

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

КОМИССИЯ ПО ПРОБЛЕМАМ СЕВЕРА
СОВЕТА ПО ИЗУЧЕНИЮ ПРОИЗВОДИТЕЛЬНЫХ СИЛ

ПРОБЛЕМЫ СЕВЕРА

Выпуск
4

ИЗДАТЕЛЬСТВО
АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва — 1961

Начиная с настоящего, четвертого, выпуска сборники «Проблемы Севера», в отличие от предыдущих, будут носить тематический характер. Они будут выходить двумя выпусками — «Природа» и «Экономика».

Данный выпуск («Природа») освещает вопросы, связанные с природными условиями и ресурсами Советского Севера. В нем помещены статьи по разделам географии, океанологии, геологии и биологии. В статьях излагаются результаты новых исследований, выполненных специалистами в соответствующих областях.

РЕДКОЛЛЕГИЯ:

акад. *Д. И. Щербаков* (отв. редактор),
акад. *А. А. Григорьев*, акад. *В. С. Немчинов*,
член-корр. *П. Ф. Швецов*, *Г. А. Авсюк*,
А. Д. Добровольский, *М. Г. Левин*,
Д. Л. Мозесон, *С. В. Славин*, *П. Е. Терлецкий*,
Б. А. Тихомиров

С. С. Шварц

О ПУТЯХ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ (ПРЕИМУЩЕСТВЕННО МЛЕКОПИТАЮЩИХ) К УСЛОВИЯМ СУБАРКТИКИ

Специфические особенности животных Крайнего Севера уже давно привлекали к себе внимание зоологов. Заслуживают особого внимания исследования В. М. Сдобникова (1935_а, 1935_б, 1935_в, 1953, 1957), И. Д. Стрельникова (1940), Т. Н. Дунаевой (1948), Т. Н. Дунаевой и В. В. Кучерука (1941), В. И. Осмоловской (1948), а также некоторых канадских и американских специалистов. Общие вопросы приспособления животных к условиям Субарктики подробно освещаются в очень важной книге А. А. Григорьева (1956).

Уже давно было подмечено, что животные, обитающие в условиях Приполярья, обладают рядом общих морфологических особенностей, рассматриваемых как адаптации к условиям существования на Крайнем Севере. Наиболее известные из этих особенностей 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 куropатки, аналогичные особенности некоторых грызунов и т. п.); е) миграции.

Можно ли считать эти и им подобные особенности полярных животных, которые являются приспособлением к зимним условиям, специфическими приспособлениями к условиям существования в тундре и предтундровых районах? Нам кажется, нельзя.

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

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. Как было установлено (Hammett, 1956), прак-

тически поверхность тела всех млекопитающих (в том числе и арктических *Lepus americanus*, *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 — ни у одного из арктических видов не выработалось приспособлений к условиям излучения в среде их обитания путем снижения излучающей способности поверхности их тела в инфракрасной части спектра.

Высокие теплоизоляционные свойства шерстного и перового покрова млекопитающих и птиц также никак нельзя рассматривать как специфическую особенность полярных животных, так как во-первых, средняя температура зимой во многих северных районах бореальной зоны не выше, чем в Приполярье, во-вторых, огромное большинство мелких видов гомойотермных либо покидает тундру зимой (птицы), либо ведет подснежный образ жизни (грызуны), где температура даже в самые сильные морозы не падает ниже -7 , -4° С, и, в-третьих, можно считать доказанным, 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 (Hampe, 1955).

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

Полезно отметить, что ряд форм, далеко проникающих в тундру и являющихся характерными элементами субарктической фауны, не имеет даже намека на приспособления рассматриваемого типа (например, *Microtus greghis major*). Проведенное в течение ряда лет изучение биологии наземных позвоночных на Ямале показало нам, что освоение животными районов Крайнего Севера связано с очень широким комплексом их особенностей.

Показать разнообразие путей приспособления различных субарктов к специфическим условиям их существования — основная задача настоящей статьи.

Данная работа написана преимущественно на основании личных исследований автора, его учеников и сотрудников. В. С. Смирнов совместно с автором изучал экологию ондатры, К. И. Копейн и Г. Б. Ливчак — обского лемминга и большую узкочерепную полевку, полярные популяции широко распространенных видов млекопитающих — автор, песца — В. С. Смирнов, птиц — Л. Н. Добринский, амфибий — автор.

Материал собирался в различных районах Ямала в течение 1956—1958 гг. Морфо-физиологическому обследованию подвергнуто более 5000 особей различных видов позвоночных Заполярья.

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

О НАПРЯЖЕННОСТИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА ЖИВОТНЫХ СУБАРКТИКИ И ИНТЕНСИВНОСТИ ИХ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ

Наиболее характерная климатическая особенность Субарктики — низкая температура среды. Необходимо подчеркнуть, что важнейшей особенностью Субарктики, с точки зрения зооэколога, следует считать не столько зимние, сколько летние или летне-осенние температурные условия. Зимняя шерсть крупных млекопитающих и птиц Субарктики настолько предохраняет их от потери тепла, что позволяет им переносить длительное и сильное охлаждение не только без понижения температуры тела, но даже без заметного увеличения интенсивности обмена веществ. Почти все птицы на зиму покидают Субарктику, а мелкие млекопитающие ведут подснежный образ жизни.

Другое дело — «теплое» время года, когда животные ведут активный образ жизни, выкармливают молодняк, а возможности для использования различных убежищ значительно сокращены. Именно летне-осенние условия существования ставят животных перед необходимостью противостоять резко пониженной температуре. Достаточно вспомнить о леммингах или полевке Миддендорфа, прокладывающих свои ходы в сыром слое мха при температуре около 0°, или о мелких насекомоядных птицах, выкармливающих птенцов в период, когда изменение погоды приводит к резкому падению температуры в сочетании с дождями и сильными ветрами, повышающими охлаждающую силу воздуха. Кажется очевидным, что в этих условиях, требующих для поддержания нормальной температуры тела повышенных затрат энергии, важнейшая биологическая особенность животных должна заключаться в интенсификации обмена веществ.

В этом отношении весьма показательны, что один из видных физиологов Коре Родаль (1958), всю свою жизнь отдавший изучению биологии Приполярья, видит в усилении выделения тепла телом путем повышения обмена веществ один из возможных путей акклиматизации человека в условиях Арктики.

Однако низкие температуры — не единственный фактор, ведущий к дополнительным тратам энергии у животных Субарктики. В условиях короткого полярного лета размножение проходит в относительно более сжатые сроки и, как будет показано ниже, с относительно большей интенсивностью. Это само по себе ведет к напряжению энергетического баланса. Краткость летнего периода влечет за собой совмещение различных процессов, требующих больших затрат энергии.

Известно, что у млекопитающих линька и вынашивание молодняк хронологически разделены, в условиях же Субарктики, наоборот. У обского лемминга и у большой узкочерепной полевки беременность и лактация совмещаются с линькой. Это несомненно серьезное биологическое отличие субарктических млекопитающих. Такая же закономерность в несколько иной форме проявляется и у птиц. Так, для мелких насекомоядных птиц Заполярья характерна очень бурная линька с выпадением большинства маховых перьев и потерей способности к полету. Наконец, как это хорошо известно, среди самых различных групп животных Субарктики миграции имеют значительно более широкое распространение, чем в других климатических зонах.

Эти и аналогичные им наблюдения говорят об очень больших тратах энергии животными Заполярья. Вопрос о типичном для них уровне обмена веществ приобретает в связи с этим первостепенное значение. Его

решение возможно в двух направлениях: определение интенсивности метаболизма типичных субарктов в экспериментальных условиях и оценка характерного для них уровня обмена в природе на основе изучения их морфо-физиологических особенностей.

Г. Б. Ливчак в течение ряда лет проводила сравнительное изучение некоторых физиологических особенностей обского лемминга, южного и северного подвидов узкочерепной 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), поэтому здесь мы рассмотрим некоторые наиболее общие выводы. Для этого достаточно привести сводную таблицу, суммирующую результаты серии опытов (табл. 1).

Таблица 1

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

Вид	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

Она показывает, что уровень обмена веществ типичных субарктов не только не выше, а ниже, чем у родственных форм, распространенные которых ограничено более южными широтами. Следует отметить, что это положение хорошо согласуется с наблюдениями ряда авторов по изучению газообмена крупных млекопитающих фауны Субарктики.

Однако метод доказательства этого положения основан на таких показателях, которые достаточно хо-

рошо 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.

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 морфологическими особенностями. 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. Особенно отчетливо эта корреляция проявляется в отношении относительного веса почек (Шварц, 1956 и др.).

Изучение индекса почек большого числа видов млекопитающих и птиц Заполярья показывает, что животные Субарктики повышенными размерами почек не выделяются. (Конкретный материал, иллюстрирующий эту закономерность, приводится нами в специальной статье).

Таким образом, совершенно различный подход к изучению уровня метаболизма субарктов, говорит о том, что их приспособление к условиям Крайнего Севера происходит на фоне относительно низкого уровня обмена веществ.

Это утверждение находится в известном противоречии с теоретическими ожиданиями, высказанными в начале этого раздела, что еще более подчеркивает биологическую специфику животных Субарктики.

Некоторые вопросы терморегуляции субарктов

Неоднократно отмечалось, что у крупных арктических животных (с песца и выше) имеется настолько совершенная физическая терморегуляция, что они сохраняют способность поддерживать температуру тела на нормальном уровне при очень значительном падении температуры среды (порядка -30 , -40°C), не прибегая к химической терморегуляции. В соответствии с этим и увеличение расхода энергии у этих животных при падении температуры среды относительно незначительно.

У мелких полярных животных ввиду ряда хорошо понятных причин такого совершенства физической терморегуляции быть не может. У ряда мелких арктических животных критическая температура не отличается (во всяком случае, существенно) от критической температуры даже тропических форм (Scholander, Walter, Hock, Irving, 1950).

Основываясь на подобных наблюдениях, некоторые авторы приходят к выводу о небольшом значении терморегуляторных приспособлений в процессе освоения Субарктики мелкими гомойотермными и склонны сводить их способность к широкому заселению приполярных территорий к способности использовать благоприятные микроклиматические условия.

Однако изучение животных в их естественной среде обитания заставляет придерживаться иной точки зрения. Прямыми наблюдениями доказано, что обский лемминг и полевка Миддендорфа способны длительное время существовать во влажной среде при температуре ниже нуля. Исследования, проведенные в нашей лаборатории, показали более высокие теплоизоляционные свойства их меха по сравнению с родственными видами, что отражается на их термотактической реакции.

У типичного арктического грызуна-лемминга критическая температура значительно ниже, чем у родственных видов более южного происхождения. Г. Б. Ливчак в условиях лабораторного эксперимента получила данные, показывающие, что термотактический оптимум обского лемминга (*Lemmus obensis*) колеблется около 16° . Это значит, что с падением температуры среды интенсивность обмена веществ у этого вида будет существенно уступать интенсивности обмена других мышевидных грызунов.

Такое заключение подтверждается рядом непосредственных наблюдений. Так как средняя температура летнего периода в Субарктике относительно очень низкая, то мы вправе заключить, что понижение критической температуры лемминга должно рассматриваться не только как приспособление к зимним условиям существования, но и к летним; оно создает тем самым предпосылки для поддержания нормальной его жизнедеятельности и размножения. В пользу этого предположения говорит тот факт, что хотя летом отношение лемминга к температурным условиям несколько меняется, но и в это время предпочитаемые им температуры много ниже, чем у родственных видов грызунов.

Сказанное заставляет нас полагать, что у субарктических видов имеются определенные приспособления к низким летним температурам. Ничего подобного у животных других ландшафтно-климатических зон, по-видимому, не наблюдается.

Однако не все мелкие субарктические виды обладают столь резко выраженным снижением критической температуры. Это было подтверж-

дено в нашей лаборатории на *Microtus gregalis*. Эта форма, проникающая далеко в зону тундр, по своей предпочитаемой температуре от южных полевков существенно не отличается. Надо полагать, что то же самое окажется справедливым и в отношении ряда других видов. Следовательно, обычные летние температуры субарктического пояса летом значительно ниже температуры комфорта. Из этого следует, по крайней мере, два вывода: а) в условиях Субарктики резко возрастает значение микроклиматических и экоклиматических условий существования, в соответствии с этим в приполярных биоценозах наблюдается исключительная четкость в распределении различных форм по биотопам; б) резко увеличивается значение погодных условий, ухудшение которых в зоне тундр и в лесотундре несомненно означает более значительное отклонение условий существования от оптимальных, чем в других зонах, так как, во-первых, и обычные условия в этих районах далеки от оптимальных, во-вторых, отсутствие в тундре лесов, защищенных от ветра оврагов и т. п., делает мезоклиматические условия в Субарктике более однородными, чем в любой другой зоне земного шара.

Сезонная ритмика жизнедеятельности организма субарктов

В соответствии со своеобразным ходом метеорологических явлений на Крайнем Севере находится своеобразие цикличности жизнедеятельности полярных животных. Внешние проявления этой закономерности относительно хорошо изучены и частично рассматриваются в настоящей статье (фенология размножения и линьки, динамика возрастной структуры популяций, миграции и т. п.). Однако не меньший интерес представляет и цикличность физиологических процессов в организме субарктов, обеспечивающих нормальную ритмику жизни популяций. Сведения по этому вопросу очень скудны, и поэтому дело ограничивается немногими данными, касающимися сезонного изменения типа обмена веществ некоторых видов. В целях изучения этого вопроса мы попытались использовать некоторые показатели, отражающие изменения эндокринной деятельности организма животных.

Ранее 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, 1957_б, и др.).

Особое значение имеют в этом отношении надпочечники и щитовидная железа¹. 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.

При этом обнаруживаются следующие закономерности, облегчающие анализ путей приспособления отдельных видов и групп животных к конкретным условиям существования:

а) чем раньше наступают определенные климатические изменения, тем раньше наступают изменения изучаемых желез внутренней секреции.

¹ Проведение исследований в полевой обстановке заставило нас в качестве критерия их функциональной активности пользоваться их весом. Полагаем, что серьезной ошибки мы в данном случае не допускаем, так как известно, что корреляция размеров надпочечника (Tipperman, Engel, Long, 1943; Smith & Freck, 1955; Christian & Davis, 1956; Christian, 1956) и щитовидной железы (Войткевич и Ларионов, 1938; Hoffman & Shaffner, 1950; Новиков, Левницкая и Арбамей, 1953; Мошков, 1953; Матоушек, 1956) с общим весом животных весьма тесная.

Это прямо указывает на причинно-следственные отношения между двумя данными явлениями — внутренним и внешним;

б) интенсификация функций надпочечников и щитовидной железы не является сущностью процесса перестройки физиологической деятельности организма животного, а обеспечивает нормальное ее осуществление. Таким образом, чем выше способность животных к подобной перестройке, тем менее резко выражена гипертрофия желез внутренней секреции и тем меньший срок она продолжается.

Частное проявление этой закономерности наблюдается у животных старшего возраста с пониженной способностью к изменению типа обмена веществ; гипертрофия упомянутых желез держится дольше и выражена резче, чем у молодых.

Эти закономерности, подробное фактическое обоснование которых дано нами в других работах (Смирнов и Шварц, 1957; Шварц, 1957б, и т. д.), позволяют оценить степень освоения различными млекопитающими условий Субарктики.

В Субарктике осеннее увеличение надпочечников и тиройда происходит раньше, чем в умеренных климатических зонах. Так, в Курганской области период резкого увеличения веса надпочечника ондатр 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.

Характерно, однако, что у лемминга — типичного субаркта — увеличение надпочечников происходит в те же сроки, что и у ондатры — акклиматизированного вида. Это означает, что субаркты не изменили реакции на изменение внешних условий. Их организм столь же восприимчив к осеннему изменению погоды, как и организм недавно акклиматизированного вида.

Однако сам процесс перестройки жизнедеятельности организма на зимний период, поскольку мы можем судить о ней по изменению размеров желез внутренней секреции, продолжается менее длительный период. У ондатры гипертрофия надпочечников длится с сентября по январь, у большой узкочерепной полевки — по ноябрь, у полевки Миддендорфа падение веса надпочечников становится заметным уже в октябре.

Увеличение веса тиройда продолжается меньший период, но и в этом случае различия между видами вполне очевидны. У *M. g. major* относительный вес щитовидной железы в начале сентября равен 1,81%, в конце сентября — 2,97% и в начале декабря — 2,25%. Для полевки Миддендорфа соответствующие цифры равны: 1,54, 1,67 и 1,57.

Таким образом, у животных, оказавшихся способными с большей степенью полноты осваивать Субарктику, процесс перестройки жизнедеятельности в осенне-зимний период связан с менее значительной и менее длительной гипертрофией желез внутренней секреции. Биологический смысл этой их особенности становится очевидным.

Очень важно отметить, что в определенных условиях переход к зимним условиям существования не сопровождается увеличением надпочечников. Так, у *M. gregalis* осенью 1957 г. в Байдарацкой тундре наблюдалось не увеличение, а падение относительного веса надпочечника; процесс перестройки организма к осенне-зимним условиям существования оказался связанным с меньшей напряженностью физиологических процессов, чем летняя жизнедеятельность (размножение). Это подчеркивает значение микроусловий в жизни животных Субарктики.

Накопление резервных питательных веществ

Длительная зима предъявляет к животным разнообразные требования. За короткий летний период животные должны накопить достаточное количество резервных веществ для поддержания нормальной жизнедеятельности в течение длительной полярной ночи, когда возможны условия, препятствующие нормальной кормежке; зимоспящие виды должны успеть накопить достаточное количество питательных веществ, необходимых при спячке, которая в условиях Субарктики более длительна, чем в других зонах.

Хорошо известен факт исключительной способности полярных животных накапливать большое количество резервного жира (песец, северный олень, грызуны, белая сова и др.). Способность полярных животных создавать огромные резервы жира основана на резкой интенсификации их жирового обмена в предшествующий зимовке период. Например, показатель жирового обмена полярного суслика (*Citellus barrowensis*) в летнее время в три раза превосходит соответствующий показатель кролика (Wilder a. Musacchia, 1950). У песца осенью и зимой повышается перевариваемость корма и содержащаяся в нем энергия накапливается преимущественно в виде жира (Поздняков, 1954). Полярные животные не только обладают исключительной способностью к созданию жировых резервов, их жир отличается рядом специфических особенностей, делающих его особо ценным резервным питательным веществом. (У северного оленя жир отличается очень высокой температурой плавления и большой калорийностью).

Наблюдения показали, что способность полярных животных выдерживать низкие температуры связана с их способностью к быстрой мобилизации резервного жира. Точными физиологическими экспериментами это доказано, например, для арктического суслика (Jrving 1948). Очень существенно, что у зимоспящих грызунов понижение температуры окружающей среды ведет к повышению так называемого иодного числа жира, увеличению количества непредельных жирных кислот (Fawell a. Luman, 1954), т. е. переводит его в более быстро мобилизуемую форму. Из животных нашей фауны эта закономерность очень отчетливо наблюдалась у ондатры. У животных, добытых летом, иодное число составляло около 80—90 единиц, осенью оно обычно превышало 100 единиц.

Характерный для многих типичных субарктов низкий уровень метаболизма (см. ниже) безусловно облегчает создание в благоприятных условиях резервов питательных веществ. К этому полезно добавить, что у ряда арктических видов в зимнее время наблюдается снижение интенсивности обмена веществ (песец, северный олень), это естественно ведет к более экономному расходованию резервных питательных веществ.

У амфибии резервы питательных веществ депонируются в форме гликогена в печени. В связи с этим заслуживает особого внимания огромное содержание гликогена в печени лягушек из заполярных популяций. Согласно определениям, проведенным в нашей лаборатории Г. Б. Ливчак, содержание гликогена в печени *Rano terrestris*, добытых в районе Салехарда, в конце июля колебалось от 9 до 18% (к весу сырой печени), приближаясь к теоретически возможному максимуму. Большое содержание гликогена отражается и на размерах печени заполярных амфибий. Индекс печени остромордой лягушки из лесостепных районов составляет около 45%, из Заполярья — около 90%, у отдельных же особей достигает 94%.

Депонирование резервного жира у млекопитающих и птиц и гликогена у амфибий — это создание энергетических резервов на длинную полярную зиму. Однако в условиях Субарктики для животных, способных к длительному голоданию, особое значение имеет резервирование питательных веществ в быстро мобилизуемой форме на случай кратковременных нарушений нормального режима кормления в летнее время. Нет нужды доказывать, что в Субарктике резкое изменение погодных условий, связанное с относительно длительными перерывами в питании,— явление относительно более частое, чем в умеренно-климатических зонах. Поэтому необходимо отметить, что все обследованные нами виды мышевидных грызунов и многие виды птиц отличаются от южных популяций тех же или близких видов исключительно крупными размерами печени, свидетельствующими о повышенном содержании гликогена.

Достаточно указать, что у лесостепных полевок индекс печени колеблется около 40—50% (Шварц, 1956), а у субарктических *M. ecomotus*, *M. agrestis*, *M. gregalis*, *R. terrestris* и других в сопоставимых условиях около 60—70% (Шварц, 1959). Аналогичные данные получены нами для ряда видов птиц. Они показывают, что субарктические млекопитающие и птицы характеризуются высоким содержанием резервных питательных веществ в печени, которые создают возможность для их существования в условиях очень изменчивой погоды Крайнего Севера.

Следует ли рассматривать относительно высокое содержание гликогена в печени полярных форм в качестве их специфической особенности, либо считать, что оно является следствием условий их существования — сказать в настоящее время трудно. Во всяком случае исследование двух самцов полевок Миддендорфа после 10 дней содержания в клетке при температуре 0° (—5)°С показало их высокую способность накопления гликогена (14,5% и 18,2%).

Создание резервов необходимо птицам-субарктам и перед отлетом; их пролетный путь наиболее длинный и, по крайней мере, частично проходит по территориям, не обеспечивающим нормальное кормление. С этим связано усиленное накопление жира птицами-субарктами перед отлетом.

Однако жир — это относительно медленно мобилизуемое резервное питательное вещество. При перелетах на севере большое значение может иметь и запас гликогена. Поэтому индекс печени у птиц-субарктов перед полетом бывает очень большим. Л. Н. Добринским и нами на ряде видов уток и куликов было показано, что по мере движения птиц к местам зимовок их индекс печени падает, что подтверждает наше предположение об особом значении накопления резервных веществ в печени в период, предшествующий отлету.

Приведенные в этом параграфе данные говорят о том, что для представителей всех классов наземных позвоночных в Субарктике характерна повышенная способность к депонированию питательных веществ, которая в различных группах выражена в разных формах, но всегда связана со специфическими условиями Субарктики.

Некоторые вопросы питания субарктов

Несмотря на то, что флора и фауна тундры не столь бедна, как это часто представляется неспециалисту, видовой состав населяющих ее растений и животных (в особенности зимой) беднее, чем в других зонах. Ввиду этого корма многих видов животных более однообразны. Это

таит в себе опасность качественного голодания, когда поступление в организм некоторых специфических питательных веществ нарушается, со всеми вытекающими отсюда неблагоприятными последствиями. Проблема питания полярных животных посвящено много работ, поэтому на ней подробно останавливаться не будем. Полезно, однако, подчеркнуть, что приспособления к однообразию кормовой базы могут, по-видимому, идти двумя принципиально различными путями. Первый путь — это дополнение типичного для вида рациона «необычайными» для него в иных условиях объектами питания. Так, растительный рацион северного оленя удовлетворяет потребности животного в основных питательных веществах — белках и углеводах, но в нем недостает минеральных веществ (Р, Na и др.). Поэтому северный олень, в отличие от других оленей, регулярно поедает животный корм (леммингов, яйца птиц и их птенцов). Вероятно, что подобные «дополнения» к типичному рациону характерны и для других аборигенов тундры, но об этом мы, к сожалению, еще очень мало знаем.

Таблица 2

Содержание витамина А в печени некоторых субарктических птиц и млекопитающих (по материалам В. С. Смирнова и К. И. Копеина)

Вид	Содержание витамина А в печени, в мг. %	Вид	Содержание витамина А в печени, в мг. %
<i>Microtus oeconomus</i>	3,1 (0,6—7,0)	<i>Squatarola squatarola</i>	15,40±3,9
<i>Arvicola terrestria</i>	6,6 (0,4—21,0)	<i>Accipiter gentilis</i>	67,5
<i>Clethrionomys rutilus</i>	6,0 (0,9—16,4)	<i>Nyroca marila</i>	50,6
<i>Lepus timidus</i>	44,5 (41,5—47,6)	<i>Otocorys alpestris</i>	66,9±3,1
<i>Lagopus lagopus</i>	37,2 ±23,4	<i>Anthus hodgsoni</i>	96 (28,0—164,5)
<i>Calidris temmincki</i>	13,81± 1,66	<i>Calcarius lapponicus</i>	136±6,1
<i>C. minutus</i>	11,90	<i>Plectrophenax nivalis</i>	70,93±5,4
<i>Phylomachus pudnax</i>	54,28± 9,6		

С другой стороны, отмеченная выше высокая способность субарктов к депонированию резервных питательных веществ должна рассматриваться как одно из приспособлений не только к возможным нарушениям нормальной ритмики кормления, но и к относительному однообразию кормовой базы. В этом отношении особое значение имеет депонирование некоторых специфических питательных веществ.

Хорошо известно исключительное богатство печени северных рыб и некоторых других водных животных витамином А. Огромная концентрация этого витамина обнаружена в печени белого медведя. Весьма интересно, что очень большое содержание витамина А обнаружено и в печени подавляющего большинства млекопитающих и птиц Субарктики, которые были обследованы в нашей лаборатории В. С. Смирновым (табл. 2).

Приведенные данные позволяют говорить о том, что для полярных позвоночных характерна не только повышенная способность к депонированию основных питательных веществ, но и некоторых дополнительных. Дальнейшее изучение этого вопроса имеет несомненно как большое теоретическое, так и практическое значение.

Другой возможный, несомненно, более глубокий путь приспособления — это приобретение животными способности обходиться без определенных дополнительных питательных веществ. Принципиальная воз-

возможность подобного рода приспособлений доказывается известными фактами различной чувствительности близких форм к недостатку отдельных витаминов и микроэлементов (Hoffman, 1943; Кудряшов, 1953; Mason, 1944). В этом свете представляют интерес уже приведенные данные о пониженном содержании в почках лемминга аскорбиновой кислоты. Исходя из известных представлений о зависимости биосинтеза и содержания аскорбиновой кислоты в тканях от интенсивности ее потребления, можно думать, что потребность в витамине С у лемминга ниже, чем у южных видов полевок.

Наконец, нельзя не отметить некоторых морфологических приспособлений полярных форм к условиям питания. Ограничимся одним примером. Характерная особенность лемминга — исключительно длинный кишечник, превышающий длину тела в 10 раз (у полевок сходных размеров относительная длина кишечника колеблется около 600%). Длина слепых кишок лемминга также больше, чем у других полевок (Копейн, 1958). В условиях тундры, в травянистом покрове которой преобладают осоки, относящиеся к трудно перевариваемым кормам, большой кишечник является безусловно приспособительным признаком.

Изучение путей приспособления позвоночных к кормовым условиям Крайнего Севера несомненно требует углубленного и разностороннего исследования. Однако и то, что уже известно, показывает, что пути приспособления захватывают сложный комплекс признаков: экологических, физиологических, биохимических, морфологических.

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ

Плодовитость

Высокая плодовитость — одна из тех биологических особенностей субарктов, которая была отмечена уже 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 песца, превышающая плодовитость лисицы почти в два раза. Большие кладки характерны для некоторых видов птиц в условиях Субарктики (белая и тундряная куропатка, белая сова, серая ворона).

Согласно нашим исследованиям, проведенным на Ямале, средняя плодовитость пашенной полевки в Субарктике равна 8,1 эмбрионов на беременную самку, полевки-экономки — около 9, красной полевки — 9,8, водяной крысы — более 8 (Шварц, 1959_a).

Ямальская популяция арктической бурозубки также, по-видимому, отличается повышенной плодовитостью. Единственная добытая беременная самка имела 11 эмбрионов (Шварц, 1959_b).

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 акклиматизированный в Заполярье, 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, который благоприятствует размножению и росту молодняка, короче, чем в других ландшафтно-географических зонах. Отсутствие у животных других специфических особенностей приводит к сокращению числа возможных генераций, что отчетливо проявляется, например, у заполярных популяций зайца-беляка. При сокращении числа пометов увеличение плодовитости имеет, естественно, особое значение. Поскольку повышенная плодовитость хорошо наблюдается и у недавно акклиматизированного в Приполярье вида (ондатра), мы можем полагать, что она, по крайней мере, отчасти связана с гонадостимулирующим влиянием внешних условий (длинный полярный день).

Вместе с тем высокая плодовитость выгодна только в благоприятных условиях. В условиях ниже оптимальных она будет вредной, так как ведет к истощению самки и, в конечном итоге, к снижению числа молодых, доживающих до половой зрелости.

Поэтому у типичных арктов можно было бы ожидать, с одной стороны, наличия приспособлений, повышающих способность самки к выкармливанию многочисленных пометов, с другой — сокращения числа молодых в помете.

Примером животного первого типа является песец. Хорошо известная способность песца реализовать характерную для вида плодовитость при крайней степени ожирения, создает предпосылки к максимальному использованию благоприятных периодов для создания в организме резервов, необходимых при выкармливании многочисленного потомства. Стоит отметить, что у ближайшего родственника песца — лисицы — ожирение ведет к потере или снижению репродуктивной способности.

У другого типичного представителя фауны Субарктики — лемминга — мы наблюдаем, наоборот, некоторое снижение плодовитости. Это настолько противоречит установившимся представлениям о повышенной плодовитости субарктов, что, несмотря на наличие соответствующих наблюдений, не учитывалось при формулировании соответствующих правил.

Согласно нашим данным, плодовитость обского лемминга ниже, чем у всех обследованных в условиях Субарктики полевок. Она колеблется около шести-семи молодых на самку. Вполне аналогичные данные были получены рядом иностранных исследователей на других видах леммингов (Mapping, 1944; Quay, 1956, и др.).

Создается впечатление, что в условиях Субарктики отбор шел (и идет), с одной стороны, по линии сокращения числа молодых в помете на фоне влияния внешних условий, стимулирующих плодовитость, 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 шестой год, самки — на третий).

Таким образом, говоря о плодовитости субарктов, следует иметь в виду два момента: а) очень высокую плодовитость субарктических популяций широко распространенных видов и типичных субарктов, обладающих специфическими приспособлениями, облегчающими выкармливание многочисленных пометов и б) несколько более низкую плодовитость типичных субарктов, которые этими особенностями не обладают. Некоторые наблюдения показывают, что у типичных субарктов процесс размножения связан с относительно меньшей степенью напряжения организма. В период размножения напряженность всех жизненных процессов в организме животных повышается. Однако внешним, хорошо поддающимся изучению проявлением этой закономерности является повышение размеров надпочечников, которое заметно особенно хорошо у самок.

В условиях Заполярья эта закономерность очень отчетливо проявляется у зайца-беляка, красной, узкочерепной, пашенной полевок и полевки-экономки, т. е. у всех обследованных видов, за исключением лемминга. В период размножения у лемминга не наблюдается увеличения размеров надпочечников не только у самцов, но и у самок.

Поскольку увеличение веса надпочечника есть показатель степени напряженности организма, мы приходим к выводу, что лемминг приобрел очень важную в условиях Заполярья особенность — способность реализовать высокую потенцию размножения при относительно меньшем напряжении организма. Правильность такого толкования подтверждается двумя интересными фактами. Прежде всего плодовитость лемминга несколько ниже, чем у других полярных полевок, что несомненно снижает нагрузку самки во время вынашивания и выкармливания молодняка. Другое наблюдение заключается в следующем. Известно, что повышение «работы» (в широком смысле этого слова) организма связано с повышенной потребностью в витаминах, прежде всего витамина 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 связи с этим представляют большой интерес данные К. И. Копейна (1959), показывающие, что самки лемминга в период размножения сохраняют относительно высокое содержание витамина А в печени (около 6 мг%).

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

Эта их особенность создает необходимые предпосылки для размножения в предельно сжатые сроки и, что особенно важно, для хронологического совмещения различных процессов, каждый из которых требует дополнительных трат энергии. Изучение физиологии размножения полярных животных представляет в связи с этим большой теоретический и практический интерес.

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 интересные факты, показывающие, что в условиях неволи типичные грызуны Субарктики — лемминги — выделяются скоростью своего роста. Родившиеся в нашем виварии лемминги веса 20 г достигли примерно к 15 дню, имея среднесуточный прирост веса более 1 г при удельном нарастании веса тела в конце второй недели более 10%. Несколько меньшие константы роста копытного лемминга (*Dicrostonyx rubricatus rubricatus*) получены на Аляске (Morrison, Kyser, Strecker, 1954), однако скорость роста и этого вида оказалась значительно выше, чем у красной полевки. Поскольку эти данные получены в лабораторных условиях, есть основание полагать, что быстрый рост — наследственно закрепленная особенность лемминга.

В виварии нашей лаборатории мы имели возможность 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

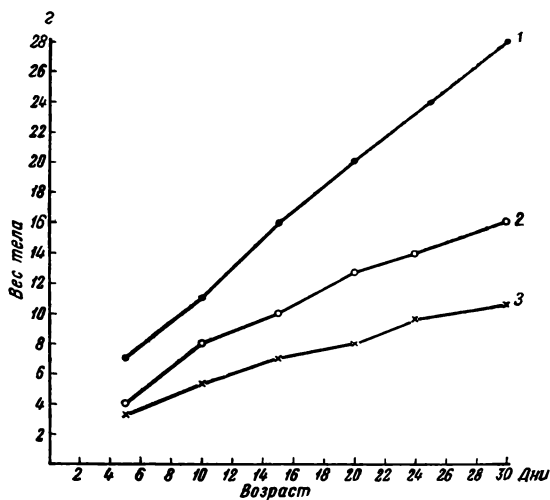


Рис. 1. Скорость роста обского лемминга (1), большой узкочерепной полевки (2) и южного подвида узкочерепной полевки (3) в условиях вивария (средние данные)

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 формы¹.

Результаты этих наблюдений находятся в хорошем соответствии с данными Моррисона с соавторами, показавшими более высокую константу роста северного подвида экономки (*M. eacomus macroforlani*) по сравнению с южными.

Высокую скорость роста грызунов-субарктов нельзя, как указывалось, рассматривать в качестве прямого следствия условий их развития. Это подчеркивается тем обстоятельством, что популяции широко распрост-

¹ Очень важно при этом отметить, что кривые роста *M. g. major*, полученные в 1957 и 1958 гг., полностью совпали.

раненных видов в условиях Субарктики повышенной скоростью роста не выделяются.

Основываясь на анализе возрастного и размерного состава популяций *Microtus aconomus*, *Clethrionomys rutilus* и *Arvicola terrestris* на широте Полярного круга, нам не удалось констатировать большую скорость их роста по сравнению, например, с лесостепными популяциями.

Имеющиеся в литературе данные позволяют полагать, что быстрый рост и развитие характерны и для субарктических птиц. Т. Н. Дунаева и В. В. Кучерук (1941), много сделавшие для познания биологических особенностей субарктов, так обобщают свои выводы. «Вследствие большей продолжительности суточной активности птиц в условиях длительного освещения сокращаются сроки выкармливания птенцов на гнезде, вылет происходит на два-три дня раньше, чем в средних широтах». Данные, подкрепляющие с различных точек зрения этот вывод, содержатся и в работах других авторов. Однако вопрос о существовании у субарктических птиц известных наследственных особенностей, способствующих ускорению роста и развития птенцов, остается открытым и по настоящее время. Учитывая приведенные выше наблюдения по млекопитающим, такую возможность нельзя считать исключенной.

Несколько неожиданно нами были получены наблюдения, показывающие, что быстрое развитие характерно и для субарктических популяций амфибий. На Ямале на широте 67° сеголетки *Rana terrestris* выходят на сушу в третьей декаде августа. Так как по климатическим условиям икрометание в столь высоких широтах не может начаться раньше начала июня, то общая длительность метаморфоза занимает около 70—75 дней. Учитывая очень низкую температуру воды водоемов Субарктики, эти данные следует рассматривать как показатель повышенной скорости развития заполярных популяций лягушек.

С другой стороны, наблюдения показывают, что и процесс созревания икры в организме самок в Заполярье идет быстрее, чем в северных широтах. После откладки икры начинается созревание новых яиц, которое продолжается все лето; к осени они приобретают вид зрелых, но будут отложены только весной будущего года. В Заполярье зрелая, готовая к откладке икра обнаруживается у половозрелых самок уже к концу июля. Весь процесс созревания яиц занимает не четыре-пять месяцев, как в средних широтах, а не более двух месяцев.

Все это говорит о том, что во всех группах наземных позвоночных наблюдается ускорение роста и развития субарктических форм. Биологический смысл такой закономерности вполне ясен, но ее проявление — в разных группах различное — требует дальнейшего изучения.

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. 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, а в возрасте около месяца дают потомство. Большинство особей обследованных форм достигает половой зрелости в минимальные сроки, допускаемые физиологией вида.

Наши исследования (Шварц, 1959) показали, что быстрое достижение половой зрелости характерно в условиях Заполярья и для ряда других млекопитающих. Достаточно указать, что на Ямале в середине лета большинство самок полевок-экономок, весом 20—25 г, оказываются беременными, а отдельные особи начинают размножаться в еще более молодом возрасте.

Нами зафиксированы случаи нормального оплодотворения самок-экономок в возрасте 15—20 дней. Аналогичные наблюдения имеются и в отношении пашенной, водяной и красной полевок. Особенно показательны данные, характеризующие скорость полового созревания землероек. Как известно, бурозубки, как правило, в год своего рождения половой зрелости не достигают (Brambell, 1935; Dehnel, 1952; Шварц, 1956). Наши наблюдения над арктической бурозубкой (*Sorex arcticus*) (Шварц, 1959⁶) 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.

Изучение процесса полового созревания заполярных популяций различных *Micromammalia* в разные сезоны года заставляет полагать, что раннее половое созревание полярных животных не может быть объяснено прямым влиянием географических условий (длинный световой день), а должно рассматриваться как специфическое, отбором выработанное и закрепленное их приспособление, находящее, однако, в условиях Субарктики благоприятные условия для своего проявления.

Период размножения

Одна из бросающихся в глаза особенностей животных Заполярья — раннее начало размножения. Уже первые исследователи Арктики отмечали, что песец и многие птицы Заполярья размножаются очень рано, фактически зимой, когда бескрайние просторы тундры еще покрыты снегом. Позднее Л. М. Цецевинский (1940) отметил, что и полярные виды грызунов начинают размножаться под снегом в конце зимы. Т. Н. Дунаева (1948) подтвердила это интересное наблюдение новым разносторонним материалом, собранным ею при изучении биологии леммингов Ямала. Наконец, детальные исследования К. И. Копейна (1958) показали на большой узкочерепной полевке и обском лемминге, что большинство перезимовавших особей этих видов начинает размножаться в феврале, что их первый (зимний) 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 раньше «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, 1959₆), т. е. примерно на два месяца позже, чем типичные субаркты.

Важно, однако, что указанные виды приблизительно 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 стал уже значительно длиннее, но снег еще покрывает тундру сплошным покровом и грызуны ведут еще типично зимний подснежный образ жизни.

Поэтому можно 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 в новых условиях сохраняют типичный для более южных популяций ритм сезонной жизнедеятельности, отдельные фазы которого происходят в совершенно иной фенологической ситуации¹.

Если же у типичных субарктов ранее начало размножения приводит к очень быстрому нарастанию численности популяции, то фенологически раннее начало размножения субарктических популяций широко распространенных видов большого биологического значения не имеет, так как первый их помет гибнет в очень большом числе, а основу будущего нарастания популяции составляет не первый, а второй помет.

Поэтому биологическую специфику грызунов-субарктов следует видеть прежде всего в их способности нормально развиваться в условиях полярной зимы. Такой способностью субарктические популяции видов-космополитов не обладают. Это служит серьезным препятствием их продвижения на север. Большая узкочерепная полевка (*M. g. major*) отличается от них только ранним началом размножения. Тем не менее она далеко проникает в тундру и в отдаленных районах конкурирует по численности с леммингами.

Сезонная ритмика жизни популяции и прежде всего ее проявления, связанные с размножением, находятся в тесной зависимости от сезонного хода 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 отметить, что типичные субаркты-лемминги практически сохраняют половую потенцию в течение всего года, и свет не оказывает стимулирующего действия на их половую активность (Manning, 1944). Естественно, что эта их специфическая особенность имеет в условиях Заполярья огромное биологическое значение, а именно — известную автономизацию годовой цикличности жизнедеятельности популяций по отношению к сезонным изменениям во внешней среде.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Материал настоящей статьи показывает, что помимо хорошо изученных морфологических особенностей позвоночных Субарктики, связанных с длительной и холодной зимой, возможность их существо-

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.

вания на Крайнем Севере обеспечивается комплексом приспособлений, охватывающих экологические, физиологические, биохимические и морфологические признаки. Важнейшими из них являются следующие: 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, имеющий в своей основе некоторые специфические физиологические особенности полярных форм; г) совершенная физическая терморегуляция и раннее установление химической терморегуляции; д) комплекс приспособлений к низким летним температурам; е) комплекс физиологических особенностей, создающих наиболее экономный тип обмена вещества; 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 особей признаки не исчерпывают их биологической специфики. Однако уже простой их перечень показывает, что они захватывают очень разнообразные признаки и свойства животных. Их изучение создает научную основу для решения ряда практических вопросов (обогащение фауны Субарктики, борьба с зоонозами, акклиматизация домашних животных на Крайнем Севере и др.).

ЛИТЕРАТУРА

- Войткевич А.И. и Ларионов М.Н. О половом диморфизме в строении и биологической активности щитовидной железы у голубей. «Труды Ин-та экспериментального морфогенеза». Изд. МГУ, 1938, т. VI.
- Григорьев А. А. Субарктика. М., Географгиз, 1956.
- Друри И.В. Дикий северный олень Советской Арктики и Субарктики. «Труды Арктич. научн.-исслед. ин-та», 1949, т. 200.
- Друри И.В. Оленеводство, М.—Л., Сельхозгиз, 1955.
- Дунаева Т.Н. Сравнительный обзор экологии тундровых полевок полуострова Ямал. «Труды ин-та географии АН СССР», 1948, т. 41.
- Дунаева Т.Н. и Кучерук В.В. Материалы по экологии наземных позвоночных тундр южного Ямала. «Материалы к познанию фауны и флоры СССР», нов. серия, отд. зоол., 1941, вып. 1.
- Копейн К.И. Материалы к экологии обского лемминга и большой узкочерепной полевки на Ямале. «Бюлл. Уральск. об-ва испыт. природы». вып. 1, Свердловск, 1958.
- Копейн К.И. «Экология популяций большой узкочерепной полевки и обского лемминга на Ямале» (Канд. дисс. Фонды Уральского филиала АН СССР), Свердловск, 1959.
- Копейн К.И. и Ливчак Г.Б. Некоторые морфо-физиологические особенности полярных полевок. «Труды Ин-та биологии Уральского филиала АН СССР». Юбилейный сборник. Свердловск, 1959.
- Кузнецов Г.А. Влияние светового режима на половые функции самок серебристо-черных лисиц. «Каракулеводство и звероводство», 1952, № 3.
- Кудряшов Б.А. Витамины и их физиологическое и биохимическое значение. Изд. Моск. об-ва испыт. природы, М., 1953.
- Ливчак Г.Б. Содержание аскорбиновой кислоты в почках полярных полевок и некоторые закономерности его изменения. «Бюлл. Уральск. об-ва испыт. природы», вып. 1, Свердловск, 1958.
- Матюшек И. Гистологическое изучение щитовидной железы крупного рогатого скота при выращивании телят в неотапливаемых помещениях и при обычном способе выращивания. «Биология» (болг.), 1956, № 11.
- Мошков Е. А. Сезонные и возрастные изменения функций щитовидной железы крупного рогатого скота (автор. дисс., АН УССР). Киев, 1953.

- Новиков Б., Левицкая Г. и Абрамей А. Реакция гипофизарнотиреоидного комплекса на температурные воздействия в эмбриональный и постэмбриональный периоды развития у некоторых теплокровных животных. Киев, Изд. АН УССР, 1953.
- Осмоловская В. И. Экология хищных птиц полуострова Ямал. «Труды Ин-та географии АН СССР», 1948, т. 41.
- Поздняков Е. В. Сезонные изменения в обмене веществ у голубых песцов. «Труды Моск. пушно-мехового ин-та», 1954, т. IV.
- Родаль Коре. Север. М., Географгиз, 1958.
- Сдобников В. М. Взаимоотношения северного оленя с животным миром тундры и леса. «Труды Арктич. ин-та», 1935а, т. 24.
- Сдобников В. М. Материалы к вопросу о питании северного оленя. «Труды Арктич. ин-та», 1935б, т. 24.
- Сдобников В. М. По арктической тундре (Очерки натуралиста), М., Географгиз., 1935.
- Сдобников В. М. К характеристике жизненной формы у арктических животных. «Зоол. журнал», 1957, т. XXXVI, № 2.
- 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. «Доклады АН СССР», 1957, т. 115, № 6.
- Смирнов В. С. и Шварц С. С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах. «Труды Ин-та биологии УФАН». Юбилейный сборник, 1959.
- Стрельников И. Д. Значение теплового баланса в экологии роющих грызунов. «Известия АН СССР», серия биол., 1940, № 2.
- Цевинский Л. М. Материалы по экологии песца Северного Ямала. «Зоол. журнал», 1940, т. 19, вып. 1.
- Шварц С. С. Биология землероек лесостепного Зауралья, «Зоол. журнал», 1956, т. XXXIV, вып. 3.
- Шварц С. С. К вопросу о развитии интерьерных признаков у позвоночных животных. «Зоол. журнал», 1956, т. XXXV, вып. 6.
- Шварц С. С. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных. «Зоол. журнал», 1958, т. XXXVII, вып. 2.
- Шварц С. С. Некоторые биологические особенности арктической бурозубки (*Sorex arcticus kerr.*) «Сб. трудов Салехардского стационара», 1959а, вып. 1.
- Шварц С. С. Роль желез внутренней секреции в процессе приспособления млекопитающих к сезонной смене условий существования. «Бюлл. Уральск. об-ва испыт. природы», № 2. Свердловск, 1956б.
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Кротова Л. Г. О закономерностях накопления аксерофтола у ондатры в природных условиях. «Доклады АН СССР», 1956, т. 109, № 1.
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Кротова Л. Г. О закономерностях накопления витамина А у ондатры в природных условиях. «Известия АН СССР», серия биол., 1957, № 3.
- Brambell H. Reproduction of the common shrew (*Sorex araneus*). Ph. Jr. London, Sec. B. 1935, v. 225, No. 518.
- Christian J. J. Adrenal and reproduction responses to population size in mice from freely growing populations. Ecology, 1956, v. 37, No. 2.
- Christian J. G. a. Davis D. E. The relationship between adrenal weight and population status of urban Norway rats. J. Mammals, 1956, v. 37, No. 4.
- Dehnel A., Biologia rozmnozania ryjowki *S. araneus* w warunkach laboratoryjnych. Ann. Univ. M. C. Skladowska, v. VII, Lublin. 1952.
- Fawell D. & Lyman C. The effect of low environmental temperature on the composition of depot fat in relation to hibernation. J. Physiol. (L), 1954, v. 126, No. 2.
- Hammel H. T. Thermal properties of fur. Am. J. Physiol., 1955, v. 182, No. 2.
- Hammel H. T. Infrared emissivities of some arctic fauna. J. Mallas, 1956, v. 37, No. 3.
- Hoffman K. Chemistry and Biochemistry of Biotin. Adv. in enzymology, 1943, v. 111 K.
- Hoffman E. & Shaffner C. Thyroid weight and function as influenced by environmental temperature. Poultry Science, 1950, v. 29, No. 3.
- Irving L. Report of Conference on Methodology & Techniques for the study of animal Science. N. Y. Acad. Sci., 1948.
- Manning T. H. Remarks on the reproduction, sex ratio, and lire expectancy of varying lemming, *Dicrostonyx greenlandicus*, in nature and captivity. Arctic, 1944, No. 7.

- Mason K.E. Physiological action of vitamin E and its homologues. «Vitamin & Hormones», 1944, v. 11.
- Morrison P.R. Kyser F. Strecker R. Growth and the development of temperature regulation in the tundra redback vole. *J. Mammal*, 1954, v. 35, No. 3.
- Quay J. F. The requirements and biology of the collard lemming, *Dicrostonyx torquatus* Pallas, 1778, in captivity. *Sange tierkundl.* 1956. Mitt., Bd. 4, No. 4.
- Rensch B. Studien über klimatische Parallelität der Merkmale und ihre Ausprägung bei Vögeln und Säugern. *Arch. Naturgesch.*, N. F., 1936, No. 5.
- Scholander P.F. Walter V. Hock R., Irving L. Body insulation of some arctic, tropical mammals & birds. *Biol. Bull.*, 1950, v. 90.
- Smith H. M. & Freck N. W. Adrenal enlargement and its significance in the hognose snake (*Heterodon*). *Herpetologia*, 1955, v. 11, No. 2.
- Svihla A., Ecological notes on the lemmings *Lemmus trimocronatus* and *Dicrostonyx groenlandilus* in Baffin islands. *Journ. an. ecol.*, 1956, No. 2, v. 25.
- Tipperman H., Engel F. Long. A review of adrenal cortical hypertrophy. 1943.
- Wilder Ch. G. a. Musacchia X. Y. Fat metabolism in the arctic ground squirrel. *J. Mammal.*, 1950, v. 31, No. 3.
-