

Стратегия адаптации северного оленя в высоких широтах (биоэнергетический подход)

А. Я. СОКОЛОВ, А. В. КУШНИР, Л. И. ГРЕЧКИНА

Международный научно-исследовательский центр "Арктика", ДВО РАН
685000 Магадан, ул. К. Маркса, 24

Институт цитологии и генетики СО РАН
Новосибирск, просп. акад. М. А. Лаврентьева, 10

АННОТАЦИЯ

На основе собственных и литературных данных установлено, что в зимнее время у *Rangifer tarandus* L. (северный олень) и *Rangifer tarandus granti* (карибу) суточный бюджет энергии на 7–11 % ниже, а в летнее – на 13–25 % выше, чем у *Elaphus sibiricus* (марал). Приводятся данные по статьям расхода энергии у самцов северного оленя в контрастные сезоны года. С биоэнергетических позиций определена стратегическая линия адаптации, а также выдвинута гипотеза о времени и путях формирования основных адаптивных особенностей северного оленя в высоких широтах.

Процесс прогрессивной эволюции млекопитающих сопровождался глубокими изменениями их морфофизиологической организации, что неизбежно вело к увеличению энергетической стоимости гомеостаза. Вследствие этого цена гомойотермии достаточно велика и интенсивность энергетического обмена является одним из основных показателей уровня организации организма животных. Адаптивные реакции, обеспечивающие гомеостаз, направлены в первую очередь на сохранение оптимальных форм взаимодействия организма со средой. Основной стратегией эволюционного преобразования адаптивной реакции явилось повышение гомеостатической устойчивости и снижение энергетических затрат на адаптацию. Любое преобразование популяции, само видообразование теснейшим образом связаны с энергетической оценкой становления приспособлений, при этом адаптивная реакция близких видов, процесс их экологической специализации обычно происходят на основе выработки энергетически более выгодных адаптаций. В природных условиях обитания энергетический баланс почти всегда напряжен и даже незначи-

тельная экономия энергии может оказаться решающим фактором в борьбе за жизнь и утверждение вида в новой среде обитания. Отсюда следует, что основным положением биоэнергетики является принцип экономии энергии и повышения эффективности физиологической работы, а исследования биоэнергетики должны занимать центральное положение при разработке такой фундаментальной проблемы, как адаптация [1–6].

А. Д. Слоним [7–10], обобщая накопленный к тому времени материал, приходит к выводу, что основной стратегией физиологических адаптаций к условиям высоких широт являются максимизация функций и увеличение энергозатрат. При этом под максимизацией подразумевается увеличение энергетической стоимости отдельных физиологических процессов, сопровождающихся дополнительным выходом тепла на единицу элементарной физиологической работы. В то же время автор полагает, что максимизация функций не всегда может приводить к увеличению энергозатрат на уровне целого организма, так как при

этом проявляется принцип компенсации и взаимозаменяемости функций.

Представления А. Д. Слонима о максимизации функций основываются главным образом на результатах изучения физиологических адаптаций животных к холоду – главному экологическому фактору высоких широт. В работах многих исследователей [2, 11] показано, что после адаптации животных к холоду (содержание при температурах ниже критической) у них происходит снижение коэффициента полезного действия (КПД) мышечных сокращений и повышение выхода тепла на единицу сократительной деятельности. Нетрудно видеть, что в этом случае физиологические адаптации к экологическим условиям Севера практически отождествляются с акклиматизацией к холоду. Причем снижение КПД мышечных сокращений после содержания животных при заведомо несвойственных для них низких температурах довольно трудно назвать адаптацией в широком биологическом понимании этого явления, так как это противоречит основному принципу биоэнергетики.

Значительные колебания температуры среды в течение года, необычайная сухость зимнего холодного воздуха, состояние снежного покрова, зимние пурги, труднодоступность кормовых ресурсов и другие факторы в комплексе создают значительную экстремальность экологическим условиям Севера. Все это ставит перед исследователями задачи широкого эколого-физиологического плана, с максимальным приближением изучения физиологических функций у животных в естественных для них условиях обитания. В этом плане довольно удобной моделью является северный олень, у которого в процессе эволюции выработались и генетически закрепились морфофизиологические и поведенческие адаптации, способствующие успешному обитанию этого вида на Севере. Цель данной работы – выявление биоэнергетической стратегии адаптации северного оленя в высоких широтах.

Рассмотрим этот вопрос на основе анализа статей суточного расхода энергии в контрастные сезоны года, а также сравнения суточного бюджета энергии у северного оленя, обитающего в высоких широтах, с представителями этого семейства, обитающими в бореальных областях.

Суточный бюджет энергии рассчитывали по уравнению:

$$DEB = BM + SDA + ET + EL + EG_r + PE,$$

где BM – основной обмен,

SDA – специфически динамическое действие корма,

ET – затраты энергии на терморегуляцию,

EL – затраты энергии на передвижения,

EG_r – затраты энергии на пастьбу,

PE – продуктивная энергия ($P + R$).

Подробная методика оценки различных статей расхода энергии приведена нами ранее [12–14]. Основной обмен для северного оленя составляет $376 \text{ кДж} \cdot \text{кг}^{-0,75} \text{ сут}^{-1}$, что на 29 % превышает этот показатель, рассчитанный для плацентарных млекопитающих по формуле Клейбера [15]. Величина основного обмена является одним из показателей уровня морфофизиологической организации животных, поэтому она не меняется по сезонам года при сохранении внутренней температуры на постоянном уровне [16].

В зимний период затраты энергии на терморегуляцию связаны с воздействием низких температур воздуха. При температуре среды ниже критической теплоотдача начинает превосходить теплопродукцию, поэтому в целях поддержания температурного гомеостаза происходит возрастание теплообразования. По современным представлениям главной тенденцией физиологической адаптации к холоду является снижение энергетической стоимости температурного гомеостаза. Поэтому эффективность терморегуляторных механизмов оценивается по способности животных поддерживать температурный гомеостаз в условиях холода без использования дополнительных источников энергии. Как видно из табл. 1, у вапити, маралов и северных оленей, обитающих в мягких условиях Скандинавии, нижняя критическая температура колеблется в пределах $-20 \dots -30 \text{ }^\circ\text{C}$. В то время как у карибу и лосей, обитающих на Аляске, и у северных оленей Северо-Востока Сибири она значительно ниже и составляет $-50 \dots -60 \text{ }^\circ\text{C}$. Это обстоятельство позволяет не учитывать затраты энергии на терморегуляцию в зимнее время при расчете суточного бюджета энергии.

Т а б л и ц а 1
Нижняя критическая температура у ряда видов копытных

Вид	Масса тела, кг	Нижняя критическая температура, °С	Автор
Вапити	170	-20,0	[33]
Снежный баран	70–80	-30,0	[42]
Лось	370	-50,0	[43]
Карибу	32	-55,0	[44]
Северный олень (Норвегия)	66	-30,0	[45]
Северный олень (о-в Шпицберген)	49	-50,0	[45]
Марал	250	-30,0	[34]
Северный олень	72	-53,0	[16]
(Северо-Восток Сибири)	130	-61,0	[16]

По нашим данным (табл. 2), в середине зимы суточный бюджет энергии у самцов северного оленя Северо-Востока Сибири составляет 588,4 кДж · кг^{-0,75}. Затраты энергии на передвижения составляют 4,6 %, на тебеневку – 3,4 и поедание корма из лунок – 15,7 % от суточного бюджета энергии. Значительная часть метаболизированной энергии расходуется на основной обмен и специфически динамическое действие корма (СДД).

В середине лета суточная метаболизированная энергия (ДЕВ) значительно возрастает и составляет для самцов 1075,9 кДж · кг^{-0,75}, что обусловлено высокой двигательной активностью, потреблением большого количества корма и интенсивными продуктивными процессами.

В табл. 3 приведены данные по суточному бюджету энергии для ряда представителей семейства оленьих, обитающих в высоких широтах и в средней полосе Европы и Алтая. Из нее следует, что в зимнее время у карибу и северного оленя ДЕВ на 7–17 % ниже, чем аналогичный показатель для косуль и маралов. Летом отмечается обратная тенденция. Возрастание

суточного бюджета энергии в летнее время по сравнению с зимним у косуль и маралов составляет 1,33–1,50 раза, у северных оленей и карибу – 1,83–1,88 раза.

На рисунке приведены данные по сезонным изменениям суточного бюджета энергии для самок и самцов маралов, обитающих на Алтае, карибу и северных оленей, обитающих на Аляске и Северо-Востоке Сибири. Видно, что у копытных на Севере суточный бюджет энергии в течение длительного периода зимы поддерживается на более низком уровне, чем у маралов. Второй отличительной чертой является то, что в силу более короткого периода летней вегетации растений время на продуктивные процессы значительно укорочено. За ограниченный временной интервал у северных оленей происходит резкая интенсификация обменных процессов, обеспечивающих смену волосяного покрова, рост рогов, возрастание массы тела, лактацию у самок. В середине лета суточный бюджет энергии у северных оленей на 13–25 % выше, чем у маралов.

Т а б л и ц а 2
Статья расхода энергии у самцов северного оленя в летнее и зимнее время (масса тела 110–120 кг)

Статья расхода	Зима		Лето	
	кДж · кг ^{-0,75} сут ⁻¹	% ДЕВ	кДж · кг ^{-0,75} сут ⁻¹	% ДЕВ
Основной обмен	376,0	63,9	376,0	34,9
СДД	73,0	12,4	279,7	26,0
Передвижение	27,2	4,6	47,0	4,4
Пастьба	–	–	124,0	11,5
Тебеневка	20,1	3,4	–	–
Поедание корма из лунок	02,1	15,7	–	–
Продуктивный обмен (P+R)	–	–	249,0	23,1

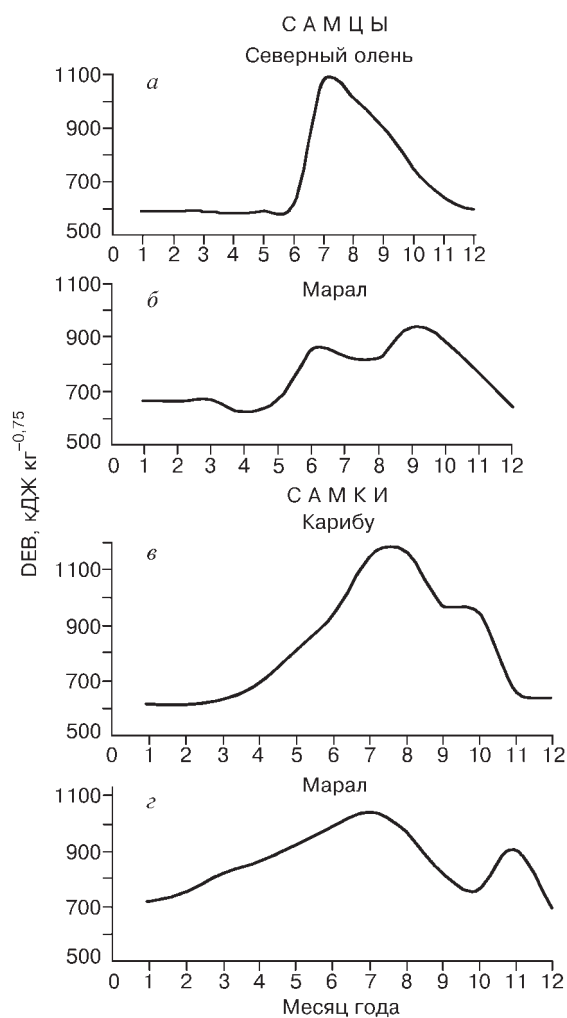
Суточный бюджет энергии в летнее и зимнее время у ряда представителей семейства оленьих, $\text{кДж} \cdot \text{кг}^{-0,75}$

Вид	Зима	Лето	Увеличение	Автор
<i>Capreolus capreolus</i> : самцы	627,8	774,2	1,33	[38]
<i>Elaphus sibiricus</i> : самцы	632,0	842,0	1,33	[34]
	685,5	1027,6	1,50	
<i>Rangifer tarandus granti</i> : самки	617,0	1163,0	1,88	[25]
<i>Rangifer tarandus L. valentinae</i> : самцы	588,4	1075,9	1,83	Наши данные

Исследования выявили значительные сезонные изменения суточного бюджета и статей расхода энергии у северного оленя. Любой биологический ритм является формой адаптации животных организмов к ритмам окружающей среды. В значительной степени это относится к ритмам энергетического обмена, который определяет интенсивность протекания в организме важнейших физиологических процессов и тесно связан с формами адаптивного поведения. В каждый из сезонов года расход энергии строго определен, и выход за рамки этого предела, особенно в зимнее время, представляет серьезную угрозу для жизни животных.

Зимой стратегия адаптации направлена в первую очередь на поддержание энергетического баланса. В этот период года бюджет энергии складывается из основного обмена, специфически динамического действия (СДД) корма, затрат на терморегуляцию и двигательную активность. Нами было выявлено, что северный олень обладает эффективными физиологическими механизмами регуляции теплоотдачи (внешнее дыхание, сосудистые и пиломоторные реакции), которые в сочетании с хорошими теплоизоляционными свойствами волосяного покрова позволяют ему в покое, а также при физической активности поддерживать температурный гомеостаз без использования терморегуляторной теплопродукции [17]. Затраты на основной обмен и СДД в сумме составляют энергообмен покоя, причем первая статья расхода энергии не может регулироваться при изменении экологической обстановки, так как отражает уровень морфофизиологической организации. Нет также серьезных оснований полагать, что это может произойти на уровне расходов на СДД. "Накладные" расходы, связан-

ные с энергетическим обеспечением работы систем дыхания и кровообращения, невелики, на что указывают высокие показатели коэффициента использования кислорода и кислородного пульса. Поэтому суточный бюджет энергии в



Сезонные изменения суточного бюджета энергии у северного оленя, карибу и марала.

а - [16], б, г - [34], в - [25].

зимний период зависит в значительной степени от энергозатрат на поиск и добывание корма. Так как энергетическая стоимость этих действий велика, то северные олени резко сокращают затраты времени на активность [16].

Ограничение доступа к кормовым ресурсам в зимний период ведет к возникновению стойкой иерархии [17–20]. В этот период года в популяциях северных оленей возникает сложная система упорядочения, когда целые половозрастные группы животных занимают разные ступени в социальной иерархии. Нами установлено, что нахождение особей, далеких по социальному рангу, в одной группе приводит к напряжению функциональных систем организма и возрастанию энергообмена, что является одной из причин снижения адаптивных возможностей у низкоранговых животных. У таких животных происходит нарушение скоррелированности многих функциональных систем, что не позволяет им адекватно реагировать на изменение экологической обстановки [16]. У этих животных для покрытия повышенных расходов энергии в большей степени используются запасы эндогенного жира и белка. Так, хорошо известно, что весной во время гололедных образований в стаде северных оленей в первую очередь гибнут низкоранговые особи [21, 22].

Таким образом, энерготраты в зимнее время имеют четкий верхний предел, превышение которого ведет к дисбалансу между расходом энергии и энергией, заключенной в добываемом корме. Несомненно, что снижение времени на передвижения, оптимальный выбор кормодобывательной деятельности являются ведущими факторами экономии энергии в этот период.

В летнее время у северного оленя происходит значительное возрастание суточной обменной энергии. Это отличительная черта северного оленя по сравнению с более южными представителями данного семейства. Так, у северного оленя и карibu в этот период, по сравнению с зимним, суточный бюджет энергии возрастает в 1,7–1,8 раза, в то время как у косуль и маралов – в 1,3–1,5 раза. У самок чернохвостых оленей во время лактации энергообмен возрастает на 35–40 %, в то время как у самок северного оленя – на 50–60 % [23–25]. Основная прибавка в суточной обменной энергии связана главным образом с продуктивным обменом. В этот период суточная обменная энергия имеет

четко очерченную нижнюю границу. Низкий уровень обмена свидетельствует о снижении интенсивности синтетической работы, т. е. о меньших прибавках в живой массе и меньших потенциальных возможностях, например, самцов во время гона. У самок пониженный обмен свидетельствует о низком уровне лактационной деятельности, а значит, и о замедленном росте молодняка и его пониженных адаптивных возможностях.

Воздействие высоких температур воздуха в летнее время сопровождается у северного оленя снижением уровня энергообмена, так как механизмы выделения тепла развиты слабо. При установлении жаркой погоды у оленей растягивается процесс линьки, снижается потребление корма, уменьшаются суточные привесы. Особенно резко высокие температуры влияют на терморегуляцию и продуктивные процессы молодняка [16].

Таким образом, в годовом цикле жизнедеятельности северного оленя, как и других копытных, отчетливо прослеживаются два контрастных сезона. Первый – длительный период холодной зимы, когда животные в прямом смысле слова ведут "борьбу" за жизнь, и который заканчивается нередко гибелью многих особей. Второй – период короткого лета, когда у северного оленя происходит резкая интенсификация обменных процессов, обусловленная возрастом двигательной активности, увеличением потребления корма, созданием продукции и размножением.

Очевидно, что эти контрастные периоды сыграли неоднозначную роль в процессе формирования и адаптации северного оленя в условиях Субарктики. Исследователи неоднократно подчеркивали, что в основе процесса адаптации положен принцип сохранения энергетического баланса и что преобразование популяции, само видообразование теснейшим образом связаны с энергетической оценкой становления приспособлений. Дальнейшая адаптивная реакция близких видов идет на основе выработки энергетически более выгодных приспособлений [1, 4, 26, 27].

Обнаруженное нами состояние энергетического баланса у северного оленя в различные сезоны года является конечным результатом эволюции этого вида в высоких широтах. Попытаемся реконструировать адаптивные преоб-

разования, направленные на стабилизацию энергозатрат у северного оленя, в процессе его эволюции в экстремальных условиях на основе изучения бюджета и статей расхода энергии.

Происхождение северных оленей связывают с Северной Америкой. Их предковые формы проникли через Берингию в Азию и на протяжении четвертичного периода расселились до Западной Европы и до гор Алтая и Саян на юге Сибири. Изменение климатических условий в высоких широтах в сторону похолодания, происходившее в начале плейстоцена, сопровождалось повышением темпов эволюции субарктов, в том числе и северного оленя. Причем северный олень является самым молодым видом и наряду с другими представителями этого семейства из умеренных и арктических зон – наиболее измененным и удаленным от древних предков [28, 29].

Что явилось причиной повышения темпов эволюции субарктов и быстрой адаптивной радиации копытных в плейстоцене? На этот счет можно выдвинуть следующее предположение.

Многочисленные эксперименты по содержанию животных при низких температурах среды показывают, что у животных резко возрастают метаболические ответы на холод. Причем сам холод в этом случае выступает в качестве стрессового фактора, на что указывает резкое возрастание в крови уровня кортикостероидов. Длительное использование терморегуляторной теплопродукции в качестве защиты от холода приводит в итоге к развитию патологии, даже при наличии корма. Можно полагать, что значительным стрессовым фактором для предковых форм субарктов, в частности северного оленя, явилось быстрое похолодание климата.

Хорошо известно, что в природных условиях обитания функции организма у животных жестко генетически детерминированы. Стабилизирующая форма отбора снижает морфофизиологическое разнообразие и гетерогенность популяций, что понижает темпы эволюции. Наиболее вероятным объяснением повышения темпов эволюции субарктов в конце плиоцена и начале плейстоцена может являться теория дестабилизирующего отбора [30, 31].

Д. К. Беляев считает, что отбор, ведущий к резкой дестабилизации корреляционных систем развития и к резкому повышению изменчивости, наблюдающейся при одомашнивании,

является дестабилизирующим. Отбор становится дестабилизирующим тогда, когда под его давление попадают непосредственно или опосредованно системы нейроэндокринной регуляции онтогенеза. А это случается, когда в среде появляются новые стрессовые факторы. По мнению автора, дестабилизирующий эффект отбора проявляется с особой силой в экстремальных экологических ситуациях, при сильных давлениях стресса и особенно при смене среды обитания.

Из этого можно предположить, что в экстремальных ситуациях, когда субарктические виды столкнулись с возрастающим влиянием холода, проявилась дестабилизирующая форма отбора, которая привела к преобразованию многих систем онтогенеза и резкому возрастанию темпов формообразовательного процесса. Возрастающая при этом гетерогенность популяций и большое морфофизиологическое разнообразие поставляли большой материал для отбора.

Таким образом, можно полагать, что быстро нарастающее похолодание в начале плейстоцена явилось мощным стрессовым фактором для предковых форм субарктов, в том числе и северного оленя, и что в этом кроется причина появления дестабилизирующей формы отбора. При этом происходили преобразования систем онтогенеза и возрастание темпов формообразовательного процесса. Использование метаболических ответов явилось толчком для ускорения темпов эволюции, однако затем в процессе экологической специализации видов химическая терморегуляция не могла использоваться в качестве эффективного средства защиты от холода.

Вследствие этого в дальнейшем у животных происходили морфофизиологические преобразования, способствующие резкому снижению теплоотдачи с дыханием и с поверхности тела. По мнению К. К. Флерова [28], одной из причин удлинения лицевого отдела северного оленя было связано с увеличением калориферной функции при дыхании на холоде. Как было установлено в наших исследованиях, наличие в носовой полости спиралевидной раковины способствует не только повышению нагревания вдыхаемого воздуха, но и значительному снижению тепло- и влагоотдачи при выдохе [16, 17]. Это обстоятельство является важным и с точки зрения сохранения водного баланса орга-

низма, так как получение воды в условиях холода представляет дорогостоящий в энергетическом плане процесс. В зимних условиях у северного оленя с дыханием теряется лишь 10–12 % тепла от уровня общей теплопродукции, что соответствует данным по другим видам этого семейства, обитающим в средних широтах [32, 33].

Снижение теплопотерь с поверхности тела было связано с преобразованием структуры волосяного покрова, направленным на увеличение теплоизоляции, развитием сосудистых и пиломоторных реакций. Происходили также и конституциональные изменения, известные как правила Бергмана и Алена, снижающие относительную поверхность тела [9]. Очевидно, что преимущество получали те особи, которые поддерживали температурный гомеостаз с наименьшими затратами энергии. И как показали наши исследования, у северного оленя Северо-Восточной Сибири затраты энергии на терморегуляцию в зимнее время сведены к нулю. В пределах одного вида *Rangifer* довольно четко видна зависимость нижней критической температуры от экологических условий обитания. Так, у норвежских северных оленей, обитающих в более мягких климатических условиях Скандинавии, нижняя критическая температура составляет $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$, у северных оленей на о-ве Шпицберген она соответствует $-50\text{ }^{\circ}\text{C}$, у северных оленей Северо-Восточной Сибири $-50\text{ }^{\circ}\text{C}$... $-60\text{ }^{\circ}\text{C}$. У более южных представителей этого семейства, таких как белохвостые и чернохвостые олени, маралы, она составляет $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$... $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ [33, 34].

Следующая статья расходов энергии связана с кормодобывательной деятельностью. Установлено, что передвижение по снежному покрову разной глубины у представителей этого семейства, обитающих в более южных районах, требует больших затрат энергии, чем у северного оленя [16, 35, 36]. Упомянутые статьи расхода энергии (основной обмен, СДД, терморегуляция) жестко стабилизированы, поэтому вряд ли могли произойти существенные перераспределения внутри суточного бюджета в сторону возрастания потребностей в энергии на эту деятельность. Вследствие этого у северного оленя в процессе эволюции в условиях Субарктики происходило увеличение опорной площади копыт, способствующей также и увеличе-

нию объема захвата разгребаемого снега [37]. В результате северный олень, по нашим расчетам, затрачивает в сутки на передвижение и тебеневку в зимнее время около 8 % от суточного бюджета энергии, что свидетельствует о высокой эффективности кормодобывательной деятельности.

Есть все основания полагать, что аналогичные преобразования морфофизиологической организации, направленные на оптимизацию статей расхода энергии при возрастающем воздействии экстремальных факторов в зимнее время, происходили и у других копытных, обитающих в настоящее время в условиях Субарктики (лось, снежный баран).

Это сопровождалось снижением затрат энергии и вело к быстрой экологической специализации видов. В зимний период суточный бюджет энергии у северных оленей и карибу составляет $588,0\text{--}617,0\text{ кДж}\cdot\text{кг}^{-0,75}$. У других представителей этого семейства, обитающих в более мягком климате средних широт (марал, косуля, чернохвостые и белохвостые олени), суточный расход энергии в зимнее время находится в этих же пределах или даже превышает его [34, 35, 38–40].

Очевидно, что особи предковых форм, которые более экономно расходовали энергию в течение холодной зимы за счет приобретения эффективных морфофизиологических адаптаций, имели больше шансов выжить в конце этого неблагоприятного периода. Большое количество наблюдений показывает, что у самцов северного оленя, прошедших зимовку более успешно, рост рогов и линька начинаются раньше, чем у истощенных. Поэтому у них раньше начинаются увеличение массы тела и чистка рогов. Последние два обстоятельства позволяют им занимать высший ранг во время гона и оплодотворять большее количество самок. Таким образом, уровень энергии существования, зависящий от эффективности морфофизиологических механизмов в зимнее время, имеет прямое отношение к успеху самцов в период размножения.

Аналогичные рассуждения можно провести и для самок. Появление рогов у самок северного оленя эволюционно оправдано, так как позволяет занимать им высший ранг в социальной организации в зимнее время, а следовательно, иметь больший доступ к кормовым ресурсам.

Наличие рогов и высокое содержание жира в молоке у самок северного оленя является одним из показателей крайней экстремальности условий обитания этого вида [19, 41].

Хорошо известен факт, что у большинства самок беременность зимой при наступлении бескормицы прекращается. У самок северного оленя при условии суровой зимы и затяжной весны резко увеличивается количество мертворожденных и выкидышей. Нормальное лактирование весной после отела связано не только с хорошей кормовой базой, но и с количеством накопленного эндогенного жира. Очевидно, что самки, более экономно расходующие энергию в зимнее время и сохранившие большее количество жира, имеют шанс успешнее выкормить молодняк. Обычно весной отел начинается раньше у наиболее упитанных и крепких самок, в то время как у старых или очень молодых самок, а также и у менее упитанных телята появляются уже к концу отела, когда ранее родившийся молодняк уже довольно крупный. Поэтому у самок, отел которых прошел раньше, молодняк в более ранние сроки переходит на питание подножным кормом и у него отмечается большая скорость роста. У этих самок появляется возможность быстрее восстановить свою упитанность перед гоном, у них раньше начинается овуляция, и поэтому они покрываются наиболее крупными самцами.

Следовательно, у самок энергия существования в зимнее время, величина которой зависит от эффективности морфофизиологических и поведенческих механизмов, имеет прямое отношение к размножению.

В летнее время большое значение в жизни северного оленя, как и других копытных Субарктики, имеет энергия продуктивного обмена. Рост рогов, процесс смены волосяного покрова, увеличение живой массы тела приводят к резкому усилению энергетического обмена. Однако в этот период взаимоотношения энергетики организма и его адаптивных механизмов не могли играть основополагающей роли, так как давление отбора было несоизмеримо меньше. Продуктивные процессы, которые успешно протекают при благоприятной экологической обстановке, вряд ли могли привести к качественному изменению генотипа и образованию

новых видов. Наглядным примером в этом плане служит отбор по продуктивным качествам у сельскохозяйственных животных, который привел к образованию большого количества пород, хорошо скрещивающихся друг с другом.

Таким образом, основные эволюционные события, разворачивающиеся в начале плейстоцена, были связаны с воздействием холода. Холодовой стресс явился причиной появления дестабилизирующей формы отбора, ведущей к преобразованию систем онтогенеза и возрастанию темпов формообразовательного процесса. Данный период сыграл решающую роль в эволюционных преобразованиях и в значительной степени направлял дивергенцию популяций. Наибольшее селективное преимущество в это время имели те особи, которые поддерживали свою жизнедеятельность в экстремальных экологических условиях с меньшими затратами энергии за счет появления и закрепления в генотипе эффективных морфофизиологических и поведенческих адаптаций.

Как уже говорилось выше, А. Д. Слоним полагал, что основной стратегией адаптации к условиям высоких широт являются максимизация функций и увеличение энерготрат. Этот вывод сделан автором на основе изучения физиологических адаптаций животных к главному экологическому фактору высоких широт – холоду. Большинство этих работ выполнено на лабораторных животных и вряд ли отражает действительную картину приспособлений современных субарктиков к условиям Севера, где резко выделяются два контрастных сезона года. Это обстоятельство позволяет внести существенные коррективы относительно общей стратегии адаптации в условиях высоких широт.

Анализ проведенных нами исследований и данных литературы позволяет сделать вывод о том, что резкое снижение обменных процессов в организме, экономное расходование энергии в течение длинной и холодной зимы и интенсификация энергетического обмена с целью создания необходимых энергоресурсов за короткий период летней вегетации явились стратегической линией адаптации северного оленя, вероятно, как и других копытных, в условиях Субарктики.

ЛИТЕРАТУРА

1. Н. И. Калабухов, *Журн. общ. биологии*, 1946, **7**: 6, 417–424.
2. К. П. Иванов, *Биоэнергетика и температурный гомеостаз*, Л.-М., Наука, 1972.
3. К. П. Иванов, *Основы энергетике организма. Общая энергетика теплообмена и терморегуляции*, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1990, 1, 307.
4. С. С. Шварц, *Экологические закономерности эволюции*, М., Наука, 1980.
5. Ю. О. Раушенбах, *Экогенез домашних животных*, М., Наука, 1985.
6. А. И. Зотин, Н. К. Владимирова, А. А. Кирпичников, *Журн. общ. биологии*, 1990, **51**: 6, 760–767.
7. А. Д. Слоним, *Экология*, 1979а, 4, 5–15.
8. А. Д. Слоним. Учение о физиологических адаптациях, *Экологическая физиология животных*, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1996, 173–182.
9. А. Д. Слоним. Адаптация к холоду и высоким широтам, *Экологическая физиология*, Л., Наука, 1982а, ч. 3, 67–80.
10. А. Д. Слоним. Физиология человека, 1982б, **8**: 3, 355–361.
11. К. П. Иванов, Е. Я. Ткаченко, М. А. Якименко, *Фициол. журн.*, 1973, **59**: 12, 1883–1888.
12. А. Я. Соколов, *Журн. общ. биологии*, 1991, **52**: 1, 104–114.
13. А. Я. Соколов, Л. И. Гречкина, Потребности северного оленя в энергии в летнее время. Фауна и экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири, Магадан, СВНЦ РАН, 1995, 38–43.
14. А. Я. Соколов, Л. И. Гречкина, *Зоол. журн.*, 1997, **76**: 8, 964–969.
15. E. N. McEwan, *Canad. J. Zool.*, 1970, 2, 391–392.
16. А. Я. Соколов, А. В. Кушнир, Терморегуляция и биоэнергетика северного оленя, Новосибирск, Изд-во СО РАН, 1997.
17. А. Я. Соколов, А. В. Кушнир, *Биоэнергетика северного оленя*, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1986.
18. V. Esmark, *Animal Behav.*, 1964, **12**: 4, 420–426.
19. Л. М. Баскин, *Северный олень*, Экология и поведение., М., Наука, 1970.
20. C. Barrette, D. Vandel, *Behaviour*, 1986, **95**: 1–2, 118–146.
21. И. А. Корчагин, В. И. Деряженцев, Влияние некоторых факторов внешней среды на падеж северных оленей, Магадан, Тр. МЗ НИИСХ СВ, 1978, вып. VII, 61–64.
22. C. C. Gates, J. Adamczewski, R. Mulders, *Arctic.*, 1986, **39**: 3, 216–222.
23. J. Weiner, *Acta Teoriol.*, 1977, **22**: 1, 3–24.
24. R. M. S. Sadler, *Canad. J. Zool.*, 1982, **60**: 3, 382–386.
25. R. D. Boertje, *J. Range Manag.*, 1985, **38**: 5, 468–473.
26. В. Р. Дольник, *Успехи совр. биологии*, 1968, **66**: 2, 276–293.
27. В. Р. Дольник, *Журн. общ. биологии*, 1981, **42**: 1, 60–74.
28. К. К. Флеров, *Мат. по четвертичному периоду СССР*, М., Изд-во АН СССР, 1950, вып. 2, 50–69.
29. А. В. Шер, *Зоол. исслед. Сибири и Дальнего Востока*, Владивосток, ИБПС ДВНЦ АН СССР, 1974, 7–15.
30. Д. К. Беляев, *Проблемы домашних животных и растений*, М., Наука, 1972, 39–45.
31. Д. К. Беляев, *Природа*, 1979, 2, 36–45.
32. А. Я. Соколов, *Зоол. журн.*, 1982, 61, 1583–1587.
33. K. L. Parker, C. T. Robbins, *Canad. J. Zool.*, 1984, **62**: 7, 1409–1422.
34. В. Н. Егерь, *Биоэнергетика марала*, Новосибирск, СО РАСХН, 1995.
35. A. N. Moen, *Bull. Roy. Soc. N. Z.*, 1985, 22, 439–445.
36. K. L. Parker, C. T. Robbins, T. A. Handley, *J. Wildlife Manag.*, 1984, **48**: 2, 474–478.
37. E. S. Telfer, J. P. Kelsall, *Ecology*, 1984, **65**: 6, 1828–1834.
38. J. Weiner, *Fol. Ecol. Stud.*, 1975, **1**: 2, 103–119.
39. A. N. Moen, *J. Wildlife Manag.*, 1978, **42**: 4, 715–738.
40. R. J. Hudson, W. G. Watkins, R. W. Pauls, *Bull. Roy. Soc. N. Z.*, 1985, 22, 447–452.
41. Д. К. Беляев, *Изв. СО АН СССР*, 1962, 10, 111–123.
42. R. W. Chappel, R. J. Hudson, *Canad. J. Zool.*, 1978, 56, 2388–2399.
43. L. A. Renecker, R. J. Hudson, *Ibid.*, 1986, **64**: 2, 322–327.
44. I. S. Hart, O. Heroux, H. W. Cottle, C. A. Mills, *Ibid.*, 1961, 39, 845–856.
45. K. J. Nilssen, H. K. Johnsen, A. Rognmo *et al.*, *Amer. J. Physiol.*, 1984, **246**: 6, pt2, 963–967.

Adaptation Strategy of Reindeer at High Latitudes (A Bioenergetic Approach)

A. YA. SOKOLOV, A. V. KUSHNIR, L. I. GRECHKINA

Based on the authors' own and literature data, it is established that in winter, the 24 hr energy budget in *Rangifer tarandus* L. and *Rangifer tarandus* Granti is by 7–11 % lower, and in summer by 13–25 % higher, than in *Cervus Elaphus sibiricus*. Data on energy expenditure items in reindeer males in contrasting seasons are presented. From bioenergetic positions, the strategy of adaptation is determined, and a hypothesis of time and pathways of formation of main adaptive peculiarities of reindeer at high latitudes is put forward.