

УДК 599 : 591.9(23.07)

## К ВОПРОСУ ОБ АДАПТАЦИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ К ГОРНЫМ УСЛОВИЯМ

В. Н. БОЛЬШАКОВ

*Институт биологии Уральского филиала АН СССР, г. Свердловск*

В настоящее время, по-видимому, общепризнан тот факт, что существование животных в специфических условиях среды ведет к определенным изменениям в организме, направленным на сохранение энергетического баланса как основы адаптации (Калабухов, 1946). У позвоночных животных обитающих в горных условиях, характеризующихся своеобразным комплексом природных факторов (пониженное барометрическое и парциальное давление, резкие колебания температуры, высокая инсоляция и т. д.), также выработался ряд приспособительных особенностей. Адаптивные особенности специализированных горных видов сложны, взгляды же исследователей на механизмы приспособления к высоте у горных животных в значительной мере противоречивы (Гиневинский и Барбашова, 1942; Калабухов, 1954; Коржуев, 1959; Шварц, 1959; Reunafarje and Morrison, 1962).

У горных популяций равнинных видов, как правило, наблюдаются функциональные морфо-физиологические приспособления, ведущие к увеличению размеров важнейших внутренних органов или интенсификации их функций (Шварц, Большаков, Пястолова, 1964).

Обычно считают, что приспособление к высокогорным условиям — это главным образом приспособление к гипоксии (Булатова, 1962; Лоеву, 1932). Именно в условиях гипоксии у равнинных животных происходит компенсаторная перестройка систем кровообращения и дыхания. При подъеме в горы у них увеличивается относительный вес сердца, повышается количество гемоглобина и эритроцитов (Машковцев, 1935; Калабухов, 1950; Strohl, 1914; Morrison, 1964, и многие другие). Вполне логично предполагать, что на больших высотах, т. е. в условиях более резко выраженной гипоксии, животные будут обладать более крупным сердцем и большим содержанием гемоглобина в крови, чем на меньших и средних высотах.

Проведенное нами изучение относительного веса сердца и содержания гемоглобина в крови (по Сали) у некоторых видов млекопитающих в горных районах Урала и на Тянь-Шане показало, что указанная выше закономерность — увеличение этих показателей с высотой — проявляется у всех обследованных «равнинных» видов без исключения (табл. 1, 2). Следует указать, что для сравнения брали только взрослых самцов, что исключает возможность получения ошибочных данных за счет разницы показателей у самцов и самок, а также животных разных возрастов.

Однако сравнение изменений относительного веса сердца и содержания гемоглобина с высотой у одних и тех же видов в различных горных

Таблица 1

Относительный вес сердца и содержание гемоглобина в крови исследованных видов грызунов

Вид	Место сбора материала	Высота над ур. моря, м	Индекс сердца, %	Содержание гемоглобина, г%
<i>Clethrionomys glareolus</i>	Южный Урал, г. Кукшик	100—150	5,5±0,13	12,3
	То же	500—600	5,9±0,11	—
	» » »	800	6,1±0,23	15,6
<i>Clethrionomys rutilus</i>	Средний Урал, горы Денежкин Камень и Косьвинский Камень	Подножье	6,5±0,12	13,4
	То же	300—500	6,8±0,09	13,9
	» » »	800	7,9±0,24	15,1
<i>Microtus agrestis</i>	г. Косьвинский Камень	Подножье	5,1±0,17	15,6
	То же	800	6,9±0,07	16,9
<i>Apodemus agrarius</i>	Южный Урал, г. Кукшик	100—150	7,4±0,14	14,4
	То же	800	8,8±0,15	16,0

Таблица 2

Изменение относительного веса сердца и содержания гемоглобина в крови лесной мыши в горных условиях

Место сбора материала	Высота над ур. моря, м	Индекс сердца, %	Превышение, %	Содержание гемоглобина в крови, г%	Превышение %
Южный Урал					
Хребет Сулея, г. Кукшик	100—150	6,4±0,03		13,3	
То же	500—600	7,1±0,07	11,5	15,2	14 } 19 5 }
» » »	800	8,4±0,17	18	15,8	
Хребт Зигальга, гора Большой Шолом					
То же	Подножье	6,9±0,12		14,0	
» »	400—500	7,9±0,28	14,5	—	15
» »	800—900	8,7±0,19	10,5	16,1	
Тянь-Шань					
Заилийский Ала-Тау	1200	7,7±0,10		15,6	
То же	2000	8,3±0,11	8	16,3	4,5
Киргизский хребт	800	7,9±0,16		15,0	
То же	2000	8,4±0,09	6,5	16,2	8

районах Советского Союза позволило установить, что идут эти изменения далеко не параллельно возрастанию высот.

Лесная мышь (*Apodemus sylvaticus*) на Южном Урале обычна на равнине и поднимается в горы в этом районе до высоты 900—1000 м, над уровнем моря, на Тянь-Шане она встречается до субальпийского и альпийского поясов на высоте 2500—3000 м (Огнев, 1940). Из табл. 2 видно, что увеличение индекса сердца и содержание гемоглобина у лесной мыши в горах Урала с высотой происходит в более резкой степени, чем на Тянь-Шане как по абсолютным показателям, так и по проценту прироста. В результате, эти животные, обитающие на Южном Урале на высоте около 800 м, обладают более крупным сердцем и большим содержанием гемоглобина, чем тяньшанские лесные мыши на высоте более 2000 м.

Аналогичная закономерность наблюдается у обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) и обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*). В равнинных районах Среднего Урала обыкновенная полевка имеет относительный вес сердца равный 6,0—6,8%, содержание гемоглобина в крови 11—12 г% (материалы С. С. Шварца, 1959 и В. Г. Оленева, 1963). На

Южном Урале на высоте около 700 м (гора Кукшик, хребет Сулея) эти показатели возрастают до  $7,9 \pm 0,16\%$  и  $13,8\%$ , т. е. в среднем примерно на 20% по сравнению с таковыми у животных, обитающих на равнинах. На Тянь-Шане (район оз. Иссык, Заилийское Ала-Тау) на высотах около 2000 м относительный вес сердца у полевок оказался равным  $8,1 \pm 0,23\%$ , а содержание гемоглобина —  $14,3 \text{ г}\%$ , т. е. практически одинаковым с таковым у полевок с Урала, несмотря на весьма значительную разницу высот.

У обыкновенной бурозубки на севере Среднего Урала (горы Косвинский и Конжаковский Камень) индекс сердца на высоте 800 м возрастает от  $9,7 \pm 0,10\%$  до  $10,8 \pm 0,14\%$ , т. е. на 11,5%, содержание гемоглобина от  $14,7 \text{ г}\%$  до  $16,2 \text{ г}\%$ , т. е. на 9%. У отловленных на Тянь-Шане на высоте 1600—1700 м бурозубок индекс сердца составлял  $10,3 \pm 0,20\%$ , на высоте около 200 м —  $10,9 \pm 0,11\%$ , превышение приблизительно на 6%.

По-видимому, увеличение сердца и нарастание содержания гемоглобина в крови (а также изменение других интерьерных показателей) с высотой для млекопитающих (речь идет о видах, не совершающих вертикальных миграций) в природных условиях выгодно только в каких-то определенных пределах, а не постоянно-параллельно снижению парциального давления кислорода или воздействию каких-то других факторов горного климата. Это подтверждается еще и тем, что у высотных пределов своего распространения, как это следует из табл. 2, животные одного вида в различных ландшафтных зонах имеют очень близкие интерьерные показатели, несмотря на большую разницу высот. Аналогичное явление наблюдается при рассмотрении географической изменчивости относительного веса сердца: с продвижением к северу вес сердца животных увеличивается, однако это увеличение идет не параллельно широте, а за счет резкого скачка в пределах определенного участка ареала, сменяемого зоной стабилизации признака; на крайнем северном пределе распространения близкие виды (полевки рода *Clethrionomys*) характеризовались сходными значениями признака (Большаков, 1965). В горах изменение воздействия комплекса факторов климата происходит более резко и на меньшей территории, причем различно в сравнимых горных районах. В горно-хребтовой части Урала высотная поясность выражена уже на небольших высотах: так, на Среднем Урале на высоте 600—700 м горно-таежный лесной пояс уже сменяется подгольцовым, а выше 800—900 м начинается гольцовый пояс, занятый каменистыми распыями и горными тундрами. На Тянь-Шане (Заилийский Ала-Тау) верхняя граница леса проходит на высоте 2500—2600 м, альпийский пояс расположен в пределах 3000—3600 м.

Наши материалы показывают, что в различных географических условиях млекопитающие различно реагируют на комплекс факторов горного климата. Несомненно, что это могло выработаться только в результате достаточно длительного воздействия естественного отбора на горные популяции. Справедливость сказанного подтверждается, на наш взгляд, изменчивостью относительного веса сердца у синантропного вида — домово́й мыши — при обитании в горах: поднятие на высоту приводит у нее к резкому увеличению индекса сердца, степень увеличения этого показателя значительно превышает цифры, установленные для диких грызунов. Так, по данным Моррисона (Morrison, 1964), у домовых мышей — недавних вселенцев в высокогорном парке Морокоча (Перу) вес сердца стал на 50% тяжелее, чем у их родичей на уровне моря. У домовых мышей, отловленных нами на высоте около 2500 м (Киргизский хребет, верховья р. Иссык-Ата), индекс сердца оказался равным  $8,3 \pm 0,2\%$ , содержание гемоглобина в крови  $16,3 \text{ г}\%$ , у домовых мышей с равнин Зауралья эти показатели составляют  $5,3\%$  и  $10 \text{ г}\%$ , превышение соответственно на 56 и 63%.

Еще более резкое увеличение сердца и ряда других интерьерных признаков обнаруживается у лабораторных животных, не испытывающих, по-видимому, такого давления отбора, как грызуны в природных биотопах: по данным Моррисона, разница в весе сердца у лабораторных мышей и крыс, акклиматизировавшихся к условиям высокогорья, по сравнению с первоначальной величиной, достигает 90%.

Следует подчеркнуть, что в целом процесс морфо-физиологической перестройки организма энергетически невыгоден, т. к. увеличение размеров органа или интенсификация его функции требует повышенных затрат энергии для поддержания его собственной жизнедеятельности. Поэтому адаптация специализированных горных видов может идти иным путем, не связанным с увеличением органов. Такие животные зачастую характеризуются и сравнительно невысоким содержанием гемоглобина в крови<sup>1</sup>. Типичные горные млекопитающие Тянь-Шаня — серебристая полевка (*Alticola argentatus*), тяньшанская полевка (*Clethrionomys frater*) и красная пищуха (*Ochotowa rutila*), обитающие там на значительных высотах, имели, по нашим данным, относительный вес сердца соответственно  $4,9 \pm 0,14\%$ ,  $5,7 \pm 0,12\%$ ,  $5,0 \pm 0,18\%$ , содержание гемоглобина — 14,8 г%, 15,4 г%, 14,4 г%. Красно-серая полевка (*Clethrionomys rufocapus*) выступающая на Южном Урале как горный вид, приуроченный лишь к каменистым россыпям вершинной части хребтов имеет относительный вес сердца  $4,9 \pm 0,26\%$ , содержание гемоглобина 12 г%.

По-видимому на больших высотах и у горных популяций широкопространенных видов помимо одного из путей адаптации — увеличения размеров ряда внутренних органов, вступают в действие другие механизмы, позволяющие этим животным успешно существовать в горных районах. На это указывает, например, тот факт, что при морфо-физиологических изменениях органа происходят и биохимические изменения (Шварц, 1959), так, увеличение размеров сердца с высотой всегда сопровождается повышением содержания миоглобина в сердечной мышце. В то же время у животных различных высотных поясов наблюдаются своеобразные экологические особенности, отражающие их приспособленность к условиям обитания (Зими́на, 1964), что также не может не сказываться на их морфо-физиологических признаках. Так, С. С. Шварцем (1949) было показано, что в горах Южного Урала большой относительный вес сердца некоторых видов птиц должен быть объяснен их повышенной активностью, связанной с изменением нормального ритма кормления, а не с пониженной плотностью воздуха.

Дальнейшее изучение этих вопросов позволит ближе подойти к решению важной общебиологической проблемы адаптации животных к специфическим условиям обитания.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Антелидзе Б. Ф., Барбашова З. И. 1938. Физиол. ж. СССР, 25, 467.  
Большаков В. Н. 1965. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, вып. 38, Свердловск, 53—60.  
Булатова Т. Т. 1962. Тр. Ин-та морфол. животных им. А. Н. Северцева, вып. 41, 11—47.  
Гинецинский А. Г., Барбашова З. И. 1942. Изв. АН СССР, № 5, 295—302.  
Зими́на Р. П. 1964. Закономерности вертикального распространения млекопитающих, Изд-во «Наука», М.  
Калабухов Н. И. 1946. Ж. общ. биол., VII, вып. 6, 417—434; 1950, Эколого-физиологические особенности животных и условия среды, Изд-во ХГУ, Харьков;— 1954, Бюлл. МОИП, LX, вып. 1, 9—22.  
Коржув П. А. 1959. Усп. совр. биол., XLXII, вып. 3, 329—346.  
Машковцев А. А. 1935. Тр. лабор. эволюц. морфологии АН СССР, II, № 3.

\* Следует учитывать, что специализированные горные виды обладают гемоглобином, отличающимся более высоким сродством к кислороду (Hall, Dill, Barron, 1936; Антелидзе, Барбашова, 1938; Коржув, 1959).

- Огнев С. И. 1940. Матер. к позн. фауны и флоры СССР, отд. зоол., вып. 3, Изд-во МОИП, М.
- Оленев В. Г. 1963. Сезонные изменения некоторых морфо-физиологических признаков грызунов. Автореф. канд. дисс., Свердловск.
- Шварц С. С. 1949. Зоол. ж., XXVIII, вып. 4, 355—360;— 1959. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных, Свердловск.
- Шварц С. С., Большаков В. Н., Пястолова О. А., 1964. Зоол. ж., XLIII, вып. 4.
- Hall T., Dill D., Barron G. 1936. J. Cellular. Compar. Physiol., 8, 3, 301—313.
- Loewy H. 1932. Physiologie des Hohenklimas, Jena.
- Morrison P., 1964. Naval. Res., 17, № 10, 4—7.
- Reynafarje B. and Morrison P. 1962. J. Biol. Chem., 23, 9, 58—66.
- Strohl J. 1914. Zool. Jahrb., All. zool., 30, H. 1—2.

Статья поступила в редакцию  
14.VIII.1966

---

ON THE ADAPTATION  
OF MAMMALS TO MOUNTAIN CONDITIONS

V. N. BOLSHAKOV

*Institute of Animal and Plant Ecology, Sverdlovsk*

S u m m a r y

When dwelling in mountains, valley species of mammals develop morpho-physiological changes resulting in an increase of internal organs and intensification of their functions. A comparative study of changes of a relative heart weight and haemoglobin content in the blood of mountain population of some widely distributed mammalian species (*Apodemus sylvaticus*, *Microtus arvalis*, *Sorex araneus*) in the Urals and Tien Shan has demonstrated that these changes depend not only on an increasing hypoxia but on the latitude as well, e. g. in the Urals they occur at lower altitudes in a higher degree than at higher altitudes of Tien Shan.

---