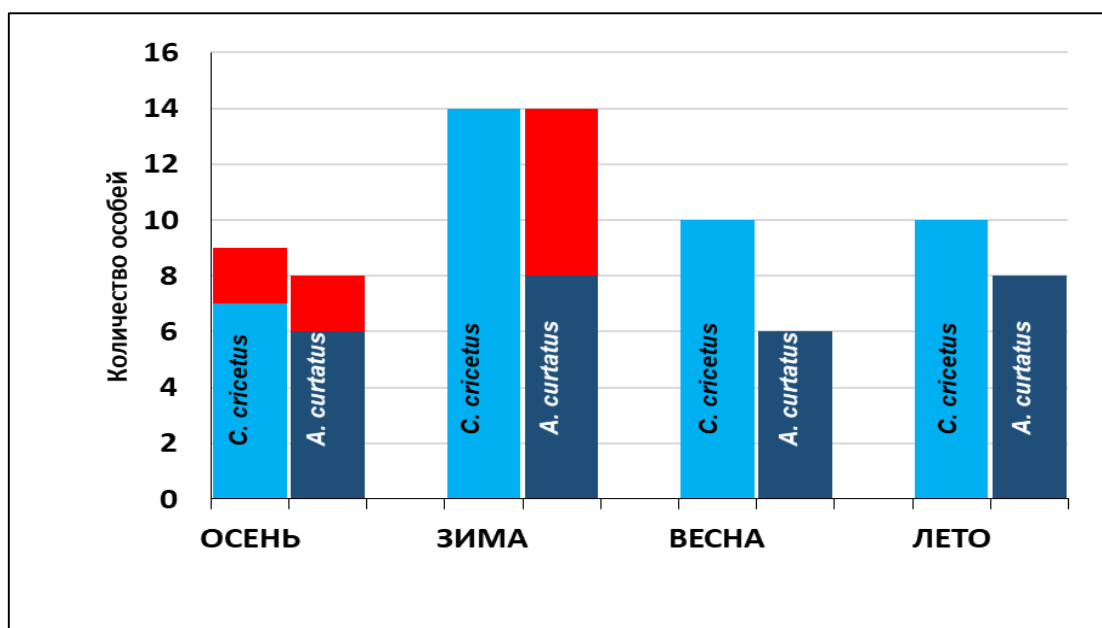


Рис. 22. Соотношение числа отвечающих и не отвечающих на иммунизацию особей у двух гибернирующих видов п/сем Cricetidae. Красным цветом обозначено число индивидов, не демонстрирующие анти-KLN IgM к 10 дню после иммунизации KLN.

В результате дальнейшего анализа только отвечающих особей гибернирующих (*C. cricetus*, *A. curtatus*) и торпирующих (*P. sungorus*, *P. roborovskii*) видов было установлено, что ни сезон года ($F=0.5$, $df=3$, $p=0.7$), ни вид животного ($F=1.5$, $df=3$, $p=0.2$) не оказывали достоверного влияния на уровень анти-KLN IgM. При этом наблюдалось взаимодействие между факторами вид и сезон ($F=2.4$, $df=9$, $p=0.01$). Достоверные сезонные различия между видами были выявлены только между *A. curtatus* и *P. sungorus*: осенью уровень анти-KLN IgM у джунгарского хомячка был достоверно выше, чем у монгольского хомячка ($p=0.03$).

У торпирующих видов хомячков наиболее высокий уровень анти-KLN IgM отмечался осенью, затем наблюдалась тенденция к его снижению зимой. У гибернирующих видов (*C. cricetus*, *A. curtatus*) отмечалась обратная тенденция: уровень специфических IgM постепенно повышался в осенне-зимний период и достигал максимальных значений весной, а затем снижался к лету (рис. 23).

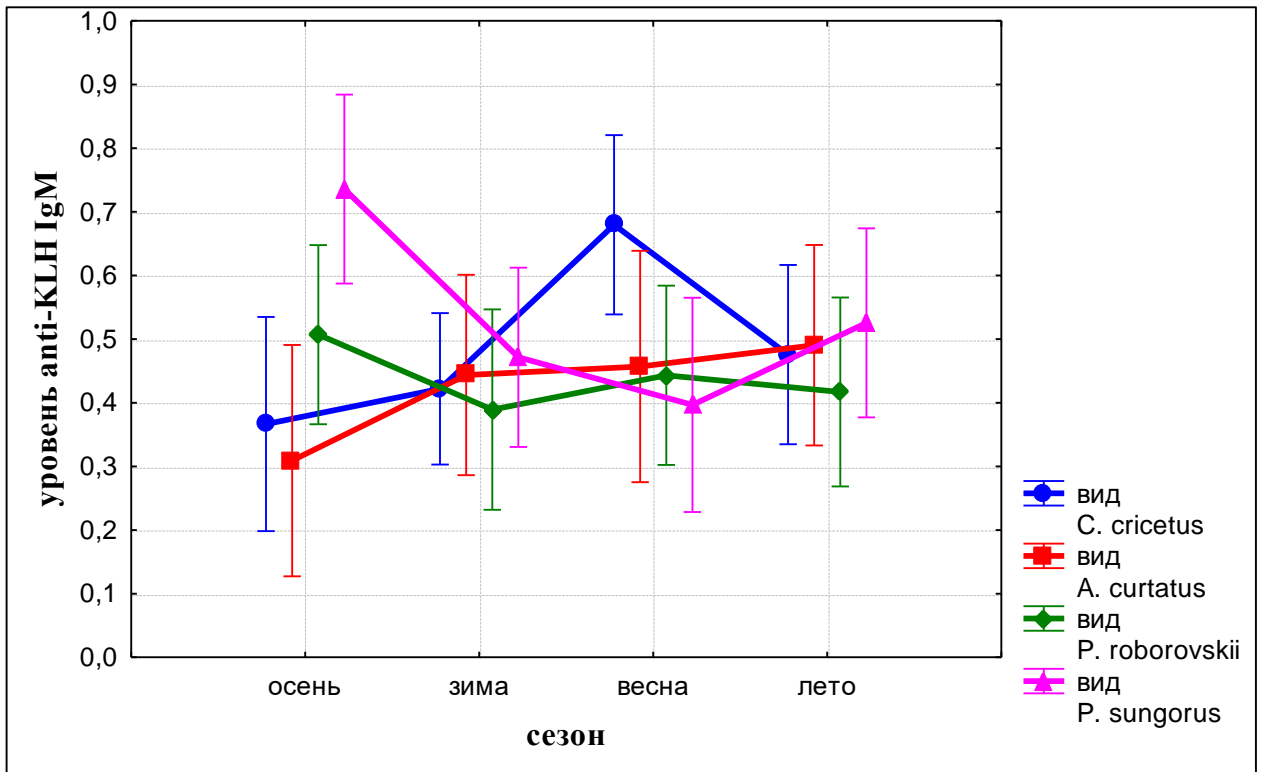


Рис. 23. Сезонные изменения уровня специфических IgM у исследованных видов п/сем Cricetinae, демонстрирующих разные стратегии переживания ОЗП. По оси ординат представлены значения трансформированных данных.

ГЛАВА 5. ОБСУЖДЕНИЕ

Многие виды мелких млекопитающих, сохраняющие активность в зимние месяцы, демонстрируют осеннее-зимнее снижение массы тела. Эта закономерность прослеживается и у джунгарских хомячков «Минусинской» филогруппы. Однако снижение массы тела у них оказалось менее выражено по сравнению с особями этого вида из основной части ареала (Heldmaier, Klingenspor, 2003; Müller et al., 2015). Так, исследованные нами *P. sungorus* демонстрировали снижение массы тела в осенний период, но уже в середине зимы, во время периода гетеротермии, наблюдалось ее увеличение (рис. 12). При этом на джунгарских хомячках, отловленных в основной части ареала, ранее было показано, что минимальные значения массы тела у них отмечаются именно в зимний период (Heldmaier, Klingenspor, 2003; Müller et al., 2015). Также ранее было установлено, что снижение массы тела у *P. sungorus* контролируется фотопериодом и снижается в условиях короткого светового дня (рис. 24а). У этого вида снижение массы тела при коротком фотопериоде связано в первую очередь со снижением жировой массы (рис. 24б) (Wade, Bartness, 1984; Bowers et al., 2005), а уменьшение потребления корма является следствием регрессии веса тела (Wade, Bartness, 1984). На основании этих данных можно предположить, что у джунгарских хомячков «Минусинской» филогруппы в зимний период не происходит столь сильного истощения жировых запасов, как это отмечается для хомячков с основной части ареала. Возможно, выявленные различия между двумя филогруппами связаны с особенностями климата в местах обитания (например, характером снежного покрова).

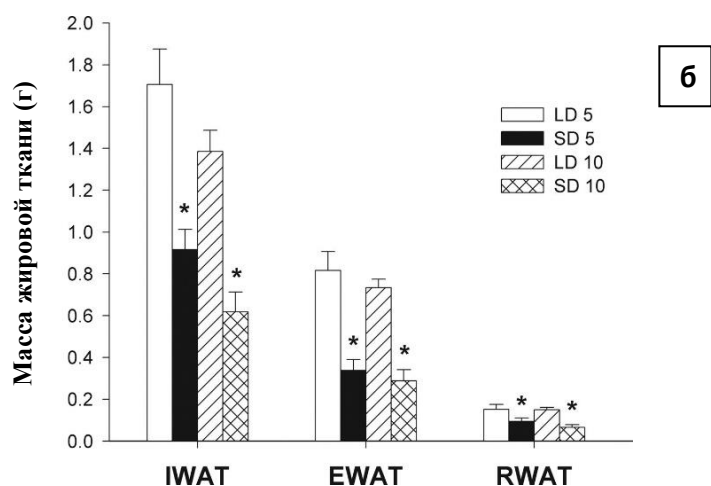
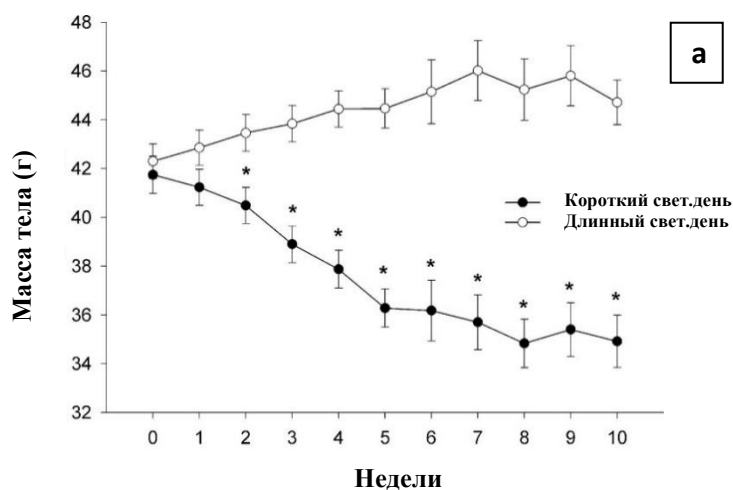


Рис. 24. Фотопериодические изменения массы тела (а) и массы белой жировой ткани (б) у *P. sungorus* (по Bowers et al., 2005). Животных содержали в условиях длинного (LD) или короткого (SD) фотопериода в течение 5 или 10 недель. Жировая ткань отбиралась из нескольких участков: IWAT - паховая, EWAT – эпидидимальная, RWAT – забрюшинная.

Сезонная динамика массы тела у двух сестринских видов рода *Allocricetulus* (рис. 13, рис. 14) была различной, несмотря на сходные паттерны физиологической гипотермии, которые данные виды демонстрируют в ОЗП. Однако в условиях нашего эксперимента монгольские хомячки чаще погружались в состояние гипотермии по сравнению с хомячками Эверсманна. Поскольку нет литературных данных о сезонных изменениях жировых запасов в организме монгольских хомячков, сложно однозначно ответить на вопрос, каковы механизмы снижения массы тела у этого вида в период гетеротермии. Оно может быть вызвано истощением запасов эндогенного жира, как это было описано для

гибернирующего сирийского хомяка (Wang, Lee, 2011). Однако отсутствие нажировки перед спячкой у *A. curtatus* указывает на то, что эти запасы невелики по сравнению с истинными гибернаторами. Кроме того, на основании полученных нами данных о характере изменений уровня глюкокортикоидов у этого вида (см. раздел 4.3 результатов) и их участии в регуляции метаболизма (см. раздел 2.3 лит. обзора), можно предположить усиление глюконеогенеза в печени монгольского хомячка во время спячки, что косвенно подтверждает расходование липидов. Вместе взятые эти данные могут объяснить характер изменения массы тела этого вида.

Отсутствие изменений массы тела в зимний период у хомячка Эверсмманна было связано с меньшим количеством периодов гипотермии, а характер этих изменений оказался сходным с таковым у обыкновенного хомяка – оба вида демонстрировали повышение массы тела в ОЗП, которое было более выражено у *C. cricetus* (рис.15). Несмотря на существенные морфологические различия эти два рода являются филогенетически наиболее близкими (Neumann et al., 2006; Lebedev et al., 2018).

Полученные нами данные о сезонной динамике массы тела у обыкновенного хомяка отличаются от известных для этого вида. В более ранних исследованиях (Masson-Pevet et al., 1994) было показано снижение массы тела у самцов *Cricetus cricetus*, содержащихся в условиях естественного светового и температурного режимов, с сентября по март, за которым следовал резкий набор веса к концу лета. Кроме того, было показано, что сезонные изменения массы тела, а также некоторых других физиологических параметров подчиняются строгому эндогенному ритму (Masson-Pevet et al., 1994). Однако недавние исследования, посвященные взаимосвязи между качеством принимаемой пищи и выраженностью баутов сна у этого вида, показали, что обыкновенные хомяки, потребляющие корма с высоким содержанием полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК), могут реже погружаться в состояние гипотермии, а сами бауты сна становятся у них короче (Siutz et al, 2017; 2018). Так как в состав рациона экспериментальных животных в достаточном количестве входили семена

подсолнуха, богатые ПНЖК, и мы не регулировали специальным образом рацион исследуемых хомяков, это могло отразиться на характере их гибернации. Наблюдения за обыкновенным хомяком, проведенные в условиях городского парка (г. Симферополь), показали, что спячка продолжается рекордно короткое время для этого вида (1,5 месяца) и характеризуется длительными неравномерными периодами нормотермии между баутами сна (Surov et al., 2019). В условиях городского парка у животных также есть дополнительные источники корма (Feoktistova et al., 2013; Суров и др., 2015).

Таким образом, на протяжении гетеротермного периода исследованные представители подсемейства *Cricetinae* демонстрировали иные паттерны изменения массы тела по сравнению с классическими гибернаторами, для которых характерно увеличение массы тела перед спячкой и снижение ее на протяжении гибернации (см. раздел 4.1). Так, монгольские и джунгарские хомячки достоверно снижали вес перед началом гетеротермного периода и демонстрировали плавное увеличение массы тела к его окончанию. Во время ОЗП масса тела хомячков Эверсмана оставалась на постоянном уровне. Обыкновенные хомяки демонстрировали постепенное увеличение массы тела на протяжении всего ОЗП.

Незначительное повышение уровня кортизола в ОЗП, зафиксированное нами у самцов джунгарского хомячка (рис. 16), может отражать возросшие энергетические потребности этих животных в ответ на низкие температуры окружающей среды.

Увеличение концентрации кортизола в крови исследованных нами самцов *A. curtatus* во время спячки (рис. 17) может быть связано с частыми пробуждениями на протяжении гетеротермии. Ранее было показано, что самопроизвольные пробуждения требуют существенного количества энергии для разогрева тела до необходимой температуры. По некоторым данным до 60-80% энергии, расходуемой зимой во время спячки, используется именно в периоды кратковременных пробуждений (Wang, 1979). Как уже говорилось в разделе 3.1.3

спячка монгольского хомячка характеризуется более частыми по сравнению с истинными гибернаторами (суслики, сурки, ежи и др.) периодами гипотермии, но меньшей их продолжительностью (около 2-х суток). На основании этих данных можно предположить, что высокие базальные концентрации кортизола у *A. curtatus* в зимний период связаны с повышением энергетических затрат организма на процесс саморазогревания и поддержание метаболизма при частой смене баутов сна и бодрствования.

Усиление адренокортикальной активности в ОЗП (рис. 18) отмечалось нами и у самцов хомячка Эверсмманна, однако оно в меньшей степени было связано с энергетическими затратами на выходы из состояния гипотермии, а, скорее, отражало затраты на поддержание температурного гомеостаза в холодный период года. В целом, полученные нами данные о характере сезонных изменений базальных уровней кортизола у *A. evermanni* согласуются с полученными ранее (Ушакова и др., 2010).

Отсутствие достоверного снижения уровня кортизола во время спячки отличает монгольского хомячка и хомячка Эверсмманна от истинных гибернаторов (таких, как например, суслики). Кроме того, *A. evermanni* демонстрировал более высокие значения концентрации кортизола в сыворотке крови в течение всего года по сравнению с *A. curtatus* (Кузнецова и др., 2014). Предполагается, что выявленные различия во многом связаны с особенностями социального поведения двух сестринских видов: хомячок Эверсмманна крайне агрессивен как к гетероспецификам, так и к конспецификам (в том числе особям противоположного пола) (Рюриков и др., 2003), в то время как монгольский хомячок не проявляет агрессии к конспецификам в лабораторных условиях (Феоктистова и др., 2013). Наблюдения за *A. curtatus* в природных условиях также подтверждают его толерантность по отношению к конспецификам: из одной норы было выловлено пять взрослых особей этого вида, которые там совместно находились (Банников, 1954).

Как показали наши результаты, динамика базальных уровней кортизола у *S. cricetus* в период гетеротермии оказалась сходной с таковой, регистрируемой у

истинных гибернаторов (резкое снижение в период спячки, достоверный подъём после выхода из неё) (Колпаков и др., 1974), однако эти изменения были менее выражены. Сезонные изменения концентрации кортизола у обыкновенных хомяков после спячки согласуются с опубликованными данными для этого вида (Franceschini et al., 2007).

Таким образом полученные нами данные о сезонной динамике базальных уровней кортизола у модельных видов п/сем Cricetinae отражают особенности энергетических потребностей исследованных животных на протяжении года и показывают взаимосвязь с характером гипотермии.

Отсутствие резко выраженных сезонных колебаний уровня тестостерона у исследованных нами джунгарских хомячков (рис. 16), а также наличие среди них самцов, способных поддерживать тестостерон на высоком уровне даже в самые холодные месяцы года подтверждают возможность практически круглогодичного размножения этого вида и хорошо согласуются с наблюдаемыми в природе случаями зимнего размножения (Крыльцов, Шубин, 1964; Млекопитающие Казахстана, 1977). Кроме того, для *P. sungorus* ранее были выявлены возрастные изменения уровня циркулирующего ГСПГ: для молодых особей (как самцов, так и самок) характерен крайне высокий уровень ГСПГ, в то время как половозрелые хомячки демонстрируют очень низкие концентрации ГСПГ (Gustafson et al, 1989; Cates et al, 1995). Подобные изменения уровня ГСПГ не являются уникальными только для джунгарского хомячка, но также были обнаружены у молодых и половозрелых особей кроликов (*Oryctolagus cuniculus*) (Berger et al. 1980) и летучих мышей (*Myotis lucifugus*) (Gustafson, Damassa 1984). Низкие концентрации ГСПГ у половозрелых животных могут указывать на бóльшую биодоступность свободной формы тестостерона для тканей организма. На основании вышеизложенного можно предположить, что самцы джунгарских хомячков, демонстрировавшие относительно невысокие уровни тестостерона, также являются репродуктивно активными наряду с самцами, обладающими высоким уровнем тестостерона.

Зарегистрированные нами сезонные колебания уровня тестостерона у *P. sungorus* отличаются от уже имеющихся в литературе. Для джунгарских хомячков ранее была показана регрессия гонад и связанное с ней ограничение размножения в зимний период (Hoffmann, Illnerová, 1986; Hoffmann, 1973; Gorman, Zucker, 1995а,б; Штайнлехнер, Пухальский, 1999). Все эти изменения были зафиксированы в лабораторных условиях в результате манипуляций с длиной светового дня, при этом короткий фотопериод (менее 10ч света/ день) имитировал зимние дни, а длинный (более 15ч света/ день) – летние. Однако в природе на протяжении года животные подвергаются воздействию постепенно увеличивающихся или уменьшающихся фотопериодов. Сезонная репродукция не требует воздействия очень длинного или короткого фотопериода (Gorman, Zucker, 1995а, б), реакция может проявляться в ответ на фотопериоды средней продолжительности (12-14 ч света/сутки) в зависимости от того, в каком контексте он находится. Таким образом, данный промежуточный фотопериод (например, 13 ч света/сутки) вызывает регрессию гонад, если ему предшествуют более длинные дни, или, наоборот, увеличение гонад, если ему предшествуют более короткие дни (Duncan et al., 1985; Hoffmann, Illnerová, 1986; Prendergast, Pyter, 2009).

Таким образом, способность джунгарских хомячков к зимнему размножению, зафиксированная в природных условиях, и полученные нами данные о сезонной динамике уровня тестостерона в условиях естественного светового и температурного режимов могут служить подтверждением гипотезы о том, что коротко живущие млекопитающие, такие как большинство грызунов, предпочитают стратегию постоянного размножения сезонному воспроизводству (Штайнлехнер, Пухальский, 1999).

Динамика изменения концентрации тестостерона в крови самцов гибернарующих видов (*A. curtatus*, *A. evermanni* и *C. cricetus*) (рис. 16-19) в целом согласуется с данными о сезонных колебаниях половых стероидов у многих зимоспящих животных. Снижение уровня тестостерона перед спячкой и низкие значения его концентрации в первой половине гибернации, а также

усиление секреции тестостерона во второй половине спячки, характерно для таких гибернаторов, как суслик Белдинга (*Urocitellus beldingi*) (Bushberg, Holmes, 1985), золотистый суслик (*Callospermophilus lateralis*) (Barnes et al., 1988), уинтский суслик (*Urocitellus armatus*) (Ellis et al. 1983), европейский суслик (*S. citellus*) (Strauss et al., 2008), лесной сурок (*Marmota monax*) (Concannon et al. 1989), хомяк Брандта (*M. brandti*) (Darrow et al. 1987), обыкновенный ёж (*E. europaeus*) (Saboureau, Dutourné, 1981). Так как период размножения истинных гибернаторов обычно очень короткий (например, 10-40 дней у жёлтого суслика (*S. fulvus*) (Васильева, Чабовский, 2016), активация половой системы в конце гетеротермного периода способствует быстрой подготовке к размножению. Однако, в отличие от облигатных гибернаторов, у исследованных нами самцов обыкновенного хомяка с факультативной спячкой концентрация тестостерона в крови достоверно повышалась уже в первой половине периода гетеротермии (с января), что может отражать ещё более раннюю активацию репродуктивной системы у этого вида и возможность удлинения таким образом репродуктивного периода. Сходные изменения концентрации тестостерона впоследствии были подтверждены нами в результате наблюдений за природной популяцией обыкновенного хомяка (Surov et al., 2019). Нами было показано увеличение сроков репродуктивного периода природной популяции этого вида в г. Симферополь (Surov et al., 2019) по сравнению с ранее известными данными (Nechay, 2000).

На основании анализа полученных данных о сезонной динамике уровней тестостерона можно заключить, что у эверсманновых хомячков, для которых характерна менее длительная спячка с неравномерными периодами нормотермии (особенно для *A. evermanni*), при благоприятных внешних условиях также возможно удлинение сроков размножения (с марта по сентябрь) (Воронцов, 1982).

Таким образом, у представителей п/сем. Cricetinae, демонстрирующих факультативную спячку и кратковременные торпоры, уровень тестостерона повышается с середины зимы, что отражает более раннюю активацию

половой системы и возможность удлинения сроков репродуктивного периода.

У исследованных нами модельных видов п/сем. Cricetinae в зимний период не наблюдалось выраженной гипогликемии (табл. 8), характерной для многих гибернаторов. Так, например, резкое снижение концентрации глюкозы в крови во время баута сна отмечалось у длиннохвостого суслика (*U. undulatus*) (Ануфриев, 2008; Ху и др., 2014), крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*) (Калабухов, 1985), обыкновенного ежа (*E. europaeus*) (Suomalainen, 1939, Biorck et al., 1956), лесного сурка (*M. monax*) (McBirnie et al., 1953), а также в состоянии торпора – у чилоэского опоссума (*D. gliroides*) (Franco et al., 2013). Только у исследованных нами джунгарских хомячков отмечалась тенденция к снижению уровня глюкозы в период гетеротермии (табл. 8). Гибернирующие виды хомячков и хомячков, наоборот, демонстрировали повышение глюкозы зимой (достоверное у *A. curtatus* и на уровне тенденции – у *C. cricetus* и *A. evermanni*). Отсутствие гипогликемии у исследованных нами видов может объясняться активным потреблением ими корма в межбаутовые периоды во время спячки, а также менее частыми периодами гипотермии. Ранее аналогичная картина была продемонстрирована для другого представителя п/сем. Cricetinae – сирийского хомячка (*M. auratus*), также потребляющего пищу в периоды межбаутовых пробуждений. Для него было показано, что концентрация глюкозы на протяжении спячки поддерживается на уровне, сходном с тем, который обнаруживается в состоянии нормотермии, в основном за счёт гликогенолиза в печени (Musacchia, Deavers, 1981). Было установлено, что во время периодических межбаутовых пробуждений представители этого вида преимущественно использовали углеводы в качестве источников энергии, о чём свидетельствовало резкое истощение запасов гликогена в печени и мышцах на поздних этапах пробуждения (Lyman, Leduc, 1953).

Достоверное повышение концентрации глюкозы у монгольского хомячка (табл. 8) в период гетеротермии наряду со снижением массы тела (рис.13) и

наблюдаемым уменьшением количества потребляемого корма может объясняться липолизом и усилением глюконеогенеза в зимний период, что также отмечается у облигатных гибернаторов. Однако более короткие и частые бауты сна у *A. curtatus* и возможность частично восполнять уровень глюкозы в крови за счёт потребления корма не приводят у него к резко выраженной гипогликемии.

Повышение концентрации глюкозы в весенний период, зарегистрированное у всех исследованных нами видов хомяков и хомячков, также характерно и для других гетеротермных животных. Подобное увеличение концентрации глюкозы в весенний период было выявлено, например, у длиннохвостых сусликов (*U. undulatus*), и объяснялось интенсивно идущими синтетическими процессами (ростом животных, увеличением мышечной массы) в этот период (Ануфриев, 2008). Вероятно, аналогичный механизм можно предположить и у представителей исследованных видов п/сем. *Cricetinae*.

Уровень общего белка в крови достоверно повышался к зиме только у *A. evermanni*, у остальных видов не наблюдалось достоверных сезонных изменений этого показателя (табл. 8). Однако причина этого явления у хомячков Эверсмманна не была связана с изменением объёма плазмы (как это отмечается у истинных гибернаторов), о чём свидетельствует стабильный уровень альбумина. В сыворотке крови исследованных нами видов п/сем. *Cricetinae* в осеннее-зимний период не было обнаружено характерных для истинных гибернаторов изменений концентрации общего белка и альбумина. Так, например, у ежей (Suomalainen, Karppanen, 1956, 1961; Al-Badry, Taha, 1983), тринадцатиполосных сусликов (Galster, Morrison, 1966) и сирийских хомячков (South, Jeffay, 1958) в состоянии спячки уровень общего белка и альбумина повышался. Также было установлено, что во время периодических пробуждений уровень белка в сыворотке крови обыкновенных ежей и сирийских хомячков возвращался к значениям, регистрируемым у этих животных в активном состоянии (South, Jeffay, 1958; Al-Badry, Taha, 1983). Отсутствие подобных изменений у модельных видов, вероятно, было вызвано меньшей глубиной и продолжительностью периодов гипотермии по сравнению с истинными гибернаторами, а также возможностью

восстанавливать потери белка и альбумина во время периодических пробуждений за счет потребления корма.

Снижение уровней общего белка и альбумина у *P. sungorus* в зимний период согласуется с данными, полученными для торпирующих животных. У чилоэского опоссума (*D. gliroides*) в состоянии торпора концентрации общего белка и альбумина достоверно снижались на 32% и 24%, соответственно, по сравнению с активным состоянием (Franco et al., 2013).

Таким образом, у исследованных нами видов не происходит резкой перестройки метаболизма в осенне-зимний период, характерной для истинных гибернаторов.

Как показали наши исследования, у модельных видов отсутствовали достоверные изменения числа циркулирующих эритроцитов (табл. 9) в период гетеротермии, что ранее было обнаружено только у некоторых гибернирующих (колумбийский суслик (*U. columbianus*) (Nansel, Knoche, 1972)), европейский суслик (*S. citellus*) (Война, 2010б) и торпирующих (белоногий хомячок (*Peromyscus leucopus*) (Maclean et al., 1975)) видов (табл. 2).

Тенденция к повышению числа эритроцитов в крови самцов джунгарского хомячка в зимний период согласуется с ранее опубликованными данными для этого вида (Puchalski, Heldmaier, 1986).

Полученные нами данные о сезонных изменениях количества эритроцитов у обыкновенных хомячков отличаются от опубликованных ранее, в которых показано повышение числа циркулирующих эритроцитов в период спячки (Raths, 1953; Lyman, Chatfield, 1956). На примере *C. cricetus* было показано, что повышенное число эритроцитов у гибернирующих животных наблюдалось в результате замедленного старения этих клеток: у *C. cricetus* продолжительность жизни эритроцитов увеличивалась в период спячки до 160 сут., в то время как этот же показатель для активных неспящих хомячков составлял 50-70 сут. (Brock, 1960; Reznik et al., 1975). Несоответствие наших результатов и полученных ранее

(Raths, 1953; Lyman and Chatfield, 1955) можно объяснить факультативностью спячки у исследуемых нами обыкновенных хомяков, генетическими особенностями экспериментальных животных (принадлежность к другой митохондриальной линии, чем рассмотренные ранее), кроме того, используемые нами животные, принадлежали к городской популяции, что также может накладывать отпечаток на особенности их физиологии. Таким образом, наши и литературные данные показывают пластичность этого вида: животные могут как демонстрировать периоды гипотермии и, соответственно, увеличение числа эритроцитов, так и отсутствие спячки или редкие торпоры, и, в связи с этим, отсутствие изменений числа эритроцитов.

Что касается особенностей изменения числа лейкоцитов в ОЗП, то резко выраженную лейкопению продемонстрировали только монгольские хомячки (табл. 8), что сближает этот вид с истинными гибернаторами. Данное явление присуще многим зимоспящим животным таким, как обыкновенный ёж (*E. europaeus*) (Suomalainen, Rosokivi, 1973), европейский суслик (*S. citellus*) (Bouma, 2010б), берингийский суслик (*U. parryii*) (Tøien et al., 2001), длиннохвостый суслик (*U. undulatus*) (Novoselova et al., 2000), тринадцатиполосный суслик (*I. tridecemlineatus*) (Spurrier, Dawe, 1973), колумбийский суслик (*U. columbianus*) (Nanse1, Knoche, 1972), мексиканский суслик (*Ictidomys mexicanus*) (Larkin et al., 1972), лесная мышовка (*Sicista betulina*) (Wolk, 1985), обыкновенный хомяк (*C. Cricetus*) (Reznik et al., 1975) и сирийский хомячок (*M. auratus*) (Schalm's..., 2010; Bouma et al., 2011).

Поскольку снижение температуры тела оказывает прямое воздействие на миграцию лейкоцитов из кровяного русла в некоторые внутренние органы (Bouma et al., 2010б, 2011), отсутствие лейкопении у остальных модельных видов (*A. evermanni*, *C. cricetus*, *P. sungorus*) и наблюдаемая вместо этого тенденция к снижению числа циркулирующих лейкоцитов в период гетеротермии связаны в первую очередь с характером гипотермии у этих видов (короткие редкие бауты сна, длительные периоды нормотермии). При этом наши данные по динамике

количества лейкоцитов в зимний период у *C. cricetus* отличаются от более ранних, полученных на особях этого вида, для которых была показана лейкопения в период спячки (Reznik et al., 1975; Schalm's..., 2010). Выявленные различия, вероятно, связаны с более длительными периодами гипотермии у ранее исследованных обыкновенных хомяков.

У исследованных нами видов профиль крови не менялся на протяжении года (табл. 9), в то время как у некоторых истинных гибернаторов было обнаружено изменение профиля крови в период гетеротермии. Например, у малого (*Spermophilus pygmaeus*) и краснощекого (*Spermophilus erythrogenys*) сусликов кровь в состоянии спячки имела лимфоцитарный профиль (Алексеева, Юнкер, 1979), у тринадцатиполосных сусликов (*I. tridecemlineatus*), длиннохвостых сусликов (*U. undulatus*), черношапочных сурков (*Marmota camtchatica*) и сирийских хомяков (*M. auratus*) (Алексеева, Юнкер, 1979) - нейтрофильный (Ануфриев, 2008).

Таким образом, характер гипотермии (в первую очередь, частота и глубина баутов сна) исследованных видов п/сем. Cricetinae влияет на степень выраженности лейкопении. Наиболее резкие колебания числа лейкоцитов и лейкоцитарной формулы в зимние месяцы были зарегистрированы только у монгольского хомячка, демонстрирующего нестандартную короткую спячку с частыми баутами сна; это сближает его с истинными гибернаторами (Кузнецова и др., 2016). Отсутствие достоверных изменений числа циркулирующих лейкоцитов у *A. evermanni*, *C. cricetus*, *P. sungorus* было связано с более редкими эпизодами гипотермии и меньшей их глубиной по сравнению с истинными гибернаторами.

У четырёх модельных видов на протяжении года наблюдались сезонные изменения гуморального иммунного ответа на Т-зависимый антиген (KLH) (рис.21, 23). Уровни анти-KLH IgG и анти-KLH IgM у гибернирующих видов *C. cricetus* и *A. curtatus* снижались в осенне-зимний период и достигали

максимальных значений весной. В то время, как у торпирующих видов *P. sungorus* и *P. roborovskii* уровни специфических антител достигали максимальных значений осенью, а затем снижались к весне. При этом в ОЗП у гибернарующих видов наблюдались особи, не отвечающие на иммунизацию. Для того, чтобы установить вероятную причину отсутствия анти-KLN иммуноглобулинов G у некоторых особей, нами были проведены дополнительные эксперименты с самцами монгольского хомячка ($n = 6$) в зимний период. При этом кровь брали не только на 10 день после иммунизации, но также на 16, 20, 24 и 31. У 3 из 6 самцов не наблюдалось анти-KLN IgG в сыворотке крови на 10 день после иммунизации (рис. 25). Не отвечающие особи характеризовались задержкой в образовании антител к гемоцианину и начинали демонстрировать иммунный ответ лишь с 16 дня после иммунизации (рис. 25). Это обстоятельство связано в первую очередь с резкими изменениями всех биологических функций во время периодов зимней гипотермии и подтверждает исследования, проведенные на гибернарующих тринадцатиполосных сусликах (*I. tridecemlineatus*) и хомяках Брандта (*M. brandti*) (Burton, Reichman, 1999; Bouma et al., 2010, 2013), которых также иммунизировали T-зависимым антигеном. Однако в случае с тринадцатиполосными сусликами сообщалось о прерывании спячки после иммунизации (в качестве антигена использовался NP-овальбумин, адсорбированный на алюмокалиевые квасцы; внутрибрюшинное введение) (Bouma et al., 2013). В нашем исследовании иммунизация KLN не нарушала ритм гибернации, иммунизированные особи продолжали демонстрировать типичные для каждого вида паттерны спячки. Подобные различия могут быть связаны как природой используемых антигенов, так и со способом их введения, а также дозой.

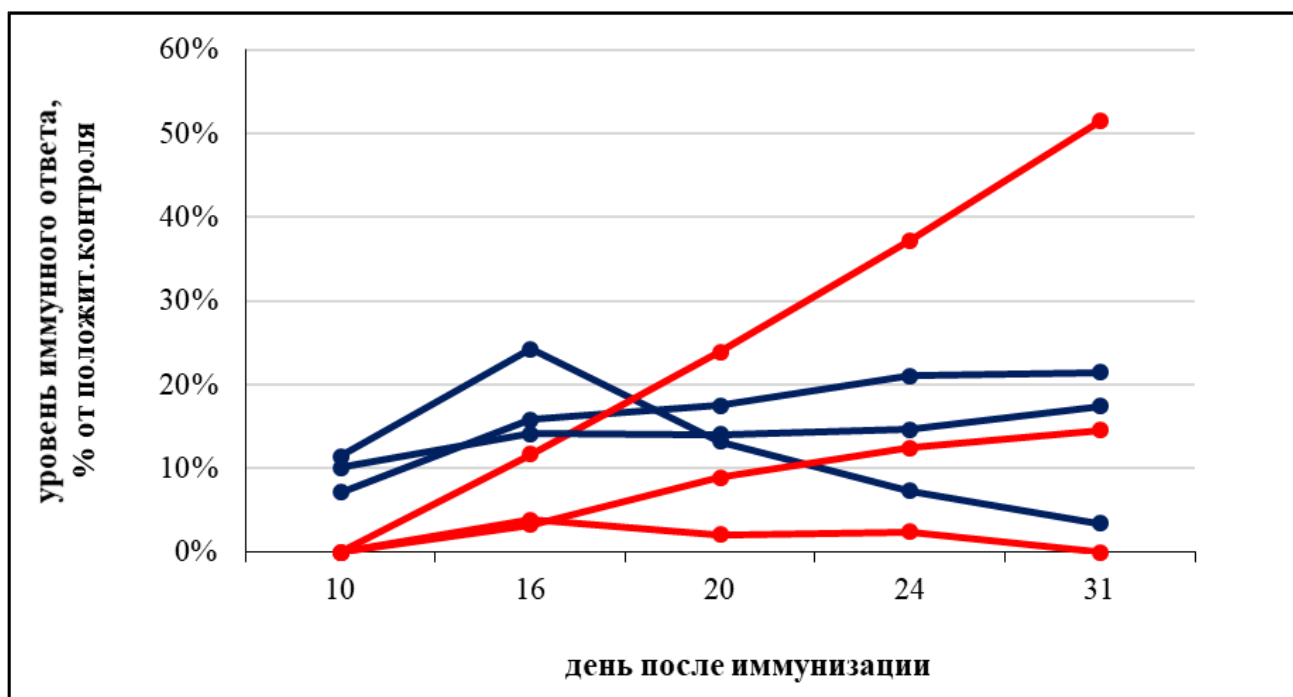


Рис. 25. Изменения относительного уровня специфических IgG у иммунизированных *A. curtatus*. Красным цветом выделены особи, не демонстрировавшие иммунный ответ на 10 день после иммунизации.

Что касается анти-KLN IgM, то без дополнительных исследований сложно выявить конкретные физиологические механизмы, ответственные за отсутствие специфических антител данного типа к 10 дню после иммунизации в осенний период у некоторых самцов обыкновенного хомяка и в осенне-зимний период у самцов монгольского хомяка. Наличие не отвечающих особей у обоих видов в осенний период может быть связано с физиологическими перестройками, происходящими в организме животных перед спячкой. В отличие от обыкновенных хомяков, не отвечающие особи среди самцов монгольского хомяка наблюдались также и зимой. Поскольку монгольские хомячки демонстрировали частые периоды гипотермии на протяжении спячки, то отсутствие анти-KLN IgM у некоторых самцов может объясняться задержкой в их выработке, как это было продемонстрировано для анти-KLN IgG, однако для подтверждения этой гипотезы требуются дальнейшие исследования.

Для джунгарских хомячков ранее было показано, что уровень анти-KLN IgG снижается при содержании хомячков в условиях короткого фотопериода по

сравнению с длинным фотопериодом (Yellon et al., 1999; Drazen et al., 2001, 2002; Demas, 2002). Наши результаты хорошо согласуются с этими данными и, наряду со многими другими исследованиями (Yellon et al., 1999; Drazen et al., 2001, 2002; Demas, 2002; Tian et al., 2018), не подтверждают гипотезу о зимнем усилении иммунной функции у животных, обитающих в условиях умеренного климатического пояса (Nelson, Demas, 1996).

5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследованные нами виды п/сем. *Cricetinae* формируют ряд переходов между видами с круглогодичной активностью и облигатной гипотермией. Особенности демонстрируемых ими вариантов гипотермии отражаются на морфологических (масса тела), гематологических и биохимических показателях, гормональных перестройках и иммунных характеристиках. Круглогодичная активность с кратковременными торпорами, а также факультативная спячка являются более лабильными стратегиями переживания неблагоприятных условий ОЗП по сравнению с облигатной спячкой. С одной стороны, рассмотренные стратегии способствуют экономии энергоресурсов организма в наиболее холодные периоды года, а с другой – позволяют избежать многих негативных последствий длительной гипотермии. Кроме того, все исследованные нами виды с промежуточными вариантами гипотермии способны приступать к размножению гораздо раньше и дольше оставаться репродуктивно активными (в том числе за счёт сокращения эпизодов гипотермии и отсутствия нажировки перед спячкой). В то время как виды, демонстрирующие длительную облигатную спячку, испытывают значительный дефицит времени и энергии из-за очень короткого активного периода, в течение которого они должны успеть дать потомство и подготовиться к следующей спячке (рис. 26).

К одним из несомненных преимуществ рассмотренных нами вариантов гипотермии у модельных видов можно отнести поддержание в течение периода гетеротермии иммунного ответа на определённом уровне (за счёт реактивации иммунной системы во время частых межбаутовых пробуждений) либо сохранение активной иммунной функции (в случае отсутствия гипотермии), в то время как у облигатных гибернаторов наблюдается иммунная депрессия (рис. 26). Разнонаправленный характер гуморального иммунного ответа у модельных видов п/сем. *Cricetinae* связан со стратегией переживания ими неблагоприятного периода.

Таким образом, факультативная спячка и круглогодичная активность с торпорами являются более адаптивными стратегиями для переживания неблагоприятных условий ОЗП по сравнению с истинной спячкой. В целом длительная гипотермия отрицательно сказывается на выживании гетеротермных видов, особенно в изменяющихся климатических условиях.

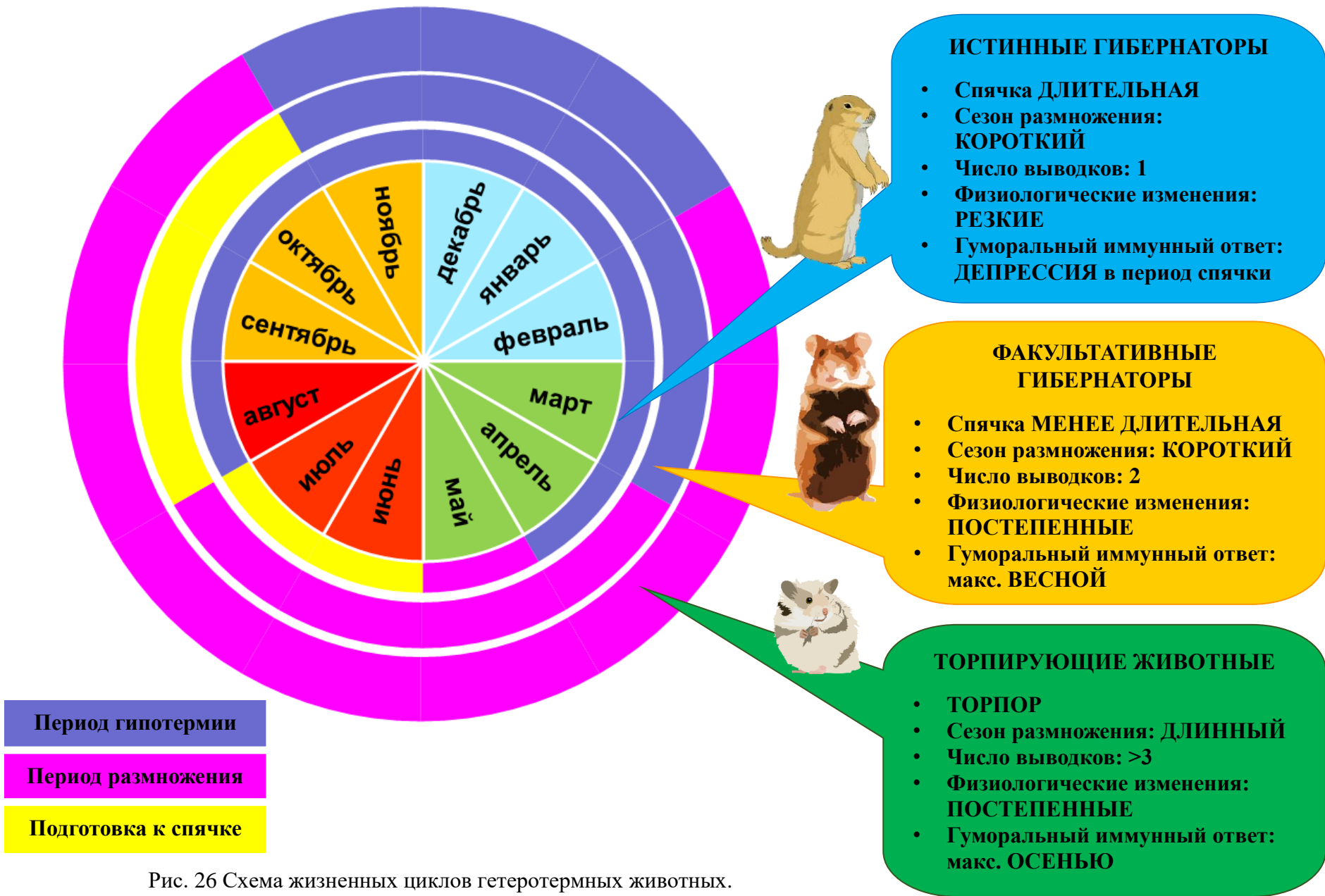


Рис. 26 Схема жизненных циклов гетеротермных животных.

6. ВЫВОДЫ

1. У модельных видов подсемейства Cricetinae, демонстрирующих торпор (хомячки рода *Phodopus*) или нестандартную короткую спячку (хомячки рода *Allocricetulus*) масса тела в осеннее-зимний период снижается, а у видов с факультативной спячкой (род *Cricetus*) масса тела достоверно не меняется. Это резко отличает все модельные виды от классических гибернаторов, которые набирают массу тела перед спячкой и снижают её во время гибернации.

2. Изменение уровня тестостерона у видов, демонстрирующих торпор (джунгарский хомячок), свидетельствует об их способности к практически круглогодичному размножению. У видов с нестандартной спячкой (хомячки Эверсмманна) и факультативных гибернаторов (обыкновенный хомяк) сезонные изменения уровня тестостерона свидетельствуют о способности к размножению только в весеннее-летний период. Подъём уровня тестостерона у наиболее агрессивных видов (хомячок Эверсмманна и обыкновенный хомяк) совпадает с подъёмом уровня кортизола.

3. В осенне-зимний период у всех модельных видов, кроме монгольского хомячка, не обнаружено достоверных изменений в биохимических и гематологических показателях крови. Подобная картина отличает исследованные виды от «классических» гибернаторов, не питающихся во время зимней спячки. Однако наличие лейкопении в зимний период у монгольского хомячка свидетельствует о том, что по характеру гипотермии этот вид ближе к истинным гибернаторам.

4. Торпирующие виды подсемейства Cricetinae, демонстрируют максимальный гуморальный иммунный ответ осенью, а гибернирующие – весной, что свидетельствует о разнонаправленном характере распределения иммунной защиты у видов с разными стратегиями переживания осеннее-зимнего периода.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

анти-KLN IgG – специфический иммуноглобулин G против гемоцианина

анти-KLN IgM – специфический иммуноглобулин M против гемоцианина

БСА – бычий сывороточный альбумин

ГГГ - гипоталамус-гипофиз-гонады

ГГН – гипоталамус-гипофиз-надпочечники

ГК - глюкокортикоиды

ГСПГ – глобулин, связывающий половые гормоны

ИФА – иммуноферментный анализ

ЛГ – лютеинизирующий гормон

ОЗП – осенне-зимний период

ПНЖК – полиненасыщенные жирные кислоты

ФСГ – фолликулостимулирующий гормон

IgM – иммуноглобулин M

IgG – иммуноглобулин G

KLN – keyhole limpet hemocyanin, гемоцианин фиссуреллы

ТЕРМИНЫ И ОПРЕДЕЛЕНИЯ, ПРИНЯТЫЕ В ДАННОЙ РАБОТЕ

Баут сна: временной интервал от начала снижения температуры тела гетеротермных животных до возвращения к нормотермии.

Гетеротермные животные: группа гомойотермных животных, способных в определенные периоды жизни снижать температуру тела ниже физиологической нормы.

Гибернация (зимняя спячка): физиологическое состояние резко пониженной жизнедеятельности гетеротермных животных, характеризующееся периодическими, глубокими, непатологическими и активно контролируемыми изменениями ряда физиологических функций.

Межбаутовое пробуждение: период времени от окончания одного баута сна до начала следующего, характеризующийся нормотермией.

Нормотермия: физиологическое состояние, при котором гетеротермные животные демонстрируют температуру тела выше 35 °С.

Облигатные гибернаторы: гетеротермные животные, демонстрирующие во время зимней спячки длительные регулярные бауты сна (от нескольких дней до нескольких недель) и кратковременные межбаутовые пробуждения (менее суток), во время которых они не питаются.

Период гетеротермии: временной интервал, в течение которого животные демонстрируют снижения температуры тела, прерываемые эпизодами нормотермии; продолжительность периода гетеротермии определяется временем от первого эпизода снижения температуры тела до последнего.

Торпор (оцепенение): физиологическое состояние гетеротермного животного, характеризующееся контролируемым снижением метаболизма, температуры тела (в среднем от 10 °С до 25 °С) и других жизненно важных функций на непродолжительное время (менее 24ч).

Факультативные гибернаторы: гетеротермные животные, демонстрирующие во время зимней спячки бауты сна (от двух до нескольких дней) и межбаутовые пробуждения (продолжительностью более 24ч), во время которых они питаются и выводят продукты метаболизма.

Физиологическая гипотермия: контролируемое непатологическое снижение температуры тела гетеротермного животного на определённое время.

БЛАГОДАРНОСТИ

Хочу выразить искреннюю признательность и благодарность своему научному руководителю, д.б.н. Н.Ю. Феоктистовой, за предоставленную возможность проведения этого исследования, всестороннюю поддержку моих научных интересов, а также помощь на всех этапах выполнения диссертации. Все проведённые в данной работе иммунологические исследования, а также разработка тест-системы для оценки гуморального иммунного ответа не могли быть осуществлены без помощи к.б.н. Н.Б. Тихоновой, ведущего научного сотрудника лаборатории патологии репродукции ФГБНУ НИИМЧ. Я очень признательна заведующему нашей лабораторией, д.б.н. А.В. Сурову, за ценные советы, помощь в анализе полученных данных, редактировании текста диссертации, а также моральную поддержку. Мне бы хотелось выразить благодарность д.б.н. С.В. Найденко за помощь в проведении биохимического анализа образцов крови, а также рецензирование текста диссертации и критические замечания, которые помогли мне значительно улучшить окончательный вариант. Я искренне признательна моим коллегам Е.А. Зайцевой, к.б.н. М.В. Кропоткиной, Е.В. Поташниковой, А.С. Саян и А.В. Гуреевой, которые помогали мне в сборе научных материалов; к.б.н. Н.А. Васильевой за консультации по статистической обработке данных; к.т.н. П.Л. Богомолу за активное участие в обсуждении результатов данного исследования, ценные советы и разъяснения; к.в.н. В.В. Белогурову, доценту кафедры ветеринарной хирургии ФГБОУ ВО МГАВМиБ им. К.И. Скрябина, за предоставленные методические рекомендации по проведению хирургических операций у грызунов; к.м.н. О.В. Москалец, ведущему научному сотруднику научно-исследовательской лаборатории, доценту кафедры клинической лабораторной диагностики ФУВ ГБУЗ МО МОНИКИ им. М. Ф. Владимирского, за участие в обсуждении результатов иммунологических тестов и всестороннюю поддержку. В данной работе мне также очень помогли сотрудники ФГБНУ НИИМЧ: к.б.н. Ю.Е. Козловский, консультировавший меня по вопросам иммунизации животных;

д.б.н. Диатроптов, предоставивший мне обширный материал по инфрадианным ритмам изменения уровней стероидных гормонов у грызунов; к.б.н. С.Н. Серебряков, который обучил меня основам иммуноферментного анализа и гибридной технологии создания моноклональных антител, а также большинству методов, так пригодившихся мне в выполнении данного исследования; к.б.н. А.П. Алексанкин, неоднократно помогавший мне в выборе лабораторного оборудования и химических реактивов.

Я безмерно благодарна моим родителям и брату, мужу и детям за их поддержку, любовь и понимание.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ №№ 14-04-31325 мол_а и 16-34-01071 мол_а.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеева Г.В., Юнкер В.М. Кровь и кроветворение // Экологическая физиология животных. – Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1979. – Ч. 1. – С. 205-213.
2. Ануфриев А.И. Механизмы зимней спячки мелких млекопитающих Якутии / А.И. Ануфриев. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. – 158 с.
3. Ануфриев, А.И. Экологические механизмы температурных адаптаций млекопитающих и зимующих птиц Якутии / А.И. Ануфриев. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2013. – 216 с.
4. Афанасьев А.В. Звери Казахстана / А.В. Афанасьев, В.С. Божанов, М.Н. Корелов. – Алма-Ата: Изд-во АН Каз. ССР, 1953. – Т. II. – С. 231–233.
5. Ашофф Ю. Биологические ритмы / Ю. Ашофф. – М.: Мир, 1984. – Т. 2. – С. 164–167.
6. Банников, А.Г. Млекопитающие МНР / А.Г. Банников. – М.: Изд-во АН СССР, 1954. – 669 с.
7. Барагунова, Е.А. Особенности экологии и параметры периферической крови рыжей вечерницы (*Nyctalus noctula* Schreb) в условиях предгорья Кабардино-Балкарии / Е.А. Барагунова, Р.К. Сабанова, Р.З. Машукова, Р.М. Лампежева, А.С. Папиева // Современные проблемы науки и образования. – 2016. – № 4. - С.221.
8. Васильева, Н. Принятие репродуктивных решений в контексте «быстрого» жизненного цикла (на примере жёлтого суслика *Spermophilus fulvus*) / Н.А. Васильева, А.В. Чабовский // Журнал общей биологии. – 2017. –Т. 78. – № 1. – С. 3–14.
9. Воронцов, Н.Н. Фауна СССР. Млекопитающие. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны / Н.Н. Воронцов. – Л.: Наука, 1982.– 449 с.

10. Глотов, И.Н. Распространение и численность мышевидных грызунов // Биологическое районирование Новосибирской обл. – Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1969. – С. 33-58.
11. Жегунов, Г.Ф. Активация синтеза белка в тканях сусликов на начальном этапе пробуждения от спячки / Г.Ф. Жегунов // Криобиология. – 1988. – №1. – С. 45-46.
12. Жегунов, Г.Ф. Особенности адаптации сердца зимоспящих животных / Г.Ф. Жегунов // Пробл. Криобиологии. – 1993. – №3. – С. 21–23.
13. Ивантер, Э.В. О сезонно-возрастных изменениях веса тела рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) / Э.В. Ивантер // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – 2015. – № 4. – С. 7–11.
14. Ильясова, Е. Н. Сезонные изменения ультраструктуры клеток коры надпочечников у зимоспящего суслика / Е. Н. Ильясова // Криобиология и криомедицина. - 1984. - Т. 14. - С. 54-64.
15. Калабухов, Н.И. Спячка млекопитающих / Н.И. Калабухов. – М.: Наука, 1985. – 260с.
16. Карасева, Е.В. Материалы к познанию географического распространения и биологии некоторых видов мелких млекопитающих Северного и Центрального Казахстана / Е.В. Карасева // Биология, биогеография и систематика млекопитающих СССР. – М.: Труды МОИП, – 1963. – Т. 10. – С. 194–219.
17. Клевезаль, Г.А. Запись зимней спячки на поверхности резцов хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*, Rodentia, Cricetidae) из Дагестана / Г.А. Клевезаль, М.М. Чунков, К.З. Омаров, Д.В. Щепоткин // Зоологический журнал. – 2019. – Т. 97. – № 5. – С. 591–598.
18. Клевезаль, Г.А. Запись зимней спячки на поверхности резцов хомяка Радде (*Mesocricetus raddei*) / Г.А. Клевезаль, М.В. Ушакова, М.М. Чунков, Н.Ю. Феоктистова, А.В. Суров // Зоологический журнал. – 2012. – Т. 91. – № 6. – С. 714–720.

19. Клевезаль, Г.А. Особенности записи зимней спячки на поверхности резцов хомячков рода *Allocricetulus* / Г.А. Клевезаль, Н.Ю. Феоктистова, Д.В. Щепоткин, А.В. Суров // Зоологический журнал. – 2015. – Т. 94. – № 2. – С. 259-272.
20. Коломийцева, И.К. Липиды в гибернации и искусственном гипобиозе млекопитающих / И.К. Коломийцева // Биохимия. – 2011. – Т. 76. – № 12. – С. 1604-1614.
21. Колпаков М.Г. Механизмы сезонных ритмов кортикостероидной регуляции зимоспящих / М.Г. Колпаков, С.Г. Колаева, П.М. Красс, М.Г. Поляк, Р.А. Самсоненко, Г.П. Соколова, В.А. Шульга. – Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1974. – 160 с.
22. Конева, И.В. Грызуны и зайцеобразные Сибири и Дальнего Востока. Пространственная структура населения / И.В. Конева. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1983. – 216 с.
23. Крыльцов, А.И. Об экологии хомячков Эверсмана (*Cricetulus evermannii* Br) и джунгарского (*Phodopus sungorus* Pall) / А.И. Крыльцов, И.Г. Шубин // Зоологический журнал. – 1964. – Т. 43. – № 7. – С. 1062-1070.
24. Кузнецова, Е.В. Сезонные изменения массы тела, уровня половых стероидов и кортизола у самцов хомячков рода *Allocricetulus* (Cricetidae, Mammalia) / Е.В. Кузнецова, М.В. Кропоткина, Н.Ю. Феоктистова, А.В. Суров // Поволжский экологический журнал. – 2014. – № 4. – С. 529-536.
25. Кузнецова, Е.В. Сезонные изменения показателей крови у монгольского хомячка *Allocricetulus curtatus* / Е.В. Кузнецова, С.В. Найденко, А.В. Суров, Н.Б. Тихонова, Ю.Е. Козловский, Н.Ю. Феоктистова // Известия РАН. Серия биологическая. – 2016. – №4. – С. 405-411.
26. Ланг-Оет, Д. Зимняя спячка млекопитающих и регуляция метаболизма липидов: роль некодирующих РНК / Д. Ланг-Оет, Т.Г. Ричард, П. Моран // Биохимия. – 2014. – Т. 79. – вып. 11. – С. 1429–1441.

27. Львова, С.П. Интенсивность глюконеогенеза из разных субстратов в срезах печени сусликов в динамике зимней спячки / С.П. Львова, И.К. Михайленко // Проблемы криобиологии. – 1996. – С. 12-15.
28. Любина, Л.П. Клинические лабораторные исследования / Л.П. Любина, Т.В. Катасонова, С.А. Петросова. – М.: Медицина, 1984. – 288 с.
29. Мещерский, И.Г. Адаптации водного обмена палеарктических хомяков (Cricetinae) к аридным условиям обитания на примере рода *Phodopus*. Автореф. дисс... канд. биол. наук. – М, 1992б. – 24с.
30. Мещерский, И.Г. Адаптации водного обмена палеарктических хомячков (Cricetinae) к аридным условиям обитания на примере рода *Phodopus*. Дис.... канд. биол. наук. – М.: ИЭМЭЖ, 1992а. – 183 с.
31. Млекопитающие Казахстана. – Алма-Ата: Изд-во Наука Казахской ССР, 1977. – Т. 1. – Ч. 2. – 536 с.
32. Наумов, Р.Л. Распределение мышевидных грызунов на северном склоне западного Саяна (левобережье Енисея) / Р.Л. Наумов, С.А. Борзенкова // Ученые записки Московского государственного пед. ин-та им. Ленина. – 1969. – Вып. 362. – С. 80–94.
33. Некипелов, Н.В. Забайкальские хомячки и некоторые экологические особенности подсемейства хомяков / Н.В. Некипелов // Известия Иркутского государственного н.-и. противочумного института Сибири и Дальнего Востока. – 1960. – Т. 23. – С. 147–164.
34. Оленев, Г.В. Функциональные закономерности жизнедеятельности популяций грызунов в зимний период / Г.В. Оленев, Е.Б. Григоркина. // Экология. – 2014. – № 6. – С. 428–438.
35. Павлинов, И.Я. Систематика современных млекопитающих / И.Я. Павлинов. – М.: Изд-во Московского Университета, 2006. – 287 с.
36. Петровский, Д.В. Динамика температуры тела обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*, Rodentia, Cricetidae) в зимний период / Д.В. Петровский, Е.А. Новиков, М.П. Мошкин // Зоологический журнал. – 2008. – Т. 87. – № 12. – С. 1504–1508.

37. Подтяжкин, О.И., Орлов В.Н. Фауногенетические группировки грызунов аридной зоны МНР // Зоогеографическое районирование МНР. – М. 1986. – С. 124–136.
38. Рутовская, М.В. Динамика температуры тела белогрудого ежа (*Erinaceus roumanicus*) во время зимней спячки / М.В. Рутовская, М.Е. Диатроптов, Е.В. Кузнецова, А.И. Ануфриев, Н.Ю. Феоктистова, А.В. Суров // Зоологический журнал. – 2019. – Т. 98. – № 5. – С. 556–566.
39. Рюриков, Г.Б. Хомячок Эверсманна (*Allocricetulus evermanni*) в саратовском Заволжье: экология и поведение в природе / Г.Б. Рюриков, А.В. Суров, И.А. Тихонов // Поволжский экологический журнал. – 2003. – №. 3. – С. 251-258.
40. Северин, Е.С. Биохимия: Учебник / Е.С. Северин – 2-е изд., испр. – М.: ГЭОТАР-МЕДБ 2004. – 784 с.
41. Сидоров, Г.Н. Териофауна Омской области (промысловые грызуны): монография / Г.Н. Сидоров, Б.Ю. Кассал, О.В. Гончарова, А.В. Вахрушев, К.В. Фролов. – Омск: Изд-во Наука; «Амфора», 2011. – 542 с.
42. Скалон В.Н. К фауне млекопитающих Кентейского аймака Монгольской Народной Республики / В.Н. Скалон // Бюл. МОИП. – 1949. – Т. 54. – № 3. – С. 3-15.
43. Слоним А. Д. Экологическая физиология животных /А.Д. Слоним. – М.: Высшая школа, 1971. – 448с.
44. Суров, А.В. Синурбизация обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* L., 1758) / А.В. Суров, Н.С. Поплавская, П.Л. Богомоллов, М.В. Кропоткина, Н.Н. Товпинец, Е.А. Кацман, Н.Ю. Феоктистова // Российский журнал биологических инвазий. – 2015. – №4. – С. 105-116.
45. Темботова, Э.Ж. Сезонная динамика показателей периферической крови домового мыши (Mammalia, Rodentia) в горах Центрального Кавказа / Э.Ж. Темботова, М.М. Емкужева, Ф.А. Темботова // Вестник Адыгейского государственного университета. Серия 4: Естественно-математические и технические науки. – 2014. – №4 (147). – С. 71-76.

46. Ушакова, М.В. Особенности зимней спячки хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859) из Саратовского Заволжья / М.В. Ушакова, Н.Ю. Феоктистова, Д.В. Петровский, А.В. Гуреева, С.В. Найденко, А.В. Суров // Поволжский экологический журнал. – 2010. – №4. – С.415–422.
47. Ушакова, М.В. Торпор у хомячков (Rodentia, Cricetinae) / М.В. Ушакова, М.В. Кропоткина, Н.Ю. Феоктистова, А.В. Суров // Экология. – 2012. – Т. 43. – №1. – С.65-69.
48. Феоктистова, Н.Ю. Видообразование у аллопатрических видов хомячков подсемейства Cricetinae (Rodentia, Cricetidae) / Н.Ю. Феоктистова, М.В. Кропоткина, Е.В. Поташникова, А.В. Гуреева, Е.В. Кузнецова, А.В. Суров. // Ж. Общая биология. – 2018. – Т. 79. – № 4. – С. 262–276.
49. Феоктистова, Н.Ю. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, поведение, химическая коммуникация. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. – 413 с.
50. Феоктистова, Н.Ю. Эколого-физиологические особенности сезонной биологии монгольского хомячка (*Allocricetulus curtatus*, Allan 1940, Cricetinae, Rodentia) / Н.Ю. Феоктистова, С.В. Найденко, А.В. Суров, К.В. Менчинский // Экология. – 2013 – № 1. – С. 60–64.
51. Хочачка, П. Биохимическая адаптация: Пер. с англ. / П. Хочачка, Дж. Сомеро. – М.: Мир, 1988. – 568с.
52. Ху, Л.Я. Регуляция активности глюкокиназы печени гибернарующего суслика *Spermophilus undulates* / Л.Я. Ху, К.Б. Стори, А.М. Рубцов, Н.Ю. Гончарова // Биохимия. – 2014. – Т. 79. – Вып. 7. – С. 913–919.
53. Шварева, Н.В. Содержание гормонов гипофизарно-адренкортикальной системы в крови сусликов в различные сезоны года / Н.В. Шварева, З.Г. Невретдинова // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. – 1988. – №2, – С. 188–195.
54. Шевченко, Н.Т. Сезонные изменения обмена веществ и некоторых гематологических показателей у серой полевки (*Microtus arvalis* Pall.) в условиях Украины. // Вестник зоологии. – 1968. – №3. – С. 33–36.

55. Штайнлехнер С. Сезонная регуляция размножения мелких млекопитающих / С. Штайнлехнер, В. Пухальский // Сибирский экологический журнал. – 1999. – № 1. – С. 23–35.
56. Щепотьев, Н.В. О зимней активности хомячка Эверсмanna / Н.В. Щепотьев // Природа. – 1959. – №7. – С. 113.
57. Юдин Б.С., Галкина Л.И. Потапкина А.Ф. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. – Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1979. – 296 с.
58. Ярилин, А.А. Основы иммунологии: Учебник. – М.: Медицина, 1999. – 608с.
59. Al-Badry, K.S. Hibernation-hypothermia and metabolism in hedgehogs. Changes in some organic components / K.S. Al-Badry, H.M. Taha // Comp. Biochem. and Physiol. – 1983. – V. 74. – № 1. – P. 143-144.
60. Andjus, R.K. Influence of hibernation and of intermittent hypothermia on the formation of immune hemagglutinins in the ground squirrel / R.K. Andjus, M. Olivera, V. Petrovic, V. Rajevski // Ann. Acad. Sci. Fenn. Biol. – 1964. – № 71. – P. 26-36.
61. Avci, E. Effect of Hibernation on Oxidative and Antioxidant Events under Laboratory Conditions in Anatolian Ground Squirrel, *Spermophilus xanthoprimum* (Bennett, 1835) (Mammalia: Sciuridae) from Central Anatolia / E. Avci, S. Bulut, F.S. Bircan, A. Ozluk, S.C. Cevher // Pakistan journal of zoology. 2014. V. 146. № 1. P. 177-183.
62. Barnes, B.M. Plasma Androgen and Gonadotropin Levels during Hibernation and Testicular Maturation in Golden-Mantled Ground Squirrels / B.M. Barnes, M. Kretzmann, I. Zucker, P. Licht. // Biology of Reproduction. – 1988. – V. 38. – № 3. – P. 616-622.
63. Barnes, B.M., M. Kretzmann, P. Light, and I. Zucker. Reproductive development in hibernating ground squirrels. In: Living in the Cold, edited by H. C. Heller, X. J. Musacchia, and L. C. H. Wang. – Amsterdam: Elsevier, 1986. – P. 245-251.

64. Bartels, H. Comparative studies of the respiratory function of mammalian blood. V. Insectivora: shrew, mole and nonhibernating and hibernating hedgehog / H. Bartels, R. Schmelzle, S. Ulrich // *Respiration Physiology*. – 1969. – № 7. – P. 278-286.
65. Bauer, C.M. Habitat type influences endocrine stress response in the degu (*Octodon degus*) / C.M. Bauer, N.K. Skaff, A.B. Bernard, J.M. Trevino, J.M. Ho, L.M. Romero, L.A. Ebensperger, L.D. Hayes // *Gen. Comp. Endocrinol.* – 2013. – № 186. – P. 136–144.
66. Berdanier, C. D. Role of glucocorticoids in the regulation of lipogenesis/ C. D. Berdanier // *The FASEB Journal*. – 1989. – V. 3. – № 10. – P. 2179-2183.
67. Berger, M. Age related changes in percent binding of testosterone and dihydrotestosterone and unbound testosterone and dihydrotestosterone in rabbit plasma / M. Berger, M. Corre, C. Jean-Faucher, M. De Turckheim, G. Veyssiere, C. Jean // *Journal of Steroid Biochemistry*. – 1980. – № 13. – P. 423-429.
68. Bieber, C. Body mass dependent use of hibernation: why not prolong the active season, if they can? / C. Bieber, K. Lebl, G. Stalder, F. Geiser, T. Ruf // *Functional Ecology*. – 2014. – № 28. – P. 167–177.
69. Bieber, C. High survival during hibernation affects onset and timing of reproduction / C. Bieber, R. Juškaitis, C. Turbill, T. Ruf // *Oecologia*. – 2012. – V. 169. – № 1. – P. 155–166.
70. Bieber, C., Ruf T. Seasonal Timing of Reproduction and Hibernation in the Edible Dormouse (*Glis glis*). In: Barnes, B.M. (eds.): *Life in the Cold. Evolution, Mechanism, Adaptation and Application*. Fairbanks, Alaska, USA, Institute of Arctic Biology, University of Alaska, 2004. – P. 113-125.
71. Biork, G. Some laboratory data on hedgehogs, hibernating and nonhibernating / G. Biork, B. Johansson, S. Veige // *Acta Physiologica Scandinavica*. – 1956. – № 37. – P. 281-294.
72. Blank, J.L. Phenotypic variation in physiological response to seasonal environments. In: T.E. Tonasi, T.H. Horton, editors. *Mammalian Energetics: Interdisciplinary Views of Metabolism and Reproduction*. New York: Cornell University Press. – 1992. – P. 186-212.

73. Boonstra, R. Equipped for life: the adaptive role of the stress axis in male mammals / R. Boonstra // *J. Mammal.* – 2005. – № 86. – P. 236–247.
74. Borniger, J.C., Y.M. Cisse, R.J. Nelson, L.B. Martin. Seasonal Variation in Stress Responses. Editor(s): George Fink. In: *Stress: Neuroendocrinology and Neurobiology*, Academic Press. – 2017. – P. 411-419.
75. Boswell, T. Seasonal changes in body mass, insulin, and glucocorticoids of free-living golden-mantled ground squirrels / T. Boswell, S. Woods, G. Kenagy // *Gen Comp Endocrinol.* – 1994. – № 96. – P. 339-346.
76. Bouma, H.R. Blood cell dynamics during hibernation in the European Ground Squirrel / H.R. Bouma, A.M. Strijkstra, A.S. Boerema, L.E. Deelman, A.H. Epema, R.A. Hut, F.G. Kroese, R.H. Henning // *Vet Immunol Immunopathol.* – 2010b. – V. 136. – № 3-4. – P. 319-323.
77. Bouma, H.R. Hibernation is associated with depression of T-cell independent humoral immune responses in the 13-lined ground squirrel / H.R. Bouma, R.H. Henning, F.G.M. Kroese, H.V. Carey // *Developmental and Comparative Immunology.* – 2013. – V. 39. – № 3. – P. 154–160.
78. Bouma, H.R. Hibernation: the immune system at rest? / H.R. Bouma, H.V. Carey, F.G. Kroese // *J Leukoc Biol.* – 2010a. – V. 88. – № 4. – P. 619-624.
79. Bouma, H.R. Low body temperature governs the decline of circulating lymphocytes during hibernation through sphingosine-1-phosphate / H.R. Bouma, F.G. Kroese, J.W. Kok, F. Talaei, A.S. Boerema, A. Herwig, O. Draghiciu, A. van Buiten, A.H. Epema, A. van Dam, A.M. Strijkstra, R.H. Henning // *Proc Natl Acad Sci USA.* – 2011. – V. 108. – № 5. – P. 2052-2057.
80. Bouma, H.R., Strijkstra A.M., Talaei F., Henning R.H., Carey H.V., Kroese F.G. The Hibernating Immune System. In: *Living in a Seasonal World* / Edited by Ruf T., Bieber C., Arnold W., Millesi E. - Berlin, Heidelberg: Springer, 2012.
81. Bowers, R.R. Short photoperiod exposure increases adipocyte sensitivity to noradrenergic stimulation in Siberian hamsters / R.R. Bowers, T.W. Gettys, V. Prpic, R.B.S Harris., T.J. Bartness // *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology.* – 2005. – V. 288. – №5. – P. R1354-R1360.

82. Brace, K.C. Histological Changes in the Tissues of the Hibernating Marmot Following Whole Body Irradiation / K.C. Brace // *Science*. – 1952. – № 116. – P. 570–571.
83. Brainard, G.C. Neuroimmunology: modulation of the hamster immune system by photoperiod / G.C. Brainard, R.L. Knobler, P.L. Podolin, M. Lavasa, F.D. Lubin // *Life Sciences*. – 1985. – № 40. – P. 1319-1326.
84. Breuner, C.W. Differential mechanisms for regulation of the stress response across latitudinal gradients / C.W. Breuner, M. Orchinik, T.P. Hahn, S.L. Meddle, I.T. Moore, N.T. Owen-Ashley, T.S. Sperry, J.C. Wingfield // *Am. J. Physiol. Regul Integr. Comp. Physiol.* – 2003. – № 285. – P. R594–R600.
85. Brock, M.A. Production and life span of erythrocytes during hibernation in the golden hamster / M.A. Brock // *American Journal of Physiology*. – 1960. – № 198. – P. 1181-1186.
86. Bronson, F.H. Mammalian reproduction: an ecological perspective / F.H. Bronson // *Biol Reprod.* – 1985. – № 32. – P. 1-26.
87. Bronson, F.H. Mammalian reproductive biology / F.H. Bronson. – Chicago: University of Chicago Press, 1989.– 325 p.
88. Burton, R.S. Does Immune Challenge Affect Torpor Duration? / R.S. Burton, O.J. Reichman // *Functional Ecology*. – 1999. – V. 13. – № 2. – P. 232-237.
89. Busch, D.S. Influence of proximity to a geographical range limit on the physiology of a tropical bird. / D.S. Busch, W.D. Robinson, T.R. Robinson, J.C. Wingfield // *J. Anim. Ecol.* – 2011. – № 80. – P. 640–649.
90. Bushberg, D.M. Sexual maturation in male Belding's ground squirrels: influence of body weight / D.M. Bushberg, W.G. Holmes // *Biology of Reproduction*. – 1985. – № 33. – P. 302–308.
91. Cain, D.W. Immune regulation by glucocorticoids / D.W. Cain, J.A. Cidlowski // *Nat Rev Immunol.* – 2017. – V. 17. – №4. – P. 233-247.
92. Callait, M.-P., Gauthier D. Parasite adaptations to hibernation in alpine marmots (*Marmota marmota*). In: *Life in the cold: eleventh international hibernation*

symposium / Heldmaier G., Klingenspor M. (eds) – Berlin, Heidelberg: Springer, 2000. – P. 139–146.

93. Carey, H.V. Hibernation induces oxidative stress and activation of NF- κ B in ground squirrel intestine / H.V. Carey, C.L. Frank, J.P. Seifert // *Journal of Comparative Physiology B*. – 2000. – V. 170. – № 7. – P. 551–559.

94. Carey, H.V. Mammalian hibernation: cellular and molecular responses to depressed metabolism and low temperature / H.V. Carey, M.T. Andrews, S.L. Martin // *Physiol. Rev.* – 2003. – V. 83. – P. 1153–1181.

95. Cates, J.M. Hepatic expression of sex hormone-binding globulin associated with the postnatal surge of serum androgen-binding activity in the Djungarian hamster / J.M. Cates, D.A. Damassa, G.A. Gagin, R.V. Dempsey // *Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology*. – 1995. – № 55. – P. 147-158.

96. Ciechanover, A. Ubiquitin dependence of selective protein degradation demonstrated in the mammalian cell cycle mutant ts85 / A. Ciechanover, D. Finley, A. Varshavsky // *Cell*. – 1984. – № 37. – P. 57-66.

97. Concannon, P.W. Effects of induction versus prevention of hibernation on reproduction in captive male and female woodchucks (*Marmota monax*) / P.W. Concannon, L.A. Fullam, B.H. Baldwin, B.C. Tennant // *Biology of Reproduction*. – 1989. – № 41. – P. 255-261.

98. Cooper, C.E. Effect of torpor on the water economy of an arid-zone marsupial, the stripe-faced dunnart (*Sminthopsis macroura*) / B.M. McAllan, F. Geiser // *Journal of Comparative Physiology B*. – 2005. – № 175. – P. 323–328.

99. Cooper, S.T. Effects of hibernation on bone marrow transcriptome in thirteen-lined ground squirrels / S.T. Cooper, S.S. Sell, M. Fahrenkrog, K. Wilkinson, D.R. Howard, H. Bergen, E. Cruz, S.E. Cash, M.T. Andrews, M. Hampton // *Physiol Genomics*. – 2016. – V. 48. – № 7. – 513-525.

100. Corbet, G.B. Handbook of British mammals / G.B. Corbet, S. Harris. – Oxford, United Kingdom: Blackwell Scientific Publications, 1991. – 588 p.

101. Daan, S. Warming up for sleep? Ground squirrels sleep during arousals from hibernation / S. Daan, B.M. Barnes, A.M. Strijkstra // *Neuroscience Letters*. – 1991. – № 128. – P. 265–268.
102. Dallman, M.F. Feast and Famine: Critical Role of Glucocorticoids with Insulin in Daily Energy Flow / M.F. Dallman, A.M. Strack, S.F. Akana, M.J. Bradbury, E.S. Hanson, K.A. Scribner, M. Smith // *Frontiers in Neuroendocrinology*. – 1993. – V. 14. – № 4. – P. 303-347.
103. Dallman, M.F. Glucocorticoids and insulin both modulate caloric intake through actions on the brain / M.F. Dallman, J.P. Warne, M.T. Foster, N.C. Pecoraro // *J. Physiol.* – 2007. – № 583. – P. 431-436.
104. Dark, J. Annual lipid cycles in hibernators: integration of physiology and behavior / J. Dark // *Annual Review of Nutrition*. – 2005. – № 25. – P. 469-497.
105. Dark, J. Photoperiod regulation of body mass, food intake, and reproduction in the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) / J. Dark, I. Zucker, G.N. Wade // *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. – 1983. – V. 245. – № 3. – P. R334-R338.
106. Dark, J. Photoperiodic regulation of body mass and fat reserves in the meadow vole / J. Dark, I. Zucker // *Physiology of Behavior*. – 1986. – № 38. – P. 851-854.
107. Darrow, J.M. Influence of photoperiod and gonadal steroids on hibernation in the European hamster / J.M. Darrow, M.J. Duncan, A. Bartke, A. Bona-Gallo, B.D. Goldman // *J Comp Physiol A*. – 1988. – № 163. – P. 339-348.
108. Darrow, J.M. Patterns of reproductive hormone secretion in hibernating Turkish hamsters / J.M. Darrow, L. Yogev, B.D. Goldman // *The American Journal of Physiology*. – 1987. – № 253. – P. R329-336.
109. Deboer, T., Tobler I. The Djungarian Hamster Is Sleep Deprived during Daily Torpor. In: *Life in the Cold*. / Heldmaier G., Klingenspor M. (eds). – Springer, Berlin, Heidelberg, 2000. – P. 251-260.
110. Dehnel, A. Studies on the genus *Sorex* L. / A. Dehnel // *Annales Universitatis Mariae Curie-Sklodowska*, 4 C. – 1949. – V. 4. – № 2. – P. 17–102.

111. Demas, G.E. Splenic Denervation Blocks Leptin-Induced Enhancement of Humoral Immunity in Siberian Hamsters (*Phodopus sungorus*) / G.E. Demas // Neuroendocrinology. – 2002. – V. 76. – № 3. – P. 178-84.
112. Demas, G.E., Weil Z.M., Nelson R.J. Photoperiodism in mammals: Regulation of nonreproductive traits. In: Photoperiodism: The Biological Calendar, edited by R.J. Nelson, D.L. Denlinger, D.E. Somers. – New York: Oxford University Press, 2010. – P.461-502.
113. Denyes, A. A comparison of free adrenal cortical steroids in the blood of a hibernating and non-hibernating mammal / A. Denyes, R.H. Horwood // Canadian Journal of Biochemistry and Physiology. – 1960. – V.38. – № 12. – P. 1479-1487.
114. Desantis, L.M. Mediating free glucocorticoid levels in the blood of vertebrates: are corticosteroid-binding proteins always necessary? / L.M. Desantis, B. Delehanty, J.T. Weir, R. Boonstra // Functional Ecology. – 2013. – № 27. – P. 107-119.
115. Diedrich, V., Steinlechner S. Spontaneous daily torpor versus fasting-induced torpor in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*): two sides of a medal or distinct phenomena? /In: Living in a seasonal world. Edited by Ruf T, Bieber C, Arnold W, Millesi E. – Berlin, Heidelberg: Springer, 2012. – P. 231–242
116. Drazen, D.L. Leptin Effects on Immune Function and Energy Balance Are Photoperiod Dependent in Siberian Hamsters (*Phodopus sungorus*) / D.L. Drazen, G.E. Demas, R.J. Nelson // Endocrinology. – 2001. – V. 142. – № 7. – P. 2768-2775.
117. Drazen, D.L. Leptin, but not immune function, is linked to reproductive responsiveness to photoperiod / D.L. Drazen, L.J. Kriegsfeld, J.E. Schneider, R.J. Nelson // American Journal of Physiology. – 2000. – № 278. – P. R1401–R1407.
118. Duncan, M.J. Testicular function and pelage color have different critical daylengths in the Djungarian hamster, *Phodopus sungorus sungorus* / M.J. Duncan, B.D. Goldman, M.N. Di Pinto, M.H. Stetson // Endocrinology. – 1985. – V. 116. – № 1. – P. 424-30.
119. Eash, K.J. CXCR4 is a key regulator of neutrophil release from the bone marrow under basal and stress granulopoiesis conditions / K.J. Eash, J.M. Means, D.W. White, D.C. Link // Blood. – 2009. – №113. – 4711-4719.

120. Ellis, L.C. The reproductive cycle of male Uinta ground squirrels: some anatomical and biochemical correlations / L.C. Ellis, R.A. Palmer, D.A. Balph // *Comparative Biochemistry and Physiology A*. – 1983. – №74. – P. 239-245.
121. Environmental signal processing and adaptation /G. Heldmaier, D. Werner (eds.) – Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2003. – 287 p.
122. Estok, P. Great tits search for, capture, kill and eat hibernating bats / P. Estok, S. Zsebok, B.M. Siemers // *Biology letters*. – 2010. – № 6. – P. 59–62.
123. Feoktistova, N.Y. Phylogeographic structure of the Common hamster (*Cricetus cricetus* L.): Late Pleistocene connections between Caucasus and Western European populations / N.Y. Feoktistova, I.G. Meschersky, P.L. Bogomolov, A.S. Sayan, N.S. Poplavskaya, A.V. Surov // *PLoS One*. – 2017. – V. 12. – № 11. e0187527. doi:10.1371/journal.pone.0187527
124. Feoktistova, N.Yu. Seasonal changes in desert hamster *Phodopus roborovskii* breeding activity / N.Yu. Feoktistova, I. G. Meschersky // *Acta Zoologica Sinica*. 2005. – V. 51. – № 1. – P. 1–6.
125. Feoktistova, N.Yu. The Common hamster as a synurbist: a history of settlement in European cities / N.Yu. Feoktistova, A.V. Surov, N.N. Tovpinetz, M.V. Kropotkina, P.L. Bogomolov, C. Siutz, W. Haberl, I. Hoffmann // *Zoologica Poloniae*. – 2013. – V. 58. – № 3-4. – P.116-129.
126. Fietz, J. Seasonal prevalence of lyme disease spirochetes in a heterothermic mammal, the edible dormouse (*Glis glis*) / J. Fietz, J. Tomiuk, F.-R. Matuschka, D. Richter // *Applied and Environmental Microbiology*. – 2014. – № 80. – P. 3615–3621.
127. Florant, G.L. The regulation of food intake in mammalian hibernators: a review / G.L. Florant, J.E. Healy // *Journal of Comparative Physiology B*. – 2012. – № 182. – P. 451–467.
128. Fowler, P.A. Seasonal endocrine cycles in the European hedgehog, *Erinaceus europaeus* / P.A. Fowler // *J. Reprod. Fert.* – 1988. – № 84. – P. 259-272.
129. Franceschini, C. Seasonal changes in cortisol and progesterone secretion in common hamsters / C. Franceschini, C. Siutz, R. Palme, E. Millesi // *General and Comparative Endocrinology*. – 2007. – № 152. – P. 14–21.

130. Franco, M. Profound changes in blood parameters during torpor in a South American marsupial / M. Franco, C. Contreras, R.F. Nespolo // *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* – 2013. – V. 166. – № 2. – P. 338-342.
131. Furth, R.V. The origin and kinetics of mononuclear phagocytes / R.V. Furth, Z.A. Cohn // *J. Exp. Med.* – 1968. – №128. – P. 415-435.
132. Galster, W. Gluconeogenesis in arctic ground squirrels between periods of hibernation / W. Galster, P.R. Morrison // *American Journal of Physiology.* – 1975. – V. 228. – № 1. – P. 325-330.
133. Galster, W.A. Seasonal changes in serum lipids and proteins in the 13-lined ground squirrel / W.A. Galster, P. Morrison // *Comparative Biochemistry and Physiology.* – 1966. – V. 18. – № 3. – P. 489-501.
134. Geiser, F. Metabolic rate and body temperature reduction during hibernation and daily torpor / F. Geiser // *Annu. Rev. Physiol.* – 2004. – № 66. – P. 239-274.
135. Geiser, F. Reduction of metabolism during hibernation and daily torpor in mammals and birds: temperature effect or physiological inhibition? / F. Geiser // *Journal of Comparative Physiology.* – 1988. – №158B. – P. 25-37.
136. Geiser, F., Brigham R.M. The Other Functions of Torpor. In: *Living in a Seasonal World* / Ruf T., Bieber C., Arnold W., Millesi E. (eds). – Springer, Berlin, Heidelberg, 2012. – P. 109-121.
137. Giroud, S. Late-born intermittently fasted juvenile garden dormice use torpor to grow and fatten prior to hibernation: consequences for ageing processes / S. Giroud, S. Zahn, F. Criscuolo, I. Chery, S. Blanc, C. Turbill, T. Ruf // *Proceedings of Royal Society B.* – 2014. – № 281. 20141131, doi: 10.1098/rspb.2014.1131.
138. Gockel, J. Alternative seasonal reproductive strategies in wild rodent populations / J. Gockel, T. Ruf // *Journal of Mammalogy.* – 2001. – V. 82. – № 4. – P. 1034–1046.
139. Goldman, B.D. Mammalian photoperiodic system: formal properties and neuroendocrine mechanisms of photoperiodic time measurement / B.D. Goldman // *Journal of Biological Rhythms.* – 2001. – № 16. – P. 283-301.

140. Goldman, B.D., Darrow J.M., Duncan M.J., Yogev L. Photoperiod, reproductive hormones, and winter torpor in three hamster species. In: Living in the Cold / edited by H.C. Heller, X.J. Musacchia, L.C.H. Wang. – Amsterdam: Elsevier, 1986. – P. 341-350.
141. Gore, E.R. Primary antibody response to keyhole limpet hemocyanin in rat as a model for immunotoxicity evaluation / E.R. Gore, J. Gower, E. Kurali, J.-L. Sui, J. Bynum, D. Ennulat, D.J. Herzyk // Toxicology. – 2004. – № 197. – P. 23-35.
142. Gorman, M.R. Seasonal adaptations of Siberian hamsters. II. Pattern of change in daylength controls annual testicular and body weight rhythms / M.R. Gorman, I. Zucker // Biol Reprod. – 1995a. – V. 53. – № 1. – P. 116-125.
143. Gorman, M.R. Testicular regression and recrudescence without subsequent photorefractoriness in Siberian hamsters / M.R. Gorman, I. Zucker // American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. – 1995b. – V. 69. – № 4. – P. R800-R806.
144. Graievskaya, B.M. The tongue vein as a source of blood in the golden hamster / B.M. Graievskaya, A.V. Surov, I.G. Meshersky // Z. Versuchstierkunde. – 1986. – Bd 29. – № 1. – S. 41-43.
145. Guppy, M. Metabolic depression in animals: physiological perspectives and biochemical generalizations / M. Guppy, P. Withers // Biol. Rev. – 1999. – № 74. – P. 1-40.
146. Gustafson, A.W. Annual variations in plasma sex steroid-binding protein and testosterone concentrations in the adult male little brown bat: relation to the asynchronous recrudescence of the testis and accessory reproductive organs / A.W. Gustafson, D.A. Damassa // Biol Reprod. – 1985. – V 33. – P. 1126-1137.
147. Gustafson, A.W. Perinatal and postnatal patterns of plasma sex steroid-binding protein and testosterone in relation to puberty in the male little brown bat / A.W. Gustafson, D.A. Damassa // Endocrinology. – 1984. – № 115. – P. 2347-2354.
148. Gustafson, A.W. Post-natal patterns of plasma androgen-binding activity in Djungarian (*Phodopus sungorus*) and golden (*Mesocricetus auratus*) hamsters / A.W.

Gustafson, D.A. Damassa, R.D. Pratt, G.G. Kwiecinski. // J Reprod Fertil. – 1989. – V. 86. – P. 91-104.

149. Gustafson, A.W. The adrenal cortex during activity and hibernation in the male little brown bat, *Myotis lucifugus*: annual rhythm of plasma cortisol levels. / A.W. Gustafson, W.D. Belt // Gen. Comp. Endocrinol. – 1981. – № 44. – P. 269-278.

150. Haarsma, A.-J. Predation of wood mice (*Apodemus sylvaticus*) on hibernating bats / A.-J. Haarsma, R. Kaal // Population ecology. – 2016. – V. 58. – № 4. – P. 567–576.

151. Hall, V. Effect of gonadal steroid hormones on hibernation in the Turkish hamster (*Mesocricetus brandti*) / V. Hall, B. Goldman // J. Comp. Physiol. – 1980. – №135. – P. 107-114.

152. Harlow, H.J. Torpor and other physiological adaptations of the badger (*Taxidea taxus*) to cold environment / H.J. Harlow // Physiological Zoology. – 1981. – № 54. – P. 267–275.

153. Heldmaier, G. Natural hypometabolism during hibernation and daily torpor in mammals / G. Heldmaier, S. Ortmann, R. Elvert // Respir Physiol Neurobiol. – 2004. – №141. – P. 317– 329.

154. Heldmaier, G. Seasonal acclimatization of energy requirements in mammals: functional significance of body weight control hypothermia, torpor and hibernation. In: Energy transformations in cells and organisms / Edited by Wieser W., Gnaiger E. – Stuttgart: Thieme, 1989. – P. 130–139.

155. Heldmaier, G. Seasonal control of energy requirements for thermoregulation in the djungarian hamster (*Phodopus sungorus*), living in natural photoperiod / G. Heldmaier, S. Steinlechner // J Comp Physiol B. – 1981. – V. 142. – №4. – P. 429-437.

156. Heldmaier, G., Klingenspor M. Role of Photoperiod During Seasonal Acclimation in Winter-Active Small Mammals. In: Environmental Signal Processing and Adaptation /Heldmaier G., Werner D. (eds). – Springer, Berlin, Heidelberg, 2003. – P. 251-279.

157. Helgen, K.M. Generic revision in the holarctic ground squirrel genus *Spermophilus* / K.M. Helgen, F.R. Cole, L.E. Helgen, D.E. Wilson // J. Mammal. – 2009. – № 90. – P. 270–305.
158. Hock, R.J. Relative viscosity and other functions of the blood of hibernating and active Arctic ground squirrels / R.J. Hock // Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A. IV. Biol. – 1964. – № 71. – P.186–198.
159. Hoelzl, F. Telomere dynamics in free-living edible dormice (*Glis glis*): the impact of hibernation and food supply / F. Hoelzl, J.S. Cornils, S. Smith, Y. Moodley, T. Ruf // Journal of Experimental Biology. – 2016. – №219. – P. 2469–2474.
160. Hoffmann, K. Photoperiodic effects in the Djungarian hamster. Rate of testicular regression and extension of pineal melatonin pattern depend on the way of change from long to short photoperiods / K. Hoffmann, H. Illnerová // Neuroendocrinology. – 1986. – V. 43. – № 3. – P. 317-21.
161. Hoffmann, K. The influence of photoperiod and melatonin on testis size, body weight, and pelage colour in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*) / K. Hoffmann // J. comp. Physiol. – 1973. – № 85. – P. 267-282.
162. Hufnagl, S. Seasonal constraints and reproductive performance in female Common hamsters (*Cricetus cricetus*) / S. Hufnagl, C. Franceschini-Zink, E. Millesi // Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde. – 2011. – № 76. – P. 124-128.
163. Inkovaara, P. Studies on the physiology of the hibernating hedgehog. 18. On the leukocyte counts in the hedgehog's intestine and lungs / P. Inkovaara, P. Suomalainen // Ann. Acad. Sci. Fenn. Biol. – 1973. – № 200. – P. 1-21.
164. Janský, L. Effect of external factors on hibernation of golden hamsters / L. Janský, G. Haddad, Z. Kahlerová, J. Nedoma // J Comp Physiol B. – 1984. – № 154. – P. 427-433.
165. Jaroslow, B.N. Differential sensitivity to hibernation of early and late events in development of the immune response / B.N. Jaroslow, B.A. Serrell // J Exp Zool. – 1972. – № 181. – P. 111–116.

166. Kayser, A., Stubbe M. Hamster friendly management in Germany and some aspects of habitat requirements. In: Protection of the Common hamster (*Cricetus cricetus*). R.C. von Apeldoorn and M. Stubbe (Eds.) – Maastricht, 2002.
167. Kenagy, G.J. Relation of glucocorticosteroids and testosterone to the annual cycle of free-living degus in semiarid central Chile / G.J. Kenagy, N.J. Place, C. Veloso // Gen. Comp. Endocrinol. – 1999. – № 115. – P. 236–243.
168. Kerbeshian, M.C. Variation in reproductive photoresponsiveness in a wild population of meadow voles / M.C. Kerbeshian, F.H. Bronson, E.D. Bellis // Biology of Reproduction. – 1994. – № 50. – P. 745-750.
169. Khrushchova, A.M. Torpor in dwarf hamsters, *Phodopus campbelli* and *Phodopus roborovskii*: a comparative study / A.M. Khrushchova, N.Yu. Vasilieva, O.N. Shekarova, K.A. Rogovin, D.V. Petrovski // Proceedings of 6th International Conference of Rodent Biology and Management and 16th Rodens et Spatium. – Potsdam, Germany. – 2018. – P. 40.
170. Körtner, G. Torpor and activity patterns in free-ranging sugar gliders *Petaurus breviceps* (Marsupialia) / G. Körtner, F. Geiser // Oecologia. – 2000. – № 123. – P. 350-357.
171. Kostełka-Myrcha, A. Variation of blood indices in *C. glareolus* / A. Kostełka-Myrcha // Acta Theriol. – 1967. – № 12. – P. 191-222.
172. Kriegsfeld, L.J. Gonadal and photoperiodic influences on body mass regulation in adult male and female prairie voles / L.J. Kriegsfeld, R.J. Nelson // American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. – 1996. – № 270. – P. R1013-R1018.
173. Krutzsch, P.H. Hematological Changes with Torpor in the Bat / P.H. Krutzsch, A.H. Hughes // Journal of Mammalogy. – 1959. – V. 40. – № 4. – P. 547-554.
174. La Haye, M.J.J. Modelling population dynamics of the Common hamster (*Cricetus cricetus*): Timing of harvest as a critical aspect in the conservation of a highly endangered rodent / M.J.J. La Haye, K.R.R. Swinnen, A.T. Kuiters, H. Leirs, H. Siepel // Biological conservation. – 2014. – № 180. – P. 53-61.

175. Larkin, E.C. Responses of some hematologic parameters of active and hibernating squirrels (*Spermophilus mexicanus*) upon exposure to hypobaric and isobaric hyperoxia / E.C. Larkin, R.C. Simmonds, F. Ulvedal, W.T. Williams // Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology. – 1972. – V. 43. – № 4. – P. 757-770.
176. Lebedev, V.S. Molecular phylogenetics and taxonomy of dwarf hamsters *Cricetulus* Milne-Edwards, 1867 (Cricetidae, Rodentia): description of a new genus and reinstatement of another / V.S. Lebedev, A.A. Bannikova, K. Neumann, M.V. Ushakova, N.V. Ivanova, A.V. Surov // Zootaxa. – 2018. – V. 4387. – № 2. – P. 331-349.
177. Lebl, K. Survival rates in a small hibernator, the edible dormouse: a comparison across Europe / Lebl, K., C. Bieber, P. Adamík, J. Fietz, P. Morris, A. Pilastro, T. Ruf // Ecography. – 2011. – 34. – № 4. – P. 683–692.
178. Lee, T.M. Testosterone influences hibernation in golden-mantled ground squirrels / T.M. Lee, K. Pelz, P. Licht, I. Zucker. // Am. J. Physiol.-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. – 1990. – № 259. – № 4. – P. R760-R767.
179. Leonard, S.T. Prolactin and testosterone affect seasonal differences in male meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*, odor preferences for female conspecifics / S.T. Leonard, M.H. Ferkin // Physiol. Behav. – 1999. – № 68. – P. 139–143.
180. Life in the cold: eleventh international hibernation symposium / Heldmaier G., Klingenspor M. (eds) – Berlin, Heidelberg: Springer, 2000. – 546 p.
181. Life in the cold: evolution, mechanisms, adaptation, and application. Twelfth international hibernation symposium / edited by B. M. Barnes, H. V. Carey. – Fairbanks, Alaska, USA: University of Alaska Fairbanks, 2004. – 594 p.
182. Lyman, C.P. Changes in blood sugar and tissue glycogen in the hamster during arousal from hibernation / C.P. Lyman, E.H. Leduc // Journal of Cellular and Comparative Physiology. – 1953. – V. 41. – № 3. – P. 471-491.
183. Lyman, C.P. Hibernation and Torpor in Mammals and Birds / C.P. Lyman, J.S. Willis, A. Malan, L.C.H. Wang. – New York, San Diego: Academic Press, 1982. – 332p.

184. Lyman, C.P. Physiology of hibernation in mammals / C.P. Lyman, P.O. Chatfield // *Physiol. Rev.* – 1955. – № 35. – P. 403-425.
185. Lyman, C.P. The effect of hibernation on the replacement of blood in the golden hamster / C.P. Lyman, L.P. Weiss, R.C. O'Brien, A.A. Barbeau // *J. Exp. Zool.* – 1957. – № 136. – P. 471-485.
186. Maclean, G.S. Haematological adjustments with diurnal changes in body temperature in a lizard and a mouse / G.S. Maclean, A.K. Lee, P.C. Withers // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1975. – № 51A. – P. 241-249.
187. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference. Third edition.* / D.E. Wilson, D. Reeder (eds). – Baltimore: The J. Hopkins University Press, 2005. – V. 2
188. Maniero, G.D. Classical pathway serum complement activity throughout various stages of the annual cycle of a mammalian hibernator, the goldenmantled ground squirrel *Spermophilus lateralis* / G.D. Maniero // *Dev. Comp. Immunol.* – 2002. – № 26. – P. 563– 574.
189. Masson-Pevet, M. Are the annual reproductive and body weight rhythms in the male European hamster (*Cricetus cricetus*) dependent upon a photoperiodically entrained circannual clock? / M. Masson-Pevet, F. Naimi, B. Canguilhem, M. Saboureau, D. Bonn, P. Pevet // *Journal of Pineal Research.* – 1994. – № 17. – P. 151-163.
190. Melvin, R.G. Torpor induction in mammals: Recent discoveries fueling new ideas / R.G. Melvin, M.T. Andrews // *Trends in Endocrinology and Metabolism.* – 2009. – V. 20. – № 10. – P. 490–498.
191. Millesi, E. Hibernation effects on memory in European ground squirrels (*Spermophilus citellus*) / E. Milles, H. Prossinger, J.P. Dittami, M. Fieder // *Journal of Biological Rhythms.* – 2001. – V. 16. – № 3. – P. 264–271.
192. Moffatt, C.A. Winter adaptations of male deer mice (*Peromyscus maniculatus*) and prairie voles (*Microtus ochrogaster*) that vary in reproductive responsiveness to photoperiod / C.A. Moffatt, A.C. Devries, R.J. Nelson // *Journal of Biological Rhythms.* – 1993. – № 8. – P. 221-232.

193. Mueller, C. Circulating corticosterone levels in breeding blue tits *Parus caeruleus* differ between island and mainland populations and between habitats / C. Mueller, S. Jenni-Eiermann, J. Blondel, P. Perret, S.P. Caro, M.M. Lambrechts, L. Jenni // *Gen. Comp. Endocrinol.* – 2007. – № 154. – P. 128–136.
194. Müller, D. Seasonal adaptation of dwarf hamsters (Genus *Phodopus*): differences between species and their geographic origin / D. Müller, J. Hauer, K. Schöttner, P. Fritzsche, D. Weinert // *J Comp Physiol B.* – 2015. – № 185. – P. 917-930.
195. Musacchia, X.J., D.R. Deavers. The regulation of carbohydrate metabolism in hibernators. In: *Survival in the cold* / Edited by Musacchia X.J., Jansky L. – Amsterdam: Elsevier, 1981. – P. 55-75.
196. McBirnie, J.E. Physiologic studies of the groundhog (*Marmota monax*) / J.E. McBirnie, F.G. Pearson, G.A. Trusler, H.H. Karachi, W.G. Bigelow // *Can. J. Med. Sci.* – 1953. – № 31. – P. 421-430.
197. Nansel, D. Blood changes in torpid and non-torpid Columbian ground squirrels, *Spermophilus columbianus* / D. Nansel, L. Knoche // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1972. – № 41A. – P. 175-179.
198. Nechay G. Status of hamsters *Cricetus cricetus*, *Cricetus migratorius*, *Mesocricetus newtoni*, and other hamster species in Europe / G. Nechay // Council of Europe publishing, Series Nature and environment. – 2000. – V. 106.
199. Nelson, R.J. Photoperiod–nonresponsive morphs: a possible variable in microtine population density fluctuations / R.J. Nelson // *The American Naturalist.* – 1987. – № 130. – P. 350-369.
200. Nelson, R.J. Seasonal Changes in Immune Function / R.J. Nelson, G.E. Demas // *The Quarterly Review of Biology.* – 1996. – V. 71. – № 4. – P. 511-548.
201. Nelson, R.J. Seasonal immune function and sickness responses / R.J. Nelson // *Trends Immunol.* – 2004. – № 25. – P. 187-192.
202. Neumann, K. Molecular phylogeny of the Cricetinae subfamily based on the mitochondrial cytochrome b and 12S rRNA genes and the nuclear vWF gene / K. Neumann, J. Michaux, V. Lebedev, N. Yigit, E. Colak, N. Ivanova, A. Poltoraus, A. Surov, G. Markov, S. Maak, S. Naumann, R. Gattermann // *J. Mol. Phylog. Evol.* –

2006. – V. 39. – № 1. – P. 135-148.

203. Newson, J. Seasonal differences in reticulocyte count, hemoglobin levels and spleen weight in wild voles / J. Newson // *British Journal of Haematology*. – 1962. – №8. – P. 296- 302.

204. Nicol, S. The timing of hibernation in Tasmanian echidnas: why do they do it when they do? / S. Nicol, N.A. Andersen // *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. – 2002. – № 131. – P. 603–611.

205. Novoselova E.G. Production of tumor necrosis factor in cells of hibernating ground squirrels *Citellus undulatus* during annual cycle / E.G. Novoselova, S.G. Kolaeva, V.R. Makar, T.A. Agaphonova // *Life Sci*. – 2000. – №67. – P. 1073-1080.

206. Nowack, J. More functions of torpor and their roles in a changing world / J. Nowack, C. Stawski, F. Geiser // *Journal of Comparative Physiology B*. – 2017. – V. 187. – № 4-5. – P. 889–897.

207. Nürnberger, F. The neuroendocrine system in hibernating mammals: present knowledge and open questions / F. Nürnberger // *Cell Tissue Res*. – 1995. – № 281. – P. 391–412.

208. Orr, A.L. Physiological oxidative stress after arousal from hibernation in Arctic ground squirrel / A.L. Orr, L.A. Lohse, K.L. Drew, M. Hermes-Lima // *Comparative Biochemistry Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology*. – 2009. – V. 153. – № 2. – P. 213–221.

209. Pallas, P.S. *Novae species quadrupedum e Glirum ordine, cum illustrationibus variis complurium ex hoc ordine Animalium*. Erlangae, SVMTV, Wolfgangi Waltheri, 1778.

210. Pallas, P.S. *Zoographia Rosso-Asiatica: sistems omnim animalis in extenso Imperio Rossico, et adjacentibus maribus observatorum recensionem, domicilia, mores et desriptiones, anatomen atque icones plurimorum*. Petropoli. S.-Ptb.: K. Acad. Wiss, 1811. – V.1.

211. Parretta, E. Kinetics of in vivo proliferation and death of memory and naïve CD8 T cells: parameter estimation based on 5-bromo-2/-deoxyuridine incorporation in

spleen, lymph nodes, and bone marrow / E. Parretta, G. Cassese, A. Santoni, J. Guardiola, A. Vecchio, F. Di Rosa // *J. Immunol.* – 2008. – № 180. – P. 7230-7239.

212. Pivorun, E.B. Blood coagulation studies in normothermic, hibernating, and aroused *Spermophilus franklini* / E.B. Pivorun, W.B. Sinnamon // *Cryobiology.* – 1981. – V. 18. – № 5. – P. 515-520.

213. Place, N.J. Seasonal changes in plasma testosterone and glucocorticosteroids in free-living male yellow-pine chipmunks and the response to capture and handling / N.J. Place, G.J. Kenagy // *J. Comp. Physiol. B.* – 2000. – № 170. – P. 245-251.

214. Prendergast, B.J. Periodic arousal from hibernation is necessary for initiation of immune responses in ground squirrels / B.J. Prendergast, D.A. Freeman, I. Zucker, R.J. Nelson, // *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* – 2002. – № 282. – P. R1054–R1062.

215. Prendergast, B.J. Photoperiod History Differentially Impacts Reproduction and Immune Function in Adult Siberian Hamsters / B.J. Prendergast, L.M. Pyter // *Journal of Biological Rhythms.* – 2009. – V. 24. – № 6. – P. 509-522.

216. Promislow, D.E.L. The evolution of mammalian blood parameters: patterns and their interpretation / D.E.L. Promislow // *Physiol. Zool.* – 1991. – № 64. – P. 393-431.

217. Puchalski, W. Seasonal changes of heart weight and erythrocytes in the Djungarian hamster, *Phodopus sungorus* / W. Puchalski, G. Heldmaier // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology.* – 1986. – V. 84. – №2. – P. 259-263.

218. Quispe, R. Seasonal variations of basal cortisol and high stress response to captivity in *Octodon degus*, a mammalian model species / R. Quispe, C.P. Villavicencio, E. Addis, J.C. Wingfield, R.A. Vasquez // *General and Comparative Endocrinology.* – 2014. – № 197. – P. 65-72.

219. Rasmussen, A.T. The corpuscles, hemoglobin content and specific gravity of the blood during hibernation in the woodchuck (*Marmota monax*) / A.T. Rasmussen // *Amer. Jour. of Physiol.* – 1916. – V. 41. – № 4. – P. 464-482.

220. Raths, P. Untersuchungen über die Blutzusammensetzung und ihre Beziehungen zur vegetativen Tonuslage beim Hamster (*Cricetus cricetus* L.) / P. Raths // Z. Biol. – 1953. – № 106. – P. 109-123.

221. Reeder, D.M. Changes in baseline and stress-induced glucocorticoid levels during the active period in free-ranging male and female little brown myotis, *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae) / D.M. Reeder, N.S. Kosteczko, T.H. Kunz, E.P. Widmaier // Gen. Comp. Endocrinol. – 2004. – № 136. – P. 260-269.

222. Reeder, D.M. Stress in free-ranging mammals: integrating physiology, ecology and natural history / D.M. Reeder, K.M. Kramer // J. Mammal. – 2005. – № 86. – P. 225-235.

223. Reznik, G. Comparative studies of blood from hibernating and nonhibernating European hamsters (*Cricetus cricetus* L.) / G. Reznik, H. Reznik-Schuller, A. Emminger, U. Mohr // Lab. Animal Sci. – 1975. – V. 25. – P. 210-215.

224. Reznik-Schüller, H. Comparative histometric investigations of the testicular function of European hamsters (*Cricetus cricetus* L.) with and without hibernation / H. Reznik-Schüller, G. Reznik // Fertil. Steril. – 1973. – № 24. – P. 698-705.

225. Richard, E.M. Plasma transcortin influences endocrine and behavioral stress responses in mice / E.M. Richard, J. Helbling, C. Tridon, A. Desmedt, A.M. Minni, M. Cador, L. Pourtau, J. Konsman, P. Mormede, M. Moisan // Endocrinology. – 2010. – № 151. – P. 649–659.

226. Richter, M.M. The influence of androgens on hibernation phenology of free-living male arctic ground squirrels / M.M. Richter, B.M. Barnes, K.M. O'Reilly, A.M. Fenn, C.L. Buck // Hormones and behavior. – 2017. – № 89. – P. 92–97.

227. Rock, K.L. Inhibitors of the proteasome block the degradation of most cell proteins and the generation of peptides presented on MHC class I molecules / K.L. Rock, C. Gramm, L. Rothstein, K. Clark, R. Stein, L. Dick, D. Hwang, A.L. Goldberg // Cell. – 1994. – № 78. – P. 761-771.

228. Romero, L.M. Seasonal changes in plasma glucocorticoid concentrations in free-living vertebrates / L.M. Romero // *Gen. Comp. Endocrinol.* – 2002. – № 128. – P. 1-24.
229. Romero, L.M. Seasonal glucocorticoid responses to capture in wild free-living mammals / L.M. Romero, C.J. Meister, N.E. Cyr, G.J. Kenagy, J.C. Wingfield // *Am. J. Physiol. Regul Integr. Comp. Physiol.* – 2008. – № 294. – P. R614–R622.
230. Romero, L.M., C.M. Bauer, R. de Bruijn, C.R. Lattin. Seasonal rhythms / In: *Stress: Neuroendocrinology and Neurobiology*. Edited by Fink G. – Academic Press, 2017. – P. 421–427.
231. Rosenmann, M. Seasonal changes of blood values in the Andean mouse *Abrothrix andinus* / M. Rosenmann, G. Ruiz // *Comp Biochem Physiol Comp Physiol.* – 1993. – V. 105. – №1. – P. 119-22.
232. Ruf, T. Daily torpor and hibernation in birds and mammals / T. Ruf, F. Geiser // *Biological Reviews.* – 2015. – V. 90. – № 3. – P. 891-926.
233. Ruiz, G. Thermal acclimation and seasonal variations of erythrocyte size in the Andean mouse *Phyllotis xanthopygus rupestris* / G. Ruiz, M. Rosenmann, A. Cortes // *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* 2004. – V. 139. – № 4. – P. 405-409.
234. Saboureau M. Plasma testosterone binding protein capacity in relation to the annual testicular cycle in a hibernating mammal, the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.) / M. Saboureau, A.-M. Laurent, J. Boissin // *Gen Comp Endocrinol.* – 1982. – V. 47. – №1. – P. 59-63.
235. Saboureau, M. Daily and seasonal rhythms of locomotor activity and adrenal function in male hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.) / M. Saboureau, G. Laurent, J. Boissin // *J. Interdiscip. Cycle Res.* – 1979. – № 10. – P. 249-266.
236. Saboureau, M. Hibernation in the hedgehog: influence of external and internal factors. In: *Living in the Cold: Physiological and Biochemical Adaptations.* / Heller HC, Musacchia XJ, Wang LCH (eds.). – New York: Elsevier, 1986. – P. 253-264.

237. Saboureau, M. The reproductive cycle in the male hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.): a study of endocrine and exocrine testicular functions / M. Saboureau, B. Dutourné // *Reprod Nutr Dev.* – 1981. – V. 21. – №1. – 109-126.
238. Saboureau, M., Bobet J.P., Boissin J. Cyclic activity of adrenal function and seasonal variations of cortisol peripheral metabolism in a hibernating mammal, the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.) (in French) /// *J. Physiol. (Paris).* – 1980. – № 76. – P. 617–629.
239. Sapolsky, R.M. How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory and preparative actions / R.M. Sapolsky, L.M. Romero, A.U. Munck // *Endocr. Rev.* – 2000. – № 21. – P. 55-89.
240. Sapolsky, R.M. Neuroendocrinology of the stress response. In: *Behavioral Endocrinology* / Eds.: Becker J.B., Bredlove S.B., Crews D. – Cambridge: MIT Press, 1992. – P. 287-324.
241. Schalm's veterinary hematology, 6th ed. / Eds.: Weiss D.J., Wardrop K.J. – Ames: Blackwell Publishing, 2010. – P. 904-909.
242. Schmidt-Nielsen, K. *Animal physiology: adaptation and environment* / K. Schmidt-Nielsen. – New York: Cambridge University Press, 1979. – 560 p.
243. Schradin, C. Seasonal changes in testosterone and corticosteron levels in four social classes of a desert dwelling sociable rodent /C. Schradin // *Horm. Behav.* – 2008. – № 53. – P. 573–579.
244. Sealander, J.A. Hematological changes in deer mice acclimated at different ambient temperatures / J.A. Sealander // *Amer. J. Physiol.* – 1960. – № 198. – P. 195-199.
245. Sealander, J.A. Seasonal Changes in Blood Values of Deer Mice and Other Small Mammals / J.A. Sealander // *Ecology.* – V. 43. – № 1. – 1962. – P. 107-119.
246. Shivatcheva, T.M. Circannual fluctuations of the serum cortisol in the European ground squirrel, *Citellus citellus* L. / T.M. Shivatcheva, V.K. Ankov, A.I. Hadjioloff // *Comp. Biochem. Physiol. A* 1988. – № 90. – P. 515-518.

247. Shivatcheva, T.M. Seasonal involution of the splenic lymphoid tissue of the European ground squirrel / T.M. Shivatcheva, A.I. Hadjioloff // *Arkhiv Anatomii, Gistologii, i Embriologii*. – 1987. – № 92. – P. 48-53.
248. Sidky, Y.A. Effect of hibernation on the hamster spleen immune reaction in vitro / Y.A. Sidky, R. Auerbach // *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* – 1968. – № 129. – P. 122–127.
249. Sidky, Y.A. Seasonal variations of the immune response of ground squirrels kept at 22–24°C / Y.A. Sidky, J.S. Hayward, R.F. Ruth // *Can. J. Physiol. Pharmacol.* – 1972. – № 50. – P. 203–206.
250. Siutz, C. Sex-specific effects of food supplementation on hibernation performance and reproductive timing in free-ranging common hamsters / C. Siutz, M. Valent, V. Ammann, A. Niebauer, E. Millesi // *Scientific Reports*. – 2018. – V. 8. – № 13082. doi 10.1038/s41598-018-31520-4
251. Siutz, C. Torpor patterns in common hamsters with and without access to food stores / C. Siutz, E. Millesi // *Journal of Comparative Physiology B*. – 2017. – № 187. – P. 881–888.
252. Soto-Gamboa, M. Social cues and hormone levels in male *Octodon degus* (Rodentia): a field test of the Challenge Hypothesis / M. Soto-Gamboa, M. Villalón, F. Bozinovic // *Horm. Behav.* – 2005. – № 47. – P. 311-318.
253. South, F.E. Alterations in Serum Proteins of Hibernating Hamsters / F.E. South, H. Jeffay // *Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine*. – 1958. – V. 98. – № 4. – P. 885–887.
254. Sprent, J. Lymphocyte life-span and memory / J. Sprent, D.F. Tough // *Science*. – 1994. – № 265. – P. 1395–1400.
255. Spurrier, W.A. Several blood and circulatory changes in the hibernation of the 13-lined ground squirrel, *Citellus tridecemlineatus* / W.A. Spurrier, A.R. Dawe // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1973. – V. 44A. – P. 267–282.
256. Storey, K.B. Biochemical Regulation of Carbohydrate Metabolism in Hibernating Bats. In: *Living in a Seasonal World* / Edited by Ruf T., Bieber C., Arnold W., Millesi E. – Springer, Berlin, Heidelberg, 2012. – P. 411-421.

257. Storey, K.B. Mammalian hibernation: transcriptional and translational controls / K.B. Storey // *Adv. Exp. Med. Biol.* – 2003. – № 543. – P. 21-38.
258. Storey, K.B. Metabolic rate depression and biochemical adaptation in anaerobiosis, hibernation and estivation/ K.B. Storey, J.M. Storey // *Q. Rev. Biol.* – 1990. – № 65. – P. 145-174.
259. Storey, K.B. Metabolic rate depression in animals: transcriptional and translational controls / K.B. Storey, J.M. Storey // *Biol. Rev. Camb Philos Soc.* – 2004. – № 79. – P. 207-233.
260. Storey, K.B., Storey J.M. Biochemical Adaptation to Extreme Environments. In: *Integrative Physiology in the Proteomics and Post-Genomics* / Walz W. (eds). – Age: Humana Press, 2005. – P. 169-200.
261. Storey, K.B., Storey J.M. Metabolic rate depression: the biochemistry of mammalian hibernation. In: *Advances in Clinical Chemistry* / edited by G.S. Makowski. – Burlington: Academic Press, 2010. – V. 52. – P. 77–108.
262. Strauss A. Testis development and testosterone secretion in captive European ground squirrels before, during, and after hibernation / A. Strauss, I.E. Hoffmann, H. Vielgrader, E. Millesi. // *Acta Theriologica.* – 2008. – V. 53. – №1. – P. 47-56.
263. Strijkstra, A.M. Hippocampal synaptophysin immunoreactivity is reduced during natural hypothermia in ground squirrels / A.M. Strijkstra, R.A. Hut, M.C. de Wilde, J. Stielor, E.A. Van der Zee // *Neuroscience Letters.* – 2003. – V. 344. – № 1. – P. 29–32.
264. Stuckey, J. A comparison of the blood pictures of active and hibernating ground squirrels / J. Stuckey, R.M. Coco // *Am. J. Physiol.*– 1942. – № 137. – P. 431-435.
265. Suomalainen, P. Einfluß des Winterschlafes auf das Albumin-Globulinverhältnis des Igelserums / P. Suomalainen, E. Karppanen // *Suom. Kemistil., Ser. B.* – 1956. – № 29. – P. 74-75.

266. Suomalainen, P. Haematological changes in the hibernating golden hamster (*Mesocricetus auratus*) / P. Suomalainen, T. Granstrom // Exp Cell Res (Suppl). 1955. – № 3. – P. 335–338.

267. Suomalainen, P. Hibernation of the hedgehog. VI. Serum magnesium and calcium. Artificial hibernation. Also a contribution to chemical physiology of diurnal sleep / P. Suomalainen // Ann. Acad. Scientiarum Fennicae, Ser. A. – 1939. – T. LIII. – № 7. –P. 1-68.

268. Suomalainen, P. Studies on the physiology of the hibernating hedgehog. 17. The blood cell count of the hedgehog at different times of the year and in different phases of the hibernating cycle / P. Suomalainen, V. Rosokivi // Ann. Acad. Sci. Fenn. Biol. – 1973. – V. 98. – P. 1-8.

269. Suomalainen, P. The serum proteins in non-hibernating and hibernating hedgehogs / P. Suomalainen, E. Karppanen // Bull. Res. Coun. Israel. B. – 1961. – № 10. – P. 115-118.

270. Surov, A. Dramatic global decrease in the range and reproduction rate of the European hamster *Cricetus cricetus* / A. Surov, A. Banaszek, P. Bogomolov, N. Feoktistova, S. Monecke // Endangered species research. – 2016. – № 31. – P. 119-145.

271. Surov, A.V. Circle of life: the Common hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758) adaptations to urban environment / A.V. Surov, E.A. Zaytseva, A.V. Kuptsov, E.A. Katzman, P.L. Bogomolov, A.S. Sayan, E.V. Potashnikova, N.N. Tovpinetz, E.V. Kuznetsova, A.Y. Tsellarius, N.Y. Feoktistova // Integrative Zoology. – 2019. doi: 10.1111/1749-4877.12394

272. Svihla, A. Oxygen carrying capacity of the blood of dormant ground squirrels / A. Svihla, H.C. Bowman // Am. J. Physiol. – 1952. – № 171. – 479–481.

273. Svihla, A. Stimuli and their effects on awakening of dormant ground squirrels / A. Svihla, H. Bowman, R. Ritenour // Am. J. Physiol. – 1953. – № 172. – P. 681—683.

274. Szilagyi, J.E. A comparison of bone marrow leukocytes in hibernating and nonhibernating woodchucks and ground squirrels / J.E. Szilagyi, J.B. Senturia // Cryobiology. – 1972. – № 9. – P. 257–261.

275. Szilagy, J.E. Erythrocyte changes in the hibernating woodchuck (*Marmota monax*) / J.E. Szilagy, J.B. Senturia // *Cryobiology*. – 1974. – V.11. – № 5. –P. 478-481.

276. Taylor, J.R. Winter Reduction in Body Mass in a Very Small, Nonhibernating Mammal: Consequences for Heat Loss and Metabolic Rates / J.R. Taylor, L. Rychlik, S. Churchfield // *Physiological and Biochemical Zoology*. – 2013. – V. 86. – № 1. – P. 9–18.

277. Taymans, S.E. The hypothalamic-pituitary-adrenal axis of Prairie voles (*Microtus ochrogaster*): evidence for target tissue glucocorticoid resistance / S.E. Taymans, A.C. DeVries, M.B. DeVries, R.J. Nelson, T. C. Friedman, M. Castro, S. Detera-Wadleigh, C.S. Carter, G.P. Chrousos // *General and Comparative Endocrinology*. – 1997. – № 106. – P. 48–61.

278. Tian, Y. Effect of Gradually Decreasing Photoperiod on Immune Function in Siberian Hamsters / Y. Tian, H. Zhao, D. Xu, M. Zhao, Q. Zhang, Q. Zhao, Y. Zhang, Q. Zhang, X. Hu, Z.-Y. Li, Y. Wang // *Trends Journal of Sciences Research*. – 2018. – V. 3. – № 1. – P. 1–9.

279. Tøien, Ø. Hibernation in black bears: independence of metabolic suppression from body temperature / Ø. Tøien, J. Blake, D.M. Edgar, D.A. Grahn, H.C. Heller, B.M. Barnes // *Science*. – 2011. – № 331. – P. 906–909.

280. Tøien, O. Ascorbate dynamics and oxygen consumption during arousal from hibernation in Arctic ground squirrels / O. Toien, K.L. Drew, M.L. Chao, M.E. Rice // *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* – 2001. – V. 281. – P. 572–583.

281. Tsiouris, J.A. Metabolic depression in hibernation and major depression: An explanatory theory and an animal model of depression / J.A. Tsiouris // *Med Hypotheses*. – 2005. – V. 65. – № 5.– P. 829–840.

282. Turbill, C. Hibernation is associated with increased survival and the evolution of slow life histories among mammals / C. Turbill, C. Bieber, T. Ruf // *Proceedings of the royal society B*. – 2011. – № 278. – P. 3355–3363.

283. Turbill, C. Seasonal variation in telomere length of a hibernating rodent / C. Turbill, T. Ruf, S. Smith, C. Bieber // *Biology Letters*. – 2013. – V. 9: 20121095.

284. van Breukelen, F. Ubiquitin conjugate dynamics in the gut and liver of hibernating ground squirrels / F. van Breukelen, H.V. Carey // *Journal of Comparative Physiology B*. – 2002. – № 172. – P. 269–273.

285. van Breukelen, F., Utz J.C., Treat M., Pan P. Putting the Brakes on Protein Synthesis in Mammalian Hibernation. In: *Living in a Seasonal World* / Ruf T., Bieber C., Arnold W., Millesi E. (eds). – Berlin, Heidelberg: Springer, 2012. – P. 433–443.

286. Vaughan, M.K. Splenic hypertrophy and extramedullary hemopoiesis induced in male Syrian hamsters by short photoperiod or melatonin injections and reversed by melatonin pellets or pinealectomy / M.K. Vaughan, G.B. Hubbard, T.H. Champney, G.M. Vaughan, J.C. Little, R.J. Reiter // *American Journal of Anatomy*. – 1987. – № 179. – P. 131-136.

287. Velickovska, V. Proteolysis is depressed during torpor in hibernators at the level of the 20S core protease / V. Velickovska, B.P. Lloyd, S. Qureshi, F. van Breukelen // *Journal of Comparative Physiology B*. – 2005. – № 175. – P. 329–335

288. Velickovska, V. Ubiquitylation of proteins in livers of hibernating golden-mantled ground squirrels, *Spermophilus lateralis* / V. Velickovska, F. van Breukelen // *Cryobiology*. – 2007. – V. 55. – № 3. – P. 230–235.

289. Vera, F. Cortisol and corticosterone exhibit different seasonal variation and responses to acute stress and captivity in tuco-tucos (*Ctenomys talarum*) / F. Vera, C.D. Antenucci, R.R. Zenuto // *Gen. Comp. Endocrinol.* – 2011. – № 170. – P. 550–557.

290. Vera, F. Seasonal variations in plasma cortisol, testosterone, progesterone and leukocyte profiles in a wild population of tuco-tucos / F. Vera, R.R. Zenuto, C.D. Antenucci // *Journal of Zoology*. – 2013. – № 289. – P. 111-118.

291. Vriend, J. Effects of light intensity, wavelength and quanta on gonads and spleen of the deer mouse / J. Vriend, J.K. Lauber // *Nature*. – 1973. – № 244. – P. 37-38.

292. Wade, G. N. Effects of photoperiod and gonadectomy on food intake, body weight, and body composition in Siberian hamsters / G.N. Wade, T. Bartness // *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. – 1984. – V. 246. – № 1. – P. R26-R30.

293. Wang L.C., Lee T.F. Torpor and Hibernation in Mammals: Metabolic, Physiological, and Biochemical Adaptations. In: Comprehensive Physiology, R. Terjung (Ed.), 2011. – P. 507-532.
294. Wang, L.C.H. Time patterns and metabolic rates of natural torpor in the Richardson's ground squirrel / L.C.H. Wang // Canadian Journal of Zoology. – 1979. – № 57. – P. 149–155.
295. Wang, L.C.H. Torpor in mammals and birds / L.C.H. Wang, M.W. Wolowyk // Canadian Journal of Zoology. – 1988. – № 66. – P. 133–137.
296. Weinert, D. Circadian activity rhythms of dwarf hamsters (*Phodopus* spp.) under laboratory and semi-natural conditions / D. Weinert, K. Schöttner, A.V. Surov, P. Fritzsche, N. Yu. Feoktistova, M.V. Ushakova, G.B. Ryurikov // Russian journal of theriology. – 2009. – V. 8. – № 1. – P. 47–58.
297. Weitten M., J.-P. Robin, H. Oudart, P. Pévet, C. Hahbold. Hormonal changes and energy substrate availability during the hibernation cycle of Syrian hamsters // Hormones and Behavior, – Volume 64, – Issue 4, – 2013, – P. 611-617
298. Willis, C.K.R., Wilcox, A., Hormones and hibernation: possible links between hormone systems, winter energy balance and white-nose syndrome in bats // Horm. Behav. – 2014. – V. 66. – № 1. – P. 66–73.
299. Wingfield, J.C. Ecological bases of hormone–behavior interactions: the “emergency life history stage” / J.C. Wingfield, D.L. Maney, C.W. Breuner, J.D. Jacobs, S. Lynn, M. Ramenofsky, R.D. Richardson, // Am. Zool. – 1998. – № 38. – P. 191–206.
300. Wingfield, J.C. Modulation of the adrenocortical responses to acute stress in northern and southern populations of *Zonotrichia* / J.C. Wingfield, I.T. Moore, R.A. Vasquez, P. Sabat, S. Busch, A. Clark, E. Addis, F. Prado, H. Wada // Ornitol. Neotrop. – 2008. – № 19. – P. 241–251.
301. Wołk, E. Hematology of a Hibernating Rodent — the Northern Birch Mouse / E. Wołk // Acta Theriologica. – 1985. – V. 30. – № 22. – P. 337-348.
302. Wołk, E. Variations in the Hematological Parameters of Shrews / E. Wołk // Acta Theriologica. – 1974. – V. 19. – P. 315–346.

303. Wu, C.-W. Biochemical adaptations of mammalian hibernation: exploring squirrels as a perspective model for naturally induced reversible insulin resistance / C.-W. Wu, K.K. Biggar, K.B. Storey // *Brazilian Journal of Medical and Biological Research*. – 2013. – № 46. – P. 1-13.

304. Wurtman, R.J. Environmental lighting and neuroendocrine function: relationship between spectrum of light source and gonadal growth / R.J. Wurtman, J. Weisel // *Endocrinology*. – 1969. – № 85. – P. 1218–1221.

305. Yellon, S.M. Influence of photoperiod on immune cell functions in the male Siberian hamster / S.M. Yellon, O.R. Fagoaga, S.L. Nehlsen-Cannarella // *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. – 1999. – № 276. – P. R97–R102.

306. Yoshimura, T. Thyroid hormone and seasonal regulation of reproduction / T. Yoshimura // *Frontiers in Neuroendocrinology*. – 2013. – V. 34. – № 3. – P. 157-166.

307. Zhegunov, G.F. Hyperactivation of protein synthesis in tissues of hibernating animals on arousal / G.F. Zhegunov, Y.E. Mikulinsky, E.V. Kudokotseva // *Cryo Lett.* – 1988 – № 9. – P. 236-245.

308. Zucker, I. Comparative, physiological and biochronometric analyses of rodent seasonal reproductive cycles / I. Zucker, P.G. Johnston, D. Frost // *Prog. Reprod. Biol.* – 1980. – № 5. – P. 102–133.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в научных журналах, рекомендуемых ВАК:

1. Феоктистова Н.Ю. Особенности сезонного гормонального ответа самок хомячка Кэмпбэлла (*Phodopus campbelli*) двух филогрупп на химические сигналы самцов-конспецификов / Н.Ю. Феоктистова, М.В. Кропоткина, С.В. Найденко, **Е.В. Кузнецова** // Сенсорные системы. – 2013. – Т. 26. – №1. – С. 86-93
2. **Кузнецова Е.В.** Сезонные изменения массы тела, уровня половых стероидов и кортизола у самцов хомячков рода *Allocricetulus* (Cricetinae) / **Е.В. Кузнецова**, М.В. Кропоткина, Н.Ю. Феоктистова, А.В. Суров // Поволжский экологический журнал. – 2014. – №4. – С. 529-536.
3. Поплавская Н.С. Драматическое снижение численности промыслового вида - обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) в XX-XXI вв / Н.С. Поплавская, М.В. Кропоткина, Н.Ю. Феоктистова, **Е.В. Кузнецова**, Н.Н. Товпинец, А.В. Суров // Известия ОГАУ. – 2015. – № 4. – С. 223-225.
4. **Кузнецова Е.В.** Сезонные изменения показателей крови у монгольского хомячка (*Allocricetulus curtatus*) / **Е.В. Кузнецова**, С.В. Найденко, А.В. Суров, Н.Б. Тихонова, Ю.Е. Козловский, Н.Ю. Феоктистова // Известия РАН. Серия биологическая. – 2016. – №4. – С. 405-411.
5. Кропоткина М.В. Сезонные особенности гормонального ответа самцов хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni*, Cricetinae, Rodentia) на обонятельные сигналы самок-конспецификов / М.В. Кропоткина, **Е.В. Кузнецова**, Н.Ю. Феоктистова // Поволжский экологический журнал. – 2016. – №3. – С. 263-270.
6. Феоктистова Н.Ю. Химические сигналы конспецификов и их роль в сезонных взаимоотношениях у монгольского хомячка (*Allocricetulus curtatus*, Cricetinae, Rodentia) / Н.Ю. Феоктистова, М.В. Кропоткина, **Е.В.**

Кузнецова // Поволжский экологический журнал. – 2017. – №2. – С. 183-191.

7. Феоктистова Н. Ю. Видообразование у аллопатрических видов хомячков подсемейства Cricetinae (Rodentia, Cricetidae) / Н.Ю. Феоктистова, М.В. Кропоткина, Е.В. Поташникова, А.В. Гуреева, **Е.В. Кузнецова**, А.В. Суров // Журнал общей биологии. – 2018. – Т. 79. – №4. – С. 262-276.

Материалы и тезисы конференций:

1. Феоктистова Н.Ю. Сезонные изменения массы тела, гормонального фона и особенности родительского поведения у самцов хомячков рода *Allocricetulus* (Cricetinae, Rodentia) / Н.Ю. Феоктистова, А.В. Суров, С.В. Найденко, **Е.В. Кузнецова**. – V Всероссийская конференция по поведению: Материалы конференции. – Москва. – 2012. – С. 190.
2. Феоктистова Н.Ю. Адаптивные стратегии зимней биологии и репродукции у хомячков рода *Allocricetulus* (Cricetinae, Rodentia) / Н.Ю. Феоктистова, **Е.В. Кузнецова**, А.В. Гуреева, С.В. Найденко. – 3-я научная конференция «Поведение и поведенческая экология млекопитающих»: Материалы конференции. – Черноголовка. – 2014. – С. 133.
3. Феоктистова Н.Ю. Особенности прекопуляционной репродуктивной изоляции у ряда видов подсемейства Cricetinae / Н.Ю. Феоктистова, А.В. Гуреева, Е.В. Поташникова, Н.С. Поплавская, М.В. Кропоткина, **Е.В. Кузнецова**. – Научная конференция «Вид и видообразование»: Материалы конференции. – Москва. – 2015. – С. 80.
4. Feoktistova N.Y. Seasonal biology of Mongolian hamster (*Allocricetulus curtatus*) and eversman hamster (*Allocricetulus eversmanni*) / N.Y. Feoktistova, **E.V. Kuznetsova**, M.V. Kropotkina, A.V. Gureeva, A.V. Surov. – International conference “Ecosystems of Central Asia Under Current Condition of Socio-Economic Development”: Proceedings of the conference. – Mongolia, Ulaanbaatar. – 2015. – V. 1. – P. 311-314.

5. Surov A.V. Physiological and behavioral adaptations of Common hamster (*Cricetus cricetus*) to urban environment / A.V. Surov, **E.V. Kuznetsova**, N.Yu. Feoktistova. – The 22nd Annual Meeting of International Hamster Workgroup: Abstract book. – Olomous. Czech Republic. – 2015. – P.27.
6. **Кузнецова Е.В.** Физиологические и поведенческие адаптации обыкновенного хомяка *Cricetus cricetus* к существованию в городе как результат отбора на повышение вклада в репродукцию / **Е.В. Кузнецова**, Н.Ю. Феоктистова, Н.Н. Товпинец, А.В. Суров. – Международная конференция «Териофауна России и сопредельных территорий»: Материалы X Съезда Териологического общества при РАН. – М.: Т-во научных изданий КМК. – 2016. – С. 205.
7. **Kuznetsova E.** Seasonality in the physiology and reproduction of the Common hamster from urban population / **E. Kuznetsova**, A.V. Surov, N.B. Tikhonova, N.Yu. Feoktistova. – The 15th International Conference on Rodent Biology “Rodens et Spatium”: Abstract Book. – Olomouc. – 2016. – P. 62.
8. Feoktistova N. Eco-physiological adaptations for wintering in Eversmann’s hamsters (*Allocricetulus eversmanni* and *A. curtatus*) / N. Feoktistova, **E. Kuznetsova**, M. Kropotkina, A. Kuptzov, A. Surov. – The 8th International Symposium of Integrative Zoology: Abstract book. – Xilinhaote city, Xilinguole meng, Inner Mongolia, China. – 2016. – P.74.
9. **Kuznetsova E.V.** Seasonal changes in hematological and biochemical indices in the Common hamster (*Cricetus cricetus*) under semi-natural conditions. // **E.V. Kuznetsova**, N.Yu. Feoktistova, N.B. Tikhonova. – The 24th Annual Meeting of the International Hamster Workgroup: Conference proceedings. – Uglich, Russia. – 2017. – P. 54-56.
10. **Кузнецова Е.В.** Механизмы презиготической изоляции у двух сестринских видов рода *Allocricetulus* / **Е.В. Кузнецова**, Н.Ю. Феоктистова, М.В. Кропоткина, Н.Б. Тихонова. – III Международная конференция

«Современные проблемы биологической эволюции»: Материалы конференции. – Москва. – 2017. – С. 138-140.

11. Surov A.V. Formation of reproductive isolation in hamsters (Cricetinae) in allopatry / A.V. Surov, N.Yu. Feoktistova, M.V. Kropotkina, E.V. Potashnikova, A.V. Gureeva, **E.V. Kuznetsova**. – 6th International Conference of Rodent Biology and Management and 16th Rodens et Spatium: Abstract Book. – Potsdam, Germany. – 2018. – P. 60.
12. **Kuznetsova E.** Age-related and seasonal changes in immune function in the Common hamster (*Cricetus cricetus*) / **E. Kuznetsova**, N. Tikhonova, N. Feoktistova, A. Surov. – 25th Annual meeting of the international hamster workgroup: Abstract Book. – Strasbourg, France. – 2018. – P. 33.
13. **Kuznetsova E.V.** Seasonal features of humoral immune response to T-cell dependent antigen in palaeartic hamsters (Rodentia, Cricetinae) / **E.V. Kuznetsova**, N.B. Tikhonova, N.Yu. Feoktistova – 6th International Conference of Rodent Biology and Management and 16th Rodens et Spatium: Abstract book. – Potsdam, Germany. – 2018. – P. 41.