

УДК 574.2/591.543

ИЗМЕНЧИВОСТЬ БИОЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ У МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ РАЗЛИЧНОЙ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ

© 2024 г. Е. А. Новиков*, И. А. Васильев, П. А. Задубровский, И. В. Задубровская,
Л. Л. Мацкало, Е. В. Новикова, Д. В. Петровский

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
ул. Фрунзе, 11, Новосибирск, 630091 Россия*

**E-mail: eug-nov5@yandex.ru*

Поступила в редакцию 14.12.2023 г.

После доработки 27.03.2024 г.

Принята к публикации 24.04.2024 г.

Способность адаптироваться к экстремальным условиям среды во многом зависит от мобилизационных возможностей организма, оцениваемых по максимальной величине энергообмена, которую животное способно достигать в стрессовой ситуации. Однако экологические закономерности изменчивости максимального обмена изучены еще очень слабо. В работе рассмотрены 12 видов мышевидных грызунов, населяющих различные биотопы Центральной Азии и относящихся к различным экологическим группам: полевая и малая лесная мыши, джунгарский и барабинский хомячки, плоскочерепная, тувинская, красная, красно-серая, узкочерепная полевки, степная пеструшка, обыкновенная и восточная слепушонки. У этих видов по стандартной методике были измерены величины стандартного, максимального холододового обмена, обмена на 15-й минуте острой холододовой экспозиции, факториального индекса аэробной производительности и способности к поддержанию температурного гомеостаза, оцененной по разности температуры тела до и после холододового теста. Показано значимое влияние условий обитания на величины метаболических и терморегуляторных показателей, тесно взаимосвязанных между собой. Наибольшей устойчивостью к холоду отличаются виды открытых пространств, активные в зимнее время и питающиеся калорийными кормами. Наименее устойчивой к действию холододового стресса оказалась обыкновенная слепушонка, обитающая в относительно термостабильной подземной среде. Вместе с тем выявлена значительная изменчивость биоэнергетических характеристик внутри каждой из эколого-филогенетических групп.

DOI: 10.31857/S0044459624020071, EDN: vvaohd

В естественной среде обитания животные неизбежно сталкиваются с воздействиями окружающей среды, требующими мобилизации ресурсов организма для поддержания гомеостаза (Wade, Schneider, 1982). Мышечная работа, нервная деятельность, теплопродукция и другие энергоемкие процессы, происходящие в организме, приводят к увеличению интенсивности метаболизма вплоть до предельного уровня, обусловленного прежде всего возможностями кардиоваскулярной системы по доставке кислорода работающим тканям (Noppeler, Weibel, 1998; Painter, 2005). Принято считать, что максимальный уровень метаболизма, измеренный при интенсивной физической нагрузке (maximal metabolic rate, MMR) либо в условиях острого охлаждения (summit metabolic rate, M_{sum}), превышающего гомеостатические возможности

организма, является показателем устойчивости животных к неблагоприятным факторам внешней среды, хотя его непосредственная роль в эволюции эндотермии остается предметом дискуссий (Bennet, Ruben, 1979; Hayes, Garland, 1995; Koteja, 2004).

Анализ экологически детерминированной изменчивости основного обмена у грызунов, проводившийся различными авторами на основе собственных исследований и литературных данных, показывает, что, помимо филогенетического родства и калорийности кормов, значимое влияние на его величину оказывает температурный режим среды (McNab, 1992; Koteja, Weiner, 1993; Lovegrove, 2003; Rezende et al., 2004; Naya et al., 2013; Luna et al., 2017). Значительно слабее изучены закономерности изменчивости холододового энергообмена (M_{sum}) млекопитающих и ее

взаимосвязи со способностью к поддержанию температурного гомеостаза в условиях холодного стресса (Bozinovic, Rosenmann, 1989; Koteja, Weiner, 1993; Rezende et al., 2004).

В исследованиях, посвященных эколого-географическим закономерностям изменчивости M_{sum} у млекопитающих, рассматриваются, как правило, либо географически разобщенные популяции одного вида (Hayes, 1989; Hayes, O'Connor, 1999; Поликарпов и др., 2016), либо экологически и филогенетически контрастные виды, населяющие различные природные зоны (Bozinovic, Rosenmann, 1989). Изменчивость “локального” масштаба, обусловленная микроклиматическими параметрами конкретных местообитаний и экологической специализацией таксономически близких видов, изучена значительно хуже (Weiner, Górecki, 1981). В силу технических сложностей подобные работы, как правило, выполняются на небольшом объеме материала и не охватывают всех жизненных форм, представленных в изучаемых ландшафтах. Однако их неоспоримым преимуществом является единообразие методик содержания животных и сбора материала.

Вместе с тем даже у видов, принадлежащих к одной биоценотической группе и имеющих перекрывающиеся ареалы, можно выявить широкий спектр жизненных форм, обусловленных локальной спецификой действия экологических факторов. Наиболее значимыми факторами, определяющими формирование жизненных форм у мышевидных грызунов, являются, очевидно, климатические характеристики местообитаний (температура, скорость ветра, режим увлажнения, высота и продолжительность залегания снежного покрова) и спектр поедаемых кормов. Пространственное распределение пищевых ресурсов, в свою очередь, определяет дифференцированное использование различных ярусов фитоценоза и специфичных элементов ландшафта (Громов, Поляков, 1977; Воронцов, 1982; Koteja, Weiner, 1993).

Эти характеристики обуславливают широкий круг параметров адаптивной стратегии вида, включающих пространственно-этологическую структуру популяций, продолжительность жизненного цикла и изменчивость течения отдельных его этапов, репродуктивную активность, интенсивность метаболизма, способность к поддержанию температурного гомеостаза, двигательную активность и ее распределение в суточном цикле, мобилизационные возможности и функциональную активность защитных систем организма (Moshkin et al., 2002; Новиков, 2007;

Новиков и др., 2022), а также комплекс морфологических адаптаций, включающий в себя особенности строения зубной системы и локомоторного аппарата (Громов, Поляков, 1977; Воронцов, 1982).

В частности, в экосистемах юга Сибири и Центральной Азии отчетливо выделяется несколько жизненных форм (экобиоморф) мышевидных грызунов, каждая из которых может включать как филогенетически родственные виды, принадлежащие к одному или близким родам: мыши (*Apodemus* и *Sylvaemus*), хомячки (*Phodopus* и *Cricetulus*), лесные (*Clethrionomys* и *Craxomys*) и скальные (*Alticola*) полевки, слепушонки (*Ellobius*), так и виды разных триб, экологическое и морфологическое сходство которых является конвергентным, например степная пеструшка (*Lagurus lagurus*) и узкочерепная полевка (*Lasiopodomys gregalis*), населяющие аридные местообитания и питающиеся зелеными частями растений (Громов, Поляков, 1977). В сравнительном исследовании, выполненном на мохноногих хомячках, рыжей полевке (*Cl. glareolus*) и обыкновенной слепушонке (*E. talpinus*), была прослежена корреляция между величиной максимального энергообмена, измеренного при 15-минутном охлаждении в гелиево-кислородной смеси, способностью к поддержанию температурного гомеостаза, оцененной по разности температуры тела, измеренной до начала и после окончания теста, и диапазоном колебаний температуры среды, с которыми тот или иной вид сталкивается в природе (Moshkin et al., 2002; Новиков, 2007). Однако, поскольку поиск общих закономерностей, определяющих распределение ресурсов на различные стороны жизнедеятельности, затрудняется различной филогенетической историей и различиями в массе тела, неизбежными при формировании масштабных выборок (Garland et al., 1992; Packard, Boardman, 1999), небольшой спектр рассмотренных видов и жизненных форм привели нас к необходимости развития данного исследования с включением в анализ видов мышевидных грызунов с разной степенью филогенетического родства, различающихся по своей экологической специализации. В предлагаемом исследовании рассмотрены 12 видов мышевидных грызунов двух семейств – мышинные (Muridae) и хомяковые (Cricetidae), которые можно отнести к шести различным экобиоморфам, наиболее широко представленным в экосистемах юга Западной Сибири и сопредельных с ней территорий: полевая (*Apodemus agrarius*) и малая лесная (*Sylvaemus uralensis*) мыши, джунгарский

(*Phodopus sungorus*) и барабинский (*Cricetulus barabensis*) хомячки, обыкновенная (*E. talpinus*) и восточная (*E. tancrei*) слепушонки, красная (*Cl. rutilus*) и красно-серая (*Cr. rufocanus*) полевки, тувинская (*Al. tuvinicus*) и плоскочерепная (*Al. strelzovi*) скальные полевки, а также представители жизненной формы, характеризующейся как “серые полевки и пеструшки” (Громов, Поляков, 1977), – узкочерепная полевка (*Lasiopodomys gregalis*) и степная пеструшка (*Lagurus lagurus*).

Все эти виды имеют сопоставимые размеры, обитают в сопредельных регионах (юг Западной и Центральной Сибири, Северный Казахстан), имеют частично перекрывающиеся ареалы (Павлинов, Лисовский, 2012; Kryštufek, Shenbrot, 2022), но различаются по предпочитаемым биотопам, микроклиматическим параметрам среды, спектру поедаемых кормов, социальной организации популяций и массе тела (Громов, Поляков, 1977; Юдин и др., 1979; Воронцов, 1982). Для выявления видоспецифических величин стандартного и максимального обмена мы использовали подход, успешно апробированный в предыдущих исследованиях (Moshkin et al., 2002; Новиков и др., 2015; Novikov et al., 2015; Поликарпов и др., 2016), – измерение потребления кислорода в условиях 15-минутного холодового стресса, исчерпывающего гомеостатические возможности организма. Помимо величины стандартного и максимального обмена, мы оценивали способность к поддержанию температурного гомеостаза (как показатель истощения метаболических резервов) и ее корреляцию с потреблением кислорода, измеренным на последней минуте теста. При выборе животных для анализа и разработке экспериментального протокола мы постарались принять во внимание опыт и методологические принципы коллег, осуществлявших поиск экологических закономерностей изменчивости энергообмена на основе больших массивов литературных данных (Packard, Boardman, 1999; Rezende et al., 2004, и др.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Экспериментальные работы проводили в осенне-зимние месяцы 2013–2023 гг. Материалом для эксперимента послужили мышевидные грызуны, содержащиеся в Лаборатории структуры и динамики популяций животных ИСиЭЖ СО РАН. За исключением восточной слепушонки, в течение длительного времени разводимой в лабораториях, все животные были отловлены в природе и не менее двух месяцев передержаны

в комфортных условиях либо являлись потомками одного-двух поколений отловленных в природе особей. Животных отлавливали в Турочакском (лесные полевки и полевые мыши) и Кош-Агачском (плоскочерепные полевки, барабинские хомячки, малые лесные мыши) районах Республики Алтай, в Республике Хакасия (тувинские полевки), в окрестностях г. Новосибирска (красные полевки, полевые мыши, обыкновенные слепушонки), в Карасукском районе Новосибирской области (джунгарские и даурские хомячки, малые лесные мыши, степные пеструшки, узкочерепные полевки). В работе использовали взрослых особей обоего пола, не менее 8–10 зверьков каждого вида. Животных содержали при комнатной температуре (20–25 °С) и фотопериодическом режиме, соответствующем “зимним” условиям освещения (8С : 16Т). Обыкновенных слепушонок содержали в металлических вольерах площадью 0.25 м² группами по 4 особи, животных остальных видов – по одиночке в стандартных пластиковых клетках 30 × 20 × 20 см. В качестве подстилки использовали древесные опилки, в качестве гнездового материала – вату. Режим кормления подбирали с учетом естественных предпочтений каждого вида: зерновые смеси фабричного производства, овощи (морковь), фрукты (яблоки), ягоды (сушеная рябина), свежая зелень (проростки овса), сухая трава и гранулированный корм для конвенционального разведения лабораторных мышей (“Чара”). Корм и свежую воду давали *ad libitum*.

Измерения интенсивности энергообмена проводили с использованием стандартного протокола, апробированного в предыдущих исследованиях (Новиков и др., 2015; Novikov et al., 2015; Поликарпов и др., 2016). Животных тестировали в светлое время суток – с 11:00 до 16:00. Животное, предварительно взвесив, помещали в герметичную камеру объемом 1.5 л, находящуюся в водяном термостате с температурой 27°С (что соответствует термoneйтральной зоне для всех исследованных видов), снабженную контейнером с гранулированной щелочью (NaOH), которая поглощала влагу и углекислый газ, выдыхаемый животным. Это приводило к снижению давления в камере пропорционально объему потребленного животным кислорода. Перед началом измерений животное в течение 20 мин выдерживали в камере при свободном доступе кислорода. Этого времени, как показали предварительные наблюдения, достаточно для его адаптации к условиям камеры и достижения равновесия газового состава. Затем доступ кислорода перекрывали

и ежеминутно с помощью электронного датчика фабричного производства (модель MPX2010DP) регистрировали падение давления. Каждые 5 мин рабочую смесь обогащали кислородом из резервуара, находящегося при атмосферном давлении. Таким образом, для каждого животного проводили 3 пятиминутных цикла измерений с 15 ежеминутными измерениями, которые затем усредняли. Поскольку исследуемые виды различаются по ритмам суточной активности, калорийности поедаемой пищи и характеру ее потребления (копрофагия у зеленоядных полевок, наличие защечных мешков у хомячков), в рамках стандартного протокола измерений не представлялось возможности добиться постабсорбтивного состояния, не стрессируя при этом животных. Это, а также невозможность полностью исключить движения животного в камере, не дает возможности рассматривать полученные нами значения как отражающие величину основного обмена (Genoud et al., 2018). Вместе с тем данный показатель можно интерпретировать как величину стандартного обмена (standard metabolic rate, SMR) в термонейтральной зоне.

Величину максимального (холодового) обмена (M_{sum}) оценивали по потреблению кислорода в гелиево-кислородной смеси при температуре 6–7 °С (Rosenmann, Morrison, 1974). После помещения животного в термостатированную рабочую камеру объемом 1 л через нее в течение 3 мин с помощью

мембранного насоса прокачивали тарированную гелиево-кислородную смесь (80 : 20), общий объем которой не менее чем в 3 раза превышал объем камеры. После прекращения подачи смеси она циркулировала по замкнутому контуру, включающему камеру с животным, насос, контейнер и датчик давления. Показания датчика регистрировали ежеминутно. Каждую минуту в течение 5 сек выравнивали давление в системе до атмосферного, обогащая ее чистым кислородом. За величину M_{sum} принимали наибольшее из минутных значений, полученное после выравнивания кривой методом скользящего среднего по трехминутным интервалам. Способность поддерживать высокую аэробную производительность в течение 15-минутной холодной экспозиции оценивали по потреблению кислорода на последней минуте теста (VO_{2last}). Величины SMR, M_{sum} и VO_{2last} выражали в миллилитрах потребленного кислорода на 1 г массы тела в час, приводя их к нормальным условиям: 0 °С, 760 мм Hg (табл. 1).

До и после холодого воздействия с помощью термисторного датчика оригинальной конструкции измеряли ректальную температуру тела животных, погружая его в полость тела на 1.5–2 см. Точность измерения составляла 0.1 °С. Разность температур, измеренных до и после теста (ΔT_b), рассматривали как показатель, отражающий способность животного к поддержанию температурного гомеостаза.

Таблица 1. Средневидовые значения основных метаболических показателей у мышевидных грызунов различной экологической специализации

Вид	<i>n</i>	Масса тела, г	SMR, мл/(г · ч)	M_{sum} , мл/(г · ч)	VO_{2last} , мл/(г · ч)	ΔT_b , °С	FAS
<i>Clethrionomys rutilus</i>	74	18.2 ± 0.5	3.7 ± 0.1	18.1 ± 0.5	12.8 ± 0.4	–8.2 ± 0.3	5.0 ± 0.1
<i>Craxomys rufocanus</i>	8	22.2 ± 2.7	3.8 ± 0.4	16.3 ± 2.2	11.7 ± 2.1	–10.0 ± 1.2	4.2 ± 0.3
<i>Alticola tuvinicus</i>	10	39.2 ± 2.9	2.8 ± 0.2	11.1 ± 0.5	7.4 ± 0.4	–9.4 ± 0.3	3.9 ± 0.2
<i>A. strelzovi</i>	8	40.0 ± 2.7	2.3 ± 0.1	11.0 ± 0.4	7.4 ± 0.8	–10.0 ± 1.4	4.9 ± 0.4
<i>Ellobius talpinus</i>	8	52.6 ± 3.0	2.4 ± 0.3	7.7 ± 0.6	5.8 ± 0.8	–14.2 ± 1.6	3.3 ± 0.4
<i>E. tancrei</i>	8	47.1 ± 2.9	2.6 ± 0.3	8.6 ± 0.5	7.3 ± 0.5	–9.7 ± 0.8	3.4 ± 0.4
<i>Lasiopodomys gregalis</i>	8	14.9 ± 0.6	4.2 ± 0.1	19.2 ± 0.9	14.7 ± 1.0	–6.9 ± 0.6	5.2 ± 0.4
<i>Lagurus lagurus</i>	17	20.7 ± 1.5	4.4 ± 0.2	12.0 ± 0.5	8.9 ± 0.6	–9.7 ± 0.3	3.6 ± 0.2
<i>Cricetulus barabensis</i>	8	30.7 ± 1.7	2.5 ± 0.2	12.1 ± 0.7	10.8 ± 0.6	–5.9 ± 0.8	4.9 ± 0.1
<i>Phodopus sungorus</i>	35	31.6 ± 1.7	3.1 ± 0.1	16.2 ± 0.6	11.8 ± 0.6	–6.1 ± 0.3	4.5 ± 0.2
<i>Apodemus agrarius</i>	19	16.4 ± 0.4	5.5 ± 0.2	18.4 ± 0.5	14.1 ± 0.5	–7.5 ± 0.3	3.4 ± 0.1
<i>Sylvaemus uralensis</i>	9	18.9 ± 1.4	4.1 ± 0.4	20.9 ± 1.7	13.9 ± 1.1	–7.7 ± 0.5	5.9 ± 0.9

Поскольку наличие аллометрической зависимости между интенсивностью метаболизма и массой тела животного (которая у исследованных животных варьировала от 12 до 50 г) не удастся устранить простым пересчетом потребления кислорода на единицу массы тела (Packard, Boardman, 1999), для статистического анализа результатов использовали величины нормированных отклонений (стандартизованные остаточные значения, *standard residuals*) от ожидаемых значений, рассчитанных исходя из регрессионной зависимости показателя от массы тела. Для линеаризации зависимости значений массы тела и показателей энергообмена их предварительно логарифмировали. В качестве показателя, характеризующего аэробную производительность и мобилизационные возможности организма, использовали логарифмированное отношение величины максимального к стандартному обмену (M_{sum}/SMR), факториальный аэробный индекс (*factorial aerobic scope*, FAS).

Статистический анализ материала проводили с использованием общепринятых методов параметрической статистики (пакет StatSoft Statistica, версия 12.0). Собственные (Новиков и др., 2015; Novikov et al., 2015; Поликарпов и др., 2016) и литературные (Rezende et al., 2004) данные свидетельствуют об отсутствии закономерного

влияния пола животного на показатели энергообмена, поэтому в данной работе самцов и самок рассматривали в качестве единой выборки. Влияние вида животного рассматривали, вводя его в качестве независимой переменной в однофакторном дисперсионном анализе.

Видовые названия приведены в соответствии со справочником И.Я. Павлинова и А.А. Лисовского (2012) с учетом изменений, предложенных в последней сводке по арвиколинам (Kryštufek, Shenbrot, 2022).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Однофакторный дисперсионный анализ выявил статистически значимое влияние вида животного на остаточные значения SMR ($F_{11,193} = 10.5$; $P < 0.001$). Наиболее высокие значения этого показателя были зарегистрированы у полевой мыши, наиболее низкие — у барабинского хомячка. SMR выше ожидаемого имели, кроме полевой мыши, степная пеструшка и тувинская полевка. Ниже ожидаемого — узкочерепная, красно-серая, плоскочерепная полевки и барабинский хомячок (рис. 1). Остаточные значения M_{sum} также статистически значимо различались у разных видов ($F_{11,193} = 11.9$; $P < 0.001$). Значения

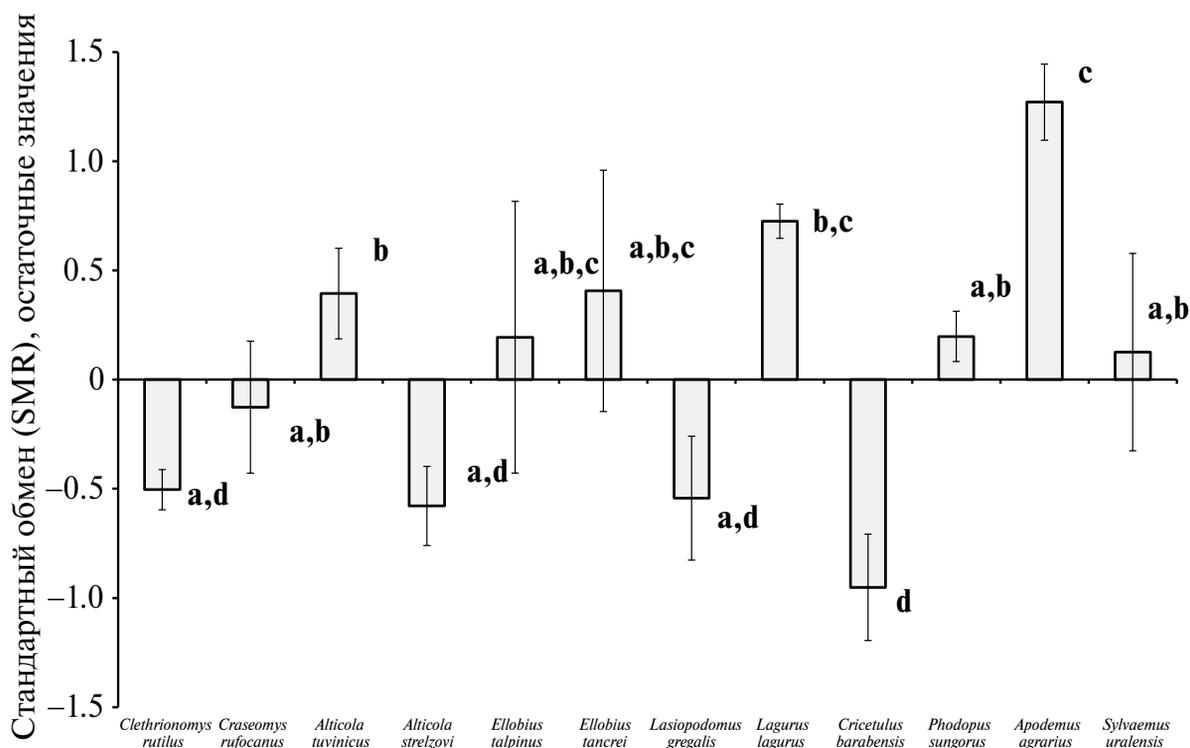


Рис. 1. Остаточные значения стандартного обмена (SMR, среднее \pm стандартная ошибка) у 12 видов мышевидных грызунов. Здесь и на рис. 2–4 значения, достоверно различающиеся между собой (Тьюки HSD-тест; $P < 0.05$), отмечены разными буквами.

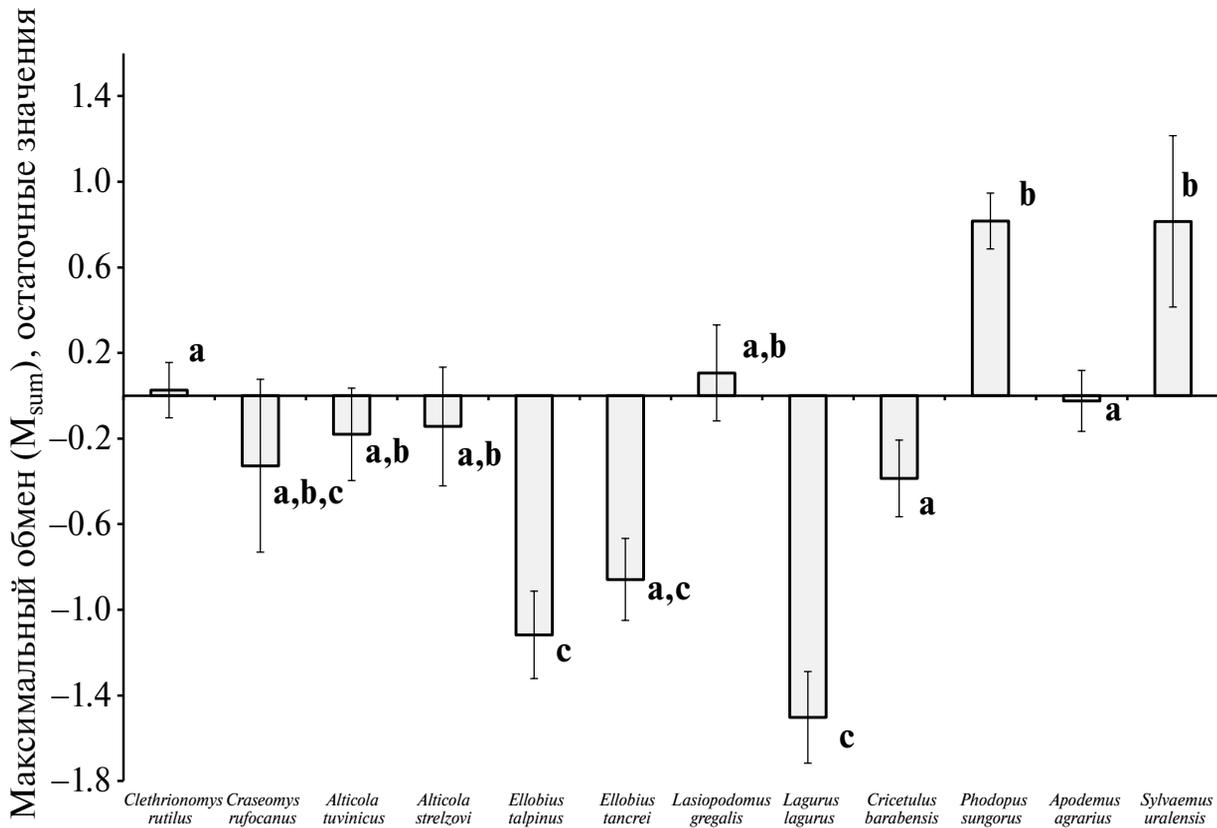


Рис. 2. Остаточные значения максимального обмена (M_{sum} , среднее \pm стандартная ошибка) у 12 видов мышевидных грызунов.

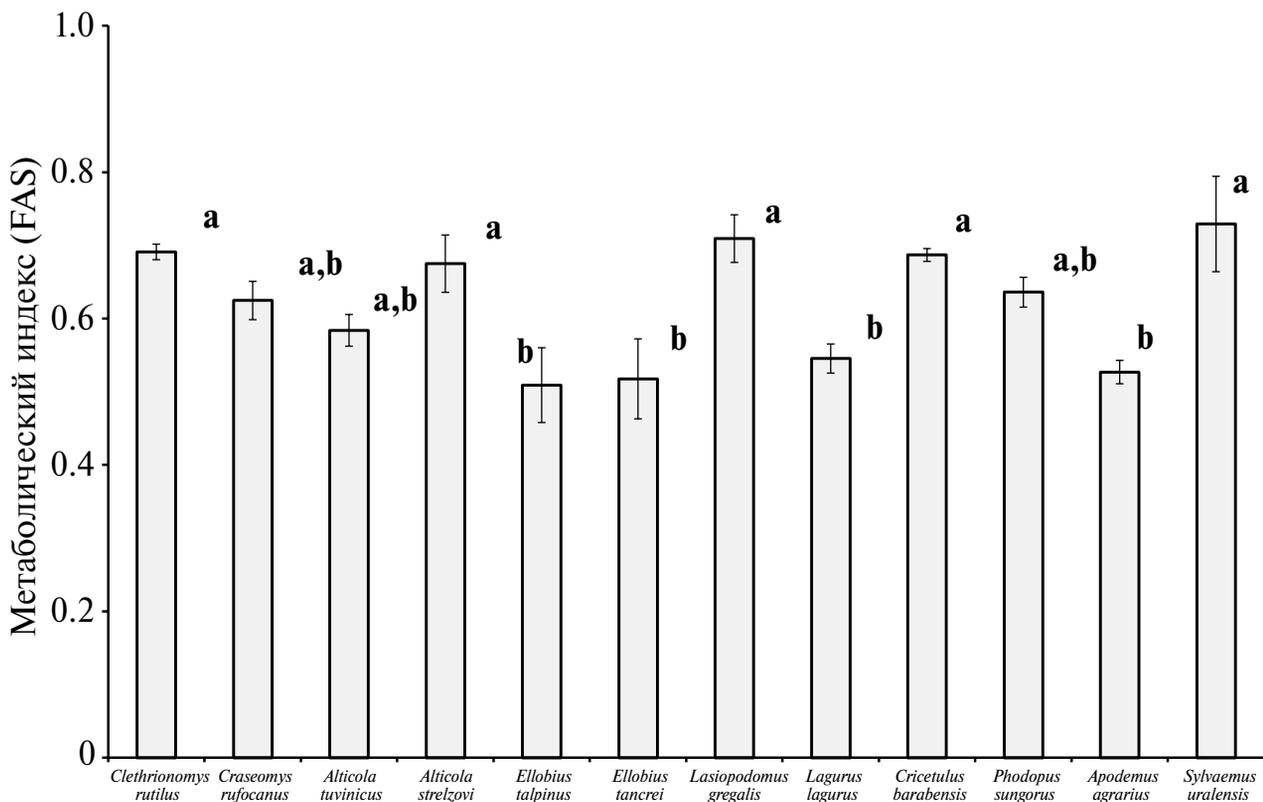


Рис. 3. Величины факториального метаболического индекса (FAS, десятичный логарифм) у 12 видов мышевидных грызунов.

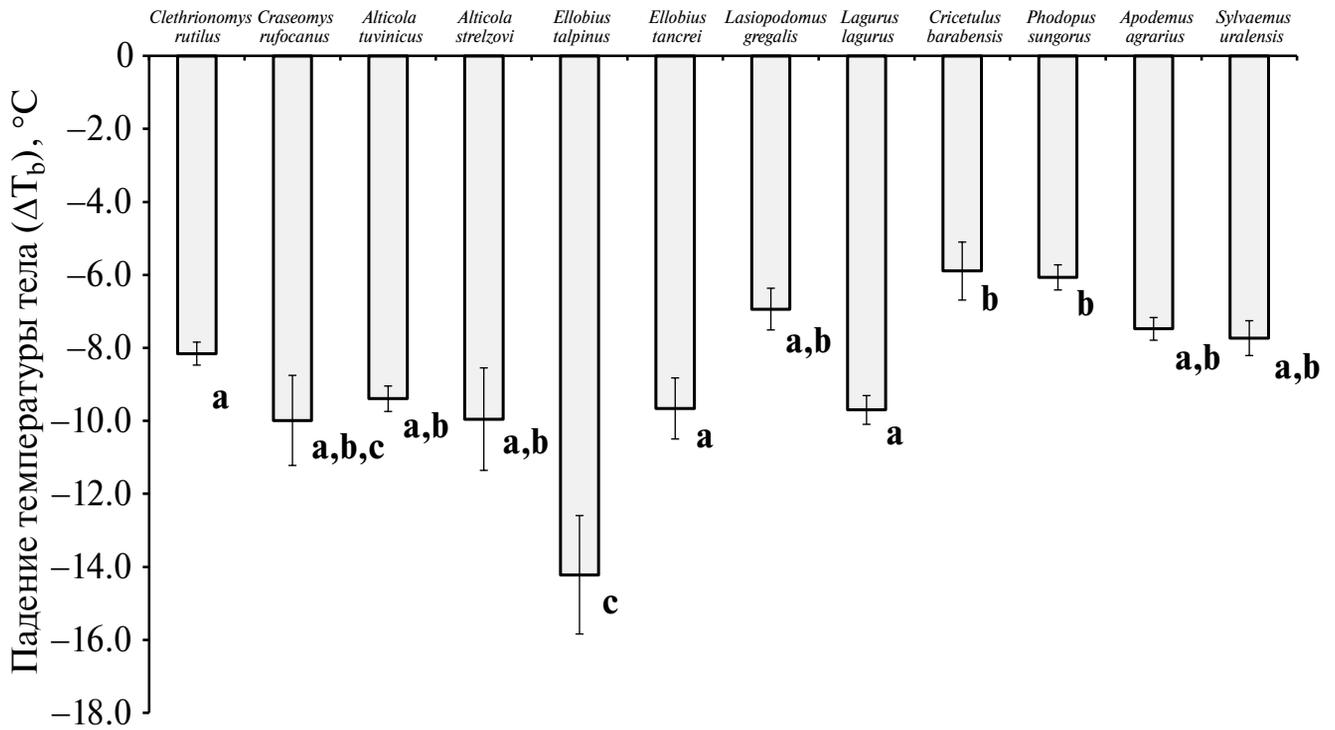


Рис. 4. Падение температуры тела (ΔT_b) после 15-минутного холодного теста у 12 видов мышевидных грызунов.

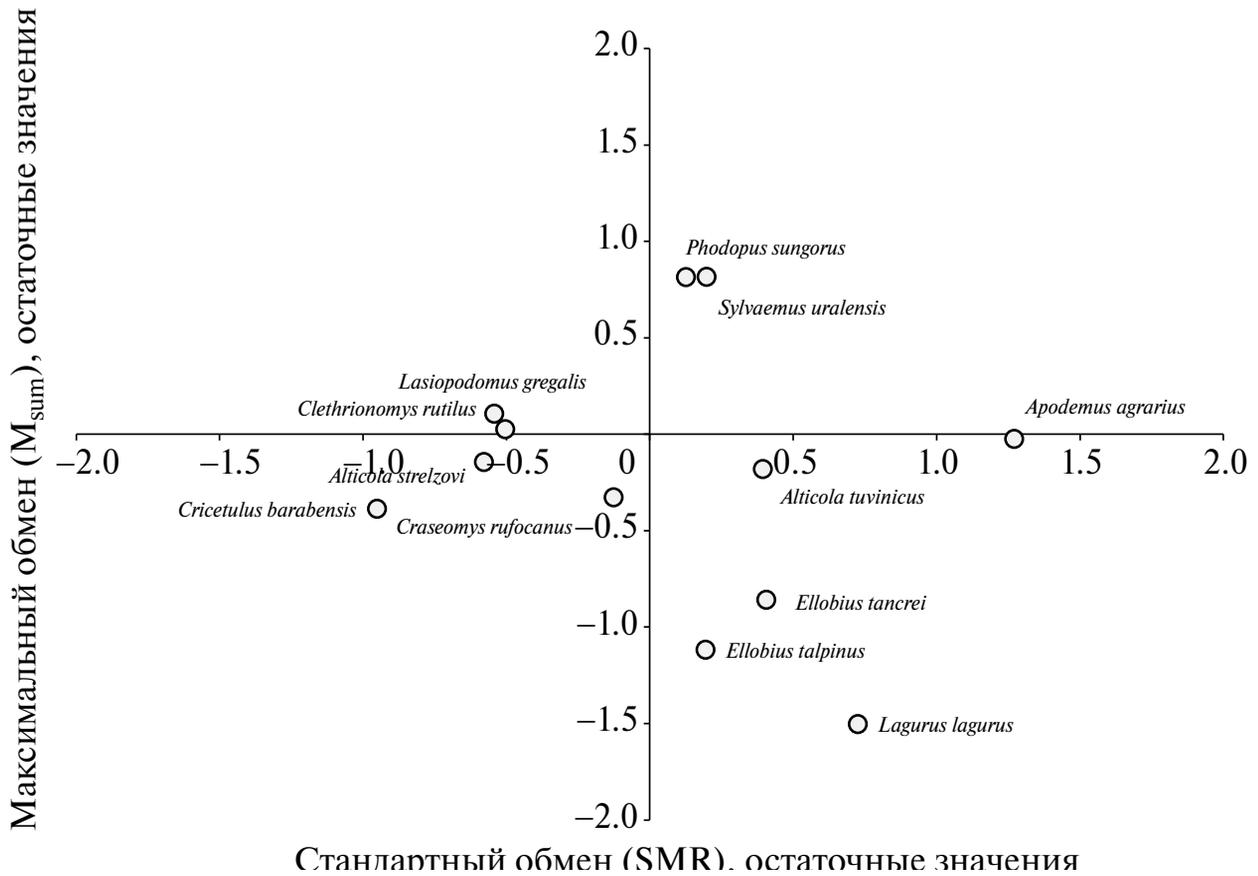


Рис. 5. Зависимость между стандартным (SMR) и максимальным (M_{sum}) обменом.

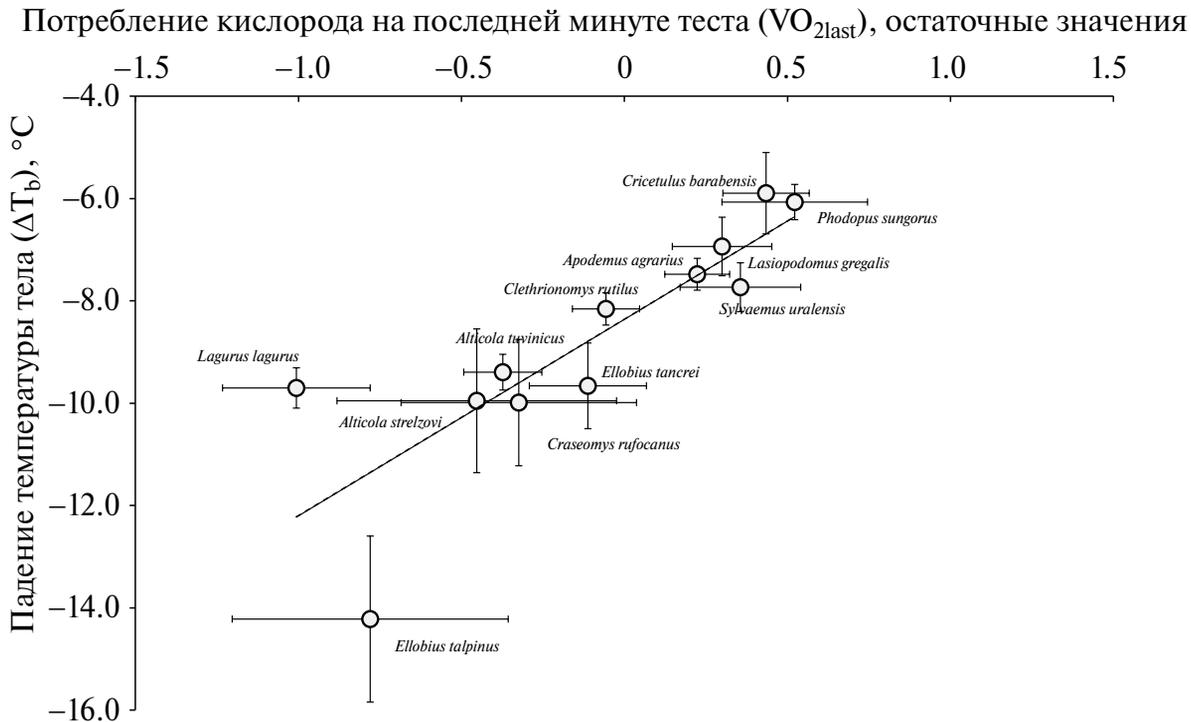


Рис. 6. Зависимость между падением температуры тела и потреблением кислорода на 15-й минуте теста (VO_{2last}) у 12 видов мышевидных грызунов. Приведена аппроксимирующая линия регрессии.

выше ожидаемых имели джунгарский хомячок и малая лесная мышь, ниже ожидаемых – слепушонки и степная пеструшка (рис. 2). В соответствии с этим логарифмированные значения FAS также достоверно различались у разных видов ($F_{11,193} = 8.4$; $P < 0.001$). Высокими значениями этого индекса характеризовались красная, плоскочерепная и узкочерепная полевки, оба вида хомячков и малая лесная мышь (рис. 3). Влияние вида животного на величину остаточных значений VO_{2last} было также статистически значимым ($F_{11,193} = 4.2$; $P < 0.001$). Разность температур тела, измеренных до и после холодной экспозиции, статистически значимо зависела от вида животного ($F_{11,193} = 9.1$; $P < 0.001$). Наиболее значительное снижение температуры тела после охлаждения демонстрировали обыкновенные слепушонки, наименее значительное – джунгарский и барабинский хомячки (рис. 4).

M_{sum} , VO_{2last} и FAS ожидаемо коррелировали между собой (во всех случаях $r > 0.5$; $P < 0.001$). Корреляция SMR с M_{sum} (рис. 5) и VO_{2last} была статистически не значимой (в обоих случаях $r < 0.1$; $P > 0.05$). Величина ΔT_b статистически значимо коррелировала с остаточными значениями энергообмена ($r = -0.46$; $P < 0.001$ для максимального обмена; $r = -0.61$; $P < 0.001$ для энергообмена, измеренного на последней минуте теста) и с метаболическим индексом ($r = -0.32$; $P < 0.001$).

Зависимость между величиной VO_{2last} и ΔT_b хорошо прослеживалась и для средних для вида значений, описываясь уравнением линейной регрессии:

$$\Delta T_b = 3.84VO_{2last} - 8.36; R^2 = 0.69.$$

В рассмотренном ряду обыкновенная слепушонка снижала температуру тела сильнее, чем можно было бы ожидать, исходя из выявленной зависимости. Меньше ожидаемого температура тела снижалась у степной пеструшки (рис. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ измеренных в зимний период количественных характеристик метаболической и терморегуляторной реакции на холодовой стресс, выполненный с учетом различий в массе тела животных, показал, что и стандартный, и максимальный холодовой обмен, и способность к поддержанию температурного гомеостаза существенно различаются у разных видов мышевидных грызунов юга Сибири и Центральной Азии, имеющих частично перекрывающиеся ареалы, но предпочитающих разные биотопы. Межвидовые различия в значениях биоэнергетических показателей могут быть связаны как с аллометрическими зависимостями и разной эволюционной историей видов (Garland et al., 1992;

Packard, Boardman, 1999), так и со спецификой среды обитания, прежде всего с климатическим режимом, обусловленным географической широтой, долготой и увлажненностью местообитаний (Lovegrove, 2003; Rezende et al., 2004; McNab, 2008). Однако каких-либо экологических закономерностей в изменчивости величин основного обмена (показателем которого является измеряемый нами стандартный обмен) у 12 видов грызунов юга Сибири, относящихся к различным экологическим группам, мы не выявили.

Наиболее высокий уровень максимального обмена, измеренного в условиях холода, демонстрировали джунгарский хомячок и малая лесная мышь – виды, питающиеся калорийными кормами и активные в течение всей зимы. Высокий уровень холодного обмена у джунгарского хомячка, отмеченный нами и ранее (Moshkin et al., 2002), очевидно позволяет ему передвигаться по поверхности снега, перенося достаточно низкие температуры воздуха (Феоктистова, 2008). Малые лесные мыши предпочитают лиственные леса и в Западной Сибири находятся на восточной периферии видового ареала, встречаясь здесь в остепненных местообитаниях (Юдин и др., 1979; Павлинов, Лисовский, 2012). Нами они были отловлены в азональных стациях степного биотопа: в Барабинской лесостепи – на территории Карасукского стационара, в Курайской степи – в пойме р. Чуя. Увеличение интенсивности энергообмена у грызунов из популяций, населяющих экологически неоптимальные местообитания, было продемонстрировано нами ранее для красной полевки (Поликарпов и др., 2016).

Самые низкие величины холодного обмена ожидаемо имели обыкновенные и восточные слепушонки, что вполне согласуется с их “экономной” стратегией расходования энергоресурсов (Moshkin et al., 2002, 2007; Новиков, 2007), которая сохраняется и в зимний период, несмотря на некоторое увеличение активной теплопродукции (Moshkin et al., 2001). Данная стратегия обусловлена, видимо, относительной термостабильностью подземной среды и высокими затратами на прокладку подземных ходов.

Согласно современным эколого-эволюционным представлениям, величины основного и максимального (в том числе и холодного) обмена должны коррелировать между собой не только за счет сходного адаптивного ответа на действие экологических факторов, но и за счет причинных связей, обусловленных необходимостью генерировать высокую аэробную производительность в условиях действия стрессующих

факторов среды (Bennet, Ruben, 1979). Корреляции между этими показателями четко прослеживаются у птиц, но отсутствуют у млекопитающих, термогенез которых во многом определяется химической теплопродукцией в бурой жировой ткани, не связанной с совершением мышечной работы (Auer et al., 2017). Отсутствие подобной зависимости продемонстрировали и результаты нашей работы.

Одним из наиболее часто используемых показателей аэробной производительности, характеризующих величину метаболической реакции на средовые стрессоры, является соотношение величин основного и максимального обменов – FAS.

Среди рассмотренных нами видов относительно высокую величину этого индекса демонстрировали красная, узкочерепная и плоскочерепная полевки, малая лесная мышь, барабинский и джунгарский хомячки, достигая ее как за счет повышения максимального, так и за счет снижения стандартного обмена. Последней стратегии придерживаются, очевидно, плоскочерепная и узкочерепная полевки. Оба эти вида питаются низкокалорийной пищей (зеленые части растений) и обитают в открытых местообитаниях, лишенных мощного снегового покрова: узкочерепная полевка – в степях и тундре (Громов, Поляков, 1977), плоскочерепная – в каменистых биотопах на высотах от 1500 до 3000 м над ур. моря (Литвинов и др., 2014).

Величина максимального обмена, измеренного в условиях холода, и в еще большей степени его уровень после 15-минутной холодной экспозиции хорошо коррелировали со способностью животных к поддержанию температурного гомеостаза, которая является балансом между общей теплопродукцией организма и теплоотдачей во внешнюю среду (McNab, 1980). Среди рассмотренных нами грызунов способность к сохранению постоянной температуры тела у зерноядных видов – хомячков, мышей и красных полевок – была более выражена, чем у зеленоядных. Исключение составляла узкочерепная полевка, имеющая достаточно высокие показатели холодного обмена и метаболического индекса. В этом отношении с ней контрастировал другой зеленоядный вид, населяющий те же местообитания и имеющий сходные эколого-морфологические особенности, – степная пеструшка, демонстрирующая способность к сохранению температурного гомеостаза на уровне значительно выше ожидаемого, исходя из величины энергообмена. Можно предположить, что одним из адаптивных механизмов сохранения тепла у этого вида является снижение теплопотерь за счет

уменьшения поверхности выступающих частей тела — ушей и хвоста.

Наименее выраженной способностью к поддержанию температурного гомеостаза была у обыкновенной слепушонки, которая без видимых последствий для организма переносила охлаждение тела до 20 °С и ниже (Moshkin et al., 2002; Новиков, 2007), отличаясь в этом отношении от родственного вида — восточной слепушонки, обитающей в более низких широтах.

Барабинский хомячок обитает в степных экосистемах Центральной Азии, сохраняя круглогодичную активность. Зимние адаптации вида выражаются в увеличении интенсивности метаболизма и расширении термонейтральной зоны, теплопроводность при этом не только не снижается, но даже растет (Zhao et al., 2010). В наших экспериментах барабинские хомячки имели относительно низкий основной и максимальный обмен, сохраняя при этом выраженную способность к поддержанию температурного гомеостаза. Можно предполагать, что терморегуляторные адаптации на северной периферии ареала у этого вида имеют количественные и качественные различия по сравнению с южными популяциями.

Скальные полевки, обитающие в достаточно суровых условиях низко- и среднегорья, имея относительно крупные размеры и густой волосяной покров, отличаются низкими величинами холодового обмена и слабо выраженной, по сравнению с другими рассмотренными нами видами, метаболической реакцией на холодостресс, что в целом согласуется с полученными ранее данными о биоэнергетических адаптациях грызунов этой экологической группы (Мазина, 2005, 2006). Однако, как и в случае с барабинскими хомячками, терморегуляторные адаптации могут различаться на северной и южной границах ареала (Weiner, Górecki, 1981). Важной адаптацией, позволяющей скальным полевкам снижать активность в зимний период, является, очевидно, запасание пищи. У плоскочерепной полевки, обитающей на высотах до 3000 м над ур. моря, перечисленные особенности физиологии были выражены в большей степени, чем у низкогорного вида — тувинской полевки (Novikov et al., 2022). Высота местности является одним из значимых предикторов интенсивности метаболизма у грызунов (Rezende et al., 2004). Наряду с более суровым климатом влияние больших высот выражается и в дефиците кислорода, который также приводит к формированию специфических метаболических и респираторных адаптаций (Powell, Garcia, 2000). Наши данные

свидетельствуют о значительном сходстве адаптационных стратегий у скальных полевок и слепушонок — экологически контрастных видов, общим эволюционным фактором для которых может являться дефицит кислорода. Помимо параметров энергообмена, это сходство выражается и в сходном течении и общей продолжительности жизненного цикла (Новиков и др., 2022).

Виды, рассмотренные в данной работе, помимо пищевых предпочтений и абиотических условий среды, различаются и по пространственно-этологической структуре популяций, демонстрируя широкий спектр различных типов социальных отношений: от одиночного (хомячки) до семейно-группового (слепушонки, скальные, узкочерепные полевки, степная пеструшка). Промежуточным вариантом является демовая структура популяций, характерная для мышей и лесных полевок (Громов, 2008). Таким образом, у рассмотренных здесь видов прослеживается достаточно отчетливая тенденция к снижению метаболической и терморегуляторной реакции на острое охлаждение по мере усиления социальных связей. Наряду с субстратной обеспеченностью метаболизма, обусловленной калорийностью кормов и доступностью кислорода, социальность может рассматриваться как значимый фактор, влияющий на видоспецифичную величину энергообмена за счет использования возможностей поведенческой терморегуляции. Можно предполагать, что именно субстратная обеспеченность метаболизма является одним из факторов, обуславливающих эволюцию социальных отношений у миоморфных грызунов.

Взаимоотношения между показателями, характеризующими интенсивность метаболизма и терморегуляции, у мелких млекопитающих могут зависеть и от способности вида впадать в торпор. Это должно выражаться прежде всего в увеличении индексов аэробной производительности (FAS) при обитании в условиях низких температур (Cageau, 2013). Однако в нашей работе подобной зависимости выявить не удалось.

Еще одним значимым фактором, влияющим на энергообмен, являются морфологические особенности вида. Кроме очевидного влияния массы тела, которое нивелируется при анализе отклонений от ожидаемых при заданной массе величин, морфологические адаптации затрагивают структуру волосяного покрова (короткий и рыхлый мех без остистых волос слепушонок обуславливает высокую теплоотдачу с поверхности) и развитие выступающих частей тела, прежде всего ушей и хвоста, являющегося у грызунов

важным органом терморегуляции. Уменьшение поверхности выступающих частей тела позволяет степным видам, обитающим в низкопродуктивных экосистемах, поддерживать тепловой баланс без значительного повышения интенсивности метаболизма.

Рассмотренные нами особенности физиологии мышевидных грызунов в целом согласуются с имеющимися представлениями об их адаптивных типах (Koteja, Weiner, 1993). Таксономически и экологически близкие виды, как правило, имели сходные биоэнергетические характеристики. Вместе с тем практически каждый из рассмотренных нами видов имел свои уникальные особенности, отличающие его от других представителей того же рода или трибы и, наряду с морфологическими, этологическими и онтогенетическими характеристиками, являющиеся важной составной частью экологической ниши.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарим В.А. Шилю, В.В. Панова, Н.В. Лопатину и А.В. Сморгачеву за предоставление грызунов для экспериментальных работ, И.А. Поликарпова — за участие в тестировании, Т.В. Титову — за помощь в уходе за животными во время проведения тестов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа поддержана грантом РФФИ № 23-24-00301.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Экспериментальный протокол был приведен в соответствие с правилами проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденными приказом Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 г. № 12000-496 и приказом Министерства высшего образования СССР от 13 сентября 1984 г. № 22. Протокол экспериментов был утвержден на заседании комиссии по биоэтике Института систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронцов Н.Н., 1982. Фауна СССР. Млекопитающие. Низшие хомякообразные мировой фауны. Т. III. Вып. 6. Л.: Наука. 505 с.

- Громов В.С., 2008. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Т-во науч. изд. КМК. 581 с.
- Громов И.М., Поляков И.Я., 1977. Фауна СССР. Млекопитающие. Полевки. Т. III. Вып. 8. Л.: Наука. 504 с.
- Литвинов Ю.Н., Абрамов С.А., Лопатина Н.В., Чертулина О.В., 2014. Скальные полевки в сообществах грызунов горных ландшафтов Сибири, Казахстана и Монголии // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4. С. 123–132.
- Мазина Н.К., 2005. О структуре энергообеспечения тканевой адаптации мелких млекопитающих разной экологической специализации // Экология. № 6. С. 466–473.
- Мазина Н.К., 2006. Влияние пессимума ареала на функциональную активность митохондрий печени двух видов мелких млекопитающих разной экологической специализации // Журн. эвол. биохимии и физиологии. Т. 42. № 4. С. 313–320.
- Новиков Е.А., 2007. Экономия ресурсов как основа адаптаций обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*: Rodentia) к подземному образу жизни // Журн. общ. биологии. Т. 68. № 4. С. 268–277.
- Новиков Е.А., Демченко Е.Е., Задубровская И.В., Задубровский П.А., Мацкало Л.Л. и др., 2022. От чего зависит продолжительность жизни вида? // Журн. общ. биологии. Т. 83. № 6. С. 403–418.
- Новиков Е.А., Кондратюк Е.Ю., Петровский Д.В., 2015. Влияние типа онтогенеза на биоэнергетические показатели красной полевки (*Myodes rutilus* Pall.) из горно-таежной популяции юга Западной Сибири // Экология. № 5. С. 387–391.
- Павлинов И.Я., Лисовский А.А., 2012. Млекопитающие России. Систематико-географический справочник. М.: Т-во науч. изд. КМК. 604 с.
- Поликарпов И.А., Кондратюк Е.Ю., Петровский Д.В., Новиков Е.А., 2016. Межпопуляционная изменчивость эндокринно-метаболической реакции на холодовой стресс у красной полевки (*Myodes rutilus*) // Журн. общ. биологии. Т. 77. № 4. С. 284–292.
- Феоктистова Н.Ю., 2008. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, поведение, химическая коммуникация. М.: Т-во науч. изд. КМК. 414 с.
- Юдин Б.С., Галкина Л.И., Потапкина А.Ф., 1979. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука. 296 с.
- Auer S.K., Killen S.S., Rezende E.L., 2017. Resting vs. active: A meta-analysis of the intra- and inter-specific associations between minimum, sustained, and maximum metabolic rates in vertebrates // Funct. Ecol. V. 31. № 9. P. 1728–1738.
- Bennett A.F., Ruben J.A., 1979. Endothermy and activity in vertebrates // Science. V. 206. № 4419. P. 649–654.
- Bozinovic F., Rosenmann M., 1989. Maximum metabolic rate of rodents: physiological and ecological

- consequences on distributional limits // *Funct. Ecol.* V. 3. № 2. P. 173–181.
- Careau V., 2013. Basal metabolic rate, maximum thermogenic capacity and aerobic scope in rodents: Interaction between environmental temperature and torpor use // *Biol. Lett.* V. 9. № 2. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.1104>
- Garland T., Jr., Harvey P.H., Ives A.R., 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts // *Syst. Biol.* V. 41. № 1. P. 18–32.
- Genoud M., Isler K., Martin R.D., 2018. Comparative analyses of basal rate of metabolism in mammals: data selection does matter // *Biol. Rev.* V. 93. № 1. P. 404–438.
- Hayes J.P., 1989. Field and maximal metabolic rates of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) at low and high altitudes // *Physiol. Zool.* V. 62. № 3. P. 732–744.
- Hayes J.P., Garland T., Jr., 1995. The evolution of endothermy: Testing the aerobic capacity model // *Evolution.* V. 49. № 5. P. 836–847.
- Hayes J.P., O'Connor C.S., 1999. Natural selection on thermogenic capacity of high-altitude deer mice // *Evolution.* V. 53. № 4. P. 1280–1287.
- Hoppeler H., Weibel E.R., 1998. Limits for oxygen and substrate transport in mammals // *J. Exp. Biol.* V. 201. № 8. P. 1051–1064.
- Koteja P., 2004. The evolution of concepts on the evolution of endothermy in birds and mammals // *Physiol. Biochem. Zool.* V. 77. № 6. P. 1043–1050.
- Koteja P., Weiner J., 1993. Mice, voles and hamsters: Metabolic rates and adaptive strategies in muroid rodents // *Oikos.* V. 66. P. 505–514.
- Kryštufek B., Shenbrot G., 2022. Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palearctic Region. Maribor: University of Maribor, Univ. Press. 450 p.
- Lovegrove B.G., 2003. The influence of climate on the basal metabolic rate of small mammals: A slow-fast metabolic continuum // *J. Comp. Physiol. B.* V. 173. P. 87–112.
- Luna F., Naya H., Naya D.E., 2017. Understanding evolutionary variation in basal metabolic rate: An analysis in subterranean rodents // *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* V. 206. P. 87–94.
- McNab B.K., 1980. On estimating thermal conductance in endotherms // *Physiol. Zool.* V. 53. № 2. P. 145–156.
- McNab B.K., 1992. The comparative energetics of rigid endothermy: The Arvicolidae // *J. Zool.* V. 227. № 4. P. 585–606.
- McNab B.K., 2008. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR // *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* V. 151. № 1. P. 5–28.
- Moshkin M.P., Novikov E.A., Kolosova I.E., Novikova M., Surov A.V., et al., 2002. Adrenocortical and bioenergetic responses to cold in five species of murine rodent // *J. Mammal.* V. 83. № 2. P. 458–466.
- Moshkin M.P., Novikov E.A., Petrovski D.V., 2001. Seasonal changes of thermoregulation in the mole vole *Ellobius talpinus* // *Physiol. Biochem. Zool.* V. 74. № 6. P. 869–875.
- Moshkin M., Novikov E., Petrovski D., 2007. Skimping as an adaptive strategy in social fossorial rodents: The mole vole (*Ellobius talpinus*) as an example // *Subterranean Rodents. News from Underground.* Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag. P. 49–60.
- Naya D.E., Spangenberg L., Naya H., Bozinovic F., 2013. How does evolutionary variation in basal metabolic rates arise? A statistical assessment and a mechanistic model // *Evolution.* V. 67. № 5. P. 1463–1476.
- Novikov E., Kondratuk E., Petrovski D., Krivopalov A., Moshkin M., 2015. Effects of parasites and antigenic challenge on metabolic rates and thermoregulation in northern red-backed voles (*Myodes rutilus*) // *Parasitol. Res.* V. 114. № 12. P. 4479–4486.
- Novikov E.A., Lopatina N.V., Titova T.V., Zadubrovskiy P.A., Litvinov Yu.N., 2022. Physical condition, activity, and longevity of two rock vole species: *Alticola tuvunicus* and *A. strelzovi* // *Proc. Zool. Soc.* V. 75. № 1. P. 103–110.
- Packard G.C., Boardman T.J., 1999. The use of percentages and size-specific indices to normalize physiological data for variation in body size: wasted time, wasted effort? // *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* V. 122. № 1. P. 37–44.
- Painter P.R., 2005. Allometric scaling of the maximum metabolic rate of mammals: oxygen transport from the lungs to the heart is a limiting step // *Theor. Biol. Med. Model.* V. 2. <https://doi.org/10.1186/1742-4682-2-31>
- Powell F.L., Garcia N., 2000. Physiological effects of intermittent hypoxia // *High Alt. Med. Biol.* V. 1. № 2. P. 125–136.
- Rezende E.L., Bozinovic F., Garland T., Jr., 2004. Climatic adaptation and the evolution of basal and maximum rates of metabolism in rodents // *Evolution.* V. 58. № 6. P. 1361–1374.
- Rosenmann M., Morrison P.R., 1974. Maximum oxygen consumption and heat loss facilitation in small homeotherms by HeO₂ // *Am. J. Physiol.* V. 226. P. 490–495.
- Wade G.N., Schneider J.E., 1992. Metabolic fuels and reproduction in female mammals // *Neurosci. Biobehav. Rev.* V. 16. № 2. P. 235–272.
- Weiner J., Górecki A., 1981. Standard metabolic rate and thermoregulation of five species of Mongolian small mammals // *J. Comp. Physiol.* V. 145. № 1. P. 127–132.
- Zhao Z.J., Cao J., Meng X.L., Li Y.B., 2010. Seasonal variations in metabolism and thermoregulation in the striped hamster (*Cricetulus barabensis*) // *J. Therm. Biol.* V. 35. № 1. P. 52–57.

Variability of bioenergetic parameters in murid rodents of different ecological specialization

E. A. Novikov*, I. A. Vasiliev, P. A. Zadubrovsky, I. V. Zadubrovskaya,
L. L. Matskalo, E. V. Novikova, D. V. Petrovsky

Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS

Frunze str., 11, Novosibirsk, 630091 Russia

**E-mail: eug-nov5@yandex.ru*

The ability to adapt to extreme environmental conditions largely depends on the mobilization capabilities of the body, which are quantified in the maximum metabolic rate that the animal is able to achieve in stressful conditions. However, the ecological patterns of the variability of the maximum metabolic rate are still very poorly studied. The paper considers 12 species of small mammals inhabiting different regions of Central Asia and belonging to various ecological groups: field and pigmy mice, Dzungarian and Daurian hamsters, flat-head, Tuvan, northern, and Korean red-backed, narrow-skulled voles, steppe lemming, northern and Zaisan mole voles, in which the values of the standard, maximum metabolic rates, metabolic rate at 15 minutes of acute cold exposure, metabolic index and ability to maintain temperature homeostasis, have been estimated by the difference in body temperature before and after the cold test. The significant impact of environmental conditions on the values of metabolic and thermoregulatory parameters, which are closely interrelated, is shown. The species of open landscapes, which are active in winter and feed on high-calorie forage, demonstrated the highest cold-resistance. The least resistant to cold stress was northern mole vole, living in a relatively thermostable underground environment. At the same time, significant variability of bioenergetic characteristics within each of the ecological and phylogenetic clade was revealed.