

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

Т Р У Д Ы
САЛЕХАРДСКОГО СТАЦИОНАРА

Вып. I

**МАТЕРИАЛЫ ПО ФАУНЕ
ПРИБСКОГО СЕВЕРА
И ЕЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЮ**

I

ТЮМЕНЬ • 1959

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ТРУДЫ САЛЕХАРДСКОГО СТАЦИОНАРА
Вып. 1

МАТЕРИАЛЫ ПО ФАУНЕ
ПРИБСКОГО СЕВЕРА
И ЕЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЮ

I

ТЮМЕНЬ * 1959

Печатается по постановлению Редакционно-издательского Совета
Уральского филиала Академии Наук СССР

**О НЕКОТОРЫХ ПУТЯХ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ
(ПРЕИМУЩЕСТВЕННО Micromammalia)
К УСЛОВИЯМ СУЩЕСТВОВАНИЯ В СУБАРКТИКЕ**

В В Е Д Е Н И Е

Изучение фауны районов Крайнего Севера во многих отношениях представляет совершенно исключительный интерес. Промысел диких животных именно здесь играет наиболее существенную роль в экономике местного населения, а акклиматизация новых видов и повышение численности аборигенов является наиболее быстрым путем вовлечения в хозяйственный оборот огромных пространств тундры и предтундровых редколесий. С другой стороны, условия Субарктики настолько специфичны, что изучение путей приспособления отдельных видов к жизни на Крайнем Севере имеет большое теоретическое значение.

При этом особый интерес представляет изучение в этом направлении животного мира южных субарктических районов, в биоценозах которых (тундра и лесотундра), наряду с типичными арктическими и субарктическими формами (песец, обский лемминг и другие), существенную роль играют популяции широко распространенных видов (в том числе и акклиматизированных человеком). Сравнение биологии типичных субарктов с особенностями северных популяций широко распространенных видов облегчает изучение путей приспособления животных к условиям Заполярья.

Специфические особенности животных Крайнего Севера уже давно привлекали к себе внимание зоологов; заслуживают быть особо отмеченными исследования В. М. Сдобникова (1935, 1935а, 1935б, 1953, 1957), И. Д. Стрельникова (1940), Г. Н. Дунаевой (1948), Г. Н. Дунаевой и В. В. Кучерука (1941), В. И. Осмоловской (1948), а также ряда канадских и американских специалистов. Общие вопросы приспособления животных к условиям Субарктики подробно освещаются в очень важной книге А. А. Григорьева (1956).

Было подмечено, что животные полярных стран обладают некоторыми бросающимися в глаза морфологическими особенностями. Наиболее известные из них следующие:

а) белая окраска многих полярных млекопитающих и птиц (покровительственная окраска);

б) густой шерстный покров млекопитающих и аналогичные особенности птиц (приспособления, направленные к сохранению тепла);

в) разрастание когтей у некоторых грызунов (лемминги), облегчающее раскапывание снега;

г) крупные размеры тела (лучшие условия для поддержания теплового баланса);

д) различные приспособления к передвижению по снегу (оперенные ноги и пальцы белой куропатки, аналогичные особенности некоторых грызунов и т. п.).

Нетрудно заметить, что указанные особенности полярных животных являются приспособлением к зимним условиям существования. Их биологическое значение совершенно неоспоримо. Несомненно, однако, что они не только не исчерпывают всех особенностей субарктиков, но не являются и наиболее существенными, не определяют основных путей их приспособлений к условиям Заполярья. На это мы уже имели возможность обратить внимание (Шварц, 1959).

Как летняя, так и зимняя покровительственная окраска (лучше говорить осторожнее—синоптическая) может оказаться одинаково полезной в любом типе ландшафта; среди лесных и степных форм можно найти немало видов, белеющих на зиму.

Следует также заметить, что в настоящее время точными экспериментами доказано, что никакого влияния на способность животных сохранять тепло белая окраска не оказывает (Svihla, 1956). Обратное предположение не учитывает, что белое в видимых лучах тело не обязательно является белым в инфракрасной части спектра. Было установлено (Hammel, 1956), что практически поверхность тела всех млекопитающих (в том числе и арктических *Lepus americanus* и *Lagopus lagopus* в белом наряде) излучает как черное тело. Поскольку при очень низких температурах (порядка -40°) потеря животными тепла путем излучения очень значительна, автор указанных исследований делает вполне обоснованный вывод, что ни у одного из арктических видов не выработалось приспособлений к условиям излучения путем снижения излучающей способности поверхности тела в инфракрасной части спектра.

Высокие теплоизоляционные свойства шерстного и перового покрова млекопитающих и птиц также никак нельзя рассматривать, как специфическую особенность полярных животных, т. к., во-первых, средняя температура зимой во многих северных районах бореальной зоны не ниже, чем в Приполярье; во-вторых, огромное большинство мелких видов гомойотермных или поки-

дает тундру зимой (птицы), или ведет подснежный образ жизни (грызуны), где температура даже в самые сильные морозы не падает ниже $-7-4^{\circ}\text{C}$ (Yonson, 1955), и, в-третьих, может считаться доказанным, что теплоизоляционные качества меха лесных и некоторых степных видов не уступают в этом отношении арктическим формам (стоит отметить, что наиболее совершенной термоизоляцией из всех млекопитающих обладает койот — обитатель прерий (Hammel, 1955)).

Все приспособления, связанные с передвижением по снегу, в одинаковой мере свойственны и лесным, и даже некоторым степным видам, поэтому считать их специфическими особенностями полярных форм нет оснований.

Таким образом, наиболее бросающиеся в глаза особенности полярных животных не могут рассматриваться как их специфические особенности, т. к. они в практически одинаковой степени свойственны и очень многим бореальным формам. Отличие только в том, что в Приполярье этими особенностями обладает большее количество форм. Для характеристики фауны это обстоятельство, конечно, очень существенно, но не менее существенно и то, что особенности указанного типа свойственны очень многим бореальным формам, которые, следовательно, могли бы заселить тундру, если бы в самом деле именно адаптации к зимним условиям существования определяли способность животных существовать в Субарктике. С другой стороны, ряд форм, далеко проникающих в тундру, являющихся характерными элементами субарктической фауны, не имеют даже намека на приспособления указанного типа (например, *Microtus gregalis major*).

Нетрудно заметить, что указанные особенности арктов и субарктов связаны по существу только с одной из характеристик природы тундры — низкими зимними температурами, которая хотя и очень важна и очень бросается в глаза, но не является ведущей с экологической точки зрения. Специфические особенности полярных животных необходимо, следовательно, искать в необходимости адаптироваться и к другим факторам внешней среды. Это обстоятельство учитывалось рядом авторов, прежде всего Григорьевым (1956) и Сдобниковым (1953, 1957).

Нам представляется, что важнейшими с зооэкологической точки зрения особенностями лесотундры и тундры являются следующие:

а) Длительность зимы. На широте Полярного круга около 8 месяцев в году средние месячные температуры не превышают 0° .

б) Короткое и холодное лето. Средняя температура самого теплого месяца редко превышает 10° , а средняя температура трех летних месяцев даже у южной границы Субарктики не достигает и этой величины. Даже в самые теплые месяцы года обычны резкие падения температуры, нередко сопровождающие-

ся сильными ветрами, что в условиях открытых ландшафтов приобретает особое значение.

в) Высокая влажность воздуха и сильное и постоянное переувлажнение почвы.

г) Около 100 дней в году — «круглосуточный день», позволяющий животным кормиться в течение более длительного периода, чем в более низких широтах.

д) Значительное количество зимующих в свежем состоянии вегетативных частей растений, обеспечивающих животных полноценным кормом в зимнее время; много ягод, хорошо сохраняющихся под снегом, не теряя своих кормовых качеств; повышенное содержание в растениях витамина С.

Без всяких пояснений понятно, что некоторые особенности природы Приполярья являются положительными в жизни животных, другие — отрицательными, но все они в той или иной степени отражаются на их экологических особенностях. Поэтому понятно, что возможность существования наземных позвоночных в высоких широтах часто связана с очень разнообразными их особенностями. Из них важнейшие:

а) повышенная способность к накоплению различных питательных веществ в виде резервов жира, гликогена, витаминов и повышенная способность к их мобилизации;

б) повышенная плодовитость;

в) быстрый рост и развитие молодняка, имеющие в своей основе некоторые специфические физиологические особенности полярных форм;

г) совершенная физическая терморегуляция и раннее установление химической терморегуляции;

д) комплекс физиологических приспособлений к низким летним температурам;

е) комплекс физиологических особенностей, создающих наиболее экономный тип обмена веществ;

ж) сезонные миграции;

з) способность поддерживать нормальную жизнедеятельность на однообразных основных кормах, за счет использования в качестве дополнительных кормов необычных для вида или группы источников питания;

и) повышенная, по сравнению с животными других зон, требовательность к микроклиматическим условиям существования.

Совершенно очевидно, что указанные характерные для субарктических гомойотермных особенности не исчерпывают их биологической специфики. Однако уже простой их перечень показывает, что они захватывают очень разнообразные признаки и свойства животных.

В настоящей статье мы имеем в виду более подробно рассмотреть некоторые из перечисленных особенностей млекопитающих-субарктов, которые представляют, по нашему мнению,

наибольший интерес: биология размножения и развития, структура популяций и морфо-физиологические особенности.

Статья написана преимущественно на основании личных исследований автора и его учеников и сотрудников.

В. С. Смирнов совместно с автором изучал экологию ондатры, К. И. Копеин и Г. Б. Ливчак — обского лемминга и большую узкочерепную полевку, полярные популяции широко распространенных видов — автор.

Материал собирался в различных районах Ямала в течение 1956—1958 годов. Морфо-физиологическому обследованию подвергнуто более 3000 особей различных видов млекопитающих Заполярья.

Конкретные результаты исследования в настоящее время почти полностью опубликованы или находятся в печати (Шварц, 1958, 1959, 1959а; Смирнов и Шварц, 1957, 1959; Шварц, Смирнов, Кротова, 1956, 1957; Копеин, 1958, 1959; Копеин и Ливчак, 1959; Ливчак, 1958; Смирнов и Добринский, 1958). Настоящая работа является попыткой теоретического анализа полученных результатов и их обобщения. Фактическое обоснование отдельных положений, на которых этот анализ строится, дано в указанных выше работах и здесь приводится в самом сжатом виде.

I. Биология размножения млекопитающих Заполярья

а) Плодовитость

Высокая плодовитость — одна из тех биологических особенностей субарктов, которая была отмечена относительно давно (Rensch, 1936).

Однако конкретных фактов, при помощи которых можно было бы не только иллюстрировать, но и анализировать эту закономерность, в литературе приводится немного. Наиболее известный из них — очень высокая плодовитость песка, превышающая плодовитость лисицы почти в два раза.

Подобные факты выражены настолько резко, что в совокупности с некоторыми примерами из птиц (большие кладки тундренной и белой куропаток, белой совы) они создают впечатление полной ясности в вопросе о характере интереснейшей биологической особенности животных Заполярья — их высокой плодовитости. Оставалось, однако, невыясненным свойственна ли она только тем видам, эволюция которых шла по линии приспособления к условиям существования в Заполярье, или в равной степени характерна и для полярных популяций широко распространенных видов.

Материал к решению этого вопроса дает сопоставление плодовитости типичных субарктов с плодовитостью других млекопитающих из тех же районов.

Исследования Копейна (1958) на очень большом материале показали, что плодовитость обского лемминга (*Lemmus obensis*) в среднем равна — 6,3 эмбриона на самку, а плодовитость полярного подвида узкочерепной полевки (*M. gregalis major*) — 9,9. Согласно нашим данным, средняя плодовитость полевков Миддендорфа колеблется около 8,5.

Эти данные хорошо характеризуют плодовитость типичных субарктов. Следует, однако, отметить, что у северного подвида широко распространенного вида — большой узкочерепной полевки — плодовитость не ниже, а выше, чем у лемминга, являющегося типичным представителем рода, обособление которого, несомненно, связано с приспособлением к условиям Крайнего Севера.

Проведенное нами изучение плодовитости ямальских популяций других видов полевков дало еще более любопытные результаты. Оказалось, что средняя плодовитость пашенной полевки в Субарктике равна 8,1 эмбриона на беременную самку, полевки-экономки — около 9, красной полевки — 9,8, водяной крысы — более 8 (Шварц, 1959а).

Сведения, характеризующие плодовитость этих видов в более низких широтах, богато представлены в литературе, и нам нет нужды их здесь приводить. Достаточно указать, что плодовитость полярных популяций всех изученных видов превышает плодовитость более южных популяций тех же видов примерно на 50 проц. (с учетом возраста сравниваемых животных и сезонов года).

Отметим, что морфологическая дифференцировка исследованных нами популяций выражена слабо. Они относятся к подвидам, ареал которых охватывает и более южные районы, где животные повышенной плодовитостью не выделяются.

Ямальская популяция арктической бурозубки также, по-видимому, отличается повышенной плодовитостью. Единственная добытая беременная самка имела 12 эмбрионов (Шварц, 1959).

Плодовитость распространенных на Ямале зайцев-беляков колеблется около 5,3, поскольку мы можем судить о ней на основании вскрытия 12 беременных и кормящих самок.

Это также несколько выше средней плодовитости вида, большинство самок которого приносит 3—4 детеныша.

Наконец, средняя плодовитость ондатры на Ямале (в том числе и в районах, где она появилась всего несколько лет тому назад) оказалась несколько более высокой, чем у ондатры из зауральской лесостепи (Смирнов и Шварц, 1959).

Приведенные данные показывают, что не только типичные субаркты, но и субарктические популяции широко распространенных видов, и вид, недавно в Заполярье акклиматизированный, обладают повышенной, по сравнению с родственными формами более южных широт, плодовитостью.

Биологическое значение высокой плодовитости животных в Заполярье совершенно очевидно. В условиях Крайнего Севера

период, благоприятствующий размножению и росту молодняка, короче, чем в других ландшафтно-географических зонах. При отсутствии у животных других специфических особенностей это должно вести к сокращению числа возможных генераций, что отчетливо проявляется, например, у заполярных популяций зайца-беляка. При сокращении числа пометов, увеличение плодовитости имеет, естественно, особое значение.

Поэтому можно было бы предполагать, что повышенная плодовитость субарктов является результатом естественного отбора на плодовитость. Вопрос, однако, обстоит много сложнее. Ведь если бы увеличение числа молодых в помете являлось результатом отбора, то плодовитость типичных субарктов была бы выше, чем у субарктических популяций широко распространенных видов и не могла бы быть отмечена у интродуцированных форм, по крайней мере на первых стадиях акклиматизации. Как видно из выше приведенных данных, в действительности имеет место обратное. На основании приведенных материалов можно было бы, следовательно, выдвинуть иное предположение: повышенная плодовитость грызунов и других млекопитающих Заполярья — прямой результат условий существования. Теоретически такое толкование фактов вполне оправдано, т. к. известно, что свет является мощным гонадостимулирующим фактором. Можно поэтому полагать, что длинный полярный день вызывает повышенную плодовитость животных Заполярья. Некоторые факты как будто бы свидетельствуют в пользу этого предположения.

В виварии нашей лаборатории в течение ряда лет содержались большие узкочерепные полевки, полевки Миддендорфа и обские лемминги. Их плодовитость в этих условиях оказалась равной, соответственно: 4,3 (1—7), 5,2 (3—9), 5,2 (4—7). Как видно, перенос в новые условия оказался связанным с сокращением плодовитости. Характерно, что содержавшиеся вместе с перечисленными видами степные пеструшки (*Lagurus lagurus*) от диких популяций пониженной плодовитостью не отличались. Весьма сходные данные были получены в ряде иностранных лабораторий на различных видах леммингов (Manning, 1954, Quoу, 1956). Наконец, нельзя не отметить, что число молодых в помете растет с увеличением долготы дня. По Копенну (1958), средняя плодовитость самок больших узкочерепных полевок в мае равна 6,6, в июне — 8,7, в июле — 9,9. В совокупности с уже упомянутым повышением плодовитости ондатры при ее акклиматизации на севере, эти данные можно рассматривать в пользу высказанного предположения о непосредственном действии внешних условий, как главного факторе, вызывающем повышение плодовитости полярных форм.

Однако некоторые другие факты вступают с выше приведенными в явное противоречие.

В последнее время песец стал одним из главных объектов пушного звероводства и разводится на различных широтах,

вплоть до Украины. Тем не менее, плодовитость песца всюду значительно превышает плодовитость родственного вида — лисицы. Это показывает, что высокая его плодовитость — свойство наследственно закрепленное, специфически видовое.

Создается впечатление, что повышенная плодовитость полярных млекопитающих имеет в своей основе различные механизмы.

Высокая плодовитость субарктов, в той или иной форме выражающаяся и при изменении условий существования животных, — наследственно закрепленное свойство, выработанное естественным отбором в процессе их приспособления к условиям Субарктики.

Высокая плодовитость субарктических популяций широко распространенных видов и, в особенности, акклиматизированных форм — прямая реакция на специфические условия существования на Крайнем Севере.

Кажется бесспорным, что гонадостимулирующее действие условий Заполярья явилось и является фактором, благоприятствовавшим и благоприятствующим освоению тундры новыми видами млекопитающих. Можно было бы поэтому полагать, что наследственное закрепление высокой плодовитости является в данном случае совершенно излишним. Некоторые соображения показывают, однако, что это не так.

Обратим внимание на следующие факты. Средняя плодовитость широко распространенных видов грызунов в Заполярье колеблется около 9 молодых на самку, т. е. она выше, чем у обского лемминга (Копен, 1958) и выше, чем у других видов леммингов, поскольку мы можем судить об этом на основании работ как наших, так и иностранных исследователей (Mapping, 1954, Quoy, 1956 и др.).

Мы приходим к парадоксальному, на первый взгляд, выводу: в условиях Крайнего Севера типичные субаркты обладают более низкой плодовитостью, чем субарктические популяции широко распространенных видов. Как видно из изложенного, этот вывод обосновывается весьма разнообразным материалом. С другой стороны, хорошо известно, что для песца характерны большие колебания в многочисленности щенков в помете. В благоприятные по кормовым условиям годы песцы полностью реализуют характерную для них высокую потенцию плодовитости. В менее благоприятные годы их плодовитость резко снижается. Однако для песцов характерна и другая особенность. Они способны размножаться даже при крайнем ожирении, к чему другие животные, в том числе и лисица, не способны.

Это значит, что для типичного полярного вида характерна не только высокая плодовитость, но и некоторые физиологические приспособления, обеспечивающие поддержание жизнеспособности самок при вынашивании и выкармливании многочисленных пометов.

Высокая плодовитость выгодна только при благоприятных условиях. В условиях ниже оптимальных она может оказаться вредной, т. к. в результате истощения самки ведет в конечном итоге к снижению числа молодых, доживающих до половой зрелости.

Создается впечатление, что в условиях Субарктики отбор шел (и идет), с одной стороны, по линии сокращения числа молодых в помете на фоне стимулирующего плодовитость влияния внешних условий, а с другой, по линии создания определенного комплекса физиологических приспособлений, позволяющих животным реализовать максимальную плодовитость и выкармливать многочисленное потомство.

Поэтому специфической особенностью полярных форм следует считать не столько высокую плодовитость, сколько способность выкармливать многочисленные пометы. В отдельных случаях для полярных форм характерен, по-видимому, более низкий потенциал размножения по сравнению с родственными более южными формами. Хорошим примером является в этом отношении овцебык. Этот типичный представитель фауны Арктики приносит по одному детенышу обычно через год и отличается относительно поздней половой зрелостью (самцы становятся половозрелыми на 6-й год, самки — на 3-й).

Таким образом, среди субарктических млекопитающих, отличающихся повышенной плодовитостью, следует отличать формы, у которых эта особенность является видовым признаком, и формы, у которых она является прямым следствием стимулирующего влияния внешних условий. В первом случае она обеспечивается некоторыми другими физиологическими приспособлениями, по-видимому, более лабильна и имеет большее биологическое значение.

Это не значит, однако, что для животных, высокую плодовитость которых в условиях Субарктики можно условно назвать стимулируемой, она не имеет значения. Нам представляется, что именно благодаря ей широко распространенные виды, например, полевки, могут достигать на северной границе ареала своего распространения огромной численности, вполне соизмеримой с численностью типичных субарктиков в годы пика их численности. Иллюстрация этой закономерности приводятся нами в одной из статей настоящего сборника на примере полевки-экономки и арктической бурозубки.

Даже если эта высокая численность в силу ряда специфических условий Крайнего Севера не держится длительный период (еще менее длительный, чем это характерно для типичных субарктиков), то она не только делает весьма серьезной роль субарктических популяций широко распространенных видов в биоценозах лесотундры и южной тундры, о чем обычно забывается, но и имеет огромное значение в процессе освоения видом арктических территорий. В период резко повышенной численности

вид с большей плотностью заселяет территорию, что, несомненно, ведет к некоторому расширению диапазона заселяемых им биотопов. С другой стороны, увеличение численности в силу определенных генетико-популяционных процессов способствует отбору наиболее приспособленных к данной конкретной обстановке животных и тем самым созданию специализированных форм.

Таким образом, высокая плодовитость полярных млекопитающих в обеих ее формах может быть рассматриваема в качестве их важнейшей биологической особенности.

б) Скорость роста и развития молодняка

Короткий летний период допускает нормальное существование только тех видов, молодняк которых развивается достаточно быстро и к осени в полной мере приобретает способность противостоять суровым условиям полярной зимы. Отсюда — важная особенность аборигенов Приполярья — исключительно быстрый рост и развитие молодняка.

Скорость роста молодняка северного оленя значительно превосходит скорость роста телят других копытных (Друри, 1955). Еще более интересны факты, показывающие, что в условиях неволи типичные грызуны Субарктики — лемминги — выделяются скоростью своего роста. Родившиеся в нашем виварии лемминги веса в 20 граммов достигли примерно к 15 дню, имея среднесуточный прирост веса более 1 г, при удельном нарастании веса тела в конце второй недели более 10 проц. Несколько меньшие константы роста копытного лемминга (*Dicrostonyx gubricatus gubricatus*) получены на Аляске (Morrison, Kyser, Strecker, 1954), однако скорость роста этого вида оказалась значительно выше, чем у красной полевки. Поскольку эти данные получены в лабораторных условиях, есть основания полагать, что быстрый рост — наследственно закрепленная особенность лемминга. Свойственна ли она только типичным полярным видам (лемминги), или характерна и для полярных популяций широко распространенных видов, — остается еще нерешенным и тем более интересным вопросом. Имеющиеся данные противоречивы. Основываясь на анализе возрастного и размерного состава популяций (*Microtus oeconomus*, *Clethrionomys rutilus* и *Arvicola terrestris*), на широте Полярного круга нам не удалось констатировать большую скорость их роста по сравнению, например, с лесостепными популяциями. Моррисон с соавторами (op. cit) установили для молодых *C. rutilus dawsoni* константу роста 0,49, примерно соответствующую аналогичному показателю южных подвидов полевок. Однако те же авторы указывают высокую константу роста северного подвида экономки (*M. oeconomus macforlani*).

В виварии нашей лаборатории мы имели возможность

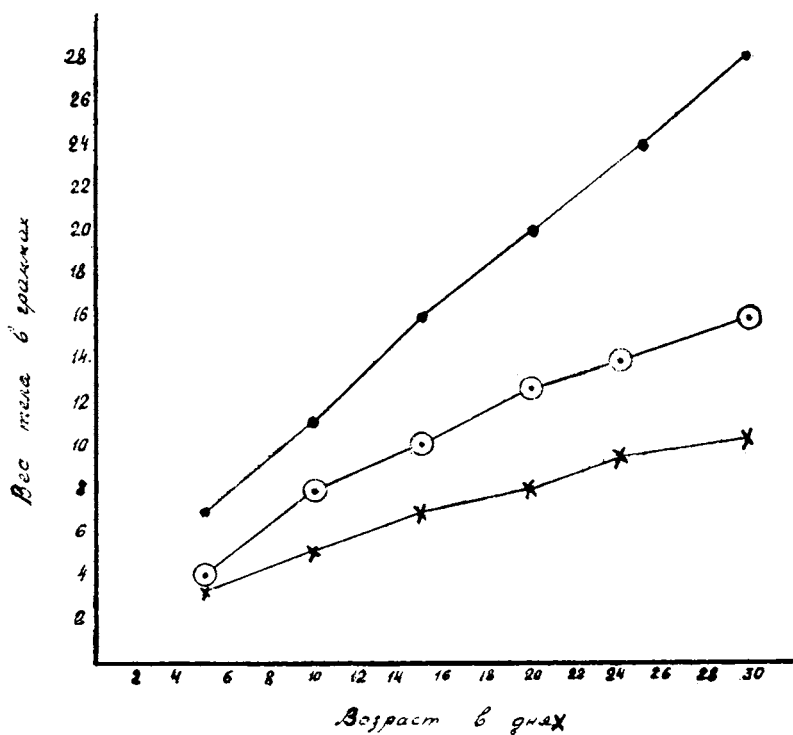


Рис. 1.

Скорость роста обского лемминга, большой узкочерепной полевки и южного подвида узкочерепной полевки в условиях вивария (средние данные)

● L. obensis. ○ M. g. major. × M. g. gregalis.

сравнить скорость роста двух подвидов узкочерепной полевки: южного (M. g. gregalis) и полярного (M. g. major). Полученные данные представлены на прилагаемом графике (рис. 1). Он показывает, что полярный подвид отличается значительно большей скоростью роста. Поскольку оба подвида содержались в совершенно одинаковых условиях, эти данные свидетельствуют о том, что высокая скорость роста молодняка — наследственно закрепленная особенность субарктической формы. (Очень важно при этом отметить, что кривые роста M. g. major, полученные в 1957 и 1958 годах, полностью совпали).

Важной научной задачей является изучение не только биологических закономерностей, определяющих интенсификацию рос-

та молодняка полярных животных, но и конкретные ее физиологические причины. Нельзя во всяком случае все сводить к особенностям молока полярных млекопитающих (В. М. Сдобников, 1957), т. к., во-первых, высокая жирность молока и высокое содержание в нем других питательных веществ свойственно отнюдь не одним полярным видам, хотя обычно в менее выраженной форме, и, во-вторых, большая скорость роста сохраняется у молодняка, давно перешедшего к самостоятельному образу жизни.

Анализируемый график показывает, однако, что скорость роста лемминга значительно превосходит скорость роста не только южной, но и полярной формы узкочерепной полевки.

в) Скорость полового созревания

В отдельных случаях удается показать, что быстрый рост субарктов сопровождается относительно быстрым развитием важнейших физиологических систем. Особое значение имеет скорость полового созревания.

Исследования показывают, что именно в этом отношении некоторые северные формы весьма серьезно отличаются от южных.

Исследования Копейна (1958) показали, что для обского лемминга и большой узкочерепной полевки характерно очень раннее половое созревание. Отдельные особи узкочерепной полевки успешно оплодотворяются в возрасте 10—12 дней и в возрасте около месяца дают потомство. Большинство особей обследованных форм достигает половой зрелости в минимальные, допускаемые физиологией вида, сроки.

Какова же скорость полового созревания субарктических популяций широко распространенных видов? Наши исследования (Шварц, 1959) показали, что быстрое достижение половой зрелости характерно и для них. Достаточно указать, что на Ямале в середине лета большинство самок полевко-экономок весом 20—25 г оказываются беременными, а отдельные особи начинают размножаться в еще более молодом возрасте. Особо показательны данные, характеризующие скорость полового созревания землероек. Как известно, бурозубки, как правило, знающее очень мало исключений, в год своего рождения половой зрелости не достигают (Grambell, 1935; Dehnel, 1952; Шварц, 1956). Наши наблюдения над арктической бурозубкой (*Sorex arcticus*) (Шварц, 1959) показали, что в условиях Заполярья большая часть особей первого поколения землероек становятся способными к размножению уже в июле года своего рождения. Более того, даже часть особей летнего времени рождения успевает принять участие в размножении в первый год жизни.

Трудно сказать, характерно ли раннее половое созревание и для других групп млекопитающих на Крайнем Севере. Во всяком случае часть самок северного оленя телятся в возрасте

одного года (Друри, 1949); это можно рассматривать как указание на то, что отмеченная на полярных грызунах и насекомоядных закономерность в какой-то степени проявляется и среди копытных.

Для мелких млекопитающих раннее половое созревание, несомненно, имеет большее значение, чем повышенная плодовитость. Оно создает предпосылки для реализации геометрической прогрессии размножения в течение одного года и, тем самым, для быстрого нарастания численности животных.

При попытках объяснения рассматриваемой закономерности возможны два пути. Раннее половое созревание субарктов можно толковать как прямую реакцию на условия среды и как наследственно закрепленную приспособительную особенность животных Заполярья, выработанную естественным отбором.

Теоретически первое толкование вполне мыслимо, т. к. режим света является мощным гонадостимулирующим фактором, в значительной степени определяющим готовность животного к размножению (Bisonette a Csech, 1937; Калабухов, 1951; Кузнецов, 1952; Карапетян, 1955 и др.). Однако анализ проведенных наблюдений заставляет придерживаться иной точки зрения.

Наиболее существенное соображение, на наш взгляд, сводится к следующему. Известно, что скорость полового созревания грызунов подвержена сезонным изменениям. На ряде видов грызунов лесостепного Зауралья нами было показано, что уже в начале августа ее снижение проявляется очень отчетливо, и грызуны, родившиеся во второй половине июня и позднее, в год своего рождения половой зрелости не достигают (Шварц, Павлинин, Сюзюмова, 1957).

Наши наблюдения, проведенные на Ямале (Шварц, 1959), показали, что совершенно аналогичная картина имеет место и в Заполярье. Замедленное половое созревание грызунов в конце июля — начале августа нам удалось показать на красной полевке и эконолке. К совершенно аналогичному выводу пришел Копейн (1958) на основании изучения типичных субарктов — обского лемминга и большой узкочерепной полевки. Это дает основание полагать, что уменьшение скорости полового созревания к концу лета свойственно представителям различных фаунистических групп.

Важно, однако, отметить, что в условиях Заполярья падение скорости полового созревания происходит примерно в те же календарные сроки, что и в лесостепных районах при долготе дня около 20 часов. Это значит, что падение скорости полового созревания полярных полевок происходит при длительности светлого времени суток, намного превышающей возможную максимальную длину светового дня на широте лесостепных районов.

Это приводит нас к заключению, что раннее половое созревание полярных животных не может быть объяснено прямым влия-

янием географических условий и должно рассматриваться как специфическое, отбором выработанное и закрепленное их приспособление, находящее, однако, в условиях Субарктики благоприятные условия для своего проявления.

г) Период размножения

Одна из бросающихся в глаза особенностей животных Заполярья — раннее начало размножения. Уже первые исследователи Арктики отмечали, что песец и многие птицы Заполярья приступают к размножению очень рано, фактически зимой, когда бескрайние просторы тундры еще покрыты снегом. Позднее Цецвинский (1940) показал, что и полярные виды грызунов начинают размножаться под снегом в конце зимы. Дунаева (1947) подтвердила это интересное наблюдение новым разносторонним материалом, собранным ею при изучении биологии леммингов Ямала. Наконец, детальные исследования Копейна (1958) показали на большой узкочерелной полевке и обском лемминге, что большинство перезимовавших особей этих видов начинает размножаться в феврале, их первый помет является массовым и определяет дальнейшую скорость нарастания численности популяции.

Очень важно отметить, что изменения температурных или световых условий никак не могут рассматриваться как факторы, стимулирующие начало размножения грызунов. Долгота дня только еще начинает увеличиваться и, конечно, не может влиять на ход физиологических процессов у животных, ведущих подснежный образ жизни. Температурные условия остаются в это время практически неизменными.

Таким образом, весеннее размножение грызунов-субарктов начинается не только раньше «весны тепла», но и «весны света».

Размножение субарктических популяций широко распространенных видов грызунов начинается значительно позднее. На широте 67° полевка-экономка, пашенная полевка и водяная крыса начинают размножаться в конце апреля (Шварц, 1959), т. е. примерно на 2 месяца позже, чем типичные субаркты.

Важно, однако, что указанные виды примерно в это же время начинают размножаться и в средних широтах. В лесостепной, степной и лесной зонах конец апреля — это весна, время бурного снеготаяния и резкого повышения температуры. В Заполярье — это конец зимы. День становится значительно длиннее, но снег еще покрывает тундру сплошным покровом, и грызуны ведут типично зимний подснежный образ жизни.

Можно поэтому сказать, что начало размножения заполярных популяций широко распространенных видов совпадает не с фенологическими, а с календарными сроками начала размножения их южных популяций. Создается впечатление, что заполярные популяции сохраняют в новых для вида условиях существ-

зования типичный для более южных популяций ритм сезонной жизнедеятельности, отдельные фазы которого происходят в совершенно иной фенологической ситуации ¹⁾).

II. Некоторые закономерности возрастной структуры популяций *Micromammalia* Субарктики

У животных, дающих несколько поколений в год, изменение скорости размножения влечет за собой изменение закономерностей динамики возрастной структуры популяций. Поэтому мы вправе ожидать, что в условиях Субарктики популяции грызунов и мелких насекомоядных отличаются от более южных популяций тех же или родственных видов своеобразием смены поколений и своеобразием их роли в поддержании численности видовых поселений.

Типичная картина динамики возрастной структуры популяций субарктов получена в нашей лаборатории К. И. Копеиным на узкочерепной полевке. В общих чертах она сводится к следующему.

Уже в начале мая молодые текущего года рождения (зимнее поколение) составляют около 70 проц. в популяции, т. е. уже весной превышают по численности перезимовавших животных более чем в 2 раза. В июне перезимовавшие составляют уже менее 10 проц. в популяции, а более 90 проц. составляют зверьки зимнего и весеннего пометов, которые в это время интенсивно размножаются (раннее половое созревание). В начале июля перезимовавшие особи встречаются единицами, а популяция представлена животными четырех поколений: зимним, весенним и двумя летними. К концу июля перезимовавшие практически вымирают, а в августе практически исчезают и животные зимнего помета. Постепенно происходит отмирание животных весеннего и первого летнего поколения, в результате чего в октябре месяце около 90 проц. составляют зверьки второго летнего помета.

Нарисованная здесь общая картина динамики возрастной структуры популяции большой узкочерепной полевки подтверждена наблюдениями, проведенными в течение ряда лет в различных районах Ямала, и может, следовательно, считаться вполне достоверной.

Принципиально те же закономерности управляют динамикой структуры популяций и обского лемминга (Копеин, 1958).

¹⁾ Это впечатление не нарушается тем обстоятельством, что ондатра в условиях Крайнего Севера начинает размножаться примерно на месяц позже, чем в более южных климатических зонах. Размножение этого вида может быть успешным только после вскрытия водоемов, чем объясняются и относительно более резкие колебания начала размножения в пределах отдельных климатических зон и различия между популяциями в разных условиях среды.

Совершенно иная картина вырисовывается при изучении субарктических популяций полевки-экономки, пашенной полевки и водяной крысы (Шварц, 1959). У этих видов темп нарастания численности, по-видимому, лишь в незначительной степени зависит от начала весеннего размножения и многочисленности первого помета.

Первый помет этих видов, появляющийся на свет в самом начале полярной весны, гибнет в столь большом числе, что ведущая роль в поддержании численности популяции переходит ко второму помету. Потомство этого основного помета является самым многочисленным и составляет в силу этого основу поздне-летней популяции, от состояния которой зависит численность вида весной будущего года.

Резко различная смертность животных первого поколения приводит к весьма любопытной закономерности. Мы отмечали, что заполярные популяции широко распространенных видов начинают размножаться в те же календарные, но в совершенно иные фенологические сроки по сравнению с популяциями более южными. Однако основные этапы изменения возрастной структуры популяций в Заполярье и в средних широтах примерно соответствуют фенологическим различиям сравниваемых зон и, следовательно, календарно не совпадают. Наиболее резкое проявление этой закономерности: основная масса молодых текущего года рождения приступает к размножению в условиях Заполярья примерно в июле, в лесостепи — в июне. Соответственно изменяются и сроки наступления и других явлений в жизни сравниваемых популяций.

Как мы отмечали, у приполярных популяций ондатры все фенофазы запаздывают примерно на месяц и, соответственно этому, запаздывают и изменения в возрастной структуре их популяций. Как видим, несмотря на то, что фенология размножения приполярных популяций других видов полевок принципиально иная, фенология возрастной динамики их популяций имеет больше сходства с ондатрой, чем с типичными субарктиками — леммингом и большой узкочерепной полевкой.

Это положение будет нами учтено при попытке анализа возможных путей приспособления широко распространенных видов к условиям Крайнего Севера.

III. Некоторые морфо-физиологические показатели и их динамика

а) Изменение размеров вилочковой железы

Материалы предыдущей главы показывают, что важнейшим условием освоения млекопитающими Субарктики является быстрое развитие молодняка. Однако изучение биологии развития животных в их естественной среде обитания связано с очень большими трудностями.

Суждение об их росте и развитии создается преимущественно на основе анализа динамики возрастной и размерной структуры популяции и изучения скорости полового созревания молодых животных. Поэтому специальные методические приемы, позволяющие полнее осветить особенности развития животных, приобретают особое значение.

В этой связи представляет интерес использование в качестве показателя развития животных размеров вилочковой или зубной железы (тимуса).

В виду того, что этот прием начал еще только входить в практику экологических исследований (Bazan, 1952; Шварц, 1959), позволим себе остановиться на его обосновании.

Как известно, зубная железа достигает наибольшего развития в молодом возрасте. У взрослых животных она подвергается обратному развитию, инволюирует.

Значение зубной железы не может в настоящее время считаться полностью установленным. Несомненно, однако, что она принимает участие в ряде важнейших физиологических процессов, протекающих в развивающемся организме: обмене кальция (Заварзин и Щелкунов, 1954; Nagms, 1948), кроветворении, обмене нуклеопротеидов (Balboni, 1955).

Прямыми наблюдениями показано, что между размерами зубной железы и жизнеспособностью молодых животных существует прямая связь (Делль, 1953; Зубарева и Снитковская, 1958 и др.). Наконец, благоприятные условия эмбрионального развития ведут к увеличению размеров тимуса новорожденных животных, что позволяет рассматривать вес тимуса в качестве тонкого показателя питания плода (Latimer, 1954). С другой стороны, неблагоприятные условия развития (голодание, недостаток белка или витаминов, болезни, гельминтозы) ведут к уменьшению веса тимуса и у молодых животных (Соколов, 1900; Петрова, 1955; Кожуховский, 1956; Kog, 1957).

Совокупность указанных данных позволяет считать, что размеры тимуса могут быть с успехом использованы в качестве индикатора условий развития животных в их естественной среде обитания.

Наши материалы, характеризующие развитие тимуса у обследованных видов грызунов в Заполярье, представлены в прилагаемых таблицах (1, 2, 3).

В соответствии с задачами настоящей статьи, мы приводим лишь те данные, которые необходимы для иллюстрации констатируемых закономерностей. Публикация материала в полном объеме дана в специальных работах нашей лаборатории, посвященных анализу конкретных вопросов.

Гнездовой молодняк грызунов-субарктов характеризуется очень высоким индексом тимуса. У молодых *M. gregalis* major весом около 4 г он колеблется от 2,66 до 3,90, при средней 3,05%. В. Г. Оленев изучил развитие тимуса у 6 видов грызу-

Зависимость размеров зубной железы от генеративного состояния животных
(июль — начало августа, Хадыга (67°30') 1958 г.

M. oeconomus

Меньше 20 г								20 г — 40 г						40 г — 50 г						Больше 50 г				
самцы		самки						самцы		самки				самки				самцы	самки					
n	M (lim)	нерожавшие		беременные		кормящие		n	M (lim)	нерожавшие		беременные		кормящие		n	M (lim)							
		n	M (lim)	n	M (lim)	n	M (lim)			n	M (lim)	n	M (lim)											
7	1,24 (0,31—2,42)	8	1,28 (0,62—1,9)	4	2,01 (1,11—3,8)			11	1,01 (0,203—2,66)	4	0,87 (0,43—1,43)	7	1,83 (0,33—2,74)	1	0,68	2	0,60 (0,43—0,78)	Тимус инволюционирован						

Cl. rutilus

Меньше 12 г						12 г — 20 г						20 г — 30 г						Больше 30 г						
самцы		самки				самцы		самки				самцы		самки				самцы	самки					
		нерожавшие		беременные		n	M (lim)	нерожавшие		беременные		n	M (lim)	нерожавшие		беременные			n	M (lim)				
Нет материала						17	2,48 (0,87—4,36)	5	2,77 (1,31—3,9)	3	2,32 (2,22—2,5)			1	2,4	Тимус инволюционирован								

Таблица 3

Осеннее изменение относительного веса зубной железы большой узкочерепной полевки и полевки Миддендорфа.
Материал получен из Нового Порта и Яптик-Сале. Для сравнения использованы молодые животные, весом 18—25 г)

	1 сентября — 15 сентября								20 сентября — 1 октября								1 октября — 15 октября							
	самцы		самки						самцы		самки						самцы		самки					
	n	M (lim)	нерожавшие		беременные		кормящие		n	M (lim)	нерожавшие		беременные		кормящие		n	M (lim)	нерожавшие		беременные		кормящие	
		n	M (lim)	n	M (lim)	n	M (lim)			n	M (lim)	n	M (lim)	n	M (lim)			n	M (lim)	n	M (lim)	n	M (lim)	
<i>M. gregalis major</i>	11	2,062 (0,306—3,88)	10	2,313 (1,41—3,12)	4	1,24 (0,714—1,66)	4	0,263 (0,114—0,45)	6	1,60 (1,11—2,59)	9	1,30 (0,217—2,3)	—	—	1	0,66	5	0,87 (0,191—1,44)	3	0,96 (0,76—1,28)	—	—	—	—
<i>M. middendorffi</i>	4	2,09 (1,76—2,63)	5	1,73 (1,05—2,67)	—	—	1	0,442 (0,704—3,28)	15	1,50 (0,54—2,37)	11	1,20	—	—	1	0,218	8	0,94 (0,224—1,79)	3	1,63 (0,514—3,26)	—	—	—	—

Таблица 1

Относительный вес зобной железы (в ‰) у молодых грызунов различных видов в Заполярье в середине лета (июль—начало августа). Для сравнения указаны аналогичные данные по полевке из Свердловской области, полученные В. Г. Оленевым (рукопись); использованы только самцы

Вид, возрастная группа	n	Относительный вес зобной железы в ‰
Заполярье		
<i>Microtus middendorffi</i> , вторая генерация текущего года рождения, вес около 20 г, 1957 год.	8	2,99 (1,68—3,85)
<i>Clethrionomys rutilus</i> , subadultus, вес до 20 г, 1957 год	9	2,5 (1,6—3,43)
<i>Clethrionomys rutilus</i> , subadultus, вес 12—20 г, 1958 год	17	2,48 (0,87—4,36)
<i>Microtus oeconomus</i> , subadultus (вторая генерация), вес 20—40 г, 1958 год	11	1,01 (0,203—2,66)
Северная лесостепь		
<i>Clethrionomys glareolus</i> , subadultus, вес 15—25 г	10	1,04 (0,23—1,73)

нов северной лесостепи и ни в одном случае не получил более высоких цифр. Это можно рассматривать в качестве показателя высокой жизнеспособности молодняка полярных полевков.

Высокий индекс тимуса сохраняется у них и при переходе к самостоятельному образу жизни. Как видно из табл. 1, только у экономки индекс тимуса ниже, чем у рыжей полевки из северной лесостепи, у всех же остальных обследованных в Заполярье видов он значительно выше и, что особенно важно, приближается к известному для грызунов максимуму.

Важно отметить, что раннее половое созревание субарктических *Microtammalia* не связано с инволюцией тимуса. На это мы уже обращали внимание при анализе биологических особенностей биологии заполярных популяций *Sorex arcticus* (Шварц, 1959). Эта же закономерность иллюстрируется здесь на примере полевки-экономки и красной полевки (табл. 2).

Полезно обратить внимание, что если у молодых беременных самок красной полевки в середине лета индекс тимуса не ниже, чем у одновозрастных самцов, то у полевки-экономки он выше. Максимальным оказался и индекс тимуса у молодой беременной самки арктической бурозубки (Шварц, 1959). Эти данные позволяют считать, что раннее половое созревание и последующая беременность не являются просто следствием стимулирующего действия внешних условий (света), а основаны на высокой жизнеспособности развивающегося молодняка.

К осени размеры тимуса начинают падать. В средних широтах этот процесс становится хорошо заметным к началу зимы. Во всяком случае, еще в октябре в Свердловской области у молодых полевок индекс тимуса колеблется около 1,7%, т. е. держится почти на том же уровне, что и в летнее время.

Как видно из табл. 3, в Заполярье осенняя инволюция тимуса начинается значительно раньше. То, что представленные в таблице данные не являются случайными, хорошо доказывается практически полным совпадением изменений в размерах тимуса у сравниваемых видов.

Снижение индекса тимуса к осени наблюдается и у типичного эваркта — обского лемминга. У восьми обследованных в октябре леммингов средний индекс тимуса оказался равным 1,04% при колебаниях от 0,43 до 1,64.

Более ранняя осенняя инволюция тимуса у субарктов не может объясняться сокращением длины дня (свет стимулирует развитие тимуса — Browman a. Sears, 1956), т. к. в октябре продолжительность светлого времени суток в Заполярье и в лесостепи примерно совпадают.

Поэтому раннюю осеннюю инволюцию тимуса мы должны рассматривать, как показатель ухудшения условий развития полярных *Micromammalia*. Их развитие приостанавливается в осеннее время и начинается вновь в конце зимы в связи с наступлением размножения.

Таким образом, изучение динамики веса зобной железы мелких млекопитающих в Заполярье дает дополнительный материал к характеристике закономерностей и условий их развития. Оно показывает, что в летнее время быстрое половое созревание молодых животных происходит на фоне их высокой жизнеспособности. Однако ни субарктические популяции широко распространенных видов, ни типичные эваркты не приобрели способности использовать осенний период для продолжения роста и развития, что выражается не только в прекращении полового созревания, но и в ранней инволюции тимуса, указывающей на изменение общего хода развития животных. Можно полагать, что раннее прекращение дальнейшего роста и развития в условиях Заполярья выгодно. Оно позволяет молодым животным полнее подготовиться к зиме, что имеет первостепенное значение для сохранения численности популяции.

б) Изменение размеров надпочечников и щитовидной железы

Нами было показано, что в процессе приспособления животных к сезонной смене условий существования большое значение имеет изменение функциональной активности некоторых желез внутренней секреции (Смирнов и Шварц, 1957; Шварц и Оленев, 1959; Шварц, 1959 и др.). Особое значение

имеют в этом отношении надпочечники и щитовидная железа. На самых различных видах было показано, что в осенне-зимний период их размеры резко увеличиваются, в чем нельзя не видеть известной связи активности этих желез с процессом приспособления животных к низким температурам (Sellers, Keichman, Thomas, 1951; Hines, 1952; Weiss, 1954 и др.).

Соответственно с этим, в различных климатических зонах заметное увеличение указанных желез внутренней секреции происходит в различные сроки. Так, например, в Курганской области период резкого увеличения веса надпочечника ондатры падает на октябрь — ноябрь, в районе Салехарда — на сентябрь — ноябрь, в районе Яр-Сале — на сентябрь. Аналогичные изменения наблюдаются и в сезонных колебаниях веса щитовидной железы.¹

Таким образом, общие закономерности изменений относительного веса двух желез, активность которых во многом определяет способность животных приспособляться к изменению внешних условий (в частности, температурных), кажется ясной. Однако конкретные проявления этой общей закономерности у различных видов и в разных ландшафтно-климатических зонах различны. Эти различия свидетельствуют о разных путях освоения отдельными видами Крайнего Севера. Конкретные данные, иллюстрирующие эту закономерность, приведены в прилагаемых таблицах и графиках.

Естественно, для того, чтобы разобраться в закономерностях сезонной изменчивости размеров указанных желез, необходимо отметить их зависимость от других факторов.

Повышенная половая активность и, особенно, размножение самок (беременность, лактация) связаны с интенсификацией деятельности надпочечников, что очень отчетливо сказывается на увеличении их размеров (Смирнов и Шварц, 1957, 1959).

Поэтому понятно, что в период пика размножения индекс надпочечников самок, а у некоторых видов и самцов, оказывается резко повышенным. Таблица 4 и график (рис. 2) показывают, что в условиях Заполярья эта закономерность очень отчетливо прослеживается у зайца-беляка, красной, узкочерепной, пашенной полевки и полевки-экономки, т. е. у всех обследованных видов, за исключением лемминга (рис. 3).

Даже если не придавать значение конкретному выражению указанной кривой (рис. 3), которое может быть следствием не-

¹ Проведение исследований в полевой обстановке заставило нас в качестве критерия функциональной активности желез пользоваться их весом. Мы полагаем, что серьезной ошибки мы в данном случае не допускаем, т. к. известно, что корреляция между размерами надпочечника (Tepperman Engel, Long, 1943; Smith a. Freck, 1955; Christian, a. Davis, 1955; Christian, 1956) и щитовидной железы (Войткевич и Ларионов, 1938; Hoffman a. Shaffner, 1950; Новиков, Левицкая и Абрамеев, 1953; Мошков, 1953; Матоушек, 1956) и их функциональной активностью весьма тесная.

Таблица 4.

Относительный вес надпочечников (в мг на кг веса тела) и щитовидной железы (в ‰) различных грызунов Субарктики в летнее время (июль — начало августа)

В и д	Пол и возраст	Относительный вес	
		надпочечников	щитовидной железы
Lepus timidus	ad самцы	91	—
	ad самки	129	—
	juv самцы	360	—
	juv самки	200	—
Clethrionomys rutilus	sen самцы	150	0,617
	sen самки	517	0,773
	ad самцы	158	0,773
	ad самки	137	1,095
	juv самцы	154	1,226
	juv самки	396	0,963
Microtus oeconomus	Меньше 30 г самцы	244	1,521
	самки	377	1,424
	30—50 г самцы	229	0,873
	самки	438	0,583
50—75 г самцы	239	0,644	
	самки	519	1,017
Больше 75 г самцы	197	0,665	
	самки	467	0,376
Microtus agrestis	Меньше 30 г самцы	178	1,355
	самки	230	0,876
	30—50 г самцы	179	0,663
самки	369	—	

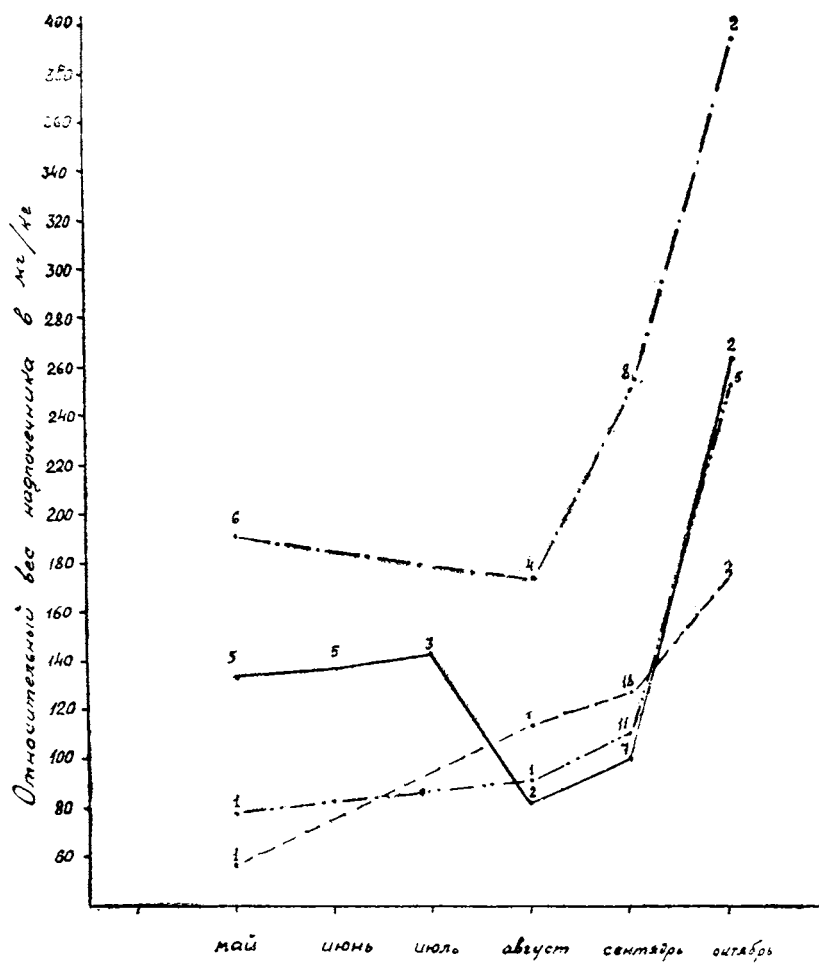


Рис. 3.

Сезонные изменения размеров надпочечников обского лемминга на побережье Байдарацкой губы

(по материалам К. И. Копеева, рукопись)

Цифры указывают число исследованных особей

- половозрелые самцы.
- - - неполовозрелые самцы.
- · - половозрелые самки.
- · · неполовозрелые самки.

Сезонные изменения относительного веса надпочечников (в мг/кг) полевок в зависимости от генеративного состояния животных (Новый Порт и Яптик-Сале)

Вид	До 15 сентября								20 сентября — 1 октября								1 октября — 10 октября							
	самцы		самки						самцы		самки						самцы		самки					
	n	M (lim)	нерожавшие		беременные		кормящие		n	M (lim)	нерожавшие		беременные		кормящие		n	M (lim)	нерожавшие		беременные		кормящие	
			n	M (lim)	n	M (lim)	n	M (lim)			n	M (lim)	n	M (lim)	n	M (lim)			n	M (lim)	n	M (lim)	n	M (lim)
<i>M. gregalis</i>	4	207 (153–254)	8	249 (161–380)	3	301 (211–358)	1	314 —	6	339 (52–975)	9	247 (53–347)	1	320 —	—	—	3	388 (120–910)	2	491 (100–882)	—	—	—	—
<i>M. middendorffi</i>	8	171 (101–276)	2	332 (266–398)	—	—	1	472 —	8	353 (100–965)	13	335 (104–664)	—	—	—	—	10	227 (117–430)	6	263 (114–620)	—	—	—	—

Таблица 6

Сезонные изменения относительного веса щитовидной железы (в %) в зависимости от генеративного состояния животных, Новый Порт и Яптик-Сале

Вид	До 15 сентября								20 сентября по 1 октября								1 октября — 10 октября							
	самцы		самки						самцы		самки						самцы		самки					
	n	M (lim)	нерожавшие		беременные		кормящие		n	M (lim)	нерожавшие		беременные		кормящие		n	M (lim)	нерожавшие		беременные		кормящие	
			n	M (lim)	n	M (lim)	n	M (lim)			n	M (lim)	n	M (lim)	n	M (lim)			n	M (lim)	n	M (lim)		
<i>M. gregalis</i>	8	1,81 (0,56–3,52)	8	2,27 (1,22–3,6)	3	1,14 (0,112–1,99)	1	0,62 —	8	2,97 (2,43–3,88)	11	3,39 (1,20–5,46)	1	3,66 —	—	—	3	2,25 (0,89–3,7)	2	2,08 (2,05–2,11)	—	—	—	—
<i>M. middendorffi</i>	11	1,54 (0,91–2,35)	5	1,73 (1,65–2,1)	—	—	1	0,40 —	18	1,67 (1,04–2,92)	19	1,43 (0,86–2,48)	—	—	—	—	9	1,57 (0,57–2,03)	5	1,92 (1,13–3,18)	—	—	—	—

Прежде всего, как указывалось в главе 1, плодовитость лемминга несколько ниже, чем у других полярных полевок, что несомненно, снижает нагрузку самки во время вынашивания и вскармливания молодняка.

Другое наблюдение заключается в следующем. Известно, что повышение «работы» (в широком смысле этого слова) организма связано с повышенной потребностью в витаминах, прежде всего в витамине А. Поэтому даже в оптимальных условиях в период размножения у самых различных видов наблюдается резкое падение резервов этого витамина в печени (Шварц, Смирнов, Кротова, 1956, 1957). В этом свете представляют большой интерес данные К. И. Копейна (1959), которые показывают, что самки лемминга в период размножения сохраняют относительно высокое содержание витамина А в печени (около 6 мг/проц.).

Полное принципиальное совпадение данных, характеризующих общую физиологическую реакцию грызунов на размножение, на основе изучения изменения веса надпочечников и содержания витамина А в печени говорит о том, что типичные эварты — лемминги — проходят период размножения при меньшей степени энергетической напряженности организма, что в условиях Субарктики имеет особое значение.

Как указывалось, к осени относительный вес надпочечников и щитовидной железы увеличивается.

Естественно, что в разных местах, в зависимости от конкретных условий, течение этого процесса может быть различным.

Сравнение графика 2 и таблицы 5 показывает, например, что если в 1957 году в районе Яптик-Сале в последней декаде сентября у узкочерепной полевки наблюдалось резкое увеличение веса надпочечника, то на побережье Байдарацкой губы имело место падение его веса; процесс перестройки организма к осенне-зимним условиям существования оказался связанным с меньшей степенью напряженности организма, чем летняя жизнедеятельность (размножение).

Поэтому для того, чтобы оценить особенности отдельных видов, сравнение необходимо проводить в одно и то же время в одном месте.

Сравним две такие пары видов: узкочерепную и полевку Миддендорфа из района Яптик-Сале (табл. 5 и 6) и узкочерепную полевку и лемминга с побережья Байдарацкой губы (графики 2 и 3). В первом случае у обоих видов наблюдается увеличение надпочечников в третьей декаде сентября. В это же время у узкочерепной полевки очень резко увеличивается и вес щитовидной железы. У полевки Миддендорфа увеличение веса надпочечника продолжается более короткий период и гипертрофия тиройда выражена очень слабо. Эти данные говорят о том, что у полевки Миддендорфа перестройка физиологии на зимний

лад связана с меньшей гиперфункцией эндокринных желез и проходит в более короткий период.

Еще более интересные данные дает сравнение обского лемминга и узкочерепной полевки из районов Байдарацкой губы. У лемминга к октябрю месяцу наблюдается очень резкое увеличение надпочечника, у полевки именно в этот период вес надпочечника наиболее низок.

Так как в другом районе и у узкочерепной полевки наблюдается гипертрофия надпочечников, различия между ней и леммингом с побережья Байдарацкой губы связаны с микроклиматическими условиями их обитания. Узкочерепная полевка обитает в более сухих, возвышенных участках тундры и в отдельных случаях микроклиматические условия ее обитания могут, видимо, полностью нейтрализовать действие климатических изменений, происходящих в макросреде. Лемминг с наибольшей полнотой осваивает тундру и меньше «защищен» от непосредственного воздействия климатических условий Заполярья. Этим, видимо, и объясняется особо резкое проявление сезонного изменения размеров его надпочечников.

Материал настоящего параграфа показывает, что в процессе приспособления грызунов Субарктики к сезонной ритмике климатических явлений важную роль играет изменение функциональной активности надпочечника и щитовидной железы. При этом, в тех случаях, когда микроклимат мест обитания животных не сглаживает сезонных климатических изменений, осеннее увеличение веса указанных желез у типичных субарктов происходит примерно в те же календарные сроки, что и у акклиматизированной ондатры. Это значит, что субаркты не приобрели физиологических особенностей, позволяющих им быть менее чувствительными к сезонным изменениям во внешней среде, но сопоставление продолжительности периода гипертрофии желез у ондатры и субарктов говорит о том, что период осенней перестройки жизнедеятельности организма субарктов проходит в относительно более сжатые сроки. Поскольку мы можем судить об этом по имеющимся данным, особенно прогрессивной является в этом отношении полевка Миддендорфа.

С другой стороны, приведенный материал показывает, что у леммингов процесс размножения связан с относительно меньшей напряженностью организма, чем у других видов *Micromammalia*. В условиях Субарктики эта его особенность, безусловно, имеет очень большое биологическое значение.

IV. Особенности газообмена и концентрации витамина С в тканях полярных полевок

Нашей аспиранткой Г. Б. Ливчак в течение ряда лет проводилось сравнительное изучение некоторых физиологических особенностей обского лемминга, южного и северного подвидов уз-

кочерепной полевки и степной пеструшки по комплексу показателей. Наибольшее внимание было уделено изучению их газообмена и содержания витамина С в тканях почки. Оба показателя — один прямо, другой косвенно — отражают интенсивность обмена веществ сравниваемых видов. Конкретные результаты этих исследований приведены в соответствующих статьях автора (Ливчак, 1958, 1959), поэтому мы позволим себе коснуться здесь некоторых наиболее общих выводов. Для этой цели достаточно привести сводную таблицу, суммирующую результаты серии опытов (табл. 7). Таблица показывает, что уровень обмена веществ типичных субарктов не только не выше (как этого можно было бы ожидать на основании известной связи уровня

Таблица 7

Потребление кислорода и относительное количество аскорбиновой кислоты в почках некоторых полевок
(Определение содержания АК у лемминга производилось в природных условиях, остальные определения — в виварии)

В и д	Потребление кислорода при 16—17° (мл/кг в час)	Относительное количество АК в почках (мл/кг)
Обский лемминг	3600	0,8
Большая узкочерепная полевка	4900	1,5
Пеструшка	6900	2,0

метаболизма с температурой среды), а ниже, чем у родственных форм, распространение которых ограничено более южными широтами.

Об этом говорит уровень газообмена сравниваемых форм и содержание аскорбиновой кислоты в их почках, которое, как известно, весьма тесно коррелировано с интенсивностью метаболизма животных.

V. Размеры важнейших внутренних органов

Материал, представленный в предыдущем параграфе, показывает, что интенсивность обмена веществ типичных субарктов ниже и во всяком случае не выше, чем у родственных форм, населяющих более южные ландшафтно-климатические зоны. Однако метод доказательства этого положения основан на таких показателях, которые достаточно хорошо отражают уровень метаболизма животного в покое, но не создают уверенности в том, что полученные данные могут быть без существенных оговорок перенесены на животных в их естественных условиях обитания, при характерной для данного вида активности. Уровень газообмена у животного в лабораторных условиях непосредственно

Таблица 8

Индекс сердца субарктических полевок
(в скобках указано число обследованных особей)

Вид	Вес тела				Примечание
	меньше 21 г	21—30 г	30—50 г	Больше 50 г	
<i>Lemmus obensis</i>	—	7,8	—	—	Материал К. И. Копейна
<i>M. middendorffi</i>	9,0 (43)	6,6 (13)	7,6 (8)	—	Материал автора
<i>M. gregalis</i> (Яптик-Сале)	7,8 (44)	6,5 (11)	6,3 (12)	—	Материал автора
<i>M. gregalis</i> (Яры)	7,2 (62)	6,2 (98)	6,1 (119)	—	Материал К. И. Копейна
<i>M. oeconomus</i>	7,8 (40)	—	6,6 (19)	5,7 (51)	Материал автора
<i>M. agrestis</i>	—	6,7 (6)	5,5 (6)	—	Материал автора
<i>Cl. rutilus</i>	7,6 (38)	6,7 (15)	—	—	Материал автора

отражает интенсивность его обмена веществ в состоянии покоя, но может служить лишь косвенным показателем его потенциальной способности выдерживать большое физическое напряжение, связанное с большими затратами энергии при движении, понижении температуры и т. п. в отдельные периоды жизни. Для изучения последнего вопроса большое значение имеет применение метода, который был назван нами методом морфо-физиологических индикаторов (Шварц, 1958). Он основан на том, что особенности образа и условий жизни животных тесно коррелированы с некоторыми их особенностями морфологическими. Было показано, что все условия (внешние или внутренние), которые требуют интенсификации обмена веществ, ведут к увеличению размеров ряда внутренних органов: сердца, печени, почек, длины кишечника, а также увеличению количества эритроцитов крови. Это положение доказано на очень разнообразном материале большим числом авторов (Hesse, 1921; Боголюбский, 1941; Шварц, 1949, 1954, 1955, 1958, 1959; Rensch, 1954) и в настоящее время требует не столько дальнейшего подкрепления, сколько конкретизации. Вместе с тем было показано, что биологические особенности, ведущие к общей интенсификации обмена веществ

(уменьшение размеров тела, увеличение общей активности, понижение температуры среды и т. п.), ведут к увеличению размеров всех указанных органов. Такие биологические особенности животного, которые делают необходимым резкое увеличение активности в отдельные моменты жизни (например, тип передвижения, требующий особенно больших затрат энергии), ведут к значительному увеличению размеров сердца при практически неизменных (по сравнению с родственными формами) размерах других органов.

Отмеченные закономерности, управляющие развитием интерьерных признаков наземных позвоночных животных, позволяют полнее оценить особенности млекопитающих Заполярья.

Собранный нами материал представлен в таблицах. Их анализ приводит к следующим заключениям:

а) из всех обследованных видов обский лемминг характеризуется наиболее отчетливыми интерьерными отличиями: относительно более крупными размерами сердца и очень длинным кишечником. Полевка Миддендорфа отличается от других полевок более крупным сердцем;

б) все обследованные виды характеризуются исключительно крупными размерами печени. Это в равной степени относится как к типичным субарктам, так и к субарктическим популяциям широко распространенных видов, хотя проявляется не во всех популяциях и не у всех возрастных групп;

в) ни у одного из обследованных видов размеры почек не превышают величин, характерных для родственных форм из более южных районов.

Однозначность полученных данных облегчает их биологическое толкование и делает его достаточно обоснованным.

Относительно незначительные размеры почек обследованных видов млекопитающих в условиях Заполярья, несомненно, говорят о том, что микроклиматические условия их существования сглаживают общеклиматические условия Крайнего Севера. Это положение кажется бесспорным, т. к. различными авторами на огромном и очень разнообразном материале было показано, что снижение температуры среды обитания ведет к увеличению размеров почек. С другой стороны, как показано в разделе IV, низкий уровень обмена субарктов доказан экспериментально.

В свете этого положения относительно большие размеры сердца лемминга должны рассматриваться не как показатель его более высокого обмена веществ, а как приспособление к временным, но значительным повышением физической активности животного. Относительно большая по сравнению с другими видами мышевидных грызунов способность к миграциям делает причины этого приспособления понятными.

Мы уже отмечали, что полевка Миддендорфа по ряду своих

Таблица 9

Индекс почки субарктических полевок
(в скобках указано число обследованных особей)

В и д	Вес тела				Примечание
	меньше 21 г	21—30 г	30—50 г	больше 50 г	
<i>M. middendorffi</i>	8,21 (53)	5,91 (13)	5,72 (8)	—	Материал автора
<i>M. gregalis</i>	8,58 (44)	6,72 (11)	6,88 (12)	—	Материал автора
<i>M. gregalis</i> (Байдарацкая губа)	—	6,6 (96)	—	—	Материал К. И. Копейна
<i>M. oeconomus</i>	9,6 (40)	—	7,6 (27)	5,65 (58)	Материал автора
<i>M. agrestis</i>	—	7,30 (6)	7,12 (6)	—	Материал автора
<i>Cl. rutilus</i>	7,79 (38)	7,57 (15)	—	—	Материал автора
<i>Lemmus obensis</i>	—	5,9 (59)	—	—	Материал К. И. Копейна

экологических особенностей приближается к леммингу: из всех видов полевок она осваивает тундровые биотопы с наибольшей полнотой. Кажется, поэтому, показательным, что она приближается к леммингу и по такому важному морфо-физиологическому признаку, как размеры сердца.

Другая особенность лемминга — исключительно длинный кишечник, превышающий длину тела в 10 раз (у полевков сходных размеров относительная длина кишечника колеблется около 600 проц.) Длина слепых кишок лемминга также больше, чем у других полевков (Копейн, 1958). В условиях тундры, в травянистом покрове которой преобладают осоки, относящиеся к трудно перевариваемым кормам, большой кишечник является, безусловно, приспособительным признаком.

Крупные размеры печени — характернейшая интерьерная особенность всех обследованных видов. Ее объяснение мы склонны искать, исходя из значения печени как депо энергетических резервов организма. Поскольку можно считать доказанным, что низкая температура окружающей среды и условия, вызывающие нарушения нормального режима кормления, ведут к увеличению

Индекс печени субарктических полевок
(в скобках указано число обследованных особей)

В и д	Пол	Вес тела				Приме- чание
		меньше 21 г	21—30 г	30—50 г	больше 50 г	
<i>M. middendorffi</i>	самцы	47,5 (36)	45,6 (6)	40,1 (2)	—	
	самки	41,4 (17)	49,0 (7)	53,4 (6)	—	
<i>M. gregalis</i>	самцы	46,4 (22)	53,9 (6)	71,2 (4)	—	
	самки	52,9 (22)	60,4 (5)	52,9 (8)	—	
<i>M. oeconomus</i>	самцы	63,6 (15)	—	62,9 (19)	59,3 (30)	
	самки	63,2 (25)	—	61,0 (8)	60,8 (21)	
<i>M. agrestis</i>	самцы	—	47,9 (2)	64,4 (4)	—	
	самки	—	55,7 (4)	67,8 (2)	—	
<i>Cl. rutilus</i>	самцы	63,8 (29)	64,2 (7)	—	—	
	самки	85,4 (9)	74,4 (8)	—	—	

способности животного быстро накапливать в печени резервный гликоген, крупные размеры этого органа, безусловно, полезны для животных Заполярья. Частая смена погоды, сопровождающаяся осадками и похолоданием, несомненно, ведет к нарушению нормального режима кормления, а температурные условия существования грызунов в течение всего бесснежного периода много ниже оптимальных.

Как указывалось, ни у одного из обследованных видов индекс почек не выше, чем у полевков из лесостепной зоны. Симптоматично, однако, что у экономки, красной и пашенной полевков в Заполярье он несомненно выше, чем у лемминга, полевки Миддендорфа и узкочерепной полевки (табл. 9). Это еще раз (с новой точки зрения) подтверждает, что освоение Крайнего Севера типичными субарктиками сопровождается не повышением, а снижением интенсивности их обмена веществ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многочисленные населяющие субарктические районы виды млекопитающих обладают рядом характерных биологических особенностей, связанных со спецификой географической среды их обитания. Изучение биологии их размножения и развития, структурно-популяционных и морфо-физиологических особенностей показывает, что освоение субарктами тундры и лесотундры связано с различными экологическими и морфо-физиологическими приспособлениями.

Приведенный в этой статье материал показывает, что среди населяющих субарктические районы млекопитающих можно наметить несколько групп, отличающихся по степени приспособленности к условиям Субарктики, точнее — по степени морфо-физиологической и экологической специализации, связанной с освоением субарктических пространств.

Первую группу составляют субарктические популяции широко распространенных видов (заяц-беляк, полевка-экономка, красная полевка, пашенная полевка, водяная крыса, арктическая бурозубка). От южных популяций тех же видов животные этой группы отличаются комплексом биологических особенностей: большей плодовитостью, ранним половым созреванием, фенологически более ранним началом размножения и некоторыми морфо-физиологическими особенностями, из которых важнейшим являются очень крупные размеры печени.

Анализ показывает, что высокая плодовитость и раннее половое созревание животных этой группы определяются географическими условиями их существования. В Субарктике они сохраняют сезонную цикличность жизнедеятельности, свойственную более южным популяциям. Частное проявление этой закономерности — раннее начало их размножения. Однако они не способны полноценно использовать преимущества ранне-весеннего размножения: молодняк первого поколения не выносит суровых условий арктической весны и гибнет в непропорционально большом числе. Вследствие этого, несмотря на раннее начало размножения, динамика возрастной структуры популяций животных этой группы не приобрела еще характерных особенностей субарктических *Microtammalia*.

Отсутствие существенных отличий субарктических популяций от южных по интерьерным особенностям говорит о том, что микроклимат мест их обитания позволяет им в какой-то степени уходить из-под влияния климатических условий Крайнего Севера.

Представители рассматриваемой группы осваивают южные районы Субарктики не путем специфических приспособлений, а в силу высокой экологической валентности. Однако условия Заполярья накладывают на их биологию глубокий отпечаток, из-

меняют направление отбора в популяции и, таким образом, создают предпосылки для образования форм, специфические особенности которых обязаны своим существованием условиям Крайнего Севера.

Знание биологических особенностей субарктических популяций широко распространенных видов позволяет предсказать основное направление отбора на первом этапе приобретения млекопитающими особенностей типичных субарктов.

Мы видели, что в условиях Субарктики популяции широко распространенных видов млекопитающих в какой-то степени сохраняют характерную для них сезонную цикличность жизнедеятельности, начинают размножаться в те же календарные сроки, что и в более южных. Так как окончание сезона размножения в Заполярье и на средних широтах примерно совпадают, то и темп нарастания численности «южных» и полярных популяций мог бы быть примерно одинаковым. Однако в Заполярье резко увеличена смертность животных первого поколения. Это ведет не только к тому, что осенняя численность вида уменьшается на одну генерацию, но и к тому, что ее нарастание идет гораздо медленнее, т. е. резко уменьшается число исходных производителей.

Отсюда понятно, что повышенная способность животных выкармливать первый помет в ранне-весенних условиях приобретает огромную селективную ценность. Она является необходимым условием стабилизации численности животных на юге Субарктики и необходимым условием расширения их ареала на всю территорию Субарктики. Весьма показательным поэтому, что в фауне Субарктики очень видное место занимает форма, которая по существу только этой особенностью от субарктических популяций широко распространенных видов и отличается, — это северный подвид узкочерепной полевки.

Большая узкочерепная полевка — типичный представитель второй экологической группы животных Субарктики. У этой формы отсутствуют какие-либо особенности морфо-физиологического характера, которые можно было бы рассматривать в качестве приспособления к условиям Субарктики.

Однако биология ее размножения типично субарктическая: весеннее размножение начинается еще зимой, смертность молодняка первого поколения существенно от смертности молодняка последующих поколений не отличается, по сравнению с южными подвидами молодняк рождается более крупным и сохраняет более высокую скорость роста, по крайней мере, до полуторамесячного возраста. Комплекс этих особенностей позволяет ей глубоко проникать на север Субарктики, сохранять относительно устойчивую численность и в благоприятные годы достигать огромных плотностей поселения.

Непосредственной причиной, позволяющей большой узкоче-

репной полевке осваивать огромные территории Субарктики, являются особенности возрастной структуры ее популяций, но в их основе лежат некоторые серьезные особенности биологии размножения и развития молодняка.

Есть, однако, основания полагать, что изменения возрастной структуры популяций, делающие возможным широкое освоение животным тундры, могут явиться непосредственным следствием прямого действия полярных условий существования, стимулирующих процесс полового созревания. Примером такого рода может служить арктическая бурозубка. Как указывалось, в отличие от «южных» популяций, в Заполярье арктическая бурозубка становится половозрелой уже в год своего рождения. Естественно, что это коренным образом изменяет характер динамики возрастной структуры популяции вида и приводит к значительно более быстрому нарастанию его численности, со всеми вытекающими отсюда последствиями.

Третья экологическая группа нашей схемы включает в себя типичных субарктов, обладающих специфическими морфо-физиологическими приспособлениями к условиям Субарктики. Ее представителями являются лемминги и песец.

Анализ основных особенностей этой группы нам удобно провести на примере лемминга.

Плодовитость лемминга ниже, чем у представителей первых двух групп. У нас есть все основания считать ее оптимальной в условиях Крайнего Севера. При отсутствии специальных приспособлений, облегчающих выкармливание больших пометов, известное сокращение плодовитости биологически целесообразно. В настоящее время не только наблюдения, но и специальные эксперименты показывают, что увеличение числа эмбрионов ведет к резкому замедлению их роста, а следовательно, к известной потере жизнеспособности молодняка. Из сказанного ранее ясно, что в условиях Субарктики это обстоятельство имеет особое значение. Приведенные в гл. III данные свидетельствуют о том, что размножение лемминга связано с меньшей степенью напряженности организма, чем у родственных видов в аналогичных условиях среды. Некоторое сокращение плодовитости легко может быть компенсировано более быстрым половым созреванием и ранним началом годового цикла воспроизводства популяции. Обе эти особенности свойственны леммингу.

Сезонная ритмика жизни популяции и прежде всего ее проявления, связанные с размножением, зависят от основных метеорологических элементов.

В тропиках, где сезонные изменения светового фактора выражены менее резко, чем в более северных широтах, у животных самых различных групп резко ослабляется зависимость размножения от продолжительности светлого времени суток. Поэтому особенно интересно, что типичные субаркты — лемминги — практически сохраняют половую потенцию в течение всего года и свет не оказывает стимулирующего действия на их половую активность (Sutton, 1932; Ross, 1935; Manning, 1944; Degerbl a. Mohl — Hanson, 1943 и др.). Естественно, что эта специфическая их биологическая особенность имеет в условиях Заполярья

огромное биологическое значение. Она означает известную автономизацию годовой цикличности жизнедеятельности популяций по отношению к сезонным изменениям во внешней среде.

Исходя из наших знаний о зависимости, которая существует между температурными условиями и интенсивностью обмена веществ животного, можно было бы ожидать, что для типичных субарктиков характерен более интенсивный метаболизм. В действительности это не так. Как раз у леммингов из всех обследованных видов уровень обмена веществ наиболее низок, что подтверждается как прямыми наблюдениями, так и косвенными данными, полученными в результате анализа их морфо-физиологических особенностей. Здесь мы не ставим перед собой задачу анализа конкретных механизмов, которые позволяют леммингам и другим субарктикам существовать в условиях Крайнего Севера при относительно низком обмене веществ и при отсутствии тесной привязанности к участкам тундры со специфическими микроклиматическими условиями существования. Поскольку уровень основного обмена в конечном итоге определяет условия поддержания энергетического баланса животного, можно полагать, что лемминг отличается от других полевок очень широким комплексом физиологических признаков, которые в настоящее время только еще начинают изучаться. Разнообразные приспособления типичных субарктиков, в том числе связанные с резким повышением энергетических затрат организма в отдельные периоды его жизни (большая плодовитость, миграции, хронологическое совпадение линьки с периодом размножения и др.), развиваются на фоне относительно низкой интенсивности метаболизма и приобретают в силу этого характер особой специфичности.

Несомненно, что снижение интенсивности обмена веществ в условиях севера имеет огромное биологическое значение. Оно делает животное менее чувствительным к возможным нарушениям нормального режима кормления и позволяет полнее использовать благоприятные условия для создания энергетических резервов. (В наиболее полной степени эта закономерность проявляется, как известно, в биологии песца).

Таким образом, третья экологическая группа млекопитающих Субарктики, в которую помимо леммингов должны быть включены песец, северный олень, вероятно, полевка Миддендорфа и некоторые американские виды, характеризуется глубокими морфо-физиологическими приспособлениями к условиям существования на севере¹. Освоение ими субарктических пространств наиболее полное. Они не только более широко заселяют тундру, но и внутри занятого ими пространства заселяют его с большей однородностью, не имея столь узкой привязанности к биотопам

¹ Не говоря уже о комплексе морфологических приспособлений, направленных на сохранение тепла (высокие теплоизоляционные свойства шкурки).

определенных типов, как это свойственно животным двух предыдущих групп.

Суммируя сказанное, мы можем разбить млекопитающих, заселяющих Субарктику, на три группы по степени их приспособленности к условиям существования на Крайнем Севере.

1. Популяции широко распространенных видов, способные заселять субарктические пространства в силу их высокой экологической валентности, отличающиеся от южных популяций тех же видов некоторыми биологическими особенностями, являющимися прямым следствием условий существования на Крайнем Севере. Специфические морфо-физиологические особенности у животных этой группы отсутствуют. Их распространение ограничено южными районами Субарктики, но и в их пределах они встречаются только в строго определенных типах биотопов.

2. Формы, обладающие некоторыми специфическими особенностями биологии размножения, позволяющими им широко расселяться по территории Субарктики, но при относительно узком диапазоне заселяемых биотопов. Существенные морфо-физиологические особенности у животных этой группы отсутствуют.

3. Типичные субаркты, обладающие специфическими особенностями биологии размножения и специфическими морфо-физиологическими особенностями. Заселяют всю Субарктику и характеризуются крайне широким диапазоном заселяемых биотопов. Поскольку степень освоения определенной формой территорий Субарктики определяется в конечном итоге не столько морфо-физиологическими особенностями отдельных особей, сколько особенностями биологии их популяций, мы считаем правильным называть выделяемые нами группы млекопитающих Субарктики — экологическими.

Их изучение представляет большой теоретический интерес, т. к. позволяет полнее и глубже понять пути приспособления млекопитающих к условиям Крайнего Севера.

Какие выводы практического характера вытекают из развиваемых представлений о различной степени полноты освоения различными видами животных бескрайних просторов тундры и лесотундры?

Нам представляется, что изучение биологических особенностей субарктов является теоретической основой комплекса важнейших мероприятий, связанных с хозяйственным освоением территорий Крайнего Севера. В самом общем виде эти проблемы сводятся к следующему:

1. Проблема акклиматизаций новых видов, обладающих хозяйственной ценностью или способствующих увеличению численности аборигенов Заполярья.

2. Разработка методов прогнозов численности промысловых видов, как важнейшего условия разумной эксплуатации их запасов.

3. Определение роли отдельных видов в распространении опасных для человека и промысловых животных заболеваний и изучение условий, способствующих возникновению и развитию эпизоотий.

4. Определение характера влияния полярного климата на организм диких и домашних животных и человека.

Попытаемся выяснить, в какой мере установление биологических особенностей аборигенов Заполярья помогает решению этих задач.

Проблема обогащения Субарктики новыми ценными видами и повышения численности ценных аборигенов имеет очень большое значение. В настоящее время в экономике районов, расположенных за Полярным кругом, использование животных ресурсов играет ведущую роль. Несомненно, что по мере промышленного освоения Крайнего Севера они вынуждены будут уступить доминирующее значение другим отраслям народного хозяйства. Однако долгое время основной путь вовлечения в хозяйственный оборот огромных пространств глубинных районов лесотундры и тундры будет заключаться в развитии и совершенствовании социалистического промыслового хозяйства. Поэтому укрепление материальной его базы — задача государственного значения.

Фауна приполярных районов очень однообразна, а населяющие ее виды отличаются огромным, часто циркумполярным ареалом. Поэтому обогащение фауны нашей Субарктики едва ли возможно за счет акклиматизации ценных видов субарктов и эварктов из других районов. Пожалуй, единственным видом, который мог бы представлять в этом отношении серьезный интерес, является овцебык.

Отсюда напрашивается вывод, что для обогащения фауны Субарктики большее значение может иметь акклиматизация широко распространенных видов с большой экологической валентностью. Реальность такой постановки вопроса подчеркивается удачным экспериментом по интродукции ондатры в районах Приполярья, которая в процессе естественного расселения проникла на Ямале далеко за Полярный круг. (Наша экспедиция 1958 года обнаружила колонию ондатр в глубинной тундре на широте $67^{\circ}40'$ — район фактории Харвота). Специальные исследования показали, что на крайнем северном пределе своего распространения ондатра не только не снизила потенциал своего размножения, но по темпам нарастания численности она даже несколько превосходит лесостепные популяции (Смирнов и Шварц, 1959).

Говоря об акклиматизации в Субарктике представителей более южных фаун, следует прежде всего обратить внимание на целесообразность интродукции видов, введение которых в субарктические биоценозы позволило бы сделать более разнообразной, а следовательно, и более устойчивой кормовую базу основ-

ного промыслового вида — песка. В этом отношении реальной кажется мысль о продвижении в типичные районы тундры тех видов, которые и без помощи человека расселились в лесотундре и южной тундре.

Приведенный в этой статье материал и его теоретический анализ делает очевидным, что такие виды как красная полевка или полевка-экономка и даже водяная крыса вполне могли бы создать колонии большой плотности далеко за пределами нынешней северной границы их ареала.

Красная полевка, несомненно, хорошо прижилась бы по зарослям кустарников в поймах многочисленных полярных рек. Здесь же нашли бы себе благоприятные станции переживания и полевка-экономка и некоторые другие виды.

Численность красной полевки более стабильна по сравнению с численностью серых полевков, что значительно повышает ее значение как кормового объекта для ценных хищных зверей. Численность полевки-экономки подвержена очень сильным колебаниям, но в благоприятных условиях, именно в Заполярье, она достигает очень высокой численности. Так как экология экономки и типичных субарктов весьма различна, то есть основания полагать, что годы спада и подъема их численности не будут совпадать, что, естественно, повысит ее роль как кормового объекта песка. (Напомним, что колебания численности даже экологически более близких форм — обского лемминга и большой узкочерепной полевки — не совпадают).

Таким образом, введение в типичные районы обитания песка новых видов мышевидных грызунов сделало бы его кормовую базу более разнообразной, а следовательно, и численность его более устойчивой.

С другой стороны, создание высокой численности грызунов хотя бы в поймах полярных рек, безусловно, содействовало бы повышению численности некоторых других ценных видов — прежде всего горностая, который проникает в Субарктику, но нигде не достигает здесь высокой численности.

Естественно, что акклиматизация грызунов сопряжена с известной опасностью заноса инфекций и создания дополнительного горючего материала при распространении эпизоотий. Однако при соблюдении хорошо известных в настоящее время предосторожностей эта опасность вполне может быть обойдена. С другой стороны, повышение численности песка создает необходимые предпосылки для ведения интенсивного охотничьего хозяйства, включающего в себя и санитарный контроль над местными популяциями животных, в результате чего опасность возникновения эпизоотий не только не увеличится, но уменьшится.

Научная основа рациональной эксплуатации запасов промысловых животных — умение прогнозировать их численность. Даже без приблизительных прогнозов изменений численности

важнейших видов, планирование заготовок невозможно. Ошибки же в определении допустимой нормы добычи отдельных видов ведут к трудно восстанавливаемому подрыву их запасов. Особенно большое значение прогнозирование численности животных имеет в Заполярье, т. к. резкие колебания численности нигде не достигают такого размаха, как здесь.

Поскольку численность основного промыслового зверя тундры — песца — непосредственно связана с численностью полярных полевков, то прогнозирование их численности приобретает большое хозяйственное значение. В будущем значение его еще больше увеличится, ибо будет служить основой для прогнозирования возможного изменения эпизоотической или эпидемической ситуации. Несомненно, что в самое ближайшее время возникнет необходимость создать в районах тундры и лесотундры сеть службы учета численности мышевидных грызунов, наподобие той, которая существует у нас во многих степных и лесостепных районах. Теоретической основой этого важного практического мероприятия должны служить общие закономерности динамики численности важнейших видов. Установление различий в степени приспособленности млекопитающих-субарктов к условиям Крайнего Севера обосновывает необходимость дифференцированного подхода к возможным изменениям численности отдельных форм.

В самом общем виде они сводятся к следующему. Животные первой группы, у которых отсутствуют специфические особенности типичных субарктов в силу их повышенной плодовитости, обладают огромным потенциалом размножения, реализация которого задерживается высокой смертностью молодых первого поколения. Поэтому все условия, которые снижают интенсивность их смертности, будут способствовать резкому нарастанию их численности. Практически это означает, что основным фактором, способствующим вспышке численности животных первой группы, является ранняя и относительно теплая весна.

Для типичных субарктов это обстоятельство имеет относительно меньшее значение, т. к. они приобрели способность благополучно выкармливать молодняк и в зимних условиях. Для них первостепенное значение приобретает возрастной состав осенней популяции и условия зимовки. Хорошее состояние животных создает предпосылки для интенсивного зимнего размножения со всеми вытекающими отсюда последствиями. В этом отношении динамика численности животных третьей и второй группы подчиняется сходным закономерностям.

Однако животные третьей группы (типичные субаркты), как указывалось, менее тесно привязаны к местобитаниям определенных типов. Поэтому все условия, увеличивающие прямую смертность полярных *Microtus*, относительно сильнее скажутся на их численности. Наоборот, благоприятные условия сре-

ды будут иметь следствием относительно более резкий подъем их численности и значительно более резкое увеличение числа занимаемых ими биотопов.

Из этих наиболее общих отличий в закономерностях, управляющих динамикой численности различных групп млекопитающих Субарктики, вытекает ряд подчиненных закономерностей, знание которых может обеспечить построение рациональной системы прогнозов численности млекопитающих Заполярья.

Серьезный интерес представляет изучение путей приспособления млекопитающих к условиям Заполярья и для познания закономерностей циркуляции возбудителей зоонозов.

Большое значение имеет отмеченный выше факт различной степени освоения тундровых пространств млекопитающими различных групп. Из него вытекают существенные с эпизоотологической точки зрения явления.

Большая степень различий между отдельными видами в характере распределения по местам обитания, чем это наблюдается в других ландшафтно-климатических зонах, безусловно, ослабляет степень межвидового контакта и обмена эктопаразитами. Отсюда вытекают большие различия в видовом составе эктопаразитов даже экологически близких форм из одного района¹.

Знание общеэкологических закономерностей, лежащих в основе распределения различных видов по местам обитания, позволяет предвидеть изменения в характере межвидового контакта в зависимости от различных условий, приводящих к изменениям их численности и изменению роли отдельных видов в течение эпизоотии. Основные положения в этом отношении могут быть сведены к следующему.

У животных первой группы повышение численности связано с очень незначительным изменением в диапазоне заселяемых биотопов и, вероятно, не связано с расширением ареала. Это приводит к очень резкому и быстрому нарастанию плотностей на отдельных участках при сохранении мозаичного распределения по местности. У животных второй группы увеличение численности сопровождается значительным увеличением числа занимаемых биотопов, но только в отдельные периоды года. Это влечет за собой бросающееся в глаза изменение плотностей и вымирание значительного числа животных и до возникновения эпизоотии. Наконец, у животных третьей группы увеличение численности идет параллельно увеличению числа занимаемых биотопов, к полному освоению животными тундры, к относительно резко выраженным миграциям.

¹ На побережье Байдарацкой губы обский лемминг и большая узкощелевая полевка имеют 3 общих вида гамазовых клещей и два вида блох. На леммингах встречено 3 вида клещей, не встреченных на полевке, а на полевке — 6 видов клещей, не встречающихся на лемминге, и один вид блох.

Эти отличия в динамике численности субарктов, которые намеренно обрисованы здесь в самой общей форме, имеют большое значение при оценке их эпизоотологического значения, а следовательно, и при разработке и проведении в жизнь различных профилактических мероприятий. В их основе лежит одна из наиболее общих биологических особенностей фауны млекопитающих Заполярья: узкая биотопическая специализация животных первых двух групп. Эта особенность является следствием важной биологической закономерности: на фоне суровых условий Субарктики экологические отличия даже между близкими формами выражены сильнее, чем в других ландшафтно-климатических зонах.

До сих пор мы обсуждали значение изучения биологических особенностей млекопитающих-субарктов для решения проблем, имеющих непосредственное практическое значение.

В заключение необходимо коснуться вопроса, решение которого менее активно выдвигает практика сегодняшнего дня, но который имеет огромное перспективное значение. Речь идет о путях полноценного освоения Субарктики человеком, которое, безусловно, потребует уже в самое ближайшее время развития в субарктических районах животноводства и более глубокого изучения влияния полярного климата на организм человека.

Знание биологических особенностей аборигенов Заполярья может дать необходимые ориентиры при проведении исследовательских и практических работ в этом направлении и разработке различных мероприятий, связанных с оздоровлением субарктических территорий.

Общий теоретический итог настоящей работы мы видим, прежде всего, в установлении факта различных путей приспособления млекопитающих к условиям Заполярья, различных путей освоения заполярных территорий. Констатируемые при этом конкретные закономерности, помимо частного интереса, позволяют наметить пути более углубленного изучения различных сторон жизнедеятельности субарктов, содействуя тем самым разработке конкретных путей вовлечения все больших территорий Крайнего Севера в хозяйственный оборот.

ЛИТЕРАТУРА

Боголюбский С. Н. Опыт анализа комплекции разводимых зверей сем. Canidae. Тр. Ин-та морфологии им. А. Н. Северцова, т. 3, М., 1939.

Боголюбский С. Н. Соотношение массы органов и размеров тела у разводимых Mustelidae. Тр. Московского зоотехн. ин-та, т. 1, М., 1941.

Войткевич А. А. и Ларионов В. Ф. О половом диморфизме в строении и биологической активности щитовидной железы у голубей. Тр. Ин-та экспериментального морфогенеза. Изд. МГУ, т. VI, 1938.

Григорьев А. А. Субарктика. Географиз. М., 1956.

Делль Т. Р. Зависимость между жизненностью цыплят и строением их зубных желез. Уч. зап. ЛГУ, сер. биолог., Генетика, в. 33, 1953.

- Друри И. В. Дикий северный олень советской Арктики и Субарктики. Тр. Арктич. научно-исслед. ин-та, т. 200, М.-Л., 1949.
- Друри И. В. Оленеводство. Сельхозгиз, М.-Л., 1955.
- Дунаева Т. Н. Сравнительный обзор экологии тундровых полевых полуострова Ямал. Тр. Ин-та географии АН СССР, т. 41, 1948.
- Дунаева Т. Н. и Кучерук В. В. Материалы по экологии наземных позвоночных тундр южного Ямала. «Матер. к познанию фауны и флоры СССР», нов. серия. Отд. зоол., в. 4, М., 1941.
- Заварзин А. А. и Щелкунов С. И. Руководство по гистологии. Медгиз, М., 1954.
- Зубарева Л. А. и Снитковская З. М. Некоторые особенности интерьера помесных кур. Тр. Ин-та генетики, № 24, 1958.
- Калабухов Н. И. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных животных. Изд. «Св. наука», М., 1951.
- Карапетян С. К. Значение удлинений световой экспозиции в повышении биологической активности животного организма. Усп. совр. биол., т. XXXIX, № 1, 1955.
- Кожуховский И. Влияние полноценного и одностороннего зернового кормления на рост и развитие цыплят. Сб. студ. н. и. работ ТСХА, вып. 6, 1956.
- Копейн К. И. Материалы к экологии обского лемминга и большой узкочерепной полевки на Ямале. Бюллетень Урал. МОИП, вып. 1, Свердловск, 1958.
- Копейн К. И. Экология популяций большой узкочерепной полевки и обского лемминга на Ямале. Канд. дисс. УФАН, Свердловск, 1959.
- Кузнецов Г. А. Влияние светового режима на половые функции самок серебристо-черных лисиц. «Каракулеводство и звероводство», № 3, 1952.
- Ливчак Г. Б. Содержание аскорбиновой кислоты в почках полярных полевых и некоторые его закономерности его изменения. Бюллетень Урал. МОИП, вып. 1, 1958.
- Ливчак Г. Б. Настоящий сборник, 1959.
- Мошков Е. А. Сезонные и возрастные изменения функций щитовидной железы крупного рогатого скота. Автореферат дисс., АН УССР, Киев, 1953.
- Матоушек И. Гистологическое изучение щитовидной железы крупного рогатого скота при выращивании телят в неотапливаемых помещениях и при обычном способе выращивания. «Биология» (Болг.), № 11, 1956.
- Новиков Б., Левицкая Г. и Абражей А. Реакция гипофизарногипофизарного комплекса на температурные воздействия в эмбриональный и постэмбриональный периоды развития у некоторых теплокровных животных. Изд. АН УССР, Киев, 1953.
- Осмоловская В. И. Экология хищных птиц полуострова Ямал. Тр. Ин-та географии АН СССР, т. 41, 1948.
- Петрова А. Ф. Вывод цыплят в ранние сроки как метод повышения продуктивности и племенных качеств кур. Автореферат, канд. дисс. НИИП, Загорск, 1955.
- Сдобников В. М. Взаимоотношения северного оленя с животным миром тундры и леса. Тр. Арктич. ин-та, т. 24, 1935.
- Сдобников В. М. Материалы к вопросу о питании северного оленя. Тр. Арктич. ин-та, т. 24, 1935а.
- Сдобников В. М. К вопросу о составе осеннего корма северных оленей. Тр. Арктич. ин-та, т. 24, 1935б.
- Сдобников В. М. По арктической тундре. (Очерки натуралиста). М., 1953.
- Сдобников В. М. К характеристике жизненной формы у арктических животных. Зоол. журн., т. XXXVI, № 2, 1957.
- Смирнов В. С. и Добринский Л. Н. Ондатра и ее промысел в Ямало-Ненецком нац. округе. Салехард. Издание Окрыболовпотребсоюза, 1957.

Смирнов В. С. и Шварц С. С. Сезонные изменения относительного веса надпочечников у млекопитающих в природных условиях. ДАН СССР, т. 115, № 6, 1957.

Смирнов В. С. и Шварц С. С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах. Тр. Ин-та биологии УФАН, вып. 18, 1959.

Соколов Д. М. Thymus у человека. Сб. «Практическая медицина», СПб, 1910.

Стрельников И. Д. Значение теплового баланса в экологии роющих грызунов. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, 1940.

Цедевинский Л. М. Материалы по экологии песка Северного Ямала. Зоол. журн., т. 19, вып. 1, 1940.

Шварц С. С. Биология землероек лесостепного Зауралья. Зоол. журн., т. XXXIV, вып. 3, 1956.

Шварц С. С. К вопросу о развитии интерьерных признаков у позвоночных животных. Зоол. журн., т. XXXV, вып. 6, 1956.

Шварц С. С. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных. Зоол. журн., т. XXXVII, вып. 2, 1958.

Шварц С. С. Некоторые биологические особенности арктической бурозубки (*Sorex arcticus* Kerr). Настоящий сборник, 1959.

Шварц С. С. Роль желез внутренней секреции в процессе приспособления млекопитающих к сезонной смене условий существования. Бюлл. Урал. МОИП, № 2, Свердловск, 1959 (в печати).

Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных признаков наземных позвоночных животных. Тр. Ин-та биологии УФАН, вып. 14, 1959.

Шварц С. С., Павлинин В. Н., Сюзюмова Л. М. Теоретические основы построения прогнозов численности мышевидных грызунов в условиях лесостепного Зауралья. Тр. Ин-та биологии УФАН, т. 8 («Грызуны Урала»), 1957.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Кротова Л. Г. О закономерностях накопления аксерофтола у ондатры в природных условиях. ДАН СССР, т. 109, № 1, 1956.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Кротова Л. Г. О закономерностях накопления витамина А у ондатры в природных условиях. Изв. АН СССР, сер. биол. № 3, 1957.

Balboni G. Ricerche sperimentali sui rapporti fra timo e tiroide, Folia endocrin, v. 8, No. 3, 1955.

Bazan J. Zmiany morfologiczne grasicy *Sorex araneus* L. w cyklu zyciowym. Annales UMCS, Lublin, sec. C., v. VII, 1952.

Bisonett T. H. & Csech A. G. Modification of Mammalian sexual cycles. Proc. R. Soc. London, v. 122, 1937.

Brambell H. Reproduction of the common shrew (*Sorex araneus*), Phil. Tr. London, Sec. B, v. 225, No. 518, 1935.

Browman L. G. & Sears H. S. Cyclic variation in the male deer thymus. Proc. Soc. Expt. Biol. & Med, v. 93, No. 1, 1956.

Christian J. J. Adrenal & reproduction responses to population size in mice from freely growing populations. Ecology, v. 37, No. 2, 1956.

Christian J. G. & Davis D. E. The relationship between adrenal weight and population status of urban norway rats J. Mammal., v. 37, No 4, 1956.

Degerbol & Mohl-Hansen U. Remarks on the breeding conditions and moulting of the collar lemming (*Dicrostonyx*) Medd om Gronl., v. 131, No. 11, 1943.

Hammel H. T. Thermal properties of fur. Am. J. Physiol, v. 182, No. 2, 1955.

Hammel H. T. Infrared emissivities of some arctic fauna J. Mammal, v. 37, No. 3, 1956.

Harms J. W. Der Thymus bei *Xenopus laevis*, Verhandl, Deutsch. Zool. Ges. Kiel, 1948.

- Hesse R. Das Herzgewicht der Wirbeltiere. Zool. Jahrb. Allg., Zool., Bd. 38, H. 3, 1921.
- Hines H. Some biochemical aspects of reactions to heat and cold. Proc. R. Soc. Queensland, v. 64, No. 1, 1952.
- Hoffman E. & Shaffner C., Thyroid weight and function as influenced by environmental temperature. Poultry Science, v. 29, No. 3, 1950.
- Johnson H. Winter microclimates of importance to Alaskan small mammals and birds. Diss. Abstr. v. 15, No. 6., 1147, 1955.
- Korg H. Die akzidentelle Thymusinvolution als Kriterium bei der Answertung Rattenversuchen. Vitamine u. Hormone Bd., 7, № 5—6, 1957.
- Latimer H. B. The prenatal growth of the thymus in the dog. Growth, v. 18, No. 2, 1954.
- Manning T. H. Remarks on the reproduction, sex ratio, and life expectancy of varying lemming, *Dicrostonyx groenlandicus*, in nature and captivity. Arctic, No. 7, 1944.
- Morrison P., Kyser F., Stecker R. Growth and the development of temperature regulation in the tundra redback vole. Journ. Mammal. v. 35, № 3. 1954.
- Guay J. F. The requirements and biology of the collard Lemming, *Dicrostonyx torquatus* Pallas, 1778, in captivity. Säugetierkundl. Mitt., Bd. 4, No. 4, 1956.
- Rensch B. Studien über klimatische Parallelität der Merkmalausprägung bei Vögeln und Säugern. Arch. Naturgesch N. F. No. 5, 1936.
- Rensch J. u. B. Relative Organmassen bei tropischen Warmblütern, Zool. Anz. Bd. 156, H. 5—6, 1956.
- Ross J. S. Natural History, Appendix to «Narrative of a second voyage in search of a North-West Passage», London, 1935.
- Sellers E. A., Keichman S., Thomas W. Acclimatization to cold: natural & artificial. Am. J. Physiol. v. 163, No. 3, 1951.
- Smith H. M., Freck N. W. Adrenal enlargement and its significance in the hognose snake (*Heterodon*). Herpetologia v. 11, No. 2, 1955.
- Suttin G. M., Hamilton W. V. The mammals of Southampton Island. Mam. Carnegie Mus., v. 12, Pt. 2, 2 sect, 1932.
- Svihla A. Ecological notes on the lemmings *Lemmus trimucronatus* and *Dicrostonyx groenlandicus* in Baffin islands. Journ. an. ecol, n. 25, No. 2, 1953.
- Tipperman J., Engel F., Long. A review of adrenal cortical hypertrophy, 1943.
- Weiss A. K. Adaptation of rats to cold air and effects on tissue oxygen consumption. Ans. of Physiol, v. 177, No. 2. 1954.
-