

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ СИСТЕМАТИКИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ СИБИРСКОГО
ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

УДК 59.084

ПОЛИКАРПОВ
Иван Андреевич

**МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОКАЗАТЕЛЕЙ
ЭНЕРГООБМЕНА У КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (*Myodes rutilus* Pallas, 1779)**

03.02.04 – зоология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
Новиков Евгений Анатольевич

Новосибирск – 2017

Оглавление

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ.....	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	11
1.1. Эндокринно-метаболический ответ на стрессовое воздействие	11
1.2. Компоненты эндокринно-метаболической реакции на стресс	11
1.2.1. Основной обмен	11
1.2.2. Максимальный обмен.....	14
1.2.3. Корреляции между основным и максимальным обменом	16
1.2.4. Эндокринная составляющая реакции на стресс	16
1.2.5. Терморегуляция	18
1.2.6. Субстратное обеспечение метаболизма	19
1.3. Изменчивость эндокринно-метаболической реакции на стресс.....	23
1.3.1. Исследование изменчивости основного обмена.....	24
1.3.2. Изменчивость максимального обмена.....	29
1.3.3. Изменчивость адренокортикальной реакции на стресс.....	32
1.3.4. Изменчивость показателей термогенеза.....	40
1.3.5. Изменчивость субстратного обеспечения метаболизма	43
1.4. Красная полевка как модельный объект эколого-физиологических исследований	44
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	50
2.1. Районы исследования.....	50
2.1.1. Горная тайга.....	50
2.1.2. Лесопарк ННЦ	50
2.2. Сроки работ, методы отлова животных и их содержание в виварии	51
2.3. Измерение энергообмена.....	55
2.3.1. Основной обмен	55
2.3.2. Максимальный обмен	55
2.4. Сбор проб крови	57
2.5. Измерение концентрации кортикостерона в крови	57
2.6. Измерение содержания основных биоэнергетических субстратов в организме животных.....	58
2.6.1. Общее содержание жира в организме и весо-размерный индекс	58
2.6.2. Содержание гликогена в печени.....	59

2.6.3. Содержание глюкозы	59
2.7. Статистическая обработка данных	60
3.1. Динамика численности популяций красной полевки.....	61
3.2. Субстратное обеспечение метаболизма	63
3.2.1. Масса тела и упитанность полевок	63
3.2.2. Индекс содержания жира в организме.....	69
3.2.3. Содержание гликогена в печени.....	71
3.3. Эндокринно – метаболические показатели животных и их реакция на острое охлаждение.....	74
3.3.1. Фоновые значения эндокринно – метаболических показателей	74
3.3.1.1. Величина основного обмена	74
3.3.1.2. Базальные концентрации глюкокортикоидов	75
3.3.1.3. Фоновые концентрации глюкозы	76
3.3.2. Физиологические параметры реакции на тестовое охлаждение у животных из природных популяций	78
3.3.2.1. Метаболическая реакция на тестовое охлаждение	78
3.3.2.2. Адренкортикальная реакция на тестовое охлаждение.....	79
3.3.2.3. Содержание глюкозы в крови	81
3.3.2.4. Способность к поддержанию температурного гомеостаза.....	82
ГЛАВА 4. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ РЕАКЦИИ НА ТЕСТОВОЕ ОХЛАЖДЕНИЕ У КРАСНЫХ ПОЛЕВОК, РОЖДЕННЫХ В ЛАБОРАТОРИИ .	86
4.1. Фоновые значения показателей	86
4.2. Метаболическая реакция на холодовой стресс	88
4.3. Адренкортикальная реакция на стресс	90
4.4. Способность к поддержанию температурного гомеостаза.....	92
4.5. Сравнение физиологических показателей у красных полевок, отловленных в природе и выращенных в лаборатории	94
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	101
ВЫВОДЫ	107
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	108
СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ	143
ПРИЛОЖЕНИЕ	147

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность и степень разработанности темы исследования.

Численность популяций животных в природе варьирует в широких пределах. Низкая численность вида в конкретном местообитании может быть обусловлена самыми различными причинами, но чаще всего она бывает связана с недостатком пищи в сочетании с воздействием неблагоприятных факторов (стрессоров) абиотической (неоптимальные температуры) и биотической (конкуренция, хищничество и паразитизм) среды. Исходя из этого, неоптимальные для вида условия рассматриваются в экологии как «стрессовая» зона экологической ниши. Можно предполагать, что у животных из популяций, имеющих стабильно низкую численность, будут чаще обнаруживаться физиологические особенности, характерные для состояния хронического стресса (Шилов, 1977; Wingfield et al., 2011). Наиболее часто используемым показателем оценки стрессированности животных являются концентрации циркулирующих глюкокортикоидных гормонов в крови (McEwen, Wingfield, 2003; Korte et al., 2005; Romero et al., 2009). Во многих работах показано увеличение концентраций глюкокортикоидов у животных из популяций, обитающих на географической либо экологической периферии вида (Мошкин и др., 1989; Иванов и др., 2014; Creel et al., 2002; Thompson et al., 2010; Wasser et al., 2011). Однако данная тенденция далеко не однозначна (Silverin et al., 1997; Bonier et al., 2009). Отсутствие обратной зависимости между качеством местообитания и уровнем стрессированности может быть (помимо адекватности методов ее оценки) связано с рядом причин, таких как специфика преобладающих источников стресса (Ganem, 1990), выработка организменных и популяционных адаптаций, направленных на компенсацию стрессовых воздействий (Wingfield, Sapolsky, 2003; Boonstra, 2005), и неизбежная в природных популяциях индивидуальная изменчивость особей (Réale et al., 2010). Кроме того, в меняющихся условиях среды может оказаться проблематичной сама оценка степени оптимальности местообитания, особенно для популяций с выраженными колебаниями численности. Таким образом, безусловно актуальной является задача сравнительного анализа состояния

животных из популяций одного и того же вида, обитающих в экологически контрастных местообитаниях, по возможно более широкому кругу параметров, отражающих физиологический ответ организма на стрессирующие воздействия внешней среды. Для того чтобы выяснить, в какой мере наблюдаемые межпопуляционные различия связаны с адаптивными сдвигами значений регистрируемых параметров, в подобных работах целесообразно рассматривать не только отловленных либо протестированных в природе, но и родившихся и выращенных в контролируемых условиях (в лаборатории) особей. Поскольку физиологическое значение стресс-реакции состоит в обеспечении энергетическими и пластическими ресурсами систем организма, ответственных за поддержание гомеостаза (Tharp, 1975; Kraemer et al., 1993; Viru et al., 1994; Coleman et al., 1998; Malisch et al., 2006, 2008), ее конечные эффекты могут в значительной мере зависеть от уровня субстратного обеспечения метаболизма. Для бореальных животных, подверженных значительным и часто непредсказуемым колебаниям климатических параметров среды, одной из наиболее адекватных моделей для изучения реакции организма на средовые воздействия является острый холодовой стресс, превышающий гомеостатические возможности организма (Moshkin et al., 2002; Novikov et al., 2015). Помимо оценки гормональной реакции на стандартизованное стрессовое воздействие, данная методика позволяет оценить величину максимального обмена (как интегральный показатель метаболической реакции на стрессовое воздействие), а также – способность к поддержанию температурного гомеостаза как показатель эффективности терморегуляции. Данный подход широко апробирован в эколого-физиологических исследованиях на птицах и млекопитающих (Rosenman, Morrison, 1974; Koteja, 1986, 1987). Одним из требований к выбору объектов подобного исследования является возможность надежного определения положения популяции в экологической нише вида, с учетом того, что в малочисленных популяциях сложно получить репрезентативную выборку для сравнительного анализа с минимальным влиянием сезонных изменений физиологии организма.

Исходя из вышеперечисленных соображений, в качестве объекта исследования была выбрана красная полевка (*Myodes rutilus*) – фоновый вид грызунов в лесных и лесостепных сообществах Западной Сибири (Юдин и др., 1979; Литвинов и др., 2007). Лесные полевки являются одним из модельных объектов популяционных (Кошкина, 1957; Кошкина, Коротков, 1975; Vujalska 1973, 1983; Hansson, Henttonen, 1985; Vujalska et al., 1994) и эколого-физиологических (Башенина, 1977; Koteja, Weiner, 1993) исследований. В частности, для популяций видов этого рода, обитающих в оптимальных условиях, характерны отчетливо выраженные плотностно-зависимые механизмы регуляции и, прежде всего, подавление полового созревания сеголеток в годы высокой численности (Кошкина, Коротков, 1975). Для сравнительного анализа были выбраны две популяции, одна из которых обитает в тайге Северо-Восточного Алтая, в долине Телецкого озера, другая в лесопарковой зоне Новосибирского Научного Центра (ННЦ). Тайга южной Сибири является экологическим оптимумом ареала красной полевки, здесь данный вид является фоновым и достигает стабильно высокой численности (Кошкина, Коротков, 1975; Юдин и др., 1979). Популяция лесопарка ННЦ, имеет в целом более низкую численность, подверженную значительным сезонным и межгодовым колебаниям (Панов, 2001; 2010) и, судя по особенностям популяционной динамики, находится в неоптимальных для вида условиях (Новиков и др., 2012). Выбор места работы определялся расположением опорных баз Института Систематики и Экологии СО РАН (окрестности с. Артыбаш, Турочакского района, республики Алтай и окрестности Новосибирского Академгородка). Работа в условиях полевых стационаров позволяет осуществлять многолетние экспериментальные исследования.

В качестве рабочей гипотезы, мы предположили, что в популяции ННЦ, обитающей в неоптимальных для вида условиях животные будут более стрессированы, чем в горной тайге – в условиях экологического оптимума. Это может приводить к снижению величины реакции на острое стрессовое воздействие (Sokolova, 2013). Вместе с тем, благодаря выработке организменных

и/или популяционных адаптаций, величина метаболической и терморегуляторной реакции на холодовой стресс в неоптимальных для вида условиях может оказаться выше, чем в оптимальных.

Целью нашей работы стало выявление особенностей адренокортикальной, метаболической и терморегуляторной реакции на стресс в популяции красной полевки, обитающей в неоптимальных условиях по сравнению с оптимальными.

Для осуществления данной цели были поставлены **задачи** оценки, сопоставления и выяснения причин изменений следующих физиологических показателей:

1. Количество депонированных в организме метаболических субстратов;
2. Величина эндокринно-метаболической реакции на модельный стрессор – острое охлаждение;
3. Способность животных к поддержанию температурного гомеостаза в условиях острого охлаждения.

Новизна и научная значимость работы. В предлагаемой работе впервые проведена оценка сопряженной изменчивости адренокортикальной и биоэнергетической реакции на острый стресс в популяциях одного вида животных, различающихся по условиям обитания и относительной численности. В результате проведенных исследований установлено, что обитание в неоптимальных для вида условиях приводит к устойчивому повышению функциональной активности гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы (ГГНС), однако выработка специфических адаптаций, направленных на увеличение резервных возможностей организма, может компенсировать негативные эффекты неблагоприятных факторов внешней среды. Отсутствие межпопуляционных различий по показателям, отражающим ресурсную обеспеченность метаболизма, свидетельствует о том, что дефицит энергосубстратов, в данном случае, не является фактором, ограничивающим численность популяции. Тот факт, что полученные результаты хорошо воспроизвелись при изучении животных, родившихся в лабораторных условиях, показывает, что наблюдаемые межпопуляционные различия связаны с отбором на

устойчивость к действию неблагоприятных факторов внешней среды. Предлагаемый подход открывает широкие возможности для оценки состояния природных популяций животных.

Практическая значимость работы определяется возможностью использования ее результатов в биомедицинских исследованиях и при планировании мероприятий по охране редких и исчезающих видов животных. Кроме того, красные полевки являются переносчиком ряда природно-очаговых инфекций, поэтому оценка состояния отдельных особей и популяции в целом очень важна для понимания эпидемиологической обстановки в регионе.

Положения, выносимые на защиту.

1. У красной полевки обитание в неоптимальных для вида условиях, сопряженное с увеличением функциональной нагрузки на адренокортикальную систему, приводит к увеличению стрессированности и уменьшению величины реакции на острые физические стрессоры.

2. Одним из компенсаторных механизмов является адаптивное увеличение максимального обмена и способности к поддержанию температурного гомеостаза.

Степень достоверности результатов и апробация работы. Для определения достоверности результатов работы использованы современные методы отлова мелких грызунов и анализа изучаемых у них параметров. Методическая база, использованная для проведения исследований, соответствует поставленным задачам. Для статистической обработки полученного материала применены корректные статистические методы анализа. Методы, использованные для проведения исследований, адекватны поставленным нами задачам.

Материалы и основные положения диссертации были представлены на Международной научной студенческой конференции (Новосибирск, 2011, 2013, 2016), Международной экологической студенческой конференции «Экология России и сопредельных территорий» (Новосибирск, 2012), Международном совещании IX Съезд Териологического общества при РАН (Москва, 2011), IV Международной научно-практической конференции "Высокие технологии,

фундаментальные и прикладные исследования в физиологии, медицине, фармакологии" (Санкт-Петербург, 2012), Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы современной териологии» (Новосибирск, 2012), Международного симпозиума: «Экологические проблемы животных и человека» (Новосибирск, 2013), Международной научной конференции «Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии» (Томск, 2013), XIII Международной научно-практической экологической конференции «Биоразнообразие и устойчивость живых систем» (Белгород, 2014), Всероссийской конференции с международным участием «Биогеосистемная экология и эволюционная биогеография» (Новосибирск, 2015), Международном совещании «Териофауна России сопредельных территорий» (Москва, 2016), II Международная научная конференция «Популяционная экология животных» (Томск, 2016)

Публикации. По результатам исследований опубликовано 17 работ, в том числе две статьи в журналах из перечня ВАК по специальности «Зоология».

Структура и объём диссертации.

Работа состоит из введения, литературного обзора, описания материалов и методов, двух глав собственных результатов, заключения, выводов и списка использованной литературы (55 отечественных и 283 зарубежных источника). Объем работы составляет 149 страниц машинописного текста (из них 3 страницы приложения) и включает 12 таблиц (из них 3 в приложении) и 38 рисунков.

Благодарности. Автор выражает благодарность научному руководителю, доктору биологических наук Новикову Евгению Анатольевичу за руководство научной работой, поддержку и помощь в написании диссертации, кандидату биологических наук Кондратюк Екатерине Юрьевне за помощь в проведении экспериментальной части исследований, кандидату биологических наук Петровскому Дмитрию Валериановичу за помощь в работе с приборной и методической частью, кандидату биологических наук Панову Виктору Васильевичу за помощь в сборе экспериментального материала, ведущему

инженеру Титовой Татьяне Владимировне за помощь в содержании и разведении мелких грызунов в лабораторных условиях и всему коллективу лаборатории структуры и динамики популяций животных ИСиЭЖ СО РАН.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Эндокринно-метаболический ответ на стрессовое воздействие

1.2. Компоненты эндокринно-метаболической реакции на стресс

Реакция животных на стрессовые воздействия зависит от текущего состояния организма, показателями которого являются фоновые значения таких физиологических параметров, как уровень основного обмена, температура тела, функциональная активность ГГНС и количество депонированных в организме метаболических субстратов. Кроме того, для обеспечения эффективного ответа на стрессовые воздействия организм должен обладать достаточной нормой реакции, которая обеспечивается резервными возможностями метаболизма. Так, например, холодостойкость теплокровных животных складывается из многих факторов, в числе которых – высокий уровень максимального обмена и высокая реактивность адreno-кортикальной системы (Мошкин и др., 1999, Rosenmann et al., 1975). Далее будут рассмотрены факторы, определяющие изменчивость физиологических параметров, обеспечивающих адаптацию животных к существованию в условиях среды, отличающихся от оптимальных.

1.2.1. Основной обмен

Поддержание жизнедеятельности у млекопитающих складывается из затрат на основной (базальный) обмен (basal metabolic rate, BMR), затрат на мышечную работу и терморегуляцию (Слоним, 1982; Шмидт-Ниельсен, 1982).

У теплокровных животных 30-80% суточного энергообмена составляет основной обмен (Vlaxter, 1989), который представляет собой сумму энергозатрат метаболически-активных органов. Кроме сердца и кишечника, совершающих механическую работу, внутренние органы затрачивают энергию, главным образом, на процессы биосинтеза и активного трансмембранного транспорта (Hochachka, Somero, 1980). Энергетическое обеспечение этих процессов в аэробных условиях осуществляется за счет АТФ, синтезирующегося в процессе

окислительного фосфорилирования в митохондриях клеток (Ernster, Schatz, 1981). Таким образом, на организменном уровне, основной обмен представляет собой суммарную величину митохондриального дыхания тканей. Локомоторная мускулатура в условиях покоя имеет очень низкий уровень потребления кислорода и АТФ, внося очень небольшой вклад в основной обмен (McArdle, et al., 2010). При физической нагрузке значительно увеличиваются энергозатраты на работу двигательной мускулатуры, которая может утилизировать до 90% от всего потребляемого организмом кислорода (Weibel, 2002).

Измерение основного обмена у животных требует соблюдения строгих условий: измерение должно производиться в термонеutralной зоне, натощак, в условиях покоя (McNab, 1997). Такие требования выдвигаются потому, что вклад работы перистальтики мышц кишечника, а также внутренних органов, участвующих в переваривании пищи, невозможно оценить, и этот вклад может сильно варьировать между измеряемыми животными (McNab, 1997). Также, когда гомойотермные животные покидают термонеutralную зону, у них возрастают расходы на терморегуляцию, что может включать в себя дрожь, бессознательное напряжение мышц в условиях гипотермии, повышенное потоотделение, учащенное дыхание в условиях гипертермии (Слоним, 1982), что также вносит вклад в повышение интенсивности обмена. Энергообмен в термонеutralной зоне в настоящий момент оценен для многих видов животных (Башенина, 1977). Тем не менее, очевидно, что величина энергообмена, регистрируемая в термонеutralной зоне, будет зависеть от особенностей экспериментального протокола и состояния животного (наполненность кишечника, мышечный тонус и т.д.). Поэтому на практике, особенно в экспериментальных работах с животными, отловленными в природе, используются, обычно, такие показатели как стандартный обмен (SMR) или обмен покоя (resting metabolic rate, RMR). Измеренные в термонеutralной зоне, они, как правило, несколько превышают основной обмен, но хорошо коррелируют с ним (McNab, 1997).

При измерении интенсивности основного обмена необходимо также учитывать циркадные и ультрадианные ритмы физиологических процессов

организма. У наземных мелких млекопитающих активность, а вместе с ней и интенсивность энергообмена, возрастают в темное время суток и каждые 2-3 часа дневного времени. Наиболее низкая активность наблюдается, как правило, в течение двух часов после восхода солнца (Halle, 2006).

Измерение уровня обмена веществ можно проводить разными способами. Это может быть разность между энергетической ценностью потребленной пищи и энергетической ценностью экскретов. При таком способе важно постоянство состава организма, поэтому он не подходит при работе с активно растущими животными или с животными, у которых меняется запас депонированных субстратов. Эта методика технически достаточно сложно осуществима, необходим длительный период измерений, а также нужно убедиться, что организм не претерпел изменений в размере и химическом составе. Другой способ основан на определении общей теплопродукции организма. В данном случае учитываются все использованные организмом субстраты, и этот метод является достаточно точным. Практически измерения производят, помещая животное в калориметр. Технически исполнение всей процедуры достаточно сложно реализуемо. Также, при расчете общей теплопродукции необходимо вводить поправки на нагрев потребляемой пищи, испарение воды и т.п. Кроме того, если животное производит работу, не переходящую в тепло, эта работа должна быть добавлена к величине теплопродукции. Третий способ определения скорости метаболизма основан на измерении потребления кислорода, поскольку именно кислород участвует в окислительных процессах организма. Главным условием должно быть отсутствие либо незначительность анаэробного обмена (Шмидт-Ниельсен, 1982).

Также описан и применяется метод с использованием дважды меченой воды D_2O^{18} для измерения общего производства CO_2 у интактных животных. Метод основан на том, что кислород в выдыхаемом CO_2 и кислород воды организма находится в изотопном равновесии друг с другом (Lifson et al., 1949). Метод позволяет определять общий объем CO_2 (и, следовательно, оценку расхода энергии) в течение длительных периодов времени путем изотопного анализа

образцов крови до и после введения дважды меченной воды (Lifson et al., 1955, Lifson, McClintock, 1966). Метод является достаточно точным, но дорогостоящим т.к. включает необходимость использования дважды меченной воды и специальной аппаратуры для анализа проб крови. Кроме того, данный метод не позволяет оценивать краткосрочные изменения интенсивности метаболизма, которые происходят в организме в ответ на действие острых стрессоров.

1.2.2. Максимальный обмен

Верхний предел интенсивности метаболизма (maximal metabolic rate, MMR) определяется, прежде всего, возможностями кислородного обеспечения тканей (Weibel et al., 1991; Weibel, 2000). Лимитирующим звеном здесь является, скорее всего, не легочная диффузия (Lechner, 1978), которая способна обеспечить организм кислородом в достаточном количестве, а сердечно-сосудистая система (Bennett, 1980; di Prampero, 1985; Wagner, 1993; Jones, 1998).

В качестве показателя верхнего предела интенсивности метаболизма обычно используют максимальное потребление кислорода (maximal oxygen consumption, МОС), которого животное может достичь при физической нагрузке (Hart, 1971; Wagner, 1996; Weibel et al., 1996). Как показывают прямые измерения, МОС является устойчивой и воспроизводимой характеристикой, отражающей индивидуальные особенности организма (Hayes, Chappell, 1990). Диапазон между максимальной интенсивностью метаболизма и его базальным уровнем представляет собой метаболический резерв, величина которого определяет уровень текущих затрат и возможность выделения дополнительных ресурсов на те или иные формы жизнедеятельности. Поскольку энергетическая стоимость всех форм двигательной активности (бег, плавание, полет) значительно ниже максимальной интенсивности метаболизма, в природе животные достигают ее достаточно редко (Suarez et al., 2004). Данные разных авторов, обобщенные П. А. Пантелеевым, показывают, что при тяжелой физической работе (рытье или бег) интенсивность метаболизма мелких млекопитающих увеличивается в 1,5-3 раза по сравнению с покоем (Пантелеев, 1983), что значительно ниже предельных

возможностей метаболизма. Тем не менее, предельный уровень метаболизма обусловлен экологически и подвержен действию естественного отбора (Garland et al., 1990; Garland, Carter, 1994). В частности, считается, что высокие значения максимального обмена могут давать животным преимущества за счет обеспечения высокой активности или терморегуляции (Chappell, Snyder, 1984; Hayes, 1989). Коррелятивные связи систем доставки, высвобождения и утилизации кислорода позволяют поддерживать интенсивность обмена, необходимую для обеспечения функций организма с учетом ограничений, накладываемых параметрами окружающей среды (Weibel et al., 1984; Weibel, 1991).

Кроме физических нагрузок, высокий максимальный обмен играет ключевую роль при адаптации животных к холоду. Хорошо известно что, у мелких млекопитающих наиболее значимую часть энергобюджета составляет терморегуляция (Калабухов, 1950; Пантелеев, 1983). Поэтому для определения предельной интенсивности метаболизма в экологических исследованиях предпочтительнее использовать показатели холодного обмена (Rezende et al., 2004). Острое охлаждение, вплоть до уровня, при котором гомеостатические возможности организма оказываются исчерпанными, является наиболее адекватной моделью для изучения изменчивости эндокринно-метаболической реакции на стрессы, с которыми животные данной экологической группы сталкиваются в природе (Rosenmann, Morrison, 1974; Moshkin et al., 2002). При измерении потребления кислорода в респирометре Калабухова-Скворцова закрытого типа (Górecki, 1975), с использованием гелий-кислородной смеси (80:20) (Rosenmann, Morrison 1974; Wang, 1980) можно добиться индукции максимального термогенеза у птиц и млекопитающих с массой тела до 2 кг. (Koteja, 1987). Поскольку теплопроводность гелия примерно в шесть раз больше теплопроводности азота, эксперимент можно проводить при положительных температурах.

1.2.3. Корреляции между основным и максимальным обменом

Вопрос о связи между уровнем базального и максимального обмена до сих пор остается открытым. Предположения о корреляции между этими параметрами высказывались многими авторами (McNab, 1980; Bennett, Ruben, 1979; Hayes, Garland, 1995) и, в частности, использовались для объяснения эволюции эндотермии. Была разработана модель «аэробной емкости» (aerobic capacity), которая предполагает, что способность поддерживать энергообмен на высоком уровне способствует повышению выживаемости и приспособленности за счет лучшего избегания хищников, поимки жертв и других характеристик, связанных с аэробной производительностью. Действие отбора, направленного на развитие эндотермии, приводит к повышению интенсивности метаболизма (Taigen, 1983; Rough, Andrews, 1984). А. Беннет и Дж. Рубен (Bennett, Ruben, 1979) предположили, что отбор на высокую аэробную производительность косвенно способствует повышению уровня основного обмена, поскольку последний включает энергозатраты, требуемые для функционирования соответствующих физиологических механизмов. Основным допущением этой модели является функциональная связь между аэробной производительностью и основным обменом (BMR). Корреляция между этими показателями была обнаружена, например, у броненосцев (Voily, 2002) и лабораторных мышей (Dohm et al., 2001). Однако в большинстве случаев на внутривидовом уровне однозначной зависимости между аэробной производительностью и основным обменом (BMR) выявить не удастся (Hayes, Garland, 1995). При межвидовых сопоставлениях корреляция между уровнем базального и максимального обмена четко прослеживается у амфибий (Taigen, 1983), но отсутствует у рептилий (Rough, Andrews, 1984) и млекопитающих (Koteja, 1987).

1.2.4. Эндокринная составляющая реакции на стресс

Гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковая система (ГГНС) имеет важное значение в регуляции энергетического метаболизма, и, в частности, обеспечивает адекватную реакцию организма на стрессоры, включая повышение доступности

энергии во время физической нагрузки. Кроме того, глюкокортикоиды действуют непосредственно на центральную нервную систему и влияют на поведение, включая локомоторную активность (Malisch et al., 2006).

Повышение энергообмена организма возможно благодаря совместной работе симпато-адреналовой и гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой систем (Sapolsky et al., 2000; Charmandari et al., 2005). Усиленная секреция катехоламинов мозговым слоем надпочечников при возбуждении симпатической нервной системы позволяет осуществлять практически мгновенный ответ (реакция борьбы или бегства), а активация ГГНС, результатом которой является повышение концентрации глюкокортикоидов, обеспечивает мощную и продолжительную реакцию на воздействие извне (Колпаков, 1980; Виру, 1981).

Энергомобилизующие и катаболические эффекты катехоламинов: учащение сердцебиения и дыхания, вазоконстрикция в органах брюшной полости, вазодилатация в мозге, стимуляция гликогенолиза и глюконеогенеза, повышение уровня глюкагона в крови, ускорение метаболизма в бурой жировой ткани, запуск липолиза и сокращение мышц (Tank, Wong, 2015), приводят к поступлению в кровь дополнительных энергетических субстратов – глюкозы и свободных жирных кислот (Панин, 1978). Одновременно, происходит повышение потребления кислорода тканями и минутного объема кровообращения, а также, под влиянием симпатической нервной системы, расширяются бронхи и повышается частота сердечных сокращений (Tank, Wong, 2015), что обеспечивает доставку субстратов в интенсивно работающие органы и ткани и их эффективное окисление.

Глюкокортикоиды являются важными регуляторами метаболизма, стимулирующими белковый катаболизм и повышение темпов глюконеогенеза в печени, оказывают потенцирующее действие на липолитические, кардиотонические и вазоконстрикторные эффекты катехоламинов. В периферических тканях они являются антагонистами инсулина и оказывают перmissive эффект на действие глюкагона и катехоламинов, стимулируя их калоригенные эффекты (Панин, 1978; Селезнев и др., 1981; Sapolsky et al., 2000).

На уровне организма эффекты глюкокортикоидов выражаются в поддержании сосудистого тонуса и регуляции водного обмена, повышении доступности энергосубстратов, перераспределении потока кровообращения (отток крови от органов, не вовлеченных в локомоцию), подавлении процесса пищеварения, подавлении роста, понижении болевой чувствительности и подавлении репродуктивной функции (Sapolsky et al., 2000). Кроме того, глюкокортикоиды влияют на иммунную функцию (Соловьев, 1994; Khansari et al., 1990; Zaleman et al., 1991; Goundasheva et al., 1994; Dhabhar, McEwen, 1996).

Инфузия кортизола здоровым людям приводит к дозо-зависимому повышению обмена покоя (Brillon et al., 1995; Tataranni et al., 1996). Гормон-индуцированное повышение интенсивности метаболизма сопровождается увеличением концентраций в крови глюкозы и свободных жирных кислот. Увеличение энергопотребления митохондриями связано с затратами на транскрипцию ДНК и повышенным уровнем активности цитохромоксидазы С в скелетных мышцах (VanItallie, 1992; Weber et al., 2002). При длительной физической нагрузке глюкокортикоиды также стимулируют высвобождение аминокислот из мышц. Хроническое повышение глюкокортикоидов может привести к потере мышечной ткани (Romero, Wikelski, 2001), но как острое, так и хроническое введение экзогенных глюкокортикоидов, увеличивает выносливость и аэробную производительность у мышей, собак и человека (Coleman et al., 1998).

Такая система позволяет оптимально реагировать на внешние воздействия, обеспечивая организм ресурсами для восстановления и поддержания гомеостаза (Филаретов и др., 1994). Однако при достаточно продолжительных по времени воздействиях свободные ресурсы организма могут оказаться исчерпанными. Следствием этого является угнетение отдельных систем организма (иммунной, репродуктивной) либо его общее истощение (Селье, 1960, 1972).

1.2.5. Терморегуляция

Терморегуляция является ключевой функцией поддержания гомеостаза у гомойотермных животных и представляет собой комплекс нейоэндокринных

реакций, направленных на поддержание температурного гомеостаза за счет баланса теплопродукции и теплопотерь. Последние зависят не только от массы и геометрии тела (Canals et al., 1989; Cooper, Geiser, 2008), но и от тонких морфологических адаптаций, таких как цвет меха (Vicca-Marques, Calegario-Marques, 1998), в совокупности влияющих на использование поведенческих реакций (Andrews, 1979). У гомойотермных животных способность к сохранению постоянной температуры тела в условиях снижения температуры среды зависит от мобилизации внутренних энергоресурсов организма (Хаскин, 1975; Якименко, 1984). Эти процессы сопровождаются повышением уровня глюкокортикоидов в крови (Колпаков и др., 1978; Панин, 1978; Виру, 1981; Huttunen, 1972). Так, линии мышей с высокой кортикостероидной реакцией на действие холода обладают большей способностью к поддержанию температурного гомеостаза, по сравнению с мышами низкорезактивных линий (Корякина, Попова, 1985; Корякина, 1985). У водяных полевок адренкортикальная реакция на холод также положительно коррелирует с их способностью к поддержанию температурного гомеостаза (Мошкин, 1989). У пяти видов мышевидных грызунов: трех видов хомяков (*Phodopus sungorus*, *P. campbelli*, и *P. roborovskii*), слепушонки обыкновенной (*Ellobius talpinus*) и рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) была показана корреляция между адренкортикальной реакцией и способностью к поддержанию температурного гомеостаза (Moshkin et al., 2002).

1.2.6. Субстратное обеспечение метаболизма

Энергетические субстраты, необходимые для ресурсного обеспечения метаболизма депонируются в организме животных преимущественно в виде гликогена и жировых запасов (Noshchka, Somero, 1980).

Большинство клеток млекопитающих хранят гликоген в качестве субстрата для производства глюкозо-6-фосфата как метаболического топлива для гликолиза. В печени гликоген, в основном, хранится в качестве депо глюкозы для энергетического обеспечения тканей. Как следствие, уровень печеночного гликогена значительно изменяется во времени. Предполагаемый вклад

гликогенолиза печени в суммарное производство глюкозы при голодании продолжительностью менее суток составляет 40 - 80% в зависимости от методики и дизайна эксперимента (Consoli et al., 1987; Rothman et al., 1991). При более длительном голодании запасы печеночного гликогена истощаются, а вклад глюконеогенеза становится преобладающим. Гликогенолиз в печени также объясняет увеличение продукции глюкозы в ответ на физиологический прирост глюкозагона в плазме в течение первых двух часов воздействия (Cherrington et al., 1981; Magnusson et al., 1995) или умеренную гипогликемию, индуцированную инсулином (Lecavalier et al., 1989). То, что глюконеогенез не может полностью компенсировать печеночный гликогенолиз, наглядно иллюстрируется кетотической гипогликемией, вызванной голоданием у лиц с генетическим дефицитом гликогенсинтазы в печени (Gitzelmann et al., 1996).

Активация синтеза гликогена в печени происходит при воздействии на клетки печени повышенных концентраций глюкозы и инсулина, а также под влиянием парасимпатической нервной системы (блуждающий нерв) (Pagliassotti, Cherrington, 1992; Pagliassotti et al., 1996). Исходные субстраты глюконеогенеза, такие как фруктоза и аминокислоты, также активируют синтез гликогена. Глюкокортикоиды, которые обеспечивают длительную защиту от стресса, с одной стороны, способствуют синтезу гликогена, с другой – активируют гликогенолиз в печени при острых стрессовых воздействиях (Bollen et al., 1998). Гликогенолиз активируется при действии таких факторов, как глюкогон, который действует через рецепторы, связанные с G-белком (Brechler et al., 1992; Robles-Flores et al., 1995), адреналин, работающий через α - и β -адренорецепторы (Van de Werve, Jeanrenaud 1987; Exton, 1987), простагландины и тромбоксаны, синтезируемые клетками Купфера (Iwai, Jungermann, 1987; Altin, Bygrave, 1988). Кроме этого, гликогенолиз индуцируется синаптическим высвобождением Ca^{2+} - агониста АТФ и норадреналина при стимуляции симпатического (чревного) нерва (De Wulf, Carton, 1981; Burnstock, 1986; Shimazu, 1987).

Изучая липидный обмен, Брукс и Мерсье разработали перекрестную концепцию как единую теорию для описания динамических изменений в

метаболизме субстрата в зависимости от пола, репродуктивного статуса, рациона питания, адаптации организма к нагрузкам в зависимости от их интенсивности и продолжительности (Brooks, Mercier, 1994). Основные принципы данной концепции отражены в следующих утверждениях: (1) основным энергосубстратом организма в состоянии покоя являются липиды; (2) во время воздействия на организм интенсивность нагрузки является основным фактором, определяющим выбор энергосубстрата; (3) по мере того как интенсивность потребления кислорода возрастает выше 45-65% от VO_{2max} , гликоген и глюкоза становятся основными энергосубстратами, тогда как использование в энергообмене липидов снижается; (4) длительные упражнения на выносливость, изменение диеты и количество депонированных субстратов могут изменять выбор субстрата во время нагрузки, но они играют второстепенную роль при интенсивной нагрузке; и (5) для корректного сравнения интенсивности обмена у особей разного возраста, пола и видов деятельности, значительно различающихся по скорости метаболизма, необходимо приведение данных к стандартным условиям с учетом общего потока энергии через организм (Noland, 2015).

В состоянии покоя в организме постоянно происходит липолиз жировой ткани, но 70% свободных жирных кислот (СЖК) повторно этерифицируются в пул триглицеридов жировых клеток (Wolfe et al., 1990). В течение первых 10-15 минут тренировки нередко наблюдается снижение концентраций СЖК в плазме за счет увеличения их потребления скелетными мышцами, что более заметно при высокой интенсивности упражнений (Romijn et al., 1993). После этого момента концентрация циркулирующих в крови СЖК постепенно нарастает из-за индуцированного физической нагрузкой β -адренергического влияния на жировую ткань, которое приводит к увеличению липолиза и снижению скорости повторной этерификации почти до 25% в течение первых 30 минут нагрузки с умеренной интенсивностью (Wolfe et al., 1990). Повышенная симпатическая стимуляция при физической нагрузке не только улучшает кровообращение скелетных мышц, но многократно увеличивает кровоток в жировой ткани. Эти приспособления

обеспечивают доставку достаточного количества липидов к работающим мышцам (Bulow, Madsen, 1976; Mulla et al., 2000).

Липолиз, вызванный физической нагрузкой средней величины, может сохраняться в течение 3-6 часов (Bahr et al., 1990; Mulla et al., 2000), а результирующее повышение концентрации СЖК в плазме крови – в течение 12-24 часов после прекращения нагрузки (Magkos et al., 2009). Кроме того, поток крови остается повышенным во время фазы восстановления после нагрузки (Bulow, Madsen, 1976; Mulla et al., 2000). Эти изменения связаны с расходом энергосубстратов во время физических нагрузок: концентрации циркулирующих СЖК увеличиваются при увеличении нагрузки (Magkos et al., 2009).

После острой нагрузки потребление кислорода (VO_2) может поддерживаться на уровне, превышающим базальный, в течение нескольких часов. Хилл и его коллеги для описания этого явления разработали гипотезу кислородного долга (Hill, Lupton, 1923; Hill et al., 1924). Эта гипотеза постулирует, что при физической нагрузке может возникать дефицит кислорода, приводящий к образованию избыточного лактата. Поэтому после прекращения нагрузки VO_2 какое то время остается повышенным. Эта гипотеза была модифицирована, когда выяснилось, что снижение VO_2 после нагрузки имеет нелинейный характер (Margaria et al., 1933). Предполагалось, что кислородный долг может быть описан в терминах инициальной, быстрой (алактацидной) и вторичной, медленной (лактацидной) фаз. К сожалению, лактат-ориентированная модель оказалась слишком упрощенной, поскольку теперь известно, что повышению VO_2 после физической нагрузки способствует целый ряд причин. Более поздние исследователи (Gaesser, Brooks, 1984), предложили использовать обобщенный термин «избыточное потребление кислорода после физической нагрузки» (EPOC), чтобы описать это явление, поскольку оно не всегда связано напрямую с повышением уровня лактата в крови. Теперь установлено, что процессы, задействованные в ранней фазе EPOC, могут быть направлены не только на утилизацию лактата, но и на пополнение запасов кислорода, восстановление уровня АТФ и креатинфосфата, нормализацию температуры тела

и восстановление водно-солевого баланса (Borsheim, Bahr, 2003). Процессы, определяющие вторичную, продолжительную фазу ЕРОС, менее понятны. Известно только, что она находится в жесткой зависимости от СЖК как метаболического субстрата (Noland, 2015). Предпочтение субстрата смещается от углеводов к липидам в фазе восстановления после острой аэробной нагрузки. Во время ЕРОС окисление жиров может оставаться на уровне 25% от уровня, зарегистрированного во время нагрузки, и составляет более 60% окислительного метаболизма во время восстановления (Horton et al., 1998).

Таким образом, липиды являются основным энергосубстратом, используемым для поддержания энергообмена организма при субмаксимальной физической нагрузке. Скелетные мышцы являются основным потребителем липидов во время и сразу после физической нагрузки, однако их обеспечение субстратом требует интегративного ответа ряда систем организма. Для поддержания повышенных энергетических потребностей работающих мышц необходимо мобилизовать липиды из жировой ткани, печени и внутримышечных резервов (Noland, 2015).

1.3. Изменчивость эндокринно-метаболической реакции на стресс

Одним из важнейших факторов, лимитирующих распространение и численность животных, является доступность пищевых ресурсов, обуславливающая возможности обеспечения жизненно-важных функций организма. Можно ожидать, что при частых неблагоприятных воздействиях среды будут возрастать потребности организма в ресурсах для компенсации внешнесредовых воздействий. Не подлежит сомнению, что длительное существование организма в неблагоприятных условиях сопряжено с увеличением функциональной активности систем организма, ответственных за поддержание гомеостаза. Поддержание необходимого уровня функционирования этих систем требует привлечения дополнительных энергоресурсов, что далеко не всегда возможно в природе, особенно если животные находятся в условиях, отличных от видового оптимума. Таким образом, может возникнуть ситуация, когда

поступление энергетических и пластических ресурсов в организм оказывается меньше, чем потребность в них. Необходимость поддержания положительного энергетического баланса (альтернативной которой является истощение организма) приводит к конкуренции за ресурсы между размножением и соматическими функциями организма (Stearns, 1992). Таким образом, животные, постоянно обитающие в неоптимальных для вида условиях, оказываются перед выбором – снизить затраты на размножение, либо снизить затраты на защитные функции (Wingfield, Sapolsky, 2003; Boonstra, 2005). И та, и другая стратегия, в конечном счете, приводят к снижению численности данного вида в биоценозе и вытеснению его конкурентами (Бигон и др., 1989). Таким образом, можно предполагать, что именно невозможность адекватно реагировать на стрессовые воздействия внешней среды без ущерба для организма, является основным фактором, ограничивающим реализованную нишу видов (Wingfield et al., 2011).

1.3.1. Исследование изменчивости основного обмена

Основное направление исследований в области эволюционной и экологической физиологии наземных позвоночных включает изучение факторов, лежащих в основе эволюции эндотермии у птиц и млекопитающих, и закономерности межвидовой изменчивости показателей энергообмена (Мошкин и др., 1999; McNab 1979а, 1979б, 1980, 1992, 2008; Lovegrove 2003, 2004, 2005; Moshkin et al., 2002).

Изменчивость величины основного и максимального обмена у мышевидных грызунов может быть обусловлена рационом питания, климатическими и географическими факторами, такими как максимальная и минимальная температура окружающей среды, количество осадков, географическая широта и высота над уровнем моря. Регрессионный анализ, проведенный с учетом нелинейной зависимости энергообмена от массы тела животного, показал, что достоверное влияние на величину основного обмена оказывают диапазон колебаний температуры среды, географическая широта и рацион питания. Однако, при включении в анализ степени филогенетического родства между

видами, сохранилась только зависимость основного обмена от географической широты. Как при обычном, так и при филогенетическом анализе обнаружены достоверные положительные корреляции между остаточными значениями основного и максимального обмена, найденными при построении линии регрессии по массе тела, что согласуется с моделью аэробной емкости для эволюции энергетики позвоночных животных (Rezende et al., 2004).

Наиболее заметным абиотическим предиктором основного обмена, не зависящим от массы тела, является температурный режим местообитаний. Температуры среды отрицательно коррелируют с величиной основного обмена у птиц (Jetz et al., 2007; White et al., 2007) и млекопитающих (Lovegrove, 2003; Careau et al., 2007), включая людей (Froehle, 2008). Величина основного обмена в значительной мере определяет эффективность терморегуляции при выходе за пределы термонейтральной зоны. В частности, низкий основной обмен видов из теплых местообитаний может быть связан с малым различием между температурой тела и температурой окружающей среды. Снижение затрат организма на терморегуляцию позволяет экономить внутренние энергетические ресурсы (Speakman, Krol, 2010). В ряде исследований был продемонстрирован генетически детерминированный характер связи между температурой окружающей среды и основным обменом (Wikelski et al., 2003), но вклад фенотипической пластичности в наблюдаемую взаимосвязь остается неясным, поскольку увеличение скорости обмена веществ у птиц и млекопитающих может быть обусловлено холодной акклимацией (Williams, Tieleman, 2000; McKechnie et al., 2007; McKechnie, 2008). Сравнительный анализ показывает, что масштаб и направленность сезонных адаптаций у свободноживущих птиц зависит от температуры окружающей среды: виды, переживающие холодную зиму в высоких широтах, имеют более высокий основной обмен зимой, чем летом, тогда как виды, населяющие более теплые субтропические широты, имеют более низкий основной обмен зимой (Smit, McKechnie, 2010). Межпопуляционные и межвидовые различия по величине энергообмена сохранялись у содержащихся в неволе птиц в течение нескольких поколений. При этом особи из местообитаний с

выраженными сезонными перепадами температуры среды проявляли большую способность к холодовой адаптации, чем птицы из местообитаний с устойчивой температурой (Tieleman et al., 2003; Cavieres, Sabat, 2008). Водяные полевки (*Arvicola terrestris*), отловленные в разные сезоны, также показывали разный уровень энергообмена: среднесуточная скорость метаболизма весной была достоверно ниже, чем летом, а потомки, полученные и выращенные в лабораторных условиях, при температуре 5°C демонстрировали достоверно более высокий обмен покоя, чем животные, выращенные при 18°C (Grenot et al., 1984).

При анализе изменчивости основного обмена у 639 видов млекопитающих с учетом массы тела, рациона питания, климатических условий, биотопической приуроченности, проживания на островах или в горах, способности к впадению в торпор и типа размножения было выявлено, что эти факторы объясняют 98,8% изменчивости основного обмена млекопитающих, но, часто взаимодействуют сложными способами. Фактором, наиболее сильно влияющим на основной обмен, является масса тела. Кроме того, основной обмен зависит от таксономической принадлежности, обуславливающей экологические и поведенческие характеристики видов (McNab, 2008).

Анализ литературных данных по основному обмену грызунов, относящихся к семействам Muridae, Cricetidae и Arvicolidae, с сопоставлением данных о диете, поведении, климате, среде обитания и биотопе, показал разделение на три биологических типа: «мышь», «хомяк» и «полевка». Полевки питаются низкокалорийной пищей – преимущественно зелеными частями растений и обитают в суровых условиях, характеризующихся низкими температурами, продолжительной зимой и низким уровнем чистой первичной продукции биоценозов. Их можно рассматривать как «специалистов» по максимизации биологической продукции, обеспечивающей устойчивое существование видов верхних трофических уровней (McNab, 1992).

Две другие группы включают относительно всеядные виды. При этом «мыши» как биологический тип населяют богатые пищей, влажные и умеренные местообитания, а «хомяки» обитают в аридных ландшафтах. Все группы

демонстрируют сходную зависимость основного обмена от массы тела, но «полевки» и «мыши» имеют значительно более высокий BMR, чем «хомяки». Оба фактора, таксономическая принадлежность и функциональные адаптации, независимо друг от друга оказывают сходное воздействие на величину BMR у грызунов (Koteja, Weiner, 1993).

Подземные млекопитающие, в свою очередь, демонстрируют более низкий, чем наземные виды основной обмен, величина которого слабо зависит от массы тела (Luna et al., 2009). Для объяснения этого явления было предложено две гипотезы: гипотеза теплового стресса (McNab, 1966, 1979a) утверждает, что низкий основной обмен может свести к минимуму возможность перегрева в подземных тоннелях, где потеря тепла с помощью конвекции и испарения ограничена, в то время как гипотеза о затратах на рытье (Vleck, 1979, 1981) говорит о том, что потребление энергии должно компенсировать затраты на расширение нор, которые могут быть очень высокими – на уровне величины максимального обмена.

Также стоит отметить, что северные виды птиц имеют более высокий уровень основного и максимального энергообмена, и соответственно – более высокие темпы роста и большую относительную массу метаболически-активных органов, чем виды, живущие в тропиках. С другой стороны, тропические виды птиц имеют, в целом, более высокую продолжительность жизни (Jimenez et al., 2014). Использование клеточных линий от «быстроживущих» птиц показало их меньшую устойчивость к стрессу, по сравнению с клеточными линиями «медленноживущих» птиц (Jimenez et al., 2013).

Кроме внешних экологических факторов, неизбежно влияющих на основной обмен млекопитающих, на скорость метаболизма может влиять работа иммунной системы. При тестовом введении эритроцитов барана двум линиям мышей с высоким и низким основным обменом, было обнаружено достоверное снижение продукции антител у мышей из линии с высоким основным обменом, относительно линии с низким основным обменом. Однако животные из обеих

линий показали сопоставимое повышение как потребления пищи, так и эффективности работы ЖКТ в ответ на иммунизацию (Ksiazek et al., 2003).

Величина энергообмена связана и с паразитарной нагрузкой (Robar et al., 2011). На большом количестве видов позвоночных продемонстрирована прямая зависимость между величиной основного обмена и видовым богатством гельминтов (Morand, Harvey, 2000), хотя и в естественных экосистемах коэволюция паразита и его хозяина, а также выработка толерантности обычно приводит к уменьшению вредного воздействия паразитов на приспособленность хозяина (Thompson, 1994; Vaucom, de Roode, 2011). Прямая метаболическая стоимость поддержания иммунитета при отсутствии инфекции относительно невелика (Klasing, 2003), однако паразиты могут влиять на энергообмен хозяев за счет снижения эффективности пищеварения (Munger, Karasov 1989), необходимости выделения определенных ресурсов для восстановления поврежденных тканей (Kristan, Hammond, 2000) и активации иммунной системы хозяина (Lochmiller, Deerenberg, 2000; Rynkiewicz et al., 2015). Прямые оценки возможных сдвигов в энергообмене инфицированных особей дают противоречивые результаты. В метаанализе, охватывающем 22 исследования, не было выявлено достоверного влияния зараженности паразитами на обмен покоя. Авторы исследования полагают, что отсутствие корреляции может быть связано, в большей степени не с отсутствием эффекта, а с его разной направленностью у разных видов хозяев, инфицированных различными по таксономическому положению и образу жизни паразитами (Robar et al., 2011). В частности, у красной полевки (*Myodes rutilus*) величина основного обмена положительно коррелировала с количеством паразитирующих иксодовых клещей, но не коррелировала с зараженностью гельминтами (Novikov et al., 2015).

Прослеживаются различия по величине основного обмена между животными из аридных и умеренных местообитаний. Животные, адаптированные к обитанию в засушливой среде, как правило, имеют более низкий обмен, чем те, которые происходят из среды с умеренной и высокой влажностью (McNab, 1979b; Maloiy et al., 1982; Lovegrove, 1986; Dittmann et al., 2015).

Можно предполагать, что закономерности, выявляемые при анализе метаболических адаптаций, наблюдаемых у видов, обитающих в экологически различающихся условиях, будут прослеживаться и при сравнении популяций одного и того же вида. Однако фактических данных о межпопуляционной изменчивости показателей энергообмена пока очень мало (Hayes, Chappell, 1986; Garland, Adolph, 1991; Hayes, O'Connor, 1999).

Разведение рыжей полевки (*Myodes glareolus*) в условиях лаборатории, показало, что животные, отобранные на способность к плаванию, имели более высокий базальный обмен, чем в контрольных линиях и линиях с низкокалорийным травяным рационом. В линии, повышение обмена в которой индуцировалось охотой на насекомых, величина обмена имела промежуточные значения. Это свидетельствует о наличии прямой связи уровня основного обмена с величиной аэробной нагрузки, но не с калорийностью диеты (Sadowska et al., 2015).

1.3.2. Изменчивость максимального обмена

Максимальный обмен (MMR) обычно измеряется как самый высокий уровень потребления кислорода в ответ на холодовой стресс или принудительную физическую нагрузку (VO_2max). Хотя VO_2max , индуцированный упражнениями, в принципе может быть получен для наземных млекопитающих практически любого размера (Seeherman et al., 1981), его использование затруднительно при работе с мелкими животными. Поэтому при измерении максимального обмена у эндотермов с массой тела меньше 2 кг, используется, обычно метод острого охлаждения (Hinds et al., 1993). У животных умеренных широт, имеющих высокий уровень максимального обмена, его измерение возможно либо при достаточно низких температурах, либо в среде с высокой теплопроводностью, такой как гелиево-кислородная смесь (Rosenmann, Morrison, 1974).

Если для величины основного обмена на видовом уровне четко прослеживается изменчивость, связанная с условиями обитания, температурой,

климатом и рационом питания, то для максимального обмена такой закономерности не обнаружено (Rezende et al., 2004)

Нагрузка на систему кровообращения у эндотермических животных зависит от их физического состояния. У людей только 20-25% мышечных капилляров перфузируются во время отдыха, но все они перфузируются во время физических нагрузок. Это означает, что мышечная плотность капилляров влияет на максимальный обмен в большей степени, чем на основной. В покое кровоток к скелетным мышцам составляет лишь небольшую часть от общего объема крови (15% у людей), но во время интенсивной работы он резко увеличивается (более 90% у млекопитающих) (Weibel et al., 2004). При достижении максимального обмена увеличивается и объем циркулирующей крови, поскольку в состоянии покоя часть крови депонируется в венах. В общих чертах переход от основного к максимальному обмену на уровне кровообращения может быть описан следующим образом: (а) сердце увеличивает частоту сердечных сокращений и выброс крови; (б) повышается артериальное давление и в периферических внутримышечных капиллярах происходит увеличение сопротивления из-за симпатической вазоконстрикции; (в) увеличивается объем циркулирующей крови из-за вазоконстрикции вен; (г) внутримышечный поток остается постоянным, происходит перераспределение кровотока через внутренние органы; и (д) происходит увеличение общего потока и мышечного потока крови при активировании всех мышечных капилляров (da Silva et al., 2006).

Изменчивость уровня энергообмена дает широкие возможности для акклимации: оленьи хомячки (*Peromyscus maniculatus*), выращенные при температуре 3°C демонстрировали повышение максимального обмена по сравнению с контрольной группой. Также, повышение максимального обмена показывали хомячки, выращенные на высоте 340 м. и 3800 м. над уровнем моря (Hayes, Chappell, 1990).

При изучении метаболического индекса у пяти видов грызунов (трех видов мохноногих хомячков, слепушонки обыкновенной и рыжей полевки) была показана взаимосвязь условий обитания и максимального обмена. Мохноногие

хомячки, активно перемещающиеся по поверхности в суровых зимних условиях, имели более высокий уровень максимального обмена, чем колониальная обыкновенная слепушонка, ведущая подземный образ жизни. Промежуточные значения максимального обмена были зарегистрированы у рыжих полевок (Moshkin et al., 2002).

Анализ максимального обмена у 11 видов млекопитающих массой от 20 г до 450 кг показал, что изменение максимального потребления кислорода в зависимости от размеров тела связано с аэробной производительностью опорно-двигательной мускулатуры. У животных одинакового размера более высокое максимальное потребление кислорода имели виды с высокой массой мускулатуры, что связано, очевидно, с большим объемом митохондрий и капилляров (Weibel et al., 2004).

По всей видимости, ключевым эволюционным шагом, который объясняет приблизительно 10-кратное увеличение потребления кислорода у эндотермных животных по сравнению с эктотермными, является увеличение максимальной частоты сердечных сокращений. Другие переменные, такие как вентиляция легких, легочный/жаберный поток крови, имеют избыточную емкость и, следовательно, не ограничивают максимальное потребление кислорода (Hedrick et al., 2015).

Величина максимального обмена является устойчивой индивидуальной характеристикой, хорошо воспроизводящейся на протяжении жизни животного (Chappell et al., 1996). На внутривидовом уровне она может зависеть от условий обитания популяции. В частности, у оленьих хомячков (*Peromyscus maniculatus*), обитающих на разных высотах над уровнем моря, способность к поддержанию высокого уровня максимального обмена определялась полиморфизмом гемоглобина α -цепи (Snyder et al., 1988). Существенное влияние на ее величину может оказывать и физическое состояние животного, в том числе и его зараженность паразитами. Красные полевки, зараженные нематодами (*Heligmosomum mixtum*), показывали в тестах острого охлаждения значительно более низкую аэробную производительность после 15 минут острого охлаждения,

чем свободные от гельминтов особи. Аналогичная тенденция, хотя и не достоверная, наблюдалась и для цестод (*Arostrilepis horrida*). Нематода *H. mixtum*, которая питается клетками кишечного эпителия, оказывала более выраженное воздействие на аэробную производительность, чем цестоды, конкурирующие с хозяином за продукты питания. Эти эффекты имели тенденцию к снижению у особей, инфицированных обоими гельминтами, и не зависели от численности червей (Novikov et al., 2015).

1.3.3. Изменчивость адренокортикальной реакции на стресс

Выделение глюкокортикоидов из коры надпочечников стимулируется гипоталамусом и передней долей гипофиза, когда организм испытывает потребность в дополнительном количестве ресурсов, и угнетается, когда энергетические потребности воспринимаются как стабильные (Sapolsky, 2002). В состоянии покоя концентрации глюкокортикоидов в плазме изменяются предсказуемо в течение суток, а у некоторых видов – и в течение года (Romero, 2002). Предположительно, ритмы секреции глюкокортикоидов развились в соответствии с предсказуемыми повышениями энергетической потребности: суточные – при переходе от сна к бодрствованию (Vedder, 2007), сезонные – в репродуктивный период и при наступлении зимы (Найденко и др., 2011; Romero et al., 2008).

Химическая структура молекул глюкокортикоидов, являющихся производными холестерина, позволяет им беспрепятственно проникать через клеточные мембраны и влиять на самые различные стороны жизнедеятельности организма (Розен, 1994). В физиологии и экологии концентрации глюкокортикоидов в крови и дериватах (слюна, моча, фекалии) интерпретируются как показатели стресса или аллостатической нагрузки на организм (McEwen, Wingfield, 2003; Korte et al., 2005; Romero et al., 2009). Базальная концентрация глюкокортикоидов часто используется в качестве инструмента для мониторинга состояния здоровья животных. Ее увеличение у животных в природных популяциях может свидетельствовать о нарушении среды обитания, что особенно

важно при разработке мероприятий по охране видов, находящихся под угрозой исчезновения (Иванов и др., 2014; Creel et al., 2002; Thompson et al., 2010; Wasser et al., 2011). Считается, что высокие базальные концентрации глюкокортикоидов свидетельствуют о слабой приспособленности организма к условиям окружающей среды относительно особей того же вида с низкими базальными концентрациями (гипотеза «cort-fitness») (Walker et al., 2005; Wikelski, Cooke, 2006). Однако, данная гипотеза не объясняет случаи отрицательной корреляции между степенью неблагополучия среды и базальным уровнем глюкокортикоидов (Bonier et al., 2009). В ряде работ обнаружено снижение базальных концентраций глюкокортикоидов в крови исследуемых особей при хроническом стрессе (Rich, Romero, 2005; Сур, Romero, 2007), что может говорить о сложной и неоднозначной взаимосвязи между фоновыми уровнями глюкокортикоидов в крови и приспособленностью организма.

Базальные концентрации кортикостерона в линиях домовых мышей (*Mus domesticus*) с высокой двигательной активностью были примерно в два раза выше, чем в контрольной линии. При этом масса надпочечников достоверно не различалась, однако повышенные концентрации кортикостерона отрицательно коррелировало с длиной и массой тела, что указывает более низкий темп роста исследуемых особей (Malisch et al., 2006).

Методы отлова животных в дикой природе чаще всего делают невозможным получение проб крови, концентрация глюкокортикоидов в которых соответствовала бы фоновому уровню. Отслеживание точной продолжительности нахождения животного в ловушке от момента поимки до сбора крови связано с серьезными методическими трудностями. Однако, если концентрации кортикостерона являются относительно постоянными в течение длительного периода нахождения животного в ловушке, то отсутствие постоянного интервала времени между поимкой и сбором пробы не создает серьезных проблем. При оценке концентраций кортизола в плазме крови у самцов суслика Ричардсона (*Urocitellus richardsonii*) через 3 минуты, 30 минут и более чем полтора часа после отлова были обнаружены достоверные различия по характеру ответа на стресс

между размножившимися и неразмножившимися особями. Базальные концентрации кортизола, измеренные в течение 3 минут после поимки, не отличались от концентраций, индуцируемых поимкой, т.е. особи практически не реагировали на поимку повышением концентраций кортизола. Размножившиеся особи, напротив, имели низкие базальные концентрации кортизола в плазме крови и реагировали на поимку увеличением его секреции надпочечниками в течении полутора часов после поимки. Однако не во всех случаях это приводило к увеличению концентраций свободного кортизола в крови, т.к. у самцов с высокой концентрацией транскортина большая часть кортизола находилась в связанной с белком форме (Delehanty, Boonstra, 2012).

Определение базальных и стрессовых концентраций глюкокортикоидов (через три и 30 минут после поимки) в течение двух сезонов у трех видов диких свободноживущих грызунов: бурых леммингов (*Lemmus trimucronatus*), каскадных сусликов (*Spermophilus saturatus*) и сосновых бурундуков (*Tamias amoenus*) показало, что количественное соотношение кортизола и кортикостерона различалось у каждого вида. В крови у леммингов было обнаружено чрезвычайно высокое содержание кортикостерона (до 8000 нг/мл). Высокие концентрации кортикостерона сочетались с высокими концентрациями транскортина и слабой эффективностью механизмов отрицательной обратной связи. Суслики и бурундуки секретировали смесь кортизола и кортикостерона (10-400 нг/мл). У самцов всех трех видов и самок сусликов и бурундуков концентрации глюкокортикоидов были достоверно выше через 30 мин после поимки по сравнению с фоновым уровнем. Как фоновые концентрации, так и измеренные через 30 минут после поимки варьировали у всех видов в зависимости от сезона года. У самок леммингов концентрации гормонов летом были выше, чем весной, у сусликов – выше во время размножения, чем до спячки, у бурундуков – выше после размножения, чем во время размножения. Вместе эти данные показывают, что глюкокортикоидная реакция на стресс у свободноживущих животных сходна с таковой у лабораторных видов, но величина ответа, по-видимому, зависит от особенностей жизненного цикла каждого вида (Romero, Butler, 2007).

ГГНС оказывает значимое влияние на многие физиологические и поведенческие показатели млекопитающих, поэтому изучение функций ГГНС является критическим для понимания закономерностей, лежащих в основе формирования жизненных циклов млекопитающих. Р. Бунстра показал, что различия в функциональной активности ГГНС и количественных соотношениях между различными компонентами стресс-реакции у однократно- и многократно размножающихся животных хорошо интерпретируются с точки зрения представлений о компромиссах между продолжительностью жизни и затратами на размножение (Boonstra, 2005).

Сравнение базальных концентраций глюкокортикоидов у особей разного пола показывает его достоверно более высокий уровень у самок. При изучении устойчивости ГГНС к дексаметазону и циркадных ритмов секреции глюкокортикоидов (Taumans et al., 1997) у степных полевок (*Microtus ochrogaster*) из лабораторных популяций, а также циркадных и ультрадианных ритмов секреции глюкокортикоидов у краснохвостых полевок (*Clethrionomys gapperi*) (Kramer, Sothorn, 2001) было обнаружено, что у самок обоих видов базальные концентрации глюкокортикоидов достоверно выше, чем у самцов. Это является, по-видимому, общей тенденцией для большинства видов млекопитающих. Исключением из этого правила являются малые летучие лисицы (*Pteropus hypomelanus*), у которых самцы имеют значительно более высокие базальные уровни глюкокортикоидов, чем самки (Reeder et al., 2004). Помимо более высоких базальных уровней глюкокортикоидов, у самок обычно более выражена стресс-реакция (Brett et al., 1983; Handa et al., 1994), вероятно, вследствие перmissивных эффектов эстрогенов и андрогенов (Handa et al., 1994; Weiser, Handa, 2009). Например, самки арктических сусликов реагировали на стресс 12-кратным увеличением концентраций кортизола в плазме крови, тогда как у самцов кортизол повышался только в 4 раза (Boonstra et al., 2001).

С точки зрения энергообмена, беременность и лактация являются наиболее метаболически дорогостоящими периодами в жизни самок (Gittleman, Thompson, 1988; Wade, Schneider, 1992; Speakman, 2008). Очевидно, что это отражено в

серьезных сдвигах в функционировании ГГНС. У самок млекопитающих разных видов уровни глюкокортикоидов увеличиваются в средний и поздний период беременности и снижаются при родах, оставаясь при этом несколько выше, чем у самцов и неразмножившихся самок (Atkinson, Waddell, 1995). Уровень глюкокортикоидов в плазме у самок сосновых бурундуков (*Tamias amoenus*) был значительно выше в период беременности и лактации, чем при выходе из спячки или в предгибернационный период (Kenagy, Place, 2000). У самок малых бурых ночниц (*Myotis lucifugus*) базальные уровни глюкокортикоидов повышаются от среднего до позднего периода беременности относительно ранней беременности и лактации и относительно уровня глюкокортикоидов у самцов (Reeder et al., 2004). Физиологическое значение высокой секреторной активности коры надпочечников данном случае заключается в подготовке и поддержании лактации (Voogt et al., 1969; Walker et al., 1992). Несмотря на то, что базальные уровни глюкокортикоидов увеличиваются на поздних сроках беременности, стресс-индуцированный уровень глюкокортикоидов заметно снижается во время беременности, а также во время лактации у лабораторных крыс и других млекопитающих (Stern et al., 1973; Lightman et al., 2001). Например, реакция надпочечников на АКТГ у беременных самок серых полевок (*Microtus pennsylvanicus*) ниже, чем у небеременных самок (Seabloom et al., 1978). В дополнение к более низкой чувствительности надпочечников к АКТГ, разница в ответе ГГНС между самками и самцами во время размножения может быть результатом различий в связывающей способности транскортина. Концентрация общего кортизола в пробах крови, отобранных после поимки у беременных и лактирующих самок американских сусликов (*Uroditellus parryii*) не отличалась от таковой у самцов, однако уровень свободного кортизола у самок был достоверно ниже, а уровень максимальной связывающей способности транскортина выше, чем у самцов (Boonstra et al., 2001). Поскольку транскортин делает глюкокортикоиды недоступными для клеток-мишеней (Rosner, 1990), повышенная способность транскортина к связыванию вероятно снижает уровень свободных кортикостероидов в крови самок во время беременности и лактации.

Это позволяет свести к минимуму колебания уровня глюкокортикоидов у плода во время беременности, а поскольку глюкокортикоиды могут проникать в материнское молоко, то и у новорожденных во время лактации (Lightman et al., 2001). Высокие уровни глюкокортикоидов могут неблагоприятно влиять на процессы развития и выживаемость потомства (Wadhwa et al., 2001). К сожалению, сложности, возникающие при интерпретации функции ГНС и других физиологических процессов во время беременности и лактации у диких видов млекопитающих, не позволяют до конца понять взаимосвязь между репродукцией, параметрами жизненного цикла и физиологическими эффектами глюкокортикоидов.

Очевидно, что «стоимость» размножения высока для самок млекопитающих, но и у самцов млекопитающих разнообразные энергетически дорогостоящие виды поведения также связаны с размножением. Типичным примером этого служат однократно-размножающихся опоссумовые и хищные сумчатые (Boonstra, 2005). Для размножающихся самцов этих видов характерны высокие уровни глюкокортикоидов, нарушение отрицательной обратной связи между гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой и гипоталамо-гипофизарно-гонадной системами и иммуносупрессия. Даже у видов, размножающихся несколько раз в течение жизни, таких как американский суслик (*Urocitellus parryi*), базальная и стресс-индуцированная концентрации общего и свободного кортизола в сезон размножения могут быть выше у самцов, чем у самок (Boonstra et al., 2001). Размножающиеся самцы часто участвуют в таких энергозатратных видах деятельности, как территориальная агрессия и конфликты, направленные на установление социальной иерархии и ухаживание за самками (Creel, 2001, 2005). Концентрации тестостерона и глюкокортикоидов, измеренные у самцов млекопитающих в период размножения и период родительской заботы (у моногамных видов), часто представляют собой компромисс между затратами и выгодами, связанными с физиологическими эффектами каждого из гормонов (Wingfield et al., 1997).

ГГНС также модулирует социальное поведение, направленное на повышение репродуктивного успеха. У самцов моногамных желтобрюхих полёвок (*Microtus ochrogaster*) повышение концентрации кортикостерона усиливает аффилиативное поведение по отношению к самкам, тогда как у самок наблюдается противоположный эффект (DeVries et al., 1996). Глюкокортикоиды могут играть роль в регуляции как материнского, так и отцовского поведения (Bardi et al., 2004; Wynne-Edwards, Timonin, 2007). Сезонные сдвиги секреции глюкокортикоидов, по крайней мере, у птиц, могут быть направлены не только на регуляцию обменных процессов, но и на угнетение либо стимуляцию определенных форм поведения, опосредованных глюкокортикоидами (Romero, 2002).

Активность ГГНС также меняется с возрастом (de Kloet et al., 1988). У лабораторных крыс и мышей, начиная приблизительно со 2 по 12 день после рождения, базальный уровень глюкокортикоидов относительно низкий и слабо повышается в ответ на действие стрессоров (Sapolsky, Meaney, 1986; Schmidt et al., 2003). Этот период был назван гипочувствительным периодом стресса. Аналогичный гипочувствительный период имеют, видимо, и домашние овцы (Challis, Brooks, 1989). Гипочувствительный период стресса, по-видимому, обусловлен невосприимчивостью надпочечников к АКТГ, поскольку стрессоры в течение этого периода вызывают повышение уровня кортиколиберина.

При старении организма происходит нарушение регуляции ГГНС, однако характер этих нарушений, варьирует по-видимому, как на внутри- так и на межвидовом уровне. Например, многие исследователи зафиксировали увеличение базальных уровней глюкокортикоидов с возрастом (Sapolsky et al., 1983; Meaney et al., 1988; Dellu et al., 1996; Cavigelli et al., 2009), но есть также данные по отсутствию изменений (Sonntag и et al., 1987; Goncharova, Lapin, 2002; Goncharova et al., 2010). Тем не менее, можно заключить, что возраст влияет на стресс-реакцию организма, в частности за счет нарушения отрицательной обратной связи, регулирующей секрецию глюкокортикоидов в ответ на стресс. У разных видов животных – от лабораторных крыс до низших приматов время

восстановления после стресса (возврат к базальному уровню глюкокортикоидов) значительно выше у старых, чем у молодых животных (Sapolsky et al., 1983; Dellu et al., 1996; Bizon et al., 2001; Goncharova, Lapin, 2002).

Физические упражнения требуют повышения уровня энергообмена, которое достигается благодаря выбросу в кровь дополнительного пула энергосубстратов, обусловленному увеличением концентраций циркулирующих глюкокортикоидов в крови (Tharp, 1975; Kraemer et al., 1993; Viru et al., 1994; Coleman et al., 1998; Malisch et al., 2006, 2008). Стандартные протоколы исследований в лабораторных и полевых условиях предполагают стрессирование животных различными способами: острое охлаждение, принудительная физическая нагрузка (тредбан), иммобилизация и т.д. (Rosenmann, Morrison, 1974; Hayes, Chappell, 1986; Moshkin et al., 2001; Weibel, Hoppeler, 2005).

Тем не менее, при ответе на острые стрессирующие воздействия концентрация глюкокортикоидов в крови ведет себя по-разному в зависимости от вида, пола и физиологического состояния животного. При остром охлаждении (4°C) как лактирующие, так и нелактирующие самки серых крыс (*Rattus norvegicus*) повышали концентрации кортикостерона, но у нелактирующих самок концентрации гормона были выше, чем у лактирующих (Adels et al., 1986).

В свою очередь превосходно организованная адаптивная реакция на стрессоры, которые бросают вызов гомеостазу клетки и организма, влечет за собой важные изменения в функциях митохондрий. Сложная сигнальная сеть позволяет митохондриям ощущать состояние внутренней среды организма или изменения окружающей среды и соответствующим образом корректировать биоэнергетические, термогенные, окислительные и/или апоптотические ответы, направленные на восстановление гомеостаза. Митохондриальная дисфункция все чаще признается ключевым компонентом как в острых, так и в хронических аллостатических состояниях, хотя его роль в патогенезе таких состояний остается предметом дискуссий. Генетические и экологические факторы, определяющие функцию митохондрий, могут способствовать значительному изменению стрессового ответа. Понимание взаимодействия между медиаторами стресса и

митохондриальной функцией, вероятно, поможет наметить потенциальные терапевтические мишени для лечения многих патологий (Manoli et al., 2007).

1.3.4. Изменчивость показателей термогенеза

У подавляющего большинства эндотермных животных терморегуляторные возможности организма определяются сезонными адаптациями (Heldmaier et al., 1990; Ellison et al., 1992; Lovegrove, 2005), направленными на изменения состава тела, теплопроводности и т.д. Интенсификация термогенеза увеличивает зимнюю выживаемость животных за счет улучшения их холодоустойчивости (Hayes, O'Conner, 1999; Jackson et al., 2001; Boratynski, Koteja, 2009). Сезонная изменчивость эффективности поведенческих адаптаций была описана у многих видов животных (Dagosto, 1995; Perret, 1998; Schwaibold, Pillay, 2006). Например, сирийский хомяк (*Mesocricetus auratus*) перед спячкой предпочитает температуру окружающей среды около 8°C, а после пробуждения – выше 24°C (Gumma, South, 1967). У летучих мышей термопреферендум и предпочитаемый размер групп также варьируют в зависимости от сезона года (Kerth et al., 2001; Solick, Barclay, 2006; Pretzlaff et al., 2010). Направленность терморегуляторных поведенческих адаптаций, таких как выбор предпочитаемой температуры окружающей среды и распределение гнезд, может меняться в зависимости от сезона года. В частности, у мышиноного лемура поведенческие адаптации к холоду в зимний период, сменяются на адаптации к теплу летом (Aujard et al., 2006).

Также известно, что на способность к терморегуляции влияет пол животного (Lopez et al., 1994; Kaciuba-Uscilko, Grucza, 2001). Самки грызунов обладают большей способностью к индуцированному холодом выделению тепла, чем самцы (Rodriguez-Cuenca et al., 2002; Valle et al., 2007).

Многочисленные эпидемиологические исследования показывают увеличение смертности у пожилых людей от гипо- или гипертермии (Ward, Cowley, 1999; Fouillet et al., 2006; Rey et al., 2007), что указывает на то, что с возрастом нарушается терморегуляция, а также другие биологические функции. Действительно, среди возрастных особенностей терморегуляции отмечены

нарушения вазомоторных функций, ответственных за взаимодействие между организмом и окружающей средой (Frank et al., 2000; Van Someren et al., 2002; Holowatz et al., 2007). Показано, что способность тела к производству тепла при холодовом воздействии снижается с возрастом (Florez-Duquet, McDonald, 1998; Elia et al., 2000; Ferrari et al., 2008).

Потребности в поведенческой корректировке температуры тела с возрастом становятся более значительными, что позволяет противостоять возрастному ухудшению физиологического состояния организма, особенно ощутимому в суровых условиях окружающей среды. Недавние исследования на низших приматах показали, что старение стимулирует более широкое использование поведенческих адаптаций у пожилых животных по сравнению с молодыми (Aujard et al., 2006). Эти результаты показывают, что поведенческая терморегуляция очень полезна для ограничения энергетических затрат на поддержание нормальной температуры тела и может противодействовать нарушению энергетического баланса организма при холодовом воздействии (Terrien et al., 2008, Terrien et al., 2009). Эта связь между поведенческими адаптациями и метаболическими потребностями была также продемонстрирована для грызунов (Gordon, 1985, 1987; Gordon et al., 1986). Кроме того, старение связано со снижением уровня половых стероидов, также участвующих в механизмах термогенеза (Aujard, Perret, 1998; Perret, Aujard, 2005). Хотя субъективная зона теплового комфорта, по-видимому, не изменяется с возрастом (Van Someren et al., 2002), точность контроля вариаций температуры тела, которая управляется гипоталамусом, может быть снижена у особей пожилого возраста, что приводит к аномальным значениям температуры тела во время холодовых и тепловых воздействий (Heller, Hammel, 1972; Florant, Heller, 1977; Glotzbach, Heller, 1984).

Акклимация животных к низким температурам имеет важное значение для терморегуляции. Исследование терморегуляторных характеристик (стабильности температуры тела) и максимального потребления кислорода оленьими хомячками (*Peromyscus maniculatus*) во время интенсивных нагрузок при комнатной

температуре, остром холодом воздействии и интенсивных нагрузках при холодом воздействии не показало достоверных различий по исследуемым параметрам у животных, акклиматизированных к комнатной температуре. После холодной акклимации (9 недель при 5°C) максимальное потребление кислорода при физической нагрузке не изменялось, но максимальная терморегуляторная способность повышалась более чем на 60%. Животные, прошедшие тепловую акклимацию, не увеличивали максимальное потребление кислорода, когда нагрузка сочеталась с умеренным холодом (0°C) и уменьшали максимальное потребление кислорода, когда упражнения сочетались с сильным холодом (-16°C). Холодовое воздействие в сочетании с физической нагрузкой также снижало эффективность терморегуляции и выносливость животного. Холодовая акклимация улучшала терморегуляторные показатели при комбинированном холодом воздействии и физической нагрузке, и повышала выносливость (Chappell, Hammond, 2004).

Данные об отрицательной корреляции между MMR и температурой среды легли в основу модели расширения тепловой ниши, предполагающей действие отбора на эффективность терморегуляции и аэробной производительности (Block, Finnerty, 1994; Hayes, Garland, 1995).

При исследовании пяти видов грызунов (трех видов хомяков, слепушонки обыкновенной и рыжей полевки) были показаны достоверные различия как по адренокортикальным, так и по метаболическим ответам на холодом стресс: способность поддерживать постоянную температуру тела хорошо коррелировала со стресс-реактивностью. Самый высокий уровень гормональной реакции на стресс был обнаружен у видов с наибольшим увеличением скорости метаболизма и с наименьшим снижением температуры тела при остром охлаждении (Moshkin et al., 2002). Аналогичные взаимосвязи между адренокортикальными и терморегуляторными ответами на холод были обнаружены в исследованиях внутривидовой изменчивости этих характеристик у грызунов. Линии лабораторных мышей с высоким уровнем адренокортикальной реакции на холодом стресс лучше поддерживали постоянную температуру тела, чем

низкорективные линии мышей (Корякина, 1985). Адренкортикальная реакция на холодный стресс у водяных полевок коррелировала с их способностью поддерживать постоянную температуру тела (Мошкин, 1989).

К специфическим механизмам терморегуляции относится, также термогенез в бурой жировой ткани, работа которой опосредуется симпатической нервной системой. Теплопродукция бурой жировой ткани регулируется различными нейронами, обнаруженными в структурах головного мозга, вовлеченных в гомеостатическую регуляцию, активность которых модулируется различными факторами, включая колебания потоков энергии. Главным образом, это гипоталамус, ствол мозга и эфферентные нейроны симпатической нервной системы (Richard, 2015).

1.3.5. Изменчивость субстратного обеспечения метаболизма

Хельдмайер (1989) представил первую модель, описывающую фенотипические физиологические реакции, связанные с сезонной акклиматизацией у млекопитающих. Он предполагал, что ответы мелких и крупных млекопитающих будут разными. Сезонная акклиматизация у крупных млекопитающих, по его мнению, в основном обусловлена повышенной теплоизоляцией (снижение теплопроводности), тогда как у мелких млекопитающих зимние энергетические потребности снижаются за счет зимней спячки, торпора и снижения веса, в дополнение к снижению теплопроводности. Хотя Хельдмайер (1989) отдельно не указывал верхний размер тела мелких млекопитающих, анализ зимнего снижения массы тела у голарктических видов позволил установить верхний предел массы тела для мелких млекопитающих около 1 кг (ответ организма известный как эффект Деннеля) (Mezhzherin, 1964).

Сезонная акклиматизация включает в себя фенотипические изменения набора физиологических параметров, связанных с величиной общей теплопродукции организма, а именно: суммарной базальной мощности (Вт), теплопроводности (С, Вт), температуры тела (Т_б, °С) и размера тела (Lovegrove, 2004).

В частности, на лесных полевках показано, что содержание гликогена в печени достигает минимума в конце августа – начале сентября (Мосин и др., 1985). В зимний период гепатоциты красной полевки меняют свою ультраструктуру и характеризуются более высоким содержанием гликогена (Веряскин, Филюшина, 2004). У лабораторных крыс, содержащихся при температуре $4\pm 1^\circ\text{C}$ увеличивалась скорость митохондриального окисления в печени, что приводило к повышению теплопродукции, в том числе благодаря окислению липидов (Liverini et al., 1990), а увеличение концентрации глюкозы в крови приводило к повышению теплопродукции бурой жировой ткани. Холодовой стресс приводит к активации процессов глюконеогенеза в печени, и к повышению ее чувствительности к инсулину (Penner, Nimms-Hagen, 1968). Повышение количества депонированных в организме жиров выполняет двойную функцию: улучшение теплоизоляции и увеличение метаболического резерва (Lovegrove, 2005; Speakman et al., 2007).

1.4. Красная полевка как модельный объект эколого-физиологических исследований

Красная полевка (*Myodes rutilus* Pallas, 1779) относится к роду лесных полевок, которые представляют собой типичную форму лесных подстилочных грызунов. Представители рода заселяют практически всю лесную зону Голарктики, имея викарирующие и частично перекрывающиеся видовые ареалы (Corbet, 1978). Красная полевка обитает в лесной, лесостепной и лесотундровой зоне Северной Евразии и Северной Америки, заселяет все лесные биотопы, в таежных и горно-таежных лесах является доминирующим видом (Бобринский и др., 1965; Юдин и др., 1979). В рацион питания входят зеленые части травянистых растений, семена, кора, почки, ягоды, лишайники и, частично, животная пища. Зимой преобладает веточный корм. В таежных местообитаниях основу питания составляют семена хвойных и ягоды. Вегетативные части растений занимают в питании небольшой удельный вес и употребляются, в основном, в середине лета. Довольно большой удельный вес в кормах имеют грибы и лишайники. В осеннее - зимний период большое значение в питании имеют зеленые мхи (Кошкина, 1957;

Юдин и др., 1979). Обитание в лесных климаксных экосистемах, для которых характерно относительное постоянство внешних условий (Mihok, 1979), привело к формированию типа пространственно-этологической структуры, который позволяет эффективно регулировать численность популяций (Viitala, Hoffmeyer, 1985). Результаты большого числа работ показывают, что в сезон размножения взрослые самки лесных полевок, как правило, территориальны и имеют неперекрывающиеся индивидуальные участки (Никитина, 1980; Vujalska, 1973; Viitala, 1977). Половозрелые самцы более подвижны и могут совместно обитать на площади, включающей в себя участки нескольких самок (Никитина, 1980; Viitala, 1977; Viitala, Hoffmeyer, 1985). В результате образуются пространственные агрегации, состоящие из половозрелых животных обоих полов (Kalela, 1957; Viitala, 1977).

Характерной особенностью лесных полевок являются регулярные колебания численности популяций. При этом частота и амплитуда этих колебаний зависят от условий обитания популяции. В неоптимальных для вида условиях, и в климатически нестабильных экосистемах численность популяций претерпевает нерегулярные колебания большой амплитуды, меняясь иногда на порядок и выше. По мере приближения условий к оптимальным снижается амплитуда колебаний численности, они становятся более регулярными. В разных частях ареала их период составляет от 3 до 5 лет (Ивантер, 1975; Чернявский, Лазуткин, 2004; Hansson, Henttonen, 1985). Для сезонной динамики численности характерно постепенное ее нарастание от весны к осени и затем – снижение в зимний период (Кошкина, Коротков, 1975; Панов, 2001; Vujalska, 1983). Размножаться лесные полевки начинают обычно в апреле - мае. Подавляющее большинство сеголеток весенних и раннелетних генераций достигает половозрелости в первые месяцы жизни, участвует в размножении в год своего рождения и элиминируется в течение зимы. Сеголетки позднелетних генераций остаются неполовозрелыми в течение всей зимы, весной созревают и дают начало следующему поколению животных (Шварц и др., 1969; Оленев, 2002). Еще в 1957 г. два автора, Т. Кошкина и О. Калела, независимо друг от друга обратили внимание на то, что в

годы высокой численности в популяциях, обитающих в экологически оптимальных условиях, все без исключения сеголетки остаются неполовозрелыми (Кошкина, 1957; Kalela, 1957). Позже Г. Буяльска показала, что популяционная плотность размножающихся самок остается постоянной в довольно широком диапазоне колебаний общей численности популяции. Это позволяет говорить о наличии у лесных полевок механизма плотностно-зависимой регуляции численности (Bujalska, 1973; 1983). В ряде работ было показано, что на пике численности в популяциях лесных полевок увеличивается стрессированность особей (Чернявский, Лазуткин, 2004; Andrews et al., 1979; Novikov, Moshkin, 1998).

Поскольку авторегуляторные механизмы начинают работать в популяциях, численность которых приближается к уровню, соответствующему емкости местообитания, их проявления отмечаются, как правило, в популяциях, находящихся в оптимальных для вида условиях (Шилов, 1977; Бигон и др., 1989). В частности, у лесных полевок обратная зависимость доли половозрелых сеголеток от плотности популяции прослеживается в оптимальных местообитаниях и отсутствует в неоптимальных (Кошкина, Коротков, 1975; Новиков и др., 2012). В целом же, для популяций с низкой численностью характерна более выраженная сезонная динамика и большая доля вовлекаемых в размножение сеголеток (Ивантер, 1975; Кошкина, Коротков, 1975; Новиков и др., 2012; Hansson, Henttonen, 1985). Таким образом, наличие выраженных механизмов внутрипопуляционной регуляции, функционирующих в популяциях, численность которых близка к уровню, соответствующему емкости местообитания, позволяет достаточно надежно оценивать степень оптимальности местообитаний для данного вида.

Все эти особенности популяционной экологии лесных полевок привлекают внимание исследователей и к их физиологии. Довольно много исследований посвящено изучению энергообмена, двигательной активности и терморегуляции у видов этого рода. Оценки уровня обмена покоя у лесных полевок, содержащихся в лабораторных условиях, дают следующие величины: 4,08 мл O₂ /г*час для

рыжей полевки, 3,84 мл O_2 /г*час – для красно-серой и 3,24 мл O_2 /г*час для красной (Башенина, 1977).

Максимальная величина среднесуточного потребления кислорода у рыжей полевки – 4,3 мл/г*ч наблюдается летом. Осенью и зимой она снижается до 3,6-3,8 мл/г*ч, а весной возрастает до 4,1 мл/г*ч. Амплитуда суточных колебаний интенсивности метаболизма у рыжей полевки во все сезоны постоянна и составляет 1,6-2 раза. Паттерн этих колебаний варьирует в разные сезоны, но в целом наибольшая интенсивность метаболизма наблюдается в сумеречные часы (Górecki, 1968).

Измерения, проведенные с использованием беговой дорожки, показывают, что потребление кислорода у рыжей полевки возрастает, по сравнению с базальным уровнем, в 4 раза при продолжительной физической нагрузке и в семь раз – при кратковременной нагрузке максимальной интенсивности (Jansky, 1965). Однако, в естественных условиях, где физические нагрузки, как правило, ниже, интенсивность метаболизма в период активности возрастает не более чем на 50-100% по сравнению с базальным уровнем (Башенина, 1977; Petrusewicz et al., 1983).

Интенсивность метаболизма взрослой особи рыжей полевки в покое меняется от $2,33 \pm 0,25$ мл O_2 *г/ч в термонейтральной зоне (28-32°C) до 10 мл O_2 *г/ч при 0°C (Górecki, 1968). Удельное потребление кислорода на единицу поверхности тела в критической точке (24,4°C) составляет у красной полевки 0,82 мл/см²*ч – ниже, чем у полевки-экономки и обского лемминга (Уманцева, 1975). По данным Н. В. Башениной величина обмена веществ при действии охлаждения составляет (при 0°C) 8,8 мл O_2 /г*час для красной полевки, 6,9 мл O_2 /г*час - для красно-серой, 8,7 мл O_2 /г*час для рыжей и 6,4 мл O_2 /г*час для джунгарского хомячка (Башенина, 1977). При снижении температуры до 0 -2°C удельное потребление кислорода у красной полевки возросло в 2,7 раза, т.е. достоверно больше, чем у двух других видов этого рода. Наблюдаемые отличия связаны, очевидно, с тем, что красная полевка имеет более высокую теплопроводность покровов за счет меньшей густоты и длины меха (Уманцева, 1975).

Оценка максимального потребления кислорода у отловленных в природе красных полевок с Аляски (экологическая и географическая периферия ареала вида) при холодовой экспозиции в гелиево-кислородной смеси показала, что значения этого показателя у особей, пойманных зимой, были значительно выше, чем у особей, пойманных летом (26,4 и 13,5 мл/г*ч, соответственно). «Осенние» особи имели промежуточные (19,5 мл/г*ч) значения максимального обмена (MMR). В соответствии с этим менялась и нижняя летальная температура, оцененная в данном исследовании расчетным путем как отношение максимального обмена (MMR) к теплопроводности. Так летом она составляла -40°C, а зимой -74°C. У особей, отловленных зимой, выше чем летом был и уровень основного обмена (3,25 мл/г*ч и 2,75 мл/г*ч, соответственно). Зимние значения максимального обмена (MMR) у аляскинской красной полевки почти в два раза выше, чем у других видов грызунов в аналогичных условиях (Rosenmann et al., 1975). У рыжей полевки в температурном диапазоне от 0° до 25°C терморегуляторные затраты в летний и зимний периоды оказались практически идентичными: 0,967 кал/г*ч*°C, или 5,6% на градус (Górecki, 1968).

При содержании в неволе максимально достижимый уровень потребления энергии у рыжей полевки значительно превосходит реальные потребности организма (Piatkowska, Weiner, 1987; Weiner, 1987). Изменения способности к ассимиляции энергии, которые требуют значительной реструктуризации пищеварительного тракта, происходят, видимо, достаточно легко. В то же время, поддержание высокой эффективности ассимиляции энергии сопряжено с рядом побочных эффектов, таких как повышение энергетической стоимости поддержания жизнедеятельности (Grossman, 1985; Piatkowska, Weiner, 1987). Вопрос о том, каким образом в рамках адаптационной стратегии достигается компромисс между затратами на поддержание повышенной ассимиляционной эффективности и затратами на приспособление к текущим пищевым требованиям, остается пока открытым (Piatkowska, Weiner, 1987).

Несмотря на обилие данных по энергетике лесных полевок в этих работах, как правило, не учитывалось состояние популяции, из которой были взяты

животные. В силу очевидных причин, отлов животных для экспериментальных нужд проводится, обычно, в популяциях с высокой численностью. Вместе с тем, как показывают литературные данные, рассмотренные в предыдущем разделе, условия обитания могут оказывать существенное влияние на физиологические показатели, отражающие устойчивость животных к действию факторов среды. Можно предполагать, что значения ряда физиологических параметров будут различаться у животных, взятых из оптимальных и неоптимальных местообитаний.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. Районы исследования

2.1.1. Горная тайга

Отлов животных проводили в долине Телецкого озера, в окрестностях с. Артыбаш (Турочакский район республики Алтай, Телецкая экспедиционная база ИСиЭЖ СО РАН). Район наших работ представляет собой массив низкогорных кедрово-пихтово-березовых лесов с выраженным подлеском из разнотравья и ягодных кустарников. Богатая кормовая база, захламленность территории, мощные травяной и подстилочный ярусы в сочетании с климатическими особенностями приозерной котловины (мягкие зимы, мощный снеговой покров) (Селегей, Селегей, 1978) создают оптимальные условия для обитания красной полевки, которая является здесь доминирующим видом в сообществе мышевидных грызунов (Юдин и др., 1979; Литвинов и др., 2007).

2.1.2. Лесопарк ННЦ

Данная точка исследований, расположенная на территории Центрального Сибирского Ботанического сада СО РАН, представляет собой пригородный парковый лес, подверженный значительной рекреационной нагрузке. На исследуемой территории чередовались участки надпойменного сосняка и осиново-березового леса со слабо выраженным кустарниковым ярусом. Красная полевка является здесь одним из фоновых видов грызунов (Равкин и др., 1996), однако низкие температуры до начала установления снегового покрова, обуславливающие значительное промерзание почвы, становятся, видимо, одной из причин резкого сокращения численности популяции в осенне-зимний период. Вследствие этого плотность популяций лесных полевок в начале сезона размножения оказывается, как правило, очень низкой (Moshkin et al., 2000; Панов, 2001, 2010; Новиков и др., 2012).

2.2. Сроки работ, методы отлова животных и их содержание в виварии

При планировании работ мы руководствовались международными этическими нормами, принятыми при обращении с дикими животными (Council Directive 86/609/EEC of 24 November 1986 on the approximation of laws, regulations, and administrative provisions of the Member States regarding the protection of animals used for experimental and other scientific purposes) и формировали выборки исходя из наблюдаемого диапазона изменчивости анализируемых показателей. Опыт предыдущих работ (Novikov, Moshkin 1998; Moshkin et al., 2002) показывает возможность получения статистически значимых различий по рассматриваемым показателям на выборках, состоящих из 10 и более особей.

Для оценки эндокринно-метаболической реакции на тестовое охлаждение использовали данные по животным, отловленным и протестированным в августе 2010-2016 гг. Всего было отловлено и проанализировано 144 особи красной полевки из природных популяций (Таблица 2.1).

Таблица 2.1. Количество животных, использованных в различных тестах. Описание тестов в соответствующих разделах.

Место	Эксперимент Пол	BMR	MMR	Кортикостерон		Глюкоза		Δt°C
		N	N	(F) N	(S) N	(F) N	(S) N	N
Лесопарк	♂♂	24	22	18	20	14	14	22
ННЦ	♀♀	14	14	11	11	10	9	14
Горная тайга	♂♂	69	67	51	51	26	27	67
	♀♀	37	36	29	29	17	17	35
Всего		144	139	109	111	67	67	138

В естественных местообитаниях, предпочитаемых красной полевкой, устанавливали фабричные живоловки с деревянными домиками. Для лучшей сохранности животных домики наполняли ватой и снабжали подкормкой (овес). Живоловки устанавливали линиями по 20-40 штук с интервалом в 10 метров и проверяли два раза в день (в 7.00 и в 19.00). Приманкой служили кусочки хлеба, обжаренного в нерафинированном подсолнечном масле. Каждая линия работала по 2 суток. Отловленных зверьков помещали в полевой виварий и содержали в

индивидуальных пластиковых клетках 300x200x100 мм при фиксированной температуре (20-22°C) и искусственном освещении, соответствующем естественному фотопериодическому режиму. Подстилкой служили древесные опилки. В качестве корма использовали стандартные зерновые смеси («Вака», «Хомка», «Любимчик») и витаминизированные гранулы для грызунов производства «ООО Лабораторснаб» с добавлением свежей травы и кедровых орехов. Корм и воду животные получали в неограниченном количестве (*ad libitum*).

Поскольку время нахождения в живоловке может оказать неконтролируемое влияние на лабильные физиологические показатели животного, для оценки упитанности, жирности и количества депонированного в печени гликогена использовали только животных, отловленных ловушками Геро («давилками»). Отловы были приурочены к периодам сезонного цикла, наиболее значимым для популяционной динамики вида: май (популяция представлена исключительно перезимовавшими животными) и август (преобладают неполовозрелые сеголетки, формирующие зимующую когорту (Шварц и др., 1969)). Отловы проводили в 2011 – 2012 и 2016 гг. одновременно в обеих сравниваемых популяциях. Ловушки выставляли на 2 суток в линию из 30 ловушек с интервалом 10 м и проверяли ежедневно в 8 часов утра. Приманкой служил черный хлеб, обжаренный в нерафинированном подсолнечном масле. (Таблица 2.2).

Таблица 2.2. Количество животных, использованных в анализе содержания основных метаболических субстратов.

Место	Содержание жира		Гликоген		Упитанность	
	N (май)	N (август)	N (май)	N (август)	N (май)	N (август)
Лесопарк ННЦ	8	17	9	17	8	17
Горная тайга	18	41	18	41	18	39
Всего	26	58	27	58	26	56

Поскольку упитанность животных зависит от обилия и доступности кормов, которое подвержено значительным сезонным флуктуациям (Башенина, 1977; Шварц, 1980), для более корректной оценки ресурсной обеспеченности животных отловы проводили в начале (май) и в конце (август) сезона размножения. В исследуемых популяциях красной полевки молодые особи начинают появляться в отловах не ранее начала лета (Новиков и др., 2012). В мае исследуемая выборка была представлена исключительно перезимовавшими особями. В августе в отловах преобладали неполовозрелые сеголетки. Половозрелых и неполовозрелых животных при расчете сезонной динамики жирности, веса, упитанности и содержания гликогена в печени по местам отлова анализировали отдельно.

Для выяснения адаптивной природы наблюдаемой межпопуляционной изменчивости рассматриваемых показателей в работе использовали группу из 37 одновозрастных особей красной полевки, рожденных в лабораторных условиях мае-июне 2010 г. (Таблица 2.3)

Таблица 2.3. Количество использованных в работе животных, родившихся в лаборатории.

Место	Эксперимент Пол	BMR	MMR	Кортикостерон		$\Delta t^{\circ}\text{C}$
		N	N	(F) N	(S) N	N
Лесопарк ННЦ	♂♂	12	12	10	10	12
	♀♀	6	6	4	4	6
Горная тайга	♂♂	13	13	14	11	13
	♀♀	6	5	4	3	4
Всего		37	36	32	28	35

Эти особи явились первым поколением потомков, полученных от полевок, отловленных в природе осенью 2009 г и выдержанных в течение зимы в виварии ИСиЭЖ СО РАН в коротком световом дне (8С:16Т), имитирующем зимний фотопериодический режим. В начале апреля 2010 г. фотопериодический режим содержания этих животных был изменен (16С:8Т) и из них были сформированы пары – по пять пар из каждого местообитания. Потомки этих животных (18 из

популяции ННЦ и 19 из популяции горной тайги были использованы в экспериментах. Пометы были практически одинаковы по количеству щенков (5 ± 1) и по их массе в момент рождения. На момент тестирования (август 2010 г.) возраст этих особей составлял примерно три месяца (табл. 2.4).

Таблица 2.4. Потомство красных полевков, полученное и выращенное в лаборатории.

Местообитание	№ родителей	№ потомков	Возраст (дни)	Масса тела, г
Телецкое озеро	♂8 x ♀5	14	91	21,4
		15	91	21,2
		16	91	23,9
	♂10 x ♀11	72	93	24,6
		74	93	23,6
		75	93	27,3
		75	93	28,3
		77	93	27,6
		78	93	27,5
	♂6 x ♀3	81	90	28,9
		82	90	23,3
	♂9 x ♀7	91	100	22,6
		92	100	20,7
		93	100	23,2
		94	100	19,4
		95	100	18,5
		96	100	20,5
	♂9 x ♀7	111	96	23,1
112		96	23,8	
Лесопарк ННЦ	♂808-9 x ♀849-7	31	97	25,3
		32	97	22,4
		33	97	22,5
		34	97	24,6
	♂808-7 x ♀849-4	51	95	22,9
		52	95	22,2
		53	95	22,2
		54	95	22,9
	♂808-7 x ♀646-4	61	94	23,0
		62	94	20,4
		63	94	16,4
		64	94	14,2
		65	94	22,5
	♂849-6 x ♀808-5	101	92	30,1
		102	92	18,4
		103	92	20,9
		104	92	24,6
		105	92	22,4

2.3. Измерение энергообмена

2.3.1. Основной обмен

Для измерения основного обмена использовали метод непрямой калориметрии в установке закрытого типа (Калабухов, 1951; Шилов, 1961) в модификации, предложенной Е. А. Новиковым и Д. В. Петровским (Novikov et al., 2015). Для этого животное после двухдневной передержки в виварии, помещали в герметичную камеру объемом 1,5 л, находящуюся в водяном термостате с температурой 26-27°C, что для большинства наземных бореальных грызунов находится в пределах термонеutralной зоны (Башенина, 1977). Предварительно в камеру помещали контейнер с гранулированной щелочью (NaOH), которая поглощала влагу и углекислый газ, выдыхаемый животным. Потребление животным кислорода приводило к снижению давления в камере. Падение давления регистрировали с помощью электронного датчика давления MPX2010DP каждую минуту. Каждые 5 минут давление в камере выравнивали кислородом из резервуара, находящимся при атмосферном давлении. Среднее значение 15 измерений принимали за уровень основного обмена, выражая его в мл потребленного кислорода на грамм массы тела в час. Поскольку объем газовой смеси и, следовательно, фактическое количество потребленных животным молекул кислорода зависит от давления и температуры, для корректного анализа результатов измерений в разных погодных условиях, и их сравнения с литературными данными и данными по максимальному обмену, полученные величины приводили к нормальным условиям: 0°C, 760 мм Hg (Шилов, 1961).

2.3.2. Максимальный обмен

В качестве тестового охлаждения, превышающего гомеостатические возможности организма, использовали 15-ти минутную экспозицию животных в гелиево-кислородной атмосфере. Данный подход, наряду с измерением потребления кислорода на беговой дорожке, является одним из наиболее распространённых методов оценки максимального обмена у мелких животных (Rosenmann, Morisson, 1974; Wang, 1980; Hayes, Chappell, 1986). Рабочую камеру

объемом 1 л термостатировали при 7°C. В предыдущих исследованиях, выполненных на лесных полевках с использованием данной методики, было показано, что при температурах среды ниже 9°C потребление кислорода животных выходит на плато (Novikov et al., 1996; Moshkin et al., 2001; 2002). Следовательно, показания, полученные при 7°C, можно считать соответствующими MMR. После помещения животного в камеру через нее в течение 3-х минут с помощью насоса прокачивали тарированную гелиево-кислородную смесь (80% He, 20% O₂), общий объем которой не менее чем в три раза превышал объем камеры. После прекращения подачи смеси она циркулировала по замкнутому контуру, включающему камеру с животным, насос, контейнер. Показания датчика регистрировали ежеминутно. Каждую минуту давление в системе выравнивали до атмосферного, обогащая ее чистым кислородом. За величину максимального потребления кислорода принимали наибольшее из значений, зарегистрированных в течение теста (рис. 2.1). Все показатели интенсивности метаболизма выражали как объем потребленного кислорода (мл) в пересчете на грамм массы тела в час. Показания приводили к нормальным условиям.

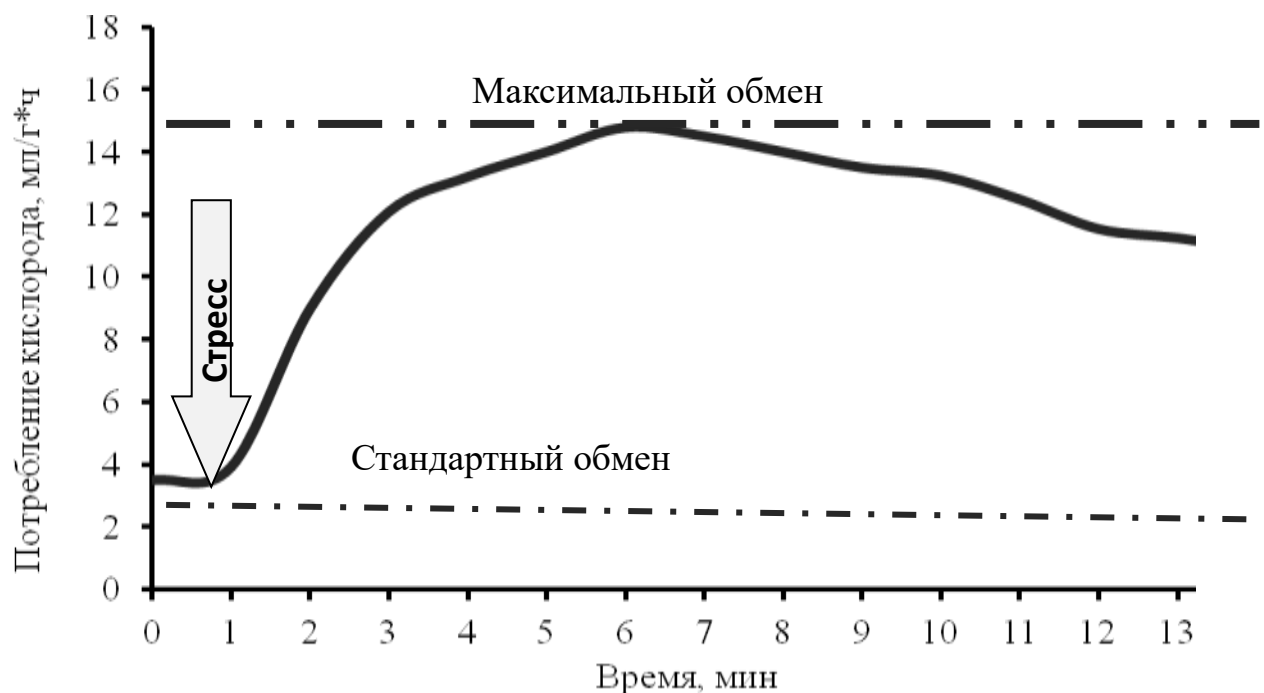


Рисунок 2.1. Динамика потребления кислорода во время воздействия острого охлаждения.

До- и после холодого воздействия с помощью цифрового датчика измеряли ректальную температуру тела животных. Точность измерения составляла 0,1°C.

2.4. Сбор проб крови

Прижизненные пробы крови (200 мкл) отбирали из ретроорбитального синуса предварительно гепаринизированными пипетками Пастера. Время взятия крови не превышало 2-х минут, что, согласно данным литературы, позволяет избежать искажения результатов вследствие стрессированности животных в момент взятия крови (Kugler et al., 1988). Фоновые пробы отбирали в одно и то же время суток (с 11:00 до 12:00). Сразу же после окончания теста на максимальный обмен (MMR) у животных отбирали повторные пробы крови. Кровь центрифугировали (2500 об/мин, 15 мин), отделяли плазму, замораживали ее и хранили при -20°C для последующего измерения концентраций гормонов и глюкозы.

2.5. Измерение концентрации кортикостерона в крови

Как известно, преобладающим глюкокортикоидом у лесных полевок является кортикостерон (Bujalska et al., 1994). В пробах, взятых в 2010 г. у животных, разводимых в виварии, концентрацию этого гормона определяли радиоиммунным (РИА) методом, у животных, отловленных в 2011-2014 гг. в природе – иммуноферментным (ИФА) методом анализа.

Измерение концентрации гормона методом РИА проводили с использованием антител (Sigma, USA), меченного тритием гормона 1,2,6,7-Н³(Amersham, USA) и счетчика Beckman LS 6500 (BeckmanCoulter, USA) по методике, описанной Мошкиным М.П. с соавторами (Moshkin et al., 2002).

По техническим причинам с 2011 г. для определения концентрации кортикостерона в крови мы стали использовать иммуноферментный анализ (ИФА) с помощью коммерческого набора Corticosterone EIA kit (EnzoLifeScience, USA). В лунки с сорбированными поликлональными антителами добавляли 20

мкл размороженной и отцентрифугированной плазмы и 80 мкл буферного раствора из коммерческого набора (Assay Buffer). Все дальнейшие манипуляции проводили согласно инструкции к набору. Оптическую плотность измеряли на спектрофотометре PowerWaveHT (BioTek, USA) при длине волны 405 нм. Концентрации кортикостерона выражали в логарифмированных значениях нг/мл плазмы.

2.6. Измерение содержания основных биоэнергетических субстратов в организме животных

2.6.1. Общее содержание жира в организме и весо-размерный индекс

Содержание жира в организме определяли методом ТОВЕС (total body electrical conductivity) с помощью портативного анализатора состава тела ACAN2 (Польша). Животных отлавливали в ловушки Геро, затем, с помощью прибора ACAN, измеряли проводимость тела в слабом электрическом поле. Принцип действия прибора основан на разном электрическом сопротивлении разных участков тела (Worthy, Speakman, 2003).

Также наряду с измерением общей жирности для оценки упитанности использовали весо-размерный индекс. Для фиксации длины тела полевок, отловленных в ловушки Геро, их измеряли штангенциркулем от кончика носа до анального отверстия. Индекс выражали как отношение массы тела в граммах к длине тела в миллиметрах. Весо-размерный индекс и показатель содержания жира в организме животного коррелировали между собой с высокой степенью достоверности ($R=0.86$; $P<0.001$; $N=82$) (рис. 2.2). Тем не менее, для более надежной оценки состояния животного мы использовали оба показателя.

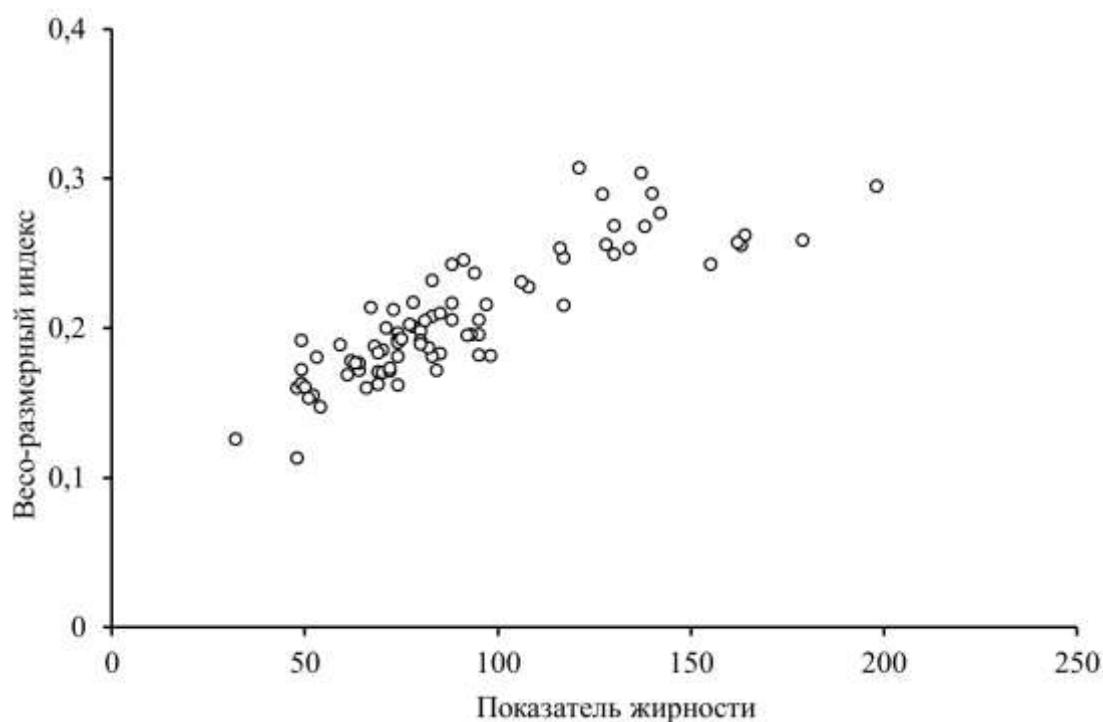


Рисунок 2.2. Соотношение между значениями показателя жирности, измеренного с помощью прибора ACAN и весо-размерным индексом.

2.6.2. Содержание гликогена в печени

У зверьков, отловленных в ловушки Геро, извлекали печень, взвешивали ее и брали навеску ткани около 100 мг, которую замораживали для последующего анализа. Содержание гликогена в печени определяли с помощью методики, основанной на принципе окраски гликогена йодным реактивом (Krisman, 1962; Данченко, Чиркин, 2010). В качестве стандарта использован гликоген Fermentas (Canada). Оптическую плотность определяли на спектрофотометре АИФР-01, Униплан (ПИКОН, Москва).

2.6.3. Содержание глюкозы

Концентрацию глюкозы в плазме крови определяли глюкозооксидазным методом с использованием стандартных наборов "Новоглюк" (Вектор-Бест, Россия). Оптическую плотность определяли на спектрофотометре Gen 5 (BioTek, USA).

2.7. Статистическая обработка данных

В связи с относительно низкой численностью красных полевок в лесопарковой зоне Новосибирского научного центра и стремлением минимизировать количество зверьков, изымаемых из естественной среды обитания для экспериментальных нужд, в изучаемые выборки включали всех отловленных животных, за исключением беременных самок. Статистический анализ материала проводили с использованием общепринятых методов параметрической статистики (пакет Statistica for Windows, версия 6.0). Для оценки возможного влияния местообитания на анализируемые показатели использовали ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA, модуль GLM). Влияние местообитания, пола и состояния репродуктивной системы животных на физиологические показатели учитывали, вводя их в анализ в качестве независимых факторов. Ранее было показано, что в горно-таежной популяции величина метаболической реакции на холодовой стресс зависит от фазы популяционного цикла (Новиков и др., 2015). Однако поскольку анализ межгодовой изменчивости показателей не входил в задачи нашей работы, ее влияние снималось включением в анализ года наблюдений в качестве ковариаты.

Структуру корреляций между анализируемыми показателями оценивали методом факторного анализа с вращением осей «varimax normalized». Анализировали первые две главные компоненты, объясняющие в совокупности до 60% дисперсии.

Метаболический, глюкокортикоидный индексы и индекс содержания глюкозы в крови рассчитывали как отношение значений, измеренных после холодовой экспозиции, к фоновым значениям соответствующего показателя.

Показатели, имеющие логнормальное распределение (концентрации кортикостерона, метаболический и глюкокортикоидный индексы), предварительно логарифмировали. Для сравнения концентраций кортикостерона, измеренных до и после холодового стресса использовали t – тест Стьюдента для связанных выборок, в остальных случаях использовали t – тест Стьюдента для независимых выборок.

ГЛАВА 3. МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ И МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ ИЗ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

3.1. Динамика численности популяций красной полевки

Относительная численность, оцененная по данным отловов в живоловки в августе 2010 – 2013 гг., в обеих популяциях имела выраженную межгодовую изменчивость, достигая максимальных значений в лесопарковой популяции в 2010 г., а в горно-таежной – в 2012 г. (рис. 3.1). Среднемноголетняя численность составила 10.3 ± 2.4 особей на 100 л/с в лесопарковой и 36.1 ± 5.1 особей на 100 л/с в горно-таежной популяции (различия статистически значимы, $t_{12}=5.0$; $p<0.001$). Коэффициент вариации среднегодовых значений относительной численности составил, таким образом, 67.3% для лесопарковой и 27.8% для горно – таежной популяций.

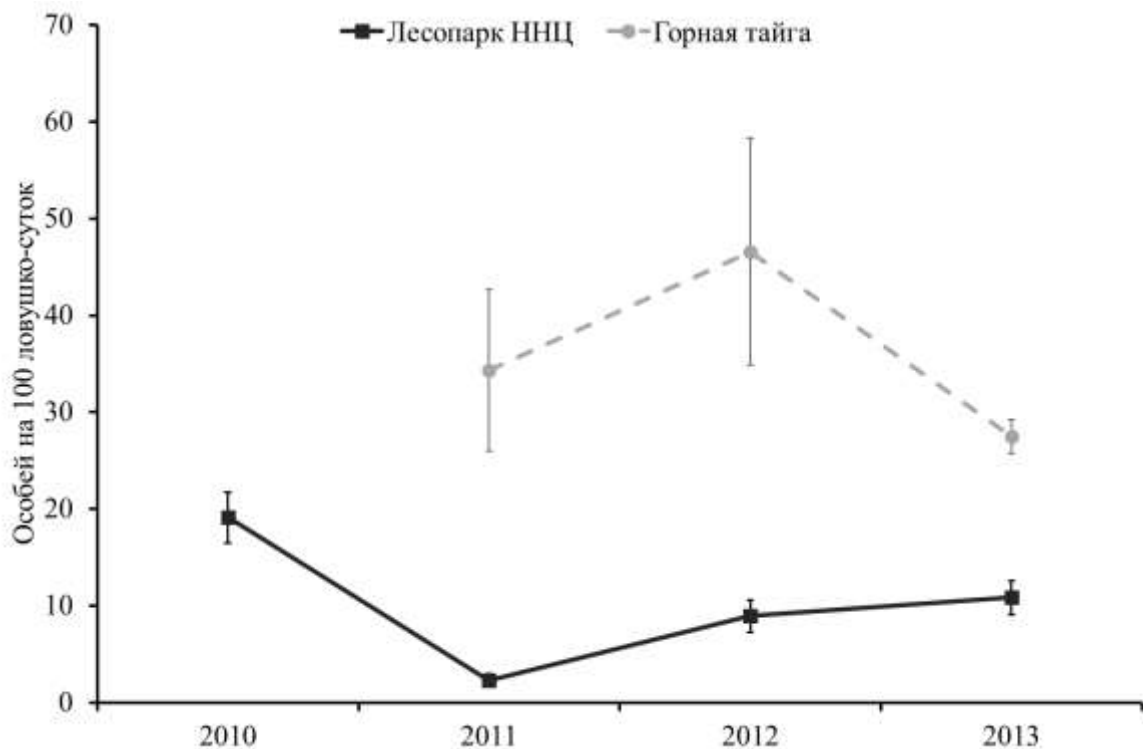


Рисунок 3.1. Межгодовые изменения численности (среднее значения \pm стандартная ошибка), оцененной по данным отловов линиями живоловок в сравниваемых популяциях красной полевки.

Относительная численность, оцененная в 2011 – 2012 гг. по данным отловов в живоловки, в лесопарке ННЦ составила в среднем, 1.0 ± 0.5 особей на 100 ловушко-суток в мае, и 6.6 ± 0.6 особей на 100 ловушко-суток в августе. В горной тайге эти показатели равнялись 22.5 ± 1.5 особей на 100 ловушко-суток в мае и 45.8 ± 5.7 особей на 100 ловушко-суток в августе (рис. 3.2).

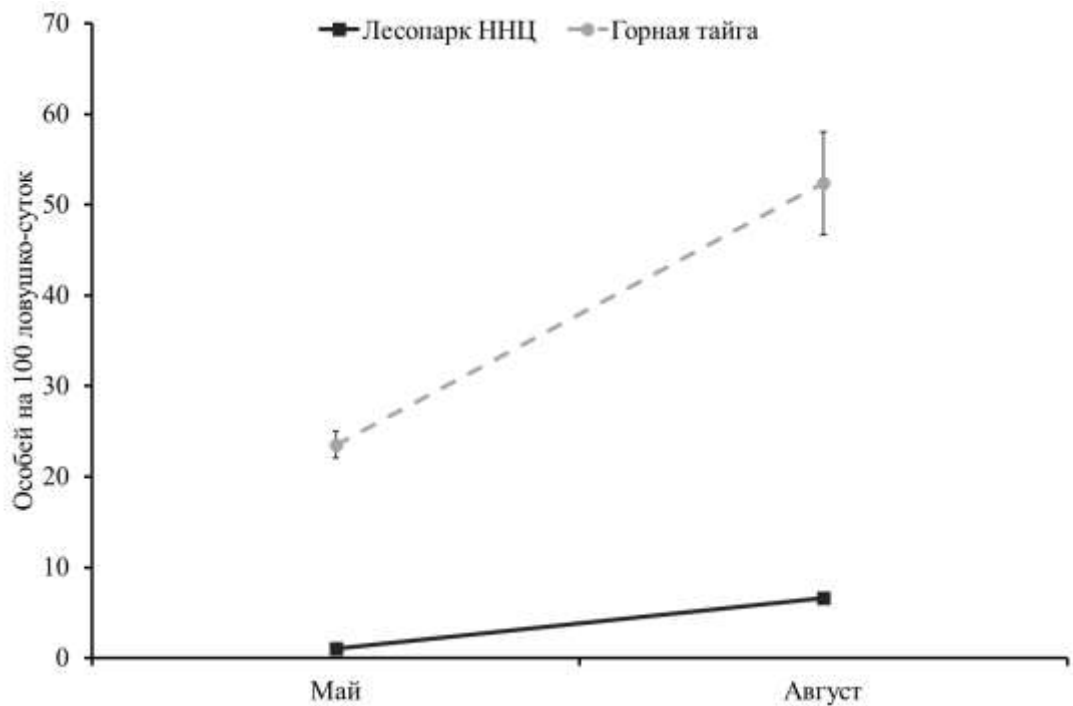


Рисунок 3.2. Сезонная динамика численности красной полевки.

Поскольку отловы животных для лабораторных экспериментов проводились по стандартному протоколу их результаты можно было использовать для оценки численности, что позволило подтвердить закономерности, выявленные ранее при изучении динамики численности красных полевков, в том числе и в рассматриваемых нами популяциях (Новиков, 1995; Литвинов и др., 2007; Панов, 2001, 2010; Новиков и др., 2012; Novikov, Moshkin, 1998). Так, относительная численность, оцененная по отловам в линии ловушек, в обеих популяциях повышалась в течение репродуктивного сезона – с мая по август. В горной тайге Телецкого озера относительная численность популяции во все годы была выше,

чем в лесопарке ННЦ. Помимо средне-многолетних значений численности, различался и размах ее колебаний: в лесопарке ННЦ осенняя численность была в 6.3 ± 5.9 раза выше весенней, тогда как в горной тайге всего в 2.0 ± 0.8 раза. Статистически значимы и различия в коэффициентах вариации межгодовых колебаний численности, оценённой по августовским отловам в живоловки. Полученные нами оценки хорошо согласуются с данными Е. А. Новикова с соавторами (2012), продемонстрировавшими различия в динамике численности изучаемых популяций и степени вклада в нее внутривидовых механизмов. В обеих популяциях присутствуют выраженные межгодовые колебания численности, однако даже максимальная относительная численность популяции ННЦ, зарегистрированная за все время наблюдений, оказывается значительно ниже, чем минимальная относительная численность популяции горной тайги.

Таким образом, в соответствии с общепринятыми представлениями о динамике численности и структурных особенностях популяций, обитающих в неоптимальных условиях (Ивантер, 2012; Ивантер, Моисеева, 2015), лесопарковую зону ННЦ можно рассматривать как неоптимальное местообитание для красной полевки, а прителецкую тайгу – как оптимальное (Новиков и др., 2012).

3.2. Субстратное обеспечение метаболизма

Для выявления популяционных особенностей сезонной динамики количества депонированных в организме метаболических субстратов использовали данные отловов красных полевок ловушками Геро, проведенных в сравниваемых популяциях в мае и августе 2011-2012 и 2016 гг.

3.2.1. Масса тела и упитанность полевок

Ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA), учитывающий репродуктивный статус, пол и место отлова животных в качестве независимых факторов и год наблюдений в качестве ковариаты, выявил достоверное влияние репродуктивного статуса на массу и упитанность полевок ($F_{1,80}=152.7$; $P<0.001$ и $F_{1,80}=117.7$; $P<0.001$, соответственно). Также было обнаружено достоверное

влияние пола животных и места отлова на массу тела ($F_{1,80}=9.9$; $P<0.01$ и $F_{1,80}=6.1$; $P<0.05$, соответственно) и упитанность ($F_{1,80}=12.3$; $P<0.001$ и $F_{1,80}=6.1$; $P<0.05$, соответственно). В обеих популяциях были выявлены достоверные различия по массе тела между половозрелыми и неполовозрелыми животными в августовских отловах (в мае были отловлены только половозрелые животные). Во всех случаях неполовозрелые животные весили достоверно меньше, чем половозрелые: соответственно 15.1 ± 0.2 и 19.1 ± 1.2 г ($t_{40}=5.4$; $p<0.001$) в горной тайге, 12.7 ± 0.8 и 21.8 ± 1.2 г ($t_{16}=6.4$; $p<0.001$) в лесопарке ННЦ. У неполовозрелых особей, отловленных в августе, были обнаружены достоверные межпопуляционные различия ($t_{42}=4.1$; $p<0.001$): в популяции горной тайги масса полевок была выше, чем в популяции лесопарка ННЦ (рис. 3.3).

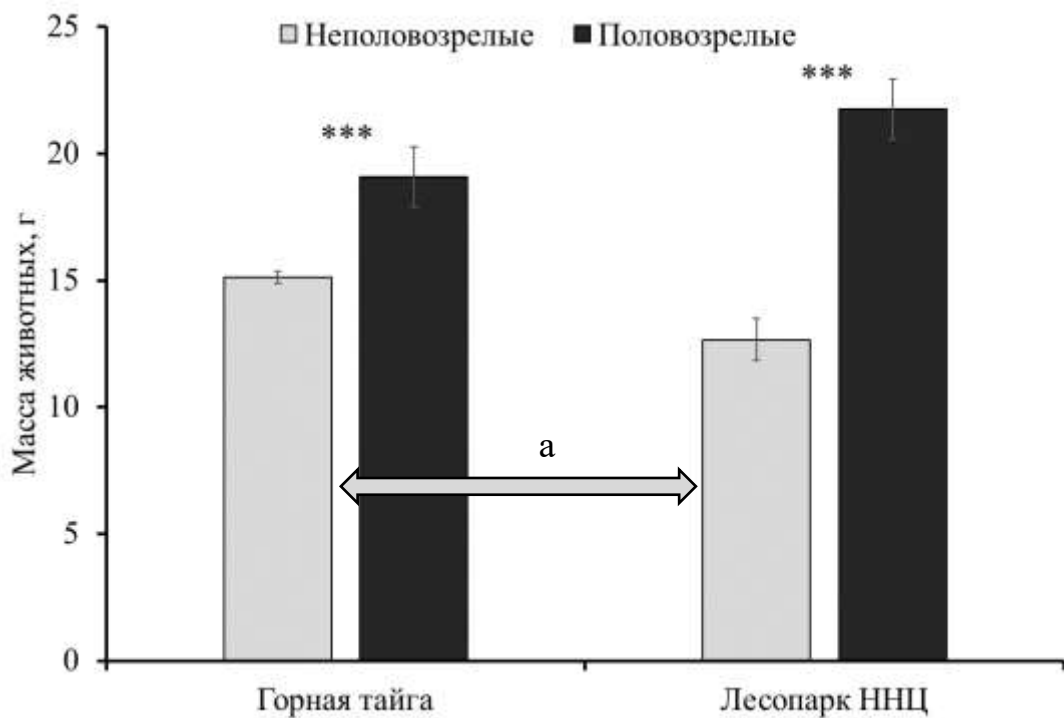


Рисунок 3.3. Масса тела половозрелых и неполовозрелых полевок, отловленных в августе. Достоверные (t- критерий Стьюдента, $p<0.001$) внутрипопуляционные различия между половозрелыми и неполовозрелыми особями показаны знаком - ***. Достоверные ($p<0.001$) межпопуляционные различия у особей одного и того же репродуктивного статуса показаны буквами.

Внутрипопуляционные различия по массе тела у половозрелых особей, отловленных в мае и августе, были выявлены только в популяции горной тайги. Масса тела полевок из горно-таежной популяции в мае составила 24.5 ± 0.7 г, в августе – 19.1 ± 1.2 г ($t_{24}=3.9$; $p<0.001$), масса полевок из лесопарка ННЦ, соответственно - 23.3 ± 1.1 и 21.8 ± 1.2 г (рис. 3.4). Достоверных межпопуляционных различий в сезонной динамике массы тела не обнаружено.

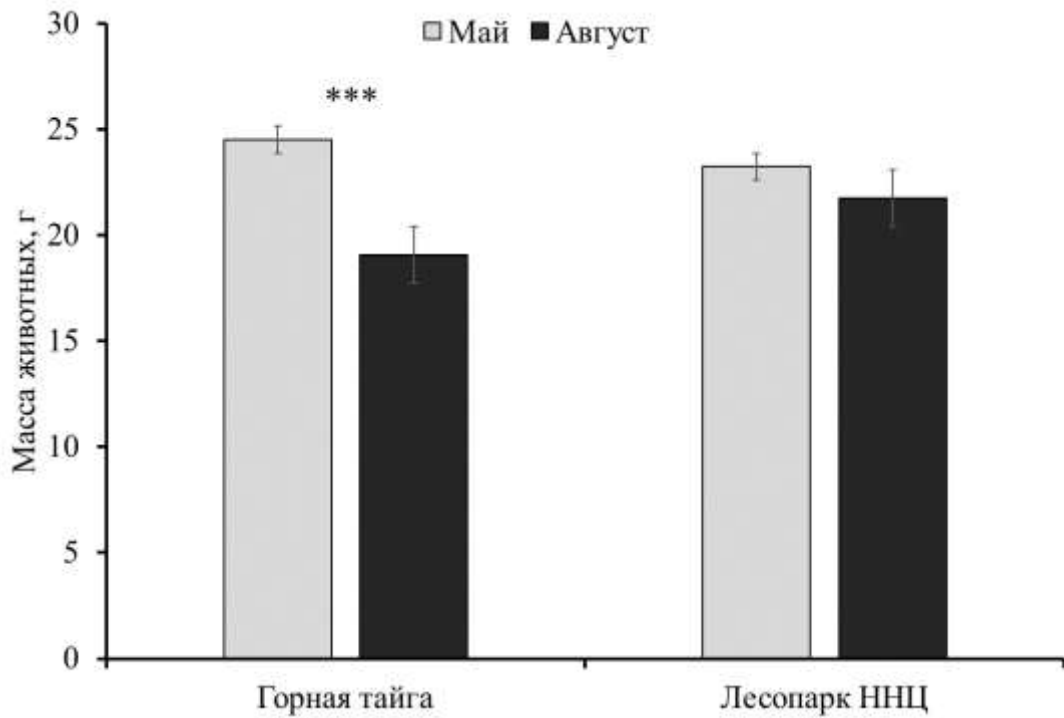


Рисунок 3.4. Сезонная динамика массы тела половозрелых особей красной полевки *** - различия достоверны (t- критерий Стьюдента, $p<0.001$).

В популяции горной тайги достоверные половые различия по массе тела были выявлены только в майских отловах. Самцы весили в среднем меньше самок 22.8 ± 0.9 и 25.9 ± 0.9 г, соответственно ($t_{17}=2.4$; $p<0.05$). В августе достоверных различий между самцами и самками из горно-таежной популяции не обнаружено (рис. 3.5).

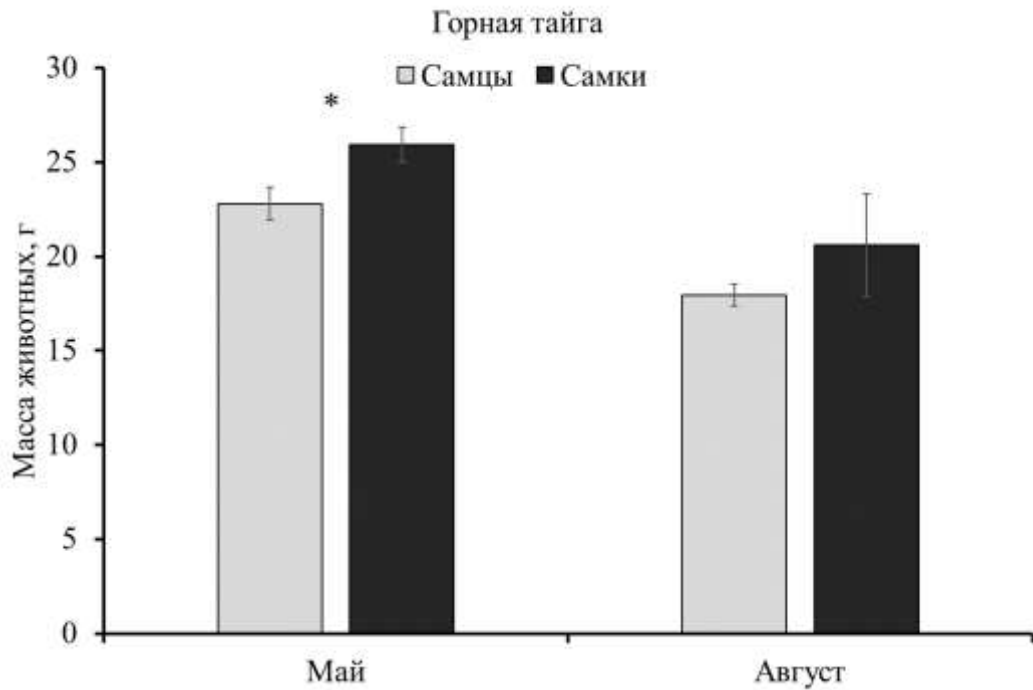


Рисунок 3.5. Сезонная динамика массы половозрелых полевков горной тайги у особей разного пола. * - различия достоверны (t- критерий Стьюдента, $p < 0.05$).

При сравнении массы тела половозрелых особей, отловленных в мае и августе в лесопарке ННЦ, достоверных различий между самцами и самками не обнаружено (рис. 3.6).

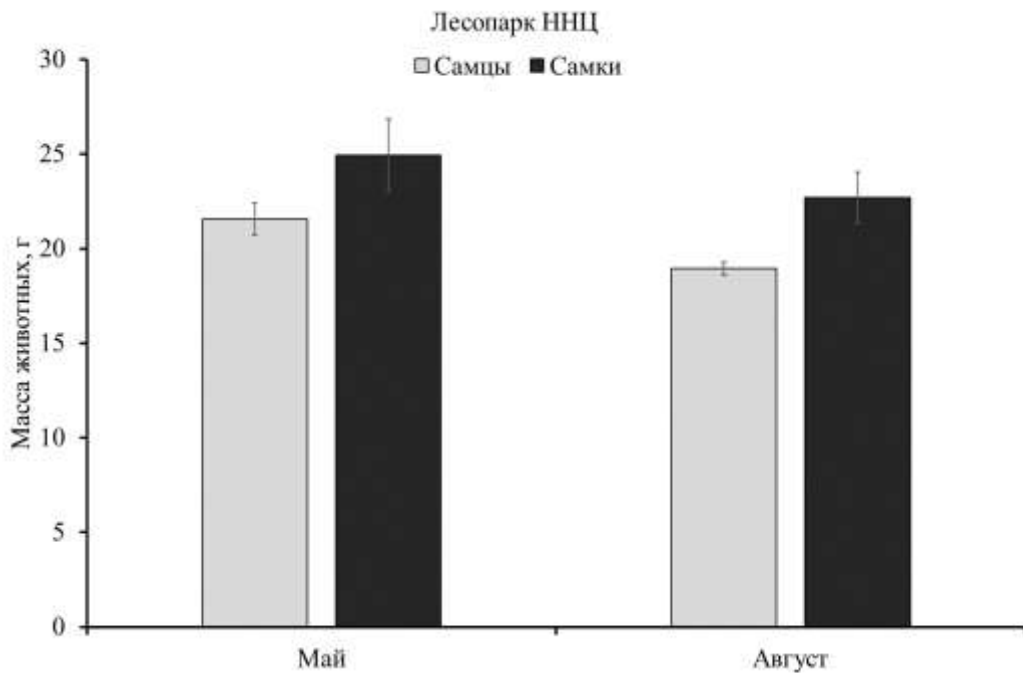


Рисунок 3.6. Сезонная динамика массы половозрелых полевков из популяции лесопарка ННЦ у особей разного пола.

Показатель упитанности (отношение массы к длине тела) достоверно снижался у половозрелых полевок из популяции горной тайги от мая к августу. Упитанность полевок составляла 0.25 ± 0.01 г/мм в мае, 0.21 ± 0.01 г/мм в августе ($t_{23}=2.9$; $p<0.01$). Упитанность полевок из лесопарка ННЦ не различалась в мае и в августе, составляя в обоих случаях 0.24 ± 0.01 г/мм (рис. 3.7).

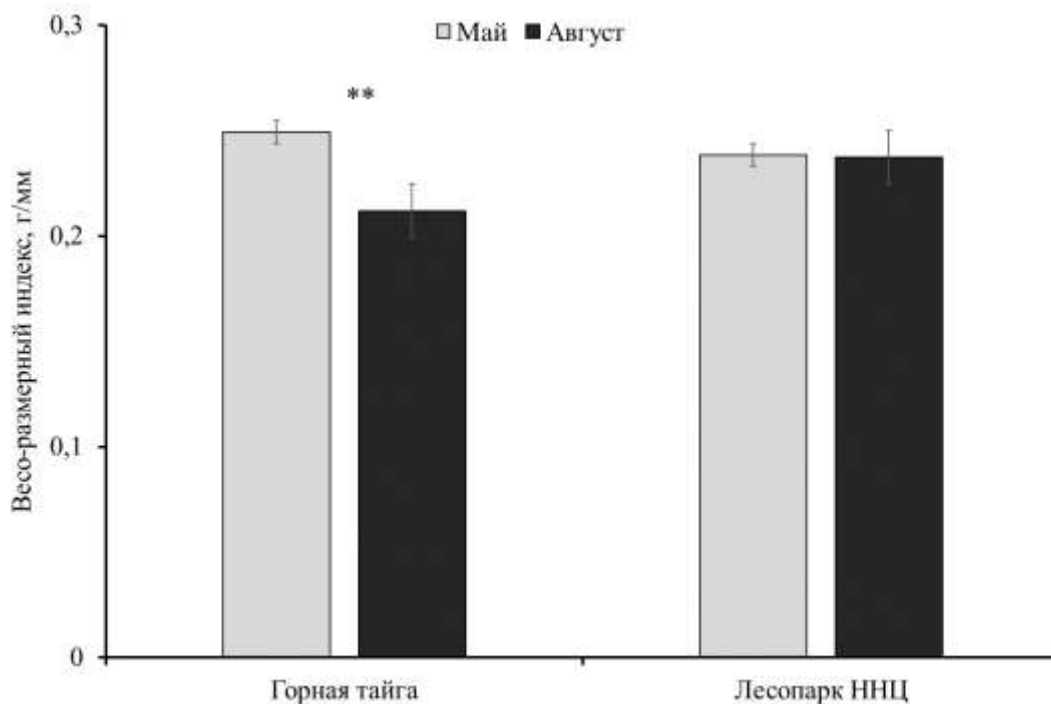


Рисунок 3.7. Показатель упитанности половозрелых полевок (отношение массы к длине тела), отловленных в сравниваемых популяциях в мае и в августе. ** - различия достоверны (t- критерий Стьюдента, $p<0.01$).

Достоверных межполовых различий по показателю упитанности при анализе полевок из разных популяций не обнаружено (рис. 3.8 и рис. 3.9).

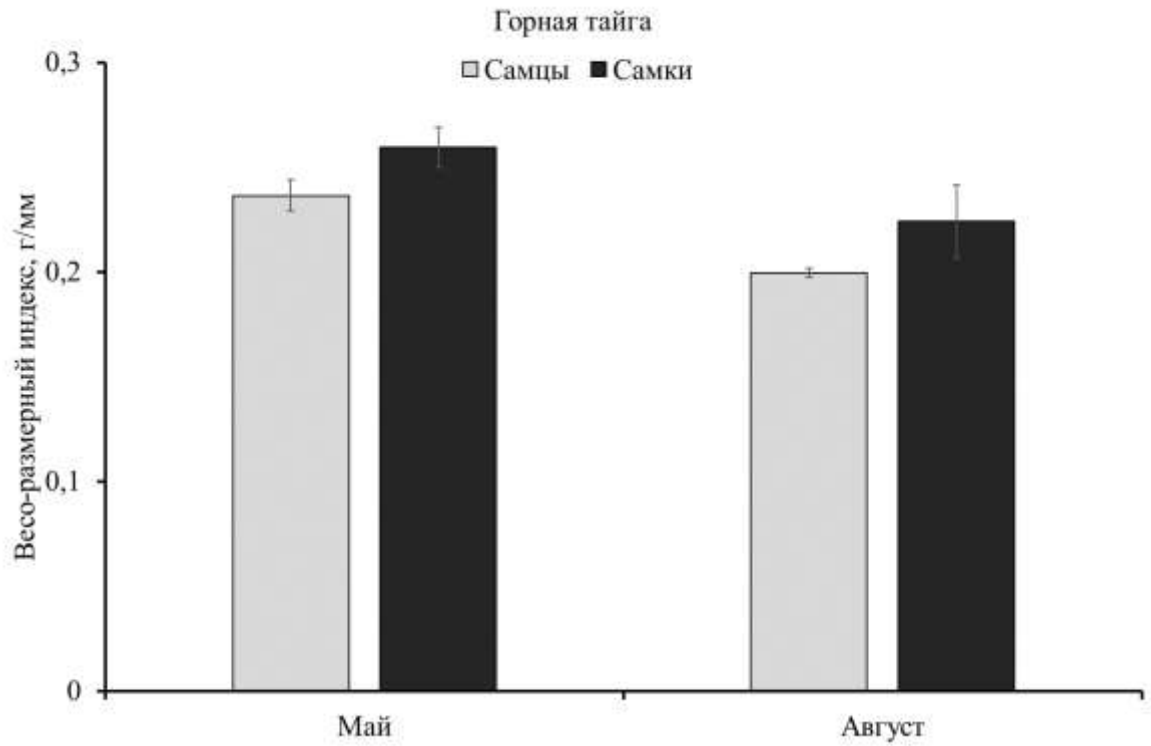


Рисунок 3.8. Упитанность половозрелых самок и самцов, отловленных в популяции горной тайги в мае и в августе.

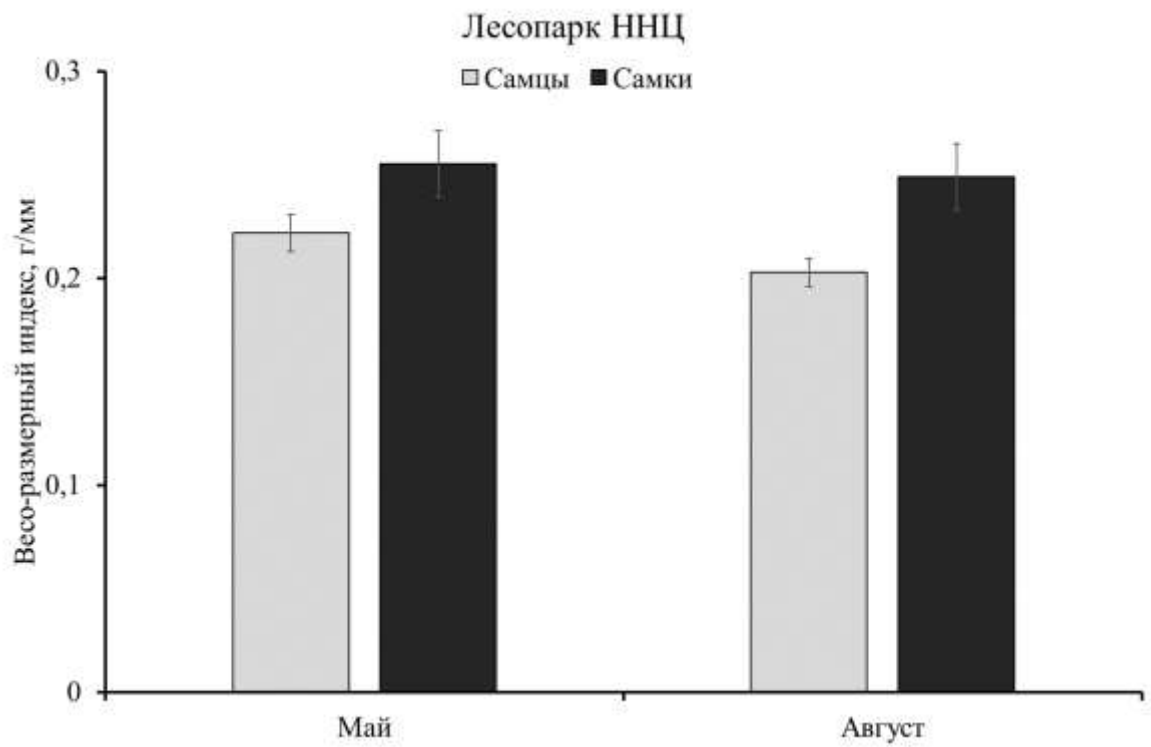


Рисунок 3.9. Упитанность половозрелых самок и самцов, отловленных в популяции ННЦ в мае и в августе.

3.2.2. Индекс содержания жира в организме

Ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA), учитывающий репродуктивный статус, пол и место отлова животных в качестве независимых факторов и год наблюдений в качестве ковариаты, выявил достоверное влияние репродуктивного статуса и пола на жирность ($F_{1,80}=37.2$; $P<0.001$ и $F_{1,80}=6.9$; $P<0.05$, соответственно). Среди полевок, отловленных ловушками Геро в августе, присутствовали как половозрелые, так и неполовозрелые особи. Неполовозрелые особи в сравнении с половозрелыми имели достоверно более низкий индекс содержания жира в организме, как в популяции горной тайги – 68.7 ± 2.2 и 97.6 ± 13.7 , соответственно ($t_{40}=3.7$; $p<0.001$), так и в популяции лесопарковой зоны ННЦ – 60.2 ± 5.1 и 122.5 ± 12.4 , соответственно ($t_{16}=4.8$; $p<0.001$) (рис. 3.10).

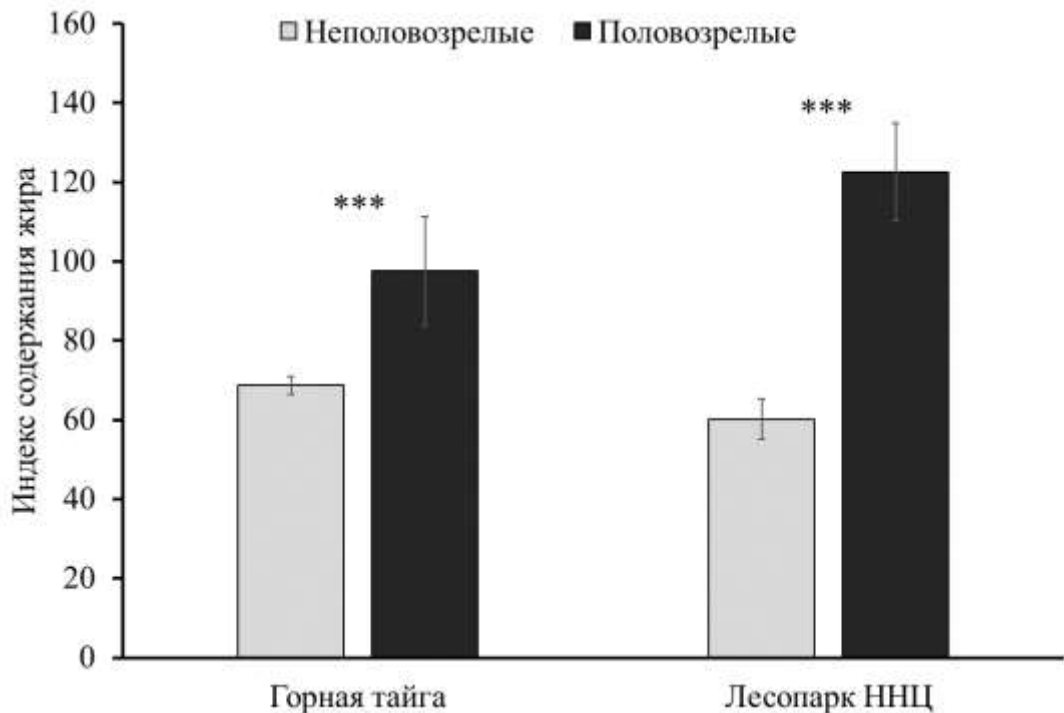


Рисунок 3.10. Индекс содержания жира у половозрелых и неполовозрелых животных из разных биотопов в августе. *** - различия достоверны ($p<0.001$; Student t-test)

Достоверных сезонных и межпопуляционных различий по содержанию жира в организме у половозрелых особей не обнаружено (рис. 3.11). Индекс содержания жира у полевок из горной тайги составил в мае 112.9 ± 6.4 , в августе – 97.6 ± 13.7 , индекс содержания жира у полевок из лесопарка ННЦ в мае равнялся

116±13.4, в августе – 122.5±12.4. Сравнение индекса содержания жира самцов и самок из одной и той же популяции не выявило достоверных межполовых различий (рис. 3.12, рис. 3.13).

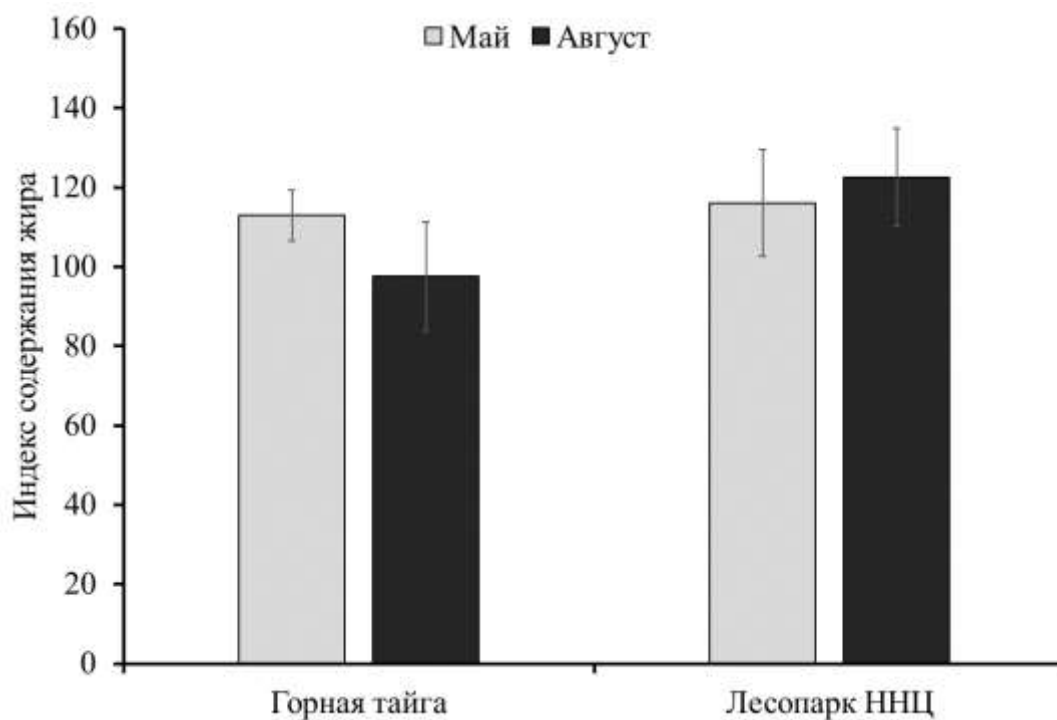


Рисунок 3.11. Индекс содержания жира у половозрелых полевков в мае и августе.

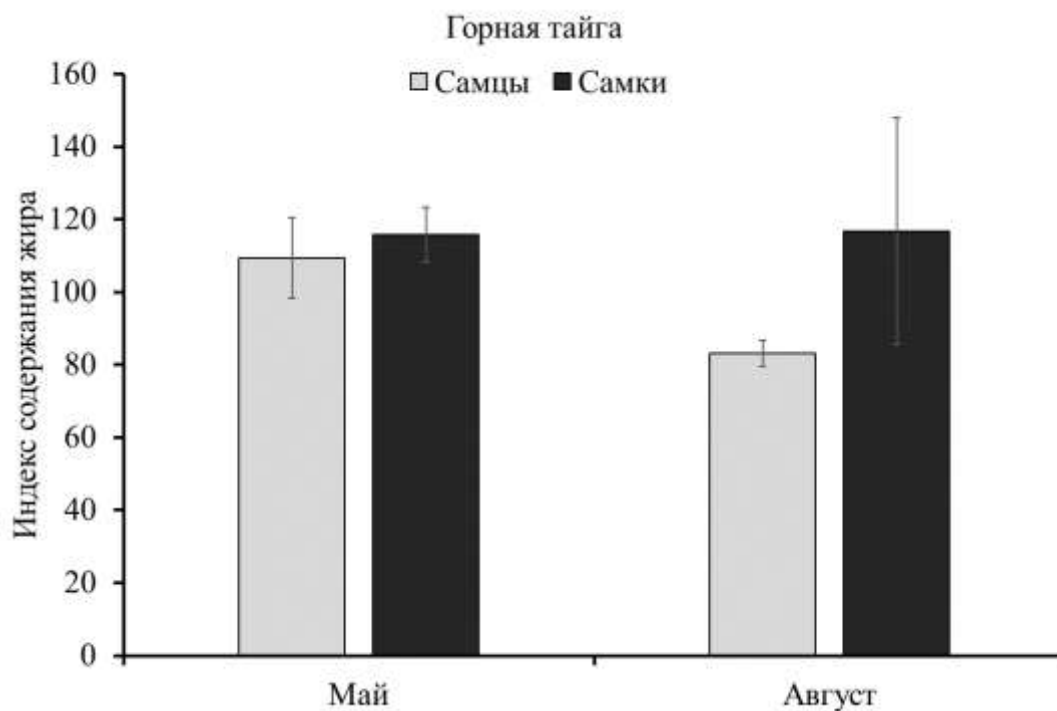


Рисунок 3.12. Индекс содержания жира у самок и самцов из горно – таежной популяции.

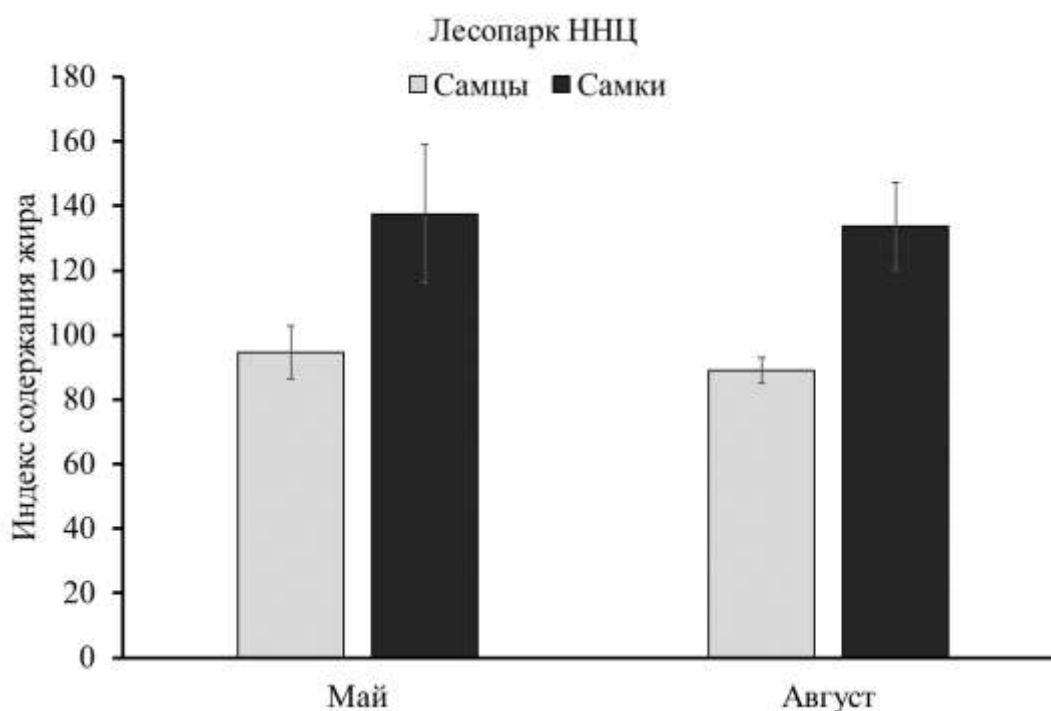


Рисунок 3.13. Индекс содержания жира у самок и самцов из популяции ННЦ.

3.2.3. Содержание гликогена в печени

Ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA), учитывающий репродуктивный статус, пол и место отлова животных в качестве независимых факторов и год наблюдений в качестве ковариаты, выявил совместное влияние места и репродуктивного статуса животных на содержание гликогена в печени ($F_{1,80}=4.2$; $P<0.05$).

Концентрация гликогена в печени не различалась у неполовозрелых и половозрелых зверьков из горной тайги 28.6 ± 2.0 мкг/г и 23.4 ± 4.9 мкг/г, соответственно. Неполовозрелые полевки из лесопарка ННЦ имели достоверно более низкую концентрацию гликогена в печени, чем половозрелые: 28.1 ± 2.4 мкг/г и 44.6 ± 6.6 мкг/г, соответственно ($t_{16}=2.4$; $p<0.05$) (рис. 3.14).

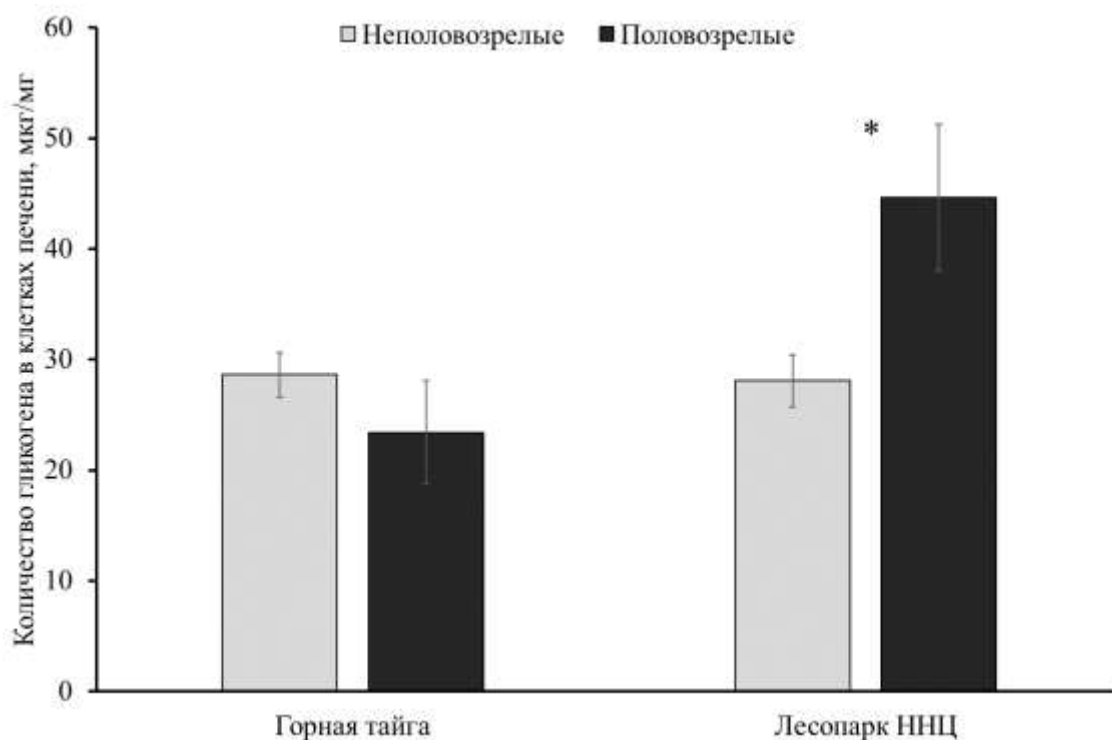


Рисунок 3.14. Содержание гликогена в печени у половозрелых и неполовозрелых полевок, отловленных в августе. Достоверные различия (t-критерий Стьюдента, $p < 0.05$) между особями разного репродуктивного статуса в популяции ННЦ отмечены знаком *.

Половозрелые особи, отловленные в августе в горной тайге, показывали достоверно более низкую концентрацию гликогена, чем в особи, отловленные в лесопарке ННЦ ($t_{16} = 2.5$; $p < 0.05$) (рис. 3.15).

В мае межпопуляционные различия концентрации гликогена в печени у половозрелых животных отсутствовали.

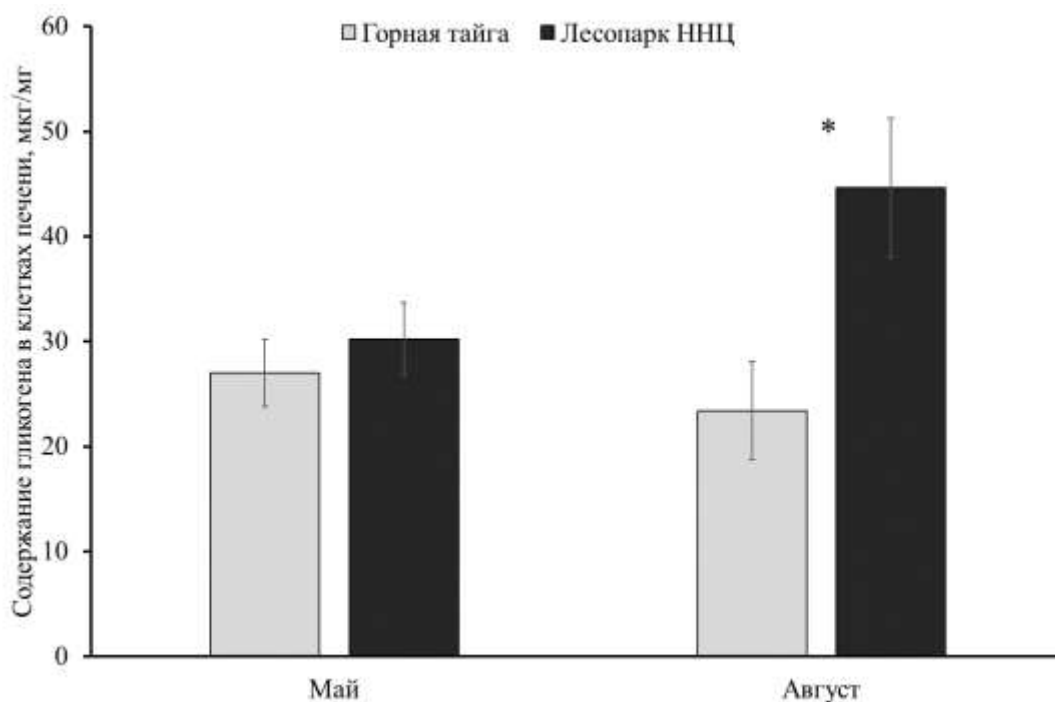


Рисунок 3.15. Содержание гликогена в печени у половозрелых полевок, отловленных в мае и в августе. * - различия достоверны (t- критерий Стьюдента, $p < 0.05$).

Многомерный анализ данных, полученных в каждой из популяций, показал, что в обоих случаях достоверный вклад в значения первой главной компоненты изменчивости вносят все показатели, за исключением содержания гликогена в печени, формирующего вторую главную компоненту (табл. 3.1). Это отражает, очевидно, тот хорошо известный факт, что депонирование и мобилизация жира и гликогена находятся под контролем разных гормональных механизмов, которые по разному реагируют на изменение требований среды (Ночачка, Somero, 1980).

Таблица 3.1. Вклады рассматриваемых физиологических показателей в значения двух основных факторов изменчивости.

	ННЦ		Горная тайга	
	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 1	Фактор 2
Масса тела	0,991*	0,087	0,988*	-0,064
Индекс жирности	0,916*	0,205	0,913*	0,044
Длина тела	0,813*	0,159	0,887*	-0,035
Весо-размерный индекс	0,959*	0,037	0,955*	-0,047
Гликоген	0,126	0,991*	-0,026	0,999*

Комплексные оценки субстратной обеспеченности метаболизма у мелких млекопитающих в природе проводились и ранее, в том числе у красных полевок (Чернявский, Лазуткин, 2004), однако в предлагаемой работе впервые предпринята попытка сравнения значений соответствующих показателей, одновременно оцененных у животных из популяций с разной относительной численностью. Измерения этих показателей в начале (май) и в конце (август) сезона размножения выявили наличие изменчивости, обусловленной, очевидно, сезонными изменениями состояния кормовой базы и возрастными особенностями организма животных, развивающихся по разным онтогенетическим траекториям (Оленев, 2002). Вместе с тем, закономерных межпопуляционных различий, свидетельствующих о худшей кормовой базе и худшей субстратной обеспеченности метаболизма у особей из популяции с относительно низкой численностью, по крайней мере, в теплое время года, нам выявить не удалось.

3.3. Эндокринно – метаболические показатели животных и их реакция на острое охлаждение

3.3.1. Фоновые значения эндокринно – метаболических показателей

3.3.1.1. Величина основного обмена

Ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA), учитывающий репродуктивный статус, пол и место отлова животных в качестве независимых факторов и год наблюдений в качестве ковариаты, показал, что достоверное влияние на основной обмен оказывает только репродуктивный статус ($F_{1,135}=23.4$; $P<0.001$). Неполовозрелые особи имели достоверно более высокий основной обмен, чем половозрелые: в горной тайге - 4.4 ± 0.08 и 3.9 ± 0.1 мл*г/ч, соответственно ($t_{105}=2.5$; $p<0.05$), в лесопарке ННЦ - 4.7 ± 0.2 и 3.8 ± 0.1 мл*г/ч ($t_{37}=4.3$; $p<0.001$), соответственно (рис. 3.16). Таким образом, снижение энергообмена, обусловленное возрастными причинами, более отчетливо прослеживалось у особей из лесопарковой зоны ННЦ.

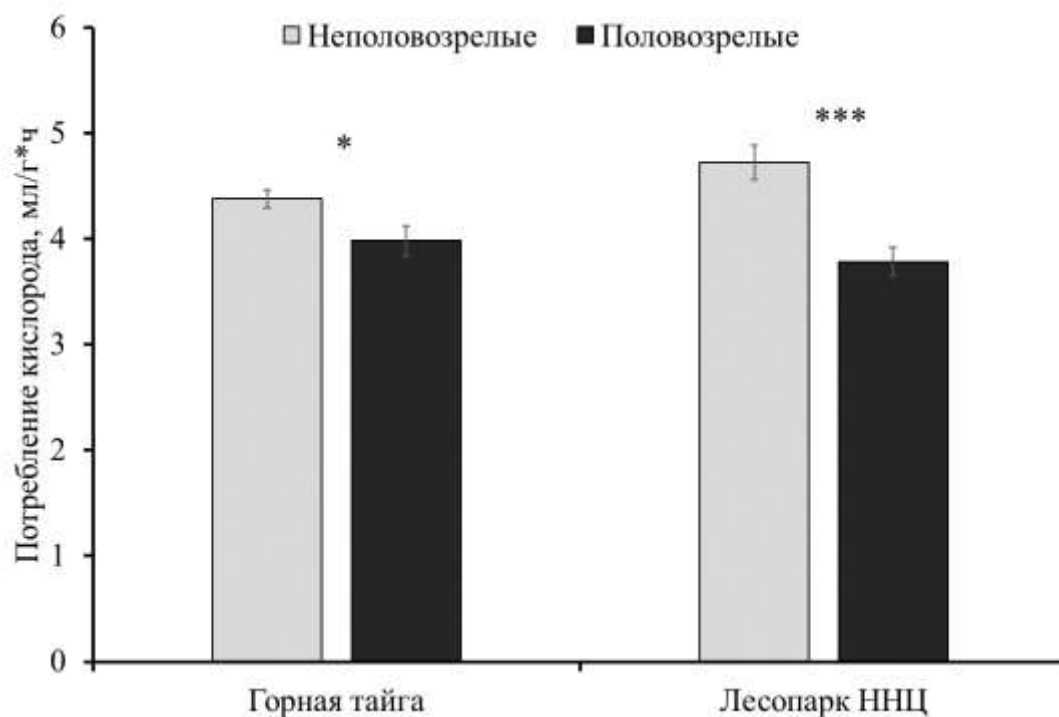


Рисунок 3.16. Основной обмен у половозрелых и неполовозрелых зверьков. * - различия достоверны (t- критерий Стьюдента, $p < 0.05$), *** - различия достоверны (t- критерий Стьюдента, $p < 0.001$).

3.3.1.2. Базальные концентрации глюкокортикоидов

Ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA), учитывающий репродуктивный статус, пол и место отлова животных в качестве независимых факторов и год наблюдений в качестве ковариаты, показал, что достоверное влияние на фоновые концентрации глюкокортикоидов в плазме крови оказывает место отлова ($F_{1,100}=6.8$; $P < 0.05$). Концентрация кортикостерона, измеренная в пробах крови, взятых перед началом тестирования у особей из популяции горной тайги, была достоверно ниже, чем у зверьков из популяции лесопарка ННЦ - 260.9 ± 48.7 и 404.3 ± 117.4 нг/мл, соответственно ($t_{108}=2.7$; $p < 0.01$) (рис. 3.17).

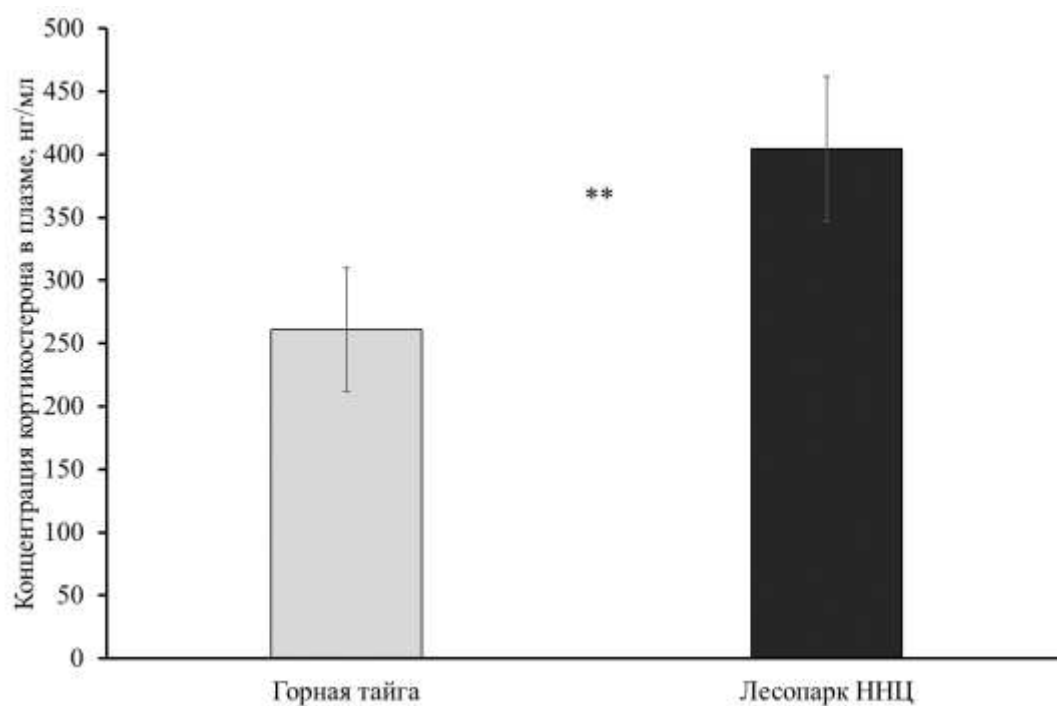


Рисунок 3.17. Фоновые концентрации кортикостерона у полевок из разных популяций. ** - различия достоверны (t- критерий Стьюдента, $p < 0.01$).

3.3.1.3. Фоновые концентрации глюкозы

Ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA), включающий репродуктивный статус, пол и место отлова животных в качестве независимых факторов и год наблюдений в качестве ковариаты, не показал достоверного влияния на фоновый уровень глюкозы в плазме крови ни одного из рассматриваемых факторов (рис. 3.18).

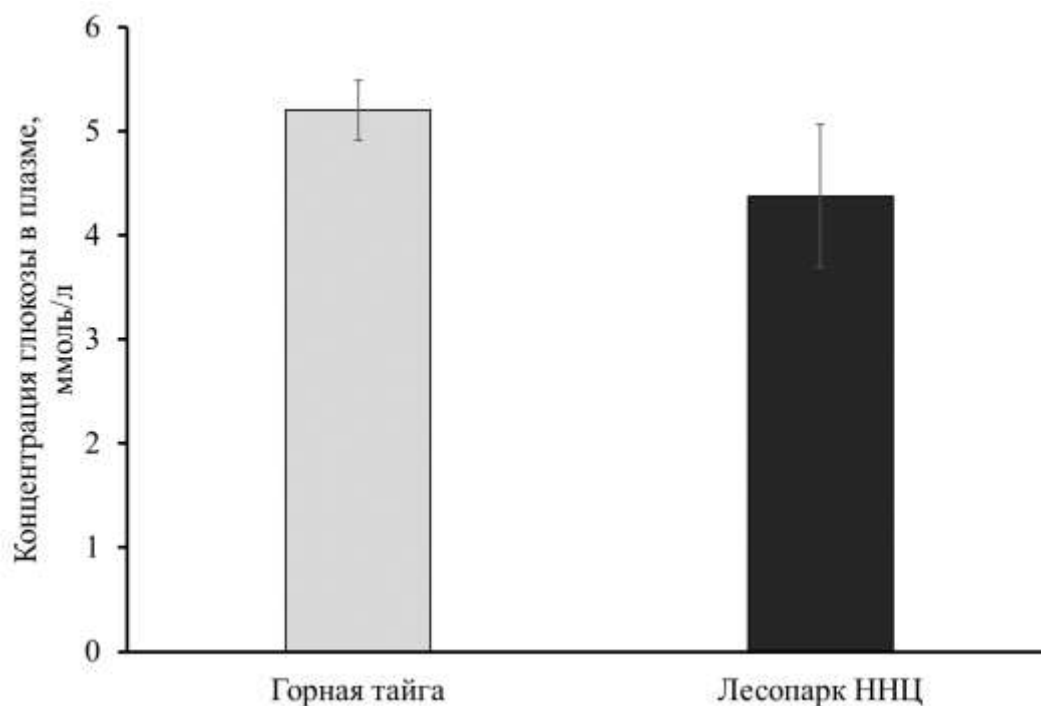


Рисунок 3.18. Базальная концентрация глюкозы в плазме крови у особей из двух популяций.

Результаты проведенных измерений показали отсутствие достоверных межпопуляционных различий по величине основного обмена. В то же время, красные полевки, обитающие в окрестностях ННЦ, имеют достоверно более высокие базальные концентрации кортикостерона в крови, что хорошо согласуется с предыдущими данными, полученными при сравнении этих же популяций (Новиков и др., 2012). Поскольку данный показатель отражает уровень стрессированности животных на момент взятия пробы крови (Kugler et al., 1988), выявленные межпопуляционные различия показывают, что несмотря на видимое отсутствие дефицита пищи и относительно невысокую частоту социальных конфликтов при низкой плотности, животные из этой популяции, подвергаются, очевидно, более высокой стрессовой нагрузке. Это может быть связано с действием как средовых, так и антропогенных факторов.

3.3.2. Физиологические параметры реакции на тестовое охлаждение у животных из природных популяций

3.3.2.1. Метаболическая реакция на тестовое охлаждение

Ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA), учитывающий репродуктивный статус, пол и место отлова животных в качестве независимых факторов и год наблюдений в качестве ковариаты, выявил достоверное влияние репродуктивного статуса и места отлова на максимальное потребление кислорода (MMR) ($F_{1,135}=18.8$; $P<0.001$ и $F_{1,135}=54.8$; $P<0.001$, соответственно). У неполовозрелых особей из обеих популяций уровень MMR был достоверно выше, чем у половозрелых. Значения максимального обмена в горной тайге составили 14.0 ± 0.3 мл*г/ч у неполовозрелых и 12.8 ± 0.6 мл*г/ч ($t_{102} = 2.0$; $p<0.05$) у половозрелых животных, в лесопарке ННЦ: 20.8 ± 1.1 мл*г/ч у неполовозрелых и 15.8 ± 0.7 мл*г/ч ($t_{35} = 3.7$; $p<0.001$) у половозрелых животных (рис. 3.19). Уровень максимального обмена у неполовозрелых и половозрелых особей из лесопарка ННЦ был достоверно выше, чем у особей того же репродуктивного статуса из популяции горной тайги ($t_{90}=8.4$; $p<0.001$ и $t_{47}=3.1$; $p<0.01$ соответственно).

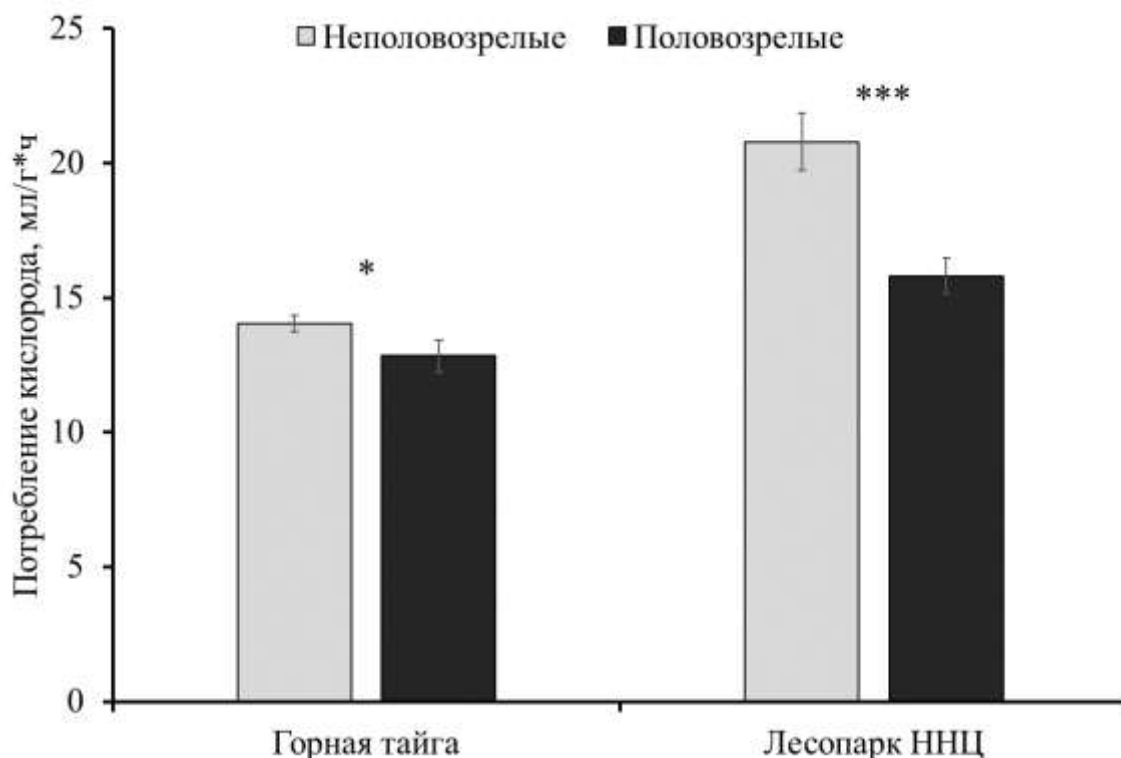


Рисунок 3.19. Величина максимального обмена (MMR) у половозрелых и неполовозрелых особей. * - различия достоверны (t- критерий Стьюдента, $p < 0.05$), *** - различия достоверны (t- критерий Стьюдента, $p < 0.001$).

Метаболическая реакция на острое охлаждение (метаболический индекс), оцененная как отношение максимального уровня обмена после острого охлаждения к базальному уровню, у лесных полевок из популяции, обитающей в горной тайге, оказалась достоверно ниже, чем в лесопарковой зоне ННЦ (3.3 ± 0.09 и 4.4 ± 0.2 , соответственно; $t_{138} = 5.6$; $p < 0.001$) (рис. 3.20).

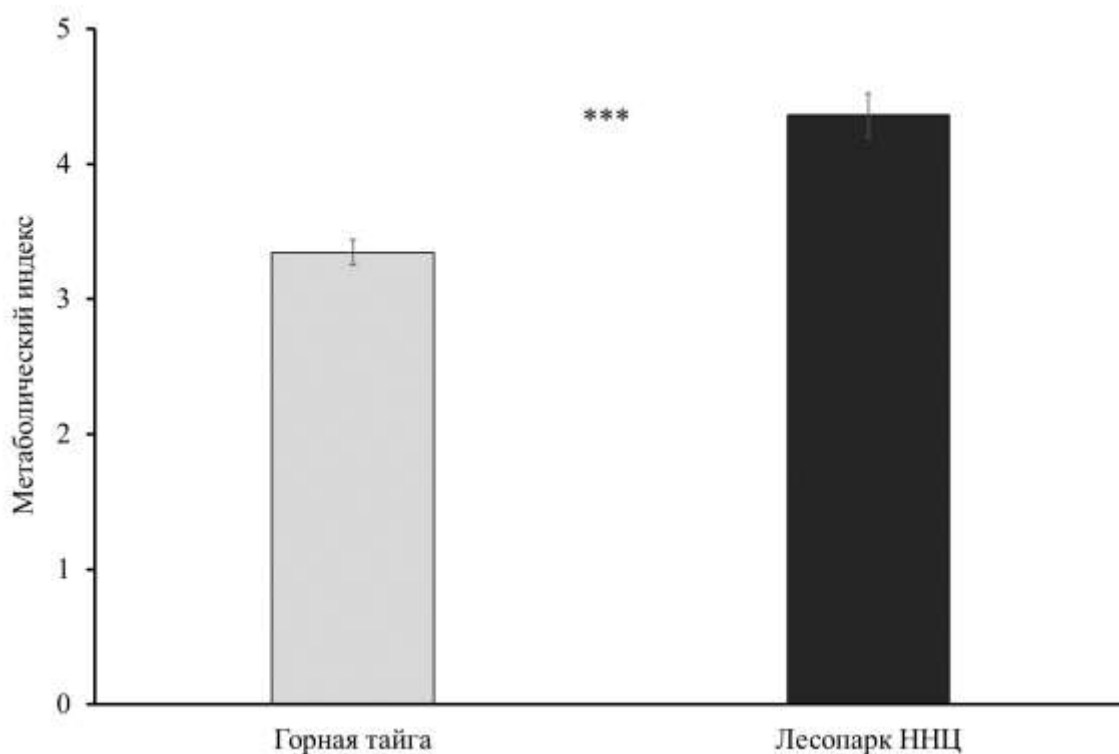


Рисунок 3.20. Метаболическая реакция на острое охлаждение (метаболический индекс) у красных полевок из изучаемых популяций. *** - различия достоверны (t- критерий Стьюдента, $p < 0.001$).

3.3.2.2. Адренкортикальная реакция на тестовое охлаждение.

Ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA), учитывающий репродуктивный статус, пол и место отлова животных в качестве независимых факторов и год наблюдений в качестве ковариаты, выявил достоверное влияние места отлова на концентрацию кортикостерона и глюкокортикоидный индекс ($F_{1,100} = 6.3$; $P < 0.05$ и $F_{1,100} = 14.1$; $P < 0.001$, соответственно). Концентрации

кортикостерона, измеренные в пробах крови, взятых после острого охлаждения, были выше у зверьков из популяции горной тайги (910.9 ± 126.7 нг/мл), были выше, чем у зверьков из популяции лесопарка ННЦ (563.4 ± 175.5 нг/мл, $t_{110}=2.1$; $p < 0.05$) (рис. 3.21).

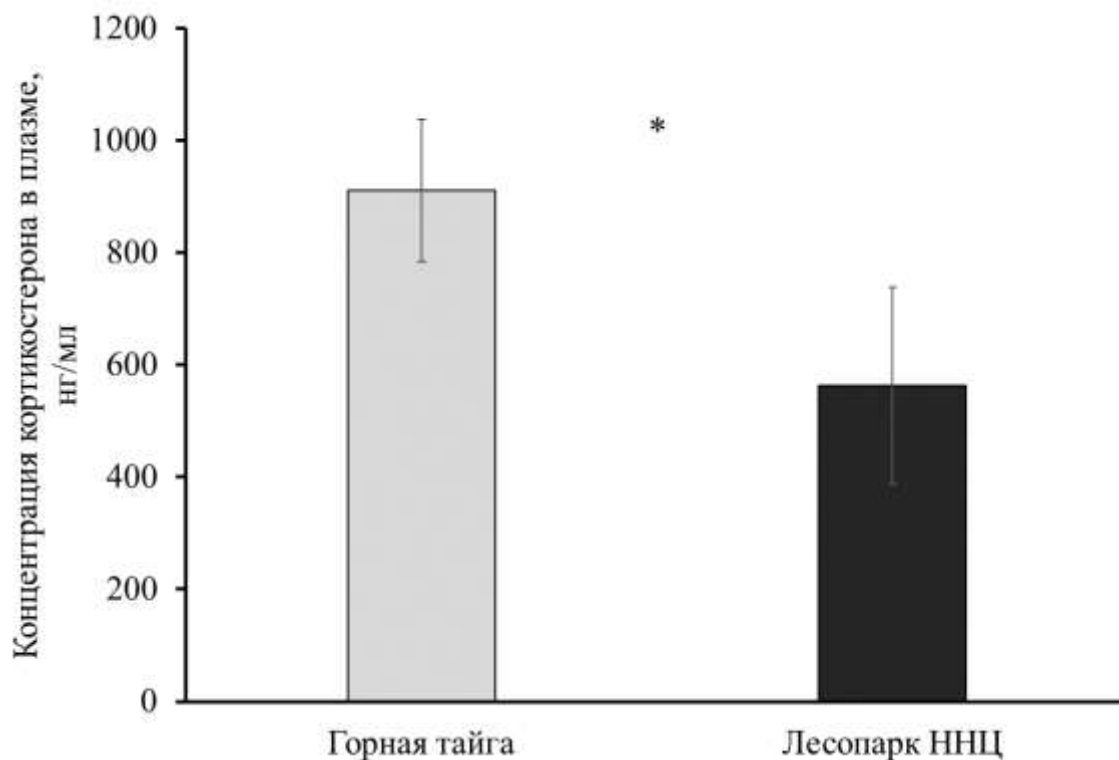


Рисунок 3.21. Уровень кортикостерона в плазме крови у красных полевок из разных популяций после острого охлаждения. * - различия достоверны (t-критерий Стьюдента, $p < 0.05$).

Адренкортикальная реакция на острое охлаждение (глюкокортикоидный индекс), оцененная как отношение концентрации кортикостерона после острого охлаждения к базальному уровню, у лесных полевок из популяции, обитающей в горной тайге, оказалась достоверно выше, чем в лесопарковой зоне ННЦ (16.2 ± 3.7 и 1.9 ± 0.3 , соответственно; $t_{106}=3.5$; $p < 0.001$), прежде всего, за счет более низких базальных концентраций кортикостерона (раздел. 3.3.1.2.) (рис. 3.22).

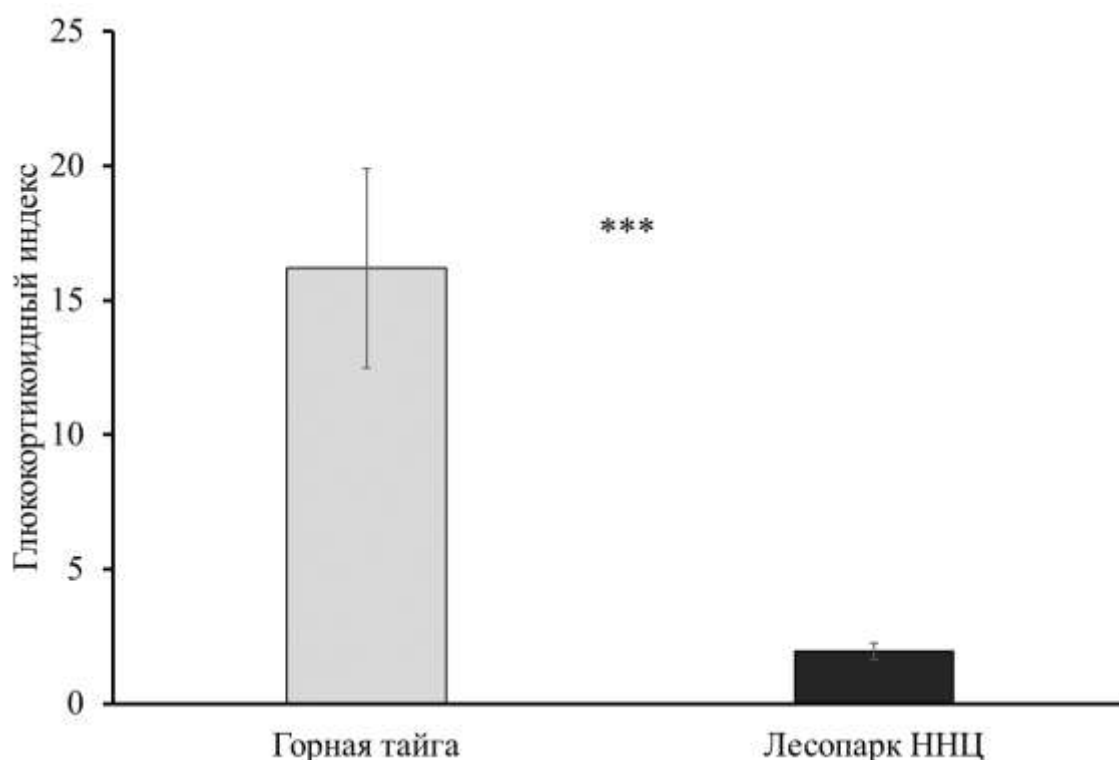


Рисунок 3.22. Адренокортикальная реакция на острое охлаждение (глюкокортикоидный индекс) у красных полевок из изучаемых популяций. *** - различия достоверны (t- критерий Стьюдента, $p < 0.001$).

3.3.2.3. Содержание глюкозы в крови

Ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA), учитывающий репродуктивный статус, пол и место отлова животных в качестве независимых факторов и год наблюдений в качестве ковариаты не показал достоверного влияния ни одного из факторов на концентрацию глюкозы в крови после теста и ее отношение к базальному уровню (индекс содержания глюкозы в крови) (рис. 3.23).

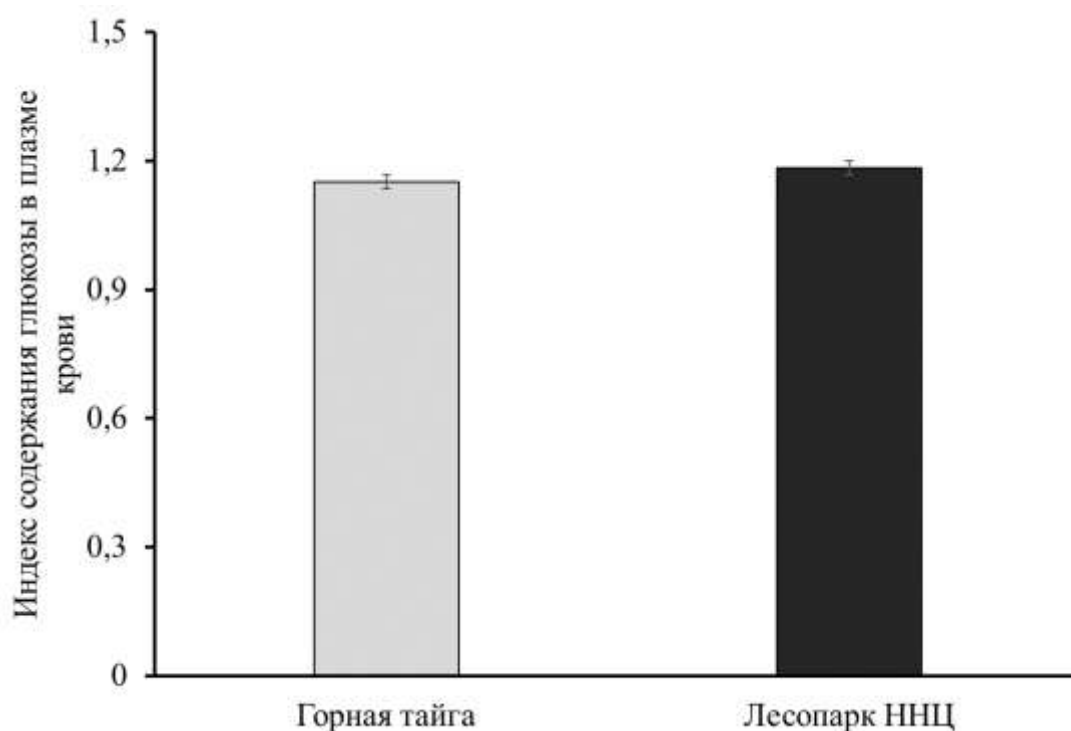


Рисунок 3.23. Индекс концентрации глюкозы в плазме крови.

3.3.2.4. Способность к поддержанию температурного гомеостаза

Ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA), учитывающий репродуктивный статус, пол и место отлова животных в качестве независимых факторов и год наблюдений в качестве ковариаты показал достоверное влияние на исследуемый показатель места отлова животных совместно с репродуктивным статусом ($F_{1,130}=10.9$; $P<0.01$). Сопоставление результатов измерений, проведенных до – и после острого охлаждения, показало, что неполовозрелые зверьки из популяции горной тайги отвечали на холодовой стресс достоверно большим снижением температуры тела 10.8 ± 0.4 °C по сравнению с 9.1 ± 0.4 °C у половозрелых зверьков ($t_{100}=2.9$; $p<0.01$). В свою очередь, у неполовозрелых особей из лесопарка ННЦ температура тела под действием острого охлаждения снижалась достоверно меньше, чем у половозрелых (8.9 ± 0.5 °C и 11.3 ± 0.6 °C $t_{36}=3.0$; $p<0.01$) (рис. 3.24).

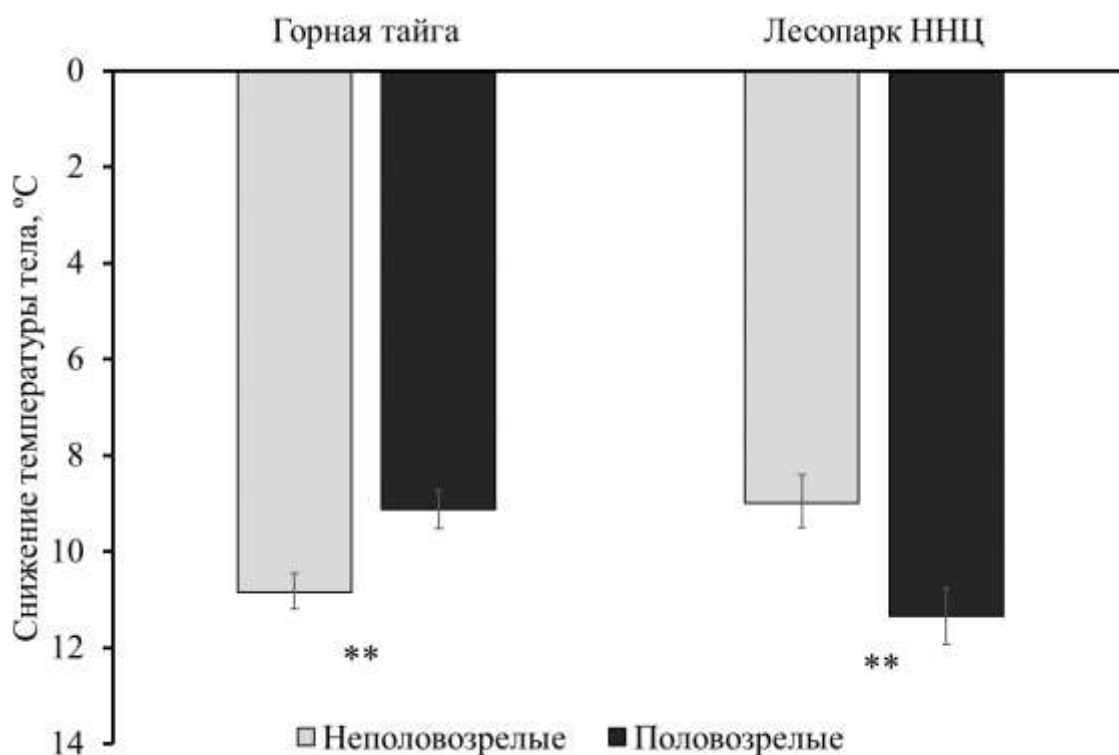


Рисунок 3.24. Падение температуры тела после холодного стресса у животных из разных популяций. ** - различия достоверны (t- критерий Стьюдента, $p < 0.01$)

При межпопуляционном сравнении, выполненном отдельно для неполовозрелых и половозрелых животных, достоверные различия сохранились – неполовозрелые особи из популяции горной тайги показывали достоверно большее снижение температуры тела в сравнении с животными из популяции лесопарка ННЦ ($t_{89} = 2.6$; $p < 0.05$). В свою очередь, половозрелые животные из популяции горной тайги показывали достоверно меньшее снижение температуры тела после острого охлаждения, чем половозрелые животные из популяции лесопарка ННЦ ($t_{47} = 3.2$; $p < 0.01$). Соответственно, возрастные изменения способности к поддержанию температуры разнонаправлены в разных популяциях.

В популяции горной тайги значения первой главной компоненты многомерного пространства физиологических признаков были сформированы максимальным обменом, падением температуры тела и содержанием глюкозы в

крови после охлаждения (с противоположными знаками), второй – массой тела и величиной основного обмена. В популяции ННЦ в первую компоненту наиболее значимый вклад внесли концентрации кортикостерона до- и после теста и (с противоположным знаком) падение температуры тела после охлаждения. Вторая компонента изменчивости, как и у животных из горной тайги, была сформирована массой тела и величиной основного обмена (табл. 3.2).

Таблица 3.2. Вклады рассматриваемых физиологических показателей в значения двух основных факторов изменчивости.

	ННЦ		Горная тайга	
	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 1	Фактор 2
Кортикостерон фон	-0,790*	-0,104	0,124	0,113
Кортикостерон стресс	-0,883*	-0,053	-0,633	0,365
Масса тела	0,391	0,849*	0,356	0,771*
Основной обмен	-0,119	-0,851*	0,136	-0,851*
Глюкоза фон	0,190	0,492	0,161	0,458
Глюкоза стресс	0,157	0,033	0,844*	0,037
Максимальный обмен	0,081	-0,755*	-0,859*	-0,195
Разность температур	0,850*	0,208	0,869*	-0,246

Многомерный анализ данных показал, что второй по значимости (около 30%) компонентой изменчивости в обеих популяциях является сопряженная изменчивость массы тела и показателей энергообмена, что отражает, очевидно, хорошо известные аллометрические закономерности (Suarez et al., 2004). Значения первой главной компоненты, принимающей на себя более 30% объясненной дисперсии, в разных популяциях были сформированы разными показателями. Если в горно-таежной популяции четко прослеживается взаимосвязь между падением температуры тела и максимальным обменом, то в популяции ННЦ температура тела после охлаждения зависела, в большей степени, от функциональной активности ГНС. Иными словами, в неоптимальных для вида условиях уровень стрессированности в большей степени влияет на способность к поддержанию температурного гомеостаза, чем величина максимального обмена.

Полученные нами результаты измерения максимального энергообмена хорошо согласуются с данными, полученными ранее с использованием этого же

подхода на прителецкой популяции красной полевки Е.А. Новиковым (Новиков и др., 2005; Novikov et al., 2015). Анализ межпопуляционной изменчивости этих показателей, впервые проведенный для наземных мышевидных грызунов, показал, что красные полевки из популяции ННЦ имели более выраженный метаболический ответ на острый холодовой стресс, обеспечивающий эффективную терморегуляцию при остром охлаждении. Вместе с тем, животные из горно-таежной популяции меньше снижали интенсивность обмена при достижении половой зрелости. В соответствии с этим способность к поддержанию температурного гомеостаза, несмотря на наличие четкой отрицательной связи с величиной максимального обмена, у половозрелых особей из горной тайги оказалась выше, чем в лесопарке ННЦ. Можно предполагать, что это связано с большей стрессовой нагрузкой на организм животных, эффекты которой накапливаются в течение жизни. Помимо снижения величины адренокортикальной реакции на стресс, это выражается и в возрастном снижении терморегуляторных возможностей организма, которое может быть одной из причин массовой гибели полевок в период, предшествующий установлению снегового покрова (Панов, 2001; 2010).

ГЛАВА 4. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ РЕАКЦИИ НА ТЕСТОВОЕ ОХЛАЖДЕНИЕ У КРАСНЫХ ПОЛЕВОК, РОЖДЕННЫХ В ЛАБОРАТОРИИ

4.1. Фоновые значения показателей

Средние значения массы тела и внутренних органов у родившихся в лаборатории особей из сравниваемых популяций представлены в таблице 4.1. Ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA), учитывающий место отлова и пол в качестве независимых факторов и массу тела в качестве ковариаты, показал, что достоверное влияние на массу бурого жира и сердца оказывала масса тела ($F_{1,30}=7.1$; $P<0.05$ и $F_{1,30}=25.2$; $P<0.001$, соответственно), а на массу надпочечников – пол животного ($F_{1,30}=30.5$; $P<0.001$). На массу остальных органов достоверного влияния анализируемых факторов не обнаружено.

Таблица 4.1. Масса тела и масса внутренних органов исследуемых животных (F1).

Пол	Лесопарк ННЦ		Горная тайга	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Масса тела	21.6±1.3	22±1.9	22.1±0.9	21.9±1.7
Придатки семенников	53.2±9.9	--	48.2±8.6	--
Семенные пузырьки	133.6±20.3	--	121.4±24.8	--
Семенники	350.2±17.9	--	320.7±35.0	--
Надпочечники	5.6±0.5	9.2±0.9	5.5±0.7	10.4±0.5
Селезенка	27.8±4.0	33.8±11.1	42.6±6.7	33.4±2.5
Тимус	23.3±3.2	26.7±8.1	26.8±4.5	37±9.3
Сердце	168±12.2	157.3±15.7	156.2±7.1	153.2±19.1
Бурый жир	215.7±39.6	229.8±48.5	214.2±45.4	217.2±20.3

Ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA), учитывающий репродуктивный статус, пол и место отлова животных в качестве независимых факторов и sibсовую принадлежность в качестве ковариаты не показал влияния анализируемых факторов на величину основного обмена. Показатели основного обмена у полевок, родившихся и выращенных в лабораторных условиях, составили 3.9 ± 0.1 мл*г/ч у особей из популяции горной тайги, 4.4 ± 0.2 мл*г/ч у особей из популяции лесопарка ННЦ (рис. 4.1).

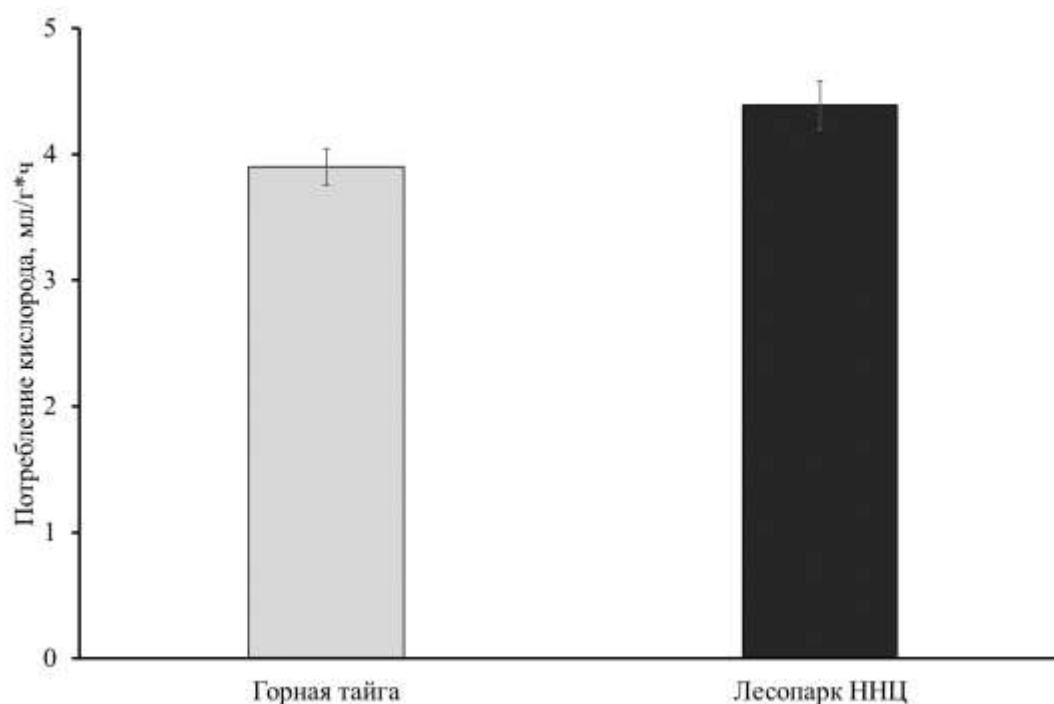


Рисунок 4.1. Основной обмен у рожденных в лаборатории красных полевок, происходящих из сравниваемых популяций.

Ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA), учитывающий репродуктивный статус, пол и место отлова животных в качестве независимых факторов и sibсовую принадлежность в качестве ковариаты, показал отсутствие межпопуляционных различий по базальным концентрациям глюкокортикоидов в крови животных. Значения показателя составили 98.4 ± 13.4 нг/мл у особей, происходящих из горной тайги и 100.6 ± 13.1 нг/мл – из лесопарка ННЦ (рис. 4.2).

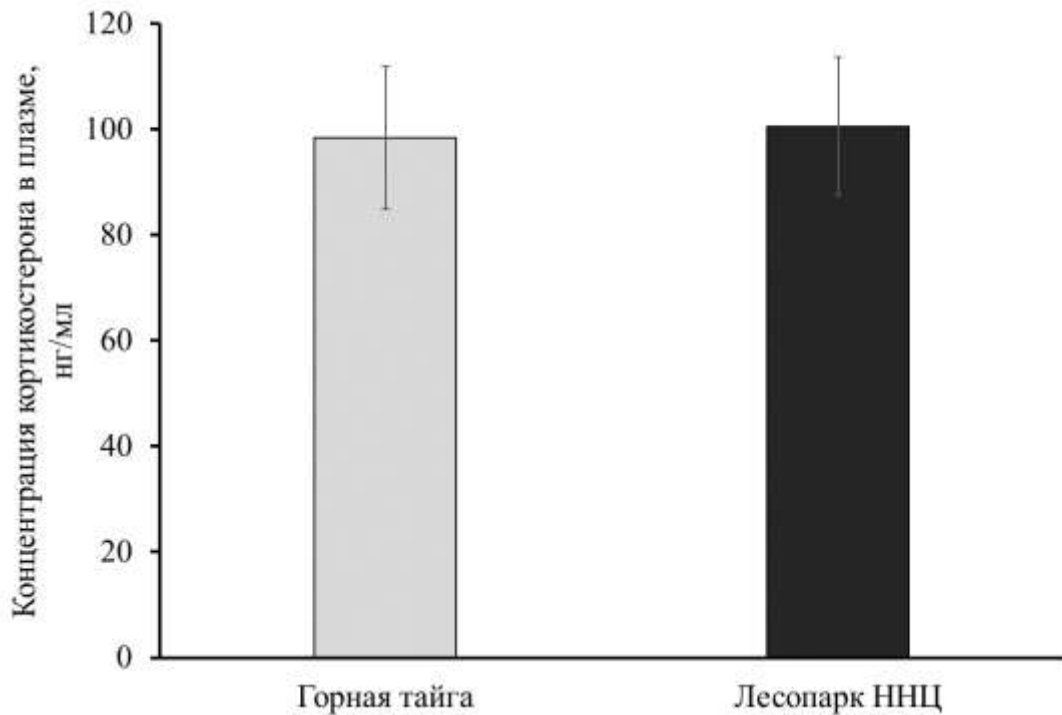


Рисунок 4.2. Базальная концентрация кортикостерона в крови у рожденных в лаборатории красных полевков, происходящих из сравниваемых популяций

4.2. Метаболическая реакция на холодовой стресс

Ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA), учитывающий репродуктивный статус, пол и место отлова животных в качестве независимых факторов и sibсовую принадлежность в качестве ковариаты, показал достоверное влияние места отлова на величину максимального обмена (MMR) ($F_{1,30}=7.3$; $P<0.05$) и отсутствие влияния исследуемых показателей на величину метаболического индекса. У особей, происходящих из популяции горной тайги, уровень максимального обмена был достоверно ниже, чем у особей, родители которых были отловлены в лесопарке ННЦ: 16.4 ± 0.5 мл*г/ч и 18.4 ± 0.6 мл*г/ч; $t_{35}=2.5$; $p<0.05$ соответственно (рис. 4.3). На значения данного показателя достоверное влияние оказывала, также, sibсовая принадлежность животных ($F=2.4$; $P<0.05$).

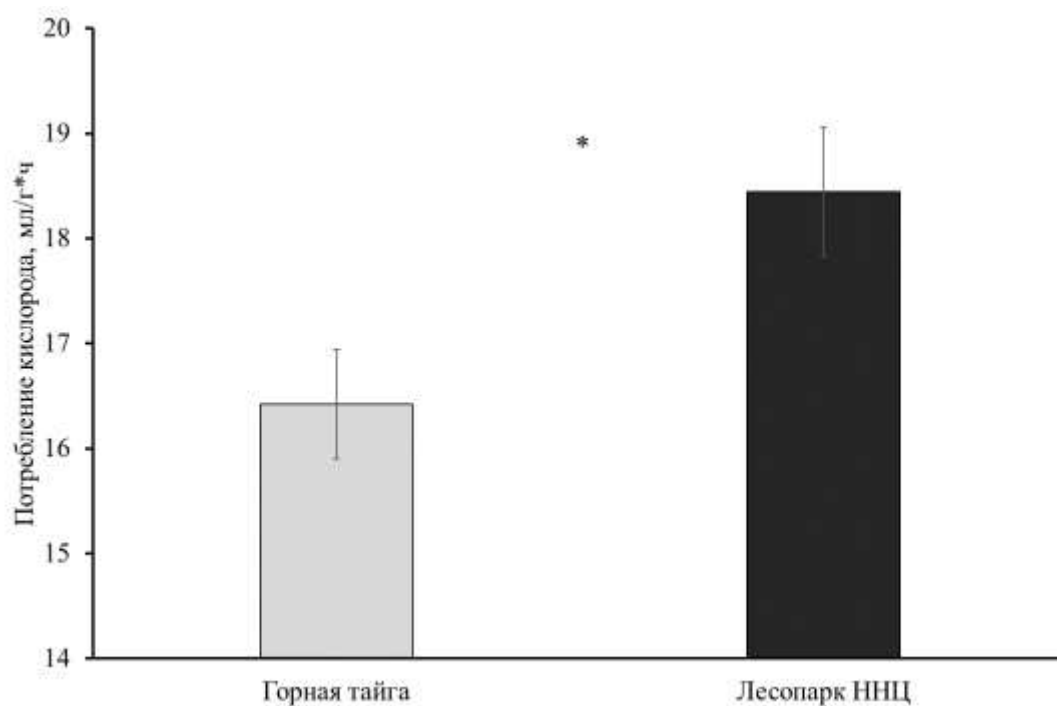


Рисунок 4.3. Максимальный обмен (MMR) у рожденных в лаборатории красных полевков, происходящих из сравниваемых популяций. * - различия достоверны (t- критерий Стьюдента, $p < 0,05$).

Метаболическая реакция на острое охлаждение (метаболический индекс), оцененная как отношение максимального уровня обмена после острого охлаждения к базальному уровню, у потомков лесных полевков из популяций, отловленных в горной тайге и лесопарковой зоне ННЦ, достоверно не различалась (4.3 ± 0.2 и 4.3 ± 0.1 , соответственно) (рис. 4.4).

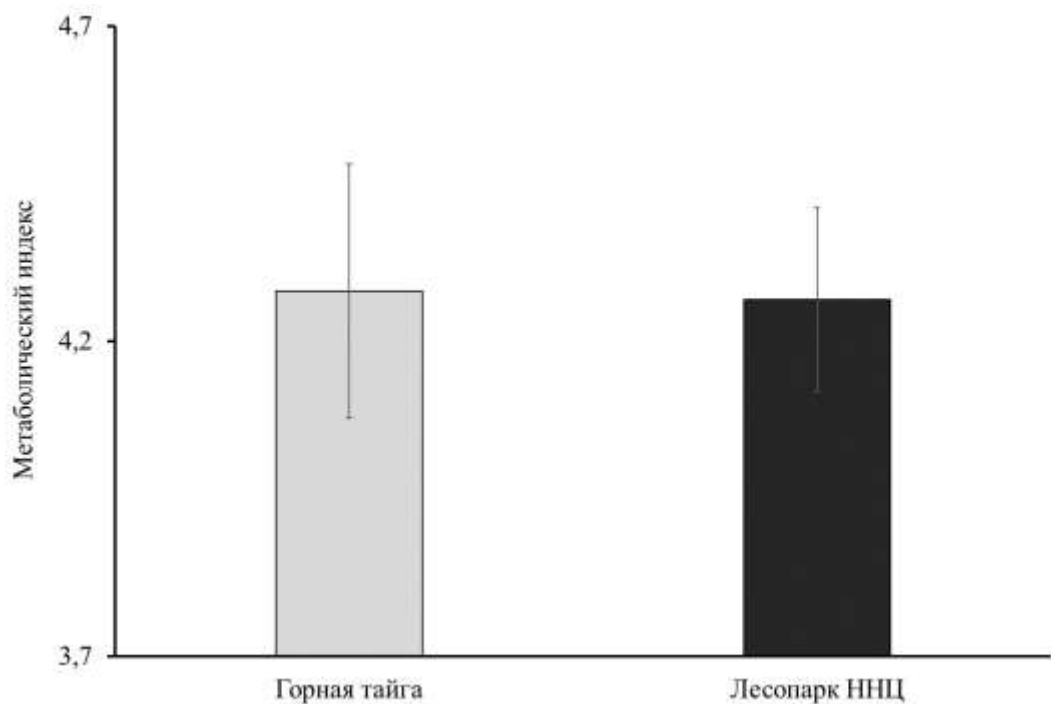


Рисунок 4.4. Метаболическая реакция на острое охлаждение (метаболический индекс) у рожденных в лаборатории красных полевок, происходящих из сравниваемых популяций.

4.3. Адренокортикальная реакция на стресс

Ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA), учитывающий возраст, пол и место отлова животных в качестве независимых факторов и сибсовую принадлежность в качестве ковариаты, показал отсутствие влияния исследуемых факторов на концентрацию глюкокортикоидов в крови животных, измеренную после холодной экспозиции, и глюкокортикоидный индекс, оцененный как отношение концентрации кортикостерона после острого охлаждения к базальному уровню. Концентрации кортикостерона после острого охлаждения составили 183.2 ± 24.7 у потомков животных из популяции горной тайги и 212.6 ± 33.6 у потомков животных из популяции лесопарка ННЦ (рис. 4.5).

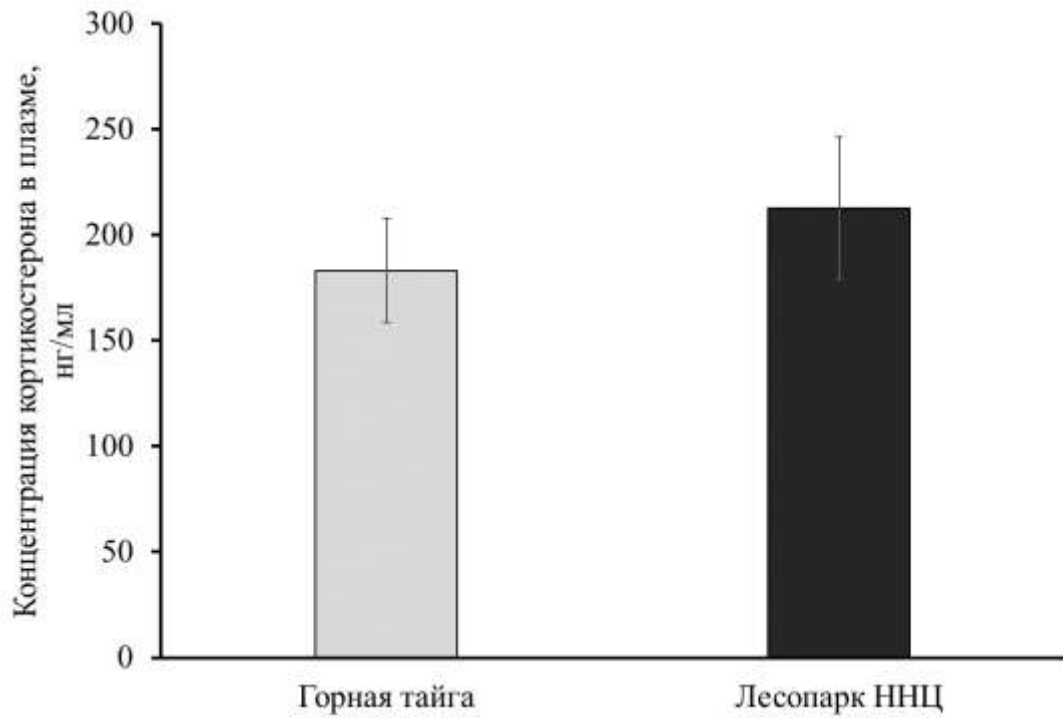


Рисунок 4.5. Концентрация кортикостерона измеренная после острого охлаждения в плазме крови у рожденных в лаборатории красных полевок, происходящих из сравниваемых популяций.

Не было выявлено достоверных различий между особями, происходящими из сравниваемых популяций и по значениям глюкокортикоидного индекса. Абсолютные значения индекса составили 2.0 ± 0.2 у особей, происходящих из горно-таежной популяции и 2.2 ± 0.3 – из лесопарка ННЦ (рис. 4.6).

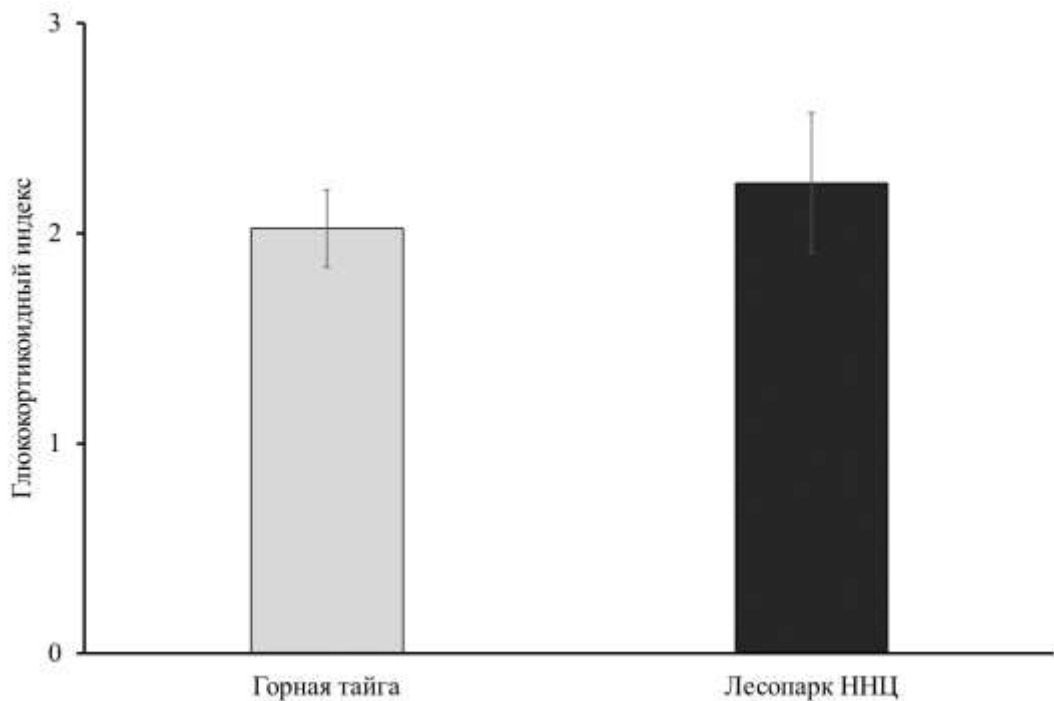


Рисунок 4.6. Адренкортикальная реакция на тестовое охлаждение у рожденных в лаборатории красных полевок, происходящих из сравниваемых популяций.

4.4. Способность к поддержанию температурного гомеостаза

Ковариационный дисперсионный анализ (ANCOVA), учитывающий репродуктивный статус, пол и место отлова животных в качестве независимых факторов и сибсовую принадлежность в качестве ковариаты, показал, что достоверное влияние на величину падения температуры тела после тестового охлаждения у потомков особей, родители которых были отловлены в природе, оказывает место отлова животного ($F_{1,30}=5.6$; $P<0.05$). У особей из горной тайги температура тела после теста снижалась сильнее, чем у особей из ННЦ $10.9\pm 0.5^{\circ}\text{C}$ и $9.7\pm 0.4^{\circ}\text{C}$ $t_{35}=2.0$; $p<0.05$ (рис. 4.7). На значения данного показателя достоверное влияние оказывала, также, сибсовая принадлежность животных ($F= 3.8$; $P<0.001$).

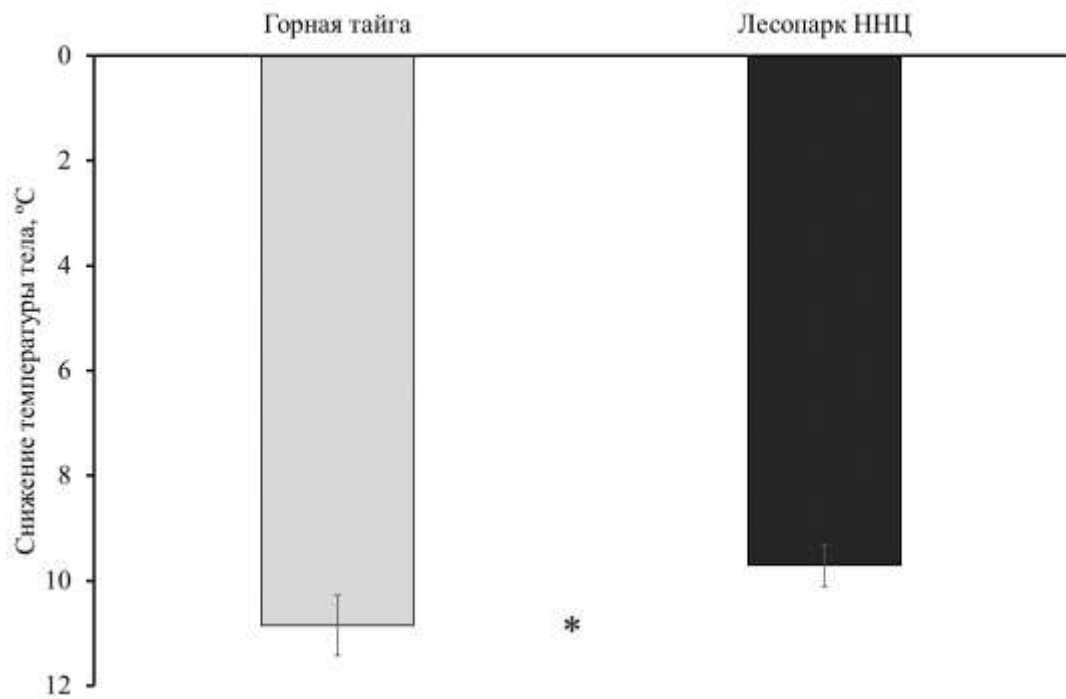


Рисунок 4.7. Падение температуры тела после тестового охлаждения, измеренное у рожденных в лаборатории красных полевок, происходящих из сравниваемых популяций. * - различия достоверны (t- критерий Стьюдента, $p < 0,05$).

Факторный анализ многомерного пространства физиологических параметров у животных, рожденных и выращенных в условиях лаборатории, показал существование двух независимых компонент изменчивости, каждая из которых объясняет около 30% изменчивости. Одна из этих компонент связана с концентрациями кортикостерона до и после стресса, вторая – с величиной максимального обмена в сочетании с падением температуры тела после острого охлаждения в популяции горной тайги и массой тела – в популяции ННЦ. Таким образом, как и у отловленных в природе животных, факторный анализ выявил межпопуляционные различия по структуре корреляционных связей между изучаемыми параметрами. В частности, обратная зависимость между величиной максимального обмена и падением температуры тела прослеживается только у животных из оптимального местообитания (табл. 4.2).

Таблица 4.2. Вклады рассматриваемых физиологических показателей в значения двух основных факторов изменчивости.

	ННЦ		Горная тайга	
	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 1	Фактор 2
Кортикостерон фон	0,036	0,968*	0,875*	0,073
Кортикостерон стресс	-0,431	0,786*	0,805*	-0,527
Масса тела	0,75*	-0,399	0,667	0,468
Основной обмен	-0,678	0,303	0,025	-0,411
Максимальный обмен	-0,965*	-0,104	-0,457	-0,714
Разность температур	0,037	-0,022	-0,016	0,876*

Полученные данные показывают, что межпопуляционные различия по уровню стрессированности, отчетливо проявившиеся у отловленных в природе особей, отсутствуют у их потомков, родившихся в контролируемых лабораторных условиях. Это отражает, очевидно, сопоставимый уровень давления на них стрессовых факторов, которые в лаборатории связаны, преимущественно, с действиями экспериментаторов. Вместе с тем, межпопуляционные различия по величине максимального обмена и, как следствие, по способности к поддержанию температурного гомеостаза в условиях холода, сохранились и у рожденных в лаборатории особей, что свидетельствует, очевидно об адаптивном сдвиге показателей энергообмена у животных из популяции, в большей степени подверженной действию непредсказуемых колебаний климатических параметров. О наследственном характере данной адаптации свидетельствуют и различающиеся значения данного показателя у разных sibсовых групп.

4.5. Сравнение физиологических показателей у красных полевков, отловленных в природе и выращенных в лаборатории

Поскольку все без исключения животные, рожденные в лаборатории, на момент тестирования достигли половой зрелости (табл. 4.1.), при сопоставлении

их физиологических показателей с таковыми у отловленных в природе, рассматривали только половозрелых особей.

Многофакторный дисперсионный анализ, учитывающий место отлова, пол и место происхождения животного в качестве независимых факторов, показал, что происхождение животных оказывает достоверное влияние на величину основного обмена ($F_{1,100}=5.6$; $P<0.05$). Достоверные различия по этому показателю были выявлены только у животных из популяции ННЦ ($t_{30}=2.4$; $p<0.05$) (рис. 4.8).

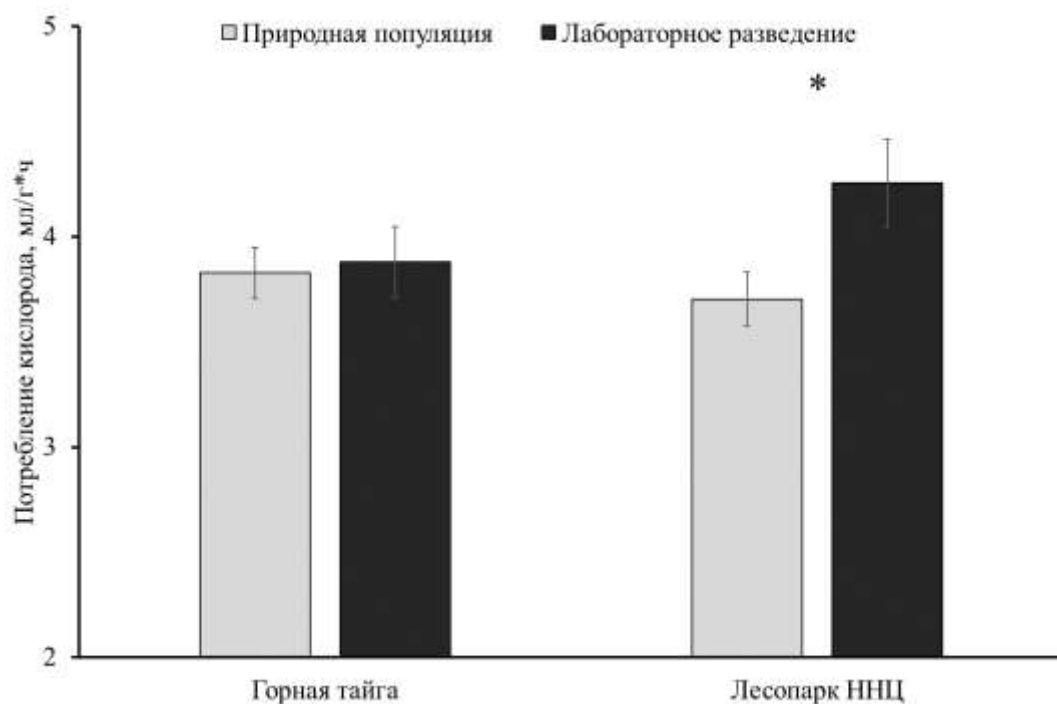


Рисунок 4.8. Величина основного обмена у красных полевок из сравниваемых популяций, отловленных в природе и рожденных в лаборатории. * - различия достоверны (t- критерий Стьюдента, $p<0,05$).

Многофакторный дисперсионный анализ, учитывающий место отлова, пол и происхождение (природа или лаборатория) животных в качестве независимых факторов, показал, что на величину фоновых концентраций кортикостерона достоверное влияние также оказывало происхождение животных ($F_{1,100}=5.4$; $P<0.05$): особи, родившиеся в лаборатории, имели достоверно более низкие

фоновые концентрации гормона, чем отловленные в природе. Этот эффект был более выражен у особей из популяции ННЦ ($t_{20}=3.1$; $p<0.01$) (рис. 4.9).

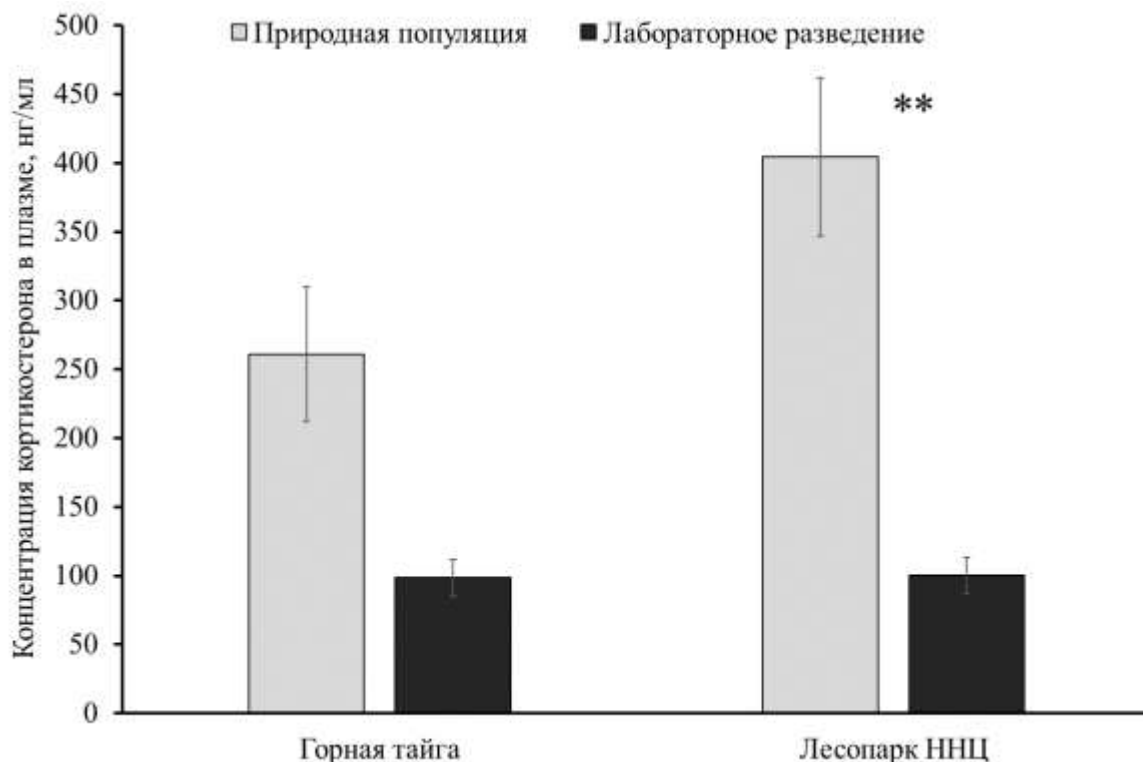


Рисунок. 4.9. Фоновые концентрации кортикостерона у красных полевок из сравниваемых популяций, отловленных в природе и рожденных в лаборатории. ** - различия достоверны (t- критерий Стьюдента, $p<0.01$).

Многофакторный дисперсионный анализ, учитывающий место отлова, пол и происхождение животных в качестве независимых факторов, показал, что на величину максимального обмена оказывает достоверное влияние место происхождения ($F_{1,100}=5.4$; $P<0.05$). Отличия как между животными из горной тайги ($t_{50}=2.5$; $p<0.05$), так и из популяции ННЦ ($t_{30}=3.0$; $p<0.01$) были достоверны. Особи, рожденные в лаборатории, независимо от места вылова их родителей, имели более высокие значения этого показателя, чем отловленные в природе (рис. 4.10).

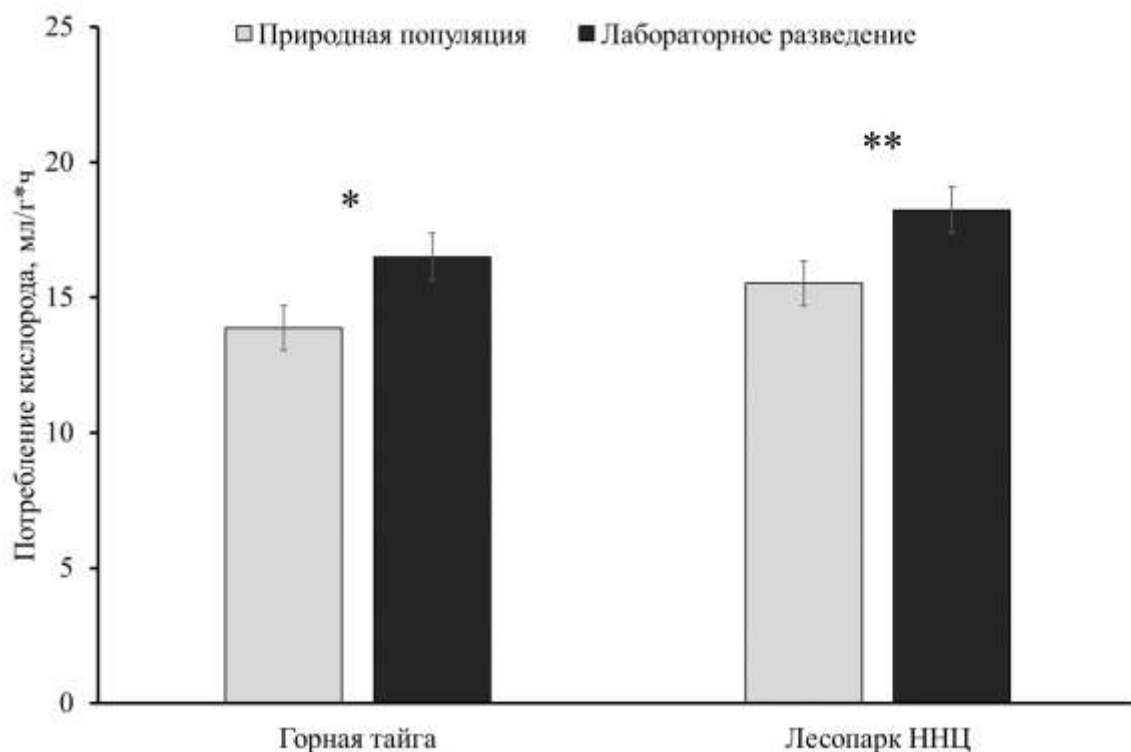


Рисунок 4.10. Максимальный обмен (MMR) у красных полевков из сравниваемых популяций, отловленных в природе и рожденных в лаборатории. * - различия достоверны (t- критерий Стьюдента, $p < 0,05$). ** - различия достоверны (t- критерий Стьюдента, $p < 0,01$).

Многофакторный дисперсионный анализ, учитывающий место отлова, пол и происхождение животных в качестве независимых факторов показал, что на способность к поддержанию температурного гомеостаза достоверное влияние оказывало происхождение животных ($F_{1,100}=4.6$; $P < 0.05$): особи из горной тайги, родившиеся в лаборатории, снижали температуру тела достоверно больше, чем отловленные в природе особи ($t_{50}=2.3$; $p < 0.05$). В свою очередь, отловленные в природе особи из популяции ННЦ показывали большее снижение температуры после теста, чем животные, рожденные в лаборатории ($t_{30}=2.1$; $p < 0.05$) (рис. 4.11).

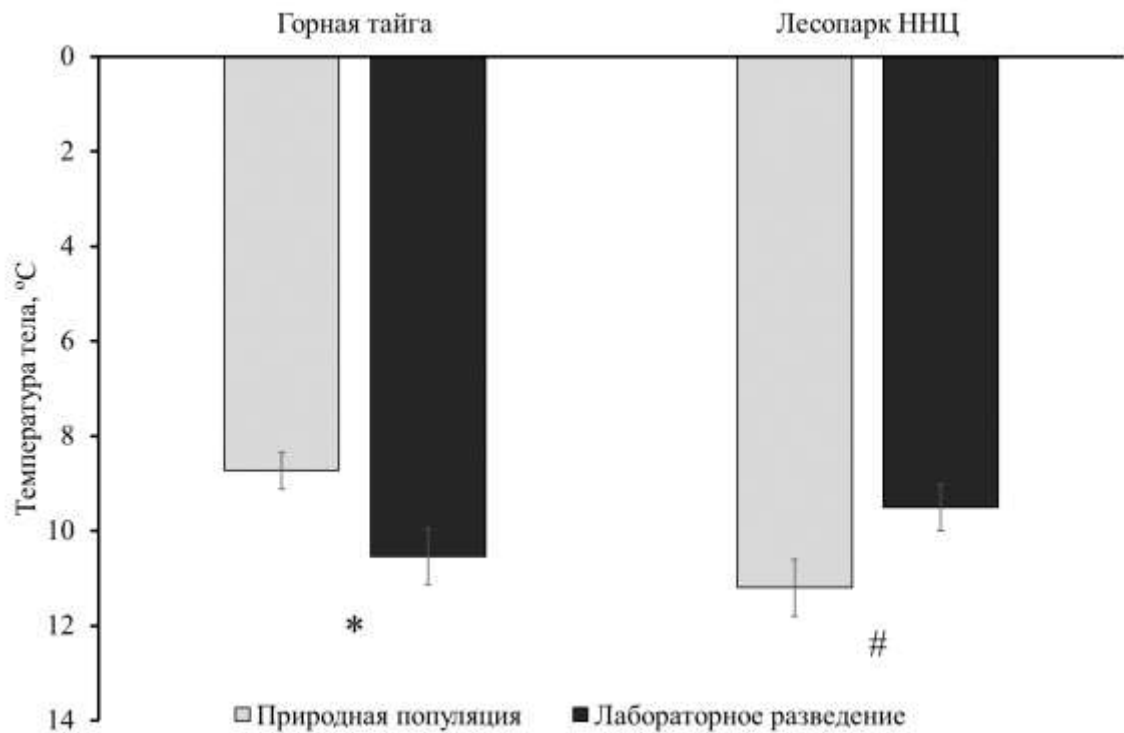


Рисунок 4.11. Падение температуры тела после тестового охлаждения, измеренное у красных полевок из сравниваемых популяций, отловленных в природе и рожденных в лаборатории. * - различия достоверны (t- критерий Стьюдента, $p < 0,05$). # - различия достоверны (t- критерий Стьюдента, $p < 0,05$).

Многофакторный дисперсионный анализ, учитывающий место отлова, пол и происхождение животных в качестве независимых факторов, показал, что на концентрацию кортикостерона в плазме крови после острого охлаждения достоверное влияние оказывало происхождение животных ($F_{1,100}=15.2$; $P < 0.001$). Уровень кортикостерона при остром стрессе был ниже как у потомков животных из популяции горной тайги ($t_{90}=3.0$; $p < 0.01$), так и у потомков животных из популяции лесопарка ННЦ ($t_{50}=2.3$; $p < 0.05$) (рис. 4.12), чем у отловленных в природе особей.

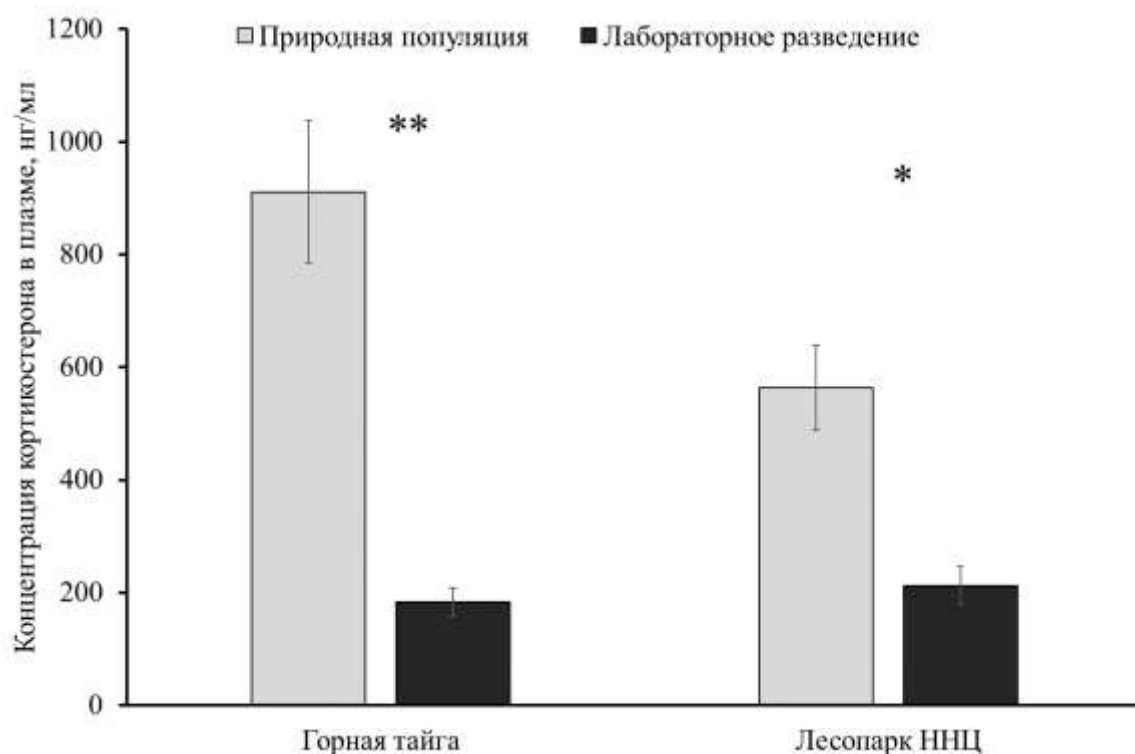


Рисунок 4.12. Концентрация кортикостерона измеренная после острого охлаждения в плазме крови у красных полевок из сравниваемых популяций, отловленных в природе и рожденных в лаборатории. ** - различия достоверны (t-критерий Стьюдента, $p < 0,01$). * - различия достоверны (t-критерий Стьюдента, $p < 0,05$).

В предлагаемой работе впервые поставлен вопрос о наследственном характере популяционных адаптаций, вырабатываемых при обитании животных в условиях, отличающихся от экологически-оптимальных. Показано, что потомки первого поколения красных полевок, отловленных в природе в двух сравниваемых местообитаниях, рождённые и выращенные в комфортных условиях лаборатории, не различались по фоновым значениям анализируемых физиологических показателей, а также – по величине и адренокортикальной реакции на острое тестовое охлаждение. Вместе с тем, как отловленные в природе, так и рожденные в неволе особи из лесопарковой зоны ИНЦ имели, в целом, более высокие показатели максимального обмена, чем особи из горно-таежной популяции и, соответственно, более эффективно поддерживали температуру тела в условиях острого охлаждения. Поскольку наблюдаемые различия имеют, очевидно, наследственный характер, их можно

интерпретировать как результат естественного отбора на повышение устойчивости к холоду, действующего в популяции, обитающей в более суровых и более изменчивых климатических условиях.

Красные полевки, родившиеся в лаборатории, отличались от пойманных в природе конспецификов по ряду физиологических показателей. Они имели более высокие величины максимального обмена, но меньшие концентрации глюкокортикоидов в крови как до- так и после холодого стресса. Это свидетельствует, очевидно, о меньшей стрессированности и большей аэробной производительности животных, родившихся и выросших в контролируемых лабораторных условиях. Разнонаправленные тенденции в изменчивости терморегуляторного ответа на острое охлаждение связаны, видимо, с действием различных причин: относительно слабой холодной устойчивостью у родившихся в лаборатории полевок из популяции, обитающей в условиях экологического оптимума, и возрастным снижением терморегуляторных способностей в неоптимальных условиях (разд. 3.3).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оценка относительной численности сравниваемых популяций на основе данных отловов животных для экспериментальных нужд, подтвердила результаты количественных учетов, проводившихся ранее сотрудниками ИСиЭЖ СО РАН (Новиков и др., 1995; Равкин и др., 1996; Литвинов и др., 2007). Эти данные показывают, что в горной тайге красная полевка имеет значительно более высокую относительную численность и плотность популяции, чем в лесопарке ННЦ. Межпопуляционные различия становятся наиболее отчетливыми весной, когда популяция представлена исключительно перезимовавшими особями, что говорит о существенном вкладе в популяционную динамику зимней смертности (Новиков и др., 2012). Круглогодичный отлов, проводившийся в популяции ННЦ в течение нескольких лет, показал, что наиболее резкое снижение численности отмечается здесь поздней осенью и ранней весной. В обоих случаях смертность обусловлена, очевидно, состоянием кормовой базы и климатическими особенностями региона. Так, в окрестностях Новосибирска сильные холода начинаются, как правило, еще до установления снегового покрова, что приводит к промерзанию почвы, снижению ее защитных свойств и ухудшению кормовой базы для грызунов. Другим критическим периодом в их сезонном цикле является снеготаяние, когда лимитирующим фактором является дефицит сухих участков земли (Панов, 2001; 2010). Таким образом, на протяжении зимнего периода животные неоднократно сталкиваются с жесткими климатическими воздействиями. В горной тайге долины Телецкого озера зимняя смертность оказывается значительно ниже, чему способствуют, очевидно, особенности климата и сезонное распределение кормовой базы. В течение лета озеро аккумулирует значительное количество тепла, отдавая его до поздней осени (Селегей, Селегей, 1978), что в сочетании с обильными снегопадами и хорошей кормовой базой (кедровый орех, ягодные кустарники) и обилием укрытий (бурелом) создает благоприятные условия для зимовки лесных грызунов, и

обуславливает их более высокую весеннюю численность (Новиков, 1995; Литвинов и др., 2007). В то же время, отловленные весной зверьки в обеих популяциях имели не только большую, чем в августе массу тела (что связано, очевидно, с их большим календарным возрастом), но и были более упитанными, о чем свидетельствуют значения весо-размерного индекса и содержание жира в организме (оба эти показателя хорошо коррелируют между собой). Необходимо подчеркнуть, что в данном анализе использовали только зверьков, добытых ловушками Геро, мгновенно убивающими зверьков, и, следовательно, на значения показателей не могла влиять процедура отлова. Содержание гликогена в августе в популяции ННЦ было значительно выше, чем в популяции горной тайги. Наличие значительного пула легко мобилизуемого субстрата позволяет быстро и эффективно увеличивать энергообмен в ответ на неконтролируемые изменения внешней среды (Brooks, Mercier, 1994; Noland, 2015), которые, очевидно, чаще возникают в неоптимальных для вида условиях. Тем не менее, в контексте данной работы важно отметить, что, несмотря на значительно более низкую относительную численность популяции, количество депонированных в организме метаболитических субстратов у особей красной полевки, отловленных в окрестностях Новосибирского научного центра, по крайней мере, теплое время года, оказалось не ниже, чем в горной тайге. Отсутствие дефицита метаболитических субстратов позволяет красной полевке даже в неоптимальных для вида условиях поддерживать высокую интенсивность метаболизма и сохранять относительно постоянную температуру тела в условиях острого охлаждения. Полученные результаты соответствуют данным о сезонной динамике биоэнергетических субстратов, полученным на лесных полевках и других видах грызунов (Мосин и др., 1985; Веряскин, Филюшина, 2004; Чернявский, Лазуткин, 2004).

Данные измерений показателей энергообмена у красной полевки, полученные в ходе выполнения работы, также хорошо согласуются с результатами других авторов (Goretsky, 1965; Rosenmann et al., 1974). Проведенный нами анализ межпопуляционной изменчивости биоэнергетического

и адренокортикального ответов организма на острый холодовой стресс выявил достоверные различия между красными полевками, обитающими в горной тайге и в лесопарковой зоне ННЦ. В протестированных нами выборках были представлены как половозрелые, так и неполовозрелые особи обоих полов. Однако вклад местообитания, из которого были взяты тестируемые особи, в изменчивость значений исследуемых признаков был гораздо более существенным, чем влияние пола и возраста животных. Красные полевки из популяции лесопарковой зоны ННЦ имели более высокие фоновые концентрации кортикостерона в крови, чем особи из горной тайги. Зверьки из горной тайги, в свою очередь, демонстрировали значительно большее повышение концентраций гормона после холодового стресса в сравнении со зверьками из лесопарка ННЦ. Глюкокортикоидный индекс, отражающий величину адренокортикальной реакции на стресс, таким образом, оказывается в популяции лесопарка ННЦ значительно ниже, чем в популяции горной тайги.

При сходных значениях основного обмена, особи из разных популяций различались по значениям показателей, отражающих метаболическую реакцию на острое охлаждение. У красных полевок из популяции лесопарка ННЦ величина максимального обмена была достоверно выше, а падение температуры тела после теста – ниже, чем в горно-таежной популяции. Высокий холодовой обмен является важной адаптацией, позволяющей поддерживать температурный гомеостаз организма при низких температурах среды (Rosenman et al., 1974; Hayes, Chappell, 1990; Hayes, O'Conner, 1999; Jackson et al., 2001; Boratynski, Koteja, 2009). У птиц и млекопитающих он закономерно увеличивается с географической широтой (Garland, Carter, 1994; Rezende et al., 2004). Очевидно, благоприятные климатические условия, складывающиеся в долине Телецкого озера (Селегей, Селегей, 1978), не требуют от животных мобилизации значительного количества ресурсов для поддержания температурного гомеостаза.

Изучение наследуемости популяционных адаптаций лесных полевок имеет давнюю историю. В классических работах Т. Густафссона с соавторами (Gustafsson et al., 1983; Gustafsson, 1985) было показано, что межпопуляционные

различия в физиологическом ответе рыжих полевок на социальные стимулы были однонаправленными при использовании в экспериментах отловленных в природе и родившихся в лаборатории особей. Однако надежных данных о межпопуляционной изменчивости физиологических признаков у разводимых в неволе животных очень мало.

В нашей работе сравнение красных полевок первого поколения, родившихся и выращенных в контролируемых условиях лаборатории, показало отсутствие достоверных межпопуляционных различий по значениям морфометрических показателей (масса тела и внутренних органов) и величине основного обмена. Не различались у особей из разных популяций и концентрации кортикостерона, измеренные до- и после холодового стресса, что свидетельствует об отсутствии адаптивных сдвигов в функциональной активности ГГНС. Вместе с тем, межпопуляционные различия по величине максимального обмена, выявленные при сравнении красных полевок, отловленных в природе, воспроизводились и при тестировании родившихся в лаборатории особей. Это свидетельствует о наследственном характере данной адаптации, направленной очевидно, на поддержание высокой интенсивности метаболизма в неоптимальных для вида условиях (таб. 5).

Данные, полученные ранее при анализе различных аспектов жизнедеятельности красных полевок из рассматриваемых популяций, свидетельствуют об отсутствии различий между ними по уровню паразитарной нагрузки и величине гуморального иммунного ответа на нереплицируемые антигены (Новиков и др., 2010).

Таблица 5. Сравнение физиологических параметров у красных полевок из популяций, обитающих в оптимальных и неоптимальных условиях

	Неоптимальные условия	Оптимальные условия	Наследуемость различий
Субстратная обеспеченность метаболизма в теплое время года	Не различается		
Стрессированность	Увеличивается	Уменьшается	Не выявлена
Стресс-реактивность	Ниже	Выше	Не выявлена
Основной обмен	Не различается		Не выявлена
Максимальный обмен	Выше	Ниже	Обнаружена (F= 2.4; P<0.05)
Терморегуляция	Ухудшается при достижении половозрелости	Улучшается при достижении половозрелости	Обнаружена (F= 3.8; P<0.001)

Таким образом, несмотря на более высокую стрессорную нагрузку на организм, значения показателей, отражающих уровень функциональной активности жизненно-важных систем: репродуктивной, терморегуляторной и иммунной, у животных, обитающих в неоптимальных условиях, оказываются не ниже, а по ряду показателей и выше, чем в экологическом оптимуме (Новиков и др., 2010; Новиков и др., 2011). По-видимому, красные полевки из популяции ННЦ, по крайней мере в теплое время года, не испытывают ощутимого дефицита ресурсов, который мог бы привести к конкуренции между размножением и защитными функциями. Животные в неоптимальных условиях более подвержены действию стрессоров, однако в теплое время года они не являются значимым фактором популяционной динамики. Ограничения на рост численности данной популяции накладывает, очевидно, высокая зимняя смертность.

Вместе с тем, у красных полевок из популяции лесопарка ННЦ более отчетливо прослеживается тенденция к возрастному «ухудшению» состояния животных, что выражается в снижении у половозрелых особей значений физиологических показателей, отражающих адаптивные возможности организма. Полученные ранее данные показывают, что самки красной полевки из популяции ННЦ в среднем более плодовиты (Новиков и др., 2010; Новиков и др., 2011;

Новиков и др., 2012), а самцы – более агрессивны (Задубровский, 2013), чем в горной тайге. Можно предполагать, что в данном случае высокие затраты на размножение в неоптимальных для вида условиях способствуют быстрому росту численности популяции в относительно благополучный репродуктивный сезон, но приводят к обострению конкуренции за ресурсы между репродукцией и соматическими функциями, отвечающими за поддержание гомеостаза. Возможно, это является одной из причин быстрой элиминации большей части популяции в пост-репродуктивный период.

В целом же, как в оптимальных, так и в неоптимальных условиях красные полевки демонстрируют выраженный эндокринный и метаболический ответ на холодовой стресс, что позволяет им даже при глубоком охлаждении поддерживать температуру тела на относительно постоянном уровне. Очевидно, что такая реакция является важным компонентом адаптации к климатическим условиям умеренных широт (Tieleman et al., 2003; Cavieres, Sabat, 2008). Однако, количественные характеристики этой реакции различаются в разных местообитаниях, что отражает, очевидно, специфику популяционных адаптаций. В оптимальных условиях низкие базальные концентрации глюкокортикоидов обеспечивают высокую адренокортикальную реакцию, необходимую для эффективной мобилизации энергосубстратов в условиях острого стресса. В неоптимальных условиях стресс-реактивность оказывается сниженной, и решающее значение приобретают, очевидно, адаптации кардиоваскулярной системы, обеспечивающие доставку субстратов интенсивно работающим тканям и органам, необходимую для поддержания высокого уровня максимального обмена, обеспечивающего адекватный ответ на стрессовые воздействия внешней среды.

ВЫВОДЫ

1. В теплое время года красные полевки из популяции Новосибирского научного центра (неоптимальное местообитание), независимо от репродуктивного статуса, имели не меньшее содержание энергосубстратов, чем животные из горной тайги (экологически оптимальное местообитание).
2. Красные полевки, отловленные в неоптимальном местообитании, были более стрессированы и имели меньшую величину адренокортикальной реакции на стресс, чем в оптимальном, однако у животных, рожденных и выращенных в лаборатории, межпопуляционные различия в уровнях стрессированности отсутствовали.
3. Красные полевки из неоптимального местообитания имели более высокие значения максимального энергообмена, чем из оптимального. Эти различия сохранялись и у животных, родившихся в лаборатории, что свидетельствует о наследственном характере данной адаптации.
4. Способность к поддержанию температурного гомеостаза у половозрелых особей красной полевки из оптимального местообитания была выше, чем у неполовозрелых. У животных из неоптимального местообитания наблюдалась обратная тенденция: неполовозрелые особи были более устойчивы к действию холода, чем половозрелые, что может свидетельствовать о более выраженном возрастном ухудшении терморегуляции последних, приводящем к их ускоренной элиминации в осенний период.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Башенина, Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов / Н. В. Башенина – М.: Наука, 1977. – 354 с.

Бигон, М. Экология. Особи, популяции и сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд – М.: Мир, 1989. – 477 с.

Бобринский, Н.А. Определитель млекопитающих СССР / Н.А. Бобринский, Б.А. Кузнецов, А.П. Кузякин – М.: Сов. Наука, 1965. – 362 с.

Веряскин, В. В. Ультразвуковая характеристика гепатоцитов при адаптации к холоду в природных условиях / В. В. Веряскин, Е. Е. Филюшина // Сибирский научный медицинский журнал. – 2004. – Т. 24. – N. 1. – С. 83-85.

Виру, А.А. Гормональные механизмы адаптации и тренировки / А.А. Виру. – Л.: Наука, 1981. – 187 с.

Данченко, Е. О. Новый методический подход к определению концентрации гликогена в тканях и некоторые комментарии по интерпретации результатов / Е. О. Данченко, А. А. Чиркин // Судебно-медицинская экспертиза. – 2010. – N. 3. – С. 25–28.

Иванов, Е. А. Неинвазивная оценка активности гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы у дальневосточного леопарда / Е. А. Иванов, Н. В. Сидорчук, В. В. Рожнов, С. В. Найдено // Доклады Академии наук. – 2014 – Т. 456 – N. 5 – С. 622–625.

Ивантер, Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР / Э. В. Ивантер – М.: Наука, 1975. – 244 с.

Ивантер, Э. В. Периферические популяции политипического вида и их роль в эволюционном процессе // Принципы экологии. – 2012. – Т. 1 – N. 2. – С. 72–76.

Ивантер, Э. В. К экологии красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) на юго-западной периферии ареала / Э. В. Ивантер, Е. А. Моисеева // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. – 2015. – N. 1 – С. 37–47.

Задубровский, П. А. Изменчивость социального поведения мышевидных грызунов с разной пространственно-этологической структурой популяций. Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Задубровский Павел Александрович. – Новосибирск., 2013. – 23 с.

Калабухов, Н. И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды / Н. И. Калабухов – Изд-во Харьковского гос. ун-та, 1950 – 267 с.

Калабухов, Н.И. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных / Н. И. Калабухов. – М.: Сов. Наука, 1951. – 177 с.

Колпаков, М. Г. Роль эндокринной системы в механизмах адаптации организма человека / М. Г. Колпаков // Экологическая физиология человека. – Л.: Наука, 1980. – Ч. 2. – С. 443–468.

Колпаков, М. Г. Механизмы кортикостероидной регуляции функций организма / М. Г. Колпаков, М. П. Мошкин, А. Л. Маркель – Новосибирск: Наука, 1978. – 200 с.

Корякина, Л. А. Генотипические различия в динамике реакции гипофизарно–надпочечниковой системы мышей при экспериментальном охлаждении / Л. А. Корякина // Изв. СО АН СССР. Серия биол. – 1985. – Вып. 1. – Н. 6. – С. 148–152.

Корякина, Л. А. Гипофизарно–надпочечниковая система и устойчивость к действию холода / Л. А. Корякина, Н. К. Попова // Тез. докл. всесоюз. совещ. «Вид и его продуктивность в ареале». Свердловск, 1985 г. – Свердловск, 1985. – Ч. 3. – С. 67–68.

Кошкина, Т. В. Регуляторные адаптации в популяциях красной полевки в оптимуме ареала / Т. В. Кошкина, Ю. С. Коротков // Фауна и экология грызунов. – 1975. – Т. 12. – С. 5–61.

Кошкина, Т. В. Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге / Т. В. Кошкина // Фауна и экология грызунов – 1957. – Т. 5. – С. 3–65.

Литвинов, Ю. Н. Структурно-временная организация сообщества грызунов Прителецкой тайги (Горный Алтай) / Ю. Н. Литвинов, С. А. Абрамов, В. Ю. Ковалева, А. В. Кривоपालов, Е. А. Новиков, А. И. Чечулин // Экология . – 2007. – Н. 6. – С. 444–449.

Мосин, А. Ф. Об изменчивости некоторых физиологических и биохимических показателей у красной полевки в Приохотье / А. Ф. Мосин, А. Н. Лазуткин, Ф. Б. Чернявский // Экология. – 1985. – N. 4. – С. 44–48.

Мошкин, М. П. Особенности специфической адаптации к холоду и их связь с агрессивным поведением и уровнем стресса у домовых мышей / М.П. Мошкин, О.Ф. Фролова // Бюл. эксперим. биологии и медицины. – 1989. – Т. 108. – N. 9. – С. 345–348.

Мошкин, М. П. Изменчивость кортикостероидной функции в популяциях обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*) / М.П. Мошкин, Н.Г. Евдокимов, В.А. Мирошниченко, В.П. Позмогова, В.Н. Большаков // Успехи современной биологии. –1991. – Т. 111. – N. 1. – С. 95–100.

Мошкин, М. П. Этолого – физиологические механизмы регуляции воспроизводства лесных полевок в оптимуме и пессимуме ареала / М. П. Мошкин, Е. А. Новиков, М. В. Новикова, А. К. Добротворский, Е. А. Добротворская, В. А. Мирошниченко, В. В. Панов // Материалы VI совещания “Вид и его продуктивность в ареале”. Санкт-Петербург, 1993. – Санкт-Петербург: Гидрометеиздат, 1993. – С. 57.

Мошкин, М. П. Особенности терморегуляции у мышевидных грызунов как результат экологической специализации / М. П. Мошкин, Е. А. Новиков, И. Е. Колосова, Д. В. Петровский // Очерки по экологической физиологии. – Новосибирск: изд-во СО АМН, 1999. – С. 72–85.

Найденко, С. В. Активность системы гипоталамус-гипофиз-надпочечники у амурских тигров (*Panthera tigris altaica*) в неволе и в природе и ее изменение в течение года / С. В. Найденко, Е. А. Иванов, В. С. Лукаревский, Х. А. Эрнандес-Бланко, П. А. Сорокин, М. Н. Литвинов, А. К. Котляр, В. В. Рожнов // Известия РАН. Серия биол. – 2011. – N. 3. – С. 358-363.

Новиков, Е. А. Динамика численности и пространственное распределение красной полевки в Прителецкой тайге / Е. А. Новиков // Экология. –1995. –Т.3. – С. 40–46.

Новиков, Е. А. Плотностно-зависимые механизмы регуляции численности популяций красной полевки в оптимальных и субоптимальных местообитаниях юга Западной Сибири / Е. А. Новиков, В. В. Панов, М. П. Мошкин // Журн. общ. биологии. – 2012. – Т. 73. – N. 1. – С. 49-58.

Новиков, Е. А. Гуморальный иммунный ответ на нереплицируемые антигены и зараженность таежным клещом (*Ixodes persulcatus*) красных полевков (*Clethrionomys rutilus*) / Е. А. Новиков, В. В. Мак, В. В. Панов, М. П. Мошкин // Зоологический журнал. – 2010. – Т. 89 – N. 1. – С. 106–114.

Новиков, Е. А. Перераспределение ресурсов организма в градиенте оптимум-пессимум у красной полевки (*Myodes rutilus*) / Новиков Е. А., Кондратюк Е. Ю., Петровский Д. В., Поликарпов И. А. // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 334.

Никитина, Н.А. Мыши / Н.А. Никитина // Вопросы териологии. Итоги мечения млекопитающих. – М.: Наука, 1980. – С. 157–175.

Оленев, Г. В. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) / Г.В. Оленев // Экология. – 2002. – N. 5. – С. 335–344.

Панин, Л. Е. Энергетические аспекты адаптации / Л. Е. Панин. – Л.: Наука, 1978. – 172 с.

Панов, В. В. Зимний период в жизни мелких млекопитающих приобских сосновых боров северной лесостепи Западной Сибири / В. В. Панов // Сибирский экологический журнал. – 2001. – N. 6. – С. 777.

Панов, В. В. Годовой цикл популяций мелких млекопитающих (на примере красной полевки) // Сообщества и популяции животных: экологический и морфологический анализ / Под ред. Литвинова Ю.Н. С. 125–132.

Пантелеев, П. А. Биоэнергетика мелких млекопитающих / П.А. Пантелеев. – М.: Наука, 1983. – 269 с.

Равкин Ю.С. Особенности распределения мелких млекопитающих Западно-Сибирской равнины / Ю. С. Равкин, И. Н. Богомолова, Л. Н. Ермаков, В. В. Панов,

Ф. Р. Буйдалина, А. К. Добротворский, Л. Г. Вартапетов, В. А. Юдкин, К. В. Торопов, И. В. Лукьянова, И. В. Покровская, В. С. Жуков, С. М. Цыбулин, Б. Н. Фомин, В. П. Стариков, Е. Л. Шор, О. Н. Чернышова, С. А. Соловьев, О. Н. Чубыкина, В. М. Ануфриев, Ю. В. Бобков, Н. Г. Ивлева, Г. М. Тертицкий // Сибирский экологический журнал. – 1996. – Т. 3, – N. 3–4. – С. 307–317.

Розен, В. Б. Основы эндокринологии: Учебник. 3-е изд. / В. Б. Розен – М.: Изд-во МГУ, 1994. – 384 с.

Селегей, В. В. Телецкое озеро. Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. / В. В. Селегей, Т. С. Селегей – Л.: Гидрометиздат, 1978. – 144 с.

Селезнев, Ю. М. Глюкокортикоиды в гормональной регуляции метаболизма сердца / Ю. М. Селезнев, С. М. Данилов, Н. Г. Волкова, Г. В. Колпакова, А. В. Мартынов // Метаболизм миокарда. Матер. IV Советско–Американского симпозиума. Ташкент, 1979. – М.: Медицина. – 1981. – С. 211–225.

Селье, Г. Очерки об адаптационном синдроме / Г. Селье. – М.: Наука, 1960. – 254 с.

Селье, Г. На уровне целого организма / Г. Селье. – М.: Наука, 1972. – 121 с.

Слоним, А. Д. Экологическая физиология животных. Часть III. Физиология животных в различных физико–географических зонах / А. Д. Слоним. – Л.: Наука, 1982. – 504 с.

Соловьев, А. С. Исследование иммунологических реакций организма при общей экзогенной гипертермии / А.С. Соловьев // Иммунология. – 1994. – N. 4. – С. 21–23.

Уманцева, Н. Д. Материалы по химической терморегуляции обского лемминга, красной полевки и полевки экономки / Н.Д. Уманцева // Материалы по экологии мелких млекопитающих субарктики. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 158–163.

Филаретов, А. А. Адаптация как функция гипофизарно–адренкортикальной системы / А. А. Филаретов, Т. Т. Подвигина, Л. П. Филаретова. – СПб.: Наука, 1994. – 131 с.

Хаскин, В. В. Энергетика теплообразования и адаптация к холоду / В. В. Хаскин. – Новосибирск: Наука, 1975. – 200 с.

Чернявский, Ф. Б. Циклы леммингов и полевок на севере / Ф. Б. Чернявский, А. Н. Лазуткин – Магадан, 2004. – 150 с.

Шварц, С. С. Эволюционная экология животных / С. С. Шварц // Труды Института экологии растений и животных. – 1969. – Вып.65. – 200 с.

Шварц, С. С. Экологические закономерности эволюции / С. С. Шварц. – М.: Нука, 1980. – 279 с.

Шилов, И. А. Практикум по экологии наземных позвоночных животных / И. А. Шилов. – Москва: Высшая школа, 1961. – 148 с.

Шилов, И. А. Эколога – физиологические основы популяционных отношений у животных / И. А. Шилов. – М. : МГУ, 1977. – 262 с.

Шмидт–Ниельсен, К. Физиология животных. Приспособление и среда. Кн.1 / К. Шмидт–Ниельсен. – М. : Мир, 1982. – 416 с.

Юдин, Б. С. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны / Б. С. Юдин, Л. И. Галкина, А. Ф. Потапкина – Новосибирск: Наука, 1979. – 266 с.

Якименко, М. А. Длительная адаптация организма человека и животных к холоду / М. А. Якименко // Руководство по физиологии. Физиология терморегуляции. – Л. : Наука, 1984. – С. 223–232.

Adels, L. E. et al. Endocrine response to acute cold exposure by lactating and non-lactating Norway rats / L. E. Adels, M. Leon, S. G. Wiener, M. S. Smith // *Physiology & behavior*. – 1986. – V. 36. – N. 1. – P. 179–181.

Altin, J. G. Prostaglandin $F_{2\alpha}$ and the thromboxane A_2 analogue ONO-11113 stimulate Ca^{2+} fluxes and other physiological responses in rat liver. Further evidence that prostanoids may be involved in the action of arachidonic acid and platelet-activating factor / J. G. Altin, F. L. Bygrave // *Biochemical Journal*. – 1988. – V. 249. – N. 3. – P. 677–685.

Andrews, R.V. The physiology of crowding / R.V. Andrews // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. – 1979. – V. 63. – N. 1. – P. 1-6.

Atkinson, H. C. The hypothalamic-pituitary-adrenal axis in rat pregnancy and lactation: circadian variation and interrelationship of plasma adrenocorticotropin and corticosterone / H. C. Atkinson, B. J. Waddell // *Endocrinology*. – 1995. – V. 136. – N. 2. – P. 512–520.

Aujard, F. Behavioral thermoregulation in a non human primate: effects of age and photoperiod on temperature selection / F. Aujarda, M. Séguya, J. Terriena, R. Botallaa, S. Blancb, M. Perreta // *Experimental gerontology*. – 2006. – V. 41. – N. 8. – P. 784–792.

Aujard, F. Age-related effects on reproductive function and sexual competition in the male prosimian primate, *Microcebus murinus* / F. Aujard, M. Perret // *Physiology & behavior*. – 1998. – V. 64. – N. 4. – P. 513–519.

Bahr, R. Triglyceride/fatty acid cycling is increased after exercise / R. Bahr, P. Hansson, O. M. Sejersted // *Metabolism*. – 1990. – V. 39. – N. 9. – P. 993–999.

Bardi, M. The role of the endocrine system in baboon maternal behavior / M. Bardi, J. A. French, S. M. Ramirez, L. Brent // *Biological psychiatry*. – 2004. – V. 55. – N. 7. – P. 724–732.

Baucom, R. S. Ecological immunology and tolerance in plants and animals / R. S. Baucom, J. C. de Roode // *Functional Ecology*. – 2011. – V. 25. – N. 1. – P. 18–28.

Bennett, A. F. Endothermy and activity in vertebrates / A. F. Bennett, J. A. Ruben // *Science*. – 1979. – V. 206. – N. 4419. – P. 649–654.

Bennett, A. F. The metabolic foundations of vertebrate behavior / A. F. Bennett // *BioScience*. – 1980. – V. 30. – N. 7. – P. 452–456.

Bicca-Marques, J. C. Behavioral thermoregulation in a sexually and developmentally dichromatic neotropical primate, the black-and-gold howling monkey (*Alouatta caraya*). / J. C. Bicca-Marques, C. Calegario-Marques // *American Journal of Physical Anthropology*. – 1998. – V. 106. – N. 4. – P. 533–546.

Bizon, J. L. Hypothalamic–pituitary–adrenal axis function and corticosterone receptor expression in behaviourally characterized young and aged Long–Evans rats. / J. L. Bizon, K. A. Helm, J.-S. Han, H.-J. Chun, J. Pucilowska, P. K. Lund, M. Gallagher // *European Journal of Neuroscience*. – 2001. – V. 14. – N. 10. – P. 1739–1751.

Blaxter, K. Energy Metabolism in Animals and Man. / Cambridge Univ.Press, New York, 1989.

Block, B. A. Endothermy in fishes: a phylogenetic analysis of constraints, predispositions, and selection pressures / B. A. Block, J. R. Finnerty // Environmental Biology of Fishes. – 1994. – V. 40. – N. 3. – P. 283–302.

Bollen, M. Specific features of glycogen metabolism in the liver / M. Bollen, S. Keppens, W. Stalmans // Biochemical Journal. – 1998. – V. 336. – N. 1. – P. 19–31.

Bonier, F. Do baseline glucocorticoids predict fitness? / F. Bonier, P. R. Martin, I. T. Moore, J. C. Wingfield // Trends in Ecology & Evolution. – 2009. – V. 24. – N. 11. – P. 634–642.

Boonstra, R. Seasonal changes in glucocorticoid and testosterone concentrations in free-living arctic ground squirrels from the boreal forest of the Yukon / R. Boonstra, A. H. Hubbs, E. A. Lacey, C. J. McColl // Canadian Journal of Zoology. – 2001. – V. 79. – N. 1. – P. 49–58.

Boonstra, R. Equipped for life: the adaptive role of the Stress axis in male mammals / R. Boonstra // Journal of Mammalogy. – 2005. – V. 86. – N. 2. – P. 236–247.

Boily, P. Individual variation in metabolic traits of wild nine-banded armadillos (*Dasypus novemcinctus*), and the aerobic capacity model for the evolution of endothermy / P. Boily // The Journal of Experimental Biology. – 2002. – V. 205. – N. 20. – P. 3207–3214.

Boratyński, Z. The association between body mass, metabolic rates and survival of bank voles / Z. Boratyński, P. Koteja // Functional Ecology. – 2009. – V. 23. – N. 2. – P. 330–339.

Børsheim, E. Effect of exercise intensity, duration and mode on post-exercise oxygen consumption / E. Børsheim, R. Bahr // Sports medicine. – 2003. – V. 33. – N. 14. – P. 1037–1060.

Brechler, V. Inhibition by glucagon of the cGMP-inhibited low-Km cAMP phosphodiesterase in heart is mediated by a pertussis toxin-sensitive G-protein / V. Brechler, C. Pavoine, R. Hanf, E. Garbarz, R. Fischmeister, F. Pecker // Journal of Biological Chemistry. – 1992. – V. 267. – N. 22. – P. 15496–15501.

Brett, L. P. The pituitary-adrenal response to novel stimulation and ether stress in young adult and aged rats / L. P. Brett, G. S. Chong, S. Coyle, S. Levine // *Neurobiology of aging*. – 1983. – V. 4. – N. 2. – P. 133–138.

Brillon, D.J. Effect of cortisol on energy expenditure and amino acid metabolism in humans / D.J. Brillon, B. Zheng, R.G. Campbell, D.E. Matthews // *Am J Physiol*. – 1995 – V. 268. – P. E501–E513.

Brooks, G. A. Balance of carbohydrate and lipid utilization during exercise: the "crossover" concept / G. A. Brooks, J. Mercier // *Journal of applied physiology*. – 1994. – V. 76. – N. 6. – P. 2253–2261.

Bujalska, G. The role of spacing behaviour among females in the regulation of reproduction in bank vole / G. Bujalska // *Journal of reproduction and fertility. Supplement*. – 1973. – V. 19. – P. 465–474

Bujalska, G. Sex ratio // *Ecology of the bank vole / Acta theriol.*, 1983. – V. 28. – P. 103–110.

Bujalska, G. Adrenocortical variability in the life history of bank voles / G. Bujalska, V. Evsikov, L. Gerlinskaja, L. Grika, L. Grum, M. Moshkin. // *Polish ecological studies*. – 1994. – V. 20. – N. 3–4. – P. 305–310.

Bülow, J. Adipose tissue blood flow during prolonged, heavy exercise / J. Bülow, J. Madsen // *Pflügers Archiv European Journal of Physiology*. – 1976. – V. 363. – N. 3. – P. 231–234.

Burnstock, G. Purines as cotransmitters in adrenergic and cholinergic neurones / G. Burnstock // *Progress in brain research*. – 1986. – V. 68. – P. 193–203.

Canals M. Energetics and geometry of huddling in small mammals / M. Canals, M. Rosenmann, F. Bozinovic // *Journal of theoretical Biology*. – 1989. – V. 141. – N. 2. – P. 181–189.

Careau, V. Basal metabolic rate of canidae from hot deserts to cold arctic climates / V. Careau, J. Morand-Ferron, D. Thomas // *Journal of mammalogy*. – 2007. – V. 88. – N. 2. – P. 394–400.

Cavieres, G. Geographic variation in the response to thermal acclimation in rufous-collared sparrows: are physiological flexibility and environmental heterogeneity

correlated? / G. Cavieres, P. Sabat // *Functional Ecology*. – 2008. – V. 22. – N. 3. – P. 509–515.

Cavigelli, S. A. Stable behavioral inhibition and glucocorticoid production as predictors of longevity / S. A. Cavigelli, C. M. Ragan, K. C. Michael, C. E. Kovacsics, A. P. Bruscke // *Physiology & behavior*. – 2009. – V. 98. – N. 1. – P. 205–214.

Challis, J. R. G. Maturation and activation of hypothalamic-pituitary adrenal function in fetal sheep / J. R. G. Challis, A. N. Brooks // *Endocrine Reviews*. – 1989. – V. 10. – N. 2. – P. 182–204.

Chappell, M.A. Biochemical and physiological correlates of deer mouse α -chain hemoglobin polymorphisms / M. A. Chappell, L. R. Snyder // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 1984. – V. 81. – P. 5484–5488

Chappell, M. A. Maximal aerobic performance of deer mice in combined cold and exercise challenges / M. A. Chappell, K. A. Hammond // *Journal of Comparative Physiology B*. – 2004. – V. 174. – N. 1. – P. 41–48.

Chappell, M. A. Repeatability of aerobic performance in red junglefowl: effects of ontogeny and nematode infection / M. A. Chappell, M. Zuk, T. S. Johnsen // *Functional Ecology*. – 1996. – P. 578–585.

Charmandari, E. Endocrinology of the stress response / E. Charmandari, C. Tsigos, G. Chrousos // *Annu. Rev. Physiol.* – 2005. – V. 67. – P. 259–284.

Cherrington, A. D. Differential time course of glucagon's effect on glycogenolysis and gluconeogenesis in the conscious dog / A. D. Cherrington, P. E. Williams, G. I. Shulman, W. W. Lacy // *Diabetes*. – 1981. – V. 30. – N. 3. – P. 180–187.

Coleman, M.A. Glucocorticoid Response to Forced Exercise in Laboratory House Mice (*Mus domesticus*) / Coleman M. A., Garland Jr. T., Marler C. A., Newton St. S., Swallow J. G., Carter P. A. // *Physiol. Behav.* – 1998 – V. 63 – N. 2. – P. 279–285.

Consoli, A. Determination of Krebs cycle metabolic carbon exchange in vivo and its use to estimate the individual contributions of gluconeogenesis and glycogenolysis to overall glucose output in man / A. Consoli, F. Kennedy, J. Miles, J. Gerich // *Journal of Clinical Investigation*. – 1987. – V. 80. – N. 5. – P. 1303–1310.

Cooper, C. E. The “minimal boundary curve for endothermy” as a predictor of heterothermy in mammals and birds: a review / C. E. Cooper, F. Geiser // *Journal of Comparative Physiology B*. – 2008. – V. 178. – N. 1. – P. 1–8.

Corbet, G. B. The mammals of the Palaearctic region: a taxonomic review / G. B. Corbet. – London: Cornell Univ Pr; 1st Edition, 1978. – 322 p.

Creel, S. Dominance, aggression, and glucocorticoid levels in social carnivores / S. Creel // *Journal of Mammalogy*. – 2005. – V. 86. – N. 2. – P. 255–264.

Creel, S. Social dominance and stress hormones / S. Creel // *Trends in ecology & evolution*. – 2001. – V. 16. – N. 9. – P. 491–497.

Creel, S. Snowmobile activity and glucocorticoid stress responses in wolves and elk / S. Creel, J. E. Fox, A. Hardy, J. Sands, B. Garrott, R. O. Peterson // *Conservation Biology*. – 2002. – V. 16. – N. 3. – P. 809–814.

Cyr, N. E. Chronic stress in free-living European starlings reduces corticosterone concentrations and reproductive success / N. E. Cyr, L. M. Romero // *General and comparative endocrinology*. – 2007. – V. 151. – N. 1. – P. 82–89.

Da Silva, J. K. L. Allometric scaling laws of metabolism / J. K. L. da Silva, G. J. M. Garcia, L. A. Barbosa // *Physics of Life Reviews*. – 2006. – V. 3. – N. 4. – P. 229–261.

Dagosto, M. Seasonal variation in positional behavior of Malagasy lemurs / M. Dagosto // *International Journal of Primatology*. – 1995. – V. 16. – N. 5. – P. 807–833.

De Kloet, E. R. Stress, glucocorticoids and development / E. R. De Kloet, P. Rosenfeld, J. A. Van Eekelen, W. Sutanto, S. Levine // *Progress in brain research*. – 1988. – V. 73. – P. 101–120.

De Wulf, H. Neural control of glycogen metabolism / H. De Wulf, H. Carton // In: *Short-Term Regulation of Liver Metabolism*. Elsevier/North-Holland Biomedical Press – 1981. – 490 p.

Delehanty, B. The benefits of baseline glucocorticoid measurements: maximal cortisol production under baseline conditions revealed in male Richardson’s ground squirrels (*Urocitellus richardsonii*) / B. Delehanty, R. Boonstra // *General and comparative endocrinology*. – 2012. – V. 178. – N. 3. – P. 470–476.

Dellu, F. Behavioral reactivity to novelty during youth as a predictive factor of stress-induced corticosterone secretion in the elderly – a life-span study in rats / F. Dellu, W. Mayo, M. Vallée, S. Maccari, P. V. Piazza, M. Le Moal, H. Simon // *Psychoneuroendocrinology*. – 1996. – V. 21. – N. 5. – P. 441–453.

DeVries, A. C. The effects of stress on social preferences are sexually dimorphic in prairie voles / A. C. DeVries, M. B. DeVries, S. E. Taymans, C. S. Carter // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 1996. – V. 93. – N. 21. – P. 11980–11984.

Dittmann, M. T. Metabolic rates of three gazelle species (*Nanger soemmerringii*, *Gazella gazella*, *Gazella spekei*) adapted to arid habitats / M. T. Dittmann, C. Hebel, A. Arif, M. Kreuzer, M. Clauss // *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*. – 2015. – V. 80. – N. 5. – P. 390–394.

Dohm, M. R. The Quantitative genetics of maximal and basal rates of oxygen consumption in mice / M. R. Dohm, J. P. Hayes, T. Jr. Garland // *Genetics*. – 2001. – V. 159. – N. 1. – P. 267–277

Dhabhar, F. S. Stress-induced enhancement of antigenspecific cell-mediated immunity / F. S. Dhabhar, B. S. McEwen // *Journal of Immunology*. – 1996. – V. 156. – N. 7. – P. 2608–2615.

Di Prampero, P. E. Metabolic and circulatory limitations to VO_2 max at the whole animal level / P.E. Di Prampero // *Journal of Experimental Biology*. – 1985. – V. 115. – N. 1. – P. 319–331.

Elia, M. Total energy expenditure in the elderly / M. Elia, P. Ritz, R. J. Stubbs // *European journal of clinical nutrition*. – 2000. – V. 54. – N. S3. – P. 92–103.

Ellison, G. T. H. The relative importance of photoperiod and temperature as cues for seasonal acclimation of thermoregulation in pouched mice (*Saccostomus campestris*: Cricetidae) from southern Africa / G. T. H. Ellison, J. D. Skinner, A. Haim // *Journal of Comparative Physiology B*. – 1992. – V. 162. – N. 8. – P. 740–746.

Ernster, L. Mitochondria: a historical review / L. Ernster, G. Schatz // *J Cell Biol*. – 1981. – V. 91. – N. 3 Pt 2. – P. 227–255.

Exton, J. H. Mechanisms of hormonal regulation of hepatic glucose metabolism / J. H. Exton // *Diabetes/Metabolism Research and Reviews*. – 1987. – V. 3. – N. 1. – P. 163–183.

Ferrari, E. Neuroendocrine features in extreme longevity / E. Ferrari, L. Cravello, F. Falvo, L. Barili, S. B. Solerte, M. Fioravanti, F. Magri // *Experimental gerontology*. – 2008. – V. 43. – N. 2. – P. 88–94.

Florant, G. L. CNS regulation of body temperature in euthermic and hibernating marmots (*Marmota flaviventris*) / G. L. Florant, H. C. Heller // *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. – 1977. – V. 232. – N. 5. – P. R203–R208.

Florez-Duquet, M. Cold-induced thermoregulation and biological aging / M. Florez-Duquet, R. B. McDonald // *Physiological reviews*. – 1998. – V. 78. – N. 2. – P. 339–358.

Fouillet, A. Excess mortality related to the August 2003 heat wave in France / A. Fouillet, G. Rey, F. Laurent, G. Pavillon, S. Bellec, C. Guihenneuc-Jouyaux, J. Clavel, E. Jouglu, D. Hémon // *International archives of occupational and environmental health*. – 2006. – V. 80. – N. 1. – P. 16–24.

Frank, S. M. Age-related thermoregulatory differences during core cooling in humans / S. M. Frank, S. N. Raja, C. Bulcao, D. S. Goldstein // *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. – 2000. – V. 279. – N. 1. – P. R349–R354.

Froehle, A. W. Climate variables as predictors of basal metabolic rate: new equations / A. W. Froehle // *American Journal of Human Biology*. – 2008. – V. 20. – N. 5. – P. 510–529.

Ganem, G. Comparative study of the corticoadrenal response to emotional stress in different kinds of natural populations of the house mouse / G. Ganem, H. Croset // *Neuroendocrinology*. – 1990. – T. 52. – C. 1-62.

Garland, T. Jr. Physiological differentiation of vertebrate populations / T. Jr. Garland, S. C. Adolph // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1991. – V. 22. – N. 1. – P. 193–228.

Garland, T. Heritability of locomotor performance and its correlates in a natural population / T. Garland, A. F. Bennett, C. Daniels // *Experientia*. – 1990. – V. 46. – P. 530–533.

Garland, T. Evolutionary physiology / T. Garland, P.A. Carter // *Annual review of physiology*. – 1994. – V. 56. – N. 1. – P. 579–621.

Gaesser, G. A. Metabolic bases of excess post-exercise oxygen / G. A. Gaesser, C. A. Brooks // *Medicine and science in sports and exercise*. – 1984. – V. 16. – N. 1. – P. 29–43.

Gittleman, J. L. Energy allocation in mammalian reproduction / J. L. Gittleman, S. D. Thompson // *American zoologist*. – 1988. – V. 28. – N. 3. – P. 863–875.

Gitzelmann, R. Liver glycogen synthase deficiency: a rarely diagnosed entity / R. Gitzelmann, M. A. Spycher, G. Feil, J. Muller, B. Seilnacht, M. Stahl, N. U. Bosshard // *European journal of pediatrics*. – 1996. – V. 155. – N. 7. – P. 561–567.

Glotzbach, S. F. Changes in the thermal characteristics of hypothalamic neurons during sleep and wakefulness / S. F. Glotzbach, H. C. Heller // *Brain research*. – 1984. – V. 309. – N. 1. – P. 17–26.

Goncharova, N. D. Effects of aging on hypothalamic–pituitary–adrenal system function in non-human primates / N. D. Goncharova, B. A. Lapin // *Mechanisms of ageing and development*. – 2002. – V. 123. – N. 8. – P. 1191–1201.

Goncharova, N. D. Aging of the hypothalamic-pituitary-adrenal axis in nonhuman primates with depression-like and aggressive behavior / N. D. Goncharova, V. Y. Marenin, T. E. Oganyan // *Aging (Albany NY)*. – 2010. – V. 2. – N. 11. – P. 854–866.

Gordon, C. J. Relationship between autonomic and behavioral thermoregulation in the mouse / C. J. Gordon // *Physiology & behavior*. – 1985. – V. 34. – N. 5. – P. 687–690.

Gordon, C. J. Relationship between autonomic and behavioral thermoregulation in the golden hamster / C. J. Gordon, K. S. Fehlner, M. D. Long // *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. – 1986. – V. 251. – N. 2. – P. R320–R324.

Gordon, C. J. Relationship between preferred ambient temperature and autonomic thermoregulatory function in rat / C. J. Gordon // *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. – 1987. – V. 252. – N. 6. – P. R1130–R1137.

Górecki, A. Metabolic rate and energy budget in the bank vole / A. Górecki // *Acta Theriol*. 1968. – V. 13. – N. 20. – P. 341–365.

Górecki, A. Kalabukhov-Skvortsov respirometer and resting metabolic rate measurement / A. Górecki // *Methods for Ecological Energetics*. Blackwell Scientific, Oxford. – 1975. – P. 309-313.

Goundasheva, D. Changes in some parametrs of the immune response in rats after cold stress / D. Goundasheva, M. Andonova, V. Ivanov // *J. Vet. Med.*, 1994. – V. 41. – N. 10. – P. 670–674.

Grenot, C. Water and energy balance in the water vole (*Arvicola terrestris sherman*) in the laboratory and in the field (Haut-Doubs, France) / C. Grenot, M. Pascal, L. Buscuret, J. M. Francaz, M. Sellami // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*. – 1984. – V. 78. – N. 1. – P. 185–196.

Grossman, C.I. Interactions between the gonadal steroids and the immune system / C.I. Grossman // *Science*. – 1985. – V. 227. – P. 257–261.

Gumma, M. R. Hypothermia and behavioral thermoregulatory temperature preference / M. R. Gumma, F. E. South // *Cryobiology*. – 1967. – V. 3. – N. 5. – P. 363-&.

Gustafsson T. O. Reproduction in laboratory colonies of bank vole, *Clethrionomys glareolus*, originating from populations with different degrees of cyclicity / T. O. Gustafsson, C. B. Andersson, L. M. Westlin // *Oikos*. – 1983. – C. 182-188.

Gustafsson, T. O. Sexual maturation in *Clethrionomys* / T. O. Gustafsson // *Annales Zoologici Fennici*. – 1985. – V. 22. – P. 303–308.

Halle, S. Polyphasic activity patterns in small mammals / S. Halle // *Folia Primatologica*. – 2006. – V. 77. – N. 1-2. – P. 15-26.

Handa, R. J. Gonadal steroid hormone receptors and sex differences in the hypothalamo-pituitary-adrenal axis / R. J. Handa, L. H. Burgess, J. E. Kerr, J. A. O'Keefe // *Hormones and behavior*. – 1994. – V. 28. – N. 4. – P. 464–476.

Hansson, L. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover / L. Hansson, H. Henttonen // *Oecologia*. – 1985. – V. 67. – N. 3. – P. 394–402.

Hart, J. S. Rodents / J. S. Hart // *In Comparative Physiology of Thermoregulation*, vol. II (G. C. Whittow ed.). – New York: Academic Press, 1971. – 149 p.

Hayes, J. P. Field and maximal metabolic rates of deer mice at low and high altitudes / J. P. Hayes // *Physiological zoology*. – 1989. – V. 62. – N. 3. – P. 732–744.

Hayes, J. P. Effects of cold acclimation on maximum oxygen consumption during cold exposure and treadmill exercise in deer mice, *Peromyscus maniculatus* / J. P. Hayes, M. A. Chappell // *Physiological zoology*. – 1986. – V. 59. – N. 4. – P. 473–481.

Hayes, J. P. Individual consistency of maximal oxygen consumption in deer mice / J. P. Hayes, M. A. Chappell // *Functional Ecology*. – 1990. – V. 4. – N. 4. – P. 495–503.

Hayes, J. P. The evolution of endothermy: testing the aerobic capacity model / J. P. Hayes, T. D. Jr. Garland // *Evolution*. – 1995. – V. 49. – N. 5. – P. 836–847.

Hayes, J. P. Natural selection on thermogenic capacity of high-altitude deer mice / J. P. Hayes, C. S. O'Connor // *Evolution*. – 1999. – V. 53. – N. 4. – P. 1280–1287.

Hansson, L. Regional differences in cyclicality and reproduction in *Clethrionomys* species: are they related? / L. Hansson, H. Henttonen // *Ann. Zool. Fenn.* – 1985. – V. 22. – N. 3. – P. 277–288.

Hedrick, M. S. Metabolism at the max: how vertebrate organisms respond to physical activity / M. S. Hedrick, T. V. Hancock, S. S. Hillman // *Comprehensive Physiology*. – 2015. – V. 5. – N. 4. – P. 1677–1703.

Heldmaier, G. Seasonal acclimatization of energy requirements in mammals: functional significance of body weight control, hypothermia, torpor and hibernation / G. Heldmaier // *Energy transformations in cells and organisms*. Stuttgart: Thieme. – 1989. – P. 130–139.

Heldmaier, G. Seasonal adaptation of thermoregulatory heat production in small mammals / G. Heldmaier, S. Klaus, H. Wiesinger // *Thermoreception and temperature regulation*. – Springer Berlin Heidelberg. – 1990. – P. 235–243.

Heller, H. C. CNS control of body temperature during hibernation / H. C. Heller, H. T. Hammel // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*. – 1972. – V. 41. – N. 2. – P. 349–359.

Hill, A. V. Muscular exercise, lactic acid, and the supply and utilization of oxygen / A. V. Hill, H. Lupton // *QjM*. – 1923. – N. 62. – P. 135–171.

Hill, A. V. The effect of fatigue on the relation between work and speed, in contraction of human arm muscles / A. V. Hill, C. N. H. Long, H. Lupton // *The Journal of physiology*. – 1924. – V. 58. – N. 4-5. – P. 334–337.

Hinds, D. S. Maximum metabolism and the aerobic factorial scope of endotherms / D. S. Hinds, R. V. Baudinette, R. E. MacMillen, E. A. Halpern // *Journal of Experimental Biology*. – 1993. – V. 182. – N. 1. – P. 41–56.

Hochachka, P. W. *Biochemical adaptation* / P. W. Hochachka, G. N. Somero. – Princeton: Princeton University Press, 1980. – 560 p.

Holowatz, L. A. Altered mechanisms of vasodilation in aged human skin / L. A. Holowatz, C. S. Thompson-Torgerson, W. L. Kenney // *Exercise and sport sciences reviews*. – 2007. – V. 35. – N. 3. – P. 119–125.

Horton, T. J. Fuel metabolism in men and women during and after long-duration exercise / T. J. Horton, M. J. Pagliassotti, K. Hobbs, J. O. Hill. // *Journal of Applied Physiology*. – 1998. – V. 85. – N. 5. – P. 1823–1832.

Huttunen, J.K. Adipose tissue lipids and their hormonal regulation / J.K. Huttunen // *Scand. J. Clin. Lab. Invest.* – 1972. – V. 29. – P. 126–131.

Iwai, M. Possible involvement of eicosanoids in the actions of sympathetic hepatic nerves on carbohydrate metabolism and hemodynamics in perfused rat liver / M. Iwai, K. Jungermann // *FEBS letters*. – 1987. – V. 221. – N. 1. – P. 155–160.

Jackson, D. M. Associations between energetics and over-winter survival in the short-tailed field vole *Microtus agrestis* / D. M. Jackson, P. Trayhurn, J. R. Speakman // *Journal of Animal Ecology*. – 2001. – V. 70. – N. 4. – P. 633–640.

Jansky, L. Adaptability of heat production mechanism in homeotherms / L. Jansky // *Acta Univ. Carol. Biol.* – 1965. – V. 1. – P. 1–91.

Jetz, W. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds / W. Jetz, D. S. Wilcove, A. P. Dobson // *PLoS Biol.* – 2007. – V. 5. – N. 6. – P. e157.

Jimenez, A. G. Linkages between the life-history evolution of tropical and temperate birds and the resistance of cultured skin fibroblasts to oxidative and non-oxidative chemical injury / A. G. Jimenez, J. M. Harper, S. A. Queenborough, J. B. Williams // *Journal of Experimental Biology.* – 2013. – V. 216. – N. 8. – P. 1373–1380.

Jimenez, A. G. Physiological underpinnings associated with differences in pace of life and metabolic rate in north temperate and neotropical birds / A. G. Jimenez, C. Cooper-Mullin, E. A. Calhoun, J. B. Williams // *Journal of Comparative Physiology B.* – 2014. – V. 184. – N. 5. – P. 545–561.

Jones, J.H. Optimization of the mammalian respiratory system: symmorphosis versus single species adaptation / J.H. Jones // *Comp. Biochem. Physiol. B.* – 1998. – V. 120. – P. 125–138.

Kaciuba-Uscilko, H. Gender differences in thermoregulation / H. Kaciuba-Uscilko, R. Grucza // *Current Opinion in Clinical Nutrition & Metabolic Care.* – 2001. – V. 4. – N. 6. – P. 533–536.

Kalela, O. Regulation of the reproduction rate in subarctic populations of the vole *Clethrionomus rufocanus* (Sund.) / O. Kalela // *Ann. Acad. Sci. Fenn. Ser. A, IV.* – 1957. – V. 34. – P. 1–60.

Kenagy, G. J. Seasonal changes in plasma glucocorticosteroids of free-living female yellow-pine chipmunks: effects of reproduction and capture and handling / G. J. Kenagy, N. J. Place // *General and comparative endocrinology.* – 2000. – V. 117. – N. 2. – P. 189–199.

Kerth, G. Day roost selection in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*): a field experiment to determine the influence of roost temperature / G. Kerth, K. Weissmann, B. König // *Oecologia.* – 2001. – V. 126. – N. 1. – P. 1–9.

Khansari, D.N. Effects of stress on the immune system / D.N. Khansari, A.J. Murgo, R.E. Faith // *Immunology Today*. – 1990. – V. 11. – P.170–175.

Klasing, K. C. The costs of immunity / K. C. Klasing // *Dong wu xue bao*. [Acta zoologica Sinica]. – 2003. – V. 50. – N. 6. – P. 961-969.

Korte, S. M. The Darwinian concept of stress: benefits of allostasis and costs of allostatic load and the trade-offs in health and disease / S. M. Korte, J. M. Koolhaas, J. C. Wingfield, B. S. McEwen // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. – 2005. – V. 29. – N. 1. – P. 3–38.

Koteja, P. Maximum cold-induced oxygen consumption in the House Sparrow *Passer domesticus* L. / P. Koteja // *Physiological zoology*. – 1986. – V. 59. – N. 1. – P. 43–48.

Koteja, P. On the relation between basal and maximum metabolic rate in mammals / P. Koteja // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1987. – V. 87. – N. 1. – P. 205–208.

Koteja, P. Mice, voles and hamsters: metabolic rates and adaptive strategies in muroid rodents / P. Koteja, J. Weiner // *Oikos*. – 1993. – V. 66. – N. 3. – P. 505–514.

Kraemer, W. J. Changes in hormonal concentrations after different heavy-resistance exercise protocols in women / W. J. Kraemer, S. J. Fleck, J. E. Dziados, E. A. Harman, L. J. Marchitelli, S. E. Gordon, R. Mello, P. N. Frykman, L. P. Koziris, N. T. Triplett // *Journal of applied physiology*. – 1993. – V. 75. – N. 2. – P. 594–604.

Kramer, K. M. Circadian characteristics of corticosterone secretion in redbacked voles (*Clethrionomys gapperi*) / K. M. Kramer, R. B. Sothorn // *Chronobiology international*. – 2001. – V. 18. – N. 6. – P. 933–945.

Kristan, D. M. Combined effects of cold exposure and sub-lethal intestinal parasites on host morphology and physiology / D. M. Kristan, K. A. Hammond // *Journal of Experimental Biology*. – 2000. – V. 203. – N. 22. – P. 3495–3504.

Książek, A. Costs of immune response in cold-stressed laboratory mice selected for high and low basal metabolism rates / A. Książek, M. Konarzewski, M. Chadzińska, M. Cichoń // *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. – 2003. – V. 270. – N. 1528. – P. 2025–2031.

Kugler, Y. Influence of bleeding order on plasma corticosterone concentration in the mouse / Y. Kugler, K. W. Lange, K. Th. Kalveram // *Exp. and Clin. Endocrinol.* – 1988. – V. 91. – N. 2. – P. 241–243.

Lecavalier, L. Contributions of gluconeogenesis and glycogenolysis during glucose counterregulation in normal humans / L. Lecavalier, G. Bolli, P. Cryer, J. Gerich // *American Journal of Physiology-Endocrinology and Metabolism.* – 1989. – V. 256. – N. 6. – P. E844–E851.

Lechner, A. J. The scaling of maximal oxygen consumption and pulmonary dimensions in small mammals / A. J. Lechner // *Respir. Physiol.* – 1978. – V. 34. – N. 1. – P. 29–44.

Lifson, N. Measurement of total carbon dioxide production by means of D_2O^{18} / N. Lifson, G. B. Gordon, R. McClintock // *Journal of Applied Physiology.* – 1955. – V. 7. – N. 6. – P. 704–710.

Lifson, N. The fate of utilized molecular oxygen and the source of the oxygen of respiratory carbon dioxide, studied with the aid of heavy oxygen / N. Lifson, G. B. Gordon, M. B. Visscher, A. O. Nier // *Journal of Biological Chemistry.* – 1949. – V. 180. – N. 2. – P. 803–811.

Lifson, N. Theory of use of the turnover rates of body water for measuring energy and material balance / N. Lifson, R. McClintock // *Journal of theoretical biology.* – 1966. – V. 12. – N. 1. – P. 46–74.

Lightman, S. L. Peripartum plasticity within the hypothalamo-pituitary-adrenal axis / S. L. Lightman, R. J. Windle, S. A. Wood, Y. M. Kershaw, N. Shanks, C. D. Ingram // *Progress in brain research.* – 2001. – V. 133. – P. 111–129.

Liverini, G. Elevated hepatic mitochondrial oxidative capacities in cold exposed rats / G. Liverini, F. Goglia, A. Lanni, S. Iossa, A. Barletta // *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry.* – 1990. – V. 97. – N. 2. – P. 327–331.

Lochmiller, R. L. Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity? / R. L. Lochmiller, C. Deerenberg // *Oikos.* – 2000. – V. 88. – N. 1. – P. 87–98.

Lopez, M. Rate and gender dependence of the sweating, vasoconstriction, and shivering thresholds in humans / M. Lopez, D. I. Sessler, K. Walter, T. Emerick, M. Ozaki // *Anesthesiology*. – 1994. – V. 80. – N. 4. – P. 780–788.

Lovegrove, B. G. Locomotor mode, maximum running speed, and basal metabolic rate in placental mammals / B. G. Lovegrove // *Physiological and Biochemical Zoology*. – 2004. – V. 77. – N. 6. – P. 916–928.

Lovegrove, B. G. Seasonal thermoregulatory responses in mammals / B. G. Lovegrove // *Journal of Comparative Physiology B*. – 2005. – V. 175. – N. 4. – P. 231–247.

Lovegrove, B. G. The influence of climate on the basal metabolic rate of small mammals: a slow-fast metabolic continuum / B. G. Lovegrove // *Journal of Comparative Physiology B*. – 2003. – V. 173. – N. 2. – P. 87–112.

Lovegrove, B. G. The metabolism of social subterranean rodents: adaptation to aridity / B. G. Lovegrove // *Oecologia*. – 1986. – V. 69. – N. 4. – P. 551–555.

Luna, F. Comparative energetics of the subterranean *Ctenomys* rodents: breaking patterns. / F. Luna, C. D. Antenucci, F. Bozinovic // *Physiol. Biochem. Zool.* – 2009. – V. 82. – N 3. – P. 226–235.

Magkos, F. Free fatty acid kinetics in the late phase of postexercise recovery: importance of resting fatty acid metabolism and exercise-induced energy deficit / F. Magkos, B. S. Mohammed, B. W. Patterson, B. Mittendorfer // *Metabolism*. – 2009. – V. 58. – N. 9. – P. 1248–1255.

Magnusson, I. Contribution of hepatic glycogenolysis to glucose production in humans in response to a physiological increase in plasma glucagon concentration / I. Magnusson, D. L. Rothman, D. P. Gerard, L. D. Katz, G. I. Shulman // *Diabetes*. – 1995. – V. 44. – N. 2. – P. 185–189.

Malisch, J. L. Baseline and stress-induced plasma corticosterone concentrations of mice selectively bred for high voluntary wheel running / J. L. Malisch, W. Saltzman, F. R. Gomes, E. L. Rezende, D. R. Jeske, T. Jr. Garland // *Physiological and Biochemical Zoology*. – 2006. – V. 80. – N. 1. – P. 146–156.

Malisch J. L. Circadian pattern of total and free corticosterone concentrations, corticosteroid-binding globulin, and physical activity in mice selectively bred for high voluntary wheel-running behavior / J. L. Malisch, C. W. Breuner, F. R. Gomes, M. A. Chappell, T. Jr. Garland // *General and comparative endocrinology*. – 2008. – V. 156. – N. 2. – P. 210–217.

Maloiy, G. M. O. Thermoregulation and metabolism in a small desert carnivore: the Fennec fox (*Fennecus zerda*) (Mammalia) / G. M. O. Maloiy, J. M. Z. Kamau, A. Shkolnik, M. Meir, R. Arieli // *Journal of Zoology*. – 1982. – V. 198. – N. 3. – P. 279–291.

Manoli, I. Mitochondria as key components of the stress response / I. Manoli, S. Alesci, M. R. Blackman, Y. A. Su, O. M. Rennert, G. P. Chrousos // *Trends in Endocrinology & Metabolism*. – 2007. – V. 18. – N. 5. – P. 190–198.

Margaria, R. The possible mechanisms of contracting and paying the oxygen debt and the role of lactic acid in muscular contraction / R. Margaria, H. T. Edwards, D. B. Dill // *American Journal of Physiology-Legacy Content*. – 1933. – V. 106. – N. 3. – P. 689–715.

McArdle, W. D. *Exercise physiology: nutrition, energy, and human performance* / W. D. McArdle, F. I. Katch, V. L. Katch. – Lippincott Williams & Wilkins, 2014. – 1088 p.

McEwen, B. S. The concept of allostasis in biology and biomedicine / B. S. McEwen, J. S. Wingfield // *Hormones and Behavior*. – 2003 – V. 43. – N. 1. – P. 2–15

McKechnie, A. E. Phenotypic flexibility in the basal metabolic rate of laughing doves: responses to short-term thermal acclimation / A. E. McKechnie, K. Chetty, B. G. Lovegrove // *Journal of Experimental Biology*. – 2007. – V. 210. – N. 1. – P. 97–106.

McKechnie, A. E. Phenotypic flexibility in basal metabolic rate and the changing view of avian physiological diversity: a review / A. E. McKechnie // *Journal of Comparative Physiology B*. – 2008. – V. 178. – N. 3. – P. 235–247.

McNab, B. K. A statistical analysis of mammalian rates of metabolism / B. K. McNab // *Functional Ecology*. – 1992. – V. 6. – N. 6. – P. 672–679.

McNab, B. K. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR / B. K. McNab // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. – 2008. – V. 151. – N. 1. – P. 5–28.

McNab, B. K. Climatic adaptation in the energetics of heteromyid rodents / B. K. McNab // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. – 1979(6). – V. 62. – N. 4. – P. 813–820.

McNab, B. K. Food habits, energetics, and population biology of mammals / B. K. McNab // *Am. Nat.* – 1980. – V. 116. – N. 1. – P. 106–124.

McNab, B. K. On the utility of uniformity in the definition of basal rate of metabolism / B. K. McNab // *Physiological Zoology*. – 1997. – V. 70. – N. 6. – P. 718–720.

McNab, B. K. The influence of body size on the energetics and distribution of fossorial and burrowing mammals / B. K. McNab // *Ecology*. – 1979(a). – V. 60. – N. 5. – P. 1010–1021.

McNab, B. K. The metabolism of fossorial rodents: a study of convergence / B. K. McNab // *Ecology*. – 1966. – V. 47. – N. 5. – P. 712–733.

Meaney, M. J. Effect of neonatal handling on age-related impairments associated with the hippocampus / M. J. Meaney, D. H. Aitken, C. van Berkel, S. Bhatnagar, R. M. Sapolsky // *Science*. – 1988. – V. 239. – N. 4841. – P. 766–769.

Mezhzherin, V. A. Dehnel's phenomenon and its possible explanation; Zjawisko Dehnela i próba jego tłumaczenia / V. A. Mezhzherin // *Acta theriologica*. – 1964. – V. 8. – N. 6. – P. 95–114.

Mihok, S. Behavioral structure and demography of subarctic *Clethrionomys gapperi* and *Peromyscus maniculatus* / S. Mihok // *Canadian Journal of Zoology*. – 1979. – V. 57. – P. 1520–1535.

Morand, S. Mammalian metabolism, longevity and parasite species richness / S. Morand, P. H. Harvey // *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. – 2000. – V. 267. – N. 1456. – P. 1999–2003.

Moshkin, M. Variability of stress-reactivity in a natural population of water vole *Arvicola terrestris* / M. Moshkin, L. Gerlinskaya, V. Evsikov // Polish Ecological Studies. – 1995. – V.20. – N. 3–4. – P. 409–413.

Moshkin, M. Population dynamics of the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) in West Siberia. In: Bank vole biology: Recent advances in the population biology of a model species / M. Moshkin, A. Dobrotvorsky, E. Novikov, V. Panov, V. Ilyashenko et al. // Polish Journal of Ecology. – 2000. – V. 48. – Suppl. – P. 107–112.

Moshkin, M. Behaviour, chemosignals and endocrine functions in male mice infected with tick-borne encephalitis virus / M. Moshkin, L. Gerlinskaya, O. Morozova, V. Bakhvalova, V. Evsikov // Psychoneuroendocrinology. – 2002. – V 27. – P. 603–608

Mulla, N. Post-exercise adipose tissue and skeletal muscle lipid metabolism in humans: the effects of exercise intensity / N. Mulla, L. Simonsen, J. Bülow // The Journal of physiology. – 2000. – V. 524. – N. 3. – P. 919–928.

Munger, J. C. Costs of bot fly infection in white-footed mice: energy and mass flow / J. C. Munger, W. H. Karasov // Canadian Journal of Zoology. – 1994. – V. 72. – N. 1. – P. 166–173.

Noland, R. C. Chapter Three-Exercise and regulation of lipid metabolism / R. C. Noland // Progress in molecular biology and translational science. – 2015. – V. 135. – P. 39–74.

Novikov, E. Effects of parasites and antigenic challenge on metabolic rates and thermoregulation in northern red-backed voles (*Myodes rutilus*) / E. Novikov, E. Kondratyuk, D. Petrovski, A. Krivopalov, M. Moshkin // Parasitology research. – 2015. – V. 114. – N. 12. – P. 4479–4486.

Pagliassotti, M. J. Comparison of the time courses of insulin and the portal signal on hepatic glucose and glycogen metabolism in the conscious dog / M. J. Pagliassotti, L. C. Holste, M. C. Moore, D. W. Neal, A. D. Cherrington // Journal of Clinical Investigation. – 1996. – V. 97. – N. 1. – P. 81.

Pagliassotti, M. J. Regulation of net hepatic glucose uptake in vivo / M. J. Pagliassotti, A. D. Cherrington // Annual review of physiology. – 1992. – V. 54. – N. 1. – P. 847–860.

Penner, P. E. Gluconeogenesis in rats during cold acclimation / P. E. Penner, J. Himms-Hagen // Canadian journal of biochemistry. – 1968. – V. 46. – N. 10. – P. 1205–1213.

Perret, M. Energetic advantage of nest-sharing in a solitary primate, the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*) / M. Perret // Journal of Mammalogy. – 1998. – V. 79. – N. 4. – P. 1093–1102.

Perret, M. Aging and season affect plasma dehydroepiandrosterone sulfate (DHEA-S) levels in a primate / M. Perret, F. Aujard // Experimental gerontology. – 2005. – V. 40. – N. 7. – P. 582–587.

Petrusewicz, K. Productivity and energetics / K. Petrusewicz, A. Gorecki, W. Grodziński, J. Kozłowski // In: Ecology of the bank vole (K. Petrusewicz ed.) // Acta theriol. – 1983. – V.28 (Suppl.1). – P. 173–206.

Piatkowska K. Maximum rate of energy assimilation in the bank vole. / K. Piatkowska, J. Weiner // Acta Theriologica. – 1987. – V. 32. – N. 4. – P. 45–50.

Pough, F.H. Individual and sibling-group variation in metabolism of lizards: the aerobic capacity model for the origin of endothermy / F.H. Pough, R.M. Andrews // Comp. Biochem. Physiol. – 1984. – V.79. – N. 3. – P. 415–419.

Pretzlaff, I. Communally breeding bats use physiological and behavioural adjustments to optimise daily energy expenditure / I. Pretzlaff, G. Kerth, K. H. Dausmann // Naturwissenschaften. – 2010. – V. 97. – N. 4. – P. 353–363.

Réale, D. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level / D. Réale, D. Garant, M. M. Humphries, P. Bergeron, V. Careau, P.-O. Montiglio // Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences. – 2010. – T. 365. – №. 1560. – C. 4051-4063.

Reeder, D. A. 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 // General and comparative endocrinology. – 2004. – V. 136. – N. 2. – P. 260–269.

Reeder, D. A. M. Stress in free-ranging mammals: integrating physiology, ecology, and natural history. / D. A. M. Reeder, K. M. Kramer // *Journal of Mammalogy*. – 2005. – V. 86. – N. 2 – P. 225–235.

Rey, G. The impact of major heat waves on all-cause and cause-specific mortality in France from 1971 to 2003 / G. Rey, E. Jouglu, A. Fouillet, G. Pavillon, P. Bessemoulin, P. Frayssinet, J. Clavel, D. Hémon // *International archives of occupational and environmental health*. – 2007. – V. 80. – N. 7. – P. 615–626.

Rezende E. L. Climatic adaptation and the evolution of basal and maximum rates of metabolism in rodents / E. L. Rezende, F. Bozinovic, Jr T. Garland // *Evolution*. – 2004. – V. 58. – N. 6. – P. 1361–1374.

Rich, E. L. Exposure to chronic stress downregulates corticosterone responses to acute stressors / E. L. Rich, L. M. Romero // *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. – 2005. – V. 288. – N. 6. – P. R1628–R1636.

Richard, D. Cognitive and autonomic determinants of energy homeostasis in obesity / D. Richard // *Nature Reviews Endocrinology*. – 2015. – V. 11. – N. 8. – P. 489–501.

Robar, N. Effects of parasites on host energy expenditure: the resting metabolic rate stalemate / N. Robar, D. L. Murray, G. Burness // *Canadian Journal of Zoology*. – 2011. – V. 89. – N. 11. – P. 1146–1155.

Robles-Flores, M. Cross-talk between glucagon-and adenosine-mediated signalling systems in rat hepatocytes: effects on cyclic AMP-phosphodiesterase activity / M. Robles-Flores, G. Allende, E. Piña, J. A. García-Sáinz // *Biochemical Journal*. – 1995. – V. 312. – N. 3. – P. 763–767.

Rodríguez-Cuenca, S. Sex-dependent thermogenesis, differences in mitochondrial morphology and function, and adrenergic response in brown adipose tissue / S. Rodríguez-Cuenca, E. Pujol, R. Justo, M. Frontera, J. Oliver, M. Gianotti, P. Roca // *Journal of Biological Chemistry*. – 2002. – V. 277. – N. 45. – P. 42958–42963.

Romero, L. M. Seasonal changes in plasma glucocorticoid concentrations in free-living vertebrates / L. M. Romero // *General and comparative endocrinology*. – 2002. – V. 128. – N. 1. – P. 1-24.

Romero, M. L. Endocrinology of stress / M. L. Romero, L. K. Butler // *International Journal of Comparative Psychology*. – 2007. – V. 20. – N. 2.

Romero, L. M. The reactive scope model—a new model integrating homeostasis, allostasis, and stress / L. M. Romero, M. J. Dickens, N. E. Cyr // *Hormones and behavior*. – 2009. – V. 55. – N. 3. – P. 375–389.

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 // *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*. – 2008. – V. 294. – N. 2. – P. R614–R622.

Romero, L.M. Corticosterone levels predict survival probabilities of Galapagos marine iguanas during El Niño events / L. M. Romero, M. Wikelski // *PNAS*. – 2001. – V. 98. – N. 13. – P. 7366–7370.

Romero, L. M. Photoperiodically-induced changes in hypothalamic–pituitary–adrenal axis sensitivity in captive house sparrows (*Passer domesticus*) / L. M. Romero, E. L. Rich // *CBAP Part A: Molecular & Integrative Physiology*. – 2007 – V. 147 – N. 2. – P. 562–568.

Romero, L.M. The reactive scope model – A new model integrating homeostasis, allostasis and stress / L. M. Romero, M. J. Dickens, N. E. Cyr // *Hormones and Behavior*. – 2009. – V. 55. – N. 3. – P. 375–389.

Romijn, J. A. Regulation of endogenous fat and carbohydrate metabolism in relation to exercise intensity and duration / J. A. Romijn, E. F. Coyle, L. S. Sidossis, A. Gastaldelli, J. F. Horowitz, E. Endert, R. R. Wolfe // *American Journal of Physiology*. – 1993. – V. 265. – N. 3. – P. E380–E391.

Rosenmann, M. Maximum oxygen consumption and heat loss facilitation in small homeotherms by He-O₂ / M. Rosenmann, P. Morrison // *American Journal of Physiology*. – 1974. – V. 226. – P. 490–495.

Rosenmann, M. Seasonal changes in metabolic capacity of red-backed voles / M. Rosenmann, P. Morrison, D. Fiest // *Physiol. Zool.* – 1975. – V.48. – P. 303–310.

Rosner, W. The functions of corticosteroid-binding globulin and sex hormone-binding globulin: recent advances / W. Rosner // *Endocrine Reviews.* – 1990. – V. 11. – N. 1. – P. 80–91.

Rothman, D. L. Quantitation of hepatic glycogenolysis and gluconeogenesis in fasting humans with ¹³C NMR / D. L. Rothman, I. Magnusson, L. D. Katz, R. G. Shulman, G. I. Shulman // *Science.* – 1991. – V. 254. – N. 5031. – P. 573.

Rynkiewicz, E. C. An ecosystem approach to understanding and managing within-host parasite community dynamics / E. C. Rynkiewicz, A. B. Pedersen, A. Fenton // *Trends in parasitology.* – 2015. – V. 31. – N. 5. – P. 212–221.

Sadowska, E. T. Evolution of basal metabolic rate in bank voles from a multidirectional selection experiment / E. T. Sadowska, C. Stawski, A. Rudolf, G. Dheyongera, K. M. Chrzęścik, K. Baliga-Klimczyk, P. Koteja // *Proc. R. Soc. B. – The Royal Society.* – 2015. – V. 282. – N. 1806. – P. 20150025.

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 // *Endocrine Reviews.* – 2000. – V. 21 – N. 1 – P. 55–89

Sapolsky, R. M. Neuroendocrinology of the stress response / R. M. Sapolsky // *Behavioral endocrinology.* – 1992. – V. 116. – P. 2273–2278.

Sapolsky, R. M. Individual differences in cortisol secretory patterns in the wild baboon: role of negative feedback sensitivity / R. M. Sapolsky // *Endocrinology.* – 1983. – V. 113. – N. 6. – P. 2263–2267.

Sapolsky, R. M. The neuroendocrinology of stress and aging: the glucocorticoid cascade hypothesis. / R. M. Sapolsky, C. K. Lewis, B. S. McEwen // *Endocrine reviews.* – 1986. – V. 7. – N. 3. – P. 284–301.

Sapolsky, R. M. Maturation of the adrenocortical stress response: neuroendocrine control mechanisms and the stress hyporesponsive period / R. M. Sapolsky, M. J. Meaney // *Brain Research Reviews.* – 1986. – V. 11. – N. 1. – P. 65–76.

Schmidt, M. The postnatal development of the hypothalamic–pituitary–adrenal axis in the mouse / M. V. Schmidt, L. Enthoven, M. van der Mark, S. Levine, E. R. de Kloet, M. S. Oitzl // *International journal of developmental neuroscience*. – 2003. – V. 21. – N. 3. – P. 125–132.

Schwaibold, U. Behavioral strategies of the African ice rat *Otomys sloggetti robertsi* in the cold / U. Schwaibold, N. Pillay // *Physiology & behavior*. – 2006. – V. 88. – N. 4. – P. 567–574.

Seabloom, R. W. Adrenal response in a wild *Microtus* population: seasonal aspects / R. W. Seabloom, S. L. Iverson, B. N. Turner // *Canadian journal of zoology*. – 1978. – V. 56. – N. 6. – P. 1433–1440.

Seeherman, H. J. Design of the mammalian respiratory system. II. Measuring maximum aerobic capacity / H. J. Seeherman, C. R. Taylor, G. M. Maloiy, R. B. Armstrong // *Respiration physiology*. – 1981. – V. 44. – N. 1. – P. 11–23.

Shimazu, T. Neuronal regulation of hepatic glucose metabolism in mammals / T. Shimazu // *Diabetes/Metabolism Research and Reviews*. – 1987. – V. 3. – N. 1. – P. 185–206.

Silverin, B. The adrenocortical responses to stress in breeding Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* in Sweden: effects of latitude and gender / B. Silverin, B. Arvidsson, J. Wingfield // *Functional Ecology*. – 1997. – V. 11. – N. 3. – P. 376–384.

Smit, B. Avian seasonal metabolic variation in a subtropical desert: basal metabolic rates are lower in winter than in summer / B. Smit, A. E. McKechnie // *Functional Ecology*. – 2010. – V. 24. – N. 2. – P. 330–339.

Snyder, L. R. G. Alpha-chain hemoglobin polymorphisms are correlated with altitude in the deer mouse, *Peromyscus maniculatus* / L. R. G. Snyder, J. P. Hayes, M. A. Chappell // *Evolution*. – 1988. – V. 42. – N. 4. – P. 689–697.

Sokolova, I. M. Energy-limited tolerance to stress as a conceptual framework to integrate the effects of multiple stressors / I. M. Sokolova // *Integrative and comparative biology*. – 2013. – V. 53. – N. 4. – P. 597–608.

Solick, D. I. Thermoregulation and roosting behaviour of reproductive and nonreproductive female western long-eared bats (*Myotis evotis*) in the Rocky Mountains

of Alberta / D. I. Solick, R. M. R. Barclay // *Canadian Journal of Zoology*. – 2006. – V. 84. – N. 4. – P. 589–599.

Sonntag, W. E. Diminished diurnal secretion of adrenocorticotropin (ACTH), but not corticosterone, in old male rats: possible relation to increased adrenal sensitivity to ACTH in vivo / W. E. Sonntag, A. G. Goliszek, A. Brodish, J. C. Eldridge // *Endocrinology*. – 1987. – V. 120. – N. 6. – P. 2308–2315.

Speakman, J. R. The physiological costs of reproduction in small mammals / J. R. Speakman // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. – 2008. – V. 363. – N. 1490. – P. 375–398.

Speakman, J. R. Maximal heat dissipation capacity and hyperthermia risk: neglected key factors in the ecology of endotherms / J. R. Speakman, E. Król // *Journal of Animal Ecology*. – 2010. – V. 79. – N. 4. – P. 726–746.

Speakman, J. Animal models of obesity / J. Speakman, C. Hambly, S. Mitchell, E. Król // *Obesity Reviews*. – 2007. – V. 8. – N. s1. – P. 55–61.

Stern, J. M. Pituitary-adrenal responsiveness during lactation in rats / J. M. Stern, L. Goldman, S. Levine // *Neuroendocrinology*. – 1973. – V. 12. – N. 3. – P. 179–191.

Stearns, S.C. The evolution of life histories / S.C. Stearns. – Oxford: Oxford Univ. Press, 1992. – 264 p.

Suarez, R. K. Metabolic scaling: a many splendoured thing / R. K. Suarez, Ch.-A. Darveau, J. J. Childress // *Comparative Biochemistry and Physiology, Part B*. – 2004. – V. 139. – N. 3. – P. 531–541.

Taigen, T. L. Activity metabolism of anuran amphibians: implications for the origin of endothermy / T. L. Taigen // *Anim. Nat.* – 1983. – V. 121. – P. 94–109.

Tank, W. A. Peripheral and central effects of circulating catecholamines / W. A. Tank, D. L. Wong // *Comprehensive Physiology*. – 2015. – V. 5. – N. 1. – P. 1–15

Tataranni, P.A. Effects of glucocorticoids on energy metabolism and food intake in humans / P. A. Tataranni, D. E. Larson, S. Snitker, J. B. Young, J. P. Flatt, E. Ravussin // *American Journal of Physiology*. – 1996. – V. 271. – P. 317–325.

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. – V. 106. – N. 1. – P. 48–61.

Terrien, J. Effects of age on thermoregulatory responses during cold exposure in a nonhuman primate, *Microcebus murinus* / J. Terrien, P. Zizzari, M. T. Bluet-Pajot, P. Y. Henry, M. Perret, J. Epelbaum, F. Aujard // *American Journal of Physiology*. – 2008. – V. 295. – N. 2. – P. R696–R703.

Terrien, J. Impaired control of body cooling during heterothermia represents the major energetic constraint in an aging non-human primate exposed to cold / J. Terrien, A. Zahariev, S. Blanc, F. Aujard // *PloS One*. – 2009. – V. 4. – N. 10. – P. e7587.

Thompson, J. N. The coevolutionary process. / J. N. Thompson. – University of Chicago Press, 1994. – 383 p.

Thompson, M. E. Dynamics of social and energetic stress in wild female chimpanzees / M. E. Thompson, M. N. Muller, S. M. Kahlenberg, R. W. Wrangham // *Hormones and Behavior*. – 2010. – V. 58. – N. 3. – P. 440–449.

Tharp, G. D. The role of glucocorticoids in exercise / G. D. Tharp // *Medicine and science in sports*. – 1974. – V. 7. – N. 1. – P. 6–11.

Tieleman, B. I. Adaptation of metabolism and evaporative water loss along an aridity gradient / B. I. Tieleman, J. B. Williams, P. Bloomer // *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. – 2003. – V. 270. – N. 1511. – P. 207–214.

Van de Werve, G. Liver glycogen metabolism: an overview / G. Van de Werve, B. Jeanrenaud // *Diabetes/Metabolism Research and Reviews*. – 1987. – V. 3. – N. 1. – P. 47–78.

Van Someren, E. J. W. Circadian and age-related modulation of thermoreception and temperature regulation: mechanisms and functional implications / E. J. Van Someren, R. J. Raymann, E. J. Scherder, H. A. Daanen, D. F. Swaab. // *Ageing research reviews*. – 2002. – V. 1. – N. 4. – P. 721–778.

Valle, A. Sex differences in brown adipose tissue thermogenic features during caloric restriction / A. Valle 1, F. J. García-Palmer, J. Oliver, P. Roca // *Cellular Physiology and Biochemistry*. – 2007. – V. 19. – N. 1-4. – P. 195–204.

VanItallie, C. M. Dexamethasone treatment increases mitochondrial RNA synthesis in a rat hepatoma cell line / C.M. VanItallie // *Endocrinology*. – 1992. – V. 130. – N. 2. – P. 567–576.

Vedder, H. Physiology of the hypothalamic–pituitary–adrenocortical axis / H. Vedder // *NeuroImmune Biology*. – 2007. – V. 7. – P. 17–31.

Viitala, J. Social organization in cyclic subarctic populations of the voles *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) and *Microtus agrestis* (L.) / J. Viitala // *Annales Zoologici Fennici*. – 1977. – V. 14. – N. 2. – P. 53–93.

Viitala, J. Social organization in *Clethrionomys* compared with *Microtus* and *Apodemus*: Social odours, chemistry and biological effects / J. Viitala, I. Hoffmeyer // *Ann. Zool. Fenn.*, 1985. – V. 22. – P. 359–371.

Vleck, D. The energy cost of burrowing by the pocket gopher *Thomomys bottae* / D. Vleck // *Physiological Zoology*. – 1979. – V. 52. – N. 2. – P. 122–136.

Vleck, D. Burrow structure and foraging costs in the fossorial rodent, *Thomomys bottae* / D. Vleck // *Oecologia*. – 1981. – V. 49. – N. 3. – P. 391–396.

Voogt, J. L. Influence of cycling, pregnancy, labor, and suckling on corticosterone-ACTH levels / J. L. Voogt, M. Sar, J. Meites // *American Journal of Physiology*. – 1969. – V. 216. – N. 3. – P. 655–658.

Viru, M. Glucocorticoids in metabolic control during exercise: glycogen metabolism / M. Viru, L. Litvinova, T. Smirnova, A. Viru // *The Journal of sports medicine and physical fitness*. – 1994. – V. 34. – N. 4. – P. 377–382.

Wade, G. N. Metabolic fuels and reproduction in female mammals / G. N. Wade, J. E. Schneider // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. – 1992. – V. 16. – N. 2. – P. 235–272.

Wadhwa, P. D. The neurobiology of stress in human pregnancy: implications for prematurity and development of the fetal central nervous system / P. D. Wadhwa, C. A. Sandman, T. J. Garite // *Progress in brain research*. – 2001. – V. 133. – P. 131–142.

Wagner, P. D. Algebraic analysis of the determinants of VO_2max / P. D. Wagner // *Respiration physiology*. – 1993. – V. 93. – N. 2. – P. 221–237.

Wagner, P. D. A theoretical analysis of factors determining VO_2max at sea level and altitude / P. D. Wagner // *Respiration physiology*. – 1996. – V. 106. – N. 3. – P. 329–343.

Walker, B. G. Field endocrinology and conservation biology / B. G. Walker, P. D. Boersma, J. C. Wingfield // *Integrative and Comparative Biology*. – 2005. – V. 45. – N. 1. – P. 12–18.

Walker, C. D. Suckling is a persistent stimulus to the adrenocortical system of the rat / C. D. Walker, S. L. Lightman, M. K. Steele, M. F. Dallman // *Endocrinology*. – 1992. – V. 130. – N. 1. – P. 115–125.

Wang, L.C.H. Modulation of maximum thermogenesis by feeding in the white rat / L.C.H. Wang // *Journal of Applied Physiology*. – 1980. – V. 49. – N. 6. – P. 975–978.

Ward, M. E. Hypothermia: a natural cause of death / M. E. Ward, A. R. Cowley // *The American journal of forensic medicine and pathology*. – 1999. – V. 20. – N. 4. – P. 383–386.

Wasser, S. K. The influences of wolf predation, habitat loss, and human activity on caribou and moose in the Alberta oil sands / S. K. Wasser, J. L. Keim, M. L. Taper, S. R. Lele // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2011. – V. 9. – N. 10. – P. 546–551.

Weibel, E.R. The pathway for oxygen: structure and function in the mammalian respiratory system / E.R. Weibel. – Cambridge: Harvard University Press. – 1984. – 425 p.

Weibel, E. R. The concept of symmorphosis: a testable hypothesis of structure-function relationship / E. R. Weibel, C. R. Taylor, H. Hoppeler // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* – 1991. – V. 88. – N. 22. – P. 10357–10361.

Weibel, E. R. Design of the oxygen and substrate pathways. VII. Different structural limits for oxygen and substrate supply to muscle mitochondria / E. R. Weibel, C. R. Taylor, J.-M. Weber, R. Vock, T. J. Roberts // *Journal of Experimental Biology*. – 1996. – T. 199. – №. 8. – C. 1699-1709.

Weibel, E. R. Symmorphosis. On form and function in shaping life / E. R. Weibel – Cambridge: Harvard University Press. – 2000. – 280 p.

Weibel, E. R. The pitfalls of power laws / E. R. Weibel // *Nature*. – 2002. – V. 417. – P. 131–132.

Weibel, E. R. Exercise-induced maximal metabolic rate scales with muscle aerobic capacity / E. R. Weibel, H. Hoppeler // *Journal of Experimental Biology*. – 2005. – V. 208. – N. 9. – P. 1635–1644.

Weibel, E. R. Allometric scaling of maximal metabolic rate in mammals: muscle aerobic capacity as determinant factor / E. R. Weibel, L. D. Bacigalupe, B. Schmitt, H. Hoppeler // *Respiratory physiology & neurobiology*. – 2004. – V. 140. – N. 2. – P. 115–132.

Weiner, J. Maximum energy assimilation rates in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*) / J. Weiner // *Oecologia*. – 1987. – V. 72. – P. 297–302

Weiser, M. J. Estrogen impairs glucocorticoid dependent negative feedback on the hypothalamic–pituitary–adrenal axis via estrogen receptor alpha within the hypothalamus / M. J. Weiser, R. J. Handa // *Neuroscience*. – 2009. – V. 159. – N. 2. – P. 883–895.

Weber, K. Glucocorticoid hormone stimulates mitochondrial biogenesis specifically in skeletal muscle / K. Weber, P. Bruck, Z. Mikes, J. H. Kupper, M. Klingenspor, R. J. Wiesner // *Endocrinology*. – 2002. – V. 143. – N. 1. – P. 177–184.

White, C. R. Allometric exponents do not support a universal metabolic allometry / C. R. White, P. Cassey, T. M. Blackburn // *Ecology*. – 2007. – V. 88. – N. 2. – P. 315–323.

Wikelski M. Slow pace of life in tropical sedentary birds: a common-garden experiment on four stonechat populations from different latitudes / M. Wikelski, L. Spinney, W. Schelsky, A. Scheuerlein, E. Gwinner // *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. – 2003. – V. 270. – N. 1531. – P. 2383–2388.

Wikelski, M. Conservation physiology / M. Wikelski, S. J. Cooke // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2006. – V. 21. – N. 1. – P. 38–46.

Williams, J. B. Flexibility in basal metabolic rate and evaporative water loss among hoopoe larks exposed to different environmental temperatures / J. B. Williams,

B. I. Tieleman // *Journal of Experimental Biology*. – 2000. – V. 203. – N. 20. – P. 3153–3159.

Wingfield, J. C. Environmental stress, field endocrinology, and conservation biology / J. C. Wingfield, K. Hunt, C. Breuner, K. Dunlap, G. S. Fowler, L. Freed, J. Lepson // In: *Behavioral approaches to conservation in the wild*. Cambridge: Cambridge University Press. – 1997. – P. 95–131.

Wingfield, J. C. Reproduction and resistance to stress: when and how / J. C. Wingfield, R. M. Sapolsky // *Journal of neuroendocrinology*. – 2003. – V. 15. – N. 8. – P. 711-724.

Wingfield J. C. What are extreme environmental conditions and how do organisms cope with them? / J. C. Wingfield, J. P. Kelley, F. Angelier // *Current Zoology*. – 2011. – V. 57. – N. 3. – P. 363-374.

Wolfe, R. R. Role of triglyceride-fatty acid cycle in controlling fat metabolism in humans during and after exercise / R. R. Wolfe, S. Klein, F. Carraro, J. M. Weber // *American Journal of Physiology-Endocrinology And Metabolism*. – 1990. – V. 258. – N. 2. – P. E382–E389.

Worthy, G. A. J. *Body Composition Analysis of Animals: A Handbook of Non-Destructive Methods* / G. A. J. Worthy, J. R. Speakman. – Cambridge University Press, 2003. – 260 p.

Wynne-Edwards, K. E. Paternal care in rodents: weakening support for hormonal regulation of the transition to behavioral fatherhood in rodent animal models of biparental care / K. E. Wynne-Edwards, M. E. Timonin // *Hormones and Behavior*. – 2007. – V. 52. – N. 1. – P. 114–121.

Zaleman, S. Age-related enhancement and suppression of a T-cell-dependent antibody response following stressor exposure / S. Zaleman, N. Henderson, M. Richert, H. Anisman // *Behavioral neuroscience*. – 1991. – V. 105. – N. 5. – P. 669–676.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК:

1. **Поликарпов, И. А.** Межпопуляционная изменчивость эндокринно-метаболической реакции на холодовой стресс у красной полевки (*Myodes rutilus*) / И. А. Поликарпов, Е. Ю. Кондратюк, Д. В. Петровский, Е. А. Новиков // Журнал общей биологии. – 2016. – Т. 77 – № 4. – С. 55–63. (I. A. Polikarpov, E. Yu. Kondratyuk, D. V. Petrovskii, E. A. Novikov. Interpopulation variability of endocrine and metabolic response to cold stress in northern red-backed vole (*Myodes rutilus*) // Biol. Bull. Rev. – 2017. – V. 7 – N. 1 – P. 56–63).

2. **Поликарпов, И. А.** Субстратное обеспечение метаболизма в двух популяциях красной полевки (*Myodes rutilus*) / И. А. Поликарпов, Е. Ю. Кондратюк, Е. А. Новиков // Успехи современной науки. – 2017. – Т. 5. – № 2. – С. 7-10.

Публикации в других изданиях и сборниках материалов конференций:

3. Новиков, Е. А. Перераспределение ресурсов организма в градиенте оптимум-пессимум у красной полевки (*Myodes rutilus*) / Новиков Е. А., Кондратюк Е. Ю., Петровский Д. В., **Поликарпов И. А.** // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – С. 334.

4. **Поликарпов, И. А.** Мобилизационные возможности организма как показатель устойчивости к действию неблагоприятных факторов среды. // Материалы XLIX Международной научной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс». – Новосибирск: Новосиб. гос. ун-т., 2011. – С. 36.

5. **Поликарпов, И. А.** Ресурсное обеспечение метаболизма в разных условиях обитания у красной полевки (*Myodes rutilus*) // Материалы XVII Международной экологической студенческой конференции «Экология России и

сопредельных территорий» Том 2. – Новосибирск: Новосиб. гос. ун-т., 2012. – С. 71.

6. **Поликарпов, И. А.** Межпопуляционная изменчивость эндокринно-метаболической реакции на холодовой стресс у красной полевки (*Myodes rutilus*) / И. А. Поликарпов, Е. Ю. Кондратюк, Д. В. Петровский, Е. А. Новиков // Сборник статей четвертой Международной научно-практической конференции "Высокие технологии, фундаментальные и прикладные исследования в физиологии, медицине, фармакологии" Том 1. – С.-Петербург, Издательство Политехнического университета, 2012. – С. 57-60.

7. **Поликарпов, И. А.** Ресурсное обеспечение метаболизма в разных условиях обитания у красной полевки (*Myodes rutilus*) / И. А. Поликарпов, Е. Ю. Кондратюк, Д. В. Петровский, Е. А. Новиков // Материалы всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы современной териологии», г. Новосибирск, 18-22 сентября 2012 г. – Новосибирск: Сибрегион Инфо, 2012. – С. 125.

8. Новиков, Е. А. Перераспределение ресурсов как механизм модификации адаптационных стратегий мышевидных грызунов / Е. А. Новиков, Е. Ю. Кондратюк, **И. А. Поликарпов** // Экологические проблемы животных и человека: Сборник докладов III международного симпозиума (27-29 сент. 2012 г.). – Новосибирск, 2013. – С. 26-29.

9. **Поликарпов, И. А.** Межпопуляционная вариабельность эндокринно-метаболической реакции на холодовой стресс у красной полевки (*Myodes rutilus*) // Материалы 51-й Международной научной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс» 12–18 апреля 2013 г. – Новосибирск: Новосиб. гос. ун-т., 2013. – С. 146.

10. **Поликарпов, И. А.** Межпопуляционная изменчивость физиологических показателей красной полевки. / И. А. Поликарпов, Е. Ю. Кондратюк, Д. В. Петровский, Е. А. Новиков // Материалы международной научной конференции «Фундаментальные и прикладные исследования и

образовательные традиции в зоологии, Томск, 14-18 октября 2013 г.». – Томск, Издательский дом ТГУ, 2013. – С. 90.

11. Новиков, Е. А. Реализация адаптивного потенциала вида в экстремальных условиях среды: экологические и природоохранные аспекты / Е. А. Новиков, П. А. Задубровский, И. В. Задубровская, Е. Ю. Кондратюк, **И. А. Поликарпов** // XIII Международная научно-практическая экологическая конференция «Биоразнообразие и устойчивость живых систем» г. Белгород, 6-11 октября 2014 г. Тезисы докладов. – Белгород, 2014. – С. 10 -11.

12. Новиков, Е. А. Экологическая ниша и стресс / Е. А. Новиков, Е. Ю. Кондратюк, **И. А. Поликарпов** // Биогеосистемная экология и эволюционная биогеография. Материалы Всероссийской конференции с международным участием, Новосибирск, 14–19 декабря 2015 г. – Новосибирск, 2015. – С. – 178-179.

13. Новиков, Е. А. Модификация онтогенеза и продолжительность жизни у грызунов / Е. А. Новиков, Е. Ю. Кондратюк, Т. В. Титова, И. В. Задубровская, П. А. Задубровский, **И. А. Поликарпов**, Д. В. Петровский // Материалы международного совещания «Териофауна России сопредельных территорий» Москва, 1-5 февраля 2016 г. – Москва, КМК. – С. 290.

14. **Поликарпов, И. А.** Изменчивость биоэнергетических показателей у мышевидных грызунов различной экологической специализации. / И. А. Поликарпов, А. А. Зебницкий // Материалы 54-й Международной научной студенческой конференции (МНСК-2016 16-20 апреля 2016 г.), – Новосибирск.: Новосиб. гос. ун-т., – С. 42.

15. Kondratyuk, E. Yu. Does the maturation rate affect on longevity in red-backed voles (*Myodes rutilus*) in laboratory condition / E. Yu. Kondratyuk, **I. Polikarpov**, E. Novikov // European science review. – 2014. – № 9-10. – P. 6-8.

16. Новиков, Е. А. Изменчивость показателей энергообмена у мышевидных грызунов / Е. А. Новиков, **И. А. Поликарпов**, Е. Ю. Кондратюк, А. А. Зебницкий, П. А. Задубровский, А. В. Сморкачева, Н. В. Лопатина, Ю. Н. Литвинов // II Международная научная конференция «Популяционная экология

животных», посвященная памяти академика И. А. Шилова (Томск, 10–14 октября 2016 г.) // – Принципы экологии. 2016. – Т. 5. № 3. С. 112.

17. **Поликарпов, И. А.** Субстратное обеспечение метаболизма в двух популяциях красной полевки (*Myodes rutilus*) / И. А. Поликарпов, Е. Ю. Кондратюк, Е. А. Новиков // II Международная научная конференция «Популяционная экология животных», посвященная памяти академика И. А. Шилова (Томск, 10–14 октября 2016 г.) // – Принципы экологии. 2016. – Т. 5. № 3. С. 127.

ПРИЛОЖЕНИЕ
(обязательное)

Таблица 1. Субстратное обеспечение метаболизма красной полевки.

Анализируемый показатель	Горная тайга				Лесопарк ННЦ			
	Май		Август		Май		Август	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Масса тела (г)	8 22.8±0.9	10 25.9±0.9	23 15.7±0.4	18 15.9±0.7	4 21.6±0.8	4 24.9±1.9	8 13.6±1.4	9 19.9±1.7
Индекс жирности	8 109.4±11.2	10 115.8±7.7	23 68.2±2.7	18 80.6±6.5	4 94.5±8.3	4 137.5±21.5	8 64.8±7.1	9 111.6±14.3
Упитанность	8 0.2±0.01	10 0.3±0.01	22 0.2±0.01	17 0.2±0.01	4 0.2±0.01	4 0.3±0.02	8 0.2±0.01	9 0.2±0.02
Гликоген в печени (мкг/мг)	8 34.2±5.4	10 21.3±3.0	23 27.8±2.4	17 27.6±3.1	4 35.8±4.8	4 23.3±2.5	9 33.9±3.3	9 39.2±6.8

Таблица 2. Физиологические показатели полевок, отловленных и протестированных в природе.

Анализируемый показатель	Горная тайга		Лесопарк ННЦ	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Масса тела (г)	69 16.8±0.5	37 16.9±0.9	24 15.9±0.6	14 18.9±1.4
Базальный уровень кортикостерона (нг/мл)	51 246.7±57.1	29 285.9±90.5	20 286.4±71.5	11 397.2±85.5
Уровень кортикостерона после тестового охлаждения (нг/мл)	51 988.5±96.5	29 774.4±121.2	20 399.3±52.4	11 561.7±107.1
Основной обмен (мл/г*ч O ₂)	69 4.2±0.1	37 4.3±0.1	24 4.4±0.2	14 4.2±0.2
Максимальный обмен (мл/г*ч O ₂)	67 13.9±0.3	36 13.3±0.5	22 19.9±1.0	14 16.5±0.9
Падение температуры тела после тестового охлаждения (Т, °С)	67 10.0±0.4	36 10.8±0.5	22 9.6±0.4	14 10.6±0.8
Базальный уровень глюкозы (ммоль/л)	26 5.3±0.3	17 5.1±0.6	14 4.4±0.5	10 4.4±1.5
Уровень глюкозы после тестового охлаждения (ммоль/л)	26 5.0±0.8	17 6.9±1.1	14 5.8±1.4	10 3.4±0.9

Таблица 3. Физиологические показатели полевок, рожденных и выращенных в лаборатории.

Анализируемый показатель	Горная тайга		Лесопарк ННЦ	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Масса тела (г)	13	6	12	6
	23.6±0.9	20.7±2.3	22.5±0.9	21.7±1.6
Базальный уровень кортикостерона (нг/мл)	12	5	11	5
	85.8±12.3	142.7±38.3	94.4±15.1	114.2±27.2
Уровень кортикостерона после тестового охлаждения (нг/мл)	13	6	12	6
	160.1±21.3	267.9±74.5	169.7±22.6	320.0±88.9
Основной обмен (мл/г*ч O ₂)	13	6	12	6
	3.8±0.2	4.0±0.3	4.2±0.1	4.7±0.5
Максимальный обмен (мл/г*ч O ₂)	13	6	12	6
	16.2±0.5	16.9±1.5	17.9±0.7	19.5±1.3
Падение температуры тела после тестового охлаждения (Т, °С)	13	6	12	6
	11.2±0.6	9.6±1.6	9.8±0.4	9.4±0.9