

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Научная статья

УДК 599.363:591.541

doi: 10.17223/19988591/66/8

Физиологические показатели равнозубой бурозубки (*Sorex isodon*, Eulipotyphla) при непродолжительном пребывании в холодной воде

Сергей Викторович Киселев¹

¹ Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Россия,
kiselevmagadan@mail.ru

Аннотация. Физиологические показатели добытых в естественной среде мелких млекопитающих используются для оценки условий их обитания, анализа влияния на популяции всевозможных факторов, выявления механизмов адаптаций животных к этим факторам и в прочих целях. При этом для отлова животных, в особенности бурозубок, зачастую применяют ловушки-конусы с водой. Температура воды в таких ловушках характеризуется довольно низкими значениями. Даже относительно кратковременное пребывание животных в холодной воде может привести к изменению их физиологических параметров, что необходимо учитывать. Целью данного исследования была экспериментальная оценка таких изменений у бурозубок на примере *Sorex isodon*. Непродолжительное пребывание в холодной (4,5–9°C) воде привело к резкому падению концентрации гликогена в печени, увеличению уровня глюкозы в крови, изменению массы жировой ткани и некоторых органов животных. Полученные результаты, помимо прочего, проясняют некоторые особенности физиологической реакции бурозубок на острое холодовое воздействие. В частности, снижение массы их жировой ткани при холодовом стрессе было сравнительно быстрым. Высокая интенсивность жирового обмена, судя по всему, является важной адаптацией бурозубок к обитанию в условиях холодного климата.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, бурозубки, *Sorex isodon*, острый холодовой стресс, физиологические показатели

Источник финансирования: работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (темы № 123032000021-4 и 124050700005-0).

Для цитирования: Киселев С.В. Физиологические показатели равнозубой бурозубки (*Sorex isodon*, Eulipotyphla) при непродолжительном пребывании в холодной воде // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 66. С. 158–172. doi: 10.17223/19988591/66/8

Original article

doi: 10.17223/19988591/66/8

Physiological indices of the even-toothed shrew (*Sorex isodon*, Eulipotyphla) during short-term exposure to cold water

Sergey V. Kiselev¹

¹ Institute of the Biological Problems of the North, Far-East Branch of the Russian Academy of Science, Magadan, Russian Federation, kiselevmagadan@mail.ru

Summary. The physiological indices of small mammals caught in the natural environment are used to assess their living conditions, analyze the impact of various factors on populations, identify the mechanisms of animal adaptation to these factors, and for other purposes. At the same time, pitfall traps with water are often used to capture animals, especially shrews. The water temperature in such traps is characterized by rather low values. Even a relatively short stay of animals in cold water can lead to changes in their physiological parameters, which must be taken into account. The aim of this study was to evaluate such changes in shrews, on example of *Sorex isodon*. The variability of the physiological parameters of shrews during immersion in cold water is also of interest from the point of view of their physiology of thermoregulation. Shrews are among the smallest mammals, and therefore are characterized by high rates of heat loss. At the same time, these animals are active all year round and are widely distributed in the northern regions, where they are often exposed to acute cold exposure. The physiological mechanisms of adaptation of shrews to such conditions are still insufficiently studied.

The study was conducted in late July-August 2016 on immature young-of-the-year even-toothed shrews (*Sorex isodon* Turov, 1924). The capture of shrews was carried out in the vicinity of Magadan (Russia). Before the start of the experiment, the caught animals had been kept individually for 2 days in plastic containers (37x26x26 cm) at room temperature with the provision of water and food *ad libitum*. Control animals were decapitated under ether anesthesia after keeping. The experimental animals were placed in a container with water preliminarily cooled to 4.5-9°C (6.5°C on average). After the swimming intensity of the shrews significantly decreased, they were also subjected to anesthesia and decapitation. The experimental group consisted of 22, and the control group consisted of 21 animals. The following physiological indices were determined in the shrews: blood glucose level, glycogen and lipid content in the liver, mass of internal organs and fat reserves, and the number of bone marrow cells in the femur. For statistical analyses, the Mann-Whitney U-test was used.

The average swimming time of *S. isodon* in the experiment was 5.8 minutes. A relatively short immersion in cold water led to a significant change in the values of some physiological parameters in *S. isodon*. The indices of energy metabolism showed greatest differences between the control and experimental groups of animals. The level of blood glucose in *S. isodon* in the test group was significantly higher (See Fig. 1). On the contrary, the liver glycogen content in shrews sharply decreased after the experimental treatment. The level of this carbohydrate in the experimental group was 80% less than in the control. Acute cold exposure also provoked a fairly rapid change in the mass of fat reserves in *S. isodon*. The absolute and relative mass of the interscapular adipose tissue of *S. isodon* decreased by 11.9% and 10.7%, respectively, and that of the inguinal adipose tissue, by 20.9% and 18.8%, respectively (See Table 1). Differences in the mass of some shrew organs were also significant. The absolute and relative weight of the spleen was higher in the experimental animals. After exposure to cold water, *S. isodon* also had a higher relative heart mass than controls, although the differences in the absolute mass of this organ were insignificant. On the contrary, the absolute mass of shrew kidneys decreased after immersion in cold water. All other physiological

indices showed no significant differences between the groups of control and experimental *S. isodon*.

Thus, a relatively short stay of shrews in cold water provokes a significant change in the mass of their adipose tissue and some organs. High demand for glucose during acute cold stress leads to rapid depletion of liver glycogen. The rate of reduction of fat reserves in shrews under cold exposure is also quite high and exceeds that of most other mammals. It is known that in regions characterized by severe climatic conditions, the rate of reserve fat mobilization is of great importance for the survival of small mammals. The ability to quickly store and spend fat reserves, therefore, seems to be an important adaptation of shrews to living in cold climates.

The article contains 1 Figure, 1 Table, 41 References.

Keywords: small mammals, shrews, *Sorex isodon*, acute cold stress, physiological indices

Funding: The research was carried out within the state assignment of Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (№ 123032000021-4 and № 124050700005-0).

For citation: Kiselev SV. Physiological indices of the even-toothed shrew (*Sorex Isodon*, Eulipotyphla) during short-term exposure to cold water. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = Tomsk State University Journal of Biology. 2024;66:158-172. doi: 10.17223/19988591/66/8

Введение

Физиологические показатели добытых в естественной среде мелких млекопитающих, включая бурозубок, используются для оценки условий их обитания, анализа влияния на популяции всевозможных факторов, выявления механизмов адаптаций животных к этим факторам и в прочих целях (например, [1–6]). Для отлова мелких млекопитающих обычно применяют ловушки с приманкой (живоловки и давилки) или врытые в уровень с поверхностью почвы открытые емкости (обычно конусы, реже цилиндры), в которые животные попадают случайно при перемещении по земной поверхности. Выбор типа ловушек осуществляется в зависимости от целей исследования. Важным аспектом при подборе ловушек также является привлекательность для животных приманки. Многие виды бурозубок, например, на приманку реагируют плохо, и отлов конусами является наиболее эффективным методом их сбора [7–9]. При этом для ускорения гибели зверьков в конусы обычно наливают воду, температура которой, по крайней мере в регионах с холодным климатом, характеризуется довольно низкими значениями. Так, например, по нашим данным, на Крайнем Северо-Востоке Азии (в лесных биотопах) температура воды в конусах даже в самые теплые летние месяцы, как правило, не превышает 10°C. Несмотря на то, что время жизни бурозубок при нахождении в столь холодной воде составляет менее 10 мин [3, 10] (цит. по: [11]), этого может быть достаточно для изменения ряда их физиологических параметров. С целью оценки влияния этого фактора на некоторые физиологические показатели бурозубок и было спланировано данное исследование.

Изменчивость физиологических показателей бурозубок при иммерсии в холодной воде представляет интерес и с точки зрения их физиологии терморегуляции. Землеройки-бурозубки являются одними из самых мелких млекопитающих, в связи с чем характеризуются большими относительными

теплопотерями. Они обладают крайне высоким уровнем метаболизма и вынуждены часто и много питаться [12, 13]. В то же время эти животные широко распространены в регионах, характеризующихся холодной продолжительной зимой и большими перепадами температуры среды в течение суток. Из-за круглогодичной активности и необходимости постоянного поиска пищи бурозубки нередко подвергаются острому холодовому воздействию. Во время расселения бурозубки достаточно часто форсируют холодные водные преграды, в том числе озера и реки [11, 14, 15]. Механизмы, способствующие поддержанию их жизнедеятельности в подобных условиях, все еще недостаточно ясны и требуют всесторонних исследований. К настоящему моменту имеется множество данных по сезонным адаптивным изменениям различных физиологических показателей бурозубок, однако изменчивость таких показателей при остром холодовом стрессе практически не изучалась.

Таким образом, целью данного исследования является экспериментальная оценка влияния отлова конусами с водой на физиологические показатели бурозубок (на примере *S. isodon*), а также выявление физиологических изменений, происходящих в их организме при остром холодовом воздействии.

Материалы и методы

Исследование выполнено в конце июля – августе 2016 г. на неполовозрелых сеголетках равнозубой бурозубки (*Sorex isodon* Turov). Отлов бурозубок осуществлялся в окрестностях г. Магадан при помощи цилиндров, снабженных кормом и гнездовым материалом. Пойманных животных до начала проведения эксперимента в течение 2 суток передерживали индивидуально в пластиковых контейнерах (37×26×26 см) при комнатной температуре (20–22°C) с предоставлением воды и корма *ad libitum*. Подробное описание процедур отлова и содержания бурозубок в неволе приводилось ранее [16]. В качестве корма для животных в данной работе использовались куриный фарш, а также беспозвоночные, собранные в местах обитания землероек при помощи ловушек Барбера. Все процедуры, выполненные в исследованиях с участием животных, соответствовали этическим стандартам, утвержденным правовыми актами РФ, принципами Базельской декларации.

Контрольных животных (21 экз.) после передержки в неволе взвешивали на весах с точностью до 0,1 г и декапитировали под эфирным наркозом. Экспериментальных животных (22 экз.) также взвешивали и вручную помещали в пластиковые емкости (высота – 30 см, диаметр – 25 см) с предварительно охлажденной до 4,5–9°C (в среднем – 6,5°C) водой, где они однократно подвергались свободному плаванию. В каждой емкости с водой на протяжении всего эксперимента находилось лишь одно животное. После того как интенсивность плавания бурозубок существенно снижалась (животные практически переставали работать конечностями, но оставались на поверхности воды, приподняв нос для дыхания), их также подвергали наркозу и декапитации. Кровь от животных собиралась в чашки Петри. У первых 6 опытных особей в конце эксперимента массу тела измеряли по-

вторно. При этом животных предварительно тщательно протирали салфетками для удаления влаги. К массе тушки прибавляли массу полученной крови. Так как масса тела до и после проведения эксперимента не отличалась, в дальнейшем оценку этого показателя проводили только перед погружением бурозубок в воду. Эксперименты были выполнены в светлое время суток между 12.00 и 16.00.

У бурозубок определяли следующие физиологические показатели: уровень глюкозы в крови, содержание гликогена и липидов в печени, массу внутренних органов и жировых резервов, а также количество клеток костного мозга в бедренной кости. Паховую (с одной стороны), межлопаточную жировую ткань и органы животных взвешивали на аналитических весах «WAGA Torsylna-WT, Techniprot» (Польша) с точностью до 1 мг. Относительную массу (индекс) тканей и органов выражали в мг/г тела (%). Определение процентного содержания воды в органах (во всех, за исключением печени, которая использовалась для анализов на содержание гликогена и липидов) проводили после их высушивания до постоянного веса.

Концентрацию глюкозы крови определяли, используя автоматизированный глюкометр «Accu-Chek Performa Nano, Roche Diagnostics» (Швейцария) и тест-полоски (Accu-Chek Performa) к данному прибору. Тест-полоску, находившуюся в глюкометре, опускали в чашку Петри с цельной кровью, после чего производился автоматический подсчет результатов. Гликоген осаждали этанолом после обработки предварительно взвешенной части печени 30% КОН и гидролизовали до глюкозы в 2 N H₂SO₄ [17]. Количество глюкозы в гидролизате выявляли ортотолуидиновым методом [18]. Содержание гликогена в печени выражали в мг глюкозы на 1 г сырой массы органа. Общие липиды экстрагировали из другой части печени смесью этанола и диэтилового эфира (3:1) в течение 48 ч и оценивали турбидиметрическим методом [19]. Подсчет общего количества клеток костного мозга в бедренной кости осуществляли при помощи камеры Горяева [20].

Статистическая обработка данных выполнена в Statistica 10.0 (StatSoft, Inc.). Достоверность различий по физиологическим показателям между контрольной и экспериментальной группами животных определяли, используя непараметрический критерий Манна–Уитни для двух независимых выборок. Так как достоверных половых различий по исследуемым показателям у сеголеток бурозубок выявлено не было, данные по самцам и самкам объединяли для анализа. Оценка связи между температурой воды и временем плавания бурозубок проводили с помощью рангового коэффициента корреляции Спирмена (R_s). Все данные представлены как средние и ошибки средних.

Результаты исследования

Среднее время плавания *S. isodon* в эксперименте составило 5,8 мин (от 3,1 до 9,8 мин). Значимой связи этого параметра с температурой воды установлено не было (R_s = -0,1; p > 0,05). Иммерсия в холодной воде привела к достоверному увеличению уровня глюкозы в крови *S. isodon* (Z = 2,0;

$p < 0,05$) (рис. 1). Содержание гликогена в печени бурозубок после экспериментального воздействия, напротив, резко сократилось. Уровень этого углевода у животных в опытной группе был на 80% меньше, чем у таковых в контроле ($Z = 2,9$; $p < 0,01$). Острое холодовое воздействие также спровоцировало снижение массы жировых резервов *S. isodon* (абсолютная и относительная масса паховой жировой ткани: соответственно $Z = 2,8$; $p < 0,01$ и $Z = 2,7$; $p < 0,01$; межлопаточной жировой ткани: соответственно $Z = 2,1$; $p < 0,05$ и $Z = 2,0$; $p < 0,05$) (таблица).

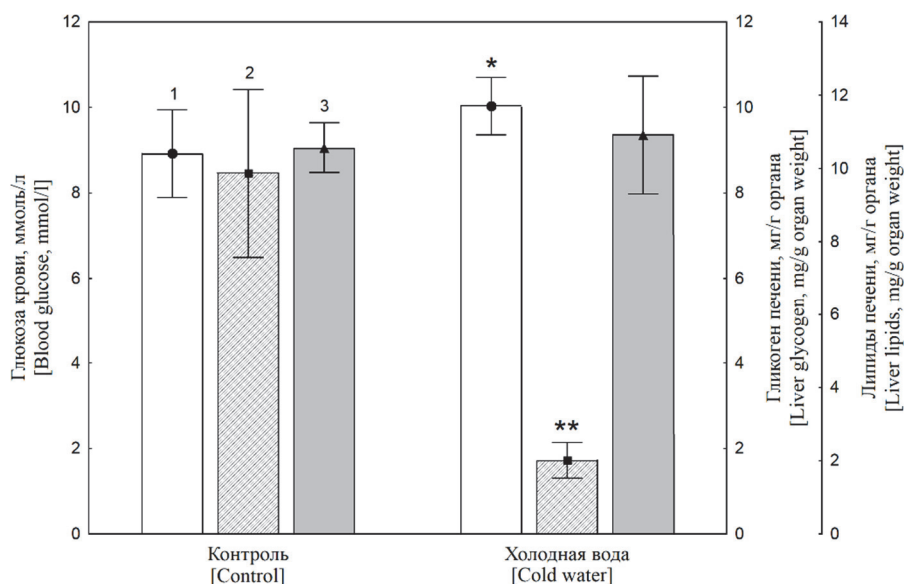


Рис. 1. Содержание глюкозы в крови (1), гликогена (2) и липидов (3) в печени у *Sorex isodon* в контроле и после пребывания в холодной воде: *, ** – уровень статистической значимости различий по отношению к контролю согласно критерию Манна–Уитни (* – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$). Данные представлены как средние и ошибки средних [Fig. 1. Contents of blood glucose (1), glycogen (2) and lipids (3) in the liver of *Sorex isodon* in control and after exposure to cold water: *, ** - level of statistical significance of differences in relation to control according to the Mann-Whitney test (* - $p < 0.05$, ** - $p < 0.01$).

Data are presented as means and SEM

Физиологические показатели *Sorex isodon* в контрольной и экспериментальной группах
[Physiological indices of *Sorex isodon* in the control and experimental groups]

Показатель [Index]	Контрольная группа [Control group]	Экспериментальная группа [Experimental group]
Масса тела, г [Body mass, g]	8,7 ± 0,13	8,5 ± 0,12
Паховая жировая ткань: [Inguinal adipose tissue:]		
масса, мг [mass, mg]	41,7 ± 2,09	33,0 ± 1,75**
индекс, ‰ [relative mass, ‰]	4,8 ± 0,26	3,9 ± 0,19**

Показатель [Index]	Контрольная группа [Control group]	Экспериментальная группа [Experimental group]
Межлопаточная жировая ткань: [Interscapular adipose tissue:]		
масса, мг [mass, mg]	265,6 ± 9,81	233,9 ± 9,43*
индекс, ‰ [relative mass, ‰]	30,8 ± 1,18	27,5 ± 1,00*
Печень: [Liver]		
масса, мг [mass, mg]	517,3 ± 15,17	530,3 ± 15,38
индекс, ‰ [relative mass, ‰]	59,7 ± 1,43	62,4 ± 1,28
Сердце: [Heart:]		
масса, мг [mass, mg]	91,8 ± 1,74	98,9 ± 3,02
индекс, ‰ [relative mass, ‰]	10,6 ± 0,21	11,7 ± 0,36*
содержание воды, % [water content, %]	72,2 ± 0,19	73,9 ± 0,72*
Почки: [Kidneys:]		
масса, мг [mass, mg]	118,4 ± 1,84	112,0 ± 1,67*
индекс, ‰ [relative mass, ‰]	13,8 ± 0,20	13,2 ± 0,19
содержание воды, % [water content, %]	72,0 ± 0,33	72,3 ± 0,46
Селезенка: [Spleen:]		
масса, мг [mass, mg]	63,1 ± 7,28	78,1 ± 6,65*
индекс, ‰ [relative mass, ‰]	7,3 ± 0,77	9,1 ± 0,73*
содержание воды, % [water content, %]	76,1 ± 0,56	74,7 ± 0,29*
Большой лимфоидный орган: [Pancreas of Aselli:]		
масса, мг [mass, mg]	72,4 ± 1,80	68,2 ± 2,57
индекс, ‰ [relative mass, ‰]	8,4 ± 0,20	8,0 ± 0,24
содержание воды, % [water content, %]	78,6 ± 0,27	77,8 ± 0,34
Тимус: [Thymus:]		
масса, мг [mass, mg]	15,1 ± 2,27	13,3 ± 1,24
индекс, ‰ [relative mass, ‰]	1,8 ± 0,27	1,6 ± 0,15
содержание воды, % [water content, %]	77,4 ± 0,99	78,5 ± 0,75
Клеточность костномозговой ткани, клеток бедра/г тела × 10 ⁵ [Bone marrow cellularity, cells per femur/g of body × 10 ⁵]	6,7 ± 0,43	6,1 ± 0,32

Примечание. Данные представлены как средние и ошибки средних. *, ** – уровень статистической значимости различий по отношению к контрольной группе согласно критерию Манна–Уитни (* – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$).

[Note. Data are presented as means and SEM. *, ** - level of statistical significance of differences in relation to control group according to the Mann-Whitney test (* - $p < 0,05$, ** - $p < 0,01$)].

Экспериментальное воздействие привело к достоверному изменению массы некоторых органов бурозубок (см. таблицу). После пребывания в холодной воде зверьки имели большую относительную массу сердца, чем в контроле ($Z = 2,1$; $p < 0,05$). Процентное содержание воды в этом органе было также значимо выше у экспериментальных животных ($Z = 1,2$; $p < 0,05$). Различия по абсолютной массе сердца оказались незначительными ($Z = 1,7$;

$p = 0,10$). Абсолютная и относительная масса селезенки была выше у подвергшихся экспериментальному воздействию бурозубок ($Z = 2,1$; $p < 0,05$ как для абсолютной, так и для относительной массы). Процентное содержание воды в селезенке, в отличие от такового в сердце, у животных в экспериментальной группе было значимо меньше ($Z = 2,3$; $p < 0,05$). Абсолютная масса почек *S. isodon* после пребывания в холодной воде существенно снизилась ($Z = 2,5$; $p < 0,05$). Относительная масса почек у опытных бурозубок также была меньше по сравнению с контролем, но эти различия были недостоверны ($Z = 1,8$; $p = 0,08$). Статистически значимых различий по всем остальным физиологическим показателям между контрольными и экспериментальными животными выявлено не было.

Обсуждение результатов исследования

Пребывание в холодной воде привело к достоверному изменению значений некоторых физиологических показателей *S. isodon*. Помимо собственно температурных условий, определенное влияние на исследуемые показатели могла оказывать физическая активность зверьков. И все же, принимая во внимание относительно короткую продолжительность эксперимента, предполагается, что основное воздействие на физиологические параметры бурозубок оказывал холодовой стресс. Наибольшие различия между контрольной и экспериментальной группами животных проявили показатели энергетического обмена. Уровень глюкозы крови у *S. isodon* в экспериментальной группе был достоверно выше. Как известно, развитию гипергликемии у животных в начальный период острого стресса, в том числе холодowego, способствует быстрое расщепление гликогена печени под влиянием ряда гормонов, главным образом, адреналина [21–24]. Содержание гликогена в печени у *S. isodon* после экспериментального воздействия было в 5 раз ниже, чем в контроле. Истощение печеночного гликогена у зверьков после погружения в холодную воду, таким образом, происходит очень быстро, и пойманные при помощи конусов бурозубки имеют лишь остаточные количества этого углевода.

Острое холодовое воздействие привело к существенному снижению массы жировых резервов *S. isodon*. Землеройки-бурозубки обладают высоким уровнем жирового обмена [25]. Относительно быстрое расходование жировых запасов у представителей рода *Sorex*, включая *S. isodon*, наблюдалось и при голодании [2, 7, 16, 25]. Обильное питание бурозубок при неограниченном доступе к пище, напротив, приводит к быстрому депонированию больших количеств жировых отложений [2, 7, 16]. Скорость снижения массы жировой ткани у *S. isodon* при нахождении в холодной воде оказалась более высокой, чем при голодании. Менее чем за 10 мин экспериментального воздействия абсолютная и относительная масса межлопаточной жировой *S. isodon* снизилась соответственно на 11,9 и 10,7%, паховой жировой ткани – соответственно на 20,9 и 18,8%. Данная особенность, по всей видимости, связана с интенсификацией метаболических процессов во время холодowego стресса и некоторыми особенностями жировой ткани бурозубок.

Так же, как и у других мелких млекопитающих, воздействие низких температур на организм бурозубок приводит к увеличению уровня их метаболизма и теплопродукции [12, 26–28]. При этом, как отмечалось на примере *Sorex araneus* и *Sorex minutus*, согласно гистологической структуре, практически вся жировая ткань бурозубок является бурой [29]. И хотя предполагалось [16], что помимо собственно бурых жировых клеток значительную часть этой ткани у бурозубок могут представлять бежевые адипоциты, оба этих типа клеток принимают активное участие в несократительном термогенезе [30, 31]. Увеличение теплопродукции в ответ на воздействие низких температур, таким образом, может значительно ускорить темп выработки жировых отложений у этих животных. Сочетание острого холодового воздействия и голодания приводит к особенно быстрой редукции жировой ткани бурозубок. Так, например, отмечалось, что при попадании в конус без воды бурозубки погибают в течение часа, жировые отложения к этому времени у них уже практически отсутствуют [2, 7]. Известно, что в регионах, характеризующихся суровыми климатическими условиями и частыми большими перепадами температур среды в течение суток, скорость мобилизации резервного жира имеет большое значение для выживаемости мелких млекопитающих [32]. Способность к быстрому запасанию и расходованию жировых запасов, таким образом, судя по всему, является важной адаптацией бурозубок к обитанию в условиях холодного климата. Для выявления механизмов, лежащих в основе столь высокой изменчивости жировых резервов бурозубок под влиянием кормовых и температурных условий, требуются специальные исследования. Интересно, что на основе оценки уровня ГДФ-связывания митохондриями бурой жировой ткани у *Sorex vagrans* был сделан вывод о сравнительно невысокой ее термогенной способности [26].

Масса некоторых органов *S. isodon* после иммерсии в холодной воде достоверно отличалась от таковой в контроле. Известно, что длительное пребывание мелких млекопитающих в условиях низких температур среды провоцирует гипертрофию и соответствующее увеличение массы ряда органов [32–35]. Относительно короткое время эксперимента, однако, предполагает, что наблюдаемые различия в массе органов у *S. isodon* были связаны с другими причинами. Выявленные изменения в определенной мере могли быть следствием влияния холодового стресса на гемодинамику организма животных. Острое охлаждение организма приводит к различным сдвигам в функционировании сердечно-сосудистой системы, включая перераспределение кровотока от поверхностных тканей к внутренним органам и жировой ткани, повышение кровяного давления и рабочей нагрузки сердца и др. [24, 35, 36]. Эти изменения, помимо прочего, направлены на снижение теплопотерь и активацию термогенеза. Наряду с большей относительной массой сердца экспериментальные *S. isodon* характеризовались достоверно большим процентным содержанием воды в этом органе. Это может указывать на повышение содержания крови в сердце животных. Схожая особенность наблюдалась ранее и у другого вида бурозубок – *Sorex caecutiens*. Пойманные при помощи конусов с водой особи этого вида имели достоверно боль-

шую абсолютную и относительную сердечную массу по сравнению с животными, пойманными при помощи давилок [37]. Как отмечалось автором этого исследования, сердце погибших в конусах бурозубок характеризовалось большим наполнением кровью. Содержание воды в сердечной мышце у них также было значительно выше даже после удаления крови из камер этого органа. Приток крови к почкам при остром переохлаждении может, напротив, снижаться [38, 39], у крыс в начальный период гипотермии отмечалась резкая ишемия почек [40] (цит. по: [24]). Возможно, с подобными особенностями и было связано снижение почечной массы у *S. isodon* после экспериментального воздействия.

Экспериментальные животные характеризовались значимо большей абсолютной и относительной массой селезенки. Для выяснения причин этих различий необходимы специальные исследования, однако достоверно меньшее содержание воды в селезенке у *S. isodon* после экспериментального воздействия свидетельствует, что увеличение ее массы происходило не за счет простого наполнения кровью. Скорее это было связано с повышением содержания в селезенке определенных кровяных клеток в результате, например, увеличения ее фильтрационной функции, активации гемолиза / гемопоэза и т.д. В целом селезенка бурозубок по составу, морфологии и функционально схожа с таковой у других млекопитающих, но ее гемопоэтическая функция сохраняется на протяжении всей жизни [41].

Масса печени у экспериментальных *S. isodon* также имела тенденцию к более высоким значениям по сравнению с контролем, однако различия были недостоверны. В то же время у отловленных при помощи конусов с водой *S. caecutiens* относительная масса этого органа была значимо больше, чем у таковых, отловленных при помощи давилок [37]. Изменчивость массы печени у добытых в естественной среде мелких млекопитающих, в том числе у бурозубок, обычно связывают с динамикой содержания в ней резервных энергетических веществ, в особенности гликогена [1, 32]. Тенденция к увеличению массы печени на фоне резкого снижения концентрации гликогена у *S. isodon* после пребывания в холодной воде свидетельствует, что, по крайней мере у пойманных конусами животных, масса данного органа показателем уровня энергетических запасов служить не может.

Заключение

Таким образом, выявлен ряд особенностей, которые необходимо учитывать при выполнении работ, связанных с оценкой физиологических показателей добытых конусами животных. Относительно непродолжительное пребывание бурозубок в холодной воде провоцирует достоверное изменение массы их жировой ткани и некоторых органов. Высокая потребность организма в глюкозе при остром холодном стрессе приводит к быстрому истощению печеночного гликогена. Пойманные при помощи конусов с водой животные имеют лишь остаточные количества этого углевода.

Темп выработки жировых резервов бурозубок при холодном воздействии также достаточно высок и превышает таковой у большинства других

млекопитающих. Как известно, в регионах, характеризующихся суровыми климатическими условиями, скорость мобилизации резервного жира имеет большое значение для выживаемости зверьков. Способность к быстрому запасанию и расходованию жировых запасов, таким образом, судя по всему, является важной адаптацией бурозубок к обитанию в условиях холодного климата.

Список источников

1. Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Эколого-морфологические и физиологические аспекты. Л. : Наука, 1985. 318 с.
2. Докучаев Н.Е. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. М. : Наука, 1990. 160 с.
3. Киселев С.В., Лазуткин А.Н., Ямборко А.В. Некоторые физиолого-биохимические показатели сеголеток средней (*Sorex caecutiens* Laxmann) и равнозубой (*Sorex isodon* Turov) бурозубок при разной плотности популяции // Известия РАН. Серия биологическая. 2013. № 4. С. 485–494. doi: 10.7868/S000233291304005X
4. Орехова Н.А. Биохимический анализ печени лесных мышей (*Apodemus uralensis*), отловленных в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2014. № 2 (26). С. 161–171.
5. Nieminen P., Huitu O., Henttonen H., Finnälä M.A.J., Voutilainen L., Itämiä J., Kärjä V., Saarela S., Halonen T., Aho J., Mustonen A.-M. Physiological condition of bank voles (*Myodes glareolus*) during the increase and decline phases of the population cycle // Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology. 2015. Vol. 187. PP. 141–149. doi: 10.1016/j.cbpa.2015.05.007
6. Киселев С.В. Межгодовая изменчивость энергетических резервов средней бурозубки (*Sorex caecutiens*) на северном побережье Охотского моря // Известия РАН. Серия биологическая. 2022. № 2. С. 208–218. doi: 10.31857/S1026347022020123
7. Докучаев Н.Е. Реакция землероек-бурозубок на приманку и ее связь с содержанием бурого жира // Экология. 1980. № 1. С. 102–105.
8. Шефтель Б.И. Методы учета численности мелких млекопитающих // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2018. Т. 3, № 3. С. 1–21. doi: 10.21685/2500-0578-2018-3-2-4
9. Бобрецов А.В. Методы учета численности мелких млекопитающих: их особенности и эффективность // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П.Г. Смидовича. 2021. № 28. С. 58–73.
10. Сергеев В.Е. Воздействие весенне-летних разливов на землероек в пойме р. Оби // Сукцессии животного населения в биоценозах поймы реки Оби. Новосибирск : Наука, 1981. С. 125–146.
11. Калинин А.А. Преодоление водных преград мелкими млекопитающими лесной зоны (количественные характеристики) // Зоологический журнал. 2022. Т. 101, № 4. С. 461–470. doi: 10.31857/S0044513422020040
12. Taylor J.R.E. Evolution of energetic strategies in shrews // Evolution of shrews. Białowieża : Mammal Res. Inst. PAS, 1998. PP. 309–346.
13. Shchipanov N.A., Zima J., Churchfield S. Introducing the Common Shrew // Shrews, Chromosomes and Speciation (Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Bio) / eds. by J. Searle, P. Polly, J. Zima. Cambridge : Cambridge University Press, 2019. PP. 19–67. doi: 10.1017/9780511895531.003
14. Hanski I., Peltonen A., Kaski L. Natal Dispersal and Social Dominance in the Common Shrew *Sorex araneus* // Oikos. 1991. Vol. 62, № 1. PP. 48–58. doi: 10.2307/3545445
15. Mukhacheva S., Tolkachev O. Long-distance dispersal of two species of shrews (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1788 and *Sorex minutus* Linnaeus, 1766) // Mammalia. 2022. Vol. 86, № 6. PP. 591–595. doi: 10.1515/mammalia-2021-0188

16. Киселев С.В. Физиологический ответ равнозубой бурозубки (*Sorex isodon*) на голодание и возобновление питания // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2017. Т. 53, № 4. С. 288–294.
17. Davidson M.B., Berliner J.A. Acute effects of insulin on carbohydrate metabolism in rat liver slices: independence from glucagon // American journal of physiology. 1974. Vol. 227, № 1. PP. 79–87. doi: 10.1152/ajplegacy.1974.227.1.79
18. Tarnoky K., Nagy S. Spectrophotometric determination of glycogen with o-toluidine // Clinica chimica acta. 1963. Vol. 8. PP. 627–628. doi: 10.1016/0009-8981(63)90116-5
19. Canal J., Delattre J., Girard M.L. Acquisitions nouvelles dans le dosage des lipides totaux du sérum: description d'une méthode néphélométrique // Annales de biologie clinique. 1972. Vol. 30. PP. 325–332.
20. Горизонтов П.Д., Белоусова О.И., Федотова М.И. Стресс и система крови. М. : Медицина, 1983. 240 с.
21. Хочачка П. Промежуточный обмен: сравнительные аспекты // Сравнительная физиология животных / под ред. Л. Проссера. М. : Мир, 1977. Т. 1. С. 430–535.
22. Слоним А.Д. Адаптация к холоду и высоким широтам // Экологическая физиология животных. Ч. 3: Физиология животных в различных физико-географических зонах. Л. : Наука, 1982. С. 67–80.
23. Панин Л.Е. Биохимические механизмы стресса. Новосибирск : Наука, 1983. 232 с.
24. Майстрах Е.В. Физиология острого охлаждения организма // Физиология терморегуляции (Руководство по физиологии). Л. : Наука, 1984. С. 181–222.
25. Keicher L., O'Mara M.T., Voigt C.C., Dechmann D.K.N. Stable carbon isotopes in breath reveal fast metabolic incorporation rates and seasonally variable but rapid fat turnover in the common shrew (*Sorex araneus*) // Journal of experimental biology. 2017. Vol. 220 (Pt 15). PP. 2834–2841. doi: 10.1242/jeb.159947
26. Tomasi T.E., Hamilton J.S., Horwitz B.A. Thermogenic capacity in shrews // Journal of thermal biology. 1987. Vol. 12, № 2. PP. 143–147. doi: 10.1016/0306-4565(87)90054-4
27. Sparti A. Comparative temperature regulation of African and European shrews // Comparative biochemistry and physiology part A: Physiology. 1990. Vol. 97A, № 3. PP. 391–397. doi: 10.1016/0300-9629(90)90629-7
28. Ochocińska D., Taylor J.R.E. Living at the Physiological limits: field and maximum metabolic rates of the common shrew (*Sorex araneus*) // Physiological and biochemical zoology. 2005. Vol. 78, № 5. PP. 808–818. doi: 10.1086/431190
29. Hyvärinen H. Brown fat and the wintering of shrews // Advances in the biology of shrews / eds by J.F. Merritt, G.L. Kirkland Jr., R.K. Rose. Carnegie : Mus. Nat. Hist. Spec. publ., 1994. Vol. 18. PP. 259–266.
30. Елсукова Е.И., Медведев Л.Н. Новый тип термогенных адипоцитов: происхождение, свойства, функции // В мире научных открытий. 2016. Т. 80, № 8. С. 97–127.
31. Ikeda K., Maretich P., Kajimura S. The common and distinct features of brown and beige adipocytes // Trends in endocrinology and metabolism. 2018. Vol. 29, № 3. PP. 191–200. doi: 10.1016/j.tem.2018.01.001
32. Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных // Тр. Ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР. Свердловск, 1968. Вып. 58. 387 с.
33. Konarzewski M., Diamond J. Peak sustained metabolic rate and its individual variation in cold-stressed mice // Physiological zoology. 1994. Vol. 67, № 5. PP. 1186–1212. doi: 10.1086/physzool.67.5.30163889
34. Cichoń M., Chadzińska M., Książek A., Konarzewski M. Delayed effects of cold stress on immune response in laboratory mice // Proceedings of the Royal Society of London. Series B. 2002. Vol. 269, № 1499. PP. 1493–1497. doi: 10.1098/rspb.2002.2054
35. Sun Z. Cardiovascular responses to cold exposure // Frontiers in bioscience (Elite ed). 2010. Vol. 2, № 2. PP. 495–503. doi: 10.2741/E108

36. Adán C., Ardévol A., Remesar X., Alemany M., Fernández-López J.A. Effect of cold-exposure on rat organ blood flows // Archives internationales de physiologie, de biochimie et de biophysique. 1994. Vol. 102, № 1. PP. 55–59. doi: 10.3109/13813459408996106
37. Докучаев Н.Е. Различия весовых и размерных показателей у бурозубок (Soricidae), отловленных разными способами // Экология. 1979. № 5. С. 83–85.
38. Withey W.R., Chapman B.J., Munday K.A. Cause of the reduction in renal blood flow in the hypothermic (27°C) dog // Resuscitation. 1974. Vol. 3, № 4. PP. 265–271. doi: 10.1016/0300-9572(74)90016-1
39. Broman M., Källskog Ö. The effects of hypothermia on renal function and haemodynamics in the rat // Acta physiologica Scandinavica. 1995. Vol. 153, № 2. PP. 179–184. doi: 10.1111/j.1748-1716.1995.tb09849.x
40. Бернштейн В.А. Патологическая физиология // Общее охлаждение организма. Л. : Медицина, 1977. С. 38–78.
41. Bray D.P., Bennett M., Stockley P., Hurst J.L., Kipar A. Composition and function of haemolymphatic tissues in the European Common Shrew // PLoS ONE. 2008. Vol. 3, № 10. PP. e3413. doi: 10.1371/journal.pone.0003413

References

1. Ivanter EV, Ivanter TV, Tumanov IL. Adaptivnye osobennosti melkikh mlekopitayushchikh: Ekologo-morfologicheskie i fiziologicheskie aspekty [Adaptive features of small mammals: Ecological, morphological and physiological aspects]. Leningrad: Nauka; 1985. 318 p. In Russian
2. Dokuchaev NE. Ekologiya burozubok Severo-Vostochnoy Azii [Ecology of shrews in Northeast Asia]. Moscow: Nauka; 1990. 160 p. In Russian
3. Kiselev SV, Lazutkin AN, and Yamborko AV. Some physiological and biochemical parameters of underyearling Laxmann's shrews (*Sorex caecutiens* Laxmann) and even-toothed shrews (*Sorex isodon* Turov) under different population densities. *Biology bulletin*. 2014;41(1):71-79. doi: 10.1134/S1062359013040055
4. Orekhova N.A. Biokhimicheskiy analiz pecheni lesnykh myshey (*Apodemus uralensis*), otlovlennykh v zone Vostochno-Ural'skogo radioaktivnogo sleda [Biochemical analysis of liver in small wood mouse (*Apodemus uralensis*), trapped within the East-Urals radioactive trace]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*. 2014;2(26):161-171. In Russian
5. Nieminen P, Huitu O, Henttonen H, Finnilä MAJ, Voutilainen L, Itämiä J, Kärjä V, Saarela S, Halonen T, Aho J, Mustonen A-M. Physiological condition of bank voles (*Myodes glareolus*) during the increase and decline phases of the population cycle. *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology*. 2015;187:141-149. doi: 10.1016/j.cbpa.2015.05.007
6. Kiselev SV. Interannual variability in the energy reserves of Laxmann's shrew (*Sorex caecutiens*) on the northern coast of the Sea of Okhotsk. *Biology bulletin*. 2022;49(2):107-116. doi: 10.1134/S1062359022020121
7. Dokuchaev NE. Reaktsiya zemleroek-burozubok na primanku i ee svyaz' s sodержaniem burogo zhira [Reaction of shrews to bait and its relationship with brown fat content]. *Ekologiya*. 1980;1:102-105. In Russian
8. Sheftel' BI. Metody ucheta chislennosti melkikh mlekopitayushchikh [Methods for estimating the abundance of small mammals]. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2018;3(3):1-21. In Russian
9. Bobretsov AV. Metody ucheta chislennosti melkikh mlekopitayushchikh: ikh osobennosti i effektivnost' [Methods for counting the number of small mammals: their features and effectiveness]. *Trudy Mordovskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika im. P.G. Smidovicha*. 2021. 28:58-73. In Russian
10. Sergeev VE. Vozdeystvie vesenne-letnikh razlivov na zemleroek v poyme r. Obi [Impact of spring-summer floods on shrews in the Ob River floodplain]. In: *Suktsessii zhivotnogo naseleniya v biotsenozakh poymy reki Obi*. Novosibirsk: Nauka; 1981. pp. 125-146. In Russian

11. Kalinin AA. Preodolenie vodnykh pregrad melkimi mlekopitayushchimi lesnoy zony (kolichestvennye kharakteristiki) [Traversing water barriers by small mammals in the forest zone: quantitative characteristics]. *Zoologicheskii zhurnal*. 2022;101(4):461-470. In Russian
12. Taylor JRE. Evolution of energetic strategies in shrews. In: *Evolution of shrews*. Białowieża: Mammal Res. Inst. PAS; 1998. pp. 309-346.
13. Shchipanov NA, Zima J, Churchfield S. Introducing the Common Shrew. In: *Shrews, Chromosomes and Speciation (Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Bio)*. Searle J, Polly P, & Zima J, editors. Cambridge: Cambridge University Press; 2019. pp. 19-67. doi: 10.1017/9780511895531.003
14. Hanski I, Peltonen A, Kaski L. Natal Dispersal and Social Dominance in the Common Shrew *Sorex araneus*. *Oikos*. 1991;62(1):48-58. doi: 10.2307/3545445
15. Mukhacheva S, Tolkachev O. Long-distance dispersal of two species of shrews (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1788 and *Sorex minutus* Linnaeus, 1766). *Mammalia*. 2022;86(6):591-595. doi: 10.1515/mammalia-2021-0188
16. Kiselev SV. Physiological response in the even-toothed shrew *Sorex isodon* to fasting and refeeding. *Journal of evolutionary biochemistry and physiology*. 2017;53(4):324-330. doi: 10.1134/S0022093017040093
17. Davidson MB, Berliner JA. Acute effects of insulin on carbohydrate metabolism in rat liver slices: independence from glucagon. *American journal of physiology*. 1974;227(1):79-87. doi: 10.1152/ajplegacy.1974.227.1.79
18. Tarnoky K, Nagy S. Spectrophotometric determination of glycogen with o-toluidine. *Clinica chimica acta*. 1963;8:627-628. doi: 10.1016/0009-8981(63)90116-5
19. Canal J, Delattre J, Girard ML. Acquisitions nouvelles dans le dosage des lipides totaux du sérum: description d'une méthode néphélométrique. *Annales de biologie clinique*. 1972;30:325-332. In French
20. Gorizontov PD, Belousova OI, Fedotova MI. Stress i sistema krovi [Stress and the blood system]. Moscow: Meditsina; 1983. 240 p. In Russian
21. Hochachka P. Comparative intermediary metabolism. In: *Comparative Animal Physiology*. Prosser CL, editor. Philadelphia, London, Toronto; 1973. pp. 212-278.
22. Slonim AD. Adaptatsiya k kholodu i vysokim shirotam [Adaptation to cold and high latitudes]. In: *Ekologicheskaya fiziologiya zhivotnykh. Pt. 3. Fiziologiya zhivotnykh v razlichnykh fiziko-geograficheskikh zonakh*. Leningrad: Nauka; 1982. pp. 67-80. In Russian
23. Panin LE. Biokhimicheskie mekhanizmy stressa [Biochemical mechanisms of stress]. Novosibirsk: Nauka; 1983. 232 p. In Russian
24. Maystrakh EV. Fiziologiya ostrogo okhlazhdeniya organizma [Physiology of acute cooling of the body]. In: *Fiziologiya termoregulyatsii (Rukovodstvo po fiziologii)*. Leningrad: Nauka; 1984. pp. 181-222. In Russian
25. Keicher L, O'Mara MT, Voigt CC, Dechmann DKN. Stable carbon isotopes in breath reveal fast metabolic incorporation rates and seasonally variable but rapid fat turnover in the common shrew (*Sorex araneus*). *Journal of experimental biology*. 2017;220(15):2834-2841. doi: 10.1242/jeb.159947
26. Tomasi TE, Hamilton JS, Horwitz BA. Thermogenic capacity in shrews. *Journal of thermal biology*. 1987;12(2):143-147. doi: 10.1016/0306-4565(87)90054-4
27. Sparti A. Comparative temperature regulation of African and European shrews. *Comparative biochemistry and physiology part A: Physiology*. 1990;97A(3):391-397. doi: 10.1016/0300-9629(90)90629-7
28. Ochocińska D, Taylor JRE. Living at the Physiological limits: field and maximum metabolic rates of the common shrew (*Sorex araneus*). *Physiological and biochemical zoology*. 2005;78(5):808-818. doi: 10.1086/431190
29. Hyvärinen H. Brown fat and the wintering of shrews. In: *Advances in the biology of shrews*. Merritt JF, Kirkland GL Jr, Rose RK, editors. Carnegie Mus. Nat. Hist. Spec. publ. 1994;18:259-266.

30. Elsukova EI, Medvedev LN. Novyy tip termogennykh adipotsitov: proiskhozhdenie, svoystva, funktsii [A new type of thermogenic adipocytes: origin, properties, functions]. *V mire nauchnykh otkrytiy*. 2016;80(8):97-127.
31. Ikeda K, Maretich P, Kajimura S. The common and distinct features of brown and beige adipocytes. *Trends in endocrinology and metabolism*. 2018;29(3):191-200. doi: 10.1016/j.tem.2018.01.001
32. Shvarts SS, Smirnov VS, Dobrinskiy LN. Metod morfofiziologicheskikh indikatorov v ekologii nazemnykh pozvonochnykh [Method of morphophysiological indicators in the ecology of terrestrial vertebrates]. *Tr. In-ta ekologii rasteniy i zhivotnykh UF AN SSSR*. Sverdlovsk, 1968. 387 p.
33. Konarzewski M, Diamond J. Peak sustained metabolic rate and its individual variation in cold-stressed mice. *Physiological zoology*. 1994;67(5):1186-1212. doi: 10.1086/physzool.67.5.30163889
34. Cichoń M, Chadzińska M, Książek A, Konarzewski M. Delayed effects of cold stress on immune response in laboratory mice. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*. 2002;269(1499):1493-1497. doi: 10.1098/rspb.2002.2054
35. Sun Z. Cardiovascular responses to cold exposure. *Frontiers in bioscience (Elite ed)*. 2010;2(2):495-503. doi: 10.2741/E108
36. Adán C, Ardévol A, Remesar X, Alemany M, Fernández-López JA. Effect of cold-exposure on rat organ blood flows. *Archives internationales de physiologie, de biochimie et de biophysique*. 1994;102(1):55-59. doi: 10.3109/13813459408996106
37. Dokuchaev NE. Razlichiya vesovykh i razmernykh pokazateley u burozubok (Soricidae) otlovlennykh raznymi sposobami [Differences in weight and size parameters in shrews (Soricidae) captured by different methods]. *Ekologiya*. 1979;5:83-85.
38. Withey WR, Chapman BJ, Munday KA. Cause of the reduction in renal blood flow in the hypothermic (27°C) dog. *Resuscitation*. 1974;3(4):265-271. doi: 10.1016/0300-9572(74)90016-1
39. Broman M, Källskog Ö. The effects of hypothermia on renal function and haemodynamics in the rat. *Acta physiologica Scandinavica*. 1995;153(2):179-184. doi: 10.1111/j.1748-1716.1995.tb09849.x
40. Bernshteyn VA. Patologicheskaya fiziologiya [Pathological physiology]. In: *Obshchee okhlazhdenie organizma*. Leningrad: Meditsina; 1977. pp. 38-78.
41. Bray DP, Bennett M, Stockley P, Hurst JL, Kipar A. Composition and function of haemolymphatic tissues in the European Common Shrew. *PLoS ONE*. 2008;3(10):e3413. doi: 10.1371/journal.pone.0003413

Информация об авторе:

Киселев Сергей Викторович, канд. биол. наук, с. н. с., лаборатория экологии млекопитающих, Институт биологических проблем Севера ДВО РАН (Магадан, Россия).

E-mail: kiselevmagadan@mail.ru

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Information about the author:

Sergey V. Kiselev, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher of the Laboratory of Mammal Ecology, Institute of the Biological Problems of the North (Magadan, Russian Federation).

E-mail: kiselevmagadan@mail.ru

The Author declares no conflict of interest.

Статья поступила в редакцию 20.02.2023;
одобрена после рецензирования 01.03.2024; принята к публикации 14.06.2024.

The article was submitted 20.02.2023;
approved after reviewing 01.03.2024; accepted for publication 14.06.2024.