

В.М. Сафронов

*Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН (г. Якутск, Республика Саха)
E-mail: vmsafronov@ibpc.ysn.ru*

АДАПТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ТЕРМОРЕГУЛЯЦИИ И ПОДДЕРЖАНИЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА У МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

Аннотация. *Приспособление мелких грызунов к контрастным температурным условиям связано с развитием химической терморегуляции и лабильных морфофизиологических реакций. При обитании в суженном диапазоне температур у них преобладают адаптации, направленные на снижение теплоотдачи и стабилизацию интенсивности метаболизма. Первый тип адаптаций свойствен широко распространенным видам, второй – автохтонам Субарктики. Промежуточное положение занимают стенотопные виды.*

Ключевые слова: *адаптации; терморегуляция; теплопродукция; газообмен; биоэнергетика; метаболизм; гомеостаз; Clethrionomys rutilus; C. rufonius; Microtus gregalis; M. oeconomus; Lemmus sibiricus.*

В поддержании теплового баланса у мышевидных грызунов преобладает химическая терморегуляция. Механизмы физической терморегуляции у них развиты слабее, чем у более крупных млекопитающих. Большое значение в выживании мелких форм при низких температурах окружающей среды имеют поведенческие реакции – изменение позы, суточной и моторной активности, постройка убежищ, скучивание, биотопическое перераспределение [1, 2]. В настоящей статье освещаются видовые особенности терморегуляции, эколого-физиологические зависимости поддержания энергообмена и крайние формы адаптаций лесных, серых и тундровых полевок к условиям Восточной Сибири.

Материал и методика

Материал собирался в бассейнах рр. Лены, Алдана, Индигирки и на Новосибирских островах. Общий объем популяционных проб мелких грызунов составляет 7636 экз., из них 2478 относятся к зимним сборам. Изучение интенсивности метаболизма животных при разных температурах воздуха проводилось в лабораторных условиях с применением респирационной камеры Н.И. Калабухова [3]. Исследовались адаптированные к естественному температурному режиму зверьки, отловленные в природе за несколько дней перед проведением опытов. В ходе экспериментов они содержались при температуре 15–17°C. В опытах использовано 63 красных, 32 красно-серых и 25 полевок-экономок. Изменение газообмена при отрицательных температурах среды (19 полевок) изучалось по методу А.Д. Слонима [4]. Содержание кислорода и

углекислого газа в пробах воздуха определялось с помощью газоанализатора ГХЛ-1. Интенсивность химической терморегуляции рассчитывалась по повышению потребления кислорода от минимального уровня при 20–25°C до 0–5°C, выраженному в процентах на 1°C изменения температуры среды. Количество гликогена в печени и скелетных мышцах устанавливалось калориметрическим методом по реакции с антроном после обработки ткани калиевой щелочью [5]. Жир экстрагировался из проб диэтиловым эфиром в аппарате Сокслета.

Результаты и их обсуждение

Термонейтральная зона красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pallas), определенная по величине потребления кислорода, летом находилась в интервале температур воздуха от 15 до 25°C. При переходе от 15 до 5°C интенсивность газообмена возрастала в 2,4 раза, свидетельствуя о развитии химической терморегуляции. Наименьшее поглощение кислорода, характеризующее уровень обмена покоя, наблюдалось у зверьков при температуре 20°C.

Зимой кривая газообмена красной полевки располагалась выше, чем летом, почти во всем диапазоне положительных температур. Температурный оптимум находился в пределах 15–25°C (рис. 1). Минимальный уровень потребления кислорода зимой составлял $391,2 \pm 19,5$, летом – $346 \pm 10,4$ мл /100 г в час ($p < 0,05$). Интенсивность химической терморегуляции зимой была ниже (6,8 на 1°C среды), чем летом (10,7% на 1°C). Изменения этих показателей по временам года соответствовали закономерным сезонным перестройкам скорости обмена и химической терморегуляции у широко распространенных видов грызунов [1, 2].

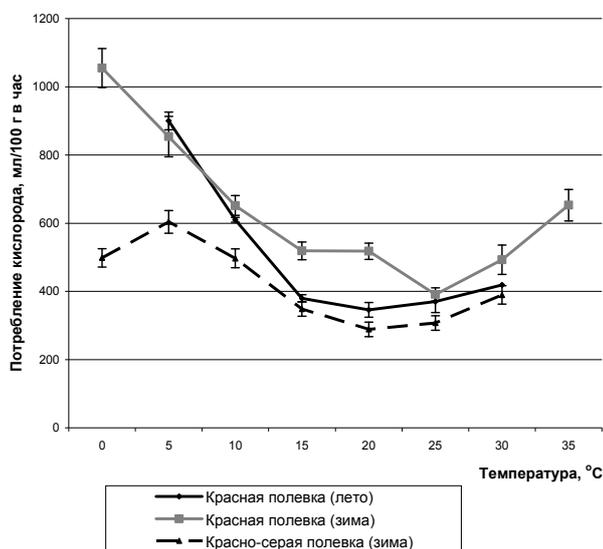


Рис. 1. Уровень обмена и химическая терморегуляция красной и красно-серой полевки

Выявлены отчетливые изменения уровня общего и основного обмена у красной полевки на протяжении зимы. В октябре и ноябре он был сходным. В декабре потребление кислорода статистически значимо уменьшалось при всех температурах среды ($p < 0,01$) за исключением 10°C . Снижение интенсивности обмена у животных, содержащихся в виварных условиях, совпадало по времени с устойчивым падением наружных температур воздуха ниже -40°C . Четко выраженная адаптивная реакция красной полевки на ужесточение температурного режима в середине зимы (декабрь–февраль) наблюдалась в природных условиях. Резко сокращалась подвижность зверьков, уменьшалась продолжительность их кормодобывающей деятельности, изменялись суточная активность и пищевой рацион, морфофизиологические показатели. Сильно возрастала под действием экстремальных погодно-климатических факторов смертность полевок [6, 7]. В марте интенсивность обмена при средних положительных температурах у подопытных зверьков увеличивалась ($p < 0,01$), что совпадало с окончанием зимней диапаузы в росте, развитии и половом созревании зимующих генераций.

У красно-серой полевки (*Clethrionomys rufonus* Sundervall) зимой уровень потребления кислорода, рассчитанный на единицу массы тела, был ниже, чем у красной (см. рис. 1). Термонейтральная зона находилась в интервале $15\text{--}25^{\circ}\text{C}$. Минимальное потребление кислорода наблюдалось при 20°C . При понижении температуры от 20 до 5°C величина поглощения кислорода возрастала в 1,2 раза (от $288,7 \pm 21,3$ до $603,9 \pm 33,4$ мл/100 г в час), а при переходе от 5 до 0°C – снижалась ($498,1 \pm 26,8$; $p < 0,02$). Интенсивность химической терморегуляции в зоне температур от 20 до 5°C составляла 7,2% на 1°C среды, а от 20 до 0°C – 3,6% на 1°C . У красной полевки в промежутке от 5 до 0°C потребление кислорода нарастало с большой скоростью (от $854,4 \pm 59$ до $1055 \pm 57,2$ мл/100 г в час; $p < 0,02$). Эти различия в газообмене указывают на меньшее развитие механизмов теплопродукции и, соответственно, на менее важную роль химической терморегуляции в поддержании термического гомеостаза у красно-серой полевки, по сравнению с красной. Снижение уровня газообмена в декабре–феврале у красно-серых полевок не обнаружено, что также указывает на ослабленную метаболическую реакцию этого вида на внешние воздействия. Отчетливо выраженные различия биоэнергетики красной и красно-серой полевок подтверждаются исследованиями на тканевом уровне [8–11].

Рассматриваемые виды лесных полевок характеризуются разной географической изменчивостью показателей обмена [7, 12]. У красной полевки Средней Лены уровень потребления кислорода при высоких температурах среды и в зоне основного обмена выше, а интенсивность химической терморегуляции ниже, чем у этого вида в Пермской области [13]. У среднеленской красно-серой полевки вся кривая газообмена располагается ниже, чем в пермской популяции (рис. 2). Очевидно, приспособление красно-серой полевки к условиям холодного климата, в отличие от красной, не связано с повышением основного обмена, свойственного видам с широким ареалом.

Повышенной лабильностью метаболической реакции на температурные условия отличается узкочерепная полевка (*Microtus gregalis* Pallas), обитающая в разнообразных природно-климатических зонах. При длительном оби-

тании в Субарктике она сохранила многие физиологические черты лесостепного вида – высокие предпочитаемые температуры, интенсивное потребление кислорода. Предпочитаемая температура субарктических узкочерепных полевков, определенная в термоградиентприборе, на Ямале зимой составляла 23,6–26°C [16]. В Центральной Якутии узкочерепные полевки предпочитали температуру около 26°C (от 24 до 27°C), полевки-экономки – более низкие температуры: в мае – 21,7°C (от 20 до 24°C), в декабре – 18,2°C (от 17 до 20°C) [14].

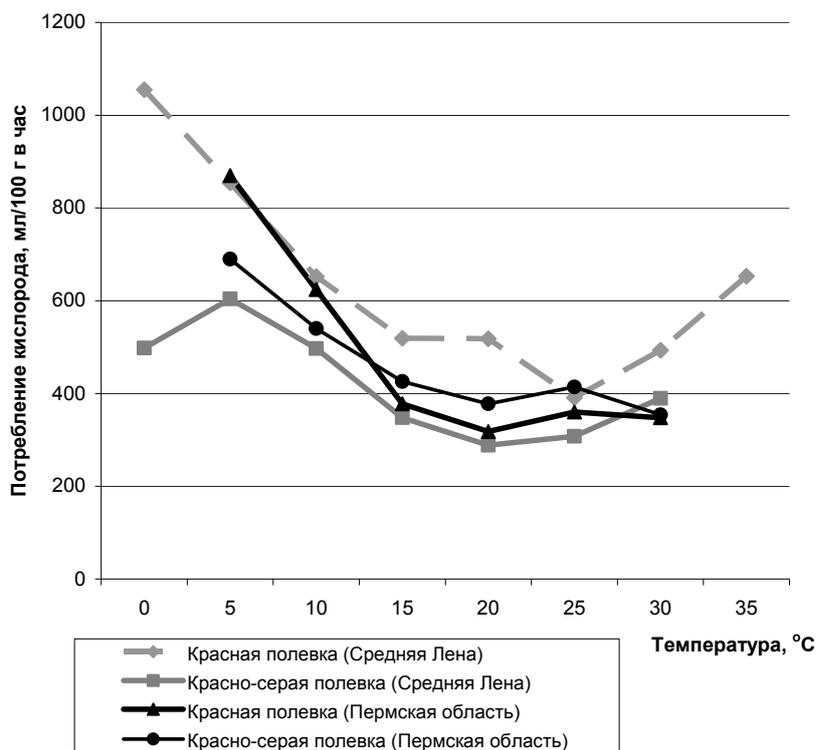


Рис. 2. Географические отличия химической терморегуляции красной и красно-серой полевков. Пермская область – по Н.В. Башениной [2]

У центральноякутской узкочерепной полевки летом потребление кислорода при 6°C превышало минимальный уровень в 1,9 раза, интенсивность химической терморегуляции составляла 4,7% на 1°C [14]. Зимой величина основного обмена у этого вида повышалась [16]. При зимнем содержании этих полевков в наружных вольерах адапционное увеличение газообмена наблюдалось при всех температурах экспозиции [17]. По исследованиям В.Г. Кривошеева и В.Н. Бурмакина [18], узкочерепная полевка отличается широкой нормой реакции морфофизиологических признаков на температурный фактор. В северных популяциях этого вида под давлением отбора на-

блюдается тенденция к увеличению количества особей с повышенным основным обменом.

У полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pallas) термонеутральная зона находилась в интервале 10–25°C (рис. 3). Интенсивность химической терморегуляции при понижении температуры воздуха от 25 до 5°C летом составляла 4,3%, зимой – 4,0% на 1°C среды. В зоне температур от 25 до 0°C этот показатель зимой достигал 5,5% на 1°C. Наблюдалась тенденция сокращения потребления кислорода в точке минимума от лета (281,4±48,4 мл/100 г в час) к зиме (240,5±26,4). Снижение среднесуточного уровня обмена зимой (3,65 мл/г в час), по сравнению с летним периодом (4,49), отмечено у этого вида в Польше. Уровень газообмена полевки-экономки в Восточной Сибири ниже, чем в польской популяции [14, 15]. Этот вид осваивает северные территории без интенсификации метаболизма. По уровню обмена и его географической изменчивости он сходен с красно-серой полевкой и заметно отличается от красной и узкочерепной полевков.

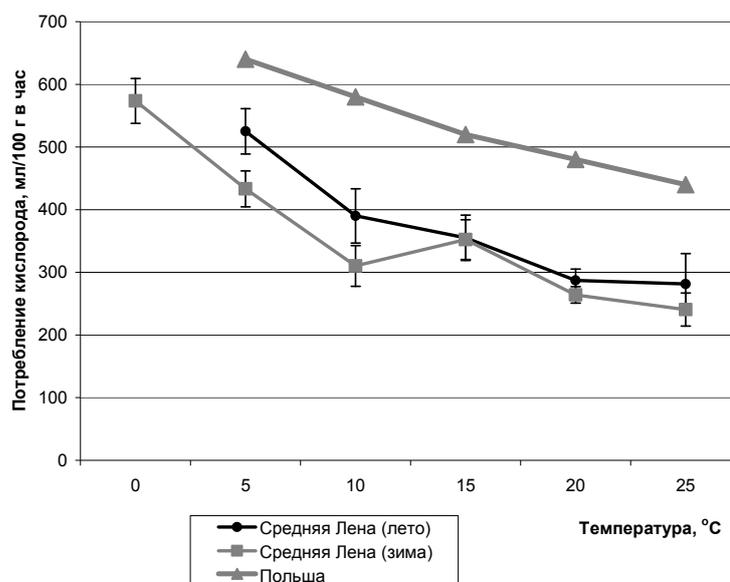


Рис. 3. Уровень обмена и химическая терморегуляция полевки-экономки. Польша – по Z. Gebczynska [15]

По результатам актографии в январе при температуре воздуха –37...–39°C узкочерепные полевки могли непрерывно находиться внутри кормового домика, находящегося в лесу, до 8–10 мин. У полевки-экономки наибольшая продолжительность кормежки при таких морозах достигала 14 мин [19]. По нашим данным, красные полевки при температуре воздуха –38°C кормились в домике до 20 мин, а красно-серые – не более 9 мин. Это указывает на их

разную устойчивость к воздействию холода: повышенную у красной, пониженную – у красно-серой и узкочерепной полевков. Предполагается, что в Субарктику красные полевки проникли раньше серых и их субарктический подвид по ряду показателей тканевого обмена приближается к леммингам [16, 20].

Адаптивные особенности сибирского (*Lemmus sibiricus* Kerr) и копытного леммингов (*Dicrostonyx torquatus* Pallas) обсуждались во многих работах. Они отличаются хорошо выраженными теплоизоляционными адаптациями, экономным энергетическим обменом, повышенной способностью к накоплению эндогенных запасов энергии, развитием тканевых адаптаций [20]. Интенсивность химической терморегуляции у сибирского лемминга при понижении температуры среды на 1°C составляет 2,5% [21], по другим данным – 1,3% [22].

Таким образом, рассмотренные экологические группы полевков характеризуются различным соотношением химической и физической терморегуляции. Интенсивность вершинного газоэнергетического обмена у красной полевки зимой при температурах воздуха $-7...-10^{\circ}\text{C}$ достигала $1427,4 \pm 177,0$ мл/100 г в час. Надбавка уровня обмена при отрицательных температурах, по сравнению со средними ($486 \pm 119,7$ мл/100 г в час), равнялась 193,7%, с 0°C – 35,3% [7]. У узкочерепной полевки при температурах среды $-12...-13^{\circ}\text{C}$ потребление кислорода повышалось до 1026 мл/100 г в час, у обского лемминга – до 702, у степной пеструшки – до 1422 мл/100 г в час [16].

Меньшая интенсивность химической терморегуляции у красно-серой полевки, в сравнении с красной, в определенной степени обусловлена пониженной теплоотдачей в связи с более крупными размерами и относительно меньшей поверхностью тела, снижающей отдачу тепла. У красно-серой полевки она равна $3,1 \text{ см}^2/\text{г}$, у красной – $3,7 \text{ см}^2/\text{г}$. По данным Н.Д. Уманцевой [21], для сибирского лемминга и полевки-экономки эти показатели составляют 2,3 и $2,8 \text{ см}^2/\text{г}$ соответственно.

У видов с менее развитой химической терморегуляцией на первый план выступает экономия тепла, что, кроме всего прочего, выражается в укорочении теплоотдающих придатков тела (см. ниже). У красно-серой полевки плотность и высота шерстного покрова в 1,5 раза больше, а теплопроводность шкурок ($0,221$ против $0,268 \text{ м/кал} \cdot \text{с} \cdot \text{град} \cdot \text{см}^2$) меньше, чем у красной полевки [7]. Теплоизоляционные свойства зимнего меха полевки-экономки лишь незначительно слабее, чем у сибирского лемминга, за счет менее развитого (на 6,7%) подшерстка из пуховых волос. По потере тепла излучением, температуре поверхности кожи, коэффициентам теплопередачи зимних шкурок и экономии тепла при низких внешних температурах полевка-экономка сходна с автохтонными обитателями Субарктики – леммингами [23].

Видам с меньшей теплоизоляцией тела и развитой химической терморегуляцией требуется вырабатывать больше тепла для поддержания гомойотермии. Повышенные энергетические затраты на теплопродукцию связаны с увеличением потребления корма. Относительная масса желудков, наполненных пищей, у красной полевки летом ($8,1 \pm 0,56\%$) больше, чем у красно-серой полевки ($6,7 \pm 0,8\%$). В зимний период этот показатель возрастал в связи с регрессией массы тела: у красной полевки – до $9,5 \pm 0,4\%$, у красно-серой – до $7,2 \pm 0,3\%$. Потребление пищи в расчете на 10 г массы тела у красной полевки

составляло 3 г, у красно-серой – 2,7 г. Это согласуется с установленными выше межвидовыми различиями их терморегуляции.

Таким образом, в приспособлении рассмотренных видов к зимним условиям четко выделяются два основных пути. Тип энергообмена, присущий красной и узкочерепной полевкам, можно назвать «метаболическим», а таковой у леммингов – «изоляционным» [24]. Промежуточное положение занимают полевка-экономка и красно-серая полевка. В условиях существования каждой из этих пар зверьков обнаруживается общая экологическая особенность, позволяющая полнее охарактеризовать их сезонные адаптации.

В Восточной Сибири красная полевка широко распространена в лесных и полуоткрытых биотопах с разнообразным микроклиматом. Подснежные температуры на большей площади ее местообитаний при морозах ниже -40°C снижаются до $-20\text{...}-28^{\circ}\text{C}$ [7, 26, 27]. На крайнем северо-востоке Сибири при таких температурах воздуха под снегом высотой 25 см температура опускалась до $-28\text{...}-30^{\circ}\text{C}$, а при снежном покрове в 45 см – до -10°C [28].

Узкочерепная полевка в Центральной Якутии заселяет остепненные участки с неустойчивым температурным режимом. Летом среднедекадная температура приземного слоя здесь на $4\text{--}5^{\circ}\text{C}$ превышает температуру воздуха на высоте 1,5 м. Разница между дневными и ночными температурами на уровне 3 см от поверхности почвы достигает 35°C . Сезонные перепады припочвенных температур в поселениях узкочерепных полевок достигают 72°C , полевки-экономки – 52°C . В местах локализации узкочерепной полевки при высоте снега 28–30 см и температуре воздуха -45° подснежные температуры снижаются до -29°C , а при снеге в 9–12 см – ниже -30°C . Зоной наиболее экстремальных температур является поверхность снега, остывающая на $8\text{--}10^{\circ}\text{C}$ ниже температуры воздуха. Разница температур на поверхности снега и почвы превышает 50°C , что ограничивает надснежную активность мелких зверьков [19, 25].

По-иному характеризуются условия обитания видов с изоляционной терморегуляцией. С первой декады июня по вторую декаду сентября средняя температура в поверхностных ходах сибирского лемминга колеблется от $0,9$ до $4,9^{\circ}\text{C}$. На поверхности почвы ее перепады (от 9 до $-0,7^{\circ}\text{C}$) не превышают 10°C [23]. При осеннем биотопическом перераспределении сибирский и копытный лемминги концентрируются в участках, где зимой образуются мощные снежные надувы (до 1,5–2 м) и имеется густой покров из осок и пушиц, сохраняющих под снегом значительную зеленую массу. Подснежная температура в разных частях ареала леммингов изменяется от -4 до -16°C , а в большинстве из них не опускается ниже $-6\text{...}-8^{\circ}\text{C}$ [26, 31]. Небольшая амплитуда колебаний окружающих температур ($17\text{--}20^{\circ}\text{C}$) позволяет леммингам круглый год поддерживать нормальную жизнедеятельность без резких изменений уровня обмена веществ. Высокие термозащитные свойства мехового покрова у них сохраняются на протяжении всего года. Четко выраженная видовая специфичность зимнего питания устраняет конкуренцию за пищу. Именно в этих условиях у леммингов выработалась способность к зимней репродукции, подстраховывающая сезонную преемственность популяций. В Якутии их подснежное размножение установлено в материковых [32] и островных тундрах [33]. Они размножаются зимой в мелкой фазе роста с мень-

шей плодовитостью и массой гонад, чем в летнее время [31], что снижает их энергозатраты на воспроизводство в этот период года.

Как отмечал С.С. Шварц [20], холодостойкость леммингов нельзя переоценивать вследствие несовершенства физической терморегуляции у мелких форм. При длительном воздействии холода (до -10°C) лемминги не способны поддерживать температуру тела на постоянном уровне [22]. Их жизнедеятельность в условиях высоких широт в значительной мере основывается на приспособлениях пассивной защиты, позволяющих избегать стрессирующего влияния внешних факторов путем экологических адаптаций [34].

Морфологический тренд на экономизацию энергообмена проявляется у леммингов в увеличении размеров тела при продвижении на север. По нашим данным, на Новосибирских островах сибирские лемминги по массе ($96,9 \pm 2,61$ г), длине тела ($135,6 \pm 1,62$ мм) и кондилобазальной длине черепа ($35,6 \pm 0,33$ мм) превосходят леммингов из материковых тундр Якутии (соответственно $54,4 \pm 7,73$ г, $121,9 \pm 5,18$ мм и $30,4 \pm 0,02$ мм, $p < 0,01$). Они, как и лемминги о. Врангеля, тоже сравнительно крупные [35], имеют меньшую удельную поверхность тела, дающую выигрыш в поддержании энергобаланса в условиях арктического климата. В свою очередь, лемминги материковых тундр крупнее, чем в верховьях р. Алазея и на средней Колыме. Увеличением размеров тела и черепа в северном направлении характеризуется полевка-экономка. У красно-серой полевки в бассейне р. Колымы череп, длина и масса тела больше, а хвост короче, чем на юге Якутии. В то же время в географически обособленных в пределах Восточной Сибири северной и южной популяциях узкочерепной полевки морфологические различия отсутствуют. Малой географической изменчивостью морфометрических признаков характеризуется красная полевка [36]. По-видимому, правила Бергмана и Аллена больше распространяются на виды с изоляционным типом терморегуляции, для которых сокращение отдачи тепла является важным условием выживания. Для зверьков с развитой химической терморегуляцией более полезным является снижение абсолютного потребления корма за счет более мелких размеров тела. На рис. 4 показано, что по мере уменьшения роли химической терморегуляции в теплообмене разных видов грызунов относительная длина их придатков тела, увеличивающих теплоотдачу, уменьшается, а при обратном построении ряда – возрастает.

Полевка-экономка (гигрофильная форма) отличается густым и удлинённым меховым покровом, невысоким уровнем основного обмена, широкой термoneйтральной зоной, пониженным порогом холодого обмена, низким температурным оптимумом. Связь с водоемами и обитание в сырых заболоченных биотопах, по-видимому, изначально выработали у этого вида способность к сохранению тепла в организме без повышения теплопродукции. В Якутии полевка-экономка заселяет даже зарастающие озера, где проводит значительную часть активной деятельности в пропитанном холодной водой топком слое растительности. В прохладной околородной среде эта полевка живет в Карелии [37]. Сезонные колебания приземной температуры в местах обитания полевки-экономки (52°C) больше, чем у леммингов, но, как отмечалось выше, значительно меньше, чем в поселениях узкочерепной полевки. В большинстве ста-

ций полевки-экономки подснежные температуры колеблются в пределах от -7 до -13°C . Особенно благоприятный микроклимат сохраняется в приозерных биотопах, где температура под снегом держится в пределах -8°C .

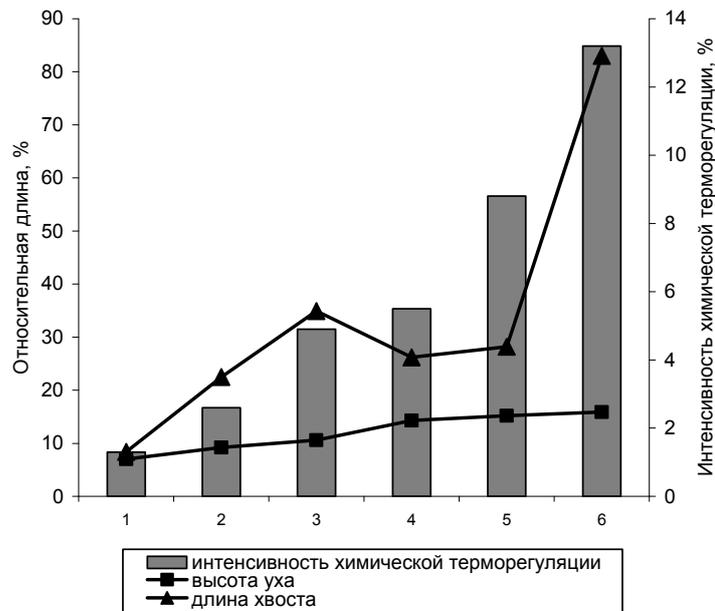


Рис. 4. Интенсивность химической терморегуляции и относительная длина выступающих частей тела у мелких млекопитающих: 1 – сибирский лемминг; 2 – северосибирская полевка; 3 – полевка-экономка; 4 – красно-серая полевка; 5 – красная полевка; 6 – домовая мышь

Повышенной биотопической избирательностью и мозаичным распространением в лиственничной тайге Восточной Сибири характеризуется красно-серая полевка. В малоснежных районах наблюдаются разрывы ее ареала. Оптимальными местами обитания являются участки леса с хорошо развитым кустарничково-зеленомошным покровом и изрезанным микрорельефом, формирующими стабильный микроклимат [7]. Таким образом, все рассмотренные виды с изоляционным или близким к нему промежуточным типом адаптаций существуют при относительно выровненном градиенте климатических факторов. Они приспособлены к специфическим условиям среды с небольшими суточными и сезонными колебаниями температур.

Приспособление леммингов к зимнему температурному режиму не является ведущим с экологических позиций [20]. В более жестких условиях зимуют грызуны континентальных районов Восточной Сибири, где температура воздуха ниже, чем в тундре (в среднем за январь на $12-16^{\circ}\text{C}$, [38]), а в сочетании с малоснежьем составляют сильнодействующий фактор отбора. Чис-

ленность красной полевки сокращается за зиму в 3–21 раз, красно-серой – в 2–6, узкочерепной – в 3–12, полевки-экономки – в 2–5 раз.

Элиминация красной полевки в декабре–феврале при устойчивом падении температуры воздуха до -40°C и ниже достигает 52–88%. Адаптации, направленные на экономизацию энергетического обмена, в подобных условиях проявляются особенно отчетливо. У красной полевки в эти месяцы наблюдается минимизация потребления корма, интенсивности метаболизма, массы тела (в октябре $15,9 \pm 0,3$ г, $n = 283$; в декабре–январе – $14,0 \pm 0,4$ г, $n = 185$), индексов головного мозга, почек, печени, содержания жира ($3,6 \pm 0,4\%$), гликогена ($0,05\text{--}0,1$ мг/г), количества воды в теле ($4,1 \pm 0,1$ г). В декабре увеличивалась масса межлопаточного бурого жира ($67,5 \pm 3,9$ мг, $4,9 \pm 0,3\%$), снижался дыхательный коэффициент (от $0,9 \pm 0,14$ до $0,6 \pm 0,05$). В зимующих генерациях уменьшались средние показатели длины тела ($p < 0,05$), кондилобазальной длины и высоты черепа ($p < 0,04$). Зимнее падение массы тела узкочерепной полевки выражено резче (на 68% относительно веса взрослых особей), чем у красной (на 44%), а тем более у красно-серой полевки (33%) и полевки-экономки (42%). При усилении морозов повышалась роль экологической терморегуляции, проявляющейся в резком уменьшении подвижности и участков обитания зверьков, изменении продолжительности и ритма их суточной активности [6, 7, 12, 29].

У красно-серой полевки амплитуда сезонных колебаний численности меньше в связи с более экономным типом поддержания энергетического гомеостаза. Узкая биотопическая приуроченность и относительно небольшая смертность приводят к переуплотнению поселений этого вида в оптимальных биотопах осенью, в течение зимы и ранней весной (до $16,9\text{--}25,6$ экз./100 лов.-сут.) при сохранении мозаичного распределения на остальной территории. Относительно небольшими сезонными колебаниями численности характеризуется полевка-экономка.

Изложенное показывает, что виды с развитой химической терморегуляцией характеризуются относительной автономностью от микроклиматических условий. Их приспособление к сезонным изменениям условий существования связано с глубокой физиологической перестройкой. Сезонные сдвиги уровня основного обмена и интенсивности химической терморегуляции, зимняя регрессия массы тела, изменение размеров внутренних органов и другие морфофизиологические реакции на неблагоприятные внешние воздействия у них выражены наиболее отчетливо. Развитие подобных адаптаций связано с обитанием в контрастных суточных и сезонных температурных условиях, приспособление к которым требует сильно реагирующей метаболической системы поддержания гомеостаза.

Возможности освоения разнообразной среды и энергетические потребности полевок с развитой химической терморегуляцией выше, чем у видов с изоляционным типом теплообмена. По многолетним наблюдениям, при умеренных зимних температурах в октябре–ноябре (в среднем до $-28,6^{\circ}\text{C}$) и в марте ($-14,0^{\circ}\text{C}$) метаболические механизмы теплопродукции обеспечивают сравнительно нормальную жизнедеятельность и стабильную численность грызунов. Однако при усилении морозов до крайних пределов в декабре–феврале (до -40°C и более) напряженность энергообмена у полевок этой

группы, характеризующихся повышенными расходами на терморегуляцию, сильно возрастает. В результате этого их зимняя смертность намного больше, чем у грызунов второй группы, поддерживающих энергетический гомеостаз за счет более экономных механизмов [7, 29, 30].

В популяциях красной полевки Восточной Сибири под влиянием ежегодной высокой зимней смертности, компенсируемой повышенным репродуктивным потенциалом, сформировался «скачкообразный» тип динамики численности с быстрой сменой пиков и спадов. По нашим данным, максимальный показатель относительной численности этого вида на средней Лене достигает 52 экз./100 лов.-сут. По результатам облова изолированных площадок на 1 га основных биотопов осенью обитают до 114–139 экз. красных полевок. К весне их численность падает до 0,7–1,3 экз./100 лов.-сут. Повышенная плодовитость (в среднем $7,14 \pm 0,12$, в фазах подъема $9,5 \pm 0,11$; $n = 401$) и массовое участие в размножении прибылых первой и второй генераций (51%) обеспечивают большой годовой прирост (89,3–94,7%). Увеличенной плодовитостью ($9,17 \pm 0,06$) и резкими колебаниями численности характеризуется узкочерепная полевка Центральной Якутии [39]. Обитание этих видов в изменчивых условиях, характерные для них высокие сезонные пики численности и массовая зимняя элиминация должны способствовать отбору особей с более совершенными механизмами поддержания гомойотермии по линии присущего им метаболического типа терморегуляции. Это позволяет поддержать заключение Н.В. Башениной о том, что развитие химической терморегуляции у мелких форм млекопитающих с повышенной теплоотдачей тела «представляет особый путь эволюции и не может рассматриваться как примитивный признак» [2. С. 117].

Таким образом, индивидуальные адаптации мелких млекопитающих, отличающихся повышенной смертностью и быстрой сменой поколений, действуют параллельно с популяционными приспособлениями, что отчетливо выступает в условиях холодного климата. В осенне-зимний период в организмах резервируются энергетические запасы, снижаются интенсивность метаболизма и потребность в пище, на уровне популяции создается большой резерв осенних генераций (рис. 5), не участвующих в размножении в год своего рождения, характеризующихся замедленными процессами роста и развития, пониженными экологическими требованиями и способностью длительно существовать на поддерживающем уровне энергообмена. Вся совокупность адаптивных реакций мелких форм на организменном и популяционном уровнях подчинена единой цели – переживанию неблагоприятных периодов года с минимальными энергозатратами. В отличие от них у крупных животных-фитофагов параллелизм индивидуальных и популяционных приспособлений в противодействии неблагоприятным внешним факторам ограничивается трофическим уровнем и проявляется главным образом в оптимизации питания и освоения кормовых ресурсов ареала [40].

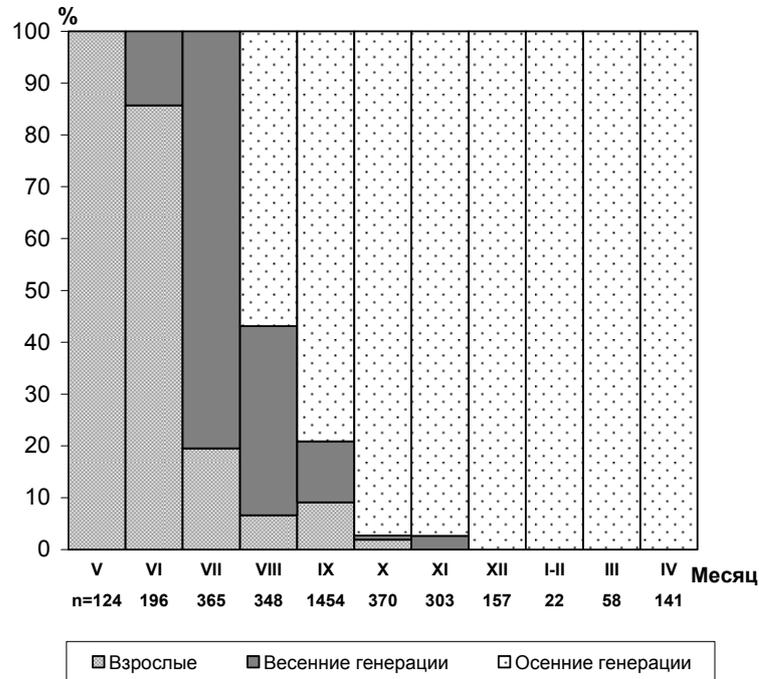


Рис. 5. Динамика возрастной структуры популяции красной полевки Средней Лены в течение годового цикла

Общеизвестной принцип экономизации энергетических расходов при приспособлении к условиям Севера реализуется у различных видов мышевидных грызунов разными путями в соответствии с их эволюционной стратегией и экологическими условиями существования. Сибирский и копытный лемминги, живущие в слабо прогреваемой, прохладной среде летом и умеренно холодном микроклимате зимой, характеризуются пониженной интенсивностью химической терморегуляции, высокими теплоизоляционными свойствами мехового покрова, укороченными придатками тела, относительно низкой предпочитаемой температурой. По интенсивности химической терморегуляции развитию механизмов снижения теплоотдачи и эффективности терморегуляторного поведения к леммингам приближаются гигрофильная полевка-экономка и горно-таежный вид – красно-серая полевка. При различном происхождении их общей экологической особенностью является обитание в суженном годовом диапазоне внешних температур, позволяющее круглый год поддерживать нормальную жизнедеятельность без резких изменений уровня обмена веществ и тем самым создающее условия для возникновения специализированных форм.

Красная и узкочерепная полевки характеризуются приспособленностью к широкому спектру внешних температур, интенсивной химической терморегу-

гуляцией, лабильными морфофизиологическими реакциями и сравнительно низкой теплоизоляцией меха. В их приспособлении к условиям холодного климата большое место занимает развитие метаболического типа терморегуляции, поддерживаемого морфологическими и эколого-этологическими механизмами снижения энергетических расходов. Адаптации на уровне особи в рассмотренных группах грызунов тесно сочетаются и действуют совместно с популяционными приспособлениями, характеризуются общей направленностью на выживание видов в экстремальных условиях среды с наименьшими энергетическими затратами.

Литература

1. *Калабухов Н.И.* Периодические (сезонные и годовые) изменения в организме грызунов, их причина и последствия. Л.: Наука, 1969. 248 с.
2. *Башенина Н.В.* Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.
3. *Калабухов Н.И.* Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных. М., 1951. 176 с.
4. *Слоним А.Д.* Полевой камерный метод изучения газообмена и его применение для исследования основного обмена и химической терморегуляции // Опыт изучения регуляции физиологических функций в естественных условиях существования организма. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 234–238.
5. *Carrol N., Longley R., Rose J.H.* The determination of glycogen in liver and muscle by use of antrone reagent // *J. Biol. Chem.* 1956. Vol. 220, № 3. P. 583–593.
6. *Сафронов В.М.* Изменение некоторых интерьерных показателей в популяции красной полевки в зимний период // Эколого-биологические исследования организмов высоких широт. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1976. С. 35–38.
7. *Сафронов В.М.* Зимняя экология лесных полевок в Центральной Якутии. Новосибирск: Наука, 1983. 157 с.
8. *Мазина Н.К.* Адаптивные особенности энергетического аппарата печени лесных полевок // Энергетический и пластический обмен лесных полевок. Свердловск, 1984. С. 47–62.
9. *Бабушкина Н.Ф., Садыков О.Ф., Баженов А.В.* Особенности анаэробного метаболизма у двух видов лесных полевок. I. Метаболизм мышцы. Возможная связь с характером освоения территории и устойчивостью полевок к охлаждению // Энергетический и пластический обмен лесных полевок. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. С. 3–25.
10. *Степанова З.Л.* Азотистый обмен печени лесных полевок // Энергетический и пластический обмен лесных полевок. Свердловск, 1984. С. 62–79.
11. *Ковальчук Л.А., Ястребов А.П.* Экологическая физиология мелких млекопитающих Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 203 с.
12. *Сафронов В.М.* К экологическим и эколого-физиологическим особенностям зимующих поколений красно-серой полевки в бассейне Средней Лены // Эколого-физиологические основы адаптации животных и человека к условиям Севера. Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1977. С. 86–86.
13. *Башенина Н.В.* Адаптивные особенности теплообмена мышевидных грызунов. М.: МГУ, 1977а. 294 с.
14. *Седалищев В.Т.* Некоторые эколого-физиологические особенности полевок средней Лены: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Фрунзе, 1972. 24 с.
15. *Gebczyunska Z.* Bioenergetics of a root vole population // *Acta theriol.* 1970. Vol. 15, № 3. P. 33–66.

16. Ливчак Г.Б. Материалы к эколого-физиологической характеристике млекопитающих Заполярья // Проблемы флоры и фауны Урала. Свердловск: УФ АН СССР, 1960. С. 179–181.
17. Слоним А.Д. Об интеграции теплообразования при адаптации организма к холоду // Физиологические исследования адаптаций к природным факторам высоких широт. Владивосток, 1974. С. 7–20.
18. Кривошеев В.Г., Бурмакин В.Н. Изменчивость адаптивных морфофизиологических признаков полевок с широким и узким ареалами // Биологические проблемы Севера. Магадан, 1971. Вып. 42. С. 5–36.
19. Пшенищikov А.Е., Корякин И.И., Прокопьев Н.П. Температурные условия местообитаний мелких млекопитающих долины Средней Лены // Адаптация животных к холоду. Новосибирск: Наука, 1990. С. 44–61.
20. Шварц С.С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Млекопитающие. Свердловск: УФ АН СССР, 1963. 130 с.
21. Уманцева Н.Д. Материалы по химической терморегуляции лемминга, красной полевки и полевки-экономки // Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск: Наука, 1975. С. 157–162.
22. Кривошеев В.Г., Бурмакин В.Н. Об основных направлениях морфофизиологических адаптаций субарктических полевок // Вопросы популяционной экологии животных. Свердловск: УФ АН СССР, 1969. Вып. 71. С. 138–148.
23. Кривошеев В.Г., Варич А.А., Уманцева Н.Д., Кривошеева В.П. Механизмы физической терморегуляции сибирского лемминга и субарктических популяций красной полевки и полевки-экономки // Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск: Наука, 1975. С. 119–144.
24. Слоним А.Д. Частная экологическая физиология млекопитающих. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 298 с.
25. Павлов А.В. Энергообмен в ландшафтной сфере земли. Новосибирск: Наука, 1984. 256 с.
26. Шимановский С.В. Наблюдения над температурным режимом снежного покрова в Якутске, Игарке и Подмоскowie // Вопросы изучения снега и использования его в народном хозяйстве. М.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 55–72.
27. Гаврилова М.К. Климат Центральной Якутии. Якутск: Якут. кн. изд-во, 1973. 118 с.
28. Андреев А.В. Адаптация птиц к зимним условиям Субарктики. М.: Наука, 1980. 175 с.
29. Сафронов В.М. Динамика зимней смертности лесных полевок в центральноякутской тайге // Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 104–109.
30. Сафронов В.М. Адаптивные особенности мышевидных грызунов Якутии // Популяционная экология животных: Материалы Международной конференции. Томск, 2006. С. 343–344.
31. Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В. Популяционные циклы леммингов в Арктике (экологические и эндокринные аспекты). М.: Наука, 1982. 163 с.
32. Мордосов И.И., Лебедева А.Д., Павлов и др. К экологии сибирского лемминга Яно-Индигирской тундры // Зоогеографические и экологические исследования животных. Якутск, 1992. С. 85–95.
33. Сафронов В.М. Наземные млекопитающие Новосибирского архипелага // Состояние природных комплексов острова Котельного (Новосибирский архипелаг). Якутск: ЯНЦ СО РАН, 1994. С. 47–57.
34. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
35. Чернявский Ф.Б. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М.: Наука, 1984. 388 с.
36. Млекопитающие Якутии / Тавровский В.А., Егоров О.В., Кривошеев В.Г. и др. М.: Наука, 1971. 660 с.
37. Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Л.: Наука, 1985. 318 с.

38. *Климат* Якутской АССР. Л.: Гидрометеорологическое изд-во, 1968. 30 с.
39. *Прокопьев Н.П., Винокуров В.Н.* Узкочерепная полевка в Центральной Якутии. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1986. 143 с.
40. *Сафронов В.М.* Экология и использование дикого северного оленя. Якутск: Изд-во СО РАН, 2005. 178 с.

Поступила в редакцию 05.09.2009

Valery M. Safronov

*Institute Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, Yakutsk, Sakha Republic, Russia
E-mail: vmsafronov@ibpc.ysn.ru*

**ADAPTIVE FEATURES OF THERMOREGULATION AND MAINTENANCE
OF ENERGY BALANCE IN MOUSE-LIKE RODENTS**

Summary. *Adaptation of small rodents to the contrast temperature conditions is related to the development of chemical thermoregulation and labile morphometric responses. Existing in the narrowed annual range of temperatures they develop adaptations of heat emission regulation and stabilization of metabolism at the low level. Species with a broad area are referred to the first group, while autochtons of the Subarctic to the second group. Stenotopic species take an intermediate place.*

Key words: *adaptation; thermoregulation; thermoproduction; gas exchange; bioenergetics; metabolism; homeostasis.*

Received September 5, 2009