

УДК 599.323.4+612.821

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ВАРИАЦИЙ СЕРДЕЧНОГО РИТМА У ТРЕХ ВИДОВ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

© 2014 г. Л. П. Агулова, А. П. Ростов, Н. Г. Сучкова, А. А. Созонова, Н. С. Москвитина

Национальный исследовательский Томский государственный университет

634050 Томск, просп. Ленина, 36

e-mail: agulova_zoo_tsu@mail.ru

Поступила в редакцию 6.02.2013 г.

Изучали сезонную динамику вариаций сердечного ритма у позднелетних и осенних поколений трех видов мышевидных грызунов: полевая мышь (*Apodemus agrarius*), рыжая (*Clethrionomys glareolus*) и красная (*Cl. rutilus*) полевки, содержащихся в условиях вивария. Показано, что в осенний и зимний периоды в регуляции сердечной деятельности грызунов преобладают автономные механизмы — ритм сердечных сокращений замедлен, напряжение регулирующих сердечную деятельность систем невысокое. При переходе от зимы к весне возрастает вклад активирующих центральных контуров управления сердечной деятельностью, что связано с необходимостью мобилизации к весне всех систем организма.

Ключевые слова: полевая мышь, лесные полевки, сезонная динамика вариаций сердечного ритма, двухнедельные ритмы.

DOI: 10.7868/S036705971401003X

Жизнь теплокровных животных в средних и высоких широтах с неблагоприятными условиями существования в зимний период, значительными понижениями температуры окружающей среды и недостатком или отсутствием пищи привела к формированию в процессе эволюции целого комплекса различных приспособлений. Самое яркое из них — зимняя спячка (Калабухов, 1985). Сложные сезонные адаптации происходят и у незимоспящих мелких грызунов (полевки, мыши и др.). Для них характерны по меньшей мере два альтернативных пути онтогенеза. Животные, развивающиеся по первому пути, размножаются в год своего рождения, имеют высокий уровень метаболизма, быстро стареют и гибнут, не доживая до зимы. Грызунов с альтернативным онтогенезом отличает от первых более медленный темп старения (продолжительность жизни — 13–14 мес.), особенности конституции и закономерности ее формирования, специфическая сезонно-возрастная динамика органов (Шварц и др., 1964; Башенина, 1977; Покровский, Большаков, 1979; Оленев и др., 1980; Шварц, 1980; Ивантер и др., 1985; Кряжмский, 1989; Оленев, 2002).

Из сезонных адаптаций мелких грызунов с замедленным темпом старения значительный интерес для экологической физиологии и популяционной экологии представляют до сих пор неизученные у них сезонные перестройки функционирования сер-

дечно-сосудистой системы. Систему кровоснабжения рассматривают в настоящее время в качестве универсального индикатора адаптационно-приспособительной деятельности целостного организма (Баевский, 2002). Оценивая степень напряжения работы регуляторных систем, обеспечивающих требуемый уровень кровоснабжения органов, можно определить “цену”, которую платят организм и популяция за свое существование в данных условиях.

Цель наших исследований — изучение в экспериментальных условиях сезонной динамики вариаций сердечного ритма у мышевидных грызунов позднелетней и осенней генераций из природных популяций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сезонную изменчивость ритма сердечных сокращений изучали у трех видов мышевидных грызунов: полевая мышь (*Apodemus agrarius*) из семейства мышинных (Muridae); рыжая (*Clethrionomys glareolus*) и красная (*Cl. rutilus*) полевки из семейства хомякообразных (Cricetidae). Животные были отловлены во второй декаде октября 2008 г. живоловками по стандартной методике (Карасева и др., 2008).

Зверьков содержали в виварии поодиночке в пластиковых клетках, помещенных на стеллажи, при естественном освещении и комнатной тем-

пературе. В качестве подстилки использовали сухие древесные опилки, материалом для гнезда служила вата. Чистку клеток и кормление животных осуществляли ежедневно, кроме выходных дней. Весь период исследований грызунов содержали на одинаковом рационе: кормили зерном овса, семечками подсолнуха, семенами клена (*Acer negundo*), свежей морковью, капустой и яблоками, из животных кормов давали “вискас”. Эксперименты были проведены на 9 животных: полевая мышь (3 ♂, из них 1 — juv, 2 — sad; масса — 20.48 ± 0.95 г); красная полевка (1 ♀ sad и 2 ♂ sad; масса — 19.26 ± 0.69 г); рыжая полевка (3 ♀ sad; масса — 17.33 ± 1.82 г). Животных исследовали с 13 октября 2008 г. по 17 апреля 2009 г. включительно не реже трех раз в месяц каждого. Измерения электрокардиограммы (ЭКГ) у всех животных проводили в одни и те же дни, различия во времени измерения у первого и последнего из обследованных грызунов составляли не более 5–6 ч. Пол животных определяли весной.

Летние измерения ЭКГ были проведены в июне—июле 2009 г. у 37 животных, родившихся в весеннее-летнее время (sad): полевая мышь (3 ♀ и 10 ♂, масса тела — 23.10 ± 1.94 г); красная полевка (6 ♀ и 7 ♂, масса — 22.80 ± 1.42 г); рыжая полевка (7 ♀ и 4 ♂, масса — 21.84 ± 0.93 г). Животных, отловленных летом, исследовали тем же методом и при тех же условиях содержания и проведения исследований. Пищевой рацион этих животных был дополнен вегетативными частями растений (одуванчик, клевер, чина, злаки).

Протокол исследований. ЭКГ регистрировали методом, минимизирующим стрессирование животных, с помощью сконструированного нами электрокардиографа с электродной матрицей оригинальной конструкции (Ростов и др., 2011). На время исследований зверька помещали в пластмассовый бокс диаметром 20 см и высотой 10 см с прозрачными стенками и многочисленными вентиляционными отверстиями в крышке. На дно бокса предварительно укладывали электрод диаметром, равным диаметру бокса, присоединенный к регистрирующему устройству. Животное свободно передвигалось в боксе. ЭКГ снимали с подошв животного в одном из трех стандартных отведений в течение 15 мин. Исследования проводили при красном свете.

Статистические оценки. Записи просматривали, вырезали зашумленные участки, связанные с передвижением животных по электроду, и оцифровывали. Для анализа из каждой записи выбирали по 500 значений кардиоинтервалов. Анализ вариаций сердечного ритма (BCP) прово-

дили статистическим методом по Р.М. Баевскому (2002). В соответствии с моделью, предложенной данным автором, регуляция синусового узла происходит с помощью двух контуров управления: центрального и автономного с прямой и обратной связью. Деятельность автономного контура регуляции идентифицируется с дыхательной аритмией и парасимпатическими влияниями на ритм сердца; центральный контур управления связан с недыхательной синусовой аритмией и идентифицируется с действием симпатического отдела. При оптимальном регулировании управление происходит с минимальным участием высших уровней. При нарушении оптимизации регуляторного процесса активируются более высокие уровни, происходит централизация управления.

В качестве статистических параметров BCP оценивали длительность кардиоинтервалов (RR, с), а также индекс напряжения (ИН), или стресс-индекс регуляторных систем: $ИН = A_m / (2M_o \times BP)$, усл. ед., где A_m (амплитуда моды) — число кардиоинтервалов, соответствующих значению моды (M_o , с) статистического распределения, в % к объему выборки — показатель активности центрального контура и симпатического отдела вегетативной нервной системы; BP , с (вариационный размах) — разность максимального и минимального значений кардиоинтервалов — показатель активности автономного контура и влияния парасимпатического звена вегетативной нервной системы на ритм сердца. Индекс напряжения регуляторных систем характеризует состояние центрального контура регуляции. Этот показатель чрезвычайно чувствителен к усилению тонуса симпатической нервной системы.

Статистическую обработку данных осуществляли стандартными методами. Различия перечисленных выше индексов по средним значениям оценивали с помощью критерия Стьюдента (t_{St}), корреляцию — методом ранговой корреляции Спирмена. Околодвухнедельные ритмы в динамике показателей сердечного ритма выявляли резонансно-поисковым методом (Чернышёв, 1976) после предварительной оцифровки трендов RR и ИН.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сезонная динамика длительности кардиоинтервалов. Исследованные животные были синхронизированы общими условиями содержания, кормления и измерения кардиоинтервалов. В связи с этим сезонная динамика RR у разных видов коррелировала между собой (рис. 1): 1–2 — $R = 0.83$, $P < 0.01$; 1–3 — $R = 0.74$, $P < 0.04$; 2–3 — $R = 0.86$, $P < 0.007$.

От осени к весне у всех трех видов грызунов происходило однотипное изменение сердечной деятельности: уменьшение длительности кардиоинтервалов (RR), т.е. увеличение частоты сердеч-

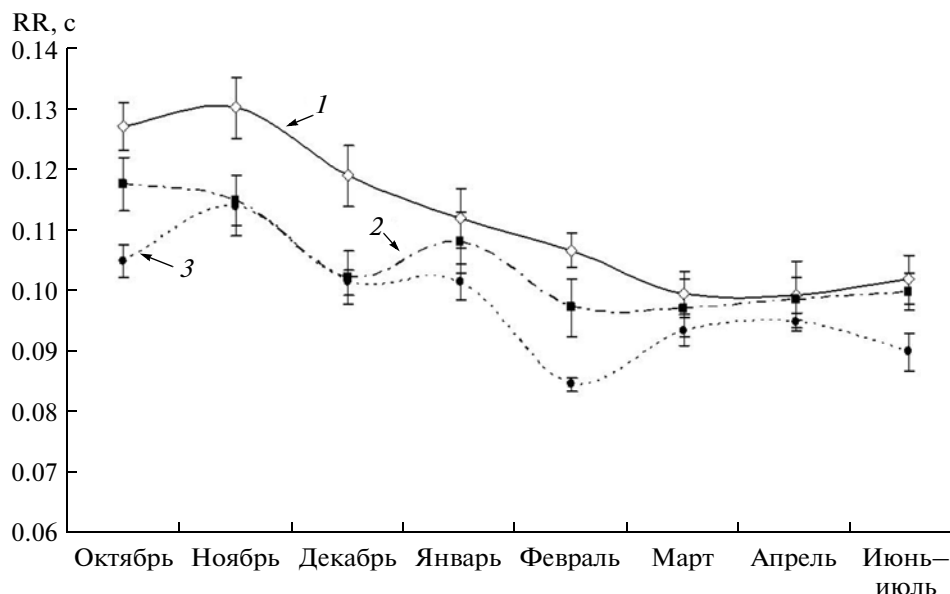


Рис. 1. Сезонная динамика длительности кардиоинтервалов (RR) у трех видов мышевидных грызунов. Здесь и на рис. 2–6: 1 – *Apodemus agrarius*, 2 – *Clethrionomys rutilus*, 3 – *Cl. glareolus*.

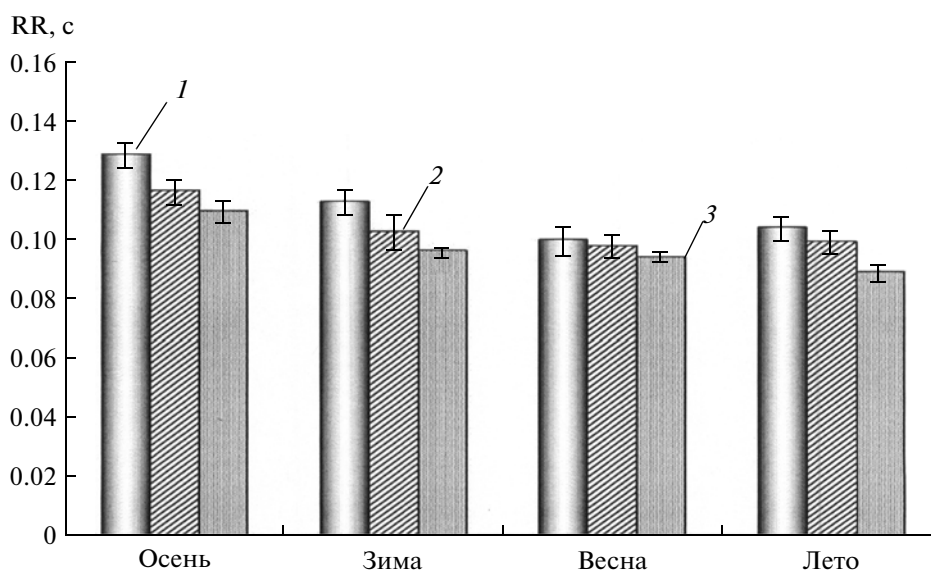


Рис. 2. Длительность кардиоинтервалов в разные сезоны года у трех видов мышевидных грызунов.

ных сокращений (ЧСС). Различия RR между октябрём—ноябрём и мартом—апрелем составляли у полевой мыши 23% ($df = 46$, $t_{St} = 4.6$, $P < 0.001$), у красной полевки – 16% ($df = 46$, $t_{St} = 3.1$, $P < 0.001$), у рыжей – 14% ($df = 46$, $t_{St} = 3.6$, $P < 0.001$). Уже в начале весны (март) длительность кардиоинтервалов у грызунов достигала летних значений. Замедление ЧСС осенью по сравнению с весной у полевой мыши было в среднем на 137 уд/мин, у красной и рыжей полевки – на 100 и 84 уд/мин соответственно.

Средний уровень RR во все сезоны самым высоким был у полевой мыши, самым низким – у рыжей полевки (рис. 2). Достоверные отличия RR у лесных полевки выявлены только летом ($df = 23$, $t_{St} = -2.26$, $P < 0.03$).

У полевой мыши длительность RR достоверно отличалась по сравнению с рыжей полевкой осенью ($df = 52$, $t_{St} = 3.24$, $P < 0.01$), зимой ($df = 70$, $t_{St} = 3.58$, $P < 0.001$) и летом ($df = 22$, $t_{St} = 2.93$, $P < 0.008$). С красной полевкой достоверные от-

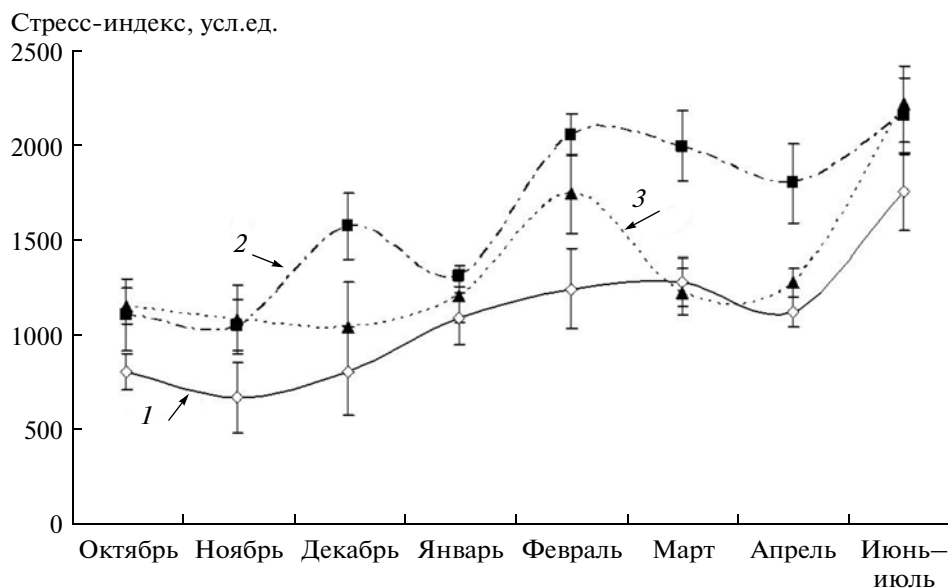


Рис. 3. Сезонная динамика индекса напряжения регуляторных систем (стресс-индекс) у трех видов мышевидных грызунов.

личия выявлены только осенью ($df = 52$, $t_{St} = 2.01$, $P < 0.05$).

Сезонные изменения регуляции сердечно-сосудистой системы. От осени к весне у грызунов, зимующих в виварии, происходило изменение и в системе регуляции сердечной деятельности: у всех трех видов отмечалась нарастающая к весне активация симпатической нервной системы, особенно заметная у красной полевки. Как и длительность кардиоинтервалов, сезонная динамика стресс-индекса у разных видов коррелировала между собой (рис. 3): 1–2 — $R = 0.95$, $P < 0.0002$; 1–3 — $R = 0.86$, $P < 0.006$; 2–3 — $R = 0.83$, $P < 0.01$. Различия стресс-индекса в октябре–ноябре по сравнению с мартом–апрелем у полевой мыши составляли 38% ($df = 46$, $t_{St} = 4.37$, $P < 0.001$), у красной полевки — 43% ($df = 46$, $t_{St} = 3.2$, $P < 0.01$), у рыжей — 11% ($df = 46$, $t_{St} = 0.8$, $P > 0.05$). Летние значения отличались от осенних у всех видов в 2 раза.

Сезонные изменения стресс-индекса имеют межвидовые отличия (рис. 4). Самые высокие значения стресс-индекса в разные сезоны года отмечены у красной полевки, самые низкие — у полевой мыши. Осенью, зимой и летом между лесными полевыми по этому показателю не выявлено достоверных отличий, они появляются только весной ($df = 40$, $t_{St} = 3.65$, $P < 0.001$). У полевой мыши осенью индекс напряжения регуляторных систем был достоверно меньше по сравнению с обоими видами полевок: с красной полевкой — $df = 52$, $t_{St} = -2.69$, $P < 0.01$; с рыжей — $df = 52$, $t_{St} = -3.49$, $P < 0.001$; зимой и весной —

только с красной ($df = 70$, $t_{St} = -2.42$, $P < 0.02$ и $df = 40$, $t_{St} = -3.75$, $P < 0.001$ соответственно).

Влияние температуры воздуха в виварии на длительность кардиоинтервалов. До февраля изменения RR у лесных полевок следовали за среднемесячными колебаниями температуры воздуха в виварии: длительность RR уменьшалась при понижении температуры (ЧСС возрастала) и возрастала при повышении (рис. 5). Выявлена положительная корреляция между изменением температуры в виварии и динамикой RR, достоверная у рыжей полевки ($R = 0.71$, $P < 0.05$) и на уровне тенденции у красной полевки ($R = 0.69$, $P = 0.058$).

Организм полевок быстро подстраивался к температурным вариациям в помещении виварии, демонстрируя лабильность сердечно-сосудистой системы. У полевой мыши реакции на температурные колебания не отмечено. Как показал Э.В. Ивантер с соавт. (1985), лесные полевки отличаются от полевой мыши по скорости реакции на изменение температуры: скорость снижения интенсивности обмена у рыжей полевки при повышении температуры среды была выше, чем у полевой мыши. Возможно, что отмеченные быстрые реакции сердечно-сосудистой системы полевок на изменения температуры — это проявление одного из механизмов, обеспечивающих известную из литературы (Громов, Поляков, 1977) более высокую холодостойкость лесных грызунов по сравнению с полевыми.

Многодневная динамика сердечного ритма. Сезонные вариации сердечной деятельности носят колебательный характер. У полевок период коле-

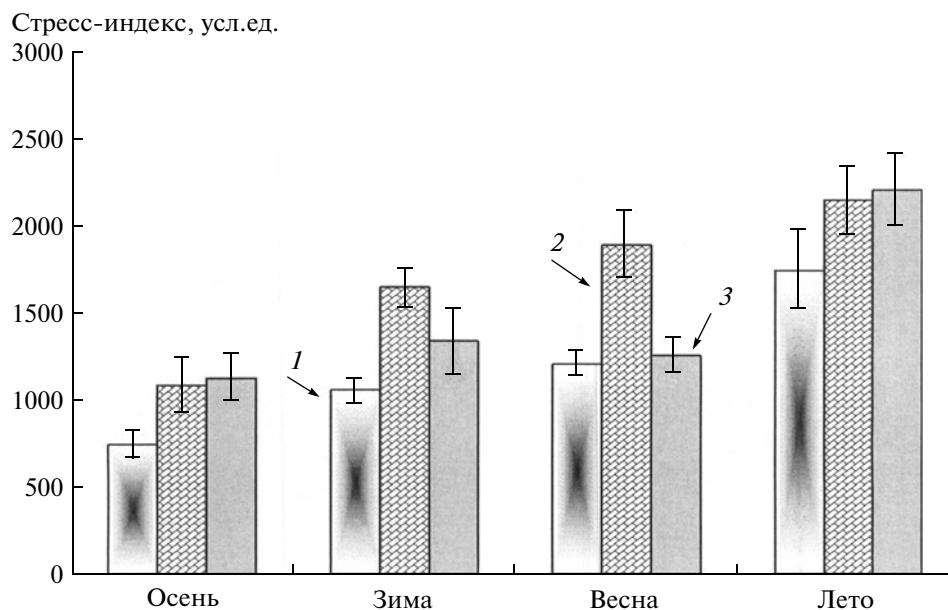


Рис. 4. Индекс напряжения регуляторных систем в различные сезоны года у трех видов мышевидных грызунов.

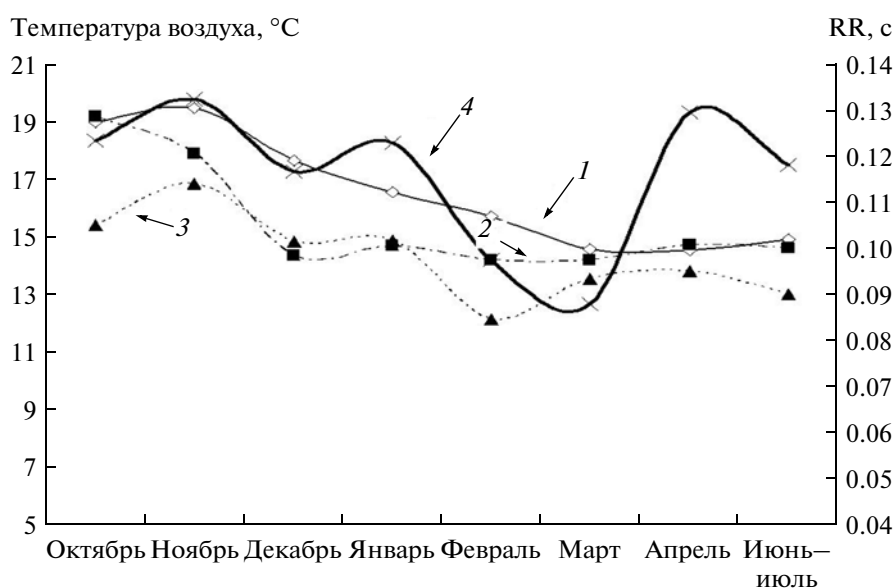


Рис. 5. Сезонная динамика температуры воздуха в виварии и длительности кардиоинтервалов у трех видов мышевидных грызунов.

1–3 – см. на рис. 1, 4 – температура воздуха в виварии.

баний RR и стресс-индекса составляет 2–3 мес. (см. рис. 1, 3). Кроме длиннопериодических колебаний, существуют колебания порядка двух недель. Это показали относительно подробные измерения RR в первый месяц жизни животных в виварии (рис. 6). Периодограммный анализ (резонансно-поисковый метод) выявил у полевой мы-

ши период колебаний RR, равный 16.80 ± 0.42 сут, а у обоих видов полевок – 16.20 ± 0.40 сут.

Изменения в течение месяца с примерно двухнедельной цикличностью происходили и в регулирующих сердечную деятельность системах: контроль сердечной деятельности со стороны центрального контура управления то усиливался, то ослабевал. Стресс-индекс варьировал у полевой

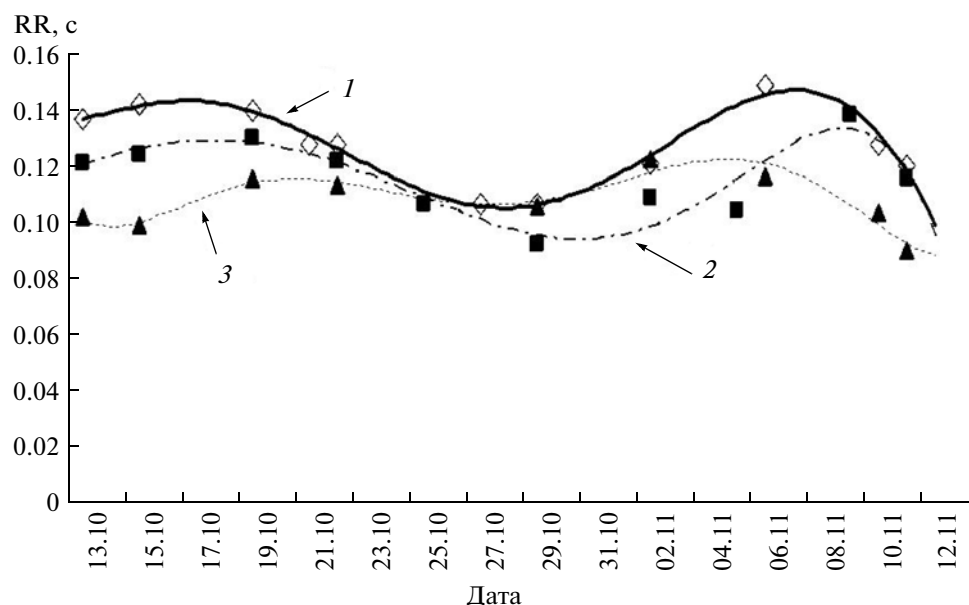


Рис. 6. Околодвухнедельная динамика трендов длительности кардиоинтервалов у трех видов мышевидных грызунов (2008 г.).

Коэффициенты детерминации, характеризующие достоверность аппроксимации многодневной динамики длительности кардиоинтервалов полиномом шестой степени: *Apodemus agrarius* — $df = 9$, $R^2 = 0.97$, $P < 0.001$; *Clethrionomys rutilus* — $df = 8$, $R^2 = 0.85$, $P < 0.01$; *Cl. glareolus* — $df = 7$, $R^2 = 0.91$, $P < 0.01$.

мыши с периодом 15.60 ± 0.39 сут, у красной полевки — 13.90 ± 0.35 сут, у рыжей — 15.30 ± 0.38 сут.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

У двух видов лесных полевок и полевой мыши, отловленных в середине осени и содержавшихся до третьей декады апреля в виварии при колебании среднемесячной температуры в помещении от 12 до 20°C в разные месяцы, изобилии пищи и гнездового материала, наблюдались сезонные изменения деятельности сердечно-сосудистой системы. От осени к весне происходило постепенное укорочение длительности кардиоинтервалов (учащение ЧСС) и наблюдалась перестройка регуляции сердечно-сосудистой системы.

Ряд исследователей (Levine, 1997; Абрамочкин и др., 2006; Полонецкий, 2007; Бахмет, 2010; Игнатьев и др., 2012) считают возможным использовать ЧСС в качестве показателя уровня метаболизма в связи с тесной корреляцией ЧСС со скоростью потребления кислорода. У таких мелких грызунов, как полевки и мыши, имеется дополнительное основание для использования ЧСС в этих целях: необходимый для жизнедеятельности минутный объем крови обеспечивается у них главным образом за счет изменения частоты сердечных сокращений, а не за счет ударного объема (Слоним, 1961; Ивантер и др., 1985). С этих позиций у всех трех исследованных нами видов осенью и зимой интенсивность метаболизма ниже, чем в весенне-летнее время.

Вывод о снижении метаболизма в холодное время года у грызунов противоречит результатам исследований Н.В. Башениной (1966), показавшей по изменениям потребления кислорода в аппарате Калабухова, что минимальный метаболизм полевок имеют в жаркое время года. Однако он хорошо согласуется с результатами сезонной оценки интенсивности химической терморегуляции у грызунов, приводимой в монографии П.А. Пантелеева (2010), за исключением красной полевки. По результатам сравнительного анализа интенсивности химической терморегуляции в разное время года автор делит грызунов на две группы. В первую группу входят виды, у которых в зимнее время обмен ниже, чем летом, — среди них полевая мышь и рыжая полевка. Вторую группу составляют виды, у которых интенсивность обмена зимой выше, чем летом. Красная полевка входит во вторую группу, что вызывает недоумение у самого автора данной классификации в связи с распространением этого вида в более суровых по сравнению с рыжей полевкой условиях (Пантелеев, 2010). Согласно полученным нами данным, красная и рыжая полевки принадлежат одной, а не разным группам.

Расхождения между имеющимися в литературе данными и полученными нами результатами могут быть вызваны рядом причин. Одна из них — участие животных с неоднотипным онтогенезом в упомянутых исследованиях и наших. С разнородностью исследованного материала связана,

вероятно, и отмеченная Н.В. Башениной (1966) противоречивость данных литературы, касающихся сезонных изменений обмена у грызунов. Снижения метаболизма в осенне-зимний период у мелких грызунов с замедленным темпом онтогенеза, участвовавших в наших опытах, следовало ожидать, иначе трудно понять, за счет чего у них происходит задержка старения.

О снижении метаболизма и экономном расходовании энергии животными свидетельствует наблюдавшееся нами сокращение количества съедаемой ими пищи и двигательной активности в электродном боксе в осенне-зимний период по сравнению с весенне-летним. В.А. Яскин (2009) убедительно показал снижение локомоторной и исследовательской активности рыжей полевки в лабораторных условиях в осенне-зимнее время и уменьшение у нее индивидуальных участков в естественной среде обитания в этот период параллельно с уменьшением массы гиппокампа — одной из ключевых структур лимбического комплекса, ответственной за пространственную память. Снижение метаболизма в зимнее время у красной полевки, измеряемого по потреблению кислорода, и его повышение весной отмечено В.М. Сафроновым (2009). При этом в природных условиях в декабре–феврале резко сокращалась подвижность их кормодобывающей деятельности, изменялись суточная активность и пищевой рацион, морфофизиологические показатели.

У грызунов, зимующих в виварии, активация симпатической нервной системы нарастала от осени к весне постепенно. Увеличение симпатического тонуса свидетельствует о переходе от автономной регуляции к централизации управления сердечным ритмом. В оптимальном состоянии ЦНС почти не участвует в управлении деятельностью сердечно-сосудистой системы. Высшие уровни включаются в регуляторные процессы только в том случае, когда необходима координация деятельности многих подсистем организма и/или когда низшие не справляются со своими функциями (Баевский, 2002). Переход на более высокий уровень регуляции связан, вероятно, с необходимостью мобилизации у грызунов к весне всех систем организма.

У исследованных нами животных выявлена околоседемнедельная цикличность изучаемых показателей. Многочисленные исследования последних десятилетий показали, что биологические ритмы с периодами ~30, ~14, ~7, ~3.5 сут наряду с суточными и сезонными составляют основу спектра эндогенных биологических ритмов живых организмов. Выявлены экологические факторы-синхронизаторы этих ритмов (Ковальчук, Чернышев, 1976; Hildebrandt, Geyer, 1979; Levi, Halberg, 1982; Маленков, Алексеевская, 1988; Самохвалов, 1989; Шехтман, Чепасов, 1992;

Агулова и др., 1995; Бреус и др., 1995). При увеличении адаптационной нагрузки спектральный состав ритмов меняется в пользу низкочастотных составляющих за счет вовлечения в адаптационный процесс большого числа активно функционирующих структур, амплитуда ритмов увеличивается вследствие синхронизации работы этих структур (Levi, Halberg, 1982; Курумшиева, 1985). Изучение спектрального состава ритмов данного диапазона в разные сезоны года может быть полезным для определения “цены” и механизмов сезонных адаптаций.

Ритмы диапазона 3–30 сут представляют интерес также в связи с тем, что с околоседемнедельной и кратной неделе периодичностью наблюдается прерывание спячки у гибернирующих животных (Wang, 1985; Ануфриев и др., 2005; Игнатьев и др., 2001, 2009, 2012). Причины периодического выхода из глубокого гипометаболического-гипотермического состояния до сих пор остаются загадкой. Предполагается, что ключевыми структурами, контролирующими периодическое протекание спячки, являются гиппокамп, ретикулярная формация и гипоталамус (Белоусов, 1993; Игнатьев и др., 2012). По мнению А.И. Ануфриева с соавт. (2005), многодневная ритмика зимней спячки формируется за счет удлинения суточной ритмики. С нашей точки зрения, периодическое пробуждение зимоспящих животных происходит вследствие увеличения амплитуды околоседемнедельной и кратной неделе ритмики функций, присутствующей всегда и универсальной для гибернирующих и не-зимоспящих животных. В настоящее время многочисленными опытами, демонстрирующими при определенных условиях проявление гипобии у разнообразных представителей животного мира, доказано, что адаптационные приспособления гибернаторов основаны на обычных физиологических механизмах (Тимофеев, 1987; Чернилевский, 2008; Крамарова и др., 2009; Игнатьев и др., 2012). В связи с этим мы считаем, что не-зимоспящие грызуны с замедленным типом онтогенеза представляют собой перспективную и легкодоступную модель для изучения закономерностей регуляции кратных недель ритмов, с помощью которой может быть выяснена причина периодического выхода из спячки гибернирующих животных.

Результаты проведенных исследований позволяют заключить, что у животных позднелетних и осенних поколений, содержащихся от осени до весны в условиях вивария, происходят сезонные перестройки в работе сердечно-сосудистой системы от состояния относительного покоя в осенний период к постепенной активации сердечной деятельности к весне.

Работа выполнена в рамках гранта РФФИ № 12-04-00563а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамочкин Д.В., Сухова Г.С., Розенштраух Л.В. Особенности регуляции сердечной деятельности у некоторых млекопитающих // Кардиология. 2006. Т. 46. № 5. С. 272–274.
- Агулова Л.П., Голованова И.С., Байко И.Ю. Связь многодневных ритмов некоторых показателей центральной и мозговой гемодинамики и вегетатики с космофизическими ритмами у пациентов с эссенциальной гипертензией // Биофизика. 1995. Т. 40. № 4. С. 839–847.
- Ануфриев А.И., Соломонова Т.Н., Турпанов А.А., Соломонов Н.Г. Экологические механизмы формирования биологических ритмов у зимоспящих семейства Sciuridae Северо-Востока Сибири // Экология. 2005. Т. 36. № 5. С. 343–384.
- Баевский Р.М. Анализ вариабельности сердечного ритма в космической медицине // Физиология человека. 2002. Т. 28. № 2. С. 70–82.
- Бахмет И.Н. Взаимосвязь морфологических и физиологических показателей мидии *Mytilus edulis* L. в полевых и лабораторных условиях // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: Мат-лы XI всерос. конф. с международным участием. С.-Петербург, 2010. С. 19–20.
- Башенина Н.В. О сезонных изменениях химической терморегуляции у полевок // Бюл. МОИП. 1966. Т. LXXI. Вып. 3. С. 27–40.
- Башенина Н.В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.
- Белоусов А.В. Роль центральной нервной системы в контроле зимней спячки // Успехи физиол. наук. 1993. Т. 24. № 2. С. 109–127.
- Бреус Т.К., Халберг Ф., Корнелиссен Ж. Влияние солнечной активности на физиологические ритмы биологических систем // Биофизика. 1995. Т. 40. Вып. 4. С. 737–747.
- Громов И.М., Поляков И.Я. Полевки (Microtinae). Л.: Изд-во АН СССР, 1974. 504 с.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.А. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Л.: Наука, 1985. 318 с.
- Игнатъев Д.А., Сухова Г.С., Сухов В.П. Анализ изменений частоты сердцебиений и температуры суслика *Citellus undulatus* в различных физиологических состояниях // Журн. общ. биол. 2001. Т. 62. № 1. С. 66–77.
- Игнатъев Д.А., Сухова Г.С., Ляшков А.Е. Температурные и кардиотропные эффекты пептидов киоторфина и неокиоторфина в опытах на зимоспящих и незимоспящих животных // Успехи физиол. наук. 2009. № 3. С. 68–88.
- Игнатъев Д.А., Гордон Р.Я., Патрушев И.В., Попов В.И. Функциональное состояние головного мозга зимоспящих и незимоспящих при различных температурах животных // Успехи физиол. наук. 2012. № 1. С. 48–74.
- Калабухов Н.И. Спячка млекопитающих. М.: Наука, 1985. 264 с.
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: ЛКИ, 2008. 416 с.
- Ковальчук А.В., Чернышёв М.К. Многодневные биоритмы физиологических процессов и некоторые вопросы связи организма человека с динамикой изменений внешней среды // Теоретические и прикладные аспекты временной организации биосистем. М.: Наука, 1976. С. 112–119.
- Крамарова Л.И., Зиганин Р.Х., Гахова Э.Н. Эндогенные гипометаболические-гипотермические факторы и их возможное применение для жизни в холоде (обзор) // Биоорганическая химия. 2009. Т. 35. № 5. С. 597–609.
- Кряжмский Ф.В. Механизм формирования альтернативных типов роста и выживаемость грызунов // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50. Вып. 4. С. 481–490.
- Курумшиева А.Ш. Спектральный состав ритмики парциальных функций почек у больных хроническим гломерулонефритом в динамике развития почечной недостаточности // Рук. деп. в ВИНТИ. 1985. Д-9191. 34 с.
- Маленков А.Г., Алексеевская Т.В. О природе и биологическом значении околонедельного ритма // Биофизика. 1988. Т. 33. Вып. 4. С. 703–707.
- Оленев Г.В. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. 2002. № 5. С. 341–350.
- Оленев В.Г., Покровский А.В., Оленев Г.В. Анализ особенностей зимующих генераций мышевидных грызунов // Адаптация животных к зимним условиям. М.: Наука, 1980. С. 64–69.
- Пантелеев П.А. Родентология. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2010. 221 с.
- Покровский А.В., Большаков В.Н. Экспериментальная экология полевок. М.: Урал. фил. АН СССР, 1979. 147 с.
- Полонецкий Л.З. Значение частоты сердечных сокращений в клинической практике. Новые возможности антиангинальной терапии // Медицинские новости. 2007. № 5. С. 7–10.
- Ростов А.П., Агулова Л.П., Сучкова Н.Г., Москвитина Н.С. Прибор для неинвазивной регистрации электрокардиограмм у мышевидных грызунов // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 9. С. 1–8.
- Самохвалов В.П. Эффекты космофизических флуктуаций при психических заболеваниях // Биофизические и клинические аспекты гелиобиологии: Сб. научных трудов. Л.: Наука, 1989. С. 65–80.
- Сафронов В.М. Адаптивные особенности терморегуляции и поддержания энергетического баланса у мышевидных грызунов // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2009. С. 47–59.
- Слоним А.Д. Основы общей экологической физиологии млекопитающих. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 432 с.
- Тимофеев Н.Н. Искусственный гипобиоз. М.: Медицина, 1987. 192 с.
- Чернилевский В.Е. Проблемы гипобиоза и продления жизни: Сб. МОИП № 41. Секция геронтологии. М., 2008. С. 105–123.
- Чернышёв М.К. Резонансно-поисковые методы анализа скрытых колебательных процессов в живых системах // Теоретические и прикладные аспекты анализа временной организации биосистем. М.: Наука, 1976. С. 11–34.

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.

Шварц С.С., Ищенко В.Г., Овчинникова Н.А. и др. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов // Журн. общ. биол. 1964. Т. 25. № 6. С. 417–433.

Шехтман В.М., Чепасов В.И. Временной анализ вызовов психиатрической бригады скорой медицинской помощи // Биофизика. 1992. Т. 37. Вып. 4. С. 661–668.

Яскин В.А. Сезонная адаптивная модификация размера гиппокампа и динамика пространственного поведения у рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*, Rodentia) // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 11. С. 1365–1376.

Hildebrandt G., Geyer F. Adaptive significance of circaseptan reactive periods // Chronobiologia. 1979. V. 15. № 2. P. 111–115.

Levi F., Halberg F. Circaseptan (about 7 – day) bioperiodicity – spontaneous and reactive – and the search for pacesetters // Research in clinic and laboratory. 1982. V. 12. № 2. P. 323–370.

Levine H.J. Heart rate and life expectancy // J. Amer. coll. card. 1997. V. 30. P. 1104.

Wang L.C.H. Life at low temperature: mammalian hibernation // Cryo-letters. 1985. V. 6. № 4. P. 257–274.