

УДК 599.365;574.24:57.034

ДИНАМИКА ТЕМПЕРАТУРЫ ТЕЛА БЕЛОГРУДОГО ЕЖА (*ERINACEUS ROUMANICUS*) ВО ВРЕМЯ ЗИМНЕЙ СПЯЧКИ

© 2019 г. М. В. Рутовская¹, *, М. Е. Диатроптов², Е. В. Кузнецова¹,
А. И. Ануфриев³, Н. Ю. Феоктистова¹, А. В. Суров¹

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва 119071, Россия

²Научно-исследовательский институт морфологии человека РАН,
Москва 117418, Россия

³Институт биологических проблем криолитозоны
Сибирского отделения РАН, Якутск 677980, Россия

*e-mail: desmana@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.09.2018 г.

После доработки 22.11.2018 г.

Принята к публикации 13.12.2018 г.

Описана динамика температуры тела у белогрудого ежа во время зимней спячки. Средняя температура тела ежей вне спячки осенью поддерживается на уровне $34.3 \pm 0.2^\circ\text{C}$. В периоды гипотермии она составляет в среднем $6.3 \pm 0.4^\circ\text{C}$. Впервые для ежей описано снижение температуры в полости тела до -1.3°C . Как у всех гибернаторов в течение спячки, у ежей происходят периодические возвращения к нормотермии продолжительностью менее суток. Активная фаза спячки (разогрев и нормотермия) составляет $16.5 \pm 1.5\%$ от общей продолжительности периода спячки. Изменения температуры тела в пассивную фазу (остывание и собственно спячка) коррелируют с температурой среды. Показана также достоверная отрицательная связь продолжительности периодов гипотермии с температурой тела и среды.

Ключевые слова: зимняя спячка, белогрудый еж, температура тела, ритмы спячки

DOI: 10.1134/S004451341905009X

Зимняя спячка (гибернация) — широко распространенная адаптация многих видов млекопитающих к переживанию неблагоприятных климатических периодов. Она характеризуется значительным снижением температуры тела вплоть до 0°C . Зимняя спячка встречается в шести таксонах класса млекопитающих: у ехидн (Nicol, Andersen, 2000), сумчатых, рукокрылых (Стрелков, 1965; Ануфриев, 2008), грызунов, (Бородулина, Благо-склонов, 1951; Бибилов и др., 1963; Daan, 1973; Соломонова, 1992; Wollnik, Schmidt, 1995; Buck, Barnes, 1999; Ануфриев, 2008; Ушакова и др., 2010), приматов (Dausmann et al., 2004; Dausmann et al., 2005; Fietz, Dausmann, 2007; Krystal et al., 2013). Изучение зимней спячки представляет практический интерес, в том числе для медицинской зоологии, паразитологии и т.д. Условия спячки влияют на многие популяционные характеристики: численность, возрастной состав, время пребывания в активном состоянии, длительность размножения, смертность, зараженность инфекциями (Наумов, 1955; Калабухов, 1956; 1985; Некипелов, 1958; Стрелков, 1958; Некипе-

лов, Пешков, 1958; Пауллер, 1959; Пантелеев, 1983; Шилов, 1985; Бибилов, 1967; 1980; 1989).

Одним из феноменов зимней спячки являются периодические спонтанные пробуждения мелких и средних по размерам зверьков. В считанные часы животные с околонулевыми значениями температуры тела без поступления энергии извне способны самостоятельно поднимать температуру более чем на 30°C , возвращаясь в эутермное состояние. До настоящего времени окончательно не решен вопрос о причинах периодических спонтанных пробуждений, хотя существует ряд обоснованных предположений, объясняющих этот феномен. Некоторые авторы считают, что периодический подъем температуры необходим для нормального протекания обменных процессов (French, 1985; Geiser, 1993; Ануфриев, 2008). Другие авторы считают, что во время нормотермии происходит обновление структур мозга (Mrosovsky, 1971), а высокая температура необходима для сохранения проводимости в ЦНС (Strijkstra, Daan, 1998) или для подавления опиоидной системы (Wang, 1993). Периодические пробужде-

ния могут активировать спящую иммунную систему, что помогает животному бороться с патогенами, попавшими в организм перед спячкой или во время ее (Prendergas et al., 2002).

Лесные ежи (род *Erinaceus*) — классические гибернаторы. Они ведут ночной и сумеречный образ жизни (Огнев, 1928; Гуреев, 1979; Жеребцова, 1987; Фильчагов, 1988). В период активности они находятся на поверхности почвы, занимаясь поисками корма, после насыщения уходят в гнездо до восхода солнца (Morris, 1997). Беспозвоночные составляют до 90% рациона ежей (Reeve, 1994; Mathews, 1952), поэтому единственным возможным способом пережить отсутствие корма в осенне-зимний период для них является зимняя спячка (Riber, 2004).

Гибернация характеризуется понижением температуры тела, замедлением сердцебиения (с 128–210 до 2–12 уд/мин), подавлением дыхания (с 50 до 4–5 дыхательных актов в минуту), а также снижением интенсивности всех биохимических процессов в организме (Heldmaier et al., 2004). Во время спячки у ежей прекращается сперматогенез, который возобновляется через некоторое время после пробуждения (Калабухов, 1985).

Сроки наступления спячки у ежей определяются как внешними, так и внутренними факторами. Основными внешними факторами, вызывающими спячку, являются: изменение длины светового дня, понижение температуры окружающего воздуха, отсутствие корма. Первыми залегают в спячку взрослые самцы. Так, в Ставропольском крае самцы белогрудого ежа, накопившие жир, залегают уже в августе, а отдельные особи даже в июле. Вместе с тем небольшая часть взрослых самцов, не успевших набрать вес, сохраняет активность до середины сентября (Кучерук, Карасёва, 1980). Взрослые самки, как правило, залегают в спячку в сентябре. Еще позже ложатся молодые особи, родившиеся в последний месяц лета. Таким образом, при достижении определенного веса (на Кавказе не менее 1100 г) белогрудые ежи залегают в спячку при положительных температурах окружающей среды. Упитанность особей разного пола и возраста различна, а при недостаточной упитанности животные могут сохранять активность и при отрицательных температурах (до минус 4°C) (Темботова, 1997).

Продолжительность зимнего сна зависит от широты и долготы того района, где живут ежи: в северных и восточных районах спячка длится дольше (Огнев, 1928; Haigh et al., 2012). На продолжительность спячки влияют возраст и количество жировых запасов. За спячку еж теряет до 38% своего веса (Haigh et al., 2012).

О зимней спячке белогрудого ежа известно немного — сроки, месторасположение и устройство зимовочных убежищ. Различия в календарных

сроках выхода из спячки в разных частях ареала меньше, чем в сроках ее наступления и не превышают 2–3-х недель. В Московской обл. белогрудые ежи обычно просыпаются в 1–2-й декаде апреля, массовый выход приурочен к периоду устойчивых положительных среднесуточных температур 10–12°C, и поэтому сроки этого выхода могут колебаться от года к году (Кучерук, Карасёва, 1980).

Изучение механизмов зимней спячки млекопитающих занимает особое место в териологических исследованиях, поскольку до настоящего времени экология, этология и физиология в зимний период у большинства зимоспящих видов являются наименее изученной частью их жизненного цикла. Подобного рода материалы о зимней спячке белогрудого ежа, до проведенного исследования, также отсутствовали.

Цель настоящего исследования — выявить основные закономерности хода зимней спячки белогрудого ежа и особенности спячки в условиях среды, максимально приближенной к естественной.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

Работа проведена на научно-экспериментальной базе “Черноголовка” с использованием коллекции животных ЦКП “Живая коллекция диких видов млекопитающих” ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. В 2011–2018 гг. 9 взрослых самцов и 5 самок белогрудого ежа (*Erinaceus roumanicus* Barrett-Hamilton 1900) были отловлены на базе “Черноголовка” Ногинского р-на Московской обл. и в Спасском р-не Рязанской обл. Зверькам были имплантированы внутрибрюшинно термонакопители Петровского ДТНЗ-28 (ЭМБИ РЕСЕРЧ, Новосибирск) (Петровский и др., 2008), запрограммированные на измерение температуры тела с частотой 3 раза в час. 6 ежей зимовали в помещении, в котором в зимнее время поддерживали температуру среды от 0 до 5°C, остальные животные зимовали в открытых вольерах в естественных убежищах, укрытых еловым лапником и выпавшим снегом. Вольеры в помещении имели площадь 1 м². Для ежей были установлены деревянные укрытия с сеном, из которого они строили гнезда. Открытые вольеры с травянистым и кустарниковым подростом представляли собой территорию 80 м², огороженную звероводческой сеткой и разделенную на 4 отсека. Ежи строили гнезда из сена в укрытиях, углубленных в землю на 30–40 см. Период наблюдений охватывал около 6 мес спячки и один-два месяца после выхода из нее. Кормом служил куриный фарш, смешанный с сырым яйцом. Вода была доступна ad lib. Контроль за температурой среды осуществляли термонакопителями iButton серии DS 1921 и Петровского с периодичностью наблюдения 2 ра-

Таблица 1. Показатели зимней спячки белогрудых ежей

Номер животного/пол	Дата начала спячки	Дата окончания	Продолжительность спячки, сут	Число баутов	Масса тела ежей перед спячкой, г
75/самка	31.10.2011	6.03.2012	127	20	1004
1536/самец	8.09.2017	14.04.2018	187	33	1250
1538/самка	8.09.2017	9.04.2018	182	44	1520
1541/самец	10.9.2017	14.03.2018	185	23	1480
1533/самка	7.09.2017	13.04.2018	103	36	1153
1540/самец	8.09.2017	23.03.2018	196	27	805
1532/самец	22.09.2017	21.03.2018	180	23	990
1539/самец	6.09.2017	13.04.2018	188	44	1350
1494/самец	5.09.2017	15.04.2018	190	32	878
1493/самец	23.09.2017	17.03.2018	175	25	630
1531/самка	4.09.2017	2.04.2018	210	29	850
1534/самка	10.09.2017	28.03.2018	199	31	870
1472/самка	20.09.2017	27.03.2018	188	24	780
1553/самец	20.09.2017	27.03.2018	188	24	1460
<i>n</i> = 14			178 ± 8	29 ± 2	

за в час, установленными как в искусственной норе без животного, так и в помещении вивария.

За самкой № 50 наблюдали с 9 октября до 26 апреля с помощью камеры “Videotech”, с датчиком движения и записью в течение 10 с после каждого включения.

При расчете бюджета времени зимней спячки мы использовали принятое Хатом с соавторами (Hut et al., 2002) деление на пассивный период — гипотермию (оцепенение), в которое входило время остывания зверька плюс время нахождения зверька в спячке, и активный период — пробуждение, в которое входило время, затрачиваемое зверьком на саморазогревание и нормотермию. Начало периода гипотермии (остывание) считали с момента, когда температура тела начинала устойчиво понижаться не менее чем на 0.05°C за 20 мин. Началом периода нормотермии (разогрев) считали момент, когда возникала тенденция устойчивого повышения температуры тела со скоростью не менее 0.05°C за 20 мин. В описательной статистике использовали среднее ± ошибку среднего. Сравнения проводили однофакторным дисперсионным анализом (ANOVA) или гнездовым дисперсионным анализом (nested-design ANOVA) с пост-хок (post-hoc) анализом. Корреляции считали по непараметрическому критерию Спирмена.

Зависимость продолжительности гибернации от температуры тела проводили на 10 особях. В 261 периоде гипотермии была проанализирована длительность пребывания животных при температуре тела в диапазоне от 1 до 22°C с шагом через один градус.

Взаимозависимость продолжительности гибернации и температуры среды рассчитывали в период “глубокой спячки” с ноября по март. Для 10 особей было проанализировано 169 периодов гипотермии при температуре среды от 5 до минус 5°C. Для каждого периода гипотермии рассчитывали его продолжительность и среднюю температуру среды за тот же интервал.

Работу с животными проводили согласно рекомендациям национального стандарта по принципам надлежащей лабораторной практики Российской Федерации ГОСТ 3 53434-2009. Кроме того, на указанные исследования было получено положительное заключение этической комиссии ИПЭЭ РАН № 14 от 15.01.2018 г.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Зимняя спячка белогрудых ежей начиналась в сентябре–октябре (табл. 1). Общая продолжительность сезона спячки от 103 до 210 сут. Во время спячки отмечены периодические пробуждения, во время которых зверьки разогревались до 32–34°C.

Короткий цикл спячки белогрудого ежа, включающий оцепенение и пробуждение (баут, от англ. bout — период), имеет четыре составляющие: остывание (впадение в спячку), период гипотермии (основная часть баута), пробуждение (саморазогревание) и нормотермию (рис. 1).

Остывание ежа при залегании в спячку длится от 4 до 71 ч (27.1 ± 0.4 , $n = 445$), при этом скорость снижения температуры составляет в среднем $1.04 \pm 0.01^\circ\text{C}$ в час. Снижение температуры тела

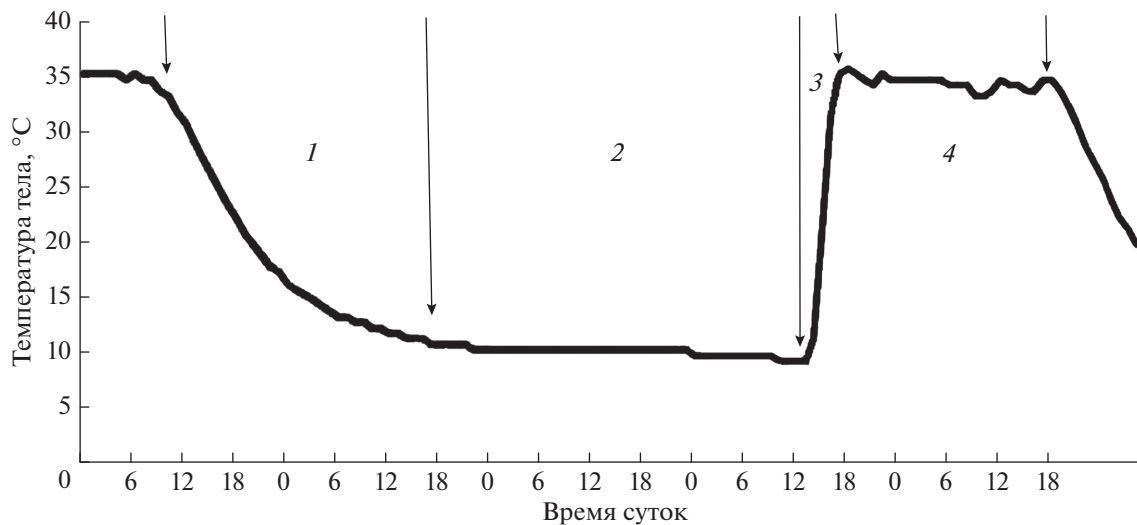


Рис. 1. Баут сна ежа: 1 – остывание, 2 – сон, 3 – разогрев, 4 – нормотермия.

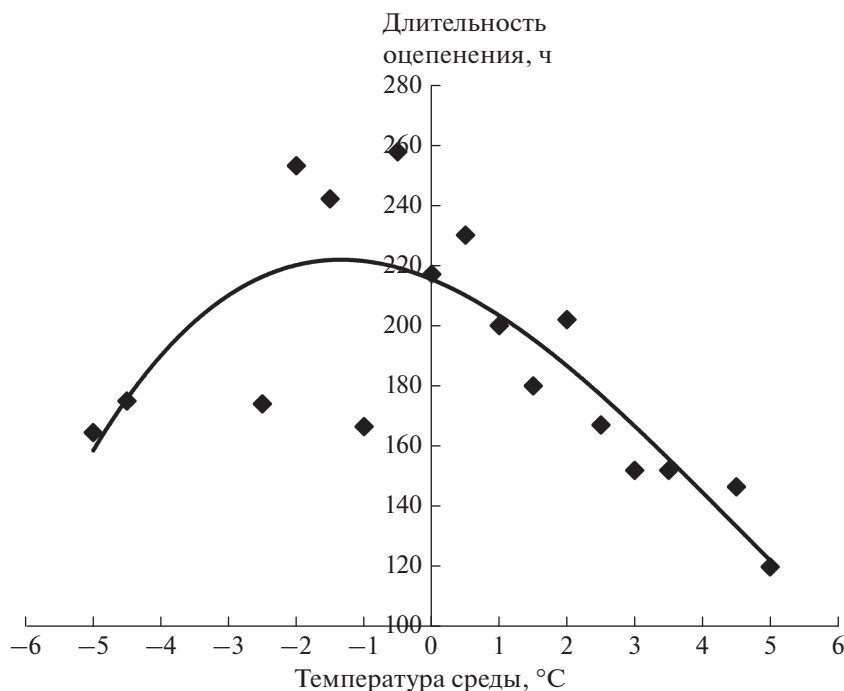


Рис. 2. Зависимость продолжительности периодов гипотермии от температуры среды у белогрудого ежа в спячке (усредненные данные по 10 особям).

при залегании в спячку является процессом пассивным. Это подтверждается наличием достоверной обратнoзависимой корреляция скорости снижения температуры тела с температурой окружающей среды ($R = -0.40$, $n = 274$, $p < 0.001$).

Длительность периодов гипотермии на протяжении зимней спячки варьировала от нескольких часов до 17 сут, в среднем 4.7 ± 0.2 ($n = 445$) сут. Чем ниже была внешняя температура, тем дольше

были периоды гипотермии ($R = -0.32$, $n = 274$, $p < 0.001$; рис. 2). Однако последние становились короче при температуре ниже минус 3°C .

Как видно из рис. 3, длительность интервалов гипотермии положительно коррелирует с температурой тела подопытных животных.

Температура тела ежей в состоянии гипотермии составляла в среднем $6.3 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$ ($n = 14$). Температура тела зверька в этот период изменя-

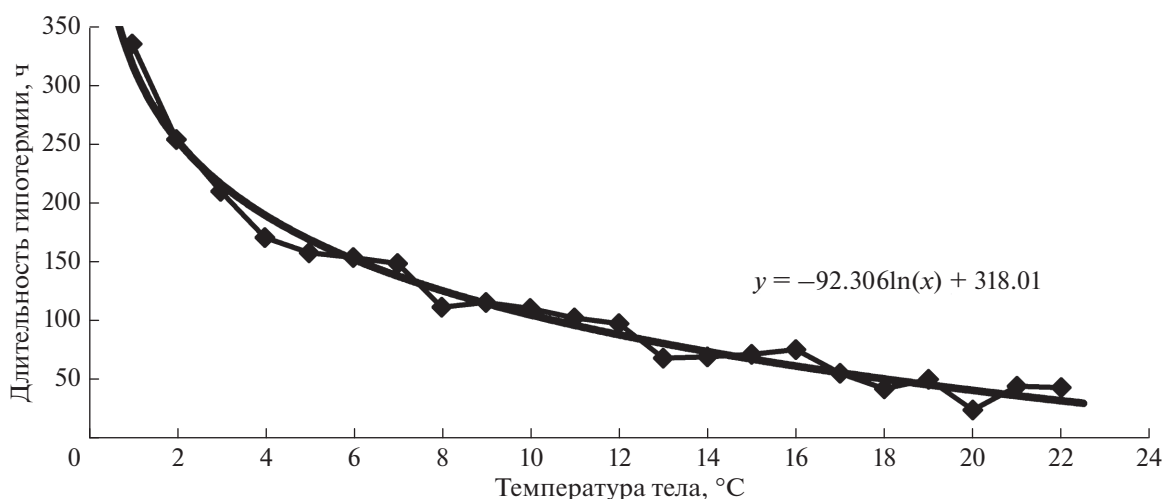


Рис. 3. Зависимость длительности периодов гипотермии от температуры тела у белогрудого ежа в период зимней спячки (усредненные данные по 10 особям).

лась от -1.5 до 24°C и зависела от температуры окружающей среды ($R = 0.79$, $n = 274$, $p < 0.0001$, рис. 2; 4). При отсутствии снежного покрова и положительной температуре среды температура тела ежей была близка к температуре среды. При отрицательных околонулевых значениях температуры среды температура тела ежей опускалась до 1°C . При температуре среды минус 4 – 6°C и отсутствии плотного снежного покрова у белогрудых ежей зарегистрирована температура тела ниже 0°C . Такая температура тела в период “глубокой спячки” была зарегистрирована у восьми особей (табл. 2). Отрицательная температура в полости тела ежей могла поддерживаться на протяжении всего интервала гипотермии, и продолжительность такого состояния зависела от температуры внешней среды. У остальных животных температура тела в тот же период имела околонулевые значения. Наиболее низкая температура тела зарегистрирована у ежа № 1536 — в январе до минус 1.33°C , при которой зверек находился в оцепенении на протяжении 14.1 суток (табл. 2).

Разогрев тела ежей происходит относительно быстро в среднем за 5.4 ± 0.1 ч ($n = 445$). Скорость разогрева составляла в среднем $5.9 \pm 0.1^{\circ}\text{C}/\text{ч}$, и имела положительную корреляцию с температурой окружающей среды (Спирмен: $R = 0.22$, $n = 274$, $p = 0.001$). Показано, что ежи демонстрируют индивидуальные различия как в длительности ($F_{(13, 430)} = 15.38$, $p = 0.001$), так и в скорости разогрева ($F_{(13, 430)} = 22.92$, $p = 0.001$). При этом самки разогреваются в среднем с большей скоростью $6.5 \pm 0.2^{\circ}\text{C}/\text{ч}$, по сравнению с самцами — $5.7 \pm 0.1^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ ($F_{(1, 430)} = 24.27$, $p = 0.001$).

Период нормотермии составлял в среднем 16.8 ± 1.5 ч ($n = 431$). Температура тела в этот период была на уровне $34.7 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$. Общее относительное время пребывания ежей в состоянии разогревания и нормотермии составляло $16.4 \pm 1.5\%$ ($n = 14$) и имело индивидуальную изменчивость: от 8 до 27% ($F_{(13, 416)} = 2.91$, $p = 0.001$).

Сравнивая спячку ежей в условиях, приближенным к естественным (открытая вольера), и в

Таблица 2. Время пребывания белогрудых ежей в гипотермии с температурой тела ниже нуля

Номер животного/пол	Минимальная температура	Время, проведенное в спячке с температурой тела ниже 0°C , ч/сут
1472/самка	-0.79	219/9.13
1494/самец	-0.66	279/11.6
1532/самец	-0.075	5/0.2
1533/самка	-0.61	179.3/7.5
1536/самец	-1.33	547/22.8
1538/самец	-0.42	103.3/4.3
1541/самец	-0.37	49.3/2.05
1553/самец	-0.1	3/0.12

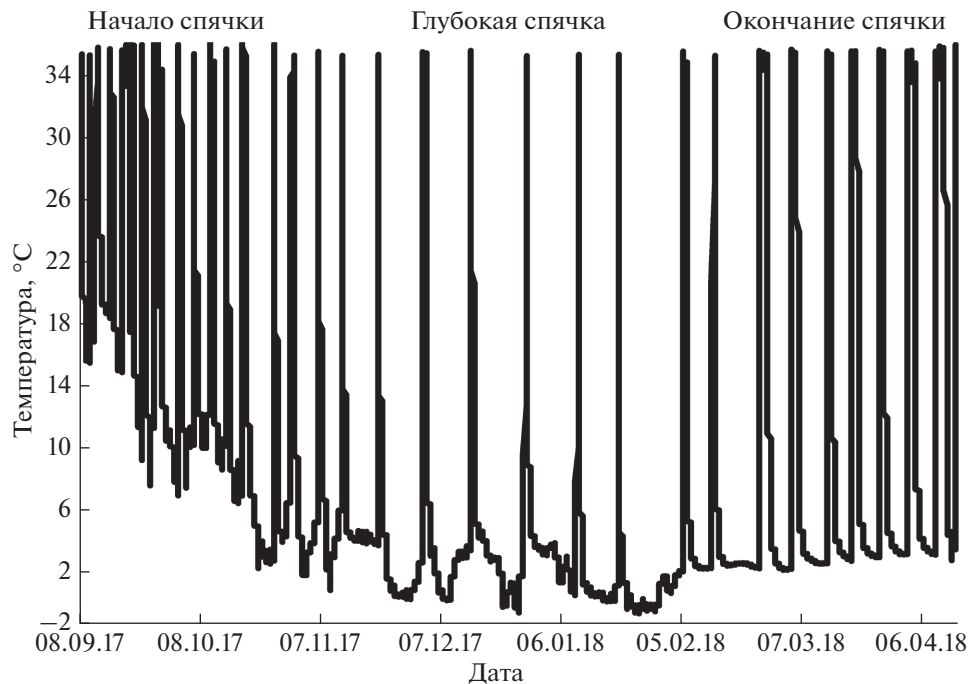


Рис. 4. Динамика температуры тела белогрудого ежа на протяжении сезона зимней спячки.

помещении, обнаружено только два достоверных различия в параметрах спячки. Скорость остывания ежей, зимующих в помещении ($0.9 \pm 0.1^\circ\text{C}$, $n = 6$), была ниже, чем особей, зимующих под снегом в вольере ($1.1 \pm 0.1^\circ\text{C}$, $n = 9$) ($F_{(1, 13)} = 5.74$, $p = 0.032$), а длительность фазы нормотермии была больше (21.7 ± 2.5 ч, $n = 6$, у зимующих в помещении, по сравнению с особями в вольерах (13.0 ± 1.9 ч, $n = 9$) ($F_{(1, 13)} = 7.91$, $p = 0.014$). Остальные показатели спячки между двумя группами животных достоверно не различались.

Сезонные особенности изменения параметров спячки классически вписываются в данные выше определения: начало спячки, глубокая спячка и окончание спячки (рис. 4 и 5). Начальный период спячки продолжался первые 2–2.5 мес и характеризовался относительно короткими периодами гипотермии, с продолжительными периодами нормотермии. С конца ноября периоды оцепенения увеличились и достигли максимальных значений в декабре–феврале. Окончание спячки характеризовалось уменьшением длительности гипотермных периодов, повышением температуры тела и увеличением относительной длительности активной фазы (рис. 5).

Анализ видеозаписи показал, что процесс подготовки к залеганию в спячку начался у самки № 50 17 ноября, когда она была активна в течение 2 ч, а затем около двух минут готовила гнездо. Первый баут был коротким — всего 2 сут, затем самка была активна 7 ч. С 19 ноября и по 24 марта

самка находилась в спячке, зарегистрировано 19 пробуждений с периодами гипотермии 4–8 сут. Во время пробуждений относительно высокую двигательную активность самка демонстрировала только в первые два периода нормотермии, когда самка покидала гнездо и поправляла его. В последующие периоды нормотермии видеочамера регистрировала потягивание и смену позы. Движения ежа были вялыми и замедленными. Общая продолжительность активности в каждое пробуждение была меньше 2 мин. В первые сутки после окончания спячки продолжительность активности была небольшая, около 5 ч, затем суточная активность полностью восстановилась примерно до 10 ч в сутки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Для переживания жестких условий зимы (иногда и жаркого лета) животные вырабатывают разнообразные адаптации. Некоторые виды переходят к подземному образу жизни, где сезонные изменения климата менее выражены. С переходом зимоспящих животных к норной жизни и ослаблением связей с поверхностью почвы число воздействующих на них внешних факторов, синхронизирующих эндогенные ритмы с экзогенными, значительно снижается. Исчезает, например, эффект фотопериодизма. Основными факторами, позволяющими синхронизировать эндогенные ритмы с сезонными изменениями внешней среды, остаются лишь температура, и, в меньшей

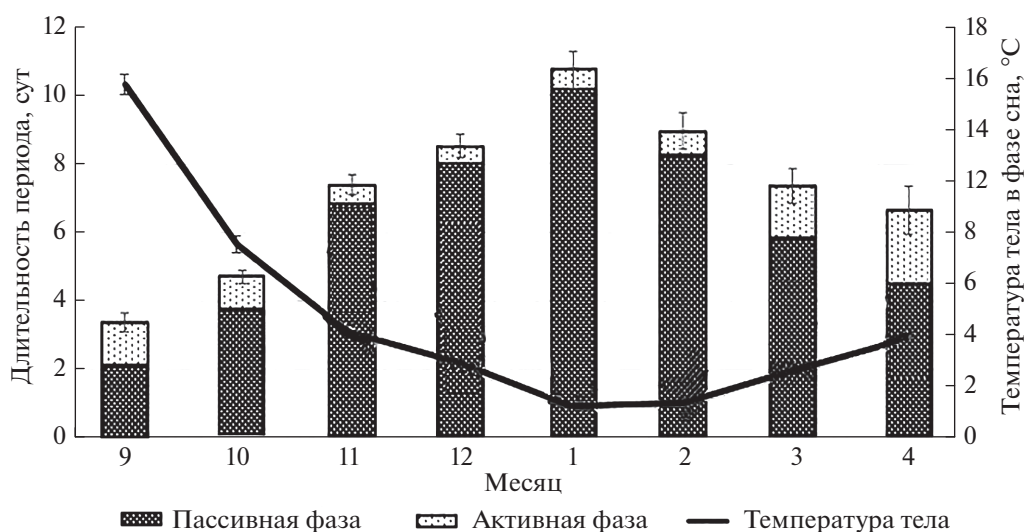


Рис. 5. Средняя длительность баутов и изменение температуры тела ежей во время спячки.

степени, атмосферное давление и влажность почвы (Ануфриев, 2008). Отдых и сон ежей проходит в гнездах. Летние гнезда или лежки являются, как правило, одноразовыми убежищами. Для зимней же спячки ежи строят более теплые гнезда (гибернакулы), часто заглубленные в землю норы или полу-норы (Данильченко, Рутовская, 2011). В северных широтах, где в течение зимы лежит высокий снежный покров, еж не имеет возможности поменять нору до выхода из спячки. Южнее ежи в течение зимы могут просыпаться и менять место сна (Haigh et al., 2012).

Зависимость продолжительности гипотермии от размеров и массы животных, даже в пределах одного вида, отмечалась ранее (French, 1985). А.И. Ануфриев (2005) показал, что во время спячки у трех видов беличьих (сибирский бурундук *Tamias sibiricus* (Laxmann 1769), арктический *Spermophilus parryi* (Richardson 1825) и длиннохвостый суслик *S. undulatus* (Pallas 1778)) время их пребывания в гипотермии составляет 94–95%. Бурундуки пробуждались чаще сусликов, но продолжительность пробуждений у них заметно короче, поэтому общее время нахождения в гипотермии у бурундуков и сусликов оказалось близким по абсолютной величине (Ануфриев, 2005). У ехидны *Tachyglossus aculeatus* (Shaw 1792), масса тела почти в 10 раз больше, чем у перечисленных выше грызунов, а время пребывания в гипотермии значительно меньше и составляет около 75% времени гибернации (Nicol, Andersen, 2000). У этого животного отсутствует бурый жир, и рост температуры тела при периодических спонтанных пробуждениях почти линейно и занимает длительный промежуток времени: 12 ч и более (Augee, Ealeu, 1968). Ежи занимают промежуточное положение между ехидной и зимоспящими семейства бели-

чьих, как по массе тела, так и по продолжительности пребывания в состоянии гипотермии — около 83.5%.

Известно, что у мелких млекопитающих во время зимней спячки наиболее энергозатратными являются пробуждения (Калабухов, 1985). Так, у длиннохвостого и арктического сусликов, сибирского бурундука и черношапочного сурка *Marmota camtschatica* (Pallas 1811), северных зимоспящих видов, продолжительность нормотермии в период спячки составляет от 2 до 7%, у рукокрылых семейства Vespertilionidae менее 2% (Ануфриев, 2008). У белогрудых ежей этот показатель оказался значительно выше и составлял от 8 до 27% времени зимней спячки. Ежи во время спячки не питаются, как и наземные беличьи. Мы можем отметить также похожие закономерности в формировании спячки: зависимость температуры тела и продолжительности гипотермии от температуры окружающей среды, более короткие бауты в начале и конце спячки. Несмотря на довольно длительный период нормотермии (чуть меньше суток), двигательная активность наблюдается при этом очень недолго, как правило, меньше 1 мин.

У европейских ежей в спячке при температуре окружающей среды 10°C, гипотермное состояние составляет 31%, против 81% при температуре среды 4° (Kristoffersson, Soivio, 1964). У всех белогрудых ежей наиболее продолжительные интервалы гипотермии отмечены в середине зимы, как раз в периоды с низкой положительной и отрицательной температурой тела, при минимальных температурах внешней среды. Наблюдение за спячкой европейских ежей при температуре среды минус 5°C показало, что потребление кислорода у них было в 22 раза выше, чем в спячке при плюс 4°C, а частота сердечных сокращений (ЧСС) соответ-

ственно была 22–24 уд/мин против 4–7 (Soivio et al., 1968).

У европейских ежей во время зимней спячки градиент температур “среда–животное” при положительной температуре среды, составлял 1°C и менее, у длиннохвостых и арктических сусликов при положительной температуре этот показатель обычно менее 1°C, при отрицательной температуре – возрастал (Ануфриев, 2008; Kristoffersson, Soivio, 1964). Среди многочисленной группы мелких зимоспящих млекопитающих известны только три вида семейства беличьи, представители которых способных находиться в состоянии зимней спячки с температурой тела ниже 0°C. Зимняя спячка длиннохвостого суслика с температурой тела до минус 2°C (в прямой кишке и внутрибрюшинно) отмечена в ряде работ (Ануфриев, 2008; Соломонов и др., 1987; Solomonov et al., 2010). Известно о спячке арктического суслика с температурой тела до минус 2.9°C (Barnes, 1989; Buck, Barnes, 2000). Недавно было установлено, что и черношапочный сурок на северо-востоке Сибири во время зимней спячки в периоды гипотермии способен поддерживать метаболизм при температурах тела около и даже ниже нуля градусов (Ануфриев и др., 2012). У длиннохвостых и арктических сусликов в спячке температура тела до минусовых значений опускалась при температуре окружающей среды минус 3–5°C, а минимальные значения, до минус 2°C – при минус 5–7°C. У черношапочного сурка температура в полости тела минус 1°C – при минус 8–10°C (Ануфриев, 2013). Отметим, что все перечисленные виды обитают в зоне холодного климата, с вечномёрзлым грунтом. Белогрудый еж (обитатель поясов умеренного и теплого климата) способен поддерживать метаболизм при температуре тела ниже нуля. Зимовка и спячка белогрудого ежа (в Московской области) проходит в диапазоне температуры примерно 10–15°C по абсолютным значениям. Она начинается в сентябре–октябре, когда температура почвы на горизонтах зимовочных гнезд имеет значение 6–8°C. На протяжении периода спячки, в наиболее холодные месяцы зимы температура на этих горизонтах может иметь значения ниже нуля с ноября по февраль, до минус 6–8°C (по материалам метеостанции № 2728, населенный пункт Павелец). У европейского ежа, спячка которого проходила при температуре среды до минус 5° температура тела ниже 0° не отмечена (Kristoffersson, Soivio, 1964; Soivio et al., 1968; Fowler, Racey, 1990).

Ранее на длиннохвостых сусликах было показано, что при периодических спонтанных пробуждениях процесс саморазогревания имеет сложный, многоступенчатый характер (Ануфриев, 2008). Продолжительность саморазогревания зависит от температурных условий спячки, начальной температуры и массы тела животных.

У бурундуков разогревание обычно происходит за 1–2 ч, у сусликов и сурков – не более чем за 4–6 ч, у летучих мышей – менее чем за 1 час. На двух видах сусликов и черношапочном сурке показано, что сначала температура тела поднимается медленно на 1–3°C в течение 4–6 ч, потом, еще в течение такого же времени резко – на 30–35°C. Графическая кривая саморазогревания белогрудых ежей совпадает с обнаруженной ранее у длиннохвостых сусликов и у ряда других зимоспящих видов (Hammel et al., 1968; Даудова, Ипатьева, 1968; Попова, 1979; Wang, 2011; Hut et al., 2002). Наблюдения за температурой тела и уровнем метаболизма пробудившихся сусликов показали, что и в периоды активного состояния между оцепенениями зверьки бодрствуют с пониженной температурой тела (Ануфриев, 2008), у белогрудых ежей в периоды пробуждения температура тела также не поднимается выше 34–35°C, что характерно и для летнего значения температуры тела. При залегании в спячку температура тела у ежей монотонно снижается, подобно остыванию физического тела, точно так же, как и у других видов мелких зимоспящих животных (Ануфриев, 2008).

Если уход в спячку, скорее всего, зависит не только от факторов внешней среды, но и от физиологической и эндокринной готовности организма, то выход из спячки в большей степени зависит от внешних условий. В средней полосе окончание спячки приурочено к установлению положительных температур (Кучерук, Карасева, 1980). В первую очередь, это связано, по нашему мнению, с таянием снегового покрова, который не позволяет ежам покидать свое убежище. В более южных районах, где снегового покрова нет или он держится недолго, ежи имеют возможность выходить из спячки в более ранние сроки (Haigh et al., 2012). То же мы можем сказать и об экспериментальных ежах, которые спали в помещении при температуре 0–10°C. Они вышли из спячки в марте – раньше, чем зверьки, спящие в естественных условиях под снежным покровом. С другой стороны, для мелких зимоспящих млекопитающих была выявлена зависимость продолжительности периодов гипотермии от температуры окружающей среды: при температурах от минус 4–5°C до 5–6°C отмечены наиболее продолжительные периоды оцепенения. Для длиннохвостых сусликов в этом же диапазоне температуры отмечен наиболее низкий уровень метаболизма (по потреблению кислорода) (Ануфриев, Ахременко, 1990). Изменения температуры в сторону положительных или отрицательных значений вызывали уменьшение продолжительности гипотермных периодов и нарастание уровня метаболизма. Сходная зависимость обнаружена для сибирского бурундука, арктического и европейского сусликов *S. citellus* (L. 1766), черношапочного и европейского сурков *Marmota bobak* (Statius

Müller 1776) в разных диапазонах температуры среды (Васильев, 1989; Buck, Barnes, 2000; Ortman, Heldmaier, 2000; Hut et al., 2002; Ануфриев, 2008). У белогрудого ежа также прослеживается зависимость продолжительности периодов спячки от температуры среды. С понижением температуры почвы, в местах зимовок зверьков, продолжительность периодов гипотермии постепенно нарастала и достигла максимальных значений в январе–феврале, в период температурного минимума в искусственных норах и виварии. В марте, с ростом температуры, продолжительность периодов гипотермии вновь уменьшилась (рис. 4, 5).

Температура среды определяет и температуру тела спящих животных. Зависимость продолжительности гипотермии от температуры тела в интервале температур от 2 до 22°C в спячке ранее была показана у золотистого суслика (*S. lateralis* Say 1823). В данном интервале с понижением температуры увеличивалась продолжительность периодов оцепенения, зависимость оказалась логарифмической (Twente, Twente, 1965; 1967). Сходная зависимость (в диапазоне температуры тела от 1–22°C) наблюдалась у белогрудых ежей и в наших экспериментах (рис. 3).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Зимняя спячка белогрудых ежей по основным характеристикам оказалась сходной с зимней спячкой грызунов и рукокрылых. У ежей действуют те же механизмы регуляции процессов спячки, которые свойственны ряду других видов мелких зимоспящих млекопитающих. Это позволяет белогрудым ежам в состоянии гипотермии поддерживать метаболизм с глубинной температурой тела до минус 1.3°C. Эта уникальная особенность, несомненно, является эволюционно приобретенным эколого-физиологическим механизмом адаптации к условиям среды, и служит дополнительным фактором, способствующим выживанию вида в сезонном климате.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках темы Государственного задания ИПЭЭ РАН “Экологические и эволюционные аспекты поведения и коммуникации животных” АААА-А18-118042690110-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ануфриев А.И., 2005. Ритмы зимней спячки мелких млекопитающих северо-востока Сибири // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных. Саранск: Мордовский ун-т. С. 18–20.

Ануфриев А.И., 2008. Механизмы зимней спячки мелких млекопитающих Якутии. Новосибирск: Издательство СО РАН. С. 1–157.

Ануфриев А.И., 2013. Экологические механизмы температурных адаптаций млекопитающих и зимующих птиц Якутии. Новосибирск: Издательство СО РАН. 220 с.

Ануфриев А.И., Ахременко А.К., 1990. Энергетическая стоимость зимней спячки длиннохвостого суслика // Экология. № 5. С. 68–72.

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

Бибииков Д.И., 1967. Горные сурки Средней Азии и Казахстана. М.: Наука. 198 с.

Бибииков Д.И., 1980. Географические особенности экологии. Сурки. Биоценотическое и практическое значение. М.: Наука. С. 50–69.

Бибииков Д.И., 1989. Сурки. М.: ВО Агропромиздат. 255 с.

Бибииков Д.И., Трухачев Н.К., Исакулов К.И., 1963. Наблюдения за спячкой серых сурков в условиях эксперимента // Известия Иркутского государственного научно-исследовательского противочумного института Сибири и Дальнего Востока. Иркутск. Т. 25. С. 248–257.

Бородулина Т.Л., Благосклонов К.Н., 1951. К биологии летяги (*Pteromys volans* L.) // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отд. Биологическое. Т. 56. № 6. С. 18–24.

Васильев В.Н., 1989. Экология зимней спячки черношапочного сурка (*Marmota camtschatica* P., 1811). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 22 с.

Гуреев А.А., 1979. Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 4. Вып. 2. Насекомоядные. Труды Зоологического Института АН СССР. Л.: Наука. С. 1–502.

Данильченко А.С., Рутовская М.В., 2011. Строение летних гнезд белогрудых ежей // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы междунар. совещания 1–4 февраля 2011 г. Москва. С. 138.

Даудова Г.М., Ипатьева Н.В., 1968. Влияние температуры среды на саморазогревание сусликов при пробуждении от зимней спячки // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 4. С. 348–354.

Жеребцова О.В., 1987. Морфологические особенности костно-мышечной системы ежовых (Mammalia, Erinaceidae). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 24 с.

Калабухов Н.И., 1956. Спячка животных. Харьков. 3-е изд. 269 с.

Калабухов Н.И., 1985. Спячка млекопитающих. М.: Наука. 264 с.

Кучерук В.В., Карасёва Е.В., 1980. Ежи // Итоги меченения млекопитающих. М.: Наука. С. 47–57.

Наумов Н.П., 1955. Экология животных. М.: Советская наука. 553 с.

Некипелов Н.В., 1958. Количество углекислого газа в зимних норах грызунов // Известия Иркутского государственного научно-исследовательского противочумного института Сибири и Дальнего Востока. Т. 19. С. 138–139.

- Некипелов Н.В., Пешков Б.И., 1958. Наблюдения над спячкой некоторых млекопитающих // Известия Иркутского государственного научно-исследовательского противочумного института Сибири и Дальнего Востока. Т. 20. С. 29–37.
- Огнев С.И., 1928. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. 1. Насекомоядные и летучие мыши. М.-Л.: Госиздат. 631 с.
- Пантелеев П.А., 1983. Биоэнергетика. М.: Наука. 268 с.
- Пауллер О.Ф., 1959. О зимней спячке длиннохвостого суслика и условиях перезимовки блох в его гнезде // Известия Иркутского государственного научно-исследовательского противочумного института Сибири и Дальнего Востока. Т. 21. С. 334–339.
- Петровский Д.В., Новиков Е.А., Мошкин М.П., 2008. Динамика температуры тела обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*, Rodentia, Cricetidae) в зимний период // Зоологический журнал. Т. 87. № 12. С. 1504–1508.
- Попова Н.К., 1979. Обмен веществ и терморегуляция // Экологическая физиология животных. Под ред. Слонима А.Д. М.-Л.: Наука. Ч. 1. С. 187–198.
- Соломонов Н.Г., Ахременко А.К., Ануфриев А.И., 1987. Динамика энергетических субстратов в тканях пробуждающихся сусликов // Механизмы зимней спячки. Пушино. С. 48–56.
- Соломонова Т.Н., 1992. Материалы по изучению зимней спячки сибирского бурундука // Эколого-физиологические характеристики природных гипометаболических состояний. Пушино: ПНЦ РАН. С. 57–65.
- Стрелков П.П., 1958. Материалы по зимовке летучих мышей в европейской части СССР // Труды Зоологического института АН СССР. М.-Л.: АН СССР. Т. 25. С. 255–304.
- Стрелков П.П., 1965. Зимовки летучих мышей (Chiroptera: Vespertilionidae) в средней и северной полосе Европейской части СССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 20 с.
- Темботова Ф.А., 1997. Ежи Кавказа. Нальчик: Изд-во КБНЦ РАН. С. 1–80.
- Ушакова М.В., Феоктистова Н.Ю., Петровский Д.В., Гуреева А.В., Найдено С.В., Суров А.В., 2010. Особенности зимней спячки хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859) из саратовского Заволжья // Поволжский экологический журнал. № 4. С. 415–422.
- Фильчагов А.В., 1988. Суточная активность и передвижения обыкновенных ежей по материалам индивидуального прослеживания // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отд. биологии. Т. 93. № 5. С. 38–49.
- Шилов И.А., 1985. Физиологическая экология животных. М.: Высшая школа. 328 с.
- Augee M.L., Ealeu E.N., 1968. Torpor of the echidna, *Tachyglossus aculeatus* // Journal of Mammalogy. V. 49. № 3. P. 446–464.
- Barnes B.M., 1989. Freeze avoidance in a mammal: body temperatures below 0°C in an Arctic hibernator // Science. V. 244. P. 1593–1595.
- Buck C.L., Barnes B.M., 1999. Annual cycle of body composition and hibernation in free-living arctic ground squirrels // Journal of Mammalogy. V. 80. P. 430–442.
- Buck C.L., Barnes B.M., 2000. Effects of ambient temperature on metabolic rate, respiratory quotient, and torpor in an arctic hibernator // The American Journal of Physiology – Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. V. 279. № 1. P. 255–262.
- Daan S., 1973. Periodicity of heterothermy in the garden dormouse, *Eliomys quercinus* (L.) // Netherlands Journal of Zoology. V. 23. P. 237–265.
- Dausmann K., Glos J., Ganzhorn J., Heldmaier G., 2004. Hibernation in a tropical primate // Nature. V. 429. P. 825–826.
- Dausmann K., Glos J., Ganzhorn J., Heldmaier G., 2005. Hibernation in the tropics: lessons from a primate // Journal of Comparative Physiology B. 175. P. 147–155. doi 10.1007/s00360-004-0470-0
- Fietz J., Dausmann K.H., 2007. Big is beautiful: fat storage and hibernation as a strategy to cope with marked seasonality in the fat-tailed dwarf lemur (*Cheirogaleus medius*) // New York, NY, US: Springer. P. 97–110.
- Fowler P.A., Racey P.A., 1990. Daily and seasonal cycles of body temperature and aspects of heterothermy in the hedgehog *Erinaceus europaeus* // Journal of Comparative Physiology B. 160. P. 299–307.
- French A.R., 1985. Allometries of the duration of torpid and euthermic intervals during mammalian hibernation: a test of the theory of metabolic control of the timing of changes in body temperature // Ibid. V. 156. P. 13–19.
- Geiser F., 1993. Metabolic rate reduction during hibernation // Life in the Cold: Ecological, Physiological and Molecular Mechanisms. Boulder, CO: Westview. P. 549–554.
- Hammel H., Dawson R.M., Abrams R.M., Anderson M.T., 1968. Total calorimetric measurement and *Citellus lateralis* in hibernating // Physiological zoology. V. 41. № 2. P. 217–222.
- Heldmaier G., Ortmann S., Elvert R., 2004. Natural hypometabolism during hibernation and daily torpor in mammals // Respiratory Physiology and Neurobiology. V. 141. № 3. P. 317–329.
- Haigh A., O’Riordan R., Butler F., 2012. Nesting behaviour and seasonal body mass changes in a rural Irish population of the Western hedgehog (*Erinaceus europaeus*) // Acta Theriologica. V. 57. № 4. P. 321–331. doi 10.1007/s13364-012-0080-2
- Hut R.A., Barnes B.M., Daan S., 2002. Body temperature patterns before, during, and after semi-natural hibernation in the European ground squirrel // Journal of Comparative Physiology B. V. 172. № 1. P. 47–58.
- Kristoffersson R., Soivio A., 1964. Studies on the periodicity of hibernation in the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.) I. A comparison of induced hypothermia in constant ambient temperatures of 4.5 // Annales Zoologici Fennici. V. 1. № 4. P. 370–372.
- Krystal A.D., Schopler B., Kobbe S., Williams C., Rakatondrainibe H., Yoder A.D., et al., 2013. The relationship of sleep with temperature and metabolic rate in a hibernating primate // PLoS One. 8: e69914. doi 10.1371/journal.pone.0069914.t001
- Mathews L.H., 1952. British Mammals. [The New Naturalist]. Collins. London. UK. P. 38–74.

- Morris P.A., 1997. The hedgehog. Mammals. Shire Natural History Series. P. 1–32.
- Mrosovsky N., 1971. Hibernation and the Hypothalamus. NY: Appleton-Century-Crofts. 288 p.
- Nicol S.C., Andersen N.A., 2000. Patterns of hibernation of echidnas in Tasmania // Life in the Cold (red. Heldmaier G., Klingensper M.). Berlin. P. 21–28.
- Ortmann S., Heldmaier G., 2000. Regulation of body temperature and energy requirements of hibernating Alpine marmots (*Marmota marmota*) // The American Journal of Physiology – Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. V. 278. № 3. P. 698–704.
- Prendergast B.J., Freeman D.A., Zucker I., Nelson R.J., 2002. Periodic arousal from hibernation is necessary for initiation of immune responses in ground squirrels // The American Journal of Physiology – Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. V. 282. P. 1054–1062.
- Reeve N.J., 1994. Hedgehogs. London: T. and A.D. Poyser. 313 p.
- Riber A.B., 2004. Overwintering of European hedgehogs *Erinaceus europaeus* in a Danish rural area // Acta theriologica. V. 49. № 2. P. 145–155.
- Soivio A., Tähti H., Kristoffersson R., 1968. Studies on the periodicity of hibernation in the hedgehog (*Erinaceus europaeus* L.) III. Hibernation in a constant ambient temperature of -5°C // Annales Zoologici Fennici. V. 5. № 2. P. 224–226.
- Solomonov N.G., Anufriev A.I., Solomonova T.N., 2010. Mechanisms of hibernation in small mammals of Yakutia // Cryobiology. V. 61. № 3. P. 397–397.
- Strijkstra A.M., Daan S., 1998. Dissimilarity of slow-wave activity enhancement by torpor and sleep deprivation in a hibernator // The American Journal of Physiology – Regulatory, Integrative and Comparative Physiology. V. 275. P. 1110–1117.
- Twente J.W., Twente J.A., 1965. Regulation of hibernation periods by temperature // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. V. 54. P. 1058–1061.
- Twente J.W., Twente J.A., 1967. Seasonal variation in the hibernating behaviour of *Citellus lateralis* // Mammalian hibernating 111. Edinburg; London: Oliver and Boyd. P. 47–63.
- Wang L.C.H., 1993. Neurochemical regulation of arousal from hibernation // Carey C. et al. (eds). Life in the cold. Ecological, physiological and molecular mechanisms. Boulder: Westview Press. P. 559–561.
- Wang L.C.H., 2011. Time patterns and metabolic rates of natural torpor in the Richardson ground squirrel // Canadian Journal of Zoology. V. 57. № 1. P. 149–155.
- Wollnik F., Schmidt B., 1995. Seasonal and daily rhythm of body temperature in the European hamsters (*Cricetus cricetus*) under semi-natural conditions // Journal of Comparative Physiology B. V. 165. P. 171–178.

THE DYNAMICS OF BODY TEMPERATURE OF THE EASTERN EUROPEAN HEDGEHOG (*ERINACEUS ROUMANICUS*) DURING WINTER HIBERNATION

M. V. Rutovskaya^{a, *}, M. E. Diatropov^b, E. V. Kuznetzova^a, A. I. Anufriev^c,
N. Y. Feoktistova^a and A. V. Surov^a

^aSevertsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071 Russia

^bResearch Institute of Human Morphology, Russian Academy of Sciences, Moscow 117418, Russia

^cInstitute for Biological Problems of the Cryolithozone, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Yakutsk 677980, Russia

*e-mail: desmana@yandex.ru

The dynamics of body temperature in the Eastern European hedgehog during hibernation is described. The average body temperature in autumn before hibernation is maintained at $34.3 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$. During hibernation the value averages $6.3 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$. The temperature declining down to -1.3°C is revealed for hedgehogs for the first time. Periodic normothermic phases each lasting less than a day were detected, as is typical of other hibernators. An active phase of hibernation (warming up and normothermia) takes $16.5 \pm 1.5\%$ of the total time of hibernation. Changes in body temperature in a passive phase (cooling and hibernation) correlate with the ambient temperature. A reliable negative correlation between the duration of bays and the body temperature is shown.

Keywords: hibernation, Eastern European hedgehog, body temperature, hibernation rhythms