## Известия Академии наук СССР



# серия БИОЛОГИЧЕСКАЯ

1985

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ № 4 · 1985

УДК 577.3:591.5

БОЛЬШАКОВ В. Н., КОВАЛЬЧУК Л. А., ЯСТРЕБОВ А. И.

## АДАПТАЦИОННЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ОКИСЛИТЕЛЬНОГО МЕТАБОЛИЗМА ТКАНЕЙ И СИСТЕМЫ КРОВИ ГОРНЫХ ЖИВОТНЫХ

Представлены результаты сравнительного изучения показателей энергетического обмена тканей и состояния системы крови мелких млекопитающих, обитающих в разных горных районах. Приведенные экспериментальные данные указывают на наличие генетически детерминированных морфофизиологических и биохимических механизмов адаптации у исследованных представителей горных полевок.

#### **ВВЕДЕНИЕ**

Проблема адаптации животных к специфическим условиям среды одна из важнейших в современной биологии. Создание и развитие учения о популяции — основной формы существования вида позволило поновому оценить пути приспособлений организма к действию окислительных и целого комплекса факторов среды обитания. Принимая во внимание, что устойчивая адаптация обеспечивается оптимально отрегулированными энергетическими процессами (Шварц, 1963), изучение окислительного обмена животных при решении этой проблемы приобретает особый интерес. Характер обменных процессов в тканях во многом зависит от доставки необходимого количества кислорода в результате изменяющейся функциональной активности тканей, органов и систем, к тому же под влиянием факторов внешней среды потребность в кислороде постоянно меняется. В этих условиях системе крови принадлежит особая роль, поскольку при участии ее осуществляется в значительной мере регуляция кислородного гомеостаза организма посредством изменения уровня эритропоэза и кислород-транспортных свойств гемоглобина. Участие системы крови в приспособительных реакциях является важным механизмом адаптации животных к среде обитания. Высказана гипотеза, что специализированные горные виды характеризуются комплексом биохимических адаптаций, позволяющих существовать им без выраженной интенсификации морфофизиологических функций (Большаков, 1972; Шварц, 1980). Экспериментальное подтверждение этого позволяет, с одной стороны, охарактеризовать энергетическую систему исследуемых горных форм, с другой - оценить адаптивные возможности данной системы в условиях высокогорья.

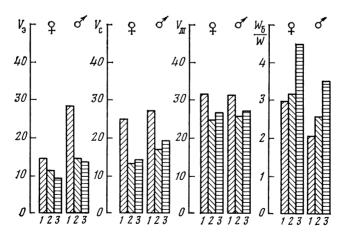
#### **МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

Данная работа ставит своей задачей раскрытие энергетики адаптаций специализированных видов и внутривидовых форм в условиях холодового стресса и гипоксии. В качестве модельных объектов исследования были взяты достаточно хорошо изученные экологами горные грызуны, что позволило связать их таксономическое положение и степень экологической специализации с выявленными физиологическими и биохимическими показателями. Определялась реакция энергетического аппарата печени, миокарда и лимфатических клеток в условиях действия на

организм экстремальных факторов — гипоксическая гипоксия и воздействие холода. Условия острой гипоксической гипоксии создавали помещением животных в барокамеру с проточно-вытяжной вентиляцией на 1 ч, с разрежением воздуха, соответствующим высоте 7500 м. Для создания условий хронической гипоксической гипоксии животных в течение 15 дней выдерживали на высоте 6000 м. Условия холодового стресса создавали с помощью пульта глубокого охлаждения. Полевок индивидуально помещали в холодильную камеру при  $t\!=\!-15^\circ$  на 20 мин. Изученная группа животных представлена тремя формами, обитающими в горных системах: каракульская (Памир, окрестности оз. Каракуль, 3900 м над ур. м.), таласская (Таласский Алатау, высота 3000 м), туркестанская (Туркестанский хребет, высота 3300 м). Исследовались самцы и самки 2-го и 3-го поколений, 2- и 3-месячного возраста. Показатели дыхания и окислительного фосфорилирования митохондрий печени, миокарда, лимфоидных клеток и костного мозга определяли полярографическим методом, используя в качестве субстратов глутамат и сукцинат. Планирование эксперимента и статистическая обработка результатов проводилась по плану полного факторного эксперимента типа 2° и 2° (Налимов, Чернова, 1965). Полученные данные обработаны на ЭВМ типа «БСМ-6».

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Отмечая устойчивую разницу исходного метаболического состояния  $(V_3)$  в исследованных тканях (печень, тимус, костный мозг, селезенка) каракульской и таласской форм полевок, нельзя исключить и существующие между ними генетические различия (рис. 1, 2). Результаты исследования энергетического обмена миокарда и печени показывают, что интактные животные и самцы и самки туркестанской и каракульской форм по всем исследованным показателям имеют недостоверные различия  $(b_1 < t_{095} \cdot S_{bi})$  (рис. 1, 3). В то же время туркестанские полевки отличаются достоверно от таласских полевок по исходному метаболизму изучаемых тканей  $(bi > t_{095} \cdot S_{bi})$  (рис. 1). При этом каракульские полевки по всем показателям окислительного метаболизма имеют более низкий уровень (печень, миокард, селезенка, костный мозг, тимус) (рис. 1, 2). Туркестанские полевки приближаются по данным параметрам к каракульским. Таласские самцы и самки имеют достоверные отличия по по-



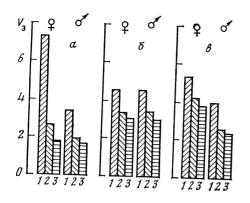


Рис. 2. Эндогенное дыхание в клетках тимуса (a), селезенки  $(\delta)$  и костного мозга (s) таласской — I, туркестанской — 2 и каракульской — 3форм горных полевок в условиях нормы. (Скорость эндогенного дыхания клеток в наноатомах  $O_2$  поглощенного 1 млн. клеток за 1 мин)

казателям энергетического обмена изученных тканей от туркестанских и каракульских полевок. Так, энергетические процессы печени каракульских полевок характеризуются более высоким образованием макроэргов при окислении субстратов (рис. 1). Отмечается повышенное содержание митохондриального белка  $(\hat{W}_{6}/W)$  в митохондриях в печени и сердце каракульских полевок (в сравнении с таласской и туркестанской формами) (рис. 1, 3). Полученные данные свидетельствуют о разной энергетической эффективности использования кислорода митохондриями миокарда каракульской и туркестанской форм полевок, подтверждают ранее высказанное предположение о наличии у каракульских полевок более эффективной энергетики, обладающей большой потенциальной мошностью (Большаков, 1972). Выявляются различия показателей энергетического обмена и в клетках тимуса и костного мозга изучаемых форм полевок. При этом более энергетически эффективным представляется окислительный метаболизм каракульских полевок (рис. 2). Анализ результатов исследований окислительного обмена полевок в условиях холодового стресса (рис.  $4, a, \delta$ ) показывает, что в характере ответной реакции каракульской формы памирских полевок и таласской формы арчевых полевок на холодовое воздействие обнаруживаются явные признаки

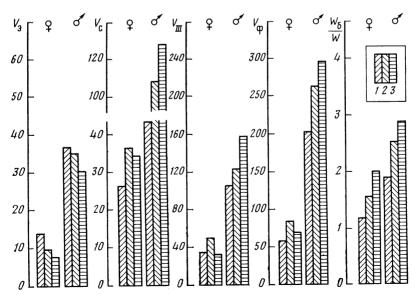


Рис. 3. Состояние энергетических процессов в митохондриях сердечной мышцы у таласской — 1, туркестанской — 2 и каракульской — 3 форм в условиях нормы

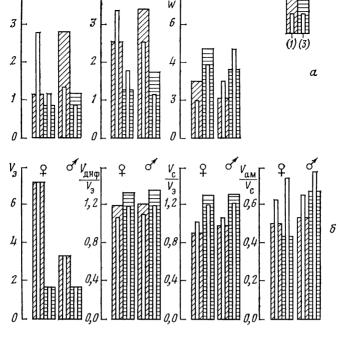


Рис. 4. Показатели энергетического обмена в митохондриях печени (a) и в клетках тимуса (b) у таласских — 1, каракульских — 3, полевок в условиях нормы и холодового стресса — (1) и (3) соответственно

дифференциации внутри исследованного вида в сторону появления тканевых приспособлений с разной энергетической стоимостью. Среди них, по-видимому, наиболее существенная роль принадлежит повышению сопряженности дыхания и фосфорилирования митохондрий печени (Р/О), снижению критических концентраций кислорода в тканях костного мозга и тимуса, которые обеспечивают расширение диапазона условий, дающих возможность оптимального приспособления K условиям высокогорья и связанных с ним кислородной недостаточностью и длительным влиянием низких температур. Каракульская форма полевок, имея низкий уровень эндогенного дыхания ( $b_3$  для  $V_3 > t_{095} \cdot S_{bi}$ ) содержит в митохондриях печени больше белка ( $b_3$  для митохондрий белка  $>t_{095} \cdot S_{bi}$ ) в сравнении с таласской формой, и адаптация животных (♀, ♂) к холоду связана не только с повышением эффективности энергетического обмена (Р/О), но и с увеличением мощности за счет активизации биогенеза структур (у д), где и происходит окислительный синтез макроэргов (рис. 4, a). Скорость потребления кислорода клетками тимуса у каракульских полевок ниже, чем у таласских (рис. 2), в то время как степень сопряжения окисления и фосфорилирования выше на 35%, что свидетельствует о более эффективном использовании кислорода. При холодовом стрессе доля амиталрезистентного дыхания клеток тимуса обеих форм возрастает: у таласской на 17%, у памирской на 48%. Снижение сопряженности тканевого дыхания и фосфорилирования при воздействии низких температур является важной адаптивной реакцией гомойотермных животных (Хаскин, 1975). Выявленные метаболические реакции клеток тимуса указывают на более высокую степень приспособленности каракульской формы полевок к экстремальным воздействиям (рис. 4, б). Исследования критического уровня кислорода, ограничивающего дыхание клеток костного мозга и эндогенного дыхания, свидетельствуют о том, что наиболее четкая ответная реакция на холодовой стресс по данному показателю (скорость поглощения  $O_2$ ) наблюдается у каракульской формы полевок (снижение скорости эндогенного дыхания —  $V_9$  самками в 1,45 раза, а самцами в 1,92 раза;  $(b_1, b_2, b_3 > t_{095} \cdot S_{hi})$ .

Учитывая особенности метаболизма костного мозга в условиях стресса, снижение скорости поглощения кислорода клетками костного мозга в ответ на охлаждение животного можно расценить как реакцию адаптивную, поскольку она может быть связана с более эффективным использованием кислорода (Коваленко, 1973). В пользу этого говорят данные по исследованию критического уровня кислорода (КУК). В ответ на холодовой стресс КУК для клеток костного мозга снижается у каракульских полевок ( $b_{12}$ ,  $b_{23} > t_{095} \cdot S_{bl}$ ), что указывает на способность клеток адаптироваться к экстремальным воздействиям вообще и к кислородной недостаточности в частности (Гринберг, 1973).

В клетках селезенки выявлен различный уровень энергетического метаболизма у каракульской и таласской форм полевок и особенности реакции на низкие температуры ( $b_{3} > t_{095} \cdot S_{bi}$ ). Исследования показали, что в условиях дополнительной нагрузки на энергетические процессы интенсивность дыхания в клетках тимуса высокогорных животных не изменяется и увеличивается доля нефосфорилирующего дыхания. Следует отметить, что такая реакция энергетического аппарата клеток тимуса на холодовой стресс наиболее четко выражена у высокогорных животных одной из исследуемых форм — каракульской. У горных полевок лабильная система энергообеспечения выявилась как у самок, так и у самцов, в то время как изучение показателей энергетического метаболизма кроветворной ткани при действии низких температур у белых лабораторных мышей выявило отсутствие достоверных изменений.

Это еще раз подтверждает высказанное нами предположение о том, что быстрая реакция энергетического аппарата тканей на холодовой стресс почти целиком зависит от предшествующей адаптации организма к действию экстремальных факторов (в нашем случае — к горной гипоксии). В результате комплексного исследования окислительного метаболизма печени, лимфатической и кроветворной ткани можно полагать, что каракульская форма памирских полевок более приспособлена к условиям высокогорья и воздействиям стрессорных факторов. Принимая во внимание устойчивую разницу исходного метаболического состояния в тканях (печень, тимус, костный мозг и селезенка) таласской и каракульской форм полевок, нельзя исключить существующие между ними генетические различия.

Результаты исследований окислительных процессов в митохондриях печени животных, подвергавшихся воздействию острой гипоксии, представлены в виде уравнений регрессии:

$$\begin{split} V_{\mathfrak{s}} &= 20,8 + 4,4X_{1} + 6,8X_{1}X_{2} \ t_{\mathfrak{0},\mathfrak{s}5} \cdot S_{bi} = 3,9 \\ V_{\mathfrak{c}} &= 62,4 + 20,8X_{2} + 13,8X_{3} + 10,05X_{1}X_{2} \ t_{\mathfrak{0},\mathfrak{s}5} \cdot S_{bi} = 9,5 \\ V_{\text{III}} &= 121,7 + 31,7X_{2} + 19,9X_{3} \ t_{\mathfrak{0},\mathfrak{s}5} \cdot S_{bi} = 15,6 \\ V_{\mathfrak{\phi}} &= 229,3 - 22X_{1} + 46,9X_{2} + 25,4X_{3} - 25,2X_{1}X_{2} + 23,4X_{1}X_{2} \ t_{\mathfrak{0},\mathfrak{s}5} \cdot S_{bi} = 19,2 \end{split}$$

Следует отметить, что многие показатели энергетического обмена печени туркестанской и каракульской форм полевок имеют единую направленность при действии острой гипоксии. Отмечается увеличение эндогенного дыхания, скорости окисления сукцината, повышение при этом энергетической эффективности дыхания у самцов и самок исследованных животных. Активация окислительного метаболизма каракульских полевок достоверно превышает уровень активации туркестанских полевок.

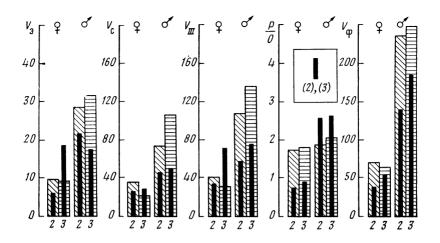


Рис. 5. Окислительный метаболизм в митохондриях миокарда полевок: 2— туркестанская, 3— каракульская формы в условиях нормы; (2)—туркестанская, (3)— каракульская формы в условиях острой гипоксии

Результаты исследований влияния острой гипоксии на энергетику обмена миокарда туркестанской и каракульской форм полевок представлены на рис. 5. Так, у самцов наблюдается снижение уровня эндогенного дыхания, свободного окисления сукцината, скорости дыхания в присутствии АДР и окислительного фосфорилирования. Однако коэффициент сопряжения окислительного дыхания и фосфорилирования и дыхательный контроль (Д $K_{\pi}$ ) увеличиваются наряду с активацией биогенеза митохондриального белка ( $W_{\pi}/W$ ).

Изменения показателей энергетического обмена миокарда у самок каракульской и туркестанской форм полевок в условиях острой гипоксии не однозначны (рис. 5), у самок туркестанских полевок наблюдается значительное повреждение всей энергетики сердечной мышцы ( $V_aV_c$ ,  $V_{\text{III}}V_{\Phi}\text{P/O}$ ) и снижение количества митохондриального белка. Особенностью состояния энергетики миокарда каракульских самок при острой гипоксии является усиление эндогенного дыхания и преимущественная активация сукцинатоксидазной системы на фоне возрастания митохондриального белка. Особая роль сукцинатоксидазной системы в энергетике сердца, по-видимому, связана с уникальными свойствами этой ферментативной системы, способной обеспечить наибольшую скорость энергопродукции, энергозависимый транспорт веществ через мембраны, высокую восстановленность пиридиннуклеотидов. Такие свойства наиболее существенны в экстремальных условиях, так как при этом значение энергетического аппарата не ограничивается увеличением образования макроэргов, используемых в биосинтезах. Вероятно, значительная часть энергии используется для создания высокой энергизованности в клетке, обращения некоторых реакций и создания пула метаболитов для использования их в биосинтезах. В исследованной группе каракульских самок сукцинатоксидазная система миокарда оказалась более резистентна в отличие от туркестанской полевки, что указывает на высокую степень приспособления этой формы полевок к экстремальным воздействиям. Проведенный анализ состояния энергетических процессов печени туркестанских полевок в условиях длительного воздействия гипоксии показал нарушение энергетического аппарата как у самцов, так и у самок. При повышении скорости эндогенного дыхания сердечной мышцы у самцов туркестанских полевок наблюдается постоянная величина показателей Р/О и дыхательного контроля, что свидетельствует о сохранении высокого уровня энергетического обмена в этой ткани. Анализ уравнений и

расчетных данных показывает, что энергетический аппарат печени самцов и самок каракульских полевок по-разному реагирует на воздействие гипоксии.  $V_3 = 11,7-4,9X_1-3,2X_1X_2;\ t_{095}\cdot S_{bi}=1,2.$  Так, у самцов наблюдается понижение всех окислительных процессов при постоянном уровне Р/О и дыхательного контроля. У самок повышается эндогенное дыхание и активируется сукцинатоксидазная система. Свободное окисление янтарата возрастает в 2 раза, и повышается эффективность фосфорилирующего дыхания. Следует отметить в условиях действия длительной гипоксии усиление окисления НАД-зависимого субстрата — глутамата (с 16,3 до 41,7 наноатома  $O_2 \cdot \text{мг}^{-1}$  белка в минуту) у самок каракульских полевок.

$$V_{r\pi} = 21.4 + 7.6X_1 + 3.5X_2 + 9.1X_1X_2$$
  $t_{0.95} \cdot S_{bi} = 2.0$   
 $V_{III} = 31 + 5.4X_1 + 11.9X_2X_1$   $t_{0.95} \cdot S_{bi} = 4.0$ .

Скорость окислительного фосфорилирования повышается при стабилизации коэффициента P/O дыхательного контроля. При длительной адаптации к гипоксии энергетический обмен миокарда каракульских полевок стабилизируется ( $V_{\text{э}}$ ,  $V_{\text{с}}$ ,  $V_{\text{III}}$ , P/O, DK,  $V_{\phi}$ ). Стабилизация окислительного метаболизма у самок или его незначительное повышение у самцов сердечной мышцы каракульских полевок говорит о наиболее отрегулированном состоянии окислительных процессов, определяемых условиями обитания этих животных.

$$V_{o} = 25.8 + 3.2X_{2} + 8.9X_{1}X_{2} \quad t_{0.95} \cdot S_{bi} = 2.5$$

$$V_{c} = 55.4 + 19X_{1} + 16.6X_{2} + 5.2X_{1}X_{2} \quad t_{0.95} \cdot S_{bi} = 3.6$$

$$V_{\Phi} = 157.5 + 66.5X_{1} + 32.8X_{2} \quad t_{0.95} \cdot S_{bi} = 8.07$$

Последнее следует выделить особо, так как функциональная полноценность миокарда определяет адаптацию организма к условиям высокогорной гипоксии. Из вышесказанного следует, что окислительный метаболизм печени и миокарда каракульских полевок обладает более совершенным комплексом приспособленных реакций при меньшем индексе печени и сердца в сравнении с туркестанскими полевками. Такая совокупность данных морфофизиологических показателей, по-видимому, и обеспечивает приспособляемость данной формы полевок к условиям высокогорья.

Выявление различий в морфологическом составе периферической крови и костного мозга у мышевидных грызунов, близких по функциональным параметрам и среде обитания, содержащихся в течение нескольких поколений в условиях вивария, представляется задачей малоперспективной. Вместе с тем реакция системы крови на экстремальные воздействия, особенно если таковые адекватны действующим в среде обитания животных, может существенно отличаться у разных видов полевок, отражая генетически закрепленные системные механизмы адаптации организма к неблагоприятным факторам среды. На основании приведенных исследований было установлено, что показатели периферической крови у каракульской и туркестанской форм существенно не отличались. Такое же заключение может быть сделано и на основании изучения морфологического состава костного мозга и содержания миелокариоцитов в бедренной кости. Однако включение меченого тимидина в клетки костного мозга несколько выше у туркестанских полевок по сравнению с каракульскими  $(3.146\pm0.8 \text{ и } 1.85\pm0.8 \text{ распада в секунду соответственно}).$ Изучаемые характеристики лимфоидной системы у каракульской и туркестанской форм полевок также существенно не отличались. Последние относятся как к количеству лимфоцитов, имеющих высокое и низкое содержание, так и к параметрам жизненного цикла лимфоидных клеток. Вместе с тем в условиях гипоксической гипоксии характер изменений в

Временные параметры митотического цикла лимфоцитов тимуса и селезенки памирской и арчевой полевок при острой гипоксии

Параметры митотического цикла, ч		Арчевая полевка (туркестанская форма)		Памирская полевка (каракуль- ская форма)	
		интактный	гипоксия	интактный	гипоксия
T	Тимус Селезенка	25±0,3 28±0,2	$\begin{array}{c c} 67 \pm 0.7 \\ 67 \pm 0.6 \end{array}$	$26\pm0.3 \\ 36\pm0.3$	$62 \pm 0.6 \\ 80 \pm 0.7$
tg	Тимус Селезенка	$19,5\pm0,3 \\ 23\pm0,4$	57 <u>+</u> 1,0 58 <u>+</u> 0,8	$20 \pm 0.5 \\ 29 \pm 0.5$	$53\pm1,1 \\ 69\pm1,2$
ts	Тимус Селезенка	$4,8\pm0,4 \\ 3,4\pm0,3$	$8,7\pm0,9 \ 6,7\pm0,8$	$4,7\pm0,3 \\ 3,8\pm0,4$	$7,4\pm0,7$ $9,6\pm0,8$
$tg_2$	Тимус Селезенка	$\begin{array}{c c} 1,6 \pm 0,03 \\ 0,7 \pm 0,03 \end{array}$	$2,3\pm0,2$ $1,3\pm0,1$	$1,3\pm0,1$ $1,2\pm0,1$	$1,6\pm0,1$ $1,4\pm0,1$

Примечание. Всюду P ≤ 0,05.

Таблица 2 Скорость отдачи кислорода кровью арчевыми (туркестанская форма) и памирскими (каракульская форма) полевками в условиях воздействия острой и хронической гипоксии

70	Острая гипоксия		Хроническая гипоксия		
Группа животных	контроль	опыт	контроль	опыт	
M. carruthersi M. juldaschi	12,3	10,0* 12,1*	12,4 13,7	15,8* 11,0*	

<sup>\*</sup> P≤0,05.

кроветворной ткани у изучаемых полевок оказался неоднозначным. Так, в условиях действия хронической гипоксии показатели красной крови каракульской формы полевок возрастали более значительно, чем у туркестанской формы, а изменение временных параметров лимфоцитов тимуса и селезенки при острой гипоксии оказалось менее существенным у каракульских полевок (табл. 1). Эти результаты соответствуют представлению о большей экологической пластичности каракульской формы полевок по сравнению с туркестанской, которая наиболее отчетливо проявляется в экстремальных условиях. Важное подтверждение этого положения было получено при исследовании кислород-транспортной функции гемоглобина у данных форм полевок. Установлено, что при содержании животных в условиях лабораторного вивария скорость отдачи кислорода кровью у каракульских полевок выше по сравнению с туркестанскими (табл. 2).

Вероятно, большая скорость отдачи может быть обусловлена некоторыми особенностями метаболизма эритроцитов каракульских полевок, как специализированного вида, в частности повышенным содержанием 2,3-ДФГ, что характерно для обитателей высокогорья. В условиях хронической гипоксии уменьшение скорости отдачи кислорода кровью у каракульской формы полевок свидетельствует об увеличении сродства гемоглобина к кислороду, что биологически целесообразно, так как способствует более полной оксигенации крови в условиях дефицита кислорода в тканях. Повышенное сродство гемоглобина к кислороду, как известно, наблюдается у многих длительно обитающих в горах животных. Вместе с увеличением количества эритроцитов и гемоглобина у каракульских полевок обеспечивается и значительное увеличение кислородной емкости крови в условиях гипоксии. Подобные изменения свидетельствуют о большей резервной мощности адаптивных механизмов кара-

кульских полевок по сравнению с туркестанскими, что предполагает высокую степень приспособления этой формы полевок к воздействию гипоксии.

Отсутствие достоверных различий по ряду показателей крови, костного мозга, тимуса и селезенки, по исходному метаболическому состоянию сердца и печени, по содержанию мукополисахаридов в селезенке данных животных, а также единая направленность в характере адаптивных реакций изученных нами систем на воздействие гипоксической гипоксии позволяют сделать вывод о существовании между каракульской и туркестанской формами полевок вероятной генетической общности в закрепленных реакциях организма, которые наиболее отчетливо проявляются в условиях, требующих мобилизации реактивных сил организма. Окислительный метаболизм печени и миокарда каракульской формы памирских полевок обладает более совершенным комплексом приспособительных реакций при достаточно невысоких показателях исходного метаболизма контрольных животных и наименьшем индексе печени и сердца в сравнении с таласскими и туркестанскими формами арчевых полевок. Такая совокупность данных морфофизиологических и метаболических показателей, по-видимому, и обеспечивает наибольшую приспособляемость каракульской формы полевок к условиям высокогорья и действию широкого спектра экстремальных факторов окружающей среды.

#### ЛИТЕРАТУРА

Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972, с. 200.

Гринберг А. Н. Регуляция дыхания митохондрий кислородом.— В кн.: Руководство по изучению биологического окисления полярографическим методом. М.: Наука, 1973, c. 129.

Коваленко Е. А. О теории динамики газов в организме. — В кн.: Руководство по изучению биологического окисления полярографическим методом. М.: Наука, 1973, с. 192. Налимов В. В., Чернова Н. А. Статистические методы планирования экстремальных экспериментов. М.: Наука, 1965, с. 340.

Хаскин В. В. Энергетика теплообразования и адаптации к колоду. М.: Наука, 1975, c. 200.

Шварц С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 1. Млекопитающие. Свердловск: Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1963, вып. 33, с. 131.

Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980, с. 278.

Институт экологии растений и животных Уральский научный центр АН СССР, Свердловск

Поступила в редакцию 20.VI.1983

#### BOLSHAKOV V. N., KOVALCHUK L. A., YASTREBOV A. I.

### ADAPTATIONAL POSSIBILITIES OF OXIDATIVE METABOLISM IN TISSUES AND BLOOD SYSTEM OF UPLAND ANIMALS

Institute of Ecology of Plants and Animals, Academy of Sciences of the USSR, Sverdlovsk

The results of comparative study of energy exchange in tissues and blood system of small animals, inhibiting various upland regions, are given. The presence of genetically determined morphological and biochemical mechanisms of adaptation in upland voles is shown by the obtained experimental data.