

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ВЫП. 33

ТРУДЫ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ

С. С. ШВАРЦ

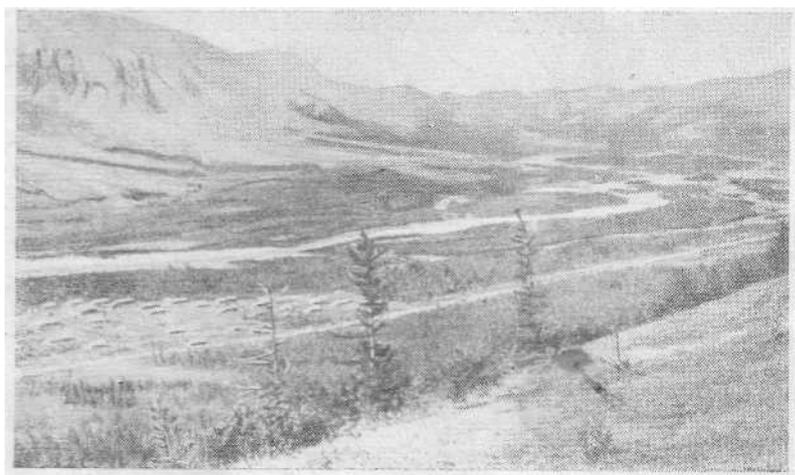
**ПУТИ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ
НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ
К УСЛОВИЯМ СУЩЕСТВОВАНИЯ
В СУБАРКТИКЕ**

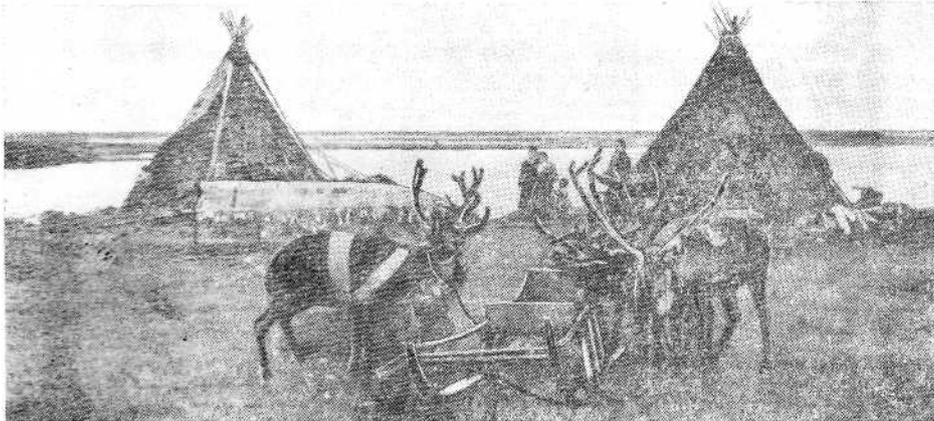
Том I, МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

С. С. ШВАРЦ

ПУТИ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ К УСЛОВИЯМ СУЩЕСТВОВАНИЯ В СУБАРКТИКЕ

Том I МЛЕКОПИТАЮЩИЕ





«Объединение» арктических животных «холодостойкостью» едва ли можно сделать широким и всеобъемлющим. (Н. Я-Кузнецов, 1938)

ВВЕДЕНИЕ

Изучение фауны районов Крайнего Севера во многих отношениях представляет совершенно исключительный интерес. Промысел диких животных именно здесь играет наиболее существенную роль в экономике местного населения, а акклиматизация новых видов и повышение численности аборигенов является наиболее быстрым способом вовлечения в хозяйственный оборот огромных пространств тундры и предтундровых редколесий.

С другой стороны, условия Субарктики настолько специфичны, что изучение путей приспособления отдельных видов к жизни на Крайнем Севере имеет большое теоретическое значение.

При этом особый интерес представляет изучение животного мира южных субарктических районов, в биоценозах которых, наряду с типичными субарктическими и арктическими формами (песец, лемминг, северный олень и др.), существенную роль играют популяции широко распространенных видов, в том числе и акклиматизированных человеком.

Специфические особенности животных Крайнего Севера уже давно привлекали к себе внимание зоологов; заслуживают быть особенно отмеченными исследования В. М. Сдобникова (1935, 1935а, 1935б, 1953, 1957 и др.), И. Д. Стрельникова (1940), Г. Н. Дунаевой (1948), Г. Н. Дунаевой и В. В. Кучерука (1941), В. И. Осмоловской (1948), С. М. Успенского (1961), а также ряда канадских и американских исследователей. Несмотря на это, многие стороны биологии млекопитающих Субарктики до настоящего времени изучены недостаточно. Это прежде всего касается оценки роли отдельных видов в сложении субарктических биоценозов. Тундра — это страна песца и леммингов, северного оленя и овцебыка. Доминирование этих видов настолько очевидно и настолько бросается в глаза, что невольно гипнотизирует исследователя, заставляет забыть о многих других обитателях тундры, порой очень многочисленных и играющих важную роль в жизни биоценозов тундры.

Биологии леммингов посвящены сотни работ, но до сих пор нет ни одного специального исследования, посвященного полевке Миддендорфа, несмотря на то, что в отдельных районах Субарктики полевка Миддендорфа по численности не уступает леммингам. Полевка-экономка проникает далеко в тундру, в американском секторе Субарктики она настоящий тундровый зверек, да и у нас местами достигает громадной численности. Тем не менее, биология экономки в тундре почти совершенно не изучена, а в общих работах по фауне тундры о ней в лучшем случае упоминается. Исключительно высокой численности достигают в тундре землеройки (арктическая бурозубка), но даже такой серьезный исследователь фауны Субарктики, как В. М. Сдобников (1958), забыл внести землероек в список млекопитающих тундры. Только в последнее время стала предметом специального изучения биология полярного волка, несмотря на то, что в жизни народов Крайнего Севера его отрицательная роль крайне велика. Любопытно, что первое же специальное исследование опровергло установившийся взгляд по самому простому вопросу; оказалось, что мнение об исключительно крупных размерах полярного волка — лишь одна из охотничьих легенд (Макридин, 1961). Этот пример показывает, как мало мы в сущности знаем о животных нашего севера.

Естественно, что если даже сведения по видовому составу, численности и общим морфологическим особенностям животных тундры далеки от нужной полноты, то еще менее изучены более сложные вопросы их биологии. Еще в 1938 г. Н. Я-Кузнецов, говоря о фауне тундры, писал: «Наиболее общеизвестные, или, пожалуй, скорее лишь более житейски понятные явления адаптации млекопитающих и птиц по отношению к температуре... Собственно говоря, наблюдения по отношению к Арктике почти и

ограничиваются лишь этими указаниями» (Кузнецов, 1938, стр. 22). Это заключение сохраняет свое значение и до сих пор.

В этой книге будут приведены многочисленные данные, показывающие, что в последние годы опубликована большая серия исследований по физиологии, анатомии и популяционной экологии многих представителей фауны Субарктики, которые помогают составить более полное представление об их биологической специфике. Многие из полученных таким путем данных приобрели не только теоретическое, но и самое непосредственное практическое значение. Они показывают, как много можно получить путем углубленного и комплексного изучения отдельных форм.

С другой стороны, начиная с замечательных исследований М. А. Мен-збира (1934), А. Я. Тугаринова (1929), Н. Я. Кузнецова (1938) и других крупнейших русских зоологов, не говоря уже о более ранних, внимание исследователей было привлечено к изучению проблем становления фауны тундры. Эти исследования в ряде аналогичных по своей направленности работ имеют особое значение, так как тундра самая молодая ландшафтно-климатическая формация, с исключительно отчетливыми физико-географическими особенностями, и потому суждения о путях ее формирования могли быть сделаны с большей обоснованностью и с большей детализацией, чем это возможно в отношении других природных зон. Эти работы имеют не только теоретическое, но и практическое значение, ибо изучить законы формирования фауны — это значит сделать первый шаг по пути к ее преобразованию в желательную сторону.

Однако исследования в этих двух направлениях протекали по разным руслам: изучение приспособительных особенностей отдельных форм велось в отрыве от анализа их положения в фаунистическом комплексе тундры, а при изучении генезиса фауны тундры материалы, характеризующие био-"логическую специфику даже важнейших видов, почти не привлекались. Обобщение материалов, приведенных в этой книге, проводится в форме синтеза данных этих двух направлений.

Работа написана на основе анализа литературы и собственных исследований. Исследования лаборатории зоологии Института биологии У ФАН СССР проводились на территории Ямало-Ненецкого национального округа (Ямал и Полярный Урал) с 1956 по 1962. Это представляло определенные удобства, так как обследованная территория относительно чаще посещалась зоологами, что давало возможность сопоставить полученные данные с результатами предшествующих исследований. Работа проводилась по широкой программе. Изучались внешние проявления жизнедеятельности животных, изменчивость их морфологических особенностей, биология размножения и развития, структура популяций, некоторые морфо-физиологические и физиологические особенности важнейших форм. Результаты полевых наблюдений проверялись в экспериментальных условиях. В результате был накоплен довольно разнообразный материал, дающий представление о различных сторонах жизнедеятельности большого числа форм. Конкретные сведения о проведенных исследованиях, а также доля отдельных сотрудников в выполнении общей работы указаны в соответствующих главах¹.

Один из основных принципов проведенной работы: особенности эндемиков Субарктики сопоставляются с особенностями субарктических популяций широко распространенных видов. Это сопоставление проводится по всем разделам и делает необходимым употребление простых и коротких терминов, определяющих эти две группы населяющих Субарктику видов. Мы остановились на терминах «субаркты» и «космополиты». Их не следует понимать буквально и относиться к ним слишком строго. Конечно, «субаркты» в своем распространении не ограничены Субарктикой, а «космополиты» не являются космополитами в прямом смысле этого слова. Эти обозначения употребляются исключительно ради удобства и краткости. В соответствующих разделах книги указанным группам животных будет дано строгое определение.

Распространение многих видов, в особенности с широким ареалом, в азиатском и американском секторах Субарктики различно. Поэтому любой анализ общих вопросов требует привлечения материалов по американским тундрам. Естественно, что в нашем распоряжении их было несравненно меньше, чем материалов по азиатским. Подобная диспропорция почти неизбежна, и единственный путь ее устранения — возможно более полное¹ использование литературных данных.

¹ Особенно ценные материалы, используемые в этой книге, были получены В. С. Смирновым, К. И. Копейным, Г. Б. Ливчак, А. В. Покровским. Первичная обработка и техническое оформление оригинальных материалов автора проведено О. А. Пяс-головой. Всем этим лицам автор **приносит** свою искреннюю товарищескую благодарность. ГЛАВА I

ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ

(Общая характеристика)

Субарктика, с точки зрения зоолога, — это обширный северный безлесный край, заселенный своеобразным комплексом животных, так или иначе приспособленных к жизни в тундре и отсутствующих даже в северных районах бореальной зоны. Арктические виды животных, связанные с морями Полярного бассейна, не играют в фауне Субарктики и в жизни субарктических биоценозов существенной роли. Зато здесь богато представлены и местами достигают громадной численности виды, широко распространенные в более южных ландшафтных зонах и не проникающие (или почти не проникающие) в собственно Арктику. Таким образом, с фаунистической и эколого-фаунистической точек зрения «Субарктика» характеризуется очень точно: с севера она ограничивается общей северной границей проникающих в нее «космополитов» и бореальных форм, с юга — южной границей распространения **субарктов**.

Как будет показано в соответствующих разделах работы, границы указанного фаунистического комплекса почти точно совпадают с границами **Субарктики** как ландшафтно-климатической зоны. Поэтому в ее общей характеристике **мы имеем** основания следовать географам.

«Субарктический» пояс, по характеру своего растительного покрова именуемый также тундровой зоной, обнимает как субарктические, так и «арктические» тундры геоботаников. Он обрамляет северную и северо-восточную окраину материков северного полушария от Мурмана до Камчатки в Евразии и от низменных побережий Берингова моря на полуострове Аляска до северо-восточной части Лабрадора в Северной Америке. Исключения составляют крайние северные оконечности материков, заходящие в арктический пояс: район мыса Челюскина на Таймырском полуострове в Азии, п-ова Бутия, Смпсон и Мелвилл, а также район мыса Барроу в Северной Америке.

Из островов Северного Ледовитого океана, расположенных в его европейском и азиатском секторах, к Субарктике относятся: Южный остров Новой Земли (большая южная часть), Колгуев, Вайгач, Белый, острова, расположенные к востоку от последнего (до Енисейского залива), о-в Бегичева, острова дельты р. Лены и некоторые другие. Из островов Северо-Американского архипелага к Субарктике относятся о-в Кинг-Вильям, значительные части островов Виктория и Баффинова Земля. В Гренландии тундры занимают свободные ото льдов побережья примерно от 69° с. ш. на востоке до 73° с. ш. на западе и до 62° с. ш., южнее которого побережье Гренландии занято лесотундрой» (Григорьев, 1956).

Южная граница субарктического тернофаунистического комплекса проходит несколько южнее границы Субарктики, указанной А. А. Григорьевым; она проходит по северной лесотундре. Поэтому весьма показательно, что в работах некоторых современных географов южная граница Субарктики проводится южнее общепринятой. На представленной карте (рис. 1), заимствованной нами из работы Рихтера (1961), границы Субарктики практически точно совпадают с теми, которые провел бы териолог, руководствующийся изложенными принципами.

мы не ставим перед собой задачи подробно характеризовать физико-географические и климатические особенности Субарктики, тем более, что их исчерпывающий анализ проведен в цитированной книге А. А. Григорьева. Наша цель — дать общее описание географической среды Субарктики, в первую очередь, тех ее особенностей, которые имеют в жизни млекопитающих особо важное значение.

В настоящее время кажется общепризнанным, что «природная растительность является наиболее точным показателем физико-географической зональности, отражающей влияние современных климатических условий на природные процессы» (Будыко и Григорьев, Климатический атлас СССР, 1960). В распределении растительности проявляется интеграция действия основных метеорологических факторов, в распределении которых обычно резких границ между различными географическими областями установить не удается.

Распределение географических зон зависит от распределения баланса радиационной энергии и радиационного индекса сухости (отношение радиационного баланса к количеству тепла, необходимому для испарения) теплого периода и условий зимы, которые являются основными показателями общеклиматических условий. По всем этим показателям тундра и лесотундра (особенно северная лесотундра) очень отчетливо, а в большинстве случаев резко отличаются от других ландшафтно-климатических зон.

Арктические и субарктические территории характеризуются избыточным увлажнением: отношение комплексной испаряемости к осадкам меньше 0,45 (в лесной зоне от 0,45 до 1,0.) Аналогичные субарктическим условия увлажнения наблюдаются только на субальпийских лугах.

Крайне специфичны в Субарктике и термические условия теплого времени года. В целом они характеризуются как холодные: сумма температур земной поверхности за период с температурой воздуха выше 10° не превышает 1000°. Интересно, что и по этому показателю тундра и лесотундра представляют собой единое целое, отличающееся как от арктических пустынь (температура воздуха никогда не превышает 10°), так и от хвойных лесов, альпийских лугов и горных степей (сумма температур — 1000—2200°). Избыточно влажное, холодное лето — характернейшая особенность всех участков Субарктики.

Зимние условия в различных районах тундры неодинаковы. Наряду с районами с суровой малоснежной зимой (температура января —32°, наибольшая среднедекадная высота снежного покрова меньше 50 см), характерной главным образом для якутских тундр, обширные пространства Субарктики характеризуются менее суровыми зимними условиями (температура января от —13 до —32°). На западе Субарктики зима мягкая (от 0 до —13°). В отдельных секторах зима многоснежная — высота снежного покрова превышает 50 см.

Как видно из сказанного, особенно резко климатические отличия Субарктики от других ландшафтных зон проявляются в летнее время. В этом отношении вся Субарктика может рассматриваться как единое климатическое целое. В зимний период климатические различия между секторами Субарктики проявляются значительно более резко. Это хорошо согласуется с результатами некоторых наблюдений, анализ которых будет дан нами в специальных главах, показывающих, что у ряда видов животных обнаруживается комплекс морфо-физиологических особенностей, являющихся приспособлением к летним условиям существования, в частности, к низким летним температурам.

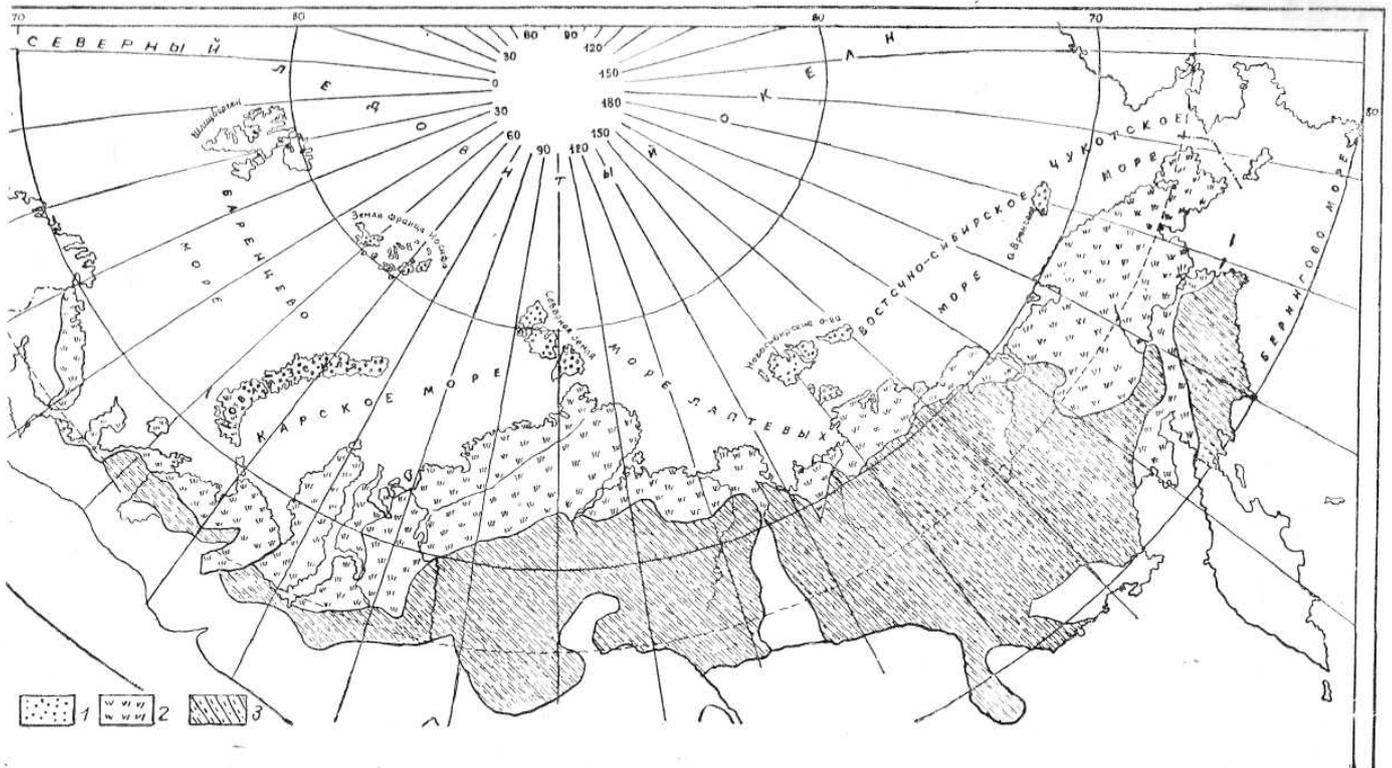


Рис. 1. Граница Субарктики (по Рихтеру, 1961) — арктические пустыни; 2 — тундра; 3 — лесотундра. Карта климатического районирования СССР при ее сопоставлении с распределением ландшафтных зон показывает, что южная граница Субарктики в общем проходит севернее границы тех общих особенностей климата, которые характерны для тундры и лесотундры. В особенности отчетливо это проявляется на востоке Азии в связи с развитием горного рельефа.

Для зоолога представляется чрезвычайно важным сопоставить и другие климатические особенности Субарктики с климатом бореальной зоны. Особый интерес представляет подобное сравнение по сезонам. Как указывалось, в целом тундра и лесотундра четко характеризуются определенным сочетанием температурных условий; важнейший элемент этой характеристики — холодное лето. В зимнее время года в результате развивающегося над азиатской частью СССР антициклона зональность в распределении температуры нарушается, что приводит к меридиональному распределению изотерм. Вследствие этого пункты, находящиеся в совершенно различных климатических и ландшафтных зонах, имеют практически одинаковую зимнюю температуру. Приведем несколько примеров.

Для тундр побережья Баренцова моря характерна средняя температура января —13°; январская изотерма —13° связывает следующие пункты: о-в Колгуев, города Казань, Аральск, Талды-Курган (тундра — тайга — лиственный лес, степь, пустыня). Январская изотерма —19° проходит через северную оконечность Новой земли, города Тобольск, Пет-ропавлоск, Красноярск. На востоке нарушение зональности температур выражено менее резко, но и здесь январские изотермы тундры и бореальной зоны практически совпадают. С наступлением весны картина резко меняется. Если в январе температура на о-ве Колгуев, в городах Архангельске, Казани и Аральске одинакова (—13°), то уже в марте на о-ве Колгуев —13—14, в городах Архангельске —10, в Казани —7, Аральске —4. Различия в средней температуре указанных пунктов

начинают расти и в июле достигают следующих величин: о-в Колгуев $-4-7$, города Архангельск $+15$, Казань $+19$, Аральск -26° . Приведенный нами пример один из наиболее ярких, так как на западе Субарктики зима отличается наибольшей мягкостью, но он хорошо отражает общую закономерность: специфичная особенность температурных условий Субарктики — низкие летние, а не зимние температуры.

Это особенно отчетливо проявляется при анализе суммы температур воздуха с устойчивой температурой выше $+10^{\circ}$. Вся Субарктика — это зона, где такой показатель менее 400, а во многих районах Субарктики нет периода с устойчивой температурой выше $+10^{\circ}$. Подобного, за исключением немногих высокогорных районов, нигде не наблюдается. Важно также, что летние изотермы располагаются в Субарктике довольно строго в широтном направлении на громадной территории — от о-ва Колгуев до Чукотки.

Распространенное представление об исключительных морозах в Субарктике оказывается неверным. В связи с этим не лишне привести сведения, характеризующие абсолютный минимум температуры в разных районах. Линии одинаковых абсолютных минимумов идут в меридиональном направлении и объединяют ряд ландшафтных зон. И в этом отношении зимние климатические условия Субарктики не являются исключительными.

Важнейшая с зоологической точки зрения особенность Субарктики — короткое лето. В этом отношении интересны следующие показатели. Практически для всей Субарктики переход средней суточной температуры через 0 происходит в мае, через $+5$ в июне, через 10° не ранее июля. Уже в сентябре падение средней температуры достигает значительных размеров и падает до $+5^{\circ}$. Средняя длительность безморозного периода нигде в Субарктике не превышает 80—90 дней, а для большинства районов менее 60.

В связи с низкой температурой теплого периода года тундра и лесогундра — это зона избыточного выпадения осадков, несмотря на то, что их абсолютное количество ниже, чем в большинстве районов лесной зоны (в теплый период — 100—200 мм, в холодный 50—125 мм). Важно отметить исключительно малое выпадение осадков в начале лета. В июне количество выпадающих осадков нигде в Субарктике не превышает 50 мм, а на большей части территории тундры держится на уровне около 20 мм. Специфика в распределении осадков в разное время года хорошо проявляется при сопоставлении диаграмм по трем пунктам: Югорский шар (тундра), города Салехард (северная лесотундра) и Сургут (лесная зона). (Рис. 2). Испаряемость с поверхности почвы или грунта в Субарктике исключительно мала. Изолиния испаряемости менее 200 мм в год в общих чертах совпадает с южной границей Субарктики. Столь низкой испаряемости в других ландшафтно-климатических зонах нет; она является следствием исключительно короткого и холодного лета и приводит к постоянному переувлажнению почвы.

Устойчивый снежный покров в тундре образуется рано, в конце сентября — начале октября; его разрушение приходится на июнь. Реки вскрываются поздно — в первой и второй декаде июня (на севере лесной зоны — в мае) и замерзают рано — в большинстве районов во второй декаде октября.

За исключением отдельных участков тундры, хорошо защищенных от преобладающих ветров, где образуются сугробы рыхлого снега, плотность снежного покрова в Субарктике очень велика. Это уменьшает его теплоизоляционные свойства, что имеет большое значение в жизни млекопитающих, ведущих подснежный образ жизни (насекомоядные, грызуны, мелкие хищники). С другой стороны, высокая плотность снега местами затрудняет добывание кормов копытными.

Большую роль в жизни животных Субарктики (особенно птиц и насекомоядных, но также и млекопитающих) играет ветер. Открытый характер местности способствует возникновению сильных ветров (6—10 м/сек) в приземном слое воздуха. Это ведет к охлаждению почвы и создает плохие условия для развития растительности. Поэтому на склонах холмов и оврагов, обращенных в сторону господствующих ветров (преимущественно северных и западных) растительность развита слабо, что естественно отражается и на распределении животных.

Мы остановились лишь на главнейших, с точки зрения зоолога, особенностях климата Субарктики. Этого достаточно для общего анализа условий жизни интересующих нас групп животных, но этого, конечно, мало для полной физико-географической характеристики среды их обитания. ПОЭТОМУ в отдельных разделах работы некоторые из затронутых здесь вопросов получают специальное освещение. Климат воздействует на животных не только непосредственно, но и косвенно, через изменение растительности. Поэтому описанию растительности в зоологических исследованиях всегда справедливо уделяется много внимания. Описание растительности Субарктики было дано многократно (в том числе и с зооэкологической точки зрения; см. работу Тихомирова, 1960) и сопровождалось детальными фитогеографическими и биоценологическими анализами (Городков, 1935; Берг, 1936, 1938; Пьявченко, 1956; Андреев, 1956; Григорьев, 1956 и др.). Это освобождает нас от необходимости приводить здесь подробную характеристику особенностей флоры

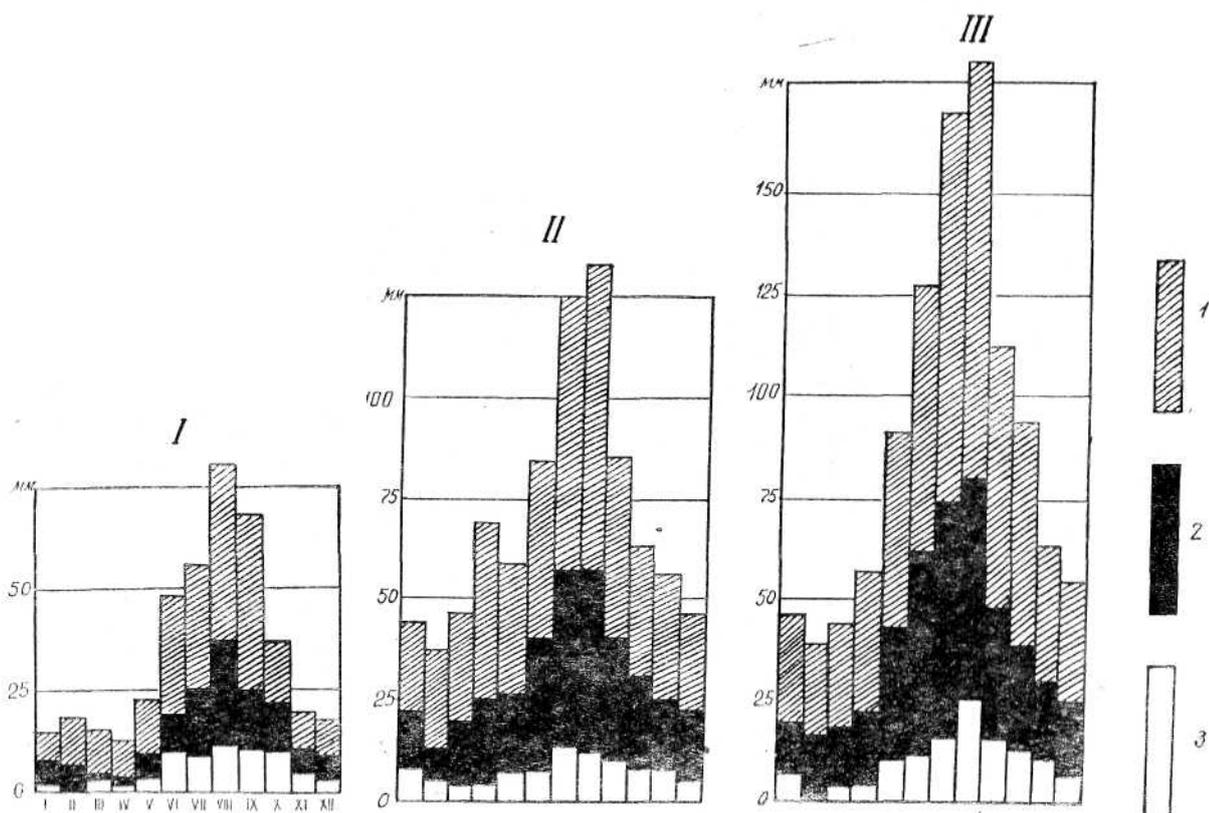


Рис. 2. Среднее месячное количество осадков в различных ландшафтных зонах. Из Климатического Атласа СССР.
 1 — наибольшее месячное количество осадков; 2 — среднее месячное количество осадков; 3 — наименьшее месячное количество осадков
 I — Югорский шар; II — Салехард; III — Сургут.

и растительности Субарктики и позволяет ограничиться лишь самыми общими сведениями, полнота которых, конечно, ни в малейшей степени, не соответствует значению растений в жизни животных тундры.

Тундры безлесны. Какие бы критерии не использовались при определении границ тундры и лесотундры, ведущим остается один: районы, где лесная растительность, хотя бы скудная и однообразная, не ограничивается поймами рек, а переходит на водоразделы — это еще лесотундра; но где деревья и крупные кустарники встречаются только в поймах рек (по рекам отдельные виды деревьев — березы, ели, лиственницы — могут проникать в тундру местами до побережий Полярного бассейна), — там тундра. Однако для зоолога важно подчеркнуть, что как в климатическом, так и в геоботаническом отношении безлесные участки северной лесотундры существенно от южной тундры не отличаются. Громадные участки типичной тундры проникают в зону лесотундры с севера и образуют единые «тундровые массивы». По безлесным участкам лесотундры границу между рассматриваемыми зонами провести невозможно, по крайней мере, в большинстве районов Субарктики. По ряду обстоятельств это важное, но не всегда учитываемое проявление общего закона географической зональности имеет принципиальное значение для понимания путей формирования фауны Субарктики.

Взаимоотношения леса и тундры в последнее время привлекли внимание многих исследователей в связи с проблемой общего потепления Арктики. Несмотря на значительное распространение древесной растительности на отдельных участках тундры (результат локальных почвенных и мезоклиматических условий), здесь никогда не образуются больших лесных массивов. «Леса» в тундре создают благоприятные условия для проникновения на север лесных видов животных, но древесные виды млекопитающих в тундровых лесах отсутствуют.

Типичные травы и кустарники тундры — это многолетники, так как в течение короткого полярного лета однолетние растения не успевают принести плоды. Многие виды образуют дерновины (куропаточья трава и др.) или дают стелющиеся формы (карликовые ивы и березы). Это предохраняет их от испарения и позволяет лучше использовать теплоту почвы.

Хорошее представление о характере растительности кустарниковых тундр дает Л. С. Берг: «Типичные, кустарниковые, тундры имеют широкое распространение от Малоземельской тундры до р. Лены. Растительность этих тундр распадается на три яруса: верхний — кустарниковый, средний — травянистый и

нижний—■ лишайниково-моховой. В верхнем кустарниковом ярусе преобладает карликовая березка (березовый ерник) *Betula nana*, замещаемая к востоку от Енисея близкой формой *B. exilis*; среди березового ерника много багульника (*Ledum palustre*), небольших кустарниковых ив (*Salix glauca*, *S. pulchra*) и голубики (*Vaccinium uliginosum*). В среднем, травянистом ярусе главное значение имеют осока (*Carex rigida*), водяника (*Empetrum nigrum*), овсяница (*Festuca supina*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*). В покрывающем почву лишайниково-моховом ярусе господствуют бурые и зеленые мхи (не сфагновые) и лишайники. В долинах рек растут те же кустарники, что и в тундре, но они достигают здесь значительной высоты — иногда человеческого роста. Причина та, что в долинах рек мерзлота залегает глубоко и летом быстро оттаивает. В подзоне типичных, или кустарниковых, тундр описанный тип тундр занимает почти все их пространства, кроме болот и долин. Но на севере этой подзоны количество кустарников сильно уменьшается». (Берг, 1938, стр. 15). Обилие в тундре мхов и лишайников (сотни видов) общеизвестно. Они играют большую роль в валовой продукции наземной растительной массы. Общая производительность типичного растительного покрова тундры примерно соответствует приросту разнотравно-злаковой степи, а годовой прирост типичной растительности арктической тундры значительно превосходит прирост растительности полупустыни (Григорьев, 1956). В поймах рек, по берегам озер, на хорошо дренированных почвах развивается мощная луговая растительность. Кормовая ценность типичных трав тундры (осоки, пушицы, хвощи, арктофилы, астрагалы и др.) по большинству показателей оценивается очень высоко. Наконец, ранние заморозки, в результате которых растения уходят под снег в «законсервированном» виде, способствуют созданию относительно богатой и полноценной кормовой базы травоядных животных и в зимнее время.

Однако, как уже частично отмечалось, в условиях Субарктики развитие растительности находится в особо тесной зависимости от микро- и мезорельефа, от почвенно-гидрологических особенностей территории, от уровня залегания вечной мерзлоты, от условий накопления и разрушения снежного покрова, от характера ветров. Это приводит к мозаичности растительного покрова, к частой смене растительных ассоциаций. В соответствии с этим и распределение большинства видов животных в тундре имеет мозаичный характер, а сезонные изменения локальных условий существования приводят к сезонным перемещениям животных, которые для Субарктики, пожалуй, более характерны, чем для любой другой ландшафтной зоны.

Настоящий раздел не является, конечно, очерком растительности тундры. Он преследует чисто служебные цели, оттеняя некоторые специфические условия существования животных в Субарктике.

ГЛАВА 11 ВИДОВОЙ СОСТАВ ФАУНЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Общее представление о составе териофауны дает следующая схема, в*, которую внесены все встреченные на территории Субарктики виды млекопитающих, приведена общая характеристика их ареала (зональное распределение) и указаны особенности распространения в тундре и лесотундре. Виды, которые встречаются в субарктической ландшафтной зоне случайно (единичные заходы), в схему не включены. При составлении схемы мы встретились с естественными затруднениями, связанными с недостаточной разработанностью систематики отдельных групп. Так, например, для Субарктики мы указываем два вида зайцев (*Lepus timidus* и *L. americanus*); это, однако, нельзя считать вполне доказанным, так как возможно, что *timidus* и *arcticus* — это не подвиды одного вида, а близкие виды. Во всех подобных случаях в схеме сделаны необходимые оговорки, разъясняющие позицию автора, касающуюся таксономического значения отдельных форм. В главе о географической изменчивости субарктиков мы будем иметь возможность еще раз коснуться этого вопроса.

Суждения относительно таксономического значения близких американских и палеарктических форм основаны преимущественно на анализе литературных данных. В отдельных случаях, однако, мы имели возможность привлечь к решению этого вопроса и собственные данные в результате сравнительного изучения американских и азиатских видов, проведенного в нашей лаборатории. Благодаря любезности профессоров Бэнфильда (Banfield) и Рауша (R. Rausch), приславших нашей лаборатории для изучения американских представителей родов *Clethrionomys*, *Microtus*, *Meriones*, *Mustela*, *Gulo* и *Ursus*, мы смогли получить представление о степени их отличий от близких форм фауны Евразии. Результаты этих сравнительных исследований использовались нами при составлении схемы, (табл. 1).

Как видно из приведенной схемы, в пределах Субарктики зарегистрировано 61 вид млекопитающих. Два из них (домовая мышь и пасюк) являются типичными синантропами, и хотя отдельные случаи выселения мышей из строений человека наблюдались, указанные виды к элементам фауны Субарктики отнесены быть не могут.

Еще 17 видов млекопитающих (*C. glareolus*, *M. pennsylvanicus*, *O. colaris*, *T. hudsonicus*, *P. maniculatus*, *S. borealis*, *C. fiber*, *O. americanus*, *A. americanus*, *U. maritimus*, *C. latrans*, *L. canadensis*, *M. vison*, *M. innericana*, *L. lynx*, *S. minutissimus*, *N. fodiens*) и некоторые горные виды также должны быть исключены из анализа субарктической териофауны. Их нахождение в лесотундре (реже в типичной тундре) связано со случайными заходами или ограничено незначительными участками, представляющими собой северную границу их обширного ареала, приуроченного преимущественно к лесной зоне. Все ли виды

ЯВЛЯЮТСЯ в полном смысле слова случайными элементами в фауне Субарктики, они не формируют типичных

Таблица 1 Общая характеристика ареала отдельных видов млекопитающих в Субарктике

Вид	Общая характеристика ареала	Распространение в Субарктике
<i>Sorex arcticus</i> Kerr. (Видовая общность! <i>arcticus</i> и <i>tundensis</i> не могут считаться доказанной и принимается условно)	Точные границы ареала не установлены, (генная, лесостепная, лесная, лесотундровая и тундровая зоны Восточной Европы (на восток от р. Печоры), Азии и Северной Америки)	Один из наиболее обычных видов тундры и лесотундры
<i>Sorex cinereus</i> Kerr.	Тайга и тундра Северной Америки. Имеются требующие дальнейшего подтверждения и анализа данные (Строганов, 1957) о нахождении этого вида на Анадырском полуострове и в Якутии	Обычный вид лесотундровых и тундровых районов Аляски и Северной Канады
<i>Sorex dalmanianus</i> Thomas Крупнорылая бурозубка	Спорадически встречается в различных ландшафтных зонах (преимущественно в лесной) Сибири и Дальнего Востока	На Полярном Урале и в восточной части ареала вида (Яна, Индигирка, Колыма) заходит в лесотундру и тундру
<i>Sorex obscurus</i> Merr.	Северная тайга и тундра Северной Америки	На Аляске и в северных районах Канады заселяет типичные тундровые биотопы, местами доходит до побережья Полярного бассейна
<i>Sorex araneus</i> L. Обыкновенная бурозубка	Вся Евразия к северу от степей южного типа	В отдельных участках ареала (на Полярном Урале) заходит в южную тундру
<i>Sorex minutissimus</i> Zimmerman Крошечная бурозубка	Спорадически встречается в различных ландшафтных зонах Восточной Европы и Азии	В западной части ареала проникает в лесотундру и тундру (Ямал, Гыдан)
<i>Sorex minutus</i> L. Малая бурозубка	Лесные и лесостепные районы Восточной Европы, Кавказа, Сибири и Дальнего Востока	В западной части ареала проникает в лесотундру и тундру (Ямал, Гыдан)
<i>Neomys jodiens</i> Pennant Кутора	Лесостепь и лесная зона Европы, Малой Азии, Кавказа, Сибири и Дальнего Востока	В пойме р. Оби и на Полярном Урале заходит в лесотундру и южную тундру
<i>Tamiasciurus hudsonicus</i> (Engelmann)	Леса Северной Америки. На юг до южных штатов США (Ю. Каролина, Теннесси, Виргиния), на север до северных пределов таежной зоны	Доказано длительное обитание отдельных особей в лесотундре и тундре. На Аляске возможно существование изолированных тундровых популяций
Вид	Общая характеристика ареала	Распространение в Субарктике

<i>Citellus undulatus</i> Pallas) Длиннохвостый сурлик	От восточного Тянь-Шаня па восток до среднего течения р. Амура; Якутия, Чукотка, Камчатка, Канада, Аляска, острова св. Лаврентия, Кольдьяк и др.	В Восточной Сибири (преимущественно по долинам рек) доходит до 70° с. ш., местами до побережья полярных морей. На Аляске две формы этого вида (<i>C. u. parvi</i> и <i>C. u. barrowensis</i>) заселяют прибрежные участки тундры и достигают высокой численности в горных системах, расположенных и пределах тундровой зоны
<i>Marmota camtschatica</i> Pall. Камчатский сурок	Отдельные находения по хребтам Забайкалья и Северо-Восточной Сибири. Горный вид, всюду обитающий выше границы леса	На Камчатке, Чукотке и в северной части Анадырского полуострова проникает и Субарктику
<i>Marmola at-I i gal a</i>	Северная Америка от штатов Вашингтон и Айдаго до Аляски	Горные районы Аляски. Наиболее северные местонахождения: гора Мак-Кинли (хребет Аляскинский, 62° с. ш.) и горы Ромаза-нова, 66° с. ш.

Примечание. Рауш (Rausch, 1953) считает черношапочных сурков Америки, Сибири и Дальнего Востока географическими формами европейского сурка *M. marmota*. В этом случае аляскинских сурков следует называть *M. m. caligata* (южная группа популяций) и *M. m. broweri* (северная группа популяций). До окончательной ревизии рода целесообразнее рассматривать европейских (*M. marmota*), восточносибирских (*M. camtschatica*) и североамериканских (*M. caligata*) сурков в качестве самостоятельных видов.

Castor fiber L. Лесостепная и лесная зона Ев-Бобр разни и Сев. Америки. В историческом прошлом поселения бобров были обычными и в пределах степной зоны (Кириков, 1959)

В Северной Америке известны изолированные поселения в тундре и лесотундре

Примечание: Видогая г Сщсность б(бров Евразии и СеЕерной Америки кажется is настоящее время доказанной (Freye, 1960).

<i>Rait us norvegicus</i> , Berkenh Пасюк	■ Синантроп-космополит	В крупных населенных пунктах встречается в пределах субарктических ландшафтных зон. В природных биотопах тундры и лесотундры не встречен
<i>Mus musculus</i> L. Домовая мышь	Синантроп-космополит	Известна из очень многих населенных пунктов, расположенных в зоне тундры. Описано несколько случаев временного выселенш из построек человека: на свалках у поселка Тикси (Гладков, 1958) и на Ямале (Шварц, 1959)
<i>Peromyscus maniculatus</i> (Wagner)	От субтропических лесов и полупустынь Мексики и южных штатов США (Калифорния, Небраска, Дакота и др.) через лесостепь и лесную зону до северной тайги Канады и Аляски	В Северной Канаде проникает в тундру (по р. Макензи — <i>P. m. borealis</i> Mearns — доходит до форта Гуд-Хоп и обьчча в районе форта Норман)
Вид	Общая характеристика ареала	Распространение в Субарктнке
<i>Synaptomys borealis</i> (Richardson)	Таежная зона Северной Америки; северо-восточные штаты США и Канады	В районе Большого Медвежьего озера заходит в лесотундру и южную тундру (форт Франклин)
<i>Lemtnus oben-sis</i> Vnmts Обский лемминг	Тундры Восточной ^Европы, Азии и Северной Америки	Весь ареал входит в пределы Субарктики
<i>Lemmus Icm-mus</i> L. Норвежский лемминг	Горные и равнинные тундры Скандинавии, Финляндии и Кольского полуострова	Весь ареал —• в пределах Субарктики

<i>Dicrostonyx torquatus</i> Pall. Копытный лемминг	Тундры и лесотундры Евразии (к востоку от р. Мезень и п-ова Канин) и Северной Америки (Северная Канада, Аляска, острова полярных морей)	Весь ареал — в пределах Субарктики
<i>Alticola lemmingus</i> Mill.	Горы Северо-Восточной Азии	Гольцовая зона северных хребтов, расположенных в пределах Субарктики (Чукотка, низовья рек Лены, Яны, Индигирки)
<i>Clethrionomys rutilus</i> Pall. Красная полевка	Лесостепь и лесная зона Восточной Европы и Азии. Курильские острова, о-в Св. Лаврентия, Аляска, Северная Канада	На большей части ареала заходит в лесотундру до северных ее пределов, где местами достигает высокой численности. В Евразии находки в типичной тундре единичны (например, район Напалко-во на восточном побережье Обской губы. Смирнов, 1959). В Северной Америке (Аляска, Северо-Западные Территории Канады) обычна в тундре. В провинции Макензи (бассейн р. Перри-Ривер) тундровая популяция описана в качестве самостоятельного подвида (<i>C. z. washburni</i> Hanson)
<i>Clethrionomys rufocanus</i> Sund. Красно-серая полевка	Таежные (преимущественно горные) районы Скандинавии, Кольского полуострова, Архангельской области, Коми АССР, Урала, Сибири и Дальнего Востока	На отдельных участках ареала заходит в лесотундру и тундру (Кольский полуостров, о-в Кильдин, Полярный Урал, Колыма, Анадырь)
<i>Clethrionomys glareolus</i> Schreb. Рыжая полевка	! Сплошной ареал вида охватывает лесостепную и лесную зоны Европы. Восточнее Урала известны отдельные, не связанные друг с другом местонахождения в Тюменской, Томской и Новосибирской областях, а также на Алтае и в Саянах	Местами заходит в лесотундровую и тундровую зону (Норвегия, Кольский полуостров, низовья р. Печоры). Случайный элемент в фауне Субарктики
Вид	Общая характеристика ареала	Распространение в Субарктике
<i>Ondatra zibethica</i> L. Ондатра	Степные, лесостепные и лесные районы Северной Америки и Евразии	Местами проникает за пределы лесной растительности, заселяя водоемы лесотундры и, в отдельных районах, тундры
<i>Arvicola terrestris</i> L. Водяная полевка	Европа и Азия к северу от побережья Средиземного моря, Малой Азии, Ирана и пустынь Средней Азии. На востоке южная граница ареала проходит севернее 60°	На Кольском полуострове, в Большеземельской тундре, на Ямале, по рекам Оби, Енисею, Лене и Яне заходит за Полярный круг, поселяясь в лесотундре и южных районах тундры; местами доходит до побережья Ледовитого океана
<i>Microtus oeconomus</i> Pall. Экономка	Европа и Азия (от Нидерландов до Чукотки) к северу от степей южного типа (в западной части ареала и в Монголии заселяет и чисто степные районы). Острова Берингова моря (Св. Лаврентия, Амак, Баранова, Чичакова, Пу-нак, Уналяска и др.), северные районы Северной Америки (Аляска и Северо-Западные Территории Канады)	Почти на всем протяжении ареала проникает в тундру и лесотундру, местами доходит до побережья Полярного бассейна. В Америке ареал ограничен преимущественно субарктическими районами («tundra vole»)

<i>Microtus agrestis</i> L. Пашенная полевка	Лесостепь и лесная зона Европы и Азии (от Испании, Португалии, Франции и Великобритании на западе до р. Алдана, гор Саян и Алтая на востоке)	Местами переходит северную границу лесной растительности, поселяясь в лесотундре и южной тундре (низовья р. Печоры, Полярный Урал, п-ов Ямал, п-ов Таз)
<i>Microtus hypoboreus</i> Vignog.	Верхоянский хребет, реки Колыма, Индигирка, п-ов Таймыр	Большая часть ареала — в пределах Субарктики
<i>Microtus pennsylvanicus</i> (Ord.)	От степей южного типа (Ю. Каролина, Виргиния, Кентукки) до северной тайги Америки	Тундры провинции Киватин, к югу от Эскимо-Пойгг, низовья р. Глевпаза (<i>M. P. aphrodcinus</i> Preble) и о-в Ричарда (69° с. ш.)
<i>Microtus xanthognathus</i> (Leach.)	Северно-таежные районы Канады и Аляски (к северу от Гудзонова залива)	В отдельных участках ареала проникает в тундру, по р. Андерсона — до океана
<i>Microtus middendorfi</i> Poljak.	Вне пределов Субарктики не встречается. Полярный Урал, полуострова Ямал, Таймыр, низовья рек Хатанги и Лены	Распространение ограничен! районами Субарктики
<i>Microtus ctibrevlatus</i> Pall.	Острова Холл и Си. Матвея м Беринговом море	Весь ареал- и пределах Субарктики

<i>Microtus gre-gaiis</i> Pall. Узкочерепная полевка	Восточная Европа и Северная Азия от Архангельской области, Верхнего Прикамья и Оренбургской области на западе до Анадыря и Среднего Амура на востоке. Заселяет, с одной стороны, степную и лесостепную зону (на юг до северного Приаралья и северной Монголии) II С Другой.....лесотундровую и тундровую зоны. В лесную зону проникает лишь на отдельных участках ареала, поэтому на большом протяжении ареал вида разорван в шпротном направлении па два сплошных участка: северный (от Архангельска до Анадырского полуострова) и южный (от р. Камы до р. Амура). Соприкосновение этих участков возможно по р. Лене и ее притокам	Весь северный участок ареала входит в пределы Субарктики
---	---	--

<i>Microtus miu-rus</i> Osgood.	Аляска и Северо-Западные Территории Канады	Большая часть ареала в пределах Субарктики. <i>M. m. muriei</i> Osgood заселяет типичные равнинные и горные тундры Северной Аляски
---------------------------------	--	--

<i>Lepus timidus</i> L. Заяц-беляк	Европа и Азия от Шотландии и Скандинавии на западе до побережья дальневосточных морей к северу от пустынь и степей южного типа. В Северной Америке (<i>L. timidus othus</i> Mer) заселяет северные районы бореальной зоны, лесотундру и тундру к северу от Ньюфаундленда, Лабрадора, Большого Невольничьего и Большого Медвежьего озер; острова Канадского архипелага, Гренландия (<i>L. l. arcticus</i> Ross.), ряд мелких островов Полярного бассейна	На многих участках ареала заходит в лесотундру и тундру. В Северной Америке — преимущественно субарктический вид
---------------------------------------	---	--

Примечание окончательно до сведения обеих форм

казанной. В ее пользу говорит общи м (см. ниже, гл. III).

и *L. arcticus*) не может считаться характер географической изменчи-

<i>Lepus ameri-canus</i> Erxleben	Северная Америка; горные районы южных штатов (Виргиния, Калифорния) и вся лесная зона	В Канаде и на Аляске проникает в тундру и лесотундру. Возможно, что большинство сведений о пребывании этого вида основано на наблюдениях над кочующими особями
Примечк. <i>L. timidus</i> —	ан ие. Видовая самостоятельность <i>L. americanus</i> — формы очень близкой и принимается условно.	
<i>Ochotona al-pina</i> (Pall) Северная пищуха	Ареал разорван. Отдельные местонахождения по горным хребтам Полярного Урала, Восточной Сибири и Дальнего Востока. На юг до Алтая, Хангая, Кентая и Хин-гана	На Полярном Урале — типично субарктический вид
Вид	Общая характеристика ареала	Распространение в Субарктике
<i>Ochotona col-laris</i> (Nelson)	Аляска и Канада к северу от южных районов Британской Колумбии	По р. Юкону заходит в пределы Субарктики
<i>Maries ame-ricana</i> (Turton) Американская куница, илька	Хвойные леса Северной Америки; по западной цепи хребтов к югу до Нью Мексико и южных районов Сьерра-Невады	На Аляске и в Северной Канаде заходит в лесотундру. Местами регулярно добывается за пределами лесной растительности (горы Брукса)
<i>Mustela ermi-ll ca</i> L. Горноста́й	Все ландшафтные зоны Европы, палеарктической Азии и Северной Америки. На север до побережья полярных морей; острова Полярного бассейна	Обычный вид большинства районов Субарктики
<i>Mustela niva-lis</i> L. Ласка	Северная Африка и все ландшафтные зоны Европы и палеарктической Азии	Обычный вид большинства районов Субарктики
Примечание. Видовая самостоятельность <i>M. nivalis</i> и <i>M. rixosa</i> требует дальнейшего обоснования.		
<i>Mustela rixo-v/</i> Bangs Карликовая ласка	Все ландшафтные зоны Северной Америки	Обычный вид большинства районов Субарктики
Примечание. Мы оставляем за американскими ласками название <i>M- rixosa</i> чисто условно, до ближайшей ревизии систематики вида (см. гл. III).		
<i>l,ill rii cana-teiisis</i> Schreb. Канадская Ыдра	Различные ландшафтные зоны Северной Америки к северу от пустынь Техаса, Нью Мексико и Калифорнии	В отдельных участках ареала проникает в тундру и южную тундру
<i>Mustela vison</i> Sclicrber. Американская цирка	Все ландшафтные зоны Северной Америки к северу от Мексики	Имеются отдельные указания о добыче этого вида в пределах Субарктпки (горы Брукса, фор! Юкон)
<i>(lain gulo</i> L. l'но шаха	В настоящее время ареал ограничен лесной зоной (включая и горные леса) Европы (Скандинавия), Азии и Северной Америки; на се-вер до побережья и островов Полярного бассейна. В недавнем историческом прошлом встречалась в степных и лесостепных районах (? Западной Сибири заходит в лесостепь и в настоящее время)	Обычный вид тундры и лесотундры
Примечание, Видовая общность американских и азиатских росомах в	Общая характеристика ареала	Распространение в Субарктике

настоящее 1сми доказана (Kurten a. Rausch, 1959).Вил		
<i>Ursus arctos</i> L. Бурый медведь	Лесная зона и горные леса Европы, Азии и Северной Америки	Заходы в тундры в летнее время наблюдаются почти по всей азиатской части материка. На Аляске и островах Полярного бассейна (Кодьяк, Афогнак, Шуяк, Адмиралтейства и др.) является характерным представителем субарктической фауны

Примечание. Видовая общность евразийских и американских бурых медведей кажется в настоящее время доказанной (подробнее см. гл. III).

<i>Ursus americanus</i> Pall. Барibal	Лесная зона Северной Америки к северу от Мексиканского плато	Описаны отдельные случаи заходов в тундру
<i>Ursus maritimus</i> Phipps. Белый медведь	Эндемик Арктики	Заходы в Субарктику обычны, но существенной роли в жизни субарктических биоценозов белый медведь не играет
<i>Canis lupus</i> L. Волк	Все ландшафтные зоны Европы, Азии и Северной Америки (на отдельных участках ареала в настоящее время полностью истреблен)	Ландшафтный вид тундры и лесотундры, где местами достигает максимальной численности. Острова Полярного бассейна (Новая Земля, Колгуев и др.)
<i>Canis latrans</i> Say. Койот	Все ландшафтные зоны Северной Америки к югу до Коста-Рики, на север до Аляски и низовий р. Макензи	На Аляске и в Северной Канаде проникает в тундры. <i>C. l. ino-culatus</i> Hall, идет на север до мыса Барроу
<i>Vulpes vulpes</i> L. Лисица	Все ландшафтные зоны Европы, Азии и Северной Америки	В отдельных участках ареала проникает в тундры, местами доходит до побережья Полярного бассейна. В тундрах Аляски — обычный вид
<i>Alopex lagopus</i> L. Песец	Распространение циркумполярное: тундры и лесотундры Евразии и Северной Америки, острова Полярного бассейна, Гренландия. В лесную зону проникает только во время миграций	Эндемик Субарктики
<i>Lynx lynx</i> L. Рысь	Лесная зона (включая и горные леса) Европы (Скандинавия, Балканский и Иберийский полуострова), Азии и Северной Америки	На отдельных участках ареала проникает в тундру, но нигде не является характерным элементом фауны субарктических ландшафтов

Примечание. Видовая общность *L. lynx* и *L. canadensis* доказана (Kurten a. Rausch, 1959).

<i>Alces alces</i> L. Лось	Лесная зона Евразии и Северной Америки; на юге проникает в лесостепь, на севере — в предтундровые редколесья	Почти на всем протяжении ареала заходит за Полярный круг является постоянным обитателем лесотундровой зоны; отдельные заходы в тундру вплоть до побережья полярных морей. На Аляске регулярно добывается в типичной тундре (рис. 3)
-------------------------------	--	---

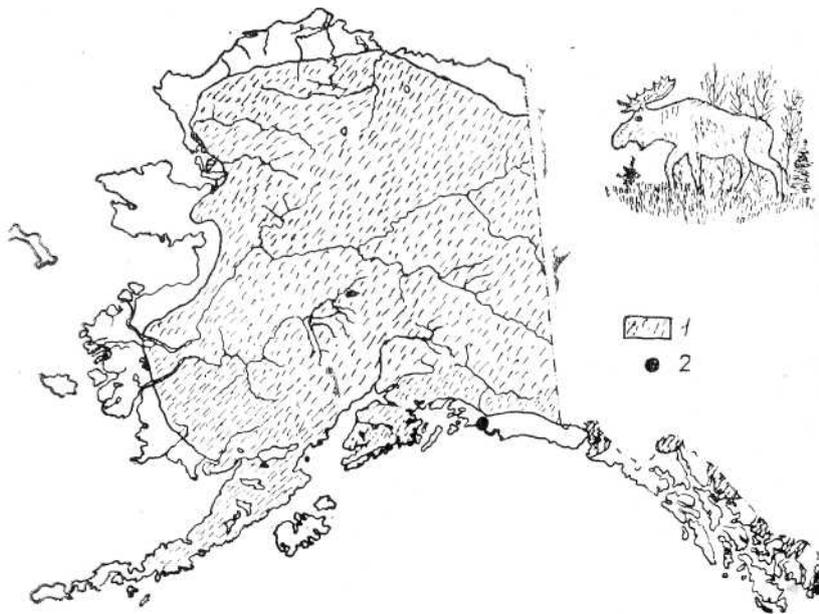


Рис. 3. Распространение лося на Аляске (По L. Starker a. D. Fraser, 1953).
1 — ареал (1952); 2 — интродукция.

<i>Rangifer ta- faticus</i> L. (Неверный исп.)	Таяжная зона, тундры и лесо- тундры Европы (к востоку от Скан- динавии), Азии и Северной Америки; острова Полярного бассейна	Ландшафтный вид Субарктики
--	---	----------------------------

Примечание. Систематика рода *Rangifer* разработана недостаточно. Разные авторы признают разное количество видов. Херре (Herre, 1956) объединяет всех северных оленей в один вид (*Formenkreis*) — *R. tarandus*. Этому же мнению придерживаются И. Гептнер, А. А. Насимович, А. Г. Банников (1961). С другой стороны, Миллер Келлог (Miller a. Kellog, 1955) для одной только Северной Америки принимают 4 самостоятельных вида. Мы придерживаемся представления о видовом единстве всех форм рода *Rangifer*. Это оправдывается их относительно незначительными морфологическими отличиями (они отличаются, во всяком случае, не больше, чем различные формы одного оленя, видовой общность которых достаточно обоснована), наличием ряда переходных форм, и, по нашему мнению, главное, — для всех форм *R. lurund* характерны общие закономерности географической изменчивости (подробнее см. гл. 11). В отношении очень показательным является морфологическое сходство северных оленей, рассматриваемого многими авторами в качестве самостоятельного вида *R. platyrhynchus* Vrolix, с оленями Новой Земли и других островов. Как мы пытались показать в другой работе (Шварц, 1959 а), принципиальная тождественность географических форм — важное свидетельство о пользе видовой общности сравниваемых форм.

<i>Orrainnus</i> пшгм, units Illflinville	Горы Северо-Западно от Айдахо и Монтаны Медной реки на Аляске	ii Америки до района	Северный участок ареала пределах Субарктики
Вид	Общая характеристика ареала		Распространение в Субарктике
<i>Ovis canadensis</i> Shaw. Снежный баран	Горы Восточной Сибири от р. Енисей до побережья Охотского моря и от побережья Ледовитого океана до южной оконечности Камчатки. Горные районы Северной Америки от Мексики и Калифорнийского залива, Скалистые горы и Сьерра-Невада, горы Брукса и полуостров Кенай на Аляске		Ландшафтный вид горных цепей субарктических районов Восточной Азии и Северной Америки
<i>Ovibos moschatus</i> Zimmermann Овцебык	Северо-Западные Территории Канады к северу от Большого Медвежьего озера; острова Канадского архипелага; Гренландия. В настоящее время общая численность — около 10 000 голов. Акклиматизирован в Скандинавии. В недавнем прошлом был широко распространен в Азии, включая Субарктику (Верещагин, 1959)		Ландшафтный вид тундры (преимущественно северной)

для нее популяций и не играют сколько-нибудь существенной роли в жизни субарктических биоценозов. Данные, характеризующие условия существования указанных видов в тундре (во многих случаях — временные), представляют очень большой биологический интерес: они создают предпосылки для понимания первых стадий процесса проникновения бореальных видов в тундру и будут нами использованы в дальнейшем, но в качестве элементов фауны Субарктики эти виды рассматриваться не могут.

Кроме указанных видов, в Субарктике насчитывается 41 вид млекопитающих: хищных — 8, копытных — 5, грызунов и зайцеобразных — 22 (видовая самостоятельность двух из них сомнительна) и насекомоядных — 6.

Анализ представленной схемы показывает, что фауна млекопитающих Субарктики складывается из различных фаунистических элементов.

Прежде всего необходимо выделить группу автохтонов Субарктики — видов, ограниченных в своем распространении преимущественно или исключительно тундрой или лесотундрой. Формирование их отличительных особенностей связано с приспособлением к условиям существования на Крайнем Севере. Виды этой группы составляют около 25% списочного состава фауны (10 видов), но в субарктических биоценозах они в большинстве случаев являются численно доминирующими формами. Субарктические автохтоны представлены в отряде хищных одним видом (песец), копытных — 2 (северный олень и овцебык), грызунов — 6 (3 вида рода *Microtus*, 2 вида леммингов¹ и копытный лемминг). Среди других отрядов млекопитающих автохтонов Субарктики нет.

Группа автохтонов по своему значению и происхождению весьма неоднородна. Ее основу составляют виды циркумполярного распространения, морфологически резко отличающиеся от родственных форм ландшафтных зон более низких широт. При этом морфологические, а также и физиологические особенности, о которых мы подробнее будем говорить ниже, стоят в совершенно явной связи с условиями существования на Крайнем Севере.

¹ В последнее время появились весьма обоснованные соображения о видовой общности *L. lemmus* и *L. obensis* (Sidorowicz, 1960). К числу этих форм относятся: 2 вида леммингов, копытный лемминг, песец, северный олень и овцебык. Все эти виды относятся к эндемичным субарктическим родам или подсемействам (*Oviboschinae*), что подчеркивает их морфологическое своеобразие¹.

Систематическое положение и происхождение *M. abbreviatus* недостаточно выяснено. В силу ограниченного распространения она не играет никакой роли в сложении субарктических ценозов, а ее видовое обособление, вероятно, в значительной степени определяется изоляцией. Один из двух представителей подрода *Stenocranius* — *M. gregalis* — широко распространен в степях и тундрах Евразии, а другой — *M. miurus* — в тундрах Северной Америки. Сходство между северными *gregalis* и *miurus* настолько велико, что их родство не вызывает никаких сомнений. *M. miurus* произошла от *M. gregalis*, проникших в тундру через Берингову сушу на американский материк. В этом отношении крайне показательно, что *M. miurus* в Америке в своем распространении ограничена Субарктикой, а *M. gregalis* представлена как степными, так и тундровыми группами форм.

M. middendorffi — вид широкого географического распространения, но ареал ее значительно уже ареала обского и копытного леммингов. Его-фаунистические связи менее ясны, чем у *M. miurus*, что свидетельствует

о более высокой степени морфологической дифференцировки, однако никаких морфологических признаков, имеющих таксономическое значение, которые были бы связаны с приспособлением к жизни в высоких широтах у полевки Миддендорфа обнаружить не удается.

Таким образом, из 41 вида млекопитающих, населяющих Субарктику, только 6 приобрели бесспорные морфологические особенности, связанные со специфическими условиями существования, и в своей эволюции приобрели особенности родового или еще более высокого ранга.

Следующей по своему значению группой форм являются виды с крайне широким распространением, охватывающим несколько ландшафтных зон (и отдельных случаях от тундры до пустыни): *C. lupus*, *V. vulpes*, *M. egyptinea*, *M. nivalis*, *M. rixosa*, *G. gulo*, *A. terrestris*, *M. oeconomus*, *O. zibet hica* и 3 вида землероек (*S. arcticus*, *S. araneus*, *S. minutus*).

Хотя в настоящее время ареал росомахи и ограничен преимущественно Лесной зоной, но в недавнем историческом прошлом она была широко распространена в степи и лесостепи (Кириков, 1959), почему и заслуживает включения в условную группу «космополитов». Виды этой группы играют огромную роль в жизни арктических биоценозов. За исключением песца, к ней относятся все населяющие тундру хищники. Некоторые виды, подобно суоарктам-автохтонам, имеют кругополярный ареал (волк, лисица, гор-иостай, росомаха, полевка-экономка, обыкновенная бурозубка), другие представлены в Америке и Евразии крайне близкими формами. Численность отдельных видов этой группы в тундре вполне соизмерима с численностью автохтонов. Наконец, весьма примечательно, что большинство видов этой группы в своем распространении не ограничивается южными районами Субарктики, а проникает далеко на север, местами до побережья полярных морей. Только водяная крыса и обыкновенная бурозубка, как правило, не проникают в глубинные районы тундры, но в пределах освоенных территорий достигают очень высокой численности.

Лесные виды в фауне тундры менее многочисленны. К ним относятся ■ *U. arctos*, *A. alces*, *C. rutilus*, *C. rufocanus*, *M. agrestis*, *L. timidus*, *L. americanus*, *S. cinereus*, *S. daphaenodon*, *S. obscurus*.

В противоположность «космополитам» большинство лесных видов в Суб-арктике занимают южные районы (*C. rutilus*, *C. ufocanus*, *M. agrestis*, *S. daphaenodon*, *S. cinereus*, *S. obscurus*) или проникают в типичную тундру лишь в отдельных ее секторах. Лишь два вида (*L. timidus* и *L. americanus*, напомним о недостоверности их видовой самостоятельности!) имеют обширный ареал и играют видную роль в субарктических биоценозах. К элементам степной фауны можно отнести только два субарктических вида — *M. gregalis* и *C. undulatus*, хотя, как будет показано в дальнейшем, в формировании местной фауны они играли большую роль. Горные млекопитающие представлены в Субарктике шестью видами: *O. cansadensis*, *M. catantchatica*, *M. caligaia*, *Aliicola lemmings*, *M. hyperboreus*, *O. alpina*.

Интересно отметить, что все эти виды и в Субарктике сохранили свою привязанность к горным биотопам. Ни один из горных видов млекопитающих не изменил своего образа жизни (не перешел к жизни на равнинах), как этого можно было бы ожидать, исходя из известного сходства некоторых элементов климата субарктической и высокогорной зон жизни.

В настоящей главе мы стремились дать лишь самую общую и, безусловно, поверхностную характеристику фаунистического сложения териофауны Субарктики. Она послужит нам известным ориентиром при описании биологических особенностей субарктических видов. Представление о генезисе фауны Субарктики может быть составлено только на основе этого описания и явится заключительной главой этой книги.

ГЛАВА III

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИЙ

Таксономическая характеристика тундровых и лесотундровых популяций различных видов представляет во многих отношениях выдающийся интерес, так как свидетельствует о степени их морфологической дифференциации, истории расселения и о путях формирования фауны Субарктики. Соответствующие данные представлены нами в систематическом порядке; они дают наглядное представление о различиях в этом отношении между отдельными видами.

Виды, лишь заходящие в тундры, но не образующие здесь постоянных Популяций, а также акклиматизированные формы естественно представлены подвидами широко распространенными или северно-бореальными. В этой главе они не рассматриваются. Не включены в нее и горные виды (*Mag-ninla camtchatica*, *M. caligata*, *Aliicola lemmings*, *Microtus hyperboreus*, *Ochotona alpina*, *Ovis canadensis*). В большинстве случаев их субарктические популяции представлены самостоятельными подвидами, но их относительно высокая таксономическая дифференциация в значительной степени определяется изоляцией (а не приспособлением к условиям существования на Крайнем Севере), вытекающей из общих особенностей их распространения. Поэтому анализ их положения в системе вида мало что может дать для понимания путей формирования субарктической терио-фауны.

Sorex arcticus. В тундре и лесотундре Европы и Азии представлена двумя подвидами: *S. a. petshorae* Ognev и *S. a. borealis* Kastschenko, ареал которых ограничен субарктическими зонами. Оба подвида отличаются сходными морфологическими особенностями (средние размеры тела, чепрачная окраска). Для *S. a. borealis* характерен относительно короткий хвост. *N. (/ . petschorae* отличается от *S. a. transryphaeus* Stroganov более крупными размерами тела.

Sorex araneus. В пределах лесотундры и южной тундры встречается *S. a. lomensis* Ognev и возможно *S. a. araneus* L. Оба подвида имеют чрезвычайно широкую область распространения, на юг до лесостепи включи-и.г.и.по. Обследованные нами популяции с Полярного Урала отличались очень крупными размерами; достаточно ли этой особенности для выводов номенклатурного порядка, до полной ревизии внутривидовой систематики **Инда**, сказать невозможно (Шварц, 1962).

Sorex minuius. За отсутствием материала таксономическая характеристика малой бурозубки из крайних северных районов не может быть дана. **Наши** данные, **основанные** на изучении этого вида в лесотундровых районах Ямала и Полярного Урала (Шварц, 1962) показывают, что **субарктические популяции** этого вида отличаются **крупными размерами**.

Sorex cinereus, Тундровые популяции **ВИД8** выделены в самостоятельные Ядиды (*N. c. ungyatnak* **And-Rand** и *N. c. hollisteri* Jackson). **Харак-**Грпля особенность *N. c. ungyatnak* короткий хвост. Укорочение **ХВОСТЯ** происходит резко (без выраженной клинальной изменчивости) при переходе от лесных популяций (*S. c. cinereus*) к тундровым (Bee and Hall, 1956).

Sorex daphaenodon. В пределах Субарктики встречены *S. d. sanguini-dens* [Allen (Строганов, 1957) и *S. d. scaloni* Ognev (Шварц, 1962). Обследованные нами популяции с Полярного Урала отличаются очень крупными размерами. Достаточно ли этой особенности для выводов номенклатурного характера — сказать и в '-пом случае¹ трудно.

Sorex obscurus. Бореальные и тундровые популяции вида принадлежат к одному подвиду *S. o. obscurus* Merriam. Никаких указаний о морфологической специфичности тундровых популяций нет.

Arvicola terrestris. Морфологические особенности субарктических популяций водяной полевки никогда специально не изучались. Поэтому дать их таксономическую характеристику в настоящее время

невозможно. Эта задача затрудняется также крайней запутанностью внутривидовой систематики вида. В связи с этим достаточно упомянуть, что Б. С. Виноградов и И. М. Громов (1952) отказались от попытки критического пересмотра описанных форм. Как уже указывалось, водяная полевка проникает в тундру на большей части своего ареала. Можно полагать, что субарктические популяции резко от северно-бореальных не отличаются, так как: иначе это было бы неминуемо отмечено исследователями, работавшими в пограничных районах. В разных частях ареала субарктические популяции относятся к разным подвидам (*L. t. terrestris* L., *A. t. jacutensis* Ognev., *A. t. pallasii* Ognev), область распространения которых охватывает ряд ландшафтных зон. Мы также не смогли обнаружить явных и статистически достоверных отличий между водяными полевками, добытыми в тундре и лесотундре п-ова Ямал, и полевками северной части районов лесной зоны. Единственный из описанных подвигов, ареал которого, по-видимому, ограничен субарктическими районами (*A. t. ferrugineus* Ogn.), никакими особенностями, которые можно было бы связать с приспособлением к жизни в высоких широтах, не обладает, и ее таксономическая самостоятельность вообще сомнительна. Сказанное заставляет думать, что субарктические популяции водяных крыс нигде не приобрели никаких особенностей таксономического значения.

Microtus agrestis. В пределы Субарктики заходят *M. a. agrestis* L. (север европейской части СССР, относительно крупная, темная форма) и *M. a. og-nevi* Scalon (от Северного Урала до бассейна Нижнего Енисея; еще более темная форма, размеры примерно как у *M. a. agrestis*). Основной ареал обоих подвигов — в пределах лесной зоны.

Microtus oeconomus. В пределах Советского Союза описано 15 подвигов экономки (Огнев, 1950; Виноградов и Громов, 1952). Для Северной Америки (Аляска с прилежащими островами) указывается 12 подвигов (Miller a. Kellog, 1955). Многие из них заходят в тундру и образуют постоянные тундровые популяции. Мы не приводим их перечень, так как совершенно убеждены в искусственном выделении многих форм, если не большинства их. Они отличаются окраской, размерами и некоторыми особенностями в пропорциях тела. Однако все эти признаки зависят от возраста животных, времени их коллекционирования и от того, к какому поколению (весеннему или летнему) относится выборка, которая легла в основу при описании подвида. Между тем, большинство подвигов экономки описано на небольшом и недостаточно репрезентативном материале; искусственное обособление подвигов оказывается при этом неизбежным. Это очень отчетливо сказывается и на характере диагноза отдельных форм. Так, например, для *M. oe. ratticeps* Keys a. Bias указаны размеры черепа 27,3—31,0 мм, для *M. oe. chahloni* Scalon — 26,6—31,7 мм и т. п. Столь большие колебания размеров черепа говорят о том, что **подвидовые особенности охарактеризованы** на основе разнородного материала. В этих условиях географические сравнения, по нашему мнению, лишены смысла (Шварц, 1962) или могут служить только для общей ориентировки. Не лишне напомнить, что в палеонтологии изменчивость признака используется в качестве критерия однородности материала (Kurten, 1960), тем более это уместно учитывать при работе с рецентными формами.

Другое замечание аналогичного значения касается американских экономок. Как указывалось, их описано 12. Даже такой осторожный и критически мыслящий систематик, как Рауш (Rausch, 1953) на карте распространения экономки на Аляске приводит 7 подвигов. Рассмотрение этой карты (рис. 4) показывает, что ареалы отдельных подвигов столь ограничены, что даже если морфологические различия между ними реальны, то это скорее указывает на морфологическую дифференцировку локальных популяций, чем на существование подвигов.

Мы намеренно остановились на этом вопросе, так как некритическое выделение подвигов создает ложное впечатление о степени подвидовой дифференциации вида на определенной территории, что, как мы попытаемся показать далее, **имеет** не только формальное, но и глубоко **принципиальное** значение.

Анализ внутривидовой **изменчивости** экономок по-**казывает**, что большинство субарктических популяций отличается крупными размерами, длинным и пышным зимним мехом и относительно коротким хвостом. Реальность этих особенностей **Тундровых** экономок несомненна, но отличаются ли они в этом отношении от популяций северных **рипопов** бореальной зоны — остается во многих случаях невыясненным. С другой стороны, есть основания думать, что в формировании характерных **признаков** тундровых экономок большую роль играет непосредственное влияние условий существования.

Н. А. Овчинниковой и автором (in litt.) было показано, что различия в **длине** хвоста экономок Полярного и Среднего Урала статистически **достоверны**. Однако поколение полярных экономок, родившееся и выросшее в виварии, отличалось более длинным хвостом, чем южные экономки. (**тот эксперимент** показывает, что некоторые особенности полярных грызунов **могут не быть фиксированными наследственно**. Одни и тот же **Примпак** у **разных видов** может **иметь различную генетическую** природу у *gregalis major* Оцп. **длина хвоста не** увеличилась даже **после 6> поко-леней** разведешш в неволе).

Microtus gregalis, Субарктические подвиды (*M. g. major* Ogn< и близкие

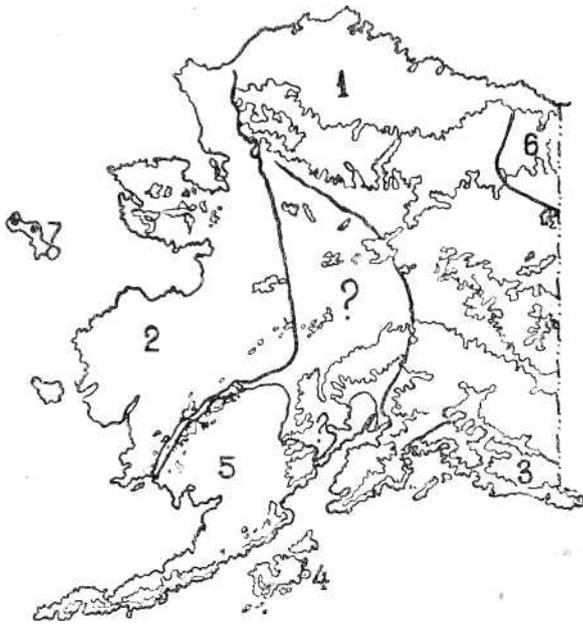


Рис. 4. Распространение полевки-экономки на Аляске. (По R. Rausch, 1953).

1 — *M. oe. endocetus*; 2 — *M. oe. operarius*; 3 — *M. oe. ijakutensis*; 4 — *M. oe. kadiacensis*; 5 — *M. oe. ssp. resembling Macfarlandi*; 6 — *M. oe. innuitus*.

подвиды, реальность которых нуждается в подтверждении) отчетливо отличаются от южных более светлой рыжевато-охристой окраской, значительно более **крупными** размерами тела, коротким хвостом, большей ступней, более длинной лицевой частью черепа, более широкой межглазничной частью черепа и рядом **других морфологических и физиологических** особенностей (**Шварц, Покровский, Копени, 1960**). Характерные особенности *M. g. major* наследственно закреплены; они сохраняются при разведении **животных в неволе** в течение ряда поколений.

Microtus miurus. Ареал вида ограничен субарктическими **районами**. Описано несколько подвидов (рис. 5). Различия между более северными подвидами (*M. m. muriei* Nelson, хребет Брукса) и более южными (*M. m. miurus* Os» good, п-ов Кенай), по-видимому, незначительны и нуждаются в дополнительном анализе. Реальность подвидов *M. miurus* вообще столь же сомнительна, как и реальность подвидовой дифференциации северных форм *M. gregalis*. Северные *M. gregalis* крупнее *M. miurus*.

Microtus middendorffi. Распространение вида ограничено субарктическими районами. Описано 2 подвида: урало-ямальский (*M. m. ryrphaeus* Нерт) и восточный (*M. m. middendorffi* Poljakov). В нашей коллекции, насчитывающей более 500 шкурок с п-ова Ямал и Полярного Урала, большое число особей неотлично от восточного подвида.

Microtus abbreviatus. Эндемичный вид двух островов Берингова моря: Холл (*M. a. abbreviatus* (Miller) и Св. Матвея (*M. a. fische-ri* Merriam). Различия между подвидами незначительны, их реальность сомнительна.

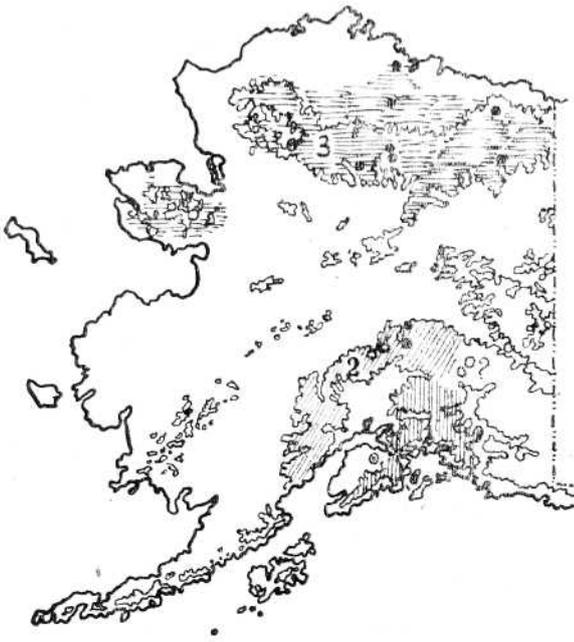


Рис. 5. Распространение *Microtus miurus* на Аляске (По R. Rausch, 1953).

1 — *M. m. miurus*; 2 — *M. miurus oreas*; 3 — *M. miurus muriei*.

Lemmus lemmus. Мономорфный вид с узким распространением. исуира-фическая изменчивость не констатирована (Sidorowicz, 1960).

Lemmus obensis. Из азиатской части ареала вида описан ряд близких подвидов, населяющих материковые тундры (*L. o. obensis* Brants, *L. o. bungei* Vinogradov, *L. o. chrysogaster* J. Allen). Их различия, касающиеся в основном окраски, незначительны. К тому же особи определенного типа окраски, считающегося характерным для одного подвида, в большом числе встречаются в ареале другого. Среди леммингов, добытых нами в районе Яптик-Сале (на п-ове Ямал) можно подобрать большую серию особей идентичных *L. o. chrysogaster*, западная граница области распространения которого проходит по р. Колыме. Поэтому высказанное недавно С. Сидоровичем (Sidorowicz, 1960) мнение о целесообразности объединения всех леммингов материковых тундр в один подвид кажется обоснованным.

Лемминги Новосибирских островов (*L. o. novosibiricus* Vinogr.) резко отличаются от материковых особенностями окраски летнего меха, очень длинным и светлым (почти белым) зимним волосом и крупными когтями у зимних экземпляров. Очень показательным, что морфологически близкие формы встречаются на о. Врангеля и в устье р. Яны (Виноградов и Громов, 1952). В Северной Америке вид представлен пятью подвидами, области распространения которых ограничены Субарктикой. Для анализа закономерностей географической изменчивости лемминга в пределах Северной Америки материала недостаточно.

Dicrostonyx torquatus. Видовое единство азиатских и американских копытных леммингов в настоящее время может считаться доказанным. Эндемик Субарктики, циркумполярный вид. На протяжении обширного ареала образует ряд подвидов, отличающихся по существу только окраской, так как описываемым некоторыми авторами (Hinton, 1926 и др.) особенностям в пропорциях черепа отдельных подвидов нельзя придавать значения до тех пор, пока они не будут подтверждены на безупречно подобранном материале. В настоящее время для Палеарктики принимается 4 подвида: *D. t. torquatus* Pall., *D. t. unguatus* Baer, *D. t. chinopaeus* Gl. Allen, *D. t. vinogradovi* Ogn. (Виноградов и Громов, 1952), для Америки — 5 (*D. t. rubicatus* Merriam, *D. t. groenlandicus* Trail, *D. t. kilangminiak* And-Rand, *D. t. richardsoni* Merr, *D. t. exsul* Allen). Общей закономерности в географической изменчивости копытных леммингов установить не удалось.

Clethrionomys rutilus. Тундровые популяции американских красных полевок выделены в хорошо дифференцированный подвид (*C. z. waschburni* Hanson). Тундровые популяции палеарктических *C. rutilus*, кажется, никогда в особые подвиды не выделялись, но проведенное нами сравнительное изучение ямальских и северно-канадских полевок показало их большое сходство (Большаков, Шварц, 1962). Общие признаки этих форм: крупные размеры тела, очень короткий хвост, большая длина верхнего зубного ряда, сильная опушенность задней ступни у зимних экземпляров. Между тем, ямальские полевки резко отличаются от полевок северно-бореальной зоны Урала и Западной Сибири, а *C. z. waschburni* от полевок лесной зоны Аляски, Канады и Восточной Азии. Это позволяет говорить, об общих тенденциях формообразования при продвижении в тундру красных полевок Америки и Азии.

Lepus timidus. В палеарктическую часть ареала вида заходят представители следующих подвидов: *L. t. timidus* L., *L. t. sibiricorum* Iohans, *L. t. begitschewi* Koljushev, *L. t. gichiganus* Y. Allen, *L. t. kolymensis* Ogn., *L. t. tschuktschorum* Nordquist. Отличия между подвидами очень неясные, и их реальность требует подтверждения. Основная часть их ареалов лежит в лесной зоне; характеристика этих подвидов — это не характеристика тундровых популяций зайца. Однако в пределах разных описанных подвидов крайние северные (тундровые и лесотундровые) популяции характеризуются особо крупными размерами. Это хорошо видно на карте (рис. 6), составленной нами на основании собственных и литературных данных. Изучение беляков с Северного Урала и п-ова Ямал показывает, что граница распространения относительно мелкого лесного зайца и очень крупного тундрового может быть проведена достаточно отчетливо и связана с изменением направления изменчивости вида: в лесостепи Зауралья заяц крупный, затем в лесной зоне происходит постепенное уменьшение его размеров, а на крайнем северном пределе его распространения — новое резкое увеличение. Зайцы п-ова Ямал — очень крупные. Вес летних особей нередко превышает 5 кг. Это значит, что зимний вес ямальских зайцев приближается к 6—7 кг. Эти данные позволяют считать, что в Субарктике беляк представлен популяциями, хорошо характеризующимися морфологически. Их номенклатурное обособление **могло** бы быть проведено столь же обоснованно, как и для большинства других подвидов.

Указанные в диагнозах различия окраски отдельных подвидов вряд ли существенны. Во всяком случае в нашей коллекции, насчитывающей более 40 шкур летних беляков с п-ова Ямал, можно подобрать экземпляры, по своей окраске подходящие под диагноз любых подвидов.

Насколько в настоящее время может считаться установленным, в Северной Америке распространение беляка ограничено субарктическими и арктическими районами (Северная Канада, Аляска, Гренландия, острова Принса Патрика, Элсмир, Баффинова Земля, Девон, Свердруп, Виктория и др.). Зайцы Северной Америки отличаются исключительно крупными размерами (вес до 8,5 кг, длина тела свыше 70 см) и большими размерами задней ступни — до 17,8 см (Cahalene, 1954). Они представлены двумя подвидами: *L. t. othus* Merг. и *L. t. arcticus* Poss. (Hall, 1951; Ellerman a. Morrison-Scott, 1951; Бобринский, Кузнецов, Кузякин, 1944). Особенно крупные зайцы встречаются в Гренландии.

Alces alces. На востоке палеарктической части ареала граница области постоянного обитания лося проходит несколько севернее южной границы северного криволеся. Указанная часть ареала занята крупным подвидом (*A. a. phizenmayeri* Zukowsky). Для Аляски принимается самостоятельный подвид лося *A. a. gigas* Miller, отличающийся очень крупными размерами. Лоси этого подвида регулярно добываются в тундре (Rausch, 1953).

Rangifer tarandus. Мы уже упоминали о мотивах, заставляющих нас присоединяться к взгляду о видовом единстве всех оленей рода *Rangifer*. В пределах вида *R. tarandus* выделяется большое (разными авторами — различное) количество локальных форм. Карта, (рис. 7) заимствованная нами из работы Херре (Негге, 1956), дает хорошее представление о морфологическом разнообразии северного оленя и о распространении отдельных форм. Спорить о том, какой таксономический ранг должен быть присвоен этим формам в настоящее время, по-видимому, бесполезно. Систематика рода разработана слабо и основана на недостаточно обширном и, главное, недостаточно репрезентативном материале. С другой стороны, как это совершенно справедливо отметил И. В. Друри (1949), общие закономерности географической изменчивости домашних и диких оленей совпадают (следствие незначительной степени доместикации домашнего северного оленя). Наконец, влияние постоянного скрещивания домашних оленей с дикими наблюдается во многих районах палеарктического сектора ареала вида, что не может не сказаться на морфологических особенностях диких оленей. Вследствие этого, изучение внутривидовой изменчивости диких оленей, проведенное на современном материале, неизбежно даст в какой-то степени искаженную картину формообразования у рассматриваемого вида.

Есть веские основания полагать, что многие краниологические особенности разных форм оленя, рассматриваемые в качестве подвидовых критериев, являются прямым следствием различий в размерах сравниваемых форм (Негге, 1956) или скорости их роста (Шварц, 1962). Это делает под-видовую систематику вида еще более трудной и недостаточно обоснованной. Однако в рассматриваемом здесь плане важно иное: все тундровые формы оленя четко отличаются от лесных.

Лесные олени отличаются от тундровых более крупными размерами, более длинными ногами, относительно узкими копытами, менее раскидистыми рогами, удлинненным черепом. Приспособительный характер этих особенностей тундровых и лесных оленей совершенно очевиден и дает основание полагать, что дифференцировка лесных подвидов (*R. t. valentitiae* Flerov, *R. t. phylarchus* Hallist, *R. t. caribou* Gm. и др.) и тундровых (*R. t. tarandus* L., *R. t. groenlandicus* Vog. и др.) связана с приспособлением к разным

условиям среды. Тундровые и лесные формы отличаются

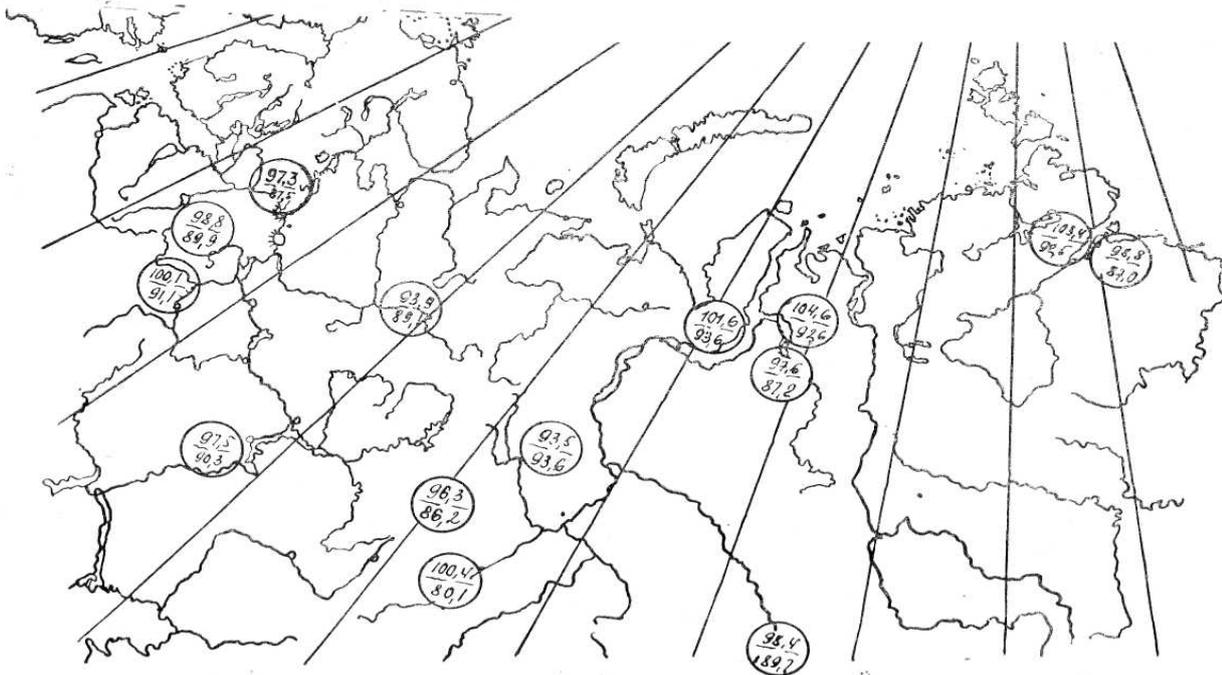


Рис. 6. Географическая изменчивость размеров черепа зайца-беляка. (По Отлеву, 1950 и неопубликованным материалам лаборатории зоологии; в числителе — общая, в знаменателе — кондилобазальная длина черепа).

и экологически: первым свойственны сезонные кочевки, для вторых они не характерны. Особенно ярко морфологические особенности тундровых форм проявляются у оленей о. Шпицбергена, которых многие авторы выделяют в самостоятельный вид (*R. platyrhynchus* Vrolik). Лицевая часть черепа

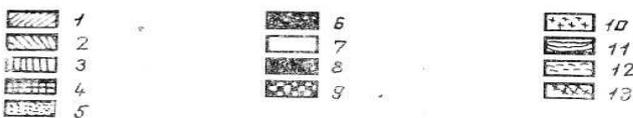
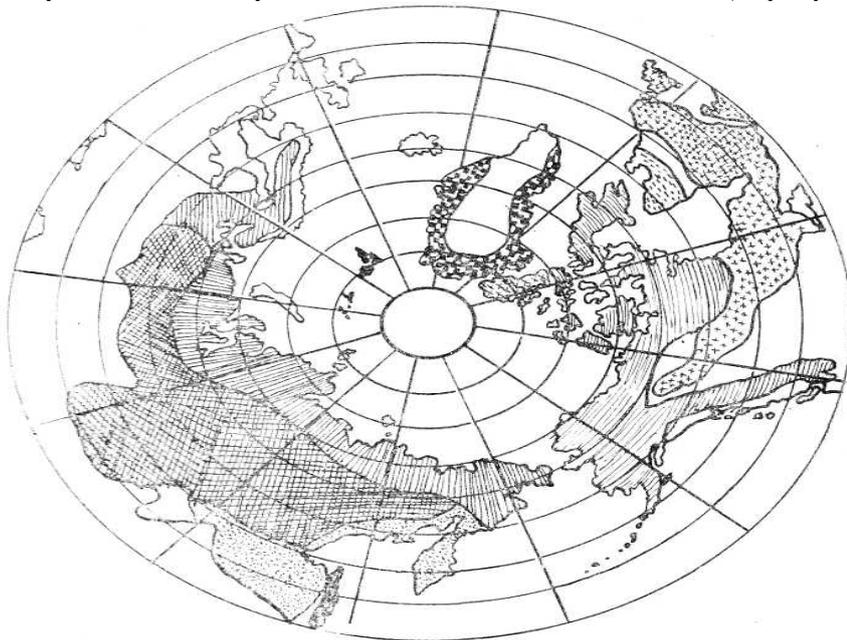


Рис. 7. Распространение различных форм рода *Rangifer* (по Herre, 1956):
 1 — *grandus*; 2 — *pearsoni*; 3 — *sibiricus*; 4 — *valentinae*; 5 — *phylarchus*; 6 — *setoni*;
 7 — *angustirostris*; 8 — *platyrhynchus*; 9 — *groenlandicus*; 10 — *caribcu*; 11 — *arcticus*;
 12 — *cabotti*; 13 — *pearyi*.

шпицбергенских оленей сильно укорочена, размеры очень мелкие (вес около 50 кг), ноги короткие, копыта очень широкие и массивные. Олени о. Новой Земли и некоторых других островов Полярного бассейна по ряду существенных признаков приближаются к шпицбергенским оленям.

Canis lupus. Типичный тундровый подвид волка в Палеарктике — *C. l. albus* Kerr. Его основные особенности — относительно крупные размеры тела (но мельче лесного! Макрдин, 1959, 1959a) и более

светлая, чем у других подвидов, окраска. Из тундр Северной Америки описано несколько подвидов волка (*C. l. tundrarum* Miller и др.), крайне между собой близких (их самостоятельность сомнительна; Rausch, 1953). Размеры крупные, окраска очень изменчива, но в целом светлее, чем у лесных волков.

Vulpes vulpes. В пределы тундры и лесотундры заходят представители по крайней мере 4 палеарктических подвидов лисиц (*V. v. vulpes* L., *V. v. tobolica* Ognev, *V. v. jacutensis* Ognev, *V. v. beringiana* Middendorf).

Тундровые популяции, по-видимому, нигде не дифференцируются до степени подвидов, но ареал *V. v. beringiana* Middendorf (тундряная лисица) — это преимущественно субарктические районы Чукотского полуострова, Анадырского края, п-ова Камчатка. Она обладает средними для северных лисиц размерами тела и не выделяется среди них особой густотой меха. Тундровые популяции лисиц Америки (*V. v. alscensis* Merr.) по размерам, по-видимому, уступают таежным формам.

A. Iopex lagopus. Эндемик Субарктики с циркумполярным распространением. Палеарктический и американский материковые подвиды (*A. I. lagopus* L. и *A. I. innuites* Merr.) характеризуются средними размерами тела и почти полным отсутствием голубой формы. Командорский песец *A. I. beringensis* Merr. выделяется очень крупными размерами тела и резким преобладанием «голубых» животных.

A. I. spitzbergensis Barret-Hamilton et Bonchote (о-ва Гренландия, Исландия, Шпицберген, Земля Франца Иосифа, Новая Земля) отличается мелкими размерами и пышным густым мехом. Отличия между подвидами определяются обеспеченностью кормами (лучшие на Командорах, худшие на о-ве Шпицберген), и, отчасти, изоляцией островных популяций.

Ursus arctos. Как указывалось, эпизодические заходы медведя в тундру наблюдаются почти на всем протяжении его ареала. Однако в Азии он нигде не образует тундровых или лесотундровых популяций. В субарктических районах Америки медведь значительно более обычен (из одной только Аляски было описано 15 «видов» медведей) и представлен здесь различными формами, так или иначе связанными с обитанием в тундре. В этом отношении характерно английское название одной из форм *aU. richardsoni* — *barren ground bear* — тундровый медведь. По крайней мере, 2 американские формы медведя могут рассматриваться как популяции субарктические: *U. a. gyas* Merr. (п-ов Аляска) и *U. a. middendorffi* Merr. (о-ва Кодьяк, Афогнак и Шияк). Их отличительные особенности — очень крупные размеры тела и черепа (рис. 8) и темная, более однородная по сравнению с другими подвидами, окраска.

Gulo gulo. Субарктические популяции росомахи нигде не отличаются достаточно серьезными особенностями, которые позволили бы выделить их в самостоятельные подвиды. Заслуживает быть отмеченным, что географически обособленная крайне северная популяция росомахи (Горы Брукса, Аляска) по размерам уступает более южным формам (Kurten a. Rausch, 1959). Американские и евразийские росомахи выделяются в самостоятельные подвиды (*G. g. gulo* L. и *G. g. luscus* L.). Интересно, что различия между ископаемыми росомахами Европы и современными Северной Америки менее значительны, чем между европейскими ископаемыми и современными (op. cit.).

Mustela erminea. Систематика горностаев разработана плохо, и реальность упоминаемых здесь подвидов не может считаться доказанной. В азиатском секторе Субарктики отмечено распространение *M. e. tobolica* Ognev, *M. e. ognevi* Iurgenson, *M. e. naumovi* Iurgenson, *M. e. orientalis* Ognev, *M. e. arctica* Merriam. В американской Субарктике горностаев также представлен несколькими подвидами. Наиболее широко распространен *M. e. arctica*. Согласно большинству авторов, камчатские и аляскинские горностаи относятся к одному подвиду; Холл (Hall, 1951) выделяет горностаев с Камчатки в самостоятельный подвид *M. e. digna* Hall, оставляя за аляскинскими горностаями название *M. e. arctica*. Во всяком случае, морфологическая близость этих двух форм не вызывает сомнений. По-ви-

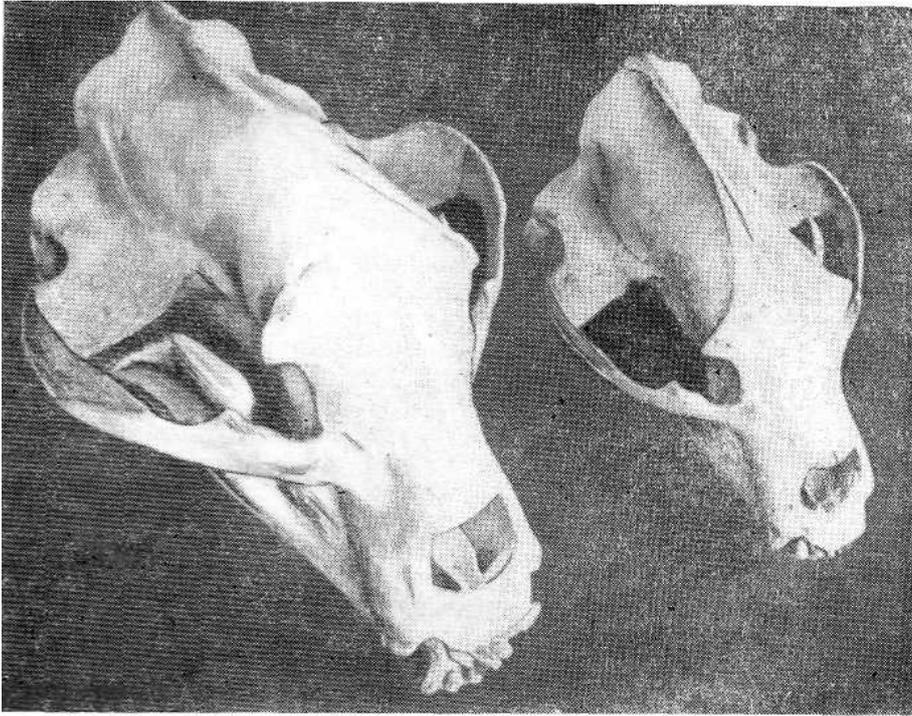


Рис. 8. Череп кодыякского медведя (слева) по сравнению с черепом крупного бурого медведя с Урала.

димому, только ареал *M. e. arctica* ограничен суоарктическими районами. Ареалы других подвидов охватывают как субарктические, так и бореаль-ные территории.

Субарктические популяции горностая относятся к крупным или среднего размера подвидам, но они не крупнее большинства северно-бореаль-ных. Возможно, что средние размеры тундровых популяций горностая несколько преуменьшены, так как в популяциях на Крайнем Севере резко преобладают молодые особи (подробнее см. в гл. VI), еще не достигшие окончательных размеров. Во всяком случае, среди добытых нами на п-ове Ямал летом взрослых горностаев (старше 1 года) преобладали очень крупные животные, а один из них имел вес более 360 г и рекордные размеры черепа (52,6 мм). В Америке размеры горностаев отчетливо увеличиваются с юга на север. Однако при переходе от северных лесных районов к тундровым эта закономерность выражена, по-видимому, даже менее резко, чем в более южных районах. В Азии наблюдается некоторое уменьшение размеров горностая с запада на восток; в соответствии с этим тундровые популяции Восточной Сибири мельче западных бореальных.

Mustela nivalis. Таксономия ласок — один из наиболее интересных вопросов современной систематики не только хищных, но и млекопитающих вообще. Его окончательное решение имело бы большое значение для уточнения некоторых важных закономерностей внутривидовой изменчивости. К сожалению, этот вопрос не только крайне интересен, но и исключительно запутан. Единственное, по-видимому, твердо установленное, сводится к тому, что, в противоположность горностаю, размеры ласок увеличиваются с севера на юг. Это справедливо как для палеарктических, так и для американских форм. Весь север Сибири занят «сибирской, тундряной или малой лаской» — *M. n. pygmaea* Allen (Новиков, 1956). Наши сборы с п-ова Ямал позволяют считать западносибирские популяции ласок принадлежащими к этому подвиду. Нет, по-видимому, достаточных оснований ограничивать его ареал северо-восточной Сибирью, как это делают Н. А. Бобринский, В. А. Кузнецов и А. П. Кузякин (1944)¹.

Исключительно мелкие размеры тела, очень короткий хвост, чисто белая окраска зимнего меха и относительно бледная летнего — эти признаки свойственны всем ласкам, заселяющим тундру, в том числе и американским. Это, видимо, и явилось основной причиной объединения Алленом (Allen, 1903) всех северных ласок в один вид. Если придерживаться этой точки зрения, то ласки в Евразии представлены двумя видами: *M. nivalis* и *M. rixosa*, причем последний имеет циркумполярное распространение. Это представление не получило широкой поддержки. Н. А. Бобринский, В. А. Кузнецов и А. П. Кузякин (1944), Эллерман и Моррисон-Скотт (Ellerman and Morrison-Scott, 1951), Г. А. Новиков (1956) и другие рассматривают американских и палеарктических ласок как единый вид — *M. nivalis*.

Большинство американских авторов признает видовую самостоятельность *M. rixosa* (Hall, 1951; Cahalene, 1954; Miller and Kellogg, *1955 et all.).

Рауш (Rausch, 1953a) не считает вопрос решенным, но и он оставляет за американскими ласками видовое название *M. rixosa*. Наконец, один из немецких исследователей (Gaffrey, 1953) признает видовую самостоятельность *nivalis* и *rixosa* и допускает возможность распространения *rixosa* не только в

палеарктической Субарктике, но и в Средней Европе. Таким образом, систематика ласок далека от разрешения.

Нам кажется, что разделение ласок на два вида не обосновано. Уплощенность барабанных камер (при рассмотрении черепа в профиль они почти не выдаются) и очень слабое развитие сагиттального гребня (характерные признаки *rixosa*), во-первых, могут быть следствием малых размеров тела и черепа, а, во-вторых, они подвержены очень сильной индивидуальной изменчивости.

Наконец, закономерности географической изменчивости американских и евразийских ласок полностью совпадают, что можно считать важным доказательством их видовой общности.

Как указывалось, в тундрах Евразии ласки отличаются исключительно мелкими размерами. Это же характерно и для американских ласок. Морфологическая характеристика их тундровых популяций может быть, таким образом, дана очень четко. Очень интересно, что ласки из горных районов Европы (Альпы, Карпаты) — *M. n. monticola* (Cavazza, 1908) — также выделяются очень мелкими размерами, но отличаются от северных ласок наличием отчетливого полового диморфизма в размерах черепа (Gaffrey, 1953).

Общий анализ внутривидовой дифференциации млекопитающих Суб-арктики приводит к некоторым важным выводам.

Типичные субарктические виды (автохтоны Субарктики) дифференцированы слабо. Многие виды представлены на громадной территории одним или очень немногими крайне близкими подвидами. Можно думать, что

¹ О нахождении в северном Приобье *M. n. pygmaea* указывал еще Г. М. Адлерберг (Адлерберг, Виноградов, Смирнов, Флеров, 1935). в действительности области распространения отдельных подвигов типичных субарктов даже шире, чем это сейчас представляется, так как с каждой ревизией систематики отдельных видов число внутривидовых форм сокращается. Заслуживает быть особо отмеченным, что обширные подвидовые ареалы свойственны в Субарктике и для тех групп, для которых в менее высоких широтах характерно

интенсивное внутривидовое формообразование (мелкие мышевидные грызуны). Подробный анализ этого явления мы даем в заключительной главе этой книги. Здесь же отметим, что в слабой дифференцировке субарктов-автохтонов нельзя не видеть отражения однородности условий среды, так как на громадной территории тундры, несомненно, возникают условия для столь же полной физической (пространственной) изоляции, как и в других ландшафтно-климатических зонах. Интересно, что многие виды представлены на востоке Азии и на западе Америки сходными (вероятнее всего — тождественными) формами, несмотря на длительное их самостоятельное развитие. Лишь острова Субарктики представлены действительно отчетливо дифференцированными формами. Несомненно, что их обособление в какой-то степени связано с развитием в изоляции, но характерные их особенности совершенно ясно указывают на решающую роль конкретных условий существования. Достаточно вспомнить командорского и гренландского песца, шпицбергенского оленя, леммингов северных островов.

Для субарктических популяций большинства широко распространенных видов характерны крупные размеры тела, относительно короткий хвост, мощное развитие зимнего меха. В приспособительном значении этих особенностей сомневаться трудно.

Однако большинство видов представлено в Субарктике бореальными подвидами очень широкого распространения. В большинстве случаев (мы на них фиксировали внимание) южные границы ареалов субарктических подвигов проходят в средней, а нередко и южной полосе лесной зоны. Это значит, что крупные размеры тела, короткий хвост, высокие теплоизоляционные свойства зимнего меха — это специфические особенности не субарктических, а северных (и бореальных, и тундровых) форм. Мы специально подчеркивали, что не так уж редки случаи, когда субарктические формы отличаются от северных бореальных относительно меньшими размерами и менее развитым меховым покровом. Это свидетельствует о том, что не в морфологических приспособлениях, направленных на сохранение тепла, суть приспособлений млекопитающих к условиям существования на Крайнем Севере. Этому положению мы придаем очень большое значение и постараемся дать ему разнообразную аргументацию. Очень важно подчеркнуть, что этот вывод вытекает и из анализа таксономических особенностей большинства распространенных в Субарктике видов млекопитающих.

Лишь очень немногие виды представлены в тундре резко дифференцированными (по сравнению с северно-бореальными) подвидами.

Весьма показательно, что в отношении преобладающего большинства из них еще до сих пор дискутируется вопрос: виды это или подвиды? Такое положение вещей естественно. Условия существования в Субарктике специфичны, специфично, следовательно, и направление естественного отбора. Возникновение своеобразных форм во многих видах неизбежно. Но особенности именно этих форм чаще всего не совпадают с общими особенностями северных подвигов (тундровая ласка значительно мельче лес-нон, особенности тундрового северного оленя не связаны с низкими температурами среды обитания и т. п.). Эти закономерности приобретают важный биологический смысл при сопоставлении их с другими (не учитываемыми систематикой) особенностями полярных животных, о которых мы будем говорить в следующих главах. ГЛАВА IV

ХАРАКТЕР ОСВОЕНИЯ СУБАРКТИЧЕСКИХ ТЕРРИТОРИЙ РАЗЛИЧНЫМИ ВИДАМИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Начальным этапом освоения тундры млекопитающими следует считать проникновение отдельных бореальных видов за северную границу леса¹. Несмотря на специфические условия среды, многие типично лесные виды могут в течение более или менее продолжительного периода жить в тундре и даже формировать здесь локальные, хотя почти всегда малочисленные, популяции. Хорошим примером могут служить колонии канадского бобра в глубинных тундрах Аляски (Rausch, 1951), сохранившиеся здесь, по-видимому, со времен теплого послеледникового периода.

На Полярном Урале, в верховьях р. Соби (67° с. ш.) нами были обследованы многочисленные популяции двух видов землероек: *Sorex araneus* и *S. daphaenodon* (Шварц, 1962). Размножение землероек этих продвинутых далеко на север популяций идет очень интенсивно, что говорит об их высокой жизнеспособности. Используя локальные условия среды, эти лесные виды сформировали процветающие популяции выше северной границы лесной зоны.

В тех же районах Полярного Урала, в условиях горной тундры, нами обследована многочисленная и, судя по ряду признаков, процветающая колония красно-серой полевки.

Очень интересные данные аналогичного порядка приводятся в отношении американской белки — *Tamiasciurus hudsonicus*. Этот типичный лес-юи зверек, обычно распространенный до северной границы еловых лесов (Rausch, 1950), в отдельных участках ареала выходит за границу леса, поселяясь в ивняковых зарослях по берегам рек (Bee a. Hall, 1956). Особенно интересно, что, поселяясь в кустарниковой зоне, белка живет в норах Strecker, Ryser, Tietz, Morrison, 1952; Pruitt, Lucier, 1958), напоминая своим поведением длиннохвостого суслика.

Тундровые популяции очень широко распространенного в Америке вида *Peromyscus maniculatus* описаны из северных районов Канады (по р. Макензи она доходит до форта Гуд-Хоп и обычна в окрестностях форта Норман). Аналогичные данные имеются в отношении всех других видов из списка «случайных» элементов субарктической териофауны. Горные виды, а также связанные с водой (водяная полевка, ондатра), «шикают в тундру по речным долинам и горным хребтам, сохраняя при этом особенности образа жизни, выработанные в процессе их эволюции в более южных ландшафтных зонах.

Имеются наблюдения, показывающие, что ондатра способна активно проникать в тундру. Так, например, на п-ове Ямал мы неоднократно наблюдали поселения ондатры значительно севернее мест их выпуска. В литературе неоднократно отмечалось, что на севере нарастание численности ондатры лимитируется промерзанием озера и понижением продуктивности дна субарктических водоемов (Скалой, 1949). В связи с этим большой интерес представляют наблюдения В. С. Смирнова (Смирнов и Шварц, 1959), показавшего, что на юге Ямала ондатра может благополучно перезимовать, прокладывая надледные подснежные ходы и питаясь растениями, выступающими надо льдом.

Поскольку на севере ондатра поселяется почти исключительно на озерах, прибрежные участки которых зарастают густой осокой и топяным хвощом, ее обеспеченность питанием в зимнее время должна быть достаточно высокой. Важно также, что в условиях Субарктики ондатра редко заселяет все озера определенного района и возможность переходов с одного водоема на другой служит известной гарантией обеспеченного существования вида.

Само собой разумеется, что отсутствие на севере таких важных кормовых растений ондатры, как рогоз или камыш, в какой-то степени отражается на благосостоянии ее заполярных популяций, но не служит препятствием к нарастанию численности и расширению ареала. Недоучет специфики биологии ондатры, в том числе и распределения по местности, в условиях Заполярья может привести к грубым ошибкам. Так, например, П. Веденев (1940) при изучении ондатры в Ямало-Ненецком национальном округе пришел к выводу, что расселение ее идет плохо, интенсивность размножения слаба (это было, вероятно, фактической ошибкой), и объяснял это бедностью кормовой базы. Сейчас вполне очевидно, что заключение П.

Веденева было глубоко ошибочным: уже через 15 лет ежегодные заготовки ондатры превысили 300 тыс. шкурок!

Сказанное, конечно, не означает, что ондатра может успешно заселять тундровые водоемы в любых условиях. Попытки ее акклиматизации в ряде районов Субарктики оканчивались неудачей (Карпухин, 1958). Однако подобные негативные наблюдения ни в коем случае нельзя рассматривать как доказательство неспособности ондатры формировать тундровые популяции.

Водяная крыса заселяет в Субарктике преимущественно озера и болота в поймах рек. Особенно велика ее численность по заросшим осокой берегам относительно глубоких водоемов типа стариц. Интересно отметить, что и в Субарктике водяная крыса может поселяться на совершенно сухих участках.

На высоком песчаном берегу р. Хадыта, против впадения в нее р. Ям-Тпн-яха, в 1957 г. была найдена колония водяных крыс на совершенно сухом участке. Норы и ходы зверьков не имели никакой связи с водой; множество отнорков заканчивались выбросами земли, наподобие тех, которые характерны для

водяной крысы при поселении ее на огородах в южных частях ареала. Возможность поселения водяных крыс на сухих участках в условиях Субарктики должна быть отмечена. Растительность в таких участках относительно бедна, и, очевидно, только мягкая песчаная почва, в которой легко могут быть проложены длинные ходы, позволяет зверькам обеспечить себя кормом за счет подземных частей растений. На сухих, возвышенных участках полевки могут найти убежище во время высоких паводков. В условиях вечной мерзлоты устройство глубоких зимних нор и подземное питание очень затруднены. Поэтому на междуречье водяные крысы крайне малочисленны (Максимов, 1956).

Следующий этап проникновения в тундру мелких млекопитающих¹ — широкое заселение предтундровых редколесий и южной тундры видами-

¹ Крупные виды, способные к далеким миграциям, подчиняются несколько иным закономерностям распределения по биотопам и рассматриваются нами особо. космополитами и лесными видами. Подобно «случайным» для Субарктики видам, места их поселения связаны преимущественно с древесно-кустарниковой растительностью, но проникают они на север значительно дальше и на значительно большей территории. Для большинства подобных форм можно говорить о продвижении всей северной границы ареала в Суб-арктику.

Характер заселения животными этой группы субарктических биоценозов хорошо иллюстрируется распространением красной полевки на п-ове Ямал, где она является одним из наиболее стенобиотных видов грызунов.

Красная полевка встречается в зарослях кустарников и в лесу, где занимает местообитания различных типов, от глухих участков темнохвойного леса, почти лишенных травостоя, до открытых полей с г. глухой и высокой травянистой растительностью. Изолированная колония этого вида была обнаружена В. С.

Смирновым в тундре у Напалково (68° с. ш.). Является ли эта колония остатком некогда более широкого ареала вида (связанного с большим распространением леса на север), или возникла в результате случайного заселения обследованного участка небольшим числом особей, сказать трудно. Тем не менее, эта находка представляет большой интерес, так как показывает, что красная полевка способна существовать в типичной тундре, далеко за пределами леса и развитой кустарниковой растительности. Это подтверждают наблюдения американских зоологов, показавших, что на Аляске красная полевка (*C. rutitus waschburni*) в районе Перри-Ривер (67°34' с. ш.) поселяется в типичной тундре. Это превосходный пример заселения тундры лесным видом. Используя кустарниковую растительность в качестве экологического желоба, красная полевка на всем протяжении своего ареала проникает в тундру, а местами становится тундровым видом.

Несколько иной путь освоения тундры иллюстрирует пашенная полевка. Как правило, этот вид не идет на север так далеко, как красная полевка, но его распределение по биотопам иное.

Распространение пашенной полевки в тундре ограничено районами с более или менее развитой кустарниковой растительностью и островками леса, но, в противоположность красной полевке, она в пределах этих районов с большой плотностью заселяет типичные участки тундры. Особенно многочисленна пашенная полевка на участках сильно заболоченной кочкарниковой тундры, где она обитает вместе с полевкой-экономкой.

Экономка делает следующий шаг к более широкому освоению тундры. В Палеарктике она не является типично тундровым видом, так как заселяет преимущественно лесотундру и южные районы тундр. Однако в пределах этих районов она равно обыкновенна как по берегам водоемов и на болотах, так и в субарктических рощах и на участках кочкарниковой и мохово-кочкарниковой тундры. Очень важно, что в субарктических районах экономка может достигать исключительно высокой численности. На севере лесотундры и в южных районах тундры нам неоднократно приходилось сталкиваться с плотностью поселений экономок, соизмеримой с максимальной плотностью популяций типичных субарктиков — лемминга и полевки Миддендорфа — и превышающей максимальную плотность поселений, наблюдающуюся у экономок не только лесных, но даже лесостепных районов.

Уже эти наблюдения показывают, что экономка может существовать в условиях типичной тундры. Об этом говорит и находка В. С. Смирновым (1959) экономки в районе фактории Напалково. Поэтому экологически понятно, что в отдельных частях ареала экономка становится типичным грызуном тундры. Фактически это наблюдается по всему американскому сектору ареала вида. В северной Аляске и в северной Канаде экономка по характеру занимаемых биотопов приближается к леммингу, поселяясь на тундровых болотах, лугах и озерах. Интересна и специфическая экологическая особенность экономок тундры; в осенний период, когда водоемы покрываются корочкой льда, она начинает питаться водными растениями (Bee a. Hall, 1956). Образ жизни американских экономок полностью оправдывает ее название — «tundra-vole» — тундровая полевка. На примере экономки легко показать, что некоторые широко распространенные виды грызунов могут в отдельных секторах Субарктики осваивать биотопы тундры с не меньшей степенью полноты, чем типичные субарктико-автохтоны. В некоторых отношениях экономка осваивает тундру даже с большей полнотой, чем являющаяся одним из основных элементов субарктической фауны узкочерепанная полевка.

Северные подвиды узкочерепной полевки — *M. gregalis major* и другие — и их американский викариат — *M. miurus* — заселяют практически всю тундровую и лесотундровую зону, но в этих зонах их распределение по территории крайне неравномерно.

Уже первые исследователи экологии северных форм узкочерепной полевки отмечали мозаичность распределения этого вида в тундре. Несмотря на то, что распространение узкочерепной полевки в палеарктической Суб-арктике очень широкое, она почти нигде не встречается в открытой тундре, всюду придерживается речных долин и возвышенных участков (Кучерук, 1940; Корзинкина, 1946; Дунаева, 1948 и др.). Позднейшие исследования подтвердили эти наблюдения (Копеин, 1958): стационарное распределение узкочерепной полевки полностью определяется условиями микрорельефа. В годы повышенной численности она использует для поселений малейшие возвышенности и небольшие холмики и бугры, но никогда не встречается в плоской, сильно увлажненной пушицево-моховой тундре, где сколько-нибудь значительные повышения рельефа отсутствуют. Есть наблюдения, которые показывают, что в годы с особенно высокой численностью полевки даже в середине зимы переселяются в низины, где кормовые условия лучше, а весной, в связи с опасностью затопления этих временных мест обитания, они снова возвращаются на возвышенности.

Особо следует подчеркнуть, что даже в южной Субарктике узкочерепная полевка столь же строго придерживается сухих участков. В этом нам неоднократно приходилось убеждаться при работе в лесотундровых районах в низовьях р. Оби. Там, где экономка и пашенная полевка заселяют типично тундровые участки территории, узкочерепная полевка придерживается возвышенных берегов более крупных рек. Высокая требовательность к почвенному покрову сохраняется у этого вида по всему ареалу. В горах узкочерепная полевка не доходит до верхней границы луговой растительности, так как если слой почвы недостаточно мощный, она не находит благоприятных условий для рытья нор (Штегман, 1957). Распределение по биотопам американских *Stenocranius* отличается теми же особенностями. Распространение *M. miurus* в тундре очень широкое, но она, подобно *M. gregalis*, придерживается сухих возвышенных участков.

Другим видом, ареал которого в Субарктике весьма обширен и охватывает различные географические районы тундры (вплоть до ее северных пределов), но для которого также характерен ограниченный выбор мест обитания и который, по-видимому, нигде не достигает высокой численности, может служить длиннохвостый суслик (*Citellus undulatus*).

В азиатской части ареала длиннохвостый суслик заходит в тундру, придерживаясь песчаных участков приморских районов. О деталях его распространения в Субарктике известно мало. В американских тундрах длиннохвостый суслик — более обычный вид, что подчеркивается и его народным названием — barren ground squirrel — тундровая белка. Почти всюду, где понижения уровня мерзлоты позволяют рыть норы (в том числе в в прибрежных тундрах), наблюдаются поселения длиннохвостого суслика (Bee and Hall, 1956; Majer, 1953; Majer and Aache, 1954). Излюбленные места обитания — берега рек, хорошо дренированные холмы. В горы идет до 900 м, встречается на островах крупных рек.

Вид, совмещающий обширный ареал с разнообразием заселяемых биотопов, — полевка Миддендорфа. Для иллюстрации разнообразия занимаемых полевкой Миддендорфа биотопов приведем нашу характеристику ее распространения на п-ове Ямал.

Полевку Миддендорфа мы наблюдали в следующих пунктах: низовья р. Хадыты, окрестности Нового Порта, территория, прилегающая к фактории Яптик-Сале, пойма р. Сап-Яха, мыс Каменный. В сборах Л. Н. Доб-ринского мы обнаружили полевку Миддендорфа из Тамбея. Эти данные показывают, что интересующая нас полевка распространена на большей части территории п-ова Ямал. В районе фактории Яптик-Сале в 1957 г. она была самым многочисленным видом грызунов, заселяла тундру на огромной площади довольно равномерно и с очень большой плотностью, о которой свидетельствуют следующие данные. В тундре, прилегающей к мощным зарослям кустарников по берегу р. Сап-Яха, в течение двух часов 5 ловчих сосудов попало 14 полевков. Аналогичные результаты дал облов участков тундры у фактории и некоторых других мест. Эти данные показывают, что в мохово-кочкарниковой тундре, на широте около 70° с. ш., полевка Миддендорфа может достигать очень высокой плотности поселений при широком освоении территории. В конце сентября — в октябре полевки заселяли плоские, очень сильно увлажненные участки тундры, прокладывая свои ходы в промерзшем слое мха. Тенденция приуроченности к более возвышенным и сухим участкам тундры, столь характерная для узкочерепной полевки, у этого вида не наблюдается. В окрестностях Нового Порта полевка Миддендорфа встречается только по берегам рек и речек. В пойме р. Хадыты она попадалась нам преимущественно в биотопах лесных типов. В районе фактории Хадыты мы добывали ее в высокоствольном лиственном лесу с моховым покровом лесного типа, с густым и высоким травостоем, а также на прибрежных участках в колониях узкочерепной полевки. В районе фактории Хорвата полевки Миддендорфа добывались на лесных полянах.

Остается добавить, что в ряде районов п-ова Ямал полевка Миддендорфа встречается в одних местах с обским леммингом и у нас не создается (впечатления, что она существенно уступает ему в способности

заселять типичные биотопы сырой мохово-кочкарниковой тундры. По характеру распределения по биотопам полевка Миддендорфа — типичный грызун Тундры.

Одним из наиболее эвритопных млекопитающих южных районов тундры и лесотундры является арктическая бурозубка. Мы находим ее буквально во всех типах местообитаний обследованных нами районов тундры и лесотундры. Наиболее часто и в наибольшем числе встречается бурозубка по берегам водоемов. Она заселяет заросшие ерником и ивами берега тундровых озер, обыкновенна в осоковых зарослях по речкам и протокам. Неод-Вократно отмечалась она даже на почти лишенных растительности песчаных отмелях, привлеченная, видимо, большим количеством выброшенных на берег водных беспозвоночных.

Обыкновенная бурозубка обитает на прилегающих к водоемам сильно заболоченных участках тундры, где она поселяется среди колоний полевки Миддендорфа или экономки. В кочкарниковой тундре бурозубки встречались повсеместно, но, как правило, в небольшом числе. Мы ловили бурозубок в кочкарниковой тундре, частично затопленной в результате обильных осенних дождей, в конце сентября — в октябре. Несмотря на то, что сухими оставались только вершины кочек, а пространство между ними было залито водой, местами покрывшейся тонкой пленкой льда, землеройки стойко придерживались этих участков, не переселяясь, подобно узкочерепной полевке, на более возвышенные незатопляемые участки. В островках леса, проникающих в тундру, землеройки заселяют все доступные им места обитания, но наиболее многочисленны они на полянах с богатым травостоем. Вместе с красной полевкой бурозубка — единственный обитатель наиболее сухих и темных участков субарктических лесов. В этих местах она никогда не достигает большой плотности, но в небольшом числе заселяет их почти повсеместно. Не встречались нам бурозубки только на чисто моховых участках тундры, полностью лишенных травянистой растительности. На таких участках, обследованных нами на правом (высоком) берегу р. Оби против пос. Ямбура, не встречено ни грызунов, ни землероек. Однако в небольших оврагах тундры, в которых в результате деятельности талых и дождевых вод уровень вечной мерзлоты понижен, что дает возможность поселения здесь кустарниковых ив и карликовых берез, землеройки были обнаружены даже в том случае, когда занятая кустарниками площадь представляла собой узкую полосу длиной всего в несколько сот метров. Так как связанные с кустарниками виды грызунов (красная и пашенная полевка) в подобных местах встречены не были, эти данные можно истолковать как свидетельство высокой вагильности арктической бурозубки.

Однако, несмотря на широкий диапазон заселяемых бурозубкой биотопов, высокой численности она достигает, по-видимому, только локально, в местообитаниях, так или иначе связанных с водоемами, и на полянах, густо поросших травянистой растительностью.

Насколько позволяют судить довольно скудные литературные материалы, аналогичное распределение землероек по биотопам тундры наблю- дается и в Северной Америке. Важно отметить, что и здесь неоднократно наблюдались случаи резкого повышения численности отдельных видов, например, *S. cinereus* (Вее а. Hall, 1956).

Заяц-беляк встречается в тундре повсеместно, но с наибольшей плотностью заселяет лесотундр}' и кустарниковую тундру, придерживаясь пойм рек и иных водоемов. Вдали от рек зайцы относительно более многочисленны на высоких обрывистых ярах (Виноградов, 1935).

В летнее время открытые берега рек служат местами настоящей концентрации зайца в тундре; здесь на хорошо обдуваемых участках меньше комаров, а возможность закопаться в песке делает их своеобразными «очагами спасения» зайцев от кровососущих двукрылых. Сказанное хорошо иллюстрируется следующим примером. В 1958 и 1959 гг. за час езды на моторной лодке по р. Хадыте мы встречали не менее 20—25 зайцев, но за 2 месяца работы в этом районе вдали от реки мы видели их 2—3 раза, а вне поймы реки — ни разу.

В Гренландии и на островах Канадского архипелага зайцы заселяют и районы арктической тундры, где почва освобождается от снега всего на несколько недель в году. Интересно, что и здесь, на самых северных островах земного шара, зайцы могут достигать очень высокой численности, хотя распределение их по местности принимает при этом явно мозаичный характер. Большинство зайцев придерживается холмистых районов и лишь небольшое количество держится в открытой тундре. Отмечено, что в высоких широтах (севернее 75°) в Гренландии эти животные скопляются в ме-стах, где растительность побивается морозами еще зеленой (Pederson, 1957), представляя собой в силу этого более полноценный корм, чем засохшая трава. На крайнем северном пределе своего распространения зайцы подымаются в горы, на Баффиновой земле, например, до 1000 м (Cahlene, 1954).

Как уже указывалось, проведенная в последнее время ревизия систематики леммингов показала, что огромная территория тундры Евразии к востоку от г. Архангельска до Северной Америки заселена одним видом леммингов — *Lemmus obensis*¹. Близкая форма — *L. lemmus*, чья видовая самостоятельность еще требует доказательств, заселяет тундры Фенно-Скандии.

Обский лемминг — ландшафтный вид тундры, заселяет ее значительно более равномерно, чем большая узкочерепная полевка. Он обычен на хорошо увлажненных участках моховой равнинной тундры (Наумов, 1931; Сдобников, 1937, 1955; Дунаева, 1948), с большой плотностью заселяет склоны холмов (Дубровский, 1939; Остроумов, 1949), прибрежные ивняки (Дунаева, 1948), осоковые болота и сырые луга (Сдобников, 1937). Поселения леммингов были обнаружены и на песчаных участках высокой тундры (Кучерук, 1940). Таким образом, обский лемминг заселяет все основные биотопы тундры и является в полном смысле слова ее ландшафтным видом.

В противоположность обскому леммингу, копытный лемминг (*D. tor-quatus*) в сильно увлажненных участках тундры встречается редко. Многие авторы, начиная с Б. М. Житкова (1913), считали копытного лемминга типичным обитателем относительно сухих возвышенных участков тундры, крайне ограниченным в выборе мест обитания (Наумов, 1931; Сдобников, 1937; Дубровский, 1937, 1940 и др.). Позднейшие наблюдения Г. Н. Дунаевой (1948) показали, что строгой приуроченности копытного лемминга к особо сухим участкам тундры нет, но то, что этот вид выбирает менее влажные места обитания, — несомненно. Вместе с тем, важно отметить, что на распределение леммингов по биотопам большое влияние могут оказать складывающиеся между ними конкурентные взаимоотношения. Об этом говорят наблюдения, показывающие, что в период снижения численности обского лемминга характерные для него станции занимает копытный, и наоборот (Watson, 1956). О различиях в требованиях к среде обитания сравниваемых видов говорят неоднократно наблюдавшиеся колебания их относительной численности: резкое повышение численности одного вида может совпадать со столь же резким снижением численности другого.

Распределение в Субарктике мелких хищников — горноста и ласки (*Mustela erminea*, *M. nivalis*, *M. rixosa*) определяется распределением грызунов. В связи с этим, их наибольшая численность обычно наблюдается по берегам водоемов самых различных типов. Обычными могут быть эти хищники и на моховых болотах в лесотундре. Для примера укажем, что на одном из таких болот на площади не более 50 га нами за два дня было добыто 5 ласок, а на участке придорожной канавы в лесотундре Полярного Урала (67° с. ш.) протяженностью несколько менее 2 км за месяц — 13 горностаев и 2 ласки. Подобная плотность мелких хищных очень редко встречается даже в лесостепной зоне, а в таежной зоне не встречается никогда.

Начальный этап проникновения в тундру крупных млекопитающих представляют собой виды, посещающие тундру лишь в отдельные периоды года и делающиеся характерными для субарктических ландшафтных зон на ограниченных территориях, своеобразных по особенностям мезоклимата —¹ До окончательного решения вопроса мы считаем целесообразным оставить за сибирским леммингом название, принятое в основной сводке по фауне грызунов СССР (Виноградов и Громов, 1952), не заменяя его на *L. sibiricus*, как это делают многочисленные авторы. типическим или рельефным. К числу таких видов следует отнести лося, медведя и лисицу. Лисица осваивает лесотундровые районы и заходит в южную тундру на всем протяжении своего ареала. По Б. М. Житкову (1904) в канинской тундре лисица была многочисленнее песка. Несомненно, что в годы, богатые грызунами, она может проникать в тундру вплоть до северных ее пределов. Об этом, в частности, говорят находки лисицы на многих острогах Полярного бассейна (Колгуев, Св. Лаврентия и др.). Однако обычной ее можно считать только в южной кустарниковой тундре и лесотундре.

В Субарктике лисица придерживается почти исключительно больших рек, часто занимая при этом норы песка (Скробов, 1958). О том, что лисица, по крайней мере, не очень редкий в Субарктике зверь, говорят и данные заготовок. Так, например, в Ямальском и Тазовском районе Ямало-Ненецкого национального округа ежегодно заготавливают более 300 лисиц, а в отдельные годы даже более 500.

Фактором, лимитирующим распространение в тундре типично бореального вида — лося, является наличие древесной или кустарниковой растительности. Поэтому он отсутствует даже на участках тундры с развитой кустарниковой растительностью, если такие участки отделены от леса обширными безлесными пространствами. Однако, используя островки леса в тундре и особенно заросли кустарника по берегам рек, лось может местами проникать в тундру далеко на север. На п-ове Ямал его северный предел распространения проходит, вероятно, несколько южнее 68°. На Печорском севере он доходит до морского побережья. Аналогичное наблюдалось в ряде мест Сибири и на Востоке.

В тундрах Северной Америки лоси, видимо, многочисленнее, чем в Евразии. В последние годы наблюдается дальнейшее расширение его ареала к северу, и численность лося в субарктических районах увеличивается (Starker a. Fraser, 1953). Всюду, где по рекам и оврагам развивается более мощная кустарниковая растительность, лось делается обычным зверем. Об этом свидетельствует заимствованная нами у Старкера и Фразера (op. cit.) карта постоянного обитания лося на Аляске, на которую мы нанесли границы субарктических ландшафтных зон.

В небольшом количестве лоси обитают в типичной тундре, в том числе и прибрежной (Rausch, 1951), а единичные заходы лося в тундру вплоть до побережья полярных морей наблюдаются почти по всему американскому сектору Субарктики.

На крайнем северном пределе распространения, в связи с медленным возобновлением древесных пород (преимущественно ивы) плотность поселений лося не может быть очень высокой. Имеются наблюдения, показывающие, что лоси ежегодно начисто объедают кустарниковую растительность и зимой испытывают острый недостаток кормов. Тем не менее, и это должно быть отмечено особо, зимняя смертность лосей субарктических популяций (даже в районах, где они не имеют возможности откочевывать на юг) существенно не превышает смертности их в южных популяциях. Резко повышенная смертность наблюдается лишь в особо суровые зимы (Culver, 1923).

Заходы в тундру бурого медведя (*Ursus arctos*) наблюдаются, по-видимому, на всем протяжении его ареала. Во всяком случае, они отмечались на Кольском полуострове, Полярном Урале, п-овах Ямал, Таймыр, по рекам Енисею, Хатанге, Лене, Яне, Индигирке, Колыме и Анадырю. По р. Енисею северная граница ареала медведя проводилась по 68° с. ш. (Наумов, 1931), по р. Хатанге — по 72° с. ш.

(Миддендорф, 1867). Бурый медведь обычен по всей Аляске (*U. a. gyas*), в субарктических районах Канады, а также на островах Полярного бассейна Кодьяк, Афогнак, Щуяк и др. (*U. a. middendorffi*)¹.

В большинстве случаев пребывание медведя в тундре ограничивается летним периодом. В это время медведя влечет в тундру обилие кормов ягоды, грызуны, лннная водоплавающая птица, рыба, выбросы моря.

На востоке Сибири летние заходы медведя в тундру, где он питается преимущественно рыбой, носят регулярный характер; в такое время медведь становится здесь характерным элементом субарктической фауны (Сокольников, 1927 и др.). В тундрах американского сектора Субарктики медведь, по-видимому, еще более обычен. На Аляске, на островах Кодьяк р. и Афогнак основу питания медведей составляют лососевые. На о-ве Кодьяк *Oncorhynchus nerka* обеспечивает медведя пищей в течение всего активного периода его жизни (с мая по ноябрь). Интересно, что формы медведей, в рационе которых преобладает рыба, отличаются наибольшими размерами (*U. a. beringianus*, *V. gyas*, *U. a. middendorffi*). Это дало основание для предположения (Rausch, 1953a), что обильный белковый корм определяет крупные и особо крупные размеры северных популяций медведей.

Росомаха заселяет тундру очень широко, но нигде, как, впрочем, и в других зонах, не достигает высокой численности. На юге Субарктики она несколько более многочисленна, но является постоянным обитателем и ее северных районов, о чем говорит частое попадание ее в капканы, поставленные на песца, а также ежегодная добыча в чистой тундре. Так, например, в Ямальском и Тазовском районах Ямало-Ненецкого национального округа в 1952 г. добыто 26 росомах. В настоящее время точно доказано, что пребывание росомахи в тундре не сводится к заходам отдельных зверей из более южных зон; ее размножение в тундре подтверждено прямыми наблюдениями.

Волк с большей или меньшей плотностью заселяет все районы тундровой и лесотундровой зоны. Важно отметить, что хотя, как показал в последнее время В. Н. Макридин (1959), численность волка в тундре обычно сильно преувеличивается (впечатление высокой численности создается из-за быстрого перемещения волков и дальности их суточных переходов), она несравненно более высока, чем в лесу. В этом отношении очень интересны данные И. П. Лаптева (1960), который, применив оригинальную методику, показал, что высокая плотность популяции волков наблюдается, с одной стороны, в тундре и лесотундре, а с другой — в степи и лесостепи; в равнинной тайге встречи волков крайне редки. Таежная зона Западной Сибири, по И. П. Лаптеву, — это зона кочующих волков. Тем самым фактически подчеркивается типичность волка для фауны субарктических ландшафтных зон.

Размещение волков в тундре тесно связано с размещением оленьих стад. В период выкармливания молодняка размещение волков в тундре наиболее равномерное и определяется преимущественно условиями норения. В это время в рационе волка большую роль играет водоплавающая: я птица (Макридин, 1959). Участки тундры обилием озер становятся, в связи с этим, местами относительно большой концентрации волков. С наступлением осени волчьи семьи следуют за стадами оленей, которые они сопровождают до границы лесной зоны. Их размещение по территории становится еще более мозаичным — они сосредоточиваются около оленьих стад, остающихся на зиму в пределах тундры. Зимой волки придерживаются малоснежных районов и в лесотундре встречаются исключительно на открытых участках,

¹ Мы полностью принимаем точку зрения, развиваемую А. Миддендорф'ш (1867), позднее поддержанную Г.-М. Адлербергом (1935) и, на наш взгляд, окончательно доказанную Раушем (Rausch, 1953), согласно которой американские гризли и европейские бурые медведи являются представителями одного вида — *U. arctos*. где снег уплотнен. Таким образом, глубина снежного покрова, наряду с размещением оленьих стад, — важнейший фактор, определяющий размещение волков в тундре.

Типичный хищник Субарктики — песец — заселяет тундру относительно более равномерно. Однако и для него существует определенный комплекс условий, определяющий его более высокую численность в одних районах, более низкую — в других. В период размножения и выкармливания молодняка наибольшая численность песцов наблюдается на участках с холмистым рельефом, с богатой кустарниковой и травянистой растительностью, приуроченной преимущественно к берегам водоемов различных типов. В

подобных местах песец находит благоприятные условия для норения и обеспечен пищей: грызунами и водоплавающей птицей.

По А. А. Максимова (1959), песчано-холмистая тундра — излюбленное место норения песца. В. Д. Скробов (1958) приводит весьма точные данные, показывающие, что свыше 90% нор песцов расположено на холмах, склонах оврагов и берегах водоемов.

Однако участки тундры с выравненным рельефом, с относительно бедной растительностью и меньшим числом озер также заселяются песцом (особенно при высокой его численности), но с несравненно меньшей плотностью. Исключение в этом отношении представляют лишь прибрежные участки тундры, где обильная кормовая база — выбросы моря, морская птица — в какой-то степени компенсируют неудобства норения. В прибрежной тундре численность песца обычно оказывается повышенной. Сказанное, естественно, лишь схема, хотя она довольно точно и полно отражает закономерности распределения песца по территории в летнее время.

В осенне-зимний период наблюдаются миграции песцов. Несмотря на то, что они неоднократно служили предметом специальных исследований, единственный метод, позволяющий дать безупречно точную картину миграций, — маркировка — до сих пор был применен в крайне незначительных масштабах. Поэтому вполне достоверных данных, характеризующих пути и скорость миграций, а также возрастной состав мигрирующих песцов, в настоящее время нет. Можно лишь утверждать, что, по крайней мере, в преобладающем большинстве случаев, миграции в какой-то степени связаны с недостатком кормов (или трудностью их добывания) и идут в южном направлении¹, что опять же может быть объяснено более успешным добыванием корма в лесотундре по сравнению с тундрой и более мягкими климатическими условиями.

Столь осторожная характеристика закономерностей миграций песца может показаться странной, так как отдельными авторами миграции песца были описаны с большой детальностью. Есть, однако, основания полагать, что применение маркировки и учет возрастного состава стада мигрирующих песцов внесут очень серьезные коррективы в современные представления о законах, управляющих миграциями. Об этом говорят, в частности, первые результаты проведенной в нашей лаборатории В. С. Смирновым автоматической маркировки песца. Поэтому мы считаем более правильным ограничиться приведенной схемой. Тем более, что она исчерпывающе характеризует главное: процветание песца в большинстве районов Субарктики обеспечивается использованием условий как тундры, так и лесотундры. Здесь в общем наблюдается полная аналогия с другим типичным зверем Субарктики — северным оленем.

Описанию распределения в тундре северного оленя посвящено очень большое число работ (Друри, 1949; Семенов-Тянь-Шанский, 1948; Наумов,

¹ Известны миграции песцов и в шпротном направлении, но они носят, по-видимому, локальный характер. 1934; Сдобников, 1935, 1959; Banfield, 1951; Негге, 1955 и др.). Эти сведения по экологии рассматриваемого вида в последнее время удачно сведены в монографиях В. Е. Соколова (1958) и Гептнера, Насимовича и Банникова (1961). В связи с этим мы позволим себе ограничиться лишь несколькими замечаниями, схематичность которых, конечно, никак не соответствует значению северного оленя, как одного из важнейших элементов фауны Субарктики.

В весенне-летнее время олени придерживаются открытой тундры, используя для питания различные травянистые и кустарниковые растения¹. Ранней осенью, в связи с исчезновением зеленой растительности, а также в связи с уменьшением числа кровососущих насекомых, заставляющих оленя придерживаться открытых пространств, они откочевывают на юг в лесотундру. В зимнее время олени переходят на питание ягелем и другими наземными и (в меньшей степени) древесными лишайниками (подробнее см. гл.5). В лесу они обеспечены зимним кормом в большей степени, чем в тундре, да и лесная растительность сглаживает отрицательное влияние неблагоприятных климатических условий. Популяции оленей, которые по тем или иным причинам не совершают осенних миграций (некоторые островные популяции, популяции дикого оленя п-овов Ямал и Гыдан, потенциальные зимние пастбища которых заняты стадами домашнего оленя и т.п.) оказываются в невыгодных условиях.

Сильно уплотненный слой снега затрудняет добывание корма, а гололедица становится бедствием. В этих условиях смертность оленей резко увеличивается и их распределение по местности становится крайне неравномерным. Они придерживаются малоснежных районов и в связи с этим определенных сочетаний мезорельефа. В отдельные годы сильное развитие гололедицы вынуждает оленей к кочевкам, сопряженным с большими трудностями (например, с Новой Земли на Ямал или Вайгач; Друри, 1949). Таким образом, для процветания тундрового северного оленя необходимо сочетание биотопов двух типов: лесотундровых и собственно тундровых. В тех случаях, когда олень вынужден зимовать в тундре, он не в состоянии использовать ее более или менее равномерно и его распределение становится столь же мозаичным, как и у многих других видов, чьи приспособительные особенности к обитанию в высоких широтах не носят столь глубокого характера. Точные наблюдения показывают, что круглогодичное пребывание оленей на тундровых пастбищах неблагоприятно отражается на состоянии животных и

приводит к их постепенному измельчанию (Андреев, 1956). Мы обращаем внимание на это обстоятельство, анализ которого приводит к интересным обобщениям, касающимся путей освоения тундровых территорий млекопитающими.

Единственный вид млекопитающих, современный ареал которого ограничен северными районами тундры и который не совершает сколько-нибудь регулярных далеких миграций,— это овцебык. Как уже указывалось, в плейстоцене овцебык обладал циркумполярным ареалом. В Европе его ископаемые остатки известны из долины р. Дуная и с Пиренеев, в Северной Америке он доходил до Мексиканского залива. Новейшие исследования показали, что на п-ове Таймыр овцебык существовал в историческое время. В Северной Америке он еще в XIX в. доходил на юг до Гуд-зонова залива. Однако в настоящее время его ареал ограничен северными районами Канады, островами Канадского архипелага и Северной Гренландией.

¹ Имеются в виду только тундровые олени; лесных и горных популяций **оленья мы не касаемся**. Распространение овцебыка повсюду ограничено районами сухого по-чярного климата. Здесь он встречается довольно равномерно, придерживаясь преимущественно участков с относительно богатой растительностью, а зимой—открытых участков с незначительным снежным покровом. Мест, где в результате затопления или других причин образуются ледяные корки, овцебык избегает; в этих условиях происходит массовая гибель телят (Viebe, 1958).

Материал настоящей главы показывает, что характер освоения территории Субарктики различными видами млекопитающих резко различен. Можно выделить несколько групп форм, различающихся в этом отношении весьма отчетливо.

1 Распространение в Субарктике очень широкое как в меридиональном, так и в широтном направлении. Заселяют разнообразные места обитания; мозаичность распределения по биотопам выражена не резко. (Лемминги, полевка Миддендорфа, заяц-беляк, песец, волк, россомаха, северный олень, овцебык).

^о
2 Распространение в Субарктике менее широкое, в большей части Субарктики ограничено южными ее районами, но в пределах этих районов они осваивают широкий диапазон биотопов. (Полевка-экономка, пашенная полевка, арктическая бурозубка, некоторые американские виды землероек).

3. Распространение в Субарктике не менее широкое, чем у видов первой группы, но распределение по территории резко мозаичное, выбор предпочитаемых биотопов ограничен. (Узкочерепная полевка, горностаи, ласка).

4 Распространение в Субарктике ограничено южными ее районами. Распределение по биотопам мозаичное. (Водяная крыса, красная полевка, несколько видов землероек — обыкновенная, крупнозубая, малая, крошечная, кутора).

Само собой понятно, что у отдельных видов характерный для группы в целом тип освоения субарктических территорий проявляется в разной степени, но в целом различия между указанными группами выражены очень отчетливо и, как будет показано ниже, имеют в своей основе их морфологические и физиологические особенности.

Указанные в диагнозах различия окраски отдельных подвидов вряд ли существенны. Во всяком случае в нашей коллекции, насчитывающей более 40 шкур летних беляков с п-ова Ямал, можно подобрать экземпляры, по своей окраске подходящие под диагноз любых подвидов.

Насколько в настоящее время может считаться установленным, в Северной Америке распространение беляка ограничено субарктическими и арктическими районами (Северная Канада, Аляска, Гренландия, острова Принса Патрика, Элсмир, Баффинова Земля, Девон, Свердруп, Виктория и др.). Зайцы Северной Америки отличаются исключительно крупными размерами (вес до 8,5 кг, длина тела свыше 70 см) и большими размерами задней ступни — до 17,8 см (Cahalene, 1954). Они представлены двумя подвидами: *L. t. othus* Merr. и *L. t. arcticus* Poss. (Hall, 1951; Ellerman a. Morrison-Scott, 1951; Бобринский, Кузнецов, Кузякин, 1944). Особенно крупные зайцы встречаются в Гренландии.

Alces alces. На востоке палеарктической части ареала граница области постоянного обитания лося проходит несколько севернее южной границы северного криволеся. Указанная часть ареала занята крупным подвидом (*A. a. phizemayeri* Zukowsky). Для Аляски принимается самостоятельный подвид лося *A. a. gigas* Miller, отличающийся очень крупными размерами. Лоси этого подвида регулярно добываются в тундре (Rausch, 1953).

Rangifer tarandus. Мы уже упоминали о мотивах, заставляющих нас присоединяться к взгляду о видовом единстве всех оленей рода *Rangifer*. В пределах вида *R. tarandus* выделяется большое (разными авторами — различное) количество локальных форм. Карта, (рис. 7) заимствованная нами из работы Херге (Негге, 1956), дает хорошее представление о морфологическом разнообразии северного оленя и о распространении отдельных форм. Спорить о том, какой таксономический ранг должен быть присвоен этим формам в настоящее время, по-видимому, бесполезно. Систематика рода разработана слабо и основана на недостаточно обширном и, главное, недостаточно репрезентативном материале. С другой стороны, как это совершенно справедливо отметил И. В. Друри (1949), общие закономерности географической изменчивости домашних и диких оленей совпадают (следствие незначительной степени доместики домашнего северного оленя). Наконец, влияние постоянного скрещивания домашних оленей с дикими наблюдается во многих районах палеарктического сектора ареала вида, что не может не сказаться на морфологических особенностях диких оленей. Вследствие этого, изучение внутривидовой изменчивости диких оленей, проведенное на современном материале, неизбежно даст в какой-то степени искаженную картину формообразования у рассматриваемого вида.

Есть веские основания полагать, что многие краниологические особенности разных форм оленя, рассматриваемые в качестве подвидовых критериев, являются прямым следствием различий в размерах сравниваемых форм (Негге, 1956) или скорости их роста (Шварц, 1962). Это делает подвидовую систематику вида еще более трудной и недостаточно обоснованной. Однако в рассматриваемом здесь плане важно иное: все тундровые формы оленя четко отличаются от лесных.

Лесные олени отличаются от тундровых более крупными размерами, более длинными ногами, относительно узкими копытами, менее раскидистыми рогами, удлинненным черепом. Приспособительный характер этих особенностей тундровых и лесных оленей совершенно очевиден и дает основание полагать, что дифференцировка лесных подвидов (*R. t. valentitiae* Flerov, *R. t. phylarchus* Hallist, *R. t. caribou* Gm. и др.) и тундровых (*R. t. tarandus* L., *R. t. groenlandicus* Bor. и др.) связана с приспособлением к разным условиям среды. Тундровые и лесные формы отличаются

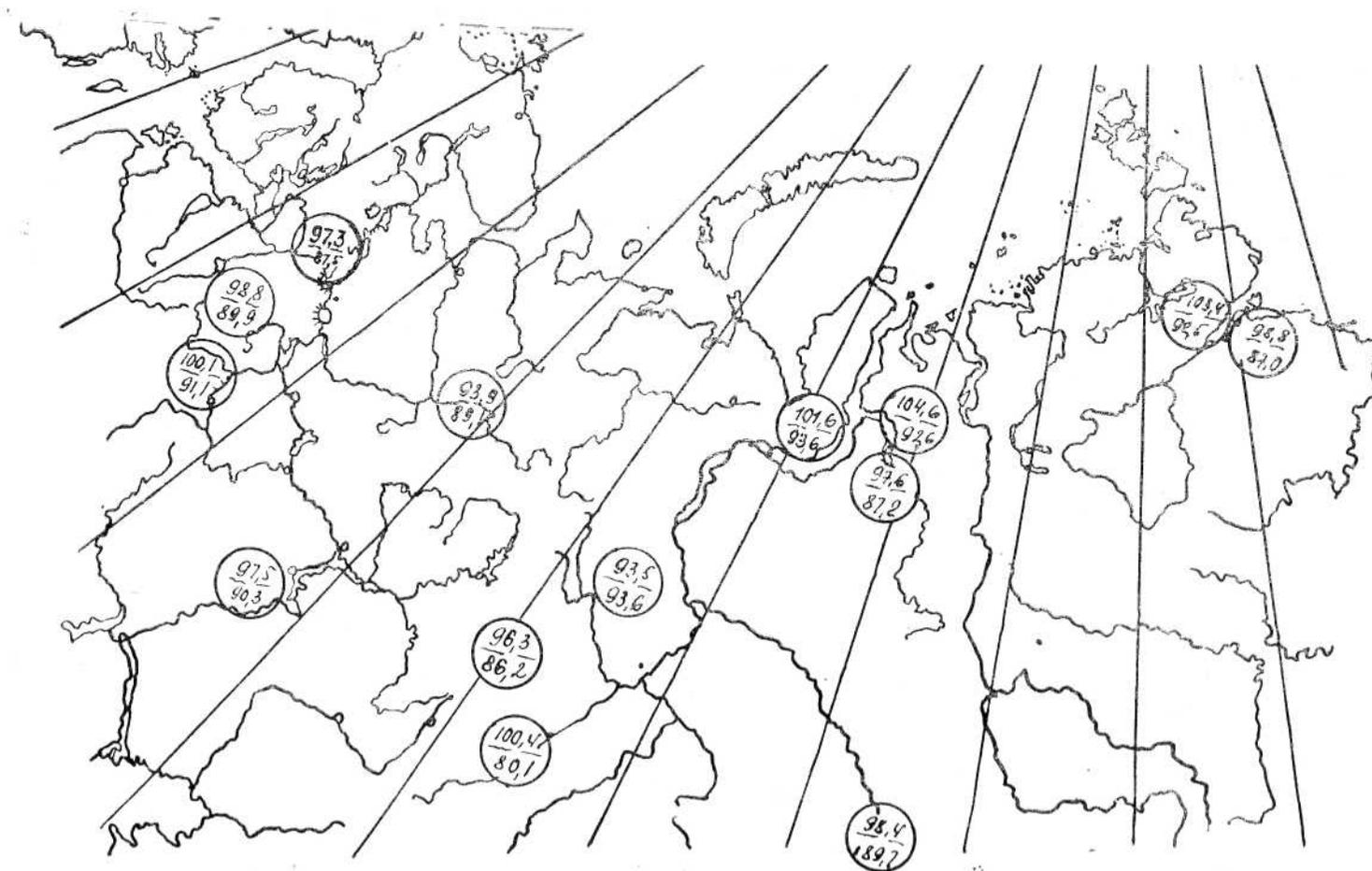


Рис. 6. Географическая изменчивость размеров черепа зайца-беляка. (По Оттеву, 1950 и неопубликованным материалам лаборатории зоологии; в числителе — общая, в знаменателе — кондильбазальная длина черепа).

и экологически: первым свойственны сезонные кочевки, для вторых они не характерны.

Особенно ярко морфологические особенности тундровых форм проявляются у оленей о. Шпицбергена, которых многие авторы выделяют в самостоятельный вид (*R. platyrhynchus* Vrolik). Лицевая часть черепа шпиц-

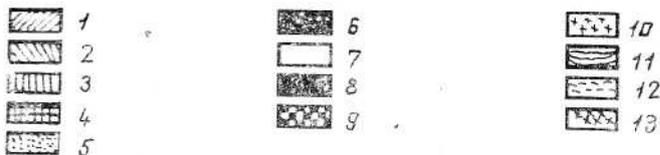


Рис. 7. Распространение различных форм рода *Rangifer* (по Herre, 1956):

1 — *grandus*; 2 — *pearsoni*; 3 — *sibiricus*; 4 — *valentinae*; 5 — *phylarchus*; 6 — *setoni*;
7 — *angustirostis*; 8 — *platyrhynchus*; 9 — *groenlandicus*; 10 — *caribou*; 11 — *arcticus*;
12 — *caboti*; 13 — *pearyi*.

шпицбергенских оленей сильно укорочена, размеры очень мелкие (вес около 50 кг), ноги короткие, копыта очень широкие и массивные. Олени о. Новой Земли и некоторых других островов Полярного бассейна по ряду существенных признаков приближаются к шпицбергенским оленям.

Canis lupus. Типичный тундровый подвид волка в Палеарктике — *C. l. albus* Kerr. Его основные особенности — относительно крупные раз-

меры тела (но мельче лесного! Макрдин, 1959, 1959а) и более светлая, чем у других подвидов, окраска. Из тундр Северной Америки описано несколько подвидов волка (*C. l. tundrarum* Miller и др.), крайне между собой близких (их самостоятельность сомнительна; Rausch, 1953). Размеры крупные, окраска очень изменчива, но в целом светлее, чем у лесных волков.

Vulpes vulpes. В пределы тундры и лесотундры заходят представители по крайней мере 4 палеарктических подвида лисиц (*V. v. vulpes* L., *V. v. tobolica* Ognev, *V. v. jacutensis* Ognev, *V. v. beringiana* Middendorf). Тундровые популяции, по-видимому, нигде не дифференцируются до степени подвидов, но ареал *V. v. beringiana* Middendorf (тундряная лисица) — это преимущественно субарктические районы Чукотского полуострова, Анадырского края, п-ова Камчатка. Она обладает средними для северных лисиц размерами тела и не выделяется среди них особой густотой меха. Тундровые популяции лисиц Америки (*V. v. alscensis* Merriam) по размерам, по-видимому, уступают таежным формам.

A. lopus lagopus. Эндемик Субарктики с циркумполярным распространением. Палеарктический и американский материковые подвиды (*A. l. lagopus* L. и *A. l. innuites* Merriam) характеризуются средними размерами тела и почти полным отсутствием голубой формы. Командорский песец *A. l. beringensis* Merriam выделяется очень крупными размерами тела и резким преобладанием «голубых» животных.

A. l. spitzbergensis Barret-Hamilton et Bonchote (о-ва Гренландия, Исландия, Шпицберген, Земля Франца Иосифа, Новая Земля) отличается мелкими размерами и пышным густым мехом. Отличия между подвидами определяются обеспеченностью кормами (лучшие на Командорах, худшие на о-ве Шпицберген), и, отчасти, изоляцией островных популяций.

Ursus arctos. Как указывалось, эпизодические заходы медведя в тундру наблюдаются почти на всем протяжении его ареала. Однако в Азии он нигде не образует тундровых или лесотундровых популяций. В субарктических районах Америки медведь значительно более обычен (из одной только Аляски было описано 15 «видов» медведей) и представлен здесь различными формами, так или иначе связанными с обитанием в тундре. В этом отношении характерно английское название одной из форм *aU. richardsoni* — *barren ground bear* — тундровый медведь. По крайней мере, 2 американские формы медведя могут рассматриваться как популяции субарктические: *U. a. gyas* Merriam (п-ов Аляска) и *U. a. middendorffi* Merriam (о-ва Кодьяк, Афогнак и Шияк). Их отличительные особенности — очень крупные размеры тела и черепа (рис. 8) и темная, более однородная по сравнению с другими подвидами, окраска.

Gulo gulo. Субарктические популяции росوماхи нигде не отличаются достаточно серьезными особенностями, которые позволили бы выделить их в самостоятельные подвиды. Заслуживает быть отмеченным, что географически обособленная крайне северная популяция росوماхи (Горы Брукса, Аляска) по размерам уступает более южным формам (Kurten a. Rausch, 1959). Американские и евразийские росوماхи выделяются в самостоятельные подвиды (*G. g. gulo* L. и *G. g. luscus* L.). Интересно, что различия между ископаемыми росوماхами Европы и современными Северной Америки менее значительны, чем между европейскими ископаемыми и современными (op. cit.).

Mustela erminea. Систематика горностаев разработана плохо, и реальность упоминаемых здесь подвидов не может считаться доказанной. В азиатском секторе Субарктики отмечено распространение *M. e. tobolica* Ognev, *M. e. ognevi* Iurgenson, *M. e. naumovi* Iurgenson, *M. e. orientalis* Ognev, *M. e. arctica* Merriam. В американской Субарктике горностаи также представлен несколькими подвидами. Наиболее широко распространен

M. e. arctica. Согласно большинству авторов, камчатские и аляскинские горностаи относятся к одному подвиду; Холл (Hall, 1951) выделяет горностаев с Камчатки в самостоятельный подвид *M. e. digna* Hall, оставляя за аляскинскими горностаями название *M. e. arctica*. Во всяком случае, морфологическая близость этих двух форм не вызывает сомнений. По-ви-

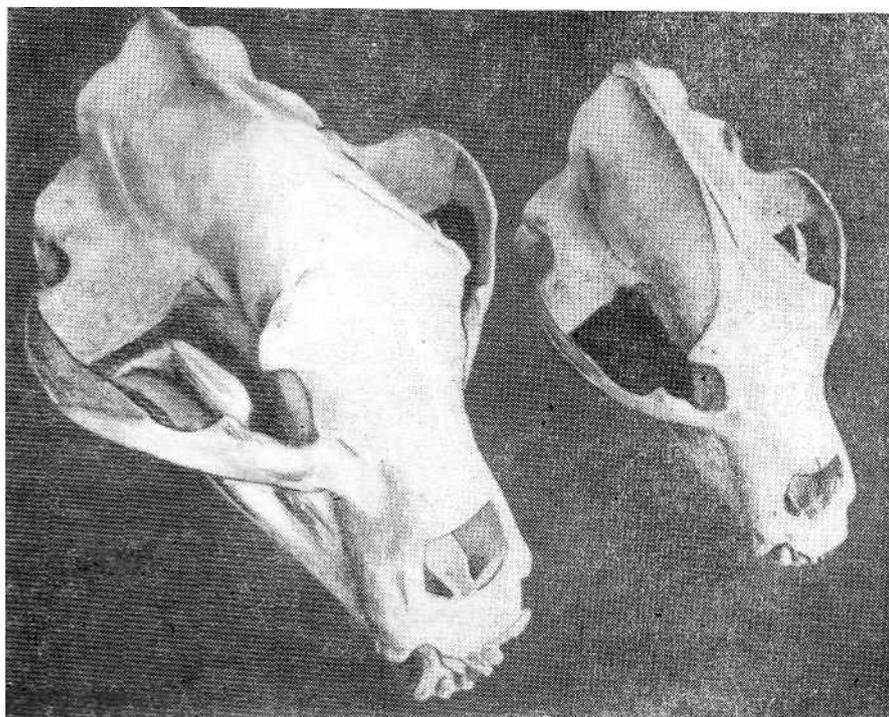


Рис. 8. Череп кодыякского медведя (слева) по сравнению с черепом крупного бурого медведя с Урала.

димому, только ареал *M. e. arctica* ограничен суоарктическими районами. Ареалы других подвидов охватывают как субарктические, так и бореальные территории.

Субарктические популяции горностаи относятся к крупным или среднего размера подвидам, но они не крупнее большинства северно-бореальных. Возможно, что средние размеры тундровых популяций горностаи несколько преуменьшены, так как в популяциях на Крайнем Севере резко преобладают молодые особи (подробнее см. в гл. VI), еще не достигшие окончательных размеров. Во всяком случае, среди добытых нами на п-ове Ямал летом взрослых горностаев (старше 1 года) преобладали очень крупные животные, а один из них имел вес более 360 г и рекордные размеры черепа (52,6 мм). В Америке размеры горностаев отчетливо увеличиваются с юга на север. Однако при переходе от северных лесных районов к тундровым эта закономерность выражена, по-видимому, даже менее резко, чем в более южных районах. В Азии наблюдается некоторое уменьшение размеров горностаи с запада на восток; в соответствии с этим тундровые популяции Восточной Сибири мельче западных бореальных.

Mustela nivalis. Таксономия ласок — один из наиболее интересных вопросов современной систематики не только хищных, но и млекопитающих вообще. Его окончательное решение имело бы большое значение для

уточнения некоторых важных закономерностей внутривидовой изменчивости. К сожалению, этот вопрос не только крайне интересен, но и исключительно запутан. Единственное, по-видимому, твердо установленное, сводится к тому, что, в противоположность горностаю, размеры ласок увеличиваются с севера на юг. Это справедливо как для палеарктических, так и для американских форм. Весь север Сибири занят «сибирской, тундряной или малой лаской» — *M. n. pygmaea* Allen (Новиков, 1956). Наши сборы с п-ова Ямал позволяют считать западносибирские популяции ласок принадлежащими к этому подвиду. Нет, по-видимому, достаточных оснований ограничивать его ареал северо-восточной Сибирью, как это делают Н. А. Бобринский, В. А. Кузнецов и А. П. Кузякин (1944)¹.

Исключительно мелкие размеры тела, очень короткий хвост, чисто белая окраска зимнего меха и относительно бледная летнего — эти признаки свойственны всем ласкам, заселяющим тундру, в том числе и американским. Это, видимо, и явилось основной причиной объединения Алленом (Allen, 1903) всех северных ласок в один вид. Если придерживаться этой точки зрения, то ласки в Евразии представлены двумя видами: *M. nivalis* и *M. rixosa*, причем последний имеет циркумполярное распространение. Это представление не получило широкой поддержки. Н. А. Бобринский, В. А. Кузнецов и А. П. Кузякин (1944), Эллерман и Моррисон-Скотт (Ellerman and Morrison-Scott, 1951), Г. А. Новиков (1956) и другие рассматривают американских и палеарктических ласок как единый вид — *M. nivalis*.

Большинство американских авторов признает видовую самостоятельность *M. rixosa* (Hall, 1951; Cahalene, 1954; Miller and Kellog, *1955 et all.).

Рауш (Rausch, 1953a) не считает вопрос решенным, но и он оставляет за американскими ласками видовое название *M. rixosa*. Наконец, один из немецких исследователей (Gaffrey, 1953) признает видовую самостоятельность *nivalis* и *rixosa* и допускает возможность распространения *rixosa* не только в палеарктической Субарктике, но и в Средней Европе. Таким образом, систематика ласок далека от разрешения.

Нам кажется, что разделение ласок на два вида не обосновано. Уплотненность барабанных камер (при рассмотрении черепа в профиль они почти не выдаются) и очень слабое развитие сагиттального гребня (характерные признаки *rixosa*), во-первых, могут быть следствием малых размеров тела и черепа, а, во-вторых, они подвержены очень сильной индивидуальной изменчивости.

Наконец, закономерности географической изменчивости американских и евразийских ласок полностью совпадают, что можно считать важным доказательством их видовой общности.

Как указывалось, в тундрах Евразии ласки отличаются исключительно мелкими размерами. Это же характерно и для американских ласок. Морфологическая характеристика их тундровых популяций может быть, таким образом, дана очень четко. Очень интересно, что ласки из горных районов Европы (Альпы, Карпаты) — *M. n. monticola* (Cavazza, 1908) — также выделяются очень мелкими размерами, но отличаются от северных ласок наличием отчетливого полового диморфизма в размерах черепа (Gaffrey, 1953).

Общий анализ внутривидовой дифференциации млекопитающих Субарктики приводит к некоторым важным выводам.

Типичные субарктические виды (автохтоны Субарктики) дифференцированы слабо. Многие виды представлены на громадной территории одним или очень немногими крайне близкими подвидами. Можно думать, что

¹ О нахождении в северном Приобье *M. n. pygmaea* указывал еще Г. М. Адлерберг (Адлерберг, Виноградов, Смирнов, Флеров, 1935).

в действительности области распространения отдельных подвидов типичных субарктов даже шире, чем это сейчас представляется, так как с каждой ревизией систематики отдельных видов число внутривидовых форм сокращается. Заслуживает быть особо отмеченным, что обширные подвидовые ареалы свойственны в Субарктике и для тех групп, для которых в менее высоких широтах характерно интенсивное внутривидовое формообразование (мелкие мышевидные грызуны). Подробный анализ этого явления мы даем в заключительной главе этой книги. Здесь же отметим, что в слабой дифференцировке субарктов-автохтонов нельзя не видеть отражения однородности условий среды, так как на громадной территории тундры, несомненно, возникают условия для столь же полной физической (пространственной) изоляции, как и в других ландшафтно-климатических зонах. Интересно, что многие виды представлены на востоке Азии и на западе Америки сходными (вероятнее всего — тождественными) формами, несмотря на длительное их самостоятельное развитие. Лишь острова Субарктики представлены действительно отчетливо дифференцированными формами. Несомненно, что их обособление в какой-то степени связано с развитием в изоляции, но характерные их особенности совершенно ясно указывают на решающую роль конкретных условий существования. Достаточно вспомнить командорского и гренландского песца, шпицбергенского оленя, леммингов северных островов.

Для субарктических популяций большинства широко распространенных видов характерны крупные размеры тела, относительно короткий хвост, мощное развитие зимнего меха. В приспособительном значении этих особенностей сомневаться трудно.

Однако большинство видов представлено в Субарктике бореальными подвидами очень широкого распространения. В большинстве случаев (мы на них фиксировали внимание) южные границы ареалов субарктических подвидов проходят в средней, а нередко и южной полосе лесной зоны. Это значит, что крупные размеры тела, короткий хвост, высокие теплоизоляционные свойства зимнего меха — это специфические особенности не субарктических, а северных (и бореальных, и тундровых) форм. Мы специально подчеркивали, что не так уж редки случаи, когда субарктические формы отличаются от северных бореальных относительно меньшими размерами и менее развитым меховым покровом. Это свидетельствует о том, что не в морфологических приспособлениях, направленных на сохранение тепла, суть приспособлений млекопитающих к условиям существования на Крайнем Севере. Этому положению мы придаем очень большое значение и постараемся дать ему разнообразную аргументацию. Очень важно подчеркнуть, что этот вывод вытекает и из анализа таксономических особенностей большинства распространенных в Субарктике видов млекопитающих.

Лишь очень немногие виды представлены в тундре резко дифференцированными (по сравнению с северно-бореальными) подвидами.

Весьма показательно, что в отношении преобладающего большинства из них еще до сих пор дискутируется вопрос: виды это или подвиды? Такое положение вещей естественно. Условия существования в Субарктике специфичны, специфично, следовательно, и направление естественного отбора. Возникновение своеобразных форм во многих видах неизбежно. Но особенности именно этих форм чаще всего не совпадают с общими особенностями северных подвидов (тундровая ласка значительно мельче лесной, особенности тундрового северного оленя не связаны с низкими температурами среды обитания и т. п.). Эти закономерности приобретают важный биологический смысл при сопоставлении их с другими (не учитываемыми систематикой) особенностями полярных животных, о которых мы будем говорить в следующих главах.

ХАРАКТЕР ОСВОЕНИЯ СУБАРКТИЧЕСКИХ ТЕРРИТОРИЙ РАЗЛИЧНЫМИ ВИДАМИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Начальным этапом освоения тундры млекопитающими следует считать проникновение отдельных бореальных видов за северную границу леса¹. Несмотря на специфические условия среды, многие типично лесные виды могут в течение более или менее продолжительного периода жить в тундре и даже формировать здесь локальные, хотя почти всегда малочисленные, популяции. Хорошим примером могут служить колонии канадского бобра в глубинных тундрах Аляски (Rausch, 1951), сохранившиеся здесь, по-видимому, со времен теплого послеледникового периода.

На Полярном Урале, в верховьях р. Соби (67° с. ш.) нами были обследованы многочисленные популяции двух видов землероек: *Sorex araneus* и *S. daphaenodon* (Шварц, 1962). Размножение землероек этих продвинутых далеко на север популяций идет очень интенсивно, что говорит об их высокой жизнеспособности. Используя локальные условия среды, эти лесные виды сформировали процветающие популяции выше северной границы лесной зоны.

В тех же районах Полярного Урала, в условиях горной тундры, нами обследована многочисленная и, судя по ряду признаков, процветающая колония красно-серой полевки.

Очень интересные данные аналогичного порядка приводятся в отношении американской белки — *Tamiasciurus hudsonicus*. Этот типичный лесной зверек, обычно распространенный до северной границы еловых лесов (Rausch, 1950), в отдельных участках ареала выходит за границу леса, поселяясь в ивняковых зарослях по берегам рек (Вее а. Hall, 1956). Особенно интересно, что, поселяясь в кустарниковой зоне, белка живет в норах Strecker, Ryser, Tietz, Morrison, 1952; Pruitt, Lucier, 1958), напоминая своим поведением длиннохвостого суслика.

Тундровые популяции очень широко распространенного в Америке вида *Peromyscus maniculatus* описаны из северных районов Канады (по р. Макензи она доходит до форта Гуд-Хоп и обычна в окрестностях форта Норман). Аналогичные данные имеются в отношении всех других видов из списка «случайных» элементов субарктической териофауны.

Горные виды, а также связанные с водой (водяная полевка, ондатра), «шикают» в тундру по речным долинам и горным хребтам, сохраняя при этом особенности образа жизни, выработанные в процессе их эволюции в более южных ландшафтных зонах.

Имеются наблюдения, показывающие, что ондатра способна активно проникать в тундру. Так, например, на п-ове Ямал мы неоднократно наблюдали поселения ондатр значительно севернее мест их выпуска. В лите-

ратуре неоднократно отмечалось, что на севере нарастание численности ондатры лимитируется промерзанием озер и понижением продуктивности дна субарктических водоемов (Скалой, 1949). В связи с этим большой интерес представляют наблюдения В. С. Смирнова (Смирнов и Шварц, 1959), показавшего, что на юге Ямала ондатра может благополучно перезимовать, прокладывая надледные подснежные ходы и питаясь растениями, выступающими надо льдом.

Поскольку на севере ондатра поселяется почти исключительно на озерах, прибрежные участки которых зарастают густой осокой и топяным хвощом, ее обеспеченность питанием в зимнее время должна быть достаточно высокой. Важно также, что в условиях Субарктики ондатра редко заселяет все озера определенного района и возможность переходов с одного водоема на другой служит известной гарантией обеспеченного существования вида.

Само собой разумеется, что отсутствие на севере таких важных кормовых растений ондатры, как рогоз или камыш, в какой-то степени отражается на благосостоянии ее заполярных популяций, но не служит препятствием к нарастанию численности и расширению ареала. Недоучет специфики биологии ондатры, в том числе и распределения по местности, в условиях Заполярья может привести к грубым ошибкам. Так, например, П. Веденеев (1940) при изучении ондатры в Ямало-Ненецком национальном округе пришел к выводу, что расселение ее идет плохо, интенсивность размножения слаба (это было, вероятно, фактической ошибкой), и объяснял это бедностью кормовой базы. Сейчас вполне очевидно, что заключение П. Веденеева было глубоко ошибочным: уже через 15 лет ежегодные заготовки ондатры превысили 300 тыс. шкурок!

Сказанное, конечно, не означает, что ондатра может успешно заселять тундровые водоемы в любых условиях. Попытки ее акклиматизации в ряде районов Субарктики оканчивались неудачей (Карпухин, 1958). Однако подобные негативные наблюдения ни в коем случае нельзя рассматривать как доказательство неспособности ондатры формировать тундровые популяции.

Водяная крыса заселяет в Субарктике преимущественно озера и болота в поймах рек. Особенно велика ее численность по заросшим осокой берегам относительно глубоких водоемов типа стариц. Интересно отметить, что и в Субарктике водяная крыса может поселяться на совершенно сухих участках.

На высоком песчаном берегу р. Хадыга, против впадения в нее р. Ям-Тпн-яха, в 1957 г. была найдена колония водяных крыс на совершенно сухом участке. Норы и ходы зверьков не имели никакой связи с водой; множество отнорков заканчивались выбросами земли, наподобие тех, которые характерны для водяной крысы при поселении ее на огородах в южных частях ареала. Возможность поселения водяных крыс на сухих участках в условиях Субарктики должна быть отмечена. Растительность в таких участках относительно бедна, и, очевидно, только мягкая песчаная почва, в которой легко могут быть проложены длинные ходы, позволяет зверькам обеспечить себя кормом за счет подземных частей растений. На сухих, возвышенных участках полевки могут найти убежище во время высоких паводков. В условиях вечной мерзлоты устройство глубоких зимних нор и подземное питание очень затруднены. Поэтому на междуречье водяные крысы крайне малочисленны (Максимов, 1956).

Следующий этап проникновения в тундру мелких млекопитающих¹ — широкое заселение предтундровых редколесий и южной тундры видами-

¹ Крупные виды, способные к дальним миграциям, подчиняются несколько иным закономерностям распределения по биотопам и рассматриваются нами особо.

космополитами и лесными видами. Подобно «случайным» для Субарктики видам, места их поселения связаны преимущественно с древесно-кустарниковой растительностью, но проникают они на север значительно дальше и на значительно большей территории. Для большинства подобных форм можно говорить о продвижении всей северной границы ареала в Субарктику.

Характер заселения животными этой группы субарктических биоценозов хорошо иллюстрируется распространением красной полевки на п-ове Ямал, где она является одним из наиболее стенофильных видов грызунов.

Красная полевка встречается в зарослях кустарников и в лесу, где занимает местообитания различных типов, от глухих участков темнохвойного леса, почти лишенных травостоя, до открытых полей с глупой и высокой травянистой растительностью. Изолированная колония этого вида была обнаружена В. С. Смирновым в тундре у Напалково (68° с. ш.). Является ли эта колония остатком некогда более широкого ареала вида (связанного с большим распространением леса на север), или возникла в результате случайного заселения обследованного участка небольшим числом особей, сказать трудно. Тем не менее, эта находка представляет большой интерес, так как показывает, что красная полевка способна существовать в типичной тундре, далеко за пределами леса и развитой кустарниковой растительности.

Это подтверждают наблюдения американских зоологов, показавших, что на Аляске красная полевка (*C. rutilus waschburni*) в районе Перри-Ривер (67°34' с. ш.) поселяется в типичной тундре. Это превосходный пример заселения тундры лесным видом. Используя кустарниковую растительность в качестве экологического желоба, красная полевка на всем протяжении своего ареала проникает в тундру, а местами становится тундровым видом.

Несколько иной путь освоения тундры иллюстрирует пашенная полевка. Как правило, этот вид не идет на север так далеко, как красная полевка, но его распределение по биотопам иное.

Распространение пашенной полевки в тундре ограничено районами с более или менее развитой кустарниковой растительностью и островками леса, но, в противоположность красной полевке, она в пределах этих районов с большой плотностью заселяет типичные участки тундры. Особенно многочисленна пашенная полевка на участках сильно заболоченной кочкарниковой тундры, где она обитает вместе с полевкой-экономкой.

Экономка делает следующий шаг к более широкому освоению тундры. В Палеарктике она не является типично тундровым видом, так как заселяет преимущественно лесотундру и южные районы тундр. Однако в пределах этих районов она равно обыкновенна как по берегам водоемов и на болотах, так и в субарктических рощах и на участках кочкарниковой и мохово-кочкарниковой тундры. Очень важно, что в субарктических районах экономка может достигать исключительно высокой численности. На севере лесотундры и в южных районах тундры нам неоднократно пришлось сталкиваться с плотностью поселений экономок, соизмеримой с максимальной плотностью популяций типичных субарктов — лемминга и полевки Миддендорфа — и превышающей максимальную плотность поселений, наблюдающуюся у экономок не только лесных, но даже лесостепных районов.

Уже эти наблюдения показывают, что экономка может существовать в условиях типичной тундры. Об этом говорит и находка В. С. Смирновым (1959) экономки в районе фактории Напалково. Поэтому экологически понятно, что в отдельных частях ареала экономка становится типичным грызуном тундры. Фактически это наблюдается по всему американскому сек-

тору ареала вида. В северной Аляске и в северной Канаде экономка по характеру занимаемых биотопов приближается к леммингу, поселяясь на тундровых болотах, лугах и озерах. Интересна и специфическая экологическая особенность экономок тундры; в осенний период, когда водоемы покрываются корочкой льда, она начинает питаться водными растениями (Vee a. Hall, 1956). Образ жизни американских экономок полностью оправдывает ее название—«tundra-vole» — тундровая полевка. На примере экономки легко показать, что некоторые широко распространенные виды грызунов могут в отдельных секторах Субарктики осваивать биотопы тундры с не меньшей степенью полноты, чем типичные субаркты-автохтоны. В некоторых отношениях экономка осваивает тундру даже с большей полнотой, чем являющаяся одним из основных элементов субарктической фауны узкочерепная полевка.

Северные подвиды узкочерепной полевки — *M. gregalis major* и другие — и их американский викариат — *M. miurus* — заселяют практически всю тундровую и лесотундровую зону, но в этих зонах их распределение по территории крайне неравномерно.

Уже первые исследователи экологии северных форм узкочерепной полевки отмечали мозаичность распределения этого вида в тундре. Несмотря на то, что распространение узкочерепной полевки в палеарктической Субарктике очень широкое, она почти нигде не встречается в открытой тундре, всюду придерживается речных долин и возвышенных участков (Кучерук, 1940; Корзинкина, 1946; Дунаева, 1948 и др.). Позднейшие исследования подтвердили эти наблюдения (Копеин, 1958): стационарное распределение узкочерепной полевки полностью определяется условиями микрорельефа. В годы повышенной численности она использует для поселений малейшие возвышенности и небольшие холмики и бугры, но никогда не встречается в плоской, сильно увлажненной пушицево-моховой тундре, где сколь угодно значительные повышения рельефа отсутствуют. Есть наблюдения, которые показывают, что в годы с особенно высокой численностью полевки даже в середине зимы переселяются в низины, где кормовые условия лучше, а весной, в связи с опасностью затопления этих временных мест обитания, они снова возвращаются на возвышенности.

Особо следует подчеркнуть, что даже в южной Субарктике узкочерепная полевка столь же строго придерживается сухих участков. В этом нам неоднократно приходилось убеждаться при работе в лесотундровых районах в низовьях р. Оби. Там, где экономка и пашенная полевка заселяют типично тундровые участки территории, узкочерепная полевка придерживается возвышенных берегов более крупных рек. Высокая требовательность к почвенному покрову сохраняется у этого вида по всему ареалу. В горах узкочерепная полевка не доходит до верхней границы луговой растительности, так как если слой почвы недостаточно мощный, она не находит благоприятных условий для рытья нор (Штегман, 1957).

Распределение по биотопам американских *Stenocranius* отличается теми же особенностями. Распространение *M. miurus* в тундре очень широкое, но она, подобно *M. gregalis*, придерживается сухих возвышенных участков.

Другим видом, ареал которого в Субарктике весьма обширен и охватывает различные географические районы тундры (вплоть до ее северных пределов), но для которого также характерен ограниченный выбор мест обитания и который, по-видимому, нигде не достигает высокой численности, может служить длиннохвостый суслик (*Citellus undulatus*).

В азиатской части ареала длиннохвостый суслик заходит в тундру, придерживаясь песчаных участков приморских районов. О деталях его распространения в Субарктике известно мало. В американских тундрах

длиннохвостый суслик — более обычный вид, что подчеркивается и его народным названием — *baren ground squirrel* — тундровая белка. Почти всюду, где понижения уровня мерзлоты позволяют рыть норы (в том числе в в прибрежных тундрах), наблюдаются поселения длиннохвостого суслика (Bee and Hall, 1956; Majer, 1953; Majer and Aache, 1954). Излюбленные места обитания — берега рек, хорошо дренированные холмы. В горы идет до 900 м, встречается на островах крупных рек.

Вид, совмещающий обширный ареал с разнообразием заселяемых биотопов, — полевка Миддендорфа. Для иллюстрации разнообразия занимаемых полевкой Миддендорфа биотопов приведем нашу характеристику ее распространения на п-ове Ямал.

Полевку Миддендорфа мы наблюдали в следующих пунктах: низовья р. Хадыты, окрестности Нового Порта, территория, прилегающая к фактории Яптик-Сале, пойма р. Сап-Яха, мыс Каменный. В сборах Л. Н. Добринского мы обнаружили полевку Миддендорфа из Тамбея. Эти данные показывают, что интересующая нас полевка распространена на большей части территории п-ова Ямал. В районе фактории Яптик-Сале в 1957 г. она была самым многочисленным видом грызунов, заселяла тундру на огромной площади довольно равномерно и с очень большой плотностью, о которой свидетельствуют следующие данные. В тундре, прилегающей к мощным зарослям кустарников по берегу р. Сап-Яха, в течение двух часов 5 15 ловчих сосудов попало 14 полевок. Аналогичные результаты дал облов участков тундры у фактории и некоторых других мест. Эти данные показывают, что в мохово-кочкарниковой тундре, на широте около 70° с. ш., полевка Миддендорфа может достигать очень высокой плотности поселений при широком освоении территории. В конце сентября — в октябре полевки заселяли плоские, очень сильно увлажненные участки тундры, прокладывая свои ходы в промерзшем слое мха. Тенденция приуроченности к более возвышенным и сухим участкам тундры, столь характерная для узкочерепной полевки, у этого вида не наблюдается. В окрестностях Нового Порта полевка Миддендорфа встречается только по берегам рек и речек. В пойме р. Хадыты она попадалась нам преимущественно в биотопах лесных типов. В районе фактории Хадыты мы добывали ее в высокоствольном лиственном лесу с моховым покровом лесного типа, с густым и высоким травостоем, а также на прибрежных участках в колониях узкочерепной полевки. В районе фактории Хорвата полевки Миддендорфа добывались на лесных полянах.

Остается добавить, что в ряде районов п-ова Ямал полевка Миддендорфа встречается в одних местах с обским леммингом и у нас не создается (впечатления, что она существенно уступает ему в способности заселять типичные биотопы сырой мохово-кочкарниковой тундры. По характеру распределения по биотопам полевка Миддендорфа — типичный грызун Тундры.

Одним из наиболее эвритопных млекопитающих южных районов тундры и лесотундры является арктическая бурозубка. Мы находим ее буквально во всех типах местообитаний обследованных нами районов тундры и лесотундры. Наиболее часто и в наибольшем числе встречается бурозубка по берегам водоемов. Она заселяет заросшие ерником и ивами берега тундровых озер, обыкновенна в осоковых зарослях по речкам и протокам. Неоднократно отмечалась она даже на почти лишенных растительности песчаных отмелях, привлеченная, видимо, большим количеством выброшенных на берег водных беспозвоночных.

Обыкновенная бурозубка обитает на прилегающих к водоемам сильно заболоченных участках тундры, где она поселяется среди колоний полевки Миддендорфа или экономки.

В кочкарниковой тундре бурозубки встречались повсеместно, но, как правило, в небольшом числе. Мы ловили бурозубок в кочкарниковой тундре, частично затопленной в результате обильных осенних дождей, в конце сентября — в октябре. Несмотря на то, что сухими оставались только вершины кочек, а пространство между ними было залито водой, местами покрывшейся тонкой пленкой льда, землеройки стойко придерживались этих участков, не переселяясь, подобно узкочерепной полевке, на более возвышенные незатопляемые участки. В островках леса, проникающих в тундру, землеройки заселяют все доступные им места обитания, но наиболее многочисленны они на полянах с богатым травостоем. Вместе с красной полевкой бурозубка — единственный обитатель наиболее сухих и темных участков субарктических лесов. В этих местах она никогда не достигает большой плотности, но в небольшом числе заселяет их почти повсеместно.

Не встречались нам бурозубки только на чисто моховых участках тундры, полностью лишенных травянистой растительности. На таких участках, обследованных нами на правом (высоком) берегу р. Оби против пос. Ямбура, не встречено ни грызунов, ни землероек. Однако в небольших оврагах тундры, в которых в результате деятельности талых и дождевых вод уровень вечной мерзлоты понижен, что дает возможность поселения здесь кустарниковых ив и карликовых берез, землеройки были обнаружены даже в том случае, когда занятая кустарниками площадь представляла собой узкую полосу длиной всего в несколько сот метров. Так как связанные с кустарниками виды грызунов (красная и пашенная полевка) в подобных местах встречены не были, эти данные можно истолковать как свидетельство высокой вагильности арктической бурозубки.

Однако, несмотря на широкий диапазон заселяемых бурозубкой биотопов, высокой численности она достигает, по-видимому, только локально, в местообитаниях, так или иначе связанных с водоемами, и на полянах, густо поросших травянистой растительностью.

Насколько позволяют судить довольно скудные литературные материалы, аналогичное распределение землероек по биотопам тундры наблюдается и в Северной Америке. Важно отметить, что и здесь неоднократно наблюдались случаи резкого повышения численности отдельных видов, например, *S. cinereus* (Vee a. Hall, 1956).

Заяц-беляк встречается в тундре повсеместно, но с наибольшей плотностью заселяет лесотундру¹ и кустарниковую тундру, придерживаясь пойм рек и иных водоемов. Вдали от рек зайцы относительно более многочисленны на высоких обрывистых ярах (Виноградов, 1935).

В летнее время открытые берега рек служат местами настоящей концентрации зайца в тундре; здесь на хорошо обдуваемых участках меньше комаров, а возможность закопаться в песке делает их своеобразными «очагами спасения» зайцев от кровососущих двукрылых. Сказанное хорошо иллюстрируется следующим примером. В 1958 и 1959 гг. за час езды на моторной лодке по р. Хадыте мы встречали не менее 20—25 зайцев, но за 2 месяца работы в этом районе вдали от реки мы видели их 2—3 раза, а вне поймы реки — ни разу.

В Гренландии и на островах Канадского архипелага зайцы заселяют и районы арктической тундры, где почва освобождается от снега всего на несколько недель в году. Интересно, что и здесь, на самых северных островах земного шара, зайцы могут достигать очень высокой численности, хотя распределение их по местности принимает при этом явно мозаичный характер. Большинство зайцев придерживается холмистых районов и лишь небольшое количество держится в открытой тундре. Отмечено, что в высоких широтах (севернее 75°) в Гренландии эти животные скопляются в ме-

стах, где растительность побивается морозами еще зеленой (Pederson, 1957), представляя собой в силу этого более полноценный корм, чем засохшая трава. На крайнем северном пределе своего распространения зайцы подымаются в горы, на Баффиновой земле, например, до 10G0 м (Cahlene, 1954).

Как уже указывалось, проведенная в последнее время ревизия систематики леммингов показала, что огромная территория тундры Евразии к востоку от г. Архангельска до Северной Америки заселена одним видом леммингов — *Lemmus obensis*¹. Близкая форма — *L. lemnus*, чья видовая самостоятельность еще требует доказательств, заселяет тундры Фенно-Скандии.

Обский лемминг — ландшафтный вид тундры, заселяет ее значительно более равномерно, чем большая узкочерепная полевка. Он обычен на хорошо увлажненных участках моховой равнинной тундры (Наумов, 1931; Сдобников, 1937, 1955; Дунаева, 1948), с большой плотностью заселяет склоны холмов (Дубровский, 1939; Остроумов, 1949), прибрежные ивняки (Дунаева, 1948), осоковые болота и сырые луга (Сдобников, 1937). Поселения леммингов были обнаружены и на песчаных участках высокой тундры (Кучерук, 1940). Таким образом, обский лемминг заселяет все основные биотопы тундры и является в полном смысле слова ее ландшафтным видом.

В противоположность обскому леммингу, копытный лемминг (*D. torquatus*) в сильно увлажненных участках тундры встречается редко. Многие авторы, начиная с Б. М. Житкова (1913), считали копытного лемминга типичным обитателем относительно сухих возвышенных участков тундры, крайне ограниченным в выборе мест обитания (Наумов, 1931; Сдобников, 1937; Дубровский, 1937, 1940 и др.). Позднейшие наблюдения Г. Н. Дунаевой (1948) показали, что строгой приуроченности копытного лемминга к особо сухим участкам тундры нет, но то, что этот вид выбирает менее влажные места обитания, — несомненно. Вместе с тем, важно отметить, что на распределение леммингов по биотопам большое влияние могут оказать складывающиеся между ними конкурентные взаимоотношения. Об этом говорят наблюдения, показывающие, что в период снижения численности обского лемминга характерные для него станции занимает копытный, и наоборот (Watson, 1956). О различиях в требованиях к среде обитания сравниваемых видов говорят неоднократно наблюдавшиеся колебания их относительной численности: резкое повышение численности одного вида может совпадать со столь же резким снижением численности другого.

Распределение в Субарктике мелких хищников — горностаев и ласки (*Mustela erminea*, *M. nivalis*, *M. rixosa*) определяется распределением грызунов. В связи с этим, их наибольшая численность обычно наблюдается по берегам водоемов самых различных типов. Обычными могут быть эти хищники и на моховых болотах в лесотундре. Для примера укажем, что на одном из таких болот на площади не более 50 га нами за два дня было добыто 5 ласок, а на участке придорожной канавы в лесотундре Полярного Урала (67° с. ш.) протяженностью несколько менее 2 км за месяц — 13 горностаев и 2 ласки. Подобная плотность мелких хищных очень редко встречается даже в лесостепной зоне, а в таежной зоне не встречается никогда.

Начальный этап проникновения в тундру крупных млекопитающих представляют собой виды, посещающие тундру лишь в отдельные периоды года и делающиеся характерными для субарктических ландшафтных зон на ограниченных территориях, своеобразных по особенностям мезоклима-

¹ До окончательного решения вопроса мы считаем целесообразным оставить за сибирским леммингом название, принятое в основной сводке по фауне грызунов СССР (Виноградов и Громов, 1952), не заменяя его на *L. sibiricus*, как это делают многочисленные авторы.

типическим или рельефным. К числу таких видов следует отнести лося, медведя и лисицу.

Лисица осваивает лесотундровые районы и заходит в южную тундру на всем протяжении своего ареала. По Б. М. Житкову (1904) в канинской тундре лисица была многочисленнее песца. Несомненно, что в годы, богатые грызунами, она может проникать в тундру вплоть до северных ее пределов. Об этом, в частности, говорят находки лисицы на многих островах Полярного бассейна (Колгуев, Св. Лаврентия и др.). Однако обычной ее можно считать только в южной кустарниковой тундре и лесотундре.

В Субарктике лисица придерживается почти исключительно больших рек, часто занимая при этом норы песца (Скробов, 1958). О том, что лисица, по крайней мере, не очень редкий в Субарктике зверь, говорят и данные заготовок. Так, например, в Ямальском и Тазовском районе Ямало-Ненецкого национального округа ежегодно заготавливают более 300 лисиц, а в отдельные годы даже более 500.

Фактором, лимитирующим распространение в тундре типично бореального вида — лося, является наличие древесной или кустарниковой растительности. Поэтому он отсутствует даже на участках тундры с развитой кустарниковой растительностью, если такие участки отделены от леса обширными безлесными пространствами. Однако, используя островки леса в тундре и особенно заросли кустарника по берегам рек, лось может местами проникать в тундру далеко на север. На п-ове Ямал его северный предел распространения проходит, вероятно, несколько южнее 68° . На Печорском севере он доходит до морского побережья. Аналогичное наблюдалось в ряде мест Сибири и на Востоке.

В тундрах Северной Америки лоси, видимо, многочисленнее, чем в Евразии. В последние годы наблюдается дальнейшее расширение его ареала к северу, и численность лося в субарктических районах увеличивается (Starker a. Fraser, 1953). Всюду, где по рекам и оврагам развивается более мощная кустарниковая растительность, лось делается обычным зверем. Об этом свидетельствует заимствованная нами у Старкера и Фразера (op. cit.) карта постоянного обитания лося на Аляске, на которую мынесли границы субарктических ландшафтных зон.

В небольшом количестве лоси обитают в типичной тундре, в том числе и прибрежной (Rausch, 1951), а единичные заходы лося в тундру вплоть до побережья полярных морей наблюдаются почти по всему американскому сектору Субарктики.

На крайнем северном пределе распространения, в связи с медленным возобновлением древесных пород (преимущественно ивы) плотность поселений лося не может быть очень высокой. Имеются наблюдения, показывающие, что лоси ежегодно начисто объедают кустарниковую растительность и зимой испытывают острый недостаток кормов. Тем не менее, и это должно быть отмечено особо, зимняя смертность лосей субарктических популяций (даже в районах, где они не имеют возможности откочевывать на юг) существенно не превышает смертности их в южных популяциях. Резко повышенная смертность наблюдается лишь в особо суровые зимы (Culver, 1923).

Заходы в тундру бурого медведя (*Ursus arctos*) наблюдаются, по-видимому, на всем протяжении его ареала. Во всяком случае, они отмечались на Кольском полуострове, Полярном Урале, п-овах Ямал, Таймыр, по рекам Енисею, Хатанге, Лене, Яне, Индигирке, Колыме и Анадырю. По р. Енисею северная граница ареала медведя проводилась по 68° с. ш. (Наумов, 1931), по р. Хатанге — по 72° с. ш. (Миддендорф, 1867). Бурый медведь обычен по всей Аляске (*U. a. gyas*), в субарктических районах Ка-

нады, а также на островах Полярного бассейна Кодьяк, Афогнак, Щуяк и др. (*U. a. middendorffi*)¹.

В большинстве случаев пребывание медведя в тундре ограничивается летним периодом. В это время медведя влечет в тундру обилие кормов ягоды, грызуны, линная водоплавающая птица, рыба, выбросы моря.

На востоке Сибири летние заходы медведя в тундру, где он питается преимущественно рыбой, имеют регулярный характер; в такое время медведь становится здесь характерным элементом субарктической фауны (Сokolnikov, 1927 и др.). В тундрах американского сектора Субарктики медведь, по-видимому, еще более обычен. На Аляске, на островах Кодьяк р. и Афогнак основу питания медведей составляют лососевые. На о-ве Кодьяк *Oncorhynchus nerka* обеспечивает медведя пищей в течение всего активного периода его жизни (с мая по ноябрь). Интересно, что формы медведей, в рационе которых преобладает рыба, отличаются наибольшими размерами (*U. a. beringianus*, *V. gyas*, *U. a. middendorffi*). Это дало основание для предположения (Rausch, 1953a), что обильный белковый корм определяет крупные и особо крупные размеры северных популяций медведей.

Росомаха заселяет тундру очень широко, но нигде, как, впрочем, и в других зонах, не достигает высокой численности. На юге Субарктики она несколько более многочисленна, но является постоянным обитателем и ее северных районов, о чем говорит частое попадание ее в капканы, поставленные на песца, а также ежегодная добыча в чистой тундре. Так, например, в Ямальском и Тазовском районах Ямало-Ненецкого национального округа в 1952 г. добыто 26 росомах. В настоящее время точно доказано, что пребывание росомахи в тундре не сводится к заходам отдельных зверей из более южных зон; ее размножение в тундре подтверждено прямыми наблюдениями.

Волк с большей или меньшей плотностью заселяет все районы тундровой и лесотундровой зоны. Важно отметить, что хотя, как показал в последнее время В. Н. Макридин (1959), численность волка в тундре обычно сильно преувеличивается (впечатление высокой численности создается из-за быстрого перемещения волков и дальности их суточных переходов), она несравненно более высока, чем в лесу. В этом отношении очень интересны данные И. П. Лаптева (1960), который, применив оригинальную методику, показал, что высокая плотность популяции волков наблюдается, с одной стороны, в тундре и лесотундре, а с другой — в степи и лесостепи; в равнинной тайге встречи волков крайне редки. Таежная зона Западной Сибири, по И. П. Лаптеву, — это зона кочующих волков. Тем самым фактически подчеркивается типичность волка для фауны субарктических ландшафтных зон.

Размещение волков в тундре тесно связано с размещением оленьих стад. В период выкармливания молодняка размещение волков в тундре наиболее равномерное и определяется преимущественно условиями норения. В это время в рационе волка большую роль играет водоплавающая птица (Макридин, 1959). Участки тундры с обилием озер становятся, в связи с этим, местами относительно большой концентрации волков. С наступлением осени волчьи семьи следуют за стадами оленей, которые они сопровождают до границы лесной зоны. Их размещение по территории становится еще более мозаичным — они сосредоточиваются около оленьих стад, остающихся на зиму в пределах тундры. Зимой волки придерживаются малоснежных районов и в лесотундре встречаются исключительно на открытых участках,

¹ Мы полностью принимаем точку зрения, развиваемую А. Миддендорфом (1867), позднее поддержанную Г. М. Адлербергом (1935) и, на наш взгляд, окончательно доказанную Раушем (Rausch, 1953), согласно которой американские гризли и европейские бурые медведи являются представителями одного вида — *U. arctos*.

где снег уплотнен. Таким образом, глубина снежного покрова, наряду с размещением оленьих стад,— важнейший фактор, определяющий размещение волков в тундре.

Типичный хищник Субарктики — песец — заселяет тундру относительно более равномерно. Однако и для него существует определенный комплекс условий, определяющий его более высокую численность в одних районах, более низкую — в других. В период размножения и выкармливания молодняка наибольшая численность песцов наблюдается на участках с холмистым рельефом, с богатой кустарниковой и травянистой растительностью, приуроченной преимущественно к берегам водоемов различных типов. В подобных местах песец находит благоприятные условия для норения и обеспечен пищей: грызунами и водоплавающей птицей.

По А. А. Максимову (1959), песчано-холмистая тундра — излюбленное¹ место норения песца. В. Д. Скробов (1958) приводит весьма точные данные, показывающие, что свыше 90% нор песцов расположено на холмах, склонах оврагов и берегах водоемов.

Однако участки тундры с выравненным рельефом, с относительно бедной растительностью и меньшим числом озер также заселяются песцом (особенно при высокой его численности), но с несравненно меньшей плотностью. Исключение в этом отношении представляют лишь прибрежные участки тундры, где обильная кормовая база — выбросы моря, морская птица — в какой-то степени компенсируют неудобства норения. В прибрежной тундре численность песца обычно оказывается повышенной. Сказанное, естественно, лишь схема, хотя она довольно точно и полно отражает закономерности распределения песца по территории в летнее время.

В осенне-зимний период наблюдаются миграции песцов. Несмотря на то, что они неоднократно служили предметом специальных исследований, единственный метод, позволяющий дать безупречно точную картину миграций,— маркировка — до сих пор был применен в крайне незначительных масштабах. Поэтому вполне достоверных данных, характеризующих пути и скорость миграций, а также возрастной состав мигрирующих песцов, в настоящее время нет. Можно лишь утверждать, что, по крайней мере, в преобладающем большинстве случаев, миграции в какой-то степени связаны с недостатком кормов (или трудностью их добывания) и идут в южном направлении¹, что опять же может быть объяснено более успешным добыванием корма в лесотундре по сравнению с тундрой и более мягкими климатическими условиями.

Столь осторожная характеристика закономерностей миграций песца может показаться странной, так как отдельными авторами миграции песца были описаны с большой детальностью. Есть, однако, основания полагать, что применение маркировки и учет возрастного состава стада мигрирующих песцов внесут очень серьезные коррективы в современные представления о законах, управляющих миграциями. Об этом говорят, в частности, первые результаты проведенной в нашей лаборатории В. С. Смирновым автоматической маркировки песца. Поэтому мы считаем более правильным ограничиться приведенной схемой. Тем более, что она исчерпывающе характеризует главное: процветание песца в большинстве районов Субарктики обеспечивается использованием условий как тундры, так и лесотундры. Здесь в общем наблюдается полная аналогия с другим типичным зверем¹ Субарктики — северным оленем.

Описанию распределения в тундре северного оленя посвящено очень большое число работ (Друри, 1949; Семенов-Тянь-Шанский, 1948; Наумов,

¹ Известны миграции песцов и в шпротном направлении, но они носят, по-видимому, локальный характер.

1934; Сдобников, 1935, 1959; Banfield, 1951; Herre, 1955 и др.). Эти сведения по экологии рассматриваемого вида в последнее время удачно сведены в монографиях В. Е. Соколова (1958) и Гептнера, Насимовича и Банникова (1961). В связи с этим мы позволим себе ограничиться лишь несколькими замечаниями, схематичность которых, конечно, никак не соответствует значению северного оленя, как одного из важнейших элементов фауны Субарктики.

В весенне-летнее время олени придерживаются открытой тундры, используя для питания различные травянистые и кустарниковые растения¹. Ранней осенью, в связи с исчезновением зеленой растительности, а также в связи с уменьшением числа кровососущих насекомых, заставляющих оленя придерживаться открытых пространств, они откочевывают на юг в лесотундру. В зимнее время олени переходят на питание ягелем и другими наземными и (в меньшей степени) древесными лишайниками (подробнее см. гл.5).

В лесу они обеспечены зимним кормом в большей степени, чем в тундре, да и лесная растительность сглаживает отрицательное влияние неблагоприятных климатических условий. Популяции оленей, которые по тем или иным причинам не совершают осенних миграций (некоторые островные популяции, популяции дикого оленя п-овов Ямал и Гыдан, потенциальные зимние пастбища которых заняты стадами домашнего оленя и т.п.) оказываются в невыгодных условиях.

Сильно уплотненный слой снега затрудняет добывание корма, а гололедица становится бедствием. В этих условиях смертность оленей резко увеличивается и их распределение по местности становится крайне неравномерным. Они придерживаются малоснежных районов и в связи с этим определенных сочетаний мезорельефа. В отдельные годы сильное развитие гололедицы вынуждает оленей к кочевкам, сопряженным с большими трудностями (например, с Новой Земли на Ямал или Вайгач; Друри, 1949).

Таким образом, для процветания тундрового северного оленя необходимо сочетание биотопов двух типов: лесотундровых и собственно тундровых. В тех случаях, когда олень вынужден зимовать в тундре, он не в состоянии использовать ее более или менее равномерно и его распределение становится столь же мозаичным, как и у многих других видов, чьи приспособительные особенности к обитанию в высоких широтах не носят столь глубокого характера. Точные наблюдения показывают, что круглогодичное пребывание оленей на тундровых пастбищах неблагоприятно отражается на состоянии животных и приводит к их постепенному измельчанию (Андреев, 1956). Мы обращаем внимание на это обстоятельство, анализ которого приводит к интересным обобщениям, касающимся путей освоения тундровых территорий млекопитающими.

Единственный вид млекопитающих, современный ареал которого ограничен северными районами тундры и который не совершает сколько-нибудь регулярных далеких миграций,— это овцебык. Как уже указывалось, в плейстоцене овцебык обладал циркумполярным ареалом. В Европе его ископаемые остатки известны из долины р. Дуная и с Пиренеев, в Северной Америке он доходил до Мексиканского залива. Новейшие исследования показали, что на п-ове Таймыр овцебык существовал в историческое время. В Северной Америке он еще в XIX в. доходил на юг до Гудзонова залива. Однако в настоящее время его ареал ограничен северными районами Канады, островами Канадского архипелага и Северной Гренландией.

¹ Имеются в виду только тундровые олени; лесных и горных популяций оленя мы не касаемся.

Распространение овцебыка повсюду ограничено районами сухого почвенного климата. Здесь он встречается довольно равномерно, придерживаясь преимущественно участков с относительно богатой растительностью, а зимой—открытых участков с незначительным снежным покровом. Мест, где в результате загопления или других причин образуются ледяные корки, овцебык избегает; в этих условиях происходит массовая гибель телят (Viebe, 1958).

Материал настоящей главы показывает, что характер освоения территории Субарктики различными видами млекопитающих резко различен. Можно выделить несколько групп форм, различающихся в этом отношении весьма отчетливо.

1 Распространение в Субарктике очень широкое как в меридиональном, так и в широтном направлении. Заселяют разнообразные места обитания; мозаичность распределения по биотопам выражена не резко. (Лемминги, полевка Миддендорфа, заяц-беляк, песец, волк, россомаха, северный олень, овцебык).

2 Распространение в Субарктике менее широкое, в большей части Субарктики ограничено южными ее районами, но в пределах этих районов они осваивают широкий диапазон биотопов. (Полевка-экономка, пашенная полевка, арктическая бурозубка, некоторые американские виды землероек).

3. Распространение в Субарктике не менее широкое, чем у видов первой группы, но распределение по территории резко мозаичное, выбор предпочитаемых биотопов ограничен. (Узкочерепная полевка, горностай, ласка).

4 Распространение в Субарктике ограничено южными ее районами. Распределение по биотопам мозаичное. (Водяная крыса, красная полевка, несколько видов землероек — обыкновенная, крупнозубая, малая, крошечная, кутора).

Само собой понятно, что у отдельных видов характерный для группы в целом тип освоения субарктических территорий проявляется в разной степени, но в целом различия между указанными группами выражены очень отчетливо и, как будет показано ниже, имеют в своей основе их морфологические и физиологические особенности.

ГЛАВА V

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ

Несмотря на то, что флора и фауна тундры не столь бедны, как это нередко представляется, видовой состав населяющих ее растений и животных беднее, чем в других ландшафтных зонах (в особенности зимой). В силу этого кормовая база многих видов более однообразна, что таит в себе опасность не только количественного, но и качественного голодания, когда поступление в организм некоторых специфических питательных веществ нарушается со всеми вытекающими отсюда неблагоприятными последствиями.

Проблеме питания полярных животных посвящено много работ (Друри, 1949; Сдобников, 1935, 1958, 1959; Александрова, 1937; Проскуряков и Павлинова, 1945; Скалой, 1940; Дунаева, 1948; Осмоловская, 1948 и мн. др.). Их анализ приводит к заключению, что важнейшие биологические особенности субарктов, связанные с характером питания, могут быть сведены к следующему:

- а) более узкая, по сравнению с другими ландшафтными зонами, кормовая специализация большинства видов;
- б) особое значение качества корма для поддержания нормальной жизнедеятельности;
- в) специфическая способность отдельных видов к использованию «необычных» кормов;
- г) способность многих видов поддерживать нормальную жизнедеятельность на качественно обедненной кормовой базе;
- д) повышенная способность резервирования основных и дополнительных питательных веществ.

В нашу задачу не входит подробное описание конкретных проявлений этих важнейших биологических особенностей субарктов. Они нашли достаточное отражение в ряде специальных работ, посвященных питанию отдельных видов. Наша цель — показать их значение в процессе освоения Субарктики различными видами млекопитающих.

Узкая кормовая специализация многих субарктических млекопитающих неоднократно отмечалась в литературе.

Летом полярный волк использует довольно широкий набор кормов, но в зимнее время основным, по сути дела единственным, видом корма волка является северный олень. Этим определяется особо тесная экологическая связь между этими видами, подобную которой трудно найти между хищником и жертвой в других ландшафтных зонах.

Численность песца и интенсивность его размножения, по крайней мере во внутренних районах тундры, полностью определяется численностью леммингов (Формозов, 1934, 1935; Максимов 1959). Численность мохноногого канюка в значительной степени зависит от численности некоторых грызунов поймы (Максимов, 1959).

В лесотундре очень тесная связь наблюдается между горностаем и водяной крысой и экономкой. Даже там, где на водоразделах численность грызунов (полевка МидденДорфа, узкочерепная полевка) выше, чем численность водяной крысы и экономки в поймах рек, горностаи обеспечивают себя кормом за счет видов, концентрирующихся около водоемов. Интересно, что в аналогичных ситуациях ласка отходит от водоемов и поселяется непосредственно в колониях полевок Миддендорфа.

В тех случаях, когда популяции бурого медведя могут быть названы субарктическими, их процветание определяется в большинстве случаев только одним видом корма — рыбой (преимущественно различные лососевые).

Субарктические популяции ондатры используют крайне ограниченный состав кормов; основной корм — топяной хвощ и полярные осоки.

Обский лемминг использует весьма разнообразные растительные корма, но Г. Н. Дунаева (1948) была, очевидно, права, утверждая, что основной корм лемминга — осокн и пушица. Она отмечает, что подобная стенофагия у полевок встречается редко, и рассматривает ее как адаптацию к условиям тундры. Об однообразном кормовом рационе норвежского лемминга пишет Т. В. Кошкина (1958). В последнее время получены экспериментальные данные, показывающие, что благополучие леммингов полностью определяется обилием некоторых видов мхов (Frank, 1962). В некоторых районах наблюдается узкая кормовая специализация копытного лемминга. Так, на о-ве Билот (Канада, Северо-Западные Территории) он питается в основном побегами полярной ивы (Miller, 1955).

Естественно, что более узкая кормовая специализация приводит к очень тесной зависимости численности одного вида от другого и к столь же тесной зависимости в их распределении по биотопам. С другой стороны, относительно однообразная кормовая база определяет особое значение и качественного состояния кормовых растений.

Известно, что на Крайнем Севере растения нередко уходят под снег зелеными, не завядшими и сохраняют в замороженном состоянии высокие кормовые качества. Однако это имеет место только при определенных условиях, когда ранние морозы консервируют растения в их наиболее ценном для животных состоянии. Если же морозам предшествует длинная дождливая осень, то растения уходят под снег увядшими, в значительной степени потерявшими свою кормовую ценность. Отсюда понятно, что даже количественно богатая кормовая база может оказаться совершенно неудовлетворительной, что ведет или к гибели животных, или к их массовым перемещениям и концентрации на ограниченных участках, где в силу локально сложившихся условий растительность сохраняется в лучшем состоянии. Интересно, что наблюдения, иллюстрирующие этот процесс, приводятся для совершенно различных экологических групп: грызунов, зайцев, овцебыка, оленей.

Необходимо отметить, что по крайней мере в очень большом числе случаев вынужденная узкая кормовая специализация не отражается сколько-нибудь отрицательно на состоянии животных. Об этом свидетельствуют их энергичное размножение, быстрый рост и некоторые другие показатели. Одним из хороших показателей качественной полноценности кормовой базы является концентрация в печени животных витамина А (Шварц, Смирнов, Кротова, 1957). Обеспеченность организма этим витамином определяет нормальное функционирование целого ряда органов (в том числе и репродуктивной системы); его концентрация в печени определяется содержанием в кормах каротина и скоростью расходования. В условиях Крайнего Севера потребность в витамине А резко повышена. Этим объясняется исключительно большое его содержание в печени северных рыб и некото-

рых других водных животных. Огромная концентрация его наблюдается в печени белого медведя. Весьма интересно, что большое количество витамина А обнаружено также в печени многих других млекопитающих и птиц Субарктики (рис. 9 суммирует подобные данные, полученные в нашей лаборатории В. С. Смирновым.)

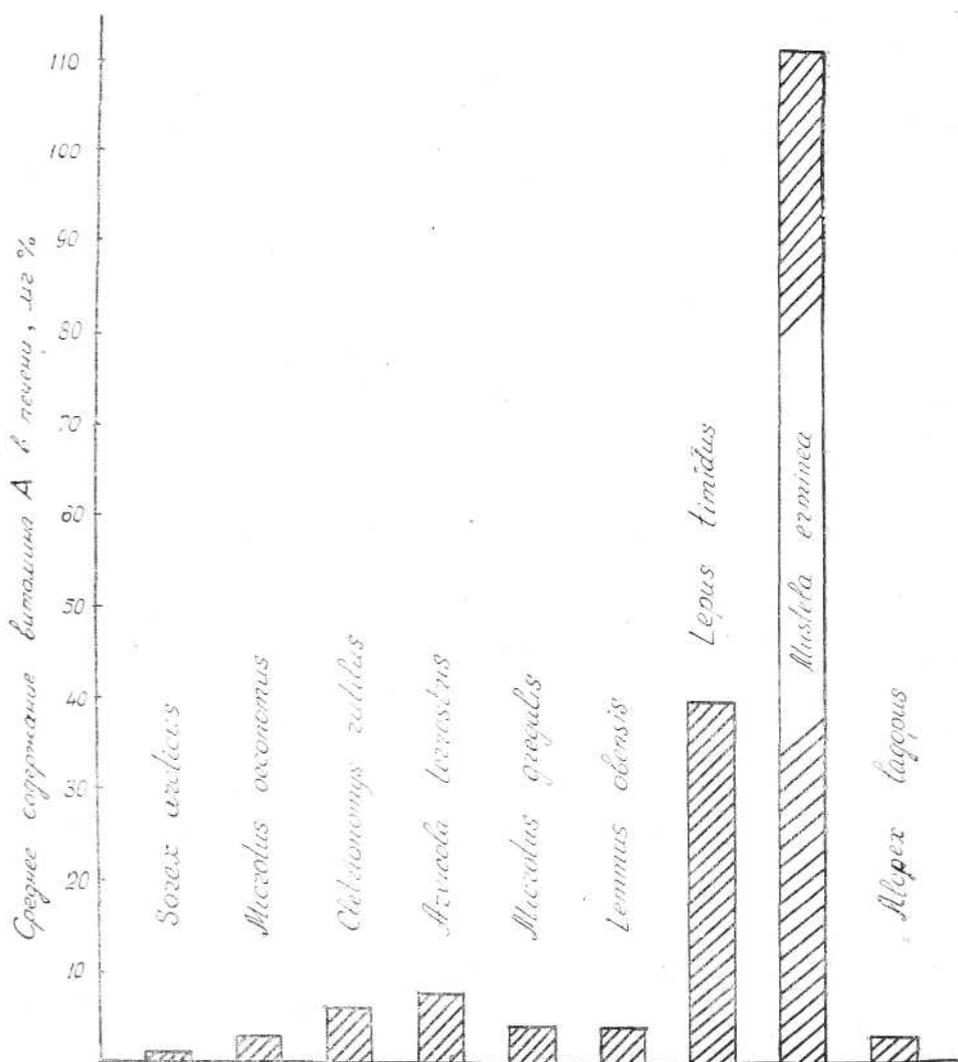


Рис. 9. Содержание витамина А в печени некоторых видов млекопитающих Субарктики (без учета возраста и сезонных различий). По неопубликованным данным В. С. Смирнова и К. И. Копенна.

Из большого числа примеров, которые могли бы быть здесь приведены, мы ограничиваемся лишь некоторыми, показывающими, что и при однообразной кормовой базе обеспеченность животных одним из важнейших витаминов может быть удовлетворительной.

В обследованных нами районах Субарктики основным кормом ондатры является топяной хвощ и несколько видов осок. Такие важные кормовые растения, как тростник, рогоз, вахта, на севере отсутствуют. Тем не менее

концентрация витамина А в печени ондатр, отловленных на п-ове Ямал, была хотя и ниже, чем у животных из лесостепных районов, но держалась на уровне, достаточно высоком для поддержания нормальной жизнедеятельности организма. Весной 1955 г. концентрация витамина А в печени перезимовавших ондатр на п-ове Ямал оказалась выше, чем в лесостепи (Смирнов и Шварц, 1959). Поскольку ондатра в обследованных нами районах появилась всего несколько лет тому назад, каких-либо специальных приспособлений к условиям существования на Крайнем Севере у нее предполагать невозможно. Поэтому приведенный здесь пример показывает, что однообразное питание не всегда следует рассматривать в качестве фактора, неблагоприятно отражающегося на состоянии животных.

У обского лемминга концентрация витамина А в печени колеблется в среднем (летом) от 4 до 9 мг%, т. е. находится на уровне, характерном для южных полевок (Копеин, 1958). Еще более интересные данные приводятся для узкочерепной полевки. У этого вида на Крайнем Севере содержание витамина А в печени даже весной держится на уровне 4—8 мг%, что свидетельствует о качественной полноценности кормовой базы полевок в зимнее время.

В связи со спецификой питания, у некоторых субарктических млекопитающих наблюдаются изменения в морфологии желудочно-кишечного тракта. Одно из них — удлинение кишечника, свидетельствующее о способности животных полноценно использовать корма низкой калорийности.

В этом отношении характерным примером является обский лемминг, длина кишечника которого превосходит длину тела в 10 раз (у полевок сходных размеров относительная длина кишечника редко превышает 600%). В условиях тундры, в травянистом покрове которой преобладают осоки и другие трудно переваримые корма, длинный кишечник, безусловно, является приспособительным признаком. В этом отношении очень интересны данные Т. В. Кошкиной (1958), показывающей, что в течение всего летнего периода в желудках норвежского лемминга резко преобладают зеленые мхи. Аналогичные данные в экспериментальных условиях были получены Франком (Frank, 1962).

Приспособления подобного типа, видимо, не имеют широкого распространения среди животных Субарктики. Во всяком случае проведенное нами параллельное изучение кишечника четырех видов полевок (экономка, пашенная, водяная, красная полевки) из лесостепи и лесотундры показало, что по длине кишечника между этими крайними по условиям существования популяциями различий нет. Длина кишечника полевки Миддендорфа также не отличается от длины кишечника южных полевок сопоставимых размеров.

Несомненно более важное приспособление к условиям питания в тундре — это способность многих субарктических видов млекопитающих дополнять обычный для данной группы животных рацион специфическими «необычными» кормами, которые в определенных условиях могут играть ведущую роль в рационе вида.

В этом отношении очень характерен многократно описанный характер питания северного оленя, особенно тщательно изученный Друри (1949). Он пишет: «Питание северных оленей характеризуется широким использованием тех видов низших растений, которые всеми остальными парнокопытными животными в обычных условиях почти или совершенно не поедаются. Мы имеем в виду подмеченный еще с давних пор и ставший общеизвестным факт питания северных оленей зимой в основном «ягелем», совокупностью лишайников, главным образом различными видами *Cladonia*, *Cetraria*, *Stereocarbon* и других. Эта особенность северного оленя настолько харак-

терна, что наличие ягеля является основным фактором, обуславливающим выбор оленем стаций.

Экспериментально доказано, что домашними северными оленями, в отличие от других видов животных (крупный рогатый скот, овцы), лишайники хорошо перевариваются. Эта важная биологическая или вернее физиологическая особенность северных оленей, приобретенная ими в ходе естественноисторического развития, и явилась основным видом приспособления, благодаря которому северные олени успешно прижились на скудных пастбищах северной зоны» (стр. 35).

Однако лишайники бедны азотистыми и минеральными веществами (особенно фосфором и натрием). Этот недостаток в составе основного корма олень частично компенсирует за счет подснежной зелени и грибов, а также поеданием животных кормов (лемминги, яйца и птенцы различных птиц, рыба.) Высказано мнение, что олень, в отличие от других копытных, способен использовать простейшие азотистые соединения типа мочевины и даже неорганический азот (Друри, 1949). Специфический характер питания северного оленя определяет и некоторые другие особенности физиологии пищеварения и морфологии желудочно-кишечного тракта (Саблина, 1960; Климов, 1959 и др.).

Существуют ли аналогичные приспособления у других субарктов, сейчас невозможно сказать из-за недостатка исследований в этом направлении. Во всяком случае, заслуживают особого внимания наблюдения, показывающие, что животные корма занимают в рационе *Citellus undulatus* значительно больше места, чем у других видов сусликов (Mayer, 1953). Нельзя также с уверенностью сказать, характерны ли для субарктов более глубокие приспособления, заключающиеся в приобретении животными способности обходиться без некоторых дополнительных питательных веществ. Принципиальная возможность подобных приспособлений доказывается наблюдениями, указывающими на различную чувствительность близких форм к недостатку витаминов и микроэлементов (Кудряшов, 1953; К. Hofman 1953, R. Williams, 1943; К. Mason, 1944). В этом свете представляют интерес приведенные ниже данные о пониженном содержании в почках лемминга аскорбиновой кислоты. Исходя из известных представлений о зависимости биосинтеза и содержания аскорбиновой кислоты в тканях от интенсивности ее потребления, можно думать, что потребность в витамине С у лемминга ниже, чем у южных полевок.

Исследования в этом направлении представляли бы исключительный интерес и позволили бы, вероятно, углубить наши знания о путях приспособления животных к условиям Субарктики.

Однако уже и сейчас ясно, что большинство субарктических млекопитающих в своих требованиях к количеству и качеству кормов от южных форм существенно не отличаются. В связи с этим у них развился и получил очень широкое распространение другой тип приспособлений, связанный с созданием в организме резервов питательных веществ.

Длительная полярная зима предъявляет к животным разнообразные требования. Одно их важнейших: за короткий летний период животные должны накопить достаточное количество резервных питательных веществ для поддержания нормальной жизнедеятельности в течение полярной ночи. Зимоящие виды должны накопить достаточное количество питательных веществ, необходимых при спячке, которая чем севернее, тем продолжительнее.

Хорошо известен факт исключительной способности полярных животных накапливать большое количество резервного жира (песец, северный олень, некоторые грызуны, белая сова и др.). В нашей лаборатории было показано, что в условиях обильного питания и ограниченных затрат энергии

северная узкочерепная полевка в течение очень непродолжительного времени жиреет и достигает рекордного веса (90 г и более).

Представление об исключительной способности субарктов к отложению жира основано на преимущественно глазомерной оценке. Ее надежность подтверждается, однако, новейшими физиологическими исследованиями, показавшими, что количество резервного жира (мезентерий, периренальное и генитальное депо) строго соответствует весу тела животного с учетом его линейных размеров.

Способность полярных животных создавать огромные резервы жира основана на резкой интенсификации их жирового обмена в период, предшествующий зимовке (или спячке). Так, например, показатель жирового обмена полярного суслика (*Citellus undulatus*) в летнее время в три раза превосходит соответствующий показатель кролика (*Musacchia*, 1958). У песца осенью и зимой повышается переваримость корма и содержащаяся в нем энергия накапливается преимущественно в виде жира (Поздняков, 1954). Полярные животные не только обладают исключительной способностью к созданию жировых резервов: их жир отличается рядом специфических особенностей, делающих его особо ценным резервным питательным веществом.

Прямыми наблюдениями показано, что способность полярных животных выдерживать низкие температуры, связана с их способностью к быстрой мобилизации резервного жира. Точными физиологическими экспериментами это доказано, например, для арктического суслика (Irving, 1948). Возможность быстрой мобилизации жира связана с его химическими особенностями: повышением количества непредельных жирных кислот (так называемое йодное число). Экспериментально доказано, что низкая температура среды способствует увеличению йодного числа, переводению жира в более быстро мобилизуемую форму (Fawcett a. Lyman, 1954; Rankoff, Raspaleff, Porow, Pescheif, 1955; Смородинцев, 1952 и др.). При этом особо существенно, что повышенное содержание в резервном жире непредельных жирных кислот играет важную роль в процессе приспособления животных к условиям, связанным с высоким энергетическим напряжением организма. По понятным причинам в высоких широтах это обстоятельство имеет особое значение.

Созданию резервов способствует сезонная ритмика интенсивности обмена веществ. У некоторых субарктов (это доказано для песца и северного оленя, но очень вероятно и в отношении других видов) в зимнее время происходит значительное снижение интенсивности обмена веществ, что естественно создает предпосылки к энергичному накоплению резервных веществ и их экономному расходованию.

В связи с необходимостью создания жировых резервов изменяются и некоторые общепфизиологические особенности млекопитающих высоких широт. У большинства млекопитающих (это хорошо известно и из сельскохозяйственной практики) ожирение ведет к нарушению нормального функционирования репродуктивной системы; у песца даже крайнее ожирение не сказывается на его способности к размножению.

Депонирование резервного жира — это создание энергетических резервов на длинную полярную зиму. Однако в условиях Субарктики для животных, неспособных к длительному голоданию, особое значение имеет депонирование питательных веществ в быстро мобилизуемой форме на случай кратковременных нарушений нормального режима кормления в летнее время. В высоких широтах резкие изменения погодных условий, связанные с длительными перерывами в питании животных, — явление относительно более частое, чем в умеренных климатических зонах. Поэтому важно отметить, что все обследованные нами виды грызунов, а также многие виды

птиц отличаются от южных популяций тех же или близких видов исключительно крупными размерами печени, свидетельствующими о повышенном содержании в ней гликогена. Достаточно указать, что у лесостепных полевков индекс печени колеблется около 40—50 ‰ (Шварц, 1956), а у субарктических популяций пашенной полевки, экономки, узкочерепной полевки, водяной полевки в сопоставимых условиях — около 60 — 70‰ (Шварц, 1959а).

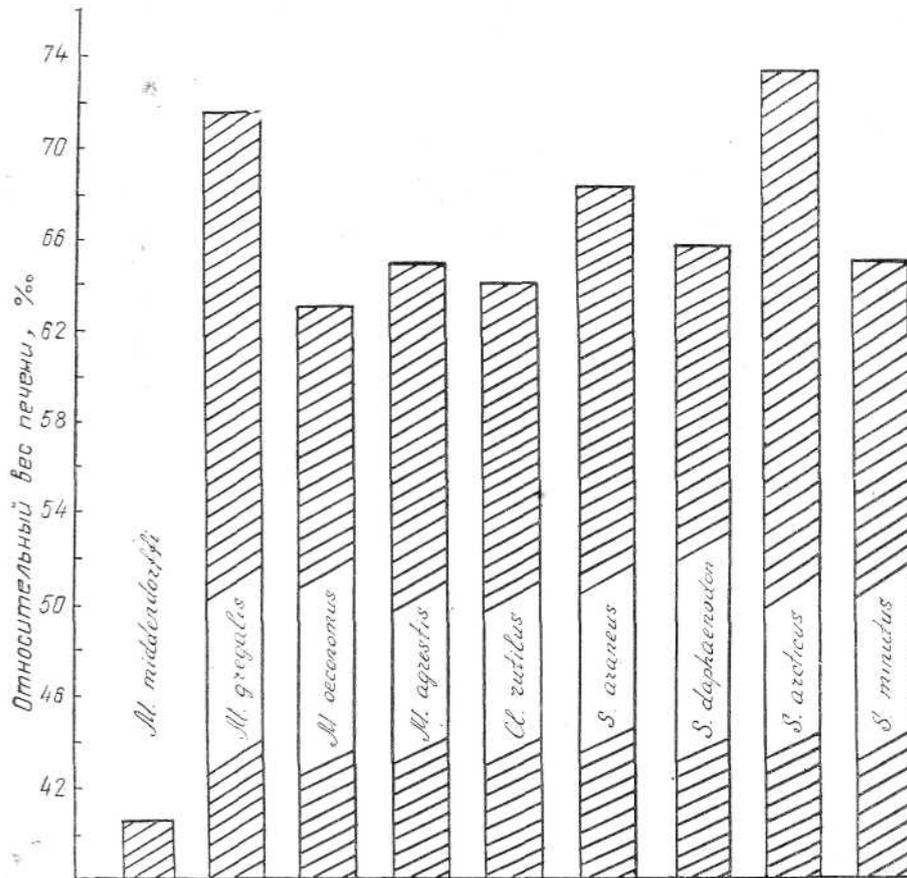


Рис. 10. Относительный вес печени субарктических полевков и землероек. (Сравниваются взрослые самцы сопоставимых размеров.)

Диаграмма (рис. 10), составленная на основе оригинальных данных, показывает, что исключительно крупные размеры печени характерны в условиях Субарктики для различных групп млекопитающих. Следует ли рассматривать относительно высокое содержание гликогена в печени полярных форм в качестве их специфической особенности, или оно является следствием условий существования в высоких широтах, сказать трудно. Наблюдения, проведенные в нашей лаборатории Г. Б. Ливчак, говорят в пользу первого предположения. Два самца полевки Миддендорфа после 10 дней содержания в клетке при температуре 0 — (—5°) имели содержание гликогена в печени 14,5 и 18,2%, что свидетельствует об их высокой способности к созданию гликогенных резервов.

Крупные размеры печени, связанные с большим количеством депонируемого гликогена, характерны не только для субарктических популяций

млекопитающих, но и других позвоночных. Сопоставление наших данных, полученных в лесостепи Зауралья (Шварц, 1960), с материалами Л. Н. Добринского (1960а) по п-ову Ямал показывает, что из 38 видов птиц различных семейств у 29 видов размеры печени северных популяций значительно больше, чем у южных.

Эта же закономерность еще более резко выражена у амфибий. Г. Б. Ливчак (in litt.) показала, что в июле у остромордой лягушки содержание гликогена в печени в районе г. Салехарда колеблется от 9 до 18% (к сырому весу печени), что приближается к теоретическому максимуму. Большое содержание гликогена отражается и на размерах печени заполярных популяций амфибий. Индекс печени остромордой лягушки из лесостепных районов колеблется около 4,5%, из Заполярья около 9,0%, достигая у отдельных особей 14%!

Эти данные показывают, что накопление энергетических резервов в различной форме — важнейшая приспособительная особенность млекопитающих Субарктики и, возможно, единственная, свойственная не только всем млекопитающим, но и всем наземным позвоночным Крайнего Севера.

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ

Все известные в настоящее время данные, характеризующие размножение субарктических форм, мы попытались свести в форме таблицы, облегчающей сопоставление соответствующих фактических сведений. Анализ табл. 2, а также некоторые дополнительные материалы позволяют составить достаточно полное представление и о специфических особенностях **отдельных** видов, и об общих тенденциях в биологии размножения млекопитающих в условиях Крайнего Севера.

Период размножения

Автохтоны Субарктики, а также виды, наиболее полно осваивающие биотопы тундры, начинают размножаться очень рано. Уже первые исследователи Арктики отмечали, что песец и многие птицы Заполярья приступают к размножению очень рано, фактически зимой, когда бескрайние просторы тундры еще покрыты снегом. Позднее Л. М. Цецевинский (1940) показал, что **и** полярные виды грызунов начинают размножаться под снегом в конце зимы. Г. Н. Дунаева (1948) подтвердила это интересное наблюдение новым разносторонним материалом, собранным ею при изучении биологии леммингов п-ова Ямал. Наконец, детальные исследования К. И. Копейна (1958) показали на большой узкочерепной полевке и обском лемминге, что большинство перезимовавших особей этих видов начинает размножаться в феврале, их первый помет является массовым **и** определяет дальнейшую скорость нарастания численности популяции.

Очень важно отметить, что изменения температурных или световых условий не могут рассматриваться как факторы, стимулирующие начало размножения грызунов. Долгота дня только еще начинает увеличиваться и, конечно, не может влиять на ход физиологических процессов у животных, ведущих подснежный образ жизни. Температурные условия остаются в это время практически неизменными.

Таким образом, весеннее размножение грызунов-субарктов начинается не только раньше «весны тепла», но и «весны света».

Это явление представляет исключительный интерес. Сезонная ритмика жизни животных и прежде всего ее проявления, связанные с размножением, теснейшим образом коррелированы с сезонным ходом основных метеорологических элементов.

В тропиках, где сезонные изменения светового фактора выражены менее резко, чем в более северных широтах, у животных самых различных групп зависимость размножения от продолжительности светлого времени суток резко ослабевает. Поэтому особенно интересно, что типичные субаркты — лемминги — практически сохраняют половую потенцию в течение всего года и свет не оказывает стимулирующего действия на их половую активность (Sutton a. Hamilton, 1932; Ross, 1935; Manning, 1944; De-

Общая характеристика биологии размножения важнейших видов териофауны субарктики

Вид	Начало периода размножения	Плодовитость (среднее число эмбрионов или молодых в помете)	Скорость полового созревания	Число пометов в году	Дополнительные замечания	Основная использованная литература
<i>Sorex arcticus</i>	Апрель. В мае все животные в состоянии половой активности	Нет данных. Единственная беременная самка имела 12 эмбрионов	Процент размножающихся самок-сеголеток больше, чем в южных шпротах. Созревают даже отдельные самки второй генерации	Два. Часть самок приносит третий помет		С. С. Шварц, 1959
<i>Sorex araneus</i>	Май	9,0	Процент размножающихся самок-сеголеток достигает 30 (в южных широтах обычно не более 1%)	Как у предыдущего вида		С. С. Шварц, 1959
<i>Sorex daphaenodon</i>	Нет данных	Нет данных	Как у предыдущего вида	Как у предыдущего вида	—	С. С. Шварц, 1959
<i>Arvicola terrestris</i>	Апрель—май	В разные годы: 9,8; 7,7	Все самки первой генерации в середине лета размножаются. Созревают ли самки второй генерации, не установлено	Перезимовавшие самки приносят два-три помета. В популяции не менее четырех генераций	Большинство животных первой генерации к середине лета вымирает	С. С. Шварц, 1959в
<i>Microtus oeconomus</i>	Апрель	Взрослые самки приносят в среднем 8,6 молодых в помете. Плодовитость самых молодых самок (6,1) равна плодовитости взрослых самок южных популяций	Летом молодые самки созревают в возрасте около 1 месяца (в исключительных случаях в возрасте 15—20 дней)	Перезимовавшие самки приносят три помета. В популяции не менее пяти генераций		С. С. Шварц, 1959в

<i>Microtus gregatis</i>	Февраль—март (подснежное размножение)	9,0, и июле 9,0, крупные самки 10,1». Максимальное число эмбрионов 16	в оптимальных условиях самки достигают половой зрелости в возрасте около 1 месяца (в исключительных случаях и в возрасте 15—20 дней)	Перозпмовавнне и самки нерпой генерации приносят два-три помета. И популяции и сезон размножения не менее пяти генераций	Плодовитость очень близкого вида <i>M. miunis</i> 8,2 (Hee a. Hall, 1956)	К. П. Копепп, 1958; С. С. Шварц, 1959
<i>Microtus middeldorffii</i>	Начало мая	У вполне взрослых самок — 8,7	Точных данных нет. Примерно, как у предыдущего вида. Часть самок позднелетних пометов созревает в год своего рождения	Два-три. В популяции не менее пяти-шести генераций	Способность к половому созреванию в летне-осенний период больше, чем у других полевок, в том числе и леммингов	С. С. Шварц, 1959; В. П. Бойков (неопубликованные данные)
<i>Lemmus lemmus</i>	Зима. Подснежное размножение. Зимнее и летнее размножение нередко разделены периодом миграций	6,4 (среднее по разным авторам)	В оптимальных условиях отдельные самки приносят помет в возрасте 40—45 дней	Четыре-шесть	Зависимость ритмики размножения от внешних условий менее тесная, чем у других видов полевок	Наиболее полная сводка данных у Ф. Франка (Frank, 1962)
<i>Lemmus obensis</i>	Февраль—март. Интенсивное летнее размножение в июне. Между зимним и весенне-летним периодами размножения возможен перерыв	В июне — 8,1; в июле — 6,4; в сентябре — 4,7 (по разным авторам)	Большинство самок созревает в возрасте около двух месяцев. Среди самцов-сеголеток в размножении участвует лишь незначительная часть	Два-три, у отдельных самок до четырех. В популяции 5—6 генераций. Половая потенция сохраняется круглый год и не зависит от освещенности	Прибылые особи созревают в год рождения в большем числе, чем большинство других полевок	А. Н. Дубровский, 1940; Л. М. Цецевинский, 1940; Г. Н. Дунаева, 1948; К. И. Копепп, 1958; Manning, 1944; J. Ross, 1935; J. Bee a. E. Hall, 1956 и мн. др.

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Начало периода размножения	Плодовитость (среднее число эмбрионов или молодых в помете)	Скорость полового созревания	Число пометов в году	Дополнительные замечания	Основная использованная литература
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	Как у предыдущего вида	У крупных самок в оптимальных условиях до 6. В среднем в популяции (по разным авторам) 4,8; 4,5; 5,4	Примерно как у предыдущего вида	Два, реже три. В популяции четыре-пять. В неволе отдельные самки — до 10		Г. Н. Дунаева, 1948; Degerbol a. Mohl- Hanson, 1943 и др.
<i>Ondatra zibethica</i>	Вторая половина мая	8,67—9,46 (в разные годы)	Большинство самок созревает в возрасте 8—10 месяцев	Два. Часть самок приносит третий помет. Отличий в плодовитости самок, приносящих первый и второй помет, нет		В. С. Смирнов и С. С. Шварц, 1959
<i>Clethrionomys rutilus</i>	Апрель—май	9,8	В год своего рождения в размножении принимают участие лишь животные первого поколения и очень незначительная часть второго	Два, часть самок приносит третий помет		С. С. Шварц, 19596
<i>Lepus timidus</i>	Апрель—май. Период размножения растянут	5,4	Достоверных доказательств размножения сеголеток нет	Большая часть самок приносит только один помет		Неопубликованные данные лаборатории зоологии Института биологии УФАН СССР
<i>Alces alces</i>	Точных данных, лишь, что на северо-востоке (северно-юлия). Молодых — 1-размножения субарктик	рактизирующих специес в пределе ареала рож/ —2. Половозрелость — несских и бореальных	шность биологии разм ление молодых-происхо на третий год. По-вид популяций лося нет	ножения лося в Субар дит в более поздние с имому, существенных	ктике, нет. Известно роки (июнь — начало отличий в биологии	К. К. Флеров, 1936; О. И. Семенов-Тян-Шанский, 1948; В. Е. Соколов, 1958 и др,

<i>Rangifer tarandus</i>	Сентябрь—октябрь, реже ноябрь. В крайних северных районах гон начинается на 1—2 недели раньше	1	Обычно осенью второго года жизни		К началу гона у самцов линька полностью заканчивается, рога окончательно сформировываются и очищаются. У самок эти процессы иногда не заканчиваются к гону	И. В. Друри, 1949
<i>Canis lupus</i>	Вторая половина марта	6,6	На втором году жизни	—		Макридин, 1959а
<i>Alopex lagopus</i>	Гон в феврале—марте	7—10 (максимальное число эмбрионов 26)	9—10 месяцев	Один		Б. М. Житков, 1904; С. И. Огнев, 1950; Г. М. Адлерберг, 1935; В. С. Смирнов, 1959 и др.
<i>Musielar erminea</i>	Период гона растянут (наблюдался с марта по август). Рождение молодых с марта—апреля по июль. Отдельных лактирующих самок добывали даже в начале сентября	Пять-шесть	Самки в 3—4 месяца, самцы 10—12 месяцев	Один-два	У части самок беременность проходит без латентной стадии (42 дня), у других латентная стадия продолжается 9—10 месяцев. У части самок возможна укороченная латентная стадия (2—2,5 месяца). Характер беременности определяется временем рождения самки	С. С. Шварц, 1959 и неопубликованные данные лаборатории зоологии Института биологии УФАИ СССР Копейн, in litt.
<i>Musielar nivalis</i>	Примерно как у предыдущего вида	Нет данных	Точных данных нет. По крайней мере, часть самок-сеголеток принимает участие в размножении	Один-два	Размножение заканчивается очень поздно, лактирующих самок добывали в сентябре	С. С. Шварц, 1959 Д. и неопубликованные данные лаборатории зоологии Института биологии УФАИ СССР

gerbol a. Mohl-Hanson, 1943 и др.). Естественно, что эта специфическая их особенность имеет в условиях Заполярья огромное биологическое значение. Она означает известную автономизацию годовой цикличности жизнедеятельности популяций по отношению к сезонным изменениям во внешней среде.

Размножение субарктических популяций широко распространенных видов грызунов начинается значительно позднее. На широте 67° полевка-экономка, пашенная полевка и водяная крыса начинают размножаться в конце апреля (Шварц, 1959), т. е. примерно на 2 месяца позже, чем типичные субаркты.

Важно однако, что указанные виды примерно в это же время начинают размножаться и в средних широтах. В лесостепной, степной и лесной зонах конец апреля — это весна, время бурного снеготаяния и резкого повышения температуры. В Заполярье — это конец зимы. День становится значительно длиннее, но снег еще покрывает тундру сплошным покровом, и грызуны ведут типично зимний подснежный образ жизни.

Можно поэтому сказать, что начало размножения заполярных популяций широко распространенных видов совпадает не с фенологическими, а с календарными сроками начала размножения их южных популяций. Создается впечатление, что заполярные популяции сохраняют в новых для вида условиях существования типичный для более южных популяций ритм сезонной жизнедеятельности, отдельные фазы которого происходят в совершенно иной фенологической ситуации¹.

Таким образом, несмотря на непродолжительность летнего периода, общая продолжительность периода размножения большинства млекопитающих Субарктики вряд ли существенно меньше, чем у южных популяций тех же или близких видов. В силу быстрого полового созревания и быстрого роста и развития молодняка (см. ниже) общее число поколений у мелких млекопитающих не ниже (у отдельных видов — выше), чем в средних широтах, а у крупных видов молодняк достигает к осени достаточного физического развития для благополучной перезимовки.

Сокращение числа пометов в условиях Субарктики наблюдается лишь у очень немногих видов (достоверно доказанным оно может считаться только для зайца-беляка), и лишь немногие виды запаздывают, по сравнению с южными широтами, с выкармливанием молодняка. Последнее наблюдается, по-видимому, у ласки и горностая; кормящих самок этих видов мы находили в конце августа. Аналогичные наблюдения имеются и в отношении лисицы и лося. Список видов, которые в условиях Субарктики встречают зиму в более молодом возрасте, чем на юге, вероятно этим и ограничивается.

Трудно в настоящее время оценить биологическое значение относительно позднего размножения перечисленных видов. Если для лисицы и лося оно может рассматриваться как простое следствие климатических условий Заполярья (гон этих видов наблюдали в июле), то для других это объяснение не подходит. Во всяком случае, следует учитывать наблюдения, которые показывают, что молодые животные способны легче перестраивать физиологию жизнедеятельности в соответствии с изменяющимися условиями среды, чем животные более старшего возраста (Смирнов и Шварц, 1959).

¹ Это впечатление не нарушается тем обстоятельством, что ондатра в условиях Крайнего Севера начинает размножаться примерно на месяц позже, чем в более южных климатических зонах. Размножение этого вида может быть успешным только после вскрытия водоемов, чем объясняются и относительно более резкие колебания начала размножения в пределах отдельных климатических зон, и различия между популяциями в отдельных условиях среды.

Плодовитость

Высокая плодовитость — одна из тех биологических особенностей **субарктов**, которая была отмечена относительно давно (Rensch, 1936).

Однако конкретных фактов, при помощи которых можно было бы не только иллюстрировать, но и анализировать эту закономерность, в литературе приводится немного. Наиболее известный из них — очень высокая плодовитость песка, превышающая плодовитость лисицы почти в два раза.

Подобные факты выражены настолько резко, что в совокупности с некоторыми примерами из жизни птиц (большие кладки тундровой и белой куропатки, белой совы) они создают впечатление полной ясности в вопросе о характере интереснейшей биологической особенности животных Заполярья — их высокой плодовитости. Оставалось, однако, невыясненным, свойственна ли она только тем видам, эволюция которых шла по линии приспособления к условиям существования в Заполярье, или в равной степени характерна и для полярных популяций широко распространенных видов.

Материал к решению этого вопроса дает сопоставление плодовитости типичных субарктов с плодовитостью других млекопитающих из тех же районов, сведенный нами в диаграмме¹ (рис. 11).

Приведенные данные показывают, что не только типичные субаркты, но и субарктические популяции широко распространенных видов и вид, недавно в Заполярье акклиматизированный (ондатра), обладают повышенной, по сравнению с родственными формами более южных широт, плодовитостью.

Биологическое значение высокой плодовитости животных в Заполярье совершенно очевидно. В условиях Крайнего Севера период, благоприятствующий размножению и росту молодняка, короче, чем в других ландшафтно-географических зонах. При отсутствии у животных других специфических особенностей, это должно вести к сокращению числа возможных генераций, что отчетливо проявляется, например, у заполярных популяций зайца-беляка. При сокращении количества пометов увеличение плодовитости имеет, естественно, особое значение.

Поэтому можно было бы предполагать, что повышенная плодовитость субарктов является результатом естественного отбора на плодовитость². Вопрос, однако, много сложнее. Ведь если бы увеличение числа молодых в помете являлось результатом отбора, то плодовитость типичных субарктов была бы выше, чем у субарктических популяций широко распространенных видов, и не могла бы быть отмечена у интродуцированных форм, по крайней мере, на первых стадиях акклиматизации. Как видно из приведенных выше данных, в действительности имеет место обратное: типичные субаркты обладают более низкой плодовитостью, чем субарктические популяции широко распространенных видов. Это кажущееся противоречие может быть понято следующим образом.

Высокая плодовитость выгодна лишь при благоприятных условиях. В условиях ниже оптимальных она может оказаться вредной, так как истощение самки ведет в конечном итоге к снижению числа молодых, до-

¹ К диаграмме следует добавить, что высокая плодовитость северных популяций ряда видов подтверждается некоторыми новейшими наблюдениями других авторов. По наблюдению Н. Г. Соломонова (1960), плодовитость еодяной крысы в северных районах Якутии выше, чем в южных. Данные по плодовитости красной полевки в субарктических районах Норвегии очень близки к нашим: среднее число эмбрионов — 8,9 (Hoyete, 1955).

² Большое значение «отбора на плодовитость» на периферии ареала вида было впервые отмечено Н. П. Наумовым (1945).

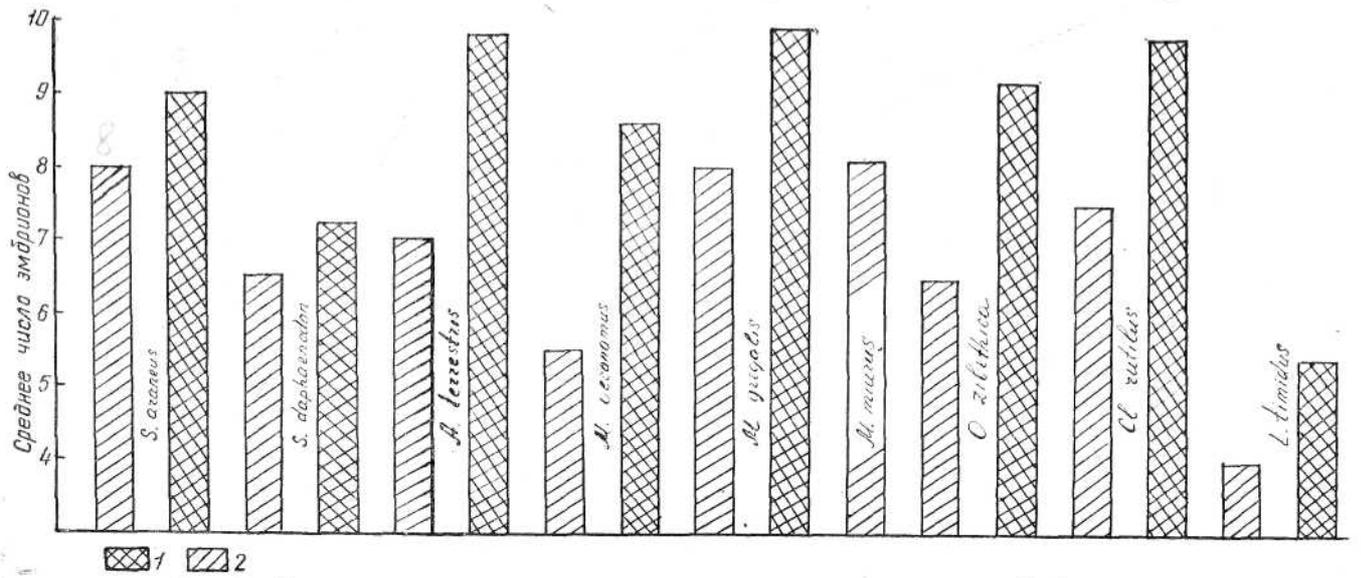


Рис. 11. Средняя плодовитость широко распространенных видов грызунов в Субарктике.

1 — субарктические популяции (по материалам автора); 2 — средняя плодовитость вида (по Виноградову и Громову, 1952 и Строганову, 1957).

живающих до половой зрелости. Это соображение подтверждается экспериментальными данными, показывающими, что уменьшение числа молодых в помете благоприятно отражается на состоянии самки; при больших пометах самка не в состоянии обеспечить развивающиеся эмбрионы нормальным питанием, в результате чего их вес к концу беременности снижается (Kluwn a. Brian, 1956).

Создается впечатление, что в условиях Субарктики отбор шел (и идет), с одной стороны, по линии сокращения числа молодых в помете на фоне стимулирующего плодovitость влияния внешних условий, а с другой, по линии создания определенного комплекса физиологических приспособлений, позволяющих животным реализовать максимальную плодovitость и выкармливать многочисленное потомство. Это не означает, что для видов, плодovitость которых может быть названа «чрезмерной» и частично стимулируемой внешними условиями (вспомним о высокой плодovitости ондатры), она не имеет значения. Она, несомненно, способствует резкому повышению численности многих форм при благоприятных условиях. Даже если эта высокая численность в силу ряда специфических условий Крайнего Севера не держится длительный период (еще менее длительный, чем это характерно для типичных субарктов), она не только делает весьма серьезную роль субарктических популяций широко распространенных видов в биоценозах лесотундры и южной тундры, о чем обычно забывается, но и имеет огромное значение в процессе освоения видом арктических территорий. В период резко повышенной численности вид с большей плотностью заселяет территорию, что ведет к расширению диапазона занимаемых им биотопов и расширению ареала.

Некоторые наблюдения, показывающие, что у типичных субарктов процесс размножения связан с относительно меньшей степенью напряжения организма

В период размножения напряженность всех жизненных процессов в организме животных повышается. Это отражается на изменении комплекса сложных физиологических процессов. Внешним, хорошо поддающимся изучению проявлением этой закономерности является повышение размеров надпочечников, особенно хорошо заметное у самок. В условиях Заполярья это явление отчетливо проявляется у зайца-беляка и группы полевок (красная, узкочерепная, пашенная, экономка) и землероек (обыкновенная¹, арктическая, малая и крупнозубая бурозубки), т. е. у всех обследованных нами видов, за исключением лемминга. О масштабах изменений размеров надпочечника самок в период размножения говорит диаграмма (рис. 12). У лемминга в период размножения не наблюдается увеличения надпочечников не только у самок, но и у самцов.

Поскольку увеличение веса надпочечников есть показатель степени напряженности организма, мы приходим к выводу, что лемминг приобрел очень важную в условиях Заполярья способность реализовать высокую потенцию размножения при относительно меньшем напряжении организма. Правильность такого толкования подтверждается двумя фактами. Прежде всего, как указывалось, плодovitость лемминга несколько ниже, чем у других полярных полевок, что несомненно снижает напряженность энергетического баланса самки во время вынашивания и выкармливания молодняка¹.

¹ Наши материалы, указывающие на относительно низкую плодovitость леммингов (см. табл. 2), хорошо согласуются с наблюдениями других исследователей. Американские популяции *L. obensis* характеризуются средней плодovitостью $7,2 + 0,2$ (Pitelka, 1957), *D. torquatus* — $4,78$ (Smith and Foster; 1957).

Другое наблюдение заключается в следующем. Известно, что повышение «работы» (в широком смысле этого слова) организма связано с повышенной потребностью в витаминах, прежде всего витамина А. Поэтому даже в оптимальных условиях в период размножения у самок различных видов наблюдается резкое падение резервов этого витамина в печени (Шварц, Смирнов, Кротова, 1957). В этом свете представляют большой интерес данные К- И. Копейна (1958), которые показывают, что самки лемминга в период размножения сохраняют относительно высокое содержание витамина А в печени (около 6 мг%).

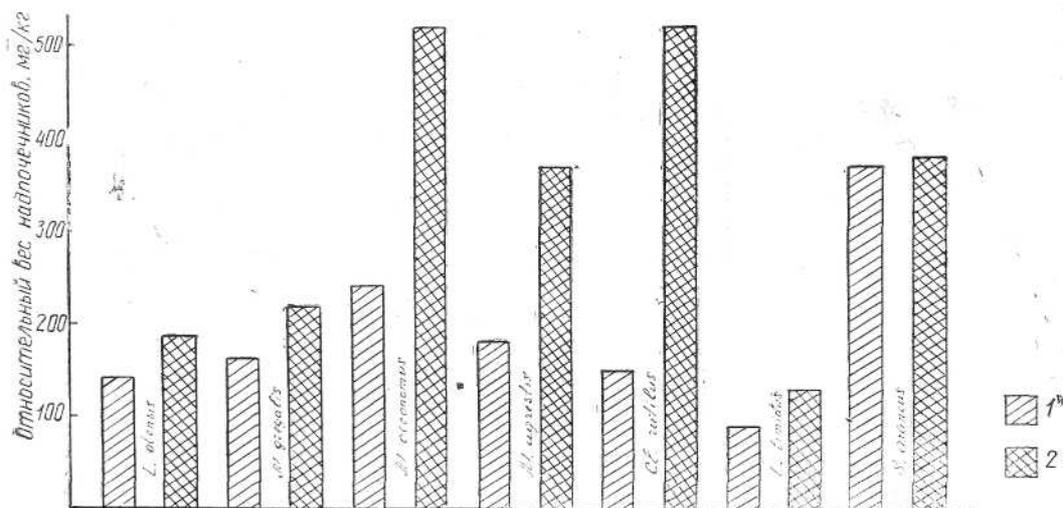


Рис. 12. Средние размеры надпочечников самцов и самок различных видов млекопитающих в период размножения (п-ов Ямал). Для сравнения подобраны животные из одного района, добытые в одно и то же время.
1 — самцы; 2 — самки.

Полное принципиальное совпадение данных, характеризующих общую физиологическую реакцию грызунов в период размножения на основе изучения изменения веса надпочечников и содержания витамина А в печени говорит о том, что типичные эварты — лемминги — проходят период размножения при меньшей степени энергетической напряженности организма, что в условиях Субарктики имеет особое значение. Эта их особенность создает необходимые предпосылки для размножения в предельно сжатые сроки и, что особенно важно, для хронологического совмещения различных процессов, каждый из которых требует дополнительных трат энергии (размножение и линька). Изучение физиологии размножения полярных животных представляет в связи с этим большой практический и теоретический интерес.

Скорость роста и развития молодняка

Как уже указывалось, молодняк большинства млекопитающих в условиях Субарктики приходит к осени достаточно окрепшим, способным противостоять суровым условиям полярной зимы. В своей основе это явление имеет быстрый рост и развитие аборигенов Заполярья.

Скорость роста молодняка северного оленя значительно превосходит скорость роста телят других копытных (Друри, 1955). Еще более интересны факты, показывающие, что в условиях неволи типичные грызуны Субарктики — лемминги — выделяются скоростью роста. Родившиеся в нашем

виварии лемминги примерно к 15 дню достигли веса в 20 г, имея среднесуточный прирост более 1 г, при удельном нарастании веса тела в конце второй недели более 10%. Несколько меньшие константы роста копытного лемминга получены на Аляске (Morrison, Ryser, Strecker, 1954), однако скорость роста и этого вида оказалась значительно выше, чем у красной полевки. Поскольку эти данные получены в лабораторных условиях, есть основания полагать, что быстрый рост — наследственно закрепленная особенность лемминга. Свойственна ли она только типичным полярным видам (лемминги) или характерна и для полярных популяций широко распространенных видов — еще не решенный и тем более интересный вопрос. Имеющиеся данные противоречивы. Основываясь на анализе возрастного

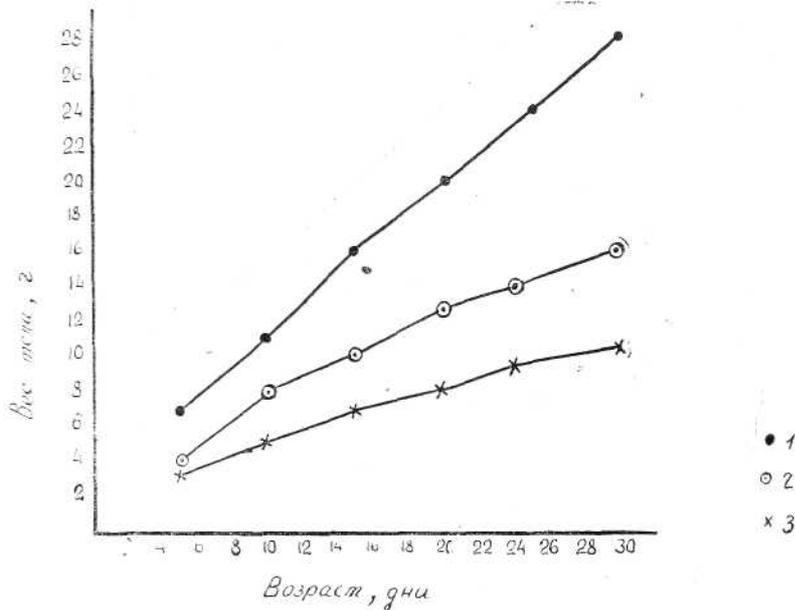


Рис. 13. Скорость роста обского лемминга, большой узкочерепной полевки и южного подвида узкочерепной полевки в условиях вивария (средние данные).
1 — *Lemmus obensis*; 2 — *Microtus gregalis major*; 3 — *Microtus gregalis gregalis*.

и размерного состава популяций (*Microtus oeconomus*, *Clethrionomys rutilus* и *Arvicola terrestris*), на широте Полярного круга нам не удалось констатировать большую скорость их роста по сравнению, например, с лесостепными популяциями. Моррисон с соавторами (op. cit.) установил для молодых *C. rutilus dawsoni* константу роста 0,49, примерно соответствующую аналогичному показателю южных подвида полевки. Однако те же авторы указывают высокую константу роста северного подвида экономки (*M. oeconomus macforlani*).

В виварии нашей лаборатории мы имели возможность сравнить скорость роста двух подвида узкочерепной полевки: южного (*M. g. gregalis*) и полярного (*M. g. major*). Полученные данные представлены на прилагаемом графике (рис. 13). Он показывает, что полярный подвид отличается значительно большей скоростью роста. Поскольку оба подвида содержались в совершенно одинаковых условиях, эти данные свидетельствуют о том, что высокая скорость роста молодняка — наследственно закрепленная особенность субарктической формы. (Очень важно при этом отметить, что кривые роста *M. g. major*, полученные в 1957 и 1958 гг., полностью совпали). Для

северных сусликов (*C. undulatus*) также характерны крупные размеры новорожденных и быстрый рост и развитие молодых животных (Majer a. Rasche, 1954; Musacchia, 1958). Быстрое развитие молодняка северного оленя сопровождается некоторыми интересными физиологическими особенностями: у этого вида отсутствует характерное для других животных снижение показателей крови с возрастом (Городецкий, 1959а).

Важной научной задачей является изучение не только биологических закономерностей, определяющих интенсификацию роста молодняка полярных животных, но и конкретные ее физиологические причины. Нельзя, во всяком случае, все сводить к особенностям молока полярных млекопитающих (Сдобников, 1958), так как высокая жирность молока и высокое содержание в нем других питательных веществ свойственны отнюдь не одним полярным видам, хотя обычно в менее выраженной форме.

В связи с этим достаточно упомянуть, что и химический состав молока и его калорийность у лисицы и песца и у северного и пятнистого оленя практически одинаковы. Калорийность молока лисицы (1419,2 кал/кг) выше, чем песца (1330), а у кавказского оленя (2365,1) выше, чем у северного (2289,8; Плавский, 1957). С другой стороны, большая скорость роста наблюдается и у молодняка субарктиков, давно перешедших к самостоятельному образу жизни.

У овцебыка калорийность молока высока (11% жира), но и она соизмерима с таковой некоторых более южных форм.

Очень интересны наблюдения, показывающие, что даже у типичных субарктических видов скорость развития в разных частях ареала различна. Так, у копытного лемминга из Сев. Канады подсосный период длится 14 дней, на Аляске — 17, в Гренландии — 18; резцы прорезаются на 5-й день, в Гренландии на 13-й (Hansen, 1958). Эти данные, если они подтверждаются на более разнообразном материале, можно будет рассматривать как указание на возможную роль изменений в характере развития в процессе приспособления к локальным условиям существования в Субарктике.

С другой стороны, имеются данные, показывающие, что для горных форм, по-видимому, большая скорость развития не является характерной. В специальной литературе отмечается, что снежная полевка (*Chionomys nivalis* Mert.) отличается от сходных по размерам грызунов очень медленным развитием (Frank, 1954; Zimmermann, 1959). Медленное развитие и замедленное половое созревание свойственно также саянской высокогорной полевке (*Alticola macrotis* R.) и лемминговидной полевке — *Alticola lemmingus* Miller (Фетисов, 1956; Капитонов, 1959). В горах южной Норвегии полевки, как правило, имеют только одну генерацию (Wildhagen, 1953). На одном из наиболее распространенных видов американских хомячков (*Peromyscus maniculatus*) показано, что в горах отдельные особи приносят в течение сезона в 3 раза меньше детенышей, чем на равнинах, но продолжительность жизни животных с высотой увеличивается (Dunmire, 1960). Эти данные показывают на невозможность проведения прямых аналогий между приспособлением животных к горным условиям и условиям Крайнего Севера.

Для животных Субарктики характерно не только общее увеличение скорости роста и развития, но особо резкое увеличение скорости полового созревания. Разнообразные наблюдения проведены в этом направлении на грызунах. Различными авторами, как в природе, так и в условиях эксперимента было показано, что половое созревание узкочерепной полевки, экономки, красной и красно-серой полевок происходит значительно быстрее, чем у более южных популяций тех же видов (Копеин, 1958; Шварц, 1959а; Нюете, 1955 и др.). Естественно, что быстрое половое созревание играет большую роль в приспособлении полевок к условиям Крайнего Севера.

Еще более любопытные данные получены на землеройках. Как известно, бурозубки в год своего рождения не становятся половозрелыми и не вступают в размножение (Brambell, 1935; Шварц, 1956; Pucek, 1960 и др.). Однако субарктические популяции арктической, обыкновенной и крупнозубой бурозубок созревают быстрее (Шварц, 1962). Оказалось, что близ северной границы распространения около 30% самок этих видов принимает участие в размножении уже в год своего рождения.

Трудно сказать, характерна ли высокая скорость полового созревания и для более крупных животных. Это вероятно для северного оленя и горностая. Детальные исследования К. И. Копейна (in litt.) показали, что на п-ове Ямал подавляющее большинство самок горностая вступает в размножение уже в год своего рождения.

Некоторые закономерности динамики возрастной структуры популяций

У животных, дающих несколько поколений в год, изменение скорости размножения влечет за собой изменение закономерностей динамики возрастной структуры популяций. Поэтому мы вправе ожидать, что в условиях Субарктики популяции грызунов и мелких насекомоядных отличаются от более южных популяций тех же или родственных видов своеобразием смены поколений и их ролью в поддержании численности видовых поселении.

Типичная картина динамики возрастной структуры популяций субарктов получена в нашей лаборатории К. И. Копейным на узкочерепной полевке. В общих чертах она сводится к следующему.

Уже в начале мая молодые текущего года рождения (зимнее поколение) составляют около 70% в популяции, т. е. уже весной превышают по численности перезимовавших животных более чем в два раза. В июне перезимовавшие составляют уже менее 10% в популяции, а более 90% составляют зверьки зимнего и весеннего пометов, которые в это время интенсивно размножаются (раннее половое созревание). В начале июля перезимовавшие особи встречаются единицами, а популяция представлена животными четырех поколений: зимним, весенним и двумя летними. К концу июля перезимовавшие практически вымирают, а в августе исчезают и животные зимнего помета. Постепенно происходит отмирание животных весеннего и первого летнего поколения, в результате чего в октябре около 90% составляют зверьки второго летнего помета.

Нарисованная здесь общая картина динамики возрастной структуры популяции большой узкочерепной полевки подтверждена наблюдениями, проведенными в течение ряда лет в различных районах п-ова Ямал, и может, следовательно, считаться вполне достоверной.

Принципиально те же закономерности управляют динамикой структуры популяций и обского лемминга (Watson, 1956; Pitelka, 1957 и др.). Наблюдения на Баффиновой Земле показали, что уже в августе более 75% в популяции леммингов составляют молодые особи (Watson, 1956). Имеются указания (Wildhagen, 1953) на относительно (по сравнению с другими полевками) большую способность леммингов проходить стадию полового созревания в мало благоприятных условиях. Эти наблюдения согласуются с тем, что фенология размножения леммингов в известной степени «автономизирована». Подобные наблюдения получены нами при изучении полевки Миддендорфа (Шварц, 1962).

Совершенно иная картина вырисовывается при изучении субарктических популяций полевки-экономки, пашенной полевки и водяной крысы

(Шварц, 1959). У этих видов темп нарастания численности, по-видимому, лишь в незначительной степени зависит от начала весеннего размножения и многочисленности первого помета.

Первый помет этих видов, появляющийся на свет в самом начале полярной весны, гибнет в столь большом числе, что ведущая роль в поддержании численности популяции переходит ко второму помету. Потомство этого основного помета является самым многочисленным и составляет в силу этого основу позднелетней популяции, от состояния которой зависит численность вида весной будущего года. Наши данные находятся в хорошем соответствии с результатами работ, проведенных в Северной Финляндии на красно-серой полевке (Kalela, 1957). У этого вида половозрелые особи полностью вымирают к весне второго года жизни. Перезимовавшие, как правило, самые мелкие особи (полное совпадение с нашими материалами), а к концу лета более 80% размножающихся самок — сеголетки.

Резко различная смертность животных первого поколения приводит к весьма любопытной закономерности. Мы отмечали, что заполярные популяции широко распространенных видов начинают размножаться в те же календарные, но в совершенно иные фенологические сроки по сравнению с популяциями более южными. Однако основные этапы изменения возрастной структуры популяций в Заполярье и в средних широтах примерно соответствуют фенологическим различиям сравниваемых зон и, следовательно, календарно не совпадают. Наиболее резкое проявление этой закономерности: основная масса молодых текущего года рождения приступает к размножению в условиях Заполярья примерно в июле, в лесостепи — в июне. Соответственно изменяются сроки наступления и других явлений в жизни сравниваемых популяций.

Как мы отмечали, у приполярных популяций ондатры все фенофазы запаздывают примерно на месяц, соответственно этому запаздывают и изменения в возрастной структуре их популяций. Как видим, несмотря на то, что фенология размножения приполярных популяций других видов полевок принципиально иная, фенология возрастной динамики их популяций имеет больше сходства с ондатрой, чем с типичными субарктиками — леммингом и большой узкочерепной полевкой.

Это положение будет нами учтено при попытке анализа возможных путей приспособления широко распространенных видов к условиям Крайнего Севера.

Проведенные нами наблюдения по биологии арктической бурозубки в районах типичной тундры (Новый Порт, Ямал) показывают, что динамика возрастной структуры популяций землероек отличается сходными особенностями (Шварц, 1959 г.).

Осенняя популяция в возрастном отношении в высшей степени однородна и состоит из сеголеток, родившихся в июле. Эта популяция перезимовывает и ранней весной дает первое, а затем и второе поколение молодых, а к концу августа полностью вымирает.

В июле перезимовавшие особи и животные первого поколения представлены в популяции примерно в равном числе, что говорит об очень высокой смертности молодых ранневесеннего помета (полная аналогия с тем, что наблюдается у многих видов полевок) и о том, что продолжительность жизни землероек в более южных широтах и в Субарктике примерно одинакова. Этот вывод кажется нам достаточно обоснованным, так как подтверждается наблюдениями, проведенными в разных районах и на других видах землероек, встречающихся на Крайнем Севере.

Как указывалось, часть особей первого поколения дает приплод в год своего рождения, а перезимовавшие особи дают второй помет. За счет этого к концу августа численность популяции землероек быстро возрастает, и

в ней все более доминирующее положение начинают занимать молодые особи, которые уже к концу августа составляют основу популяции.

По вполне понятным причинам у более крупных млекопитающих, дающих лишь одну генерацию в год, структурно-популяционные особенности в Субарктике выражены менее резко. Однако специально поставленные в нашей лаборатории исследования показали, что и у других групп животных можно ожидать возникновения специфических популяционно-экологических приспособлений к условиям существования в Субарктике. К. И. **Копеин** (1961) на очень большом материале показал, что на п-ове Ямал основу позднеосенней популяции горностаев составляют сеголетки (77 и 85% в разные годы), а среди старших животных явно доминируют горностаи в возрасте 1 год. Среди самцов особи старше 2 лет составляют только около 6% в популяции. Кажется вероятным, что смертность горностаев старших возрастов резко увеличивается при переходе к зимнему образу жизни, так как в наших летних сборах (обследованы 42 особи) животные старших возрастов составляли относительно больший процент в популяции. Если эти наблюдения подтвердятся новыми материалами, их можно будет рассматривать как указания на общие закономерности, управляющие динамикой структуры популяций млекопитающих в Заполярье (грызуны, насекомоядные, хищные).

В. С. Смирнов (1960) показал, что высокая скорость обновляемости популяции характерна и для песца. В зимних пробах резко преобладают сеголетки. Используя весьма совершенную методику определения возраста песца, автор установил, что даже в годы с исключительно малым количеством молодняка животные старше трех лет составляют только около 5% в популяции.

Общая характеристика интенсивности размножения млекопитающих в Субарктике

Интенсивность размножения складывается из различных физиологических и экологических особенностей животных: плодовитость, скорость полового созревания, число генераций, количество самок, принимающих участие в размножении, общий период размножения. Различные виды животных в разных условиях среды используют разные механизмы для интенсификации размножения.

В условиях высоких широт интенсификация размножения имеет особое значение. Поэтому очень важно, что нет, кажется, ни одного вида фауны тундры, которым не использовался бы тот или иной механизм для ускорения воспроизводства популяции. Не все из указанных механизмов одинаково совершенны, но все они так или иначе обеспечивают поддержание численности заполярных популяций, несмотря на то, что условия существования для большинства видов далеки от оптимальных.

Отсюда понятно, что если условия существования по каким-то причинам сложатся благополучно, то в силу резко повышенной (по сравнению с животными южных широт) интенсивности размножения субарктиков их численность повысится более резко и в очень короткое время может достичь громадной величины. Поэтому отмечавшиеся многими исследователями вспышки массового размножения леммингов являются естественным следствием интенсивности их размножения. Можно сказать, что если бы (допустим невозможное) массовые размножения леммингов не наблюдались непосредственно, их можно было бы теоретически предвидеть; они вытекают из особенностей биологии их размножения. Однако на этом же основании можно утверждать, что так как механизмы интенсификации размно-

жения у разных видов различны, то и вспышки массовой их численности должны иметь место, как правило, в различные годы. Как уже указывалось, это в действительности наблюдается даже при сравнении обского и копытного леммингов.

У других видов, которые резко отличаются по характеру занимаемых ими в тундре биотопов, относительная динамика численности должна быть резко различной. Наши наблюдения, проведенные на п-ове Ямал, полностью подтверждают это предположение. Резкий подъем численности экономки, водяной полевки, пашенной полевки наблюдался в различные годы. Таким образом, имеющийся фактический материал ясно показывает, что наличие у млекопитающих тундры интенсивных массовых размножений и конкретное их проявление у разных видов имеют в своей основе особенности биологии их размножения. То же самое оказывается справедливым и при анализе очень часто обсуждаемого вопроса о периодичности массовых размножений некоторых видов.

Простейшие логические рассуждения показывают, что строгая периодичность массовых размножений могла быть возможной только в том случае, если цикличность жизненного ритма животных была бы автономной, не зависела бы от изменений, протекающих во внешней среде. Но таких животных нет и быть не может, значит, не может в природе быть и строгой цикличности (периодичности) их массовых размножений. Однако известное приближение к такой периодичности возможно. Эта возможность определяется прежде всего двумя основными закономерностями.

В процессе своей жизнедеятельности животное меняет среду обитания, истощает свою кормовую базу. При каком-то уровне численности кормовая база оказывается настолько истощенной, что численность животных неизбежно падает. В сложных биоценозах, где состояние растительности определяется численностью многих видов животных, даже резкое повышение численности одного из них лишь в совершенно исключительных случаях может иметь следствием подрыв его кормовой базы. В этих условиях как особо резкие подъемы, так и падения численности требуют для своего осуществления исключительного сочетания сложного комплекса факторов.

В более простых ценозах, где один из относительно немногих видов является основным консументом растительности, именно его численность и определяет состояние кормовой базы. Определенный уровень численности вызывает в этих условиях неизбежность ее резкого падения.

Биология леммингов вполне допускает подобный ход изменений численности. Это доминирующие на громадной территории виды, и размножение их менее зависит от колебаний внешних условий, чем у большинства родственных форм. Поэтому не удивительно, что периодичность массовых размножений с наибольшей убедительностью демонстрировалась именно на леммингах (Shelford, 1943; Thompson, 1955; Pitelka, 1957; Сдобников, 1959, и др.).

Другая причина, определяющая возможность массовых размножений, — это факторы, зависящие от плотности популяции (density dependent factors американских авторов). Многочисленными исследованиями ряда экологов (сводка данных у Snyder, 1961) было показано, что сама по себе плотность поселений, в силу увеличения внутривидовых контактов, ведет к снижению интенсивности размножения и, соответственно, к снижению численности вида. Совершенно естественно, что подобные факторы могут играть значительно большую роль в динамике численности вида, занимающего площадь обитания более или менее равномерно, чем вида, для которого характерно мозаичное распределение по территории. И в этом отношении возможность возникновения периодичности массовых размножений

значительно более вероятна для лемминга, чем для других животных тундры.

Так как резкое падение численности животных может иметь в своей основе по крайней мере два общих фактора (не говоря уже о возможных эпизоотиях), то вполне допустимо, что падение численности леммингов может иметь место и до того, как его кормовые ресурсы будут резко подорваны. (Это в действительности наблюдалось. Сдобников, 1959.)

Приведенный анализ имеет целью показать, что демонстрируемая многими авторами цикличность массовых размножений леммингов не может служить иллюстрацией этого процесса у грызунов тундры вообще. Теоретические рассуждения показывают, что если для лемминга подобная периодичность возможна, то для большинства других она, по существу, исключается. Их численность полностью определяется конкретным сочетанием внешних условий, и предвидение возможных ее изменений требует тщательного анализа динамики условий среды. Внутрипопуляционные механизмы поддержания численности и в этих случаях имеют определенное значение, но их роль, видимо, все-таки второстепенна.

Однако и в отношении леммингов следует проявлять большую осторожность при оценке роли периодичности в динамике их численности.

Наиболее тщательные исследования динамики численности леммингов (Pitelka, 1957) показали, что «цикличность» хорошо выражена лишь в предельно простых биоценозах тундры (прибрежные районы); в топографически и биологически более сложных внутренних тундрах установление строгой периодичности массовых размножений оказалось невозможным. Этот пример подчеркивает отмеченное нами значение структуры ценоза для проявления периодичности массовых размножений и позволяет думать, что не только в разных географических условиях, но и в разные отрезки времени характер периодичности может изменяться.

Об этом, в частности, говорят исследования В. С. Смирнова (in litt), изучавшего динамику заготовок песка на п-ове Ямал. Известно, что численность песка в большой степени зависит от численности леммингов, поэтому динамика численности обоих видов должна быть в какой-то степени коррелирована, о чем имеются неоднократные указания в специальной литературе.

На рис. 14 представлена составленная В. С. Смирновым кривая динамики заготовок песка с 1925/26 по 1960/61 гг. Кривая указывает на резкие изменения заготовок на фоне закономерного нарастания их. Устойчивой периодичности в течение всего отрезка времени не наблюдается, но можно заметить, что в отдельные периоды наблюдаются действительно закономерные чередования высоких и низких заготовок. Так, с 1925/26 по 1934/35 гг. прослеживается отчетливая трехлетняя периодичность заготовок. Она сменяется 11-летним периодом со столь же резкой двухлетней периодичностью. На графике хорошо заметно постепенное затухание размаха динамики заготовок. На последнем отрезке кривой (с 1945/46 по 1960/61 гг.) видимой закономерности в чередовании высоких и низких заготовок обнаружить не удастся. Но с 1953 по 1960 г. автор имел возможность проследить не только динамику заготовок, но и динамику действительной численности песка, определенную различными методами. Оказалось, что кривая изменения численности отличается от изменений заготовок. Наиболее заметные отличия между этими показателями (расчетной численностью и заготовками) обнаружены в 1957 г. Численность песка в этот год примерно соответствовала его численности в 1954 г., т. е. приближалась к максимальной. 1956 и 1959 гг. — годы минимальной численности песка. Это дает основания думать, что с 1953 г. мы наблюдали два трехлетних периода численности песка на п-ове Ямал.

Приведенные данные совершенно ясно показывают, что характер периодичности подъема и спада численности вида не остается постоянным. В зависимости от каких-то условий, которые мы в настоящее время не в состоянии ни обнаружить, ни оценить, более длительные циклы сменяются менее продолжительными. Уже по одному этому «цикличность» может служить в качестве дополнительного ориентира при определении вероятного хода динамики численности вида. С другой стороны, эти данные показывают, что выводить закономерности, касающиеся «цикличности», на основании наблюдений относительно небольшой продолжительности невозможно. Этому обстоятельству не придается должного значения. Так, например, В. М. Сдобников (1959) устанавливает 3—4-летнюю «цикличность» численности леммингов на основании 7-летних наблюдений. Цикличность численности леммингов в Америке устанавливалась примерно на основе наблюдений такой же продолжительности (Thompson, 1955). Понятно, что более продолжительные наблюдения возможны только в ста-

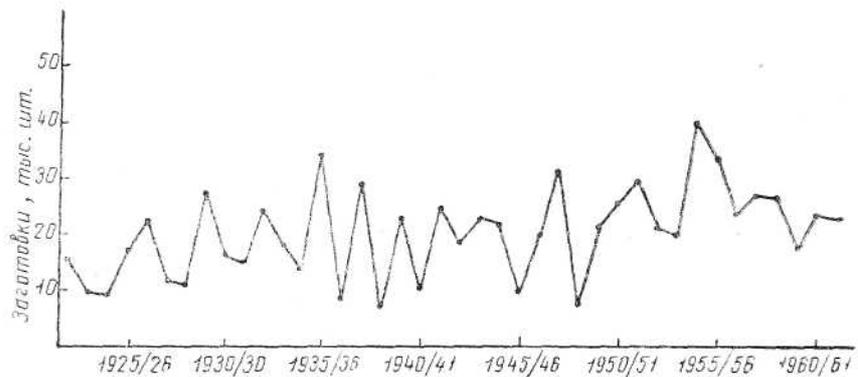


Рис. 14. Заготовки песка на Приобском Севере за 38 лет.

ционарных условиях, но пока таких наблюдений нет, следовало бы проявлять большую осторожность при формулировании общих выводов по явлениям большой продолжительности.

Значительно больший материал может быть получен при анализе данных заготовок. При этом, однако, следует учитывать, что динамика заготовок не всегда правильно отражает динамику численности. Следовательно, и полученные таким путем данные могут быть использованы лишь в качестве приближенных ориентиров.

На основании сказанного мы приходим к заключению, что важнейшая и безупречно доказанная особенность динамики численности млекопитающих-субарктов заключается в их способности в течение минимального отрезка времени (часто одного сезона размножения) резко повышать свою численность до уровня, вполне соизмеримого с численностью степных грызунов в период их массового размножения. Как и следовало ожидать, пик численности держится непродолжительный период и сменяется ее падением. Эта закономерность в той или иной степени выражена у всех субарктов, но наиболее резко проявляется она у леммингов. Специфика биологии леммингов создает предпосылки для более или менее правильного чередования максимальной и минимальной плотности популяций. Это существенная экологическая особенность леммингов, и, подобно любой другой особенностью вида, она подвержена изменениям во времени и в пространстве, и ее проявление находится в соответствии с изменениями во внешней среде.

ГЛАВА VII

О МЕХАНИЗМАХ ПОДДЕРЖАНИЯ ТЕПЛОВОГО БАЛАНСА

Во всех без исключения работах, в той или иной степени касающихся общих проблем приспособления животных к климату высоких широт, отмечается одно из основных свойств полярных животных — их большая способность противостоять низким температурам. Эта особенность основана на высоких теплоизоляционных свойствах покровов.

Это положение кажется настолько естественным, что, вероятно, по одному этому оно никогда и никем не подвергалось сомнению, тем более, что оно находит себе подтверждение в довольно многочисленных и очень красочных примерах. Типичные полярные виды — песец, северный олень, белый медведь — действительно обладают очень густым и теплым мехом, а с другой стороны, мех северных подвидов волка, лисицы, зайца-беляка и многих других животных «теплее», чем у более южных форм тех же видов.

Для общей характеристики млекопитающих Заполярья подобных примеров достаточно, но для изучения путей освоения млекопитающими Субарктики требуется более точный и более всесторонний анализ.

Такая постановка вопроса оправдывается еще и тем, что в последнее время, в связи с некоторыми физиологическими исследованиями, подтвердившими правило об увеличении теплоизоляционных свойств покровов животных соответственно снижению климатической температуры, оно стало рассматриваться в качестве единственной физиологической предпосылки освоения млекопитающими и птицами высоких широт. Было выдвинуто утверждение, что высокие теплоизоляционные свойства покровов и температурная устойчивость тканей полностью определяют адаптированность гомотермных к холодному климату (Scholander, 1955; Irving, 1957; и др.). На фоне этих приспособлений другие особенности северных форм (крупные размеры тела и т. п.) не могут, по мнению авторов, выдвинувших изложенную гипотезу, иметь селективного значения.

В связи со сказанным становится необходимым оценить теплоизоляционные свойства меха всех видов субарктических млекопитающих, ибо пути приспособления разных видов к условиям существования на Крайнем Севере могут быть различными.

К сожалению, в настоящее время нет возможности оценить теплоизоляционные свойства меха всех видов с помощью одинаковой методики. Поэтому мы вынуждены ссылаться на исследования, проведенные с помощью различных методик, но в совокупности они дают достаточно полное представление о термоизоляционных свойствах покровов большинства видов субарктов.

Наиболее объективный метод — прямое определение теплоизоляционных свойств шкур, проведенное физическими методами и выраженное в физических единицах — $^{\circ}\text{C}/\text{ккал}/\text{м}^2/\text{ч}$. Подобные исследования были про-

ведены на ряде видов, в том числе и некоторых субарктических. Полученные при этом данные, заимствованные из различных работ (Hammel, 1956; Hart, 1956; Scholander, Walters, Hock, Johnson, Irving, 1950), мы приводим в форме диаграммы (рис. 15). Ее анализ показывает, что типичные аркты и субаркты не выделяются по сравнению с родственными видами сопоставимых размеров особо высокими теплоизоляционными свойствами шкурки. Обратим внимание на следующие факты.

Из трех видов медведей — белого, черного и бурого (гризли) наилучшие теплоизоляционные свойства меха обнаружены у типичного аркта — белого медведя. У бурого и черного медведей теплоизоляционные свойства меха примерно одинаковы, но бурый медведь в отдельных секторах Субарктики является обычным видом, а заходы в тундру черного медведя наблюдаются крайне редко.

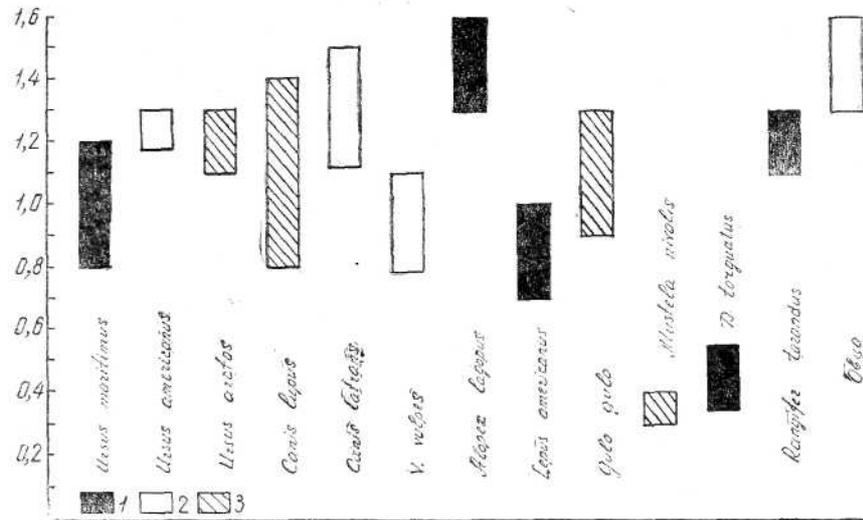


Рис. 15. Теплоизоляционные свойства шкурки различных видов (в °С/ккал/м²/ч). По разным авторам.

1 — субарктические виды; 2 — широко распространенные виды, не образующие субарктических популяций; 3 — широко распространенные виды, образующие субарктические популяции.

Из двух видов волков койот обладает относительно более высокими теплоизоляционными свойствами меха, но практически никогда не поселяется в тундре; волк распространен циркумполярно.

Теплоизоляционные свойства меха северного оленя очень высоки, но они не выше, чем у овцы. Не выделяются в рассматриваемом отношении и заяц-беляк и россомаха. Теплоизоляционные свойства меха ласки — постоянного обитателя тундры — исключительно низки, несмотря на то, что она идет на север до пределов материковых тундр. Только песец обладает явно более высокими теплоизоляционными свойствами меха, чем, его ближайший родственник — лисица.

Для оценки теплоизоляционных свойств шкурки некоторых мелких видов мы воспользуемся исследованием, проведенным с помощью несколько иной методики (Morrison a. Tietz, 1957). Теплоизоляционные свойства меха субарктических подвидов полевки-экономки, серой землеройки и красной полевки определялись путем изучения скорости охлаждения тела животного (или его металлической модели, завернутой в шкурку) в стандартных условиях. Скорость охлаждения тела определялась по формуле

альфа $T_B/dt - C(T_B - T_A)$, где C — константа охлаждения, а $(T_B - T_A)$ — разница температур охлаждающегося тела и окружающей среды, t — время, T_B — температура охлаждающегося тела. Константа охлаждения переводилась затем в теплопроводность, выраженную в обычных единицах. Наивысшие теплоизоляционные свойства меха оказались у красной полевки (0,47 единиц в среднем), затем идет экономка (0,43), затем землеройка (0,31). Эти исследования тоже показывают, что типичные обитатели Субарктики особо высокими теплоизоляционными свойствами меха не выделяются.

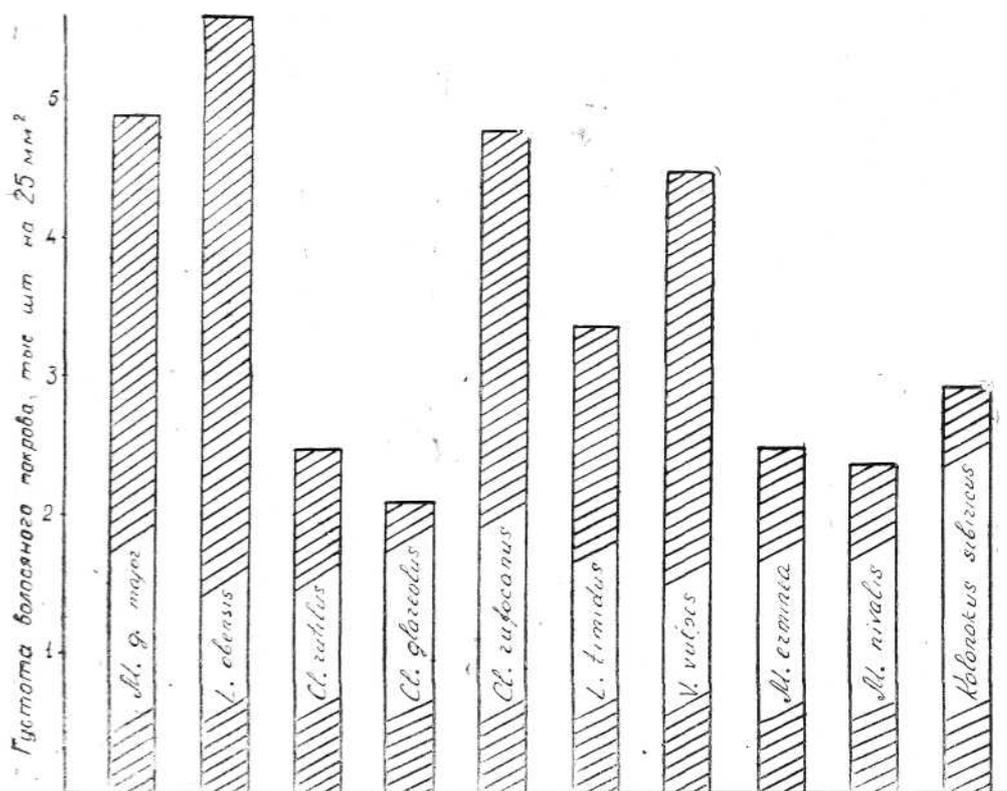


Рис. 16. Густота волосяного покрова (зимние шкурки) различных видов млекопитающих из северных районов их распространения (в тыс. на 25 см²). Средние данные. Данные по *Microtus gregalis*, *Lemmus obensis* и *Clethrionomys rufocanus* по материалам лаборатории автора; остальные по М. Я. Марвину (1959) и М. Я. Марвину и Шумаковой (1958).

Мы имеем, таким образом, возможность сравнить теплоизоляционные свойства шкурок ряда субарктических видов, вычисленные наиболее объективным и точным методом. Полученные данные могут быть существенно дополнены сведениями, характеризующими морфологию волосяного покрова отдельных форм. Многочисленные наблюдения показали, что теплоизоляционные свойства шкурки прямо пропорциональны густоте шерстного покрова и длине пуховых волос. Пользуясь этими показателями, можно, следовательно, дать, если не абсолютную, то относительную (сравнительную) оценку теплоизоляционных свойств шкурок различных видов. Заимствованные нами из различных работ данные, а также результаты собственных исследований мы приводим в форме диаграммы (рис. 16). Приведенные в ней данные показывают, что большинство субарктических форм

существенно от форм северно-бореальных не отличается. Особенно примечательны следующие сопоставления.

Теплоизоляционные свойства меха колонка выше, чем у горностая || пасщ, но колонок нигде в Субарктику не заходит, а горностаи и ласка — типичные ее обитатели. Красная и рыжая полевки существенно по рассматриваемому признаку не различаются, но рыжая полевка нигде в Субарктике не проникает выше южной лесотундры (Шварц, 1959в; Кошкина, 1957), а красная полевка идет на север до побережья полярных морей.

Все эти, а также многие аналогичные факты показывают, что теплоизоляционные свойства меха отнюдь не являются ведущими приспособлениями млекопитающих к условиям существования на Крайнем Севере. Они лишь одно из многих, а не единственное и достаточное условие проникновения млекопитающих в тундру и лесотундру.

Здесь следует отметить, что предполагавшееся некоторыми исследователями теплоизоляционное значение белой окраски многих северных видов, новейшими исследованиями также не подтверждается.

Исходя из закона Кирхгофа, согласно которому отношение излучающей способности тела к его поглощающей способности при определенной температуре есть величина постоянная (хорошо поглощающее тело хорошо и излучает), предполагалось (Hamilton, 1939; Hesse, Allee, Schmidt, 1951), что белая окраска многих арктических видов защищает их от потери тепла путем излучения. При этом упускается из виду, что белое в видимых лучах тело не обязательно является «белым» в инфракрасной части спектра. Путем сопоставления излучающей способности шкурок млекопитающих и птиц с излучающей способностью черного тела было установлено (Hammel, 1956), что практически поверхность тела всех млекопитающих (в том числе и *Lepus americanus* в зимнем наряде) излучает, как черное тело. Поскольку при очень низких температурах (порядка -40°) потеря тепла животными должна быть очень значительной, автор проведенного исследования делает обоснованный вывод, что ни у одного из арктических видов не выработалось приспособлений к условиям излучения среды их обитания путем снижения излучающей способности поверхности их тела в инфракрасной части спектра.

Все сказанное ни в коем случае нельзя понимать в том смысле, что мы отрицаем наличие у субарктических млекопитающих высоких теплоизоляционных качеств меха; они у них превосходные. Однако нельзя оставлять без внимания и тот факт, что за очень немногочисленными исключениями (песец, овцебык) теплоизоляционные свойства меха субарктиков не превосходят таковых у северно-бореальных форм. Это положение мы считаем очень важным. Оно говорит о том, что высокие теплоизоляционные свойства меха — это лишь одна из биологических предпосылок к освоению млекопитающими субарктических районов. Эта предпосылка имеется у многих северно-таежных форм, но только некоторые из них оказались способными проникать в тундру и формировать тундровые популяции.

Само собой разумеется, что это утверждение не должно умалять значение высоких изоляционных качеств меха субарктиков. Совершенная физическая терморегуляция позволяет многим видам переносить влияние низких температур без существенного повышения обмена веществ, и следовательно, без добавочного потребления энергии.

У крупных арктических животных (от песца и выше) физическая терморегуляция настолько совершенна, что они сохраняют способность поддерживать температуру тела на нормальном уровне при очень значительном падении температуры среды (порядка -30 , -40°), не прибегая к химической терморегуляции, как это было, например, показано Р. П. Оль-

нянской и А. Д. Слонимом (1947) на песце. Соответственно с этим и увеличение расхода энергии при падении температуры среды у песца относительно мало.

Вероятно, еще менее чувствителен к воздействию низких температур овцебык. Помимо исключительной длины и густоты его шерстного покрова, об этом свидетельствует такое наблюдение. При температуре воздуха -27° она во внутренних слоях меха овцебыка оказалась равной $+2^{\circ}$! (Pederson, 1958). Шерстный покров овцебыка имеет специальные приспособления, предохраняющие его от охлаждающей силы арктических ветров. Исключительно длинные (до 40 см) и крепкие направляющие волосы овцебыка направлены в разные стороны. Они как бы скрепляют подпушь в единую шубу, нераздуваемую даже при самом сильном ветре (Gijzen, 1961). Интересно, что специфические особенности обнаруживаются и в строении меха северного оленя. Строение его остевых волос (крупные вакуолизованные клетки в сердцевине волос) обеспечивают образование густого и плотного, насыщенного воздухом слоя, являющегося превосходным теплоизолятором.

Температура тела северного оленя, а также северных пород собак и птиц-субарктов колеблется в относительно узких пределах (около 2°). При этом температура их кожи лишь на 10° ниже температуры тела; температура же конечностей может падать до 0. Можно полагать, что у северных наземных млекопитающих поверхностные ткани, обладающие способностью нормально функционировать при температурах значительно более низких, чем температура тела животного (гетеротермия тканей), играют роль своеобразной теплоизоляции. (Подобный механизм терморегуляции доказан для тюленей (Irving a. Hart, 1957). В связи с этим большое значение приобретают старые работы (Боль и Николаевский, 1932), показавшие своеобразное строение кожи северного оленя и его изменения по сезонам: зимой число кожных капилляров сильно сокращается, а остающиеся резко суживаются. Несомненно, что подобные особенности кожных покровов увеличивают их возможное теплоизоляционное значение. В последнее время аналогичный механизм терморегуляции подвергается серьезному изучению (Irving a. Krog, 1955 и др.) и можно надеяться, что это позволит существенно углубить наши представления о разнообразии терморегуляторных приспособлений северных животных.

Хорошо переносит непосредственное воздействие низких температур длиннохвостый суслик. Суточные колебания температуры среды в 70° (-30 — 40) не оказывают на него губительного действия (Erikson, 1956). Температура его тела во время спячки падает до -2 , даже -4° ; лишь падение внешней температуры (при отсутствии теплого гнезда) до -10° выводит суслика из спячки или вызывает его гибель.

Длиннохвостый суслик во время спячки обладает особой устойчивостью к отмораживанию, объясняющейся снижением содержания в крови протромбина и, вследствие этого, снижением опасности образования эмболов в поврежденных тканях (Svihla, 1955).

Приведенные данные показывают, что относительно крупные млекопитающие Субарктики обладают очень высокой способностью противостоять непосредственному воздействию низких температур, а у некоторых из них удается обнаружить в этом направлении специальные приспособления.

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

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

Однако изучение животных в их естественной среде обитания заставляет придерживаться иной точки зрения. Прямыми наблюдениями показано, что обский лемминг и полевка Миддендорфа способны длительное время поддерживать нормальную жизнедеятельность даже во влажном мхе при температуре ниже нуля. Исследования, проведенные в нашей лаборатории (Ливчак, 1959) показали, что эти виды обладают более высокими теплоизоляционными свойствами шкурки, по сравнению с родственными видами примерно равных размеров, что отражается и на их термотактической реакции. По-видимому, непродолжительное время может пребывать на холоде и красная полевка (*C. rutilus jakutetisis* Vinogradov). В. Г. Кривошеев (1961) показал, что только при падении температуры ниже -50° полевки этого вида не выходят на поверхность снега.

У обского лемминга и полевки Миддендорфа критическая температура значительно ниже, чем у родственных видов более южного происхождения. Г. Б. Ливчак (1959) в условиях лабораторного эксперимента получила данные, показывающие, что термотактический оптимум этих видов колеблется около 16° . Это значит, что с падением температуры среды интенсивность обмена веществ у этих видов будет существенно уступать интенсивности метаболизма других мышевидных грызунов. Это заключение подтверждается непосредственными наблюдениями.

Так как средняя температура летнего периода в Субарктике относительно очень низка, то мы вправе заключить, что понижение критической температуры лемминга должно рассматриваться как приспособление не только к зимним, но и к летним условиям существования, создавая тем самым предпосылки для его нормального размножения. В пользу этого предположения говорит тот факт, что хотя летом отношение лемминга к температурным условиям несколько меняется, но и в это время предпочитаемые им температуры много ниже, чем у родственных видов южного происхождения.

Эти наблюдения позволяют считать, что у типичных субарктических видов имеются определенные приспособления к низким летним температурам. Ничего подобного у животных других ландшафтно-географических зон, по-видимому, не наблюдается.

Для лемминга характерно также раннее становление совершенной терморегуляции. Уже в возрасте 19 дней температура тела обского лемминга не ниже температуры тела взрослых животных (Morrison and all., 1954). У северных популяций красных полевок полное развитие терморегуляторных систем достигается, по-видимому, лишь к месячному возрасту.

Как уже указывалось, холодостойкость леммингов (и обского, и копытного) выше, чем у других грызунов сопоставимых размеров. Эту их важную физиологическую особенность не следует, однако, переоценивать. Исследования показали, что копытный лемминг хорошо переносит очень резкие колебания температуры, но ослабленные зверьки гибнут даже при температуре -10° . В неволе оптимальная температура содержания размножающихся копытных леммингов равна примерно 18° (Le Blank, 1956). При низкой температуре размножение прекращается. Способная к размножению пара перестала давать потомство при снижении температуры до -12° , -5° . Реакция на изменение температуры у самцов и самок различна. При

температуре около -24° самки сохраняют способность к размножению, ко половая активность самцов снижается и интенсивность сперматогенеза падает. Наоборот, при снижении температуры до $-9,4-6,7^{\circ}$ самки теряют способность к размножению, но сперматогенез самцов идет нормально (Quay, 1960). Эти интересные наблюдения показывают, что и з жизни наиболее приспособленных к субарктическим условиям грызунов использование микроклиматических и микрорельефных условий среды должно играть очень важную роль в процессе освоения тундры,

Высокая степень совершенства физической терморегуляции свойственна полевке Миддендорфа. Об этом свидетельствуют морфологические особенности ее шерстного покрова (см. рис. 16) и относительно низкая предпочитаемая температура (Ливчак, 1959). Образ жизни этого вида хорошо согласуется с его физиологическими особенностями.

Однако далеко не все виды мелких млекопитающих, населяющих тундру, обладают такими морфо-физиологическими особенностями, которые позволяют им поддерживать нормальную жизнедеятельность при низких температурах среды. Хорошим примером в этом отношении является узкочерепная полевка. Проведенные исследования (Ливчак, 1959) показали, что по предпочитаемой температуре и некоторым другим признакам, **определяющим** отношение животного к изменению температуры, северный подвид узкочерепной "полевки существенно от полевок южного происхождения не отличается. Можно полагать, что то же самое окажется справедливым и в отношении некоторых других видов субарктических грызунов. Это значит, что обычные летние температуры субарктического пояса оказались значительно ниже температуры комфорта.

Из этого следуют, по крайней мере, 2 вывода: а) в условиях Субарктики резко возрастает значение микроклиматических условий существования, в соответствии с чем в приполярных районах наблюдается исключительная четкость в распределении различных форм по биотопам, б) резко увеличивается значение определенного сочетания погодных условий, **ухудшение** которых в тундре и лесотундре связано с более значительными отклонениями условий существования от оптимальных, чем это имеет место в других ландшафтных зонах, так как и обычные условия в тундре и лесотундре далеки от оптимальных, а отсутствие лесов и защищенных от ветра оврагов делает мезоклиматические условия в типичной Субарктике более однообразными, чем в любой другой зоне земли, кроме, может быть, пустыни.

Приведенные в этой главе данные показывают, что широко распространенные в **Субарктике** виды млекопитающих по своему отношению к температурным условиям существования могут быть условно разбиты на 3 группы.

1. Крайне немногочисленная группа видов, теплоизоляционные свойства покровов которых превосходят подобные для меха большинства северно-бореальных форм сопоставимых размеров и близкого систематического положения. Соответственно с этим снижаются их критическая температура и расходы энергии для поддержания нормальной температуры тела при снижении окружающей (овцебык, песец, обский лемминг, возможно северный олень и полевка Миддендорфа). У некоторых из видов этой группы имеются дополнительные механизмы физической терморегуляции (специфические реакции сосудистой системы на изменение температуры, гетеротермия поверхностных тканей и т. п.).

2. Группа видов, возможности физической терморегуляции которых, судя по разнообразным показателям, не превышают таковых у северно-бореальных форм (копытный лемминг, красная полевка, заяц-беляк, волк, россомаха и др.)

3. Группа видов, возможности физической терморегуляции которых даже ниже, чем у многих северно-бореальных форм (горностай, ласка, некоторые виды полевок и землероек).

Пути освоения Субарктики различными видами неодинаковы и не всегда связаны с повышением терморегуляторных способностей животных (по сравнению с видами бореальной зоны). У некоторых мелких видов млекопитающих повышение сопротивляемости по отношению к низкой температуре должно рассматриваться прежде всего как приспособление к низким летним температурам. Это хорошо согласуется с климатической характеристикой Субарктики: для нее характерны исключительно низкие зимние, а летние температуры.

НАПРЯЖЕННОСТЬ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА И ИНТЕНСИВНОСТЬ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ

Как уже говорилось, огромное значение в жизни животных высоких широт имеют низкие летние температуры. В «теплое» время, когда животные ведут активный образ жизни, выкармливают молодняк, а возможности для использования различных убежищ значительно сокращены, они становятся перед суровой необходимостью активно приспосабливаться к пониженной температуре. Достаточно вспомнить о лемминге или полевке **Миддендорфа**, прокладывающих свои ходы в сыром слое мха при температуре около нуля, или мелких насекомоядных птицах, выкармливающих птенцов в период, когда малейшее ухудшение погоды приводит к значительному повышению охлаждающей силы воздуха.

Кажется очевидным, что в этих условиях, требующих для поддержания нормальной жизнедеятельности повышенных трат энергии, важнейшая биологическая особенность полярных животных должна заключаться в интенсификации обмена веществ. В этом отношении весьма показательным, что один из видных физиологов, всю свою жизнь отдавший изучению **биологии Приполярья**, Коре Родаль (1958), видит в усилении выделения тепла путем повышения обмена веществ один из возможных путей акклиматизации человека к жизни в высоких широтах.

Низкие температуры—не единственный фактор, ведущий к дополнительным тратам энергии. В условиях короткого полярного лета размножение проходит в относительно сжатые сроки и, как будет показано ниже, с относительно большей интенсивностью. Это также ведет к напряжению энергетического баланса.

С другой стороны, краткость летнего периода влечет за собой совмещение процессов, требующих больших трат энергии. (Известно, например, что у млекопитающих, как правило, линька и вынашивание молодняк хронологически разделены; у многих субарктиков беременность и лактация совмещаются с линькой). Наконец, хорошо известно, что среди самых различных групп животных Субарктики миграции значительно более широко распространены, чем в других климатических зонах.

Подобные наблюдения говорят об очень больших тратах энергии животными Заполярья. Вопрос о типичном для них уровне обмена веществ приобретает в силу этого первостепенное значение.

Его решение возможно двумя путями: а) определение интенсивности метаболизма животных в экспериментальных условиях и б) оценка характерного для них уровня обмена веществ в природе на основе изучения их морфо-физиологических особенностей.

Сотрудницей нашей лаборатории Г. Б. Ливчак в течение ряда лет проводилось сравнительное изучение некоторых физиологических особенно-

стей обского лемминга, южного и северного подвидов узкочерепной полевки и степной пеструшки по комплексу показателей. Наибольшее внимание было уделено изучению их газообмена и содержания витамина С в тканях почки. Оба показателя — один прямо, другой косвенно — отражают интенсивность обмена веществ сравниваемых видов. Конкретные результаты этих исследований приведены в соответствующих статьях автора (Ливчак, 1958; 1959), поэтому мы позволим себе коснуться здесь лишь наиболее общего вывода: уровень обмена веществ типичных субарктов не только не выше (как этого можно было бы ожидать на основании известной связи уровня метаболизма с температурой среды), а ниже, чем у родственных форм, распространение которых ограничено более южными широтами.

Высокие теплоизоляционные свойства покровов других крупных млекопитающих Субарктики (волк, северный олень, овцебык) допускают вероятность, что и для них характерен относительно низкий обмен веществ. Это говорит о том, что освоение Субарктики шло по пути более экономного расходования энергетических ресурсов. Значение этого приспособления трудно переоценить.

Однако метод доказательства этого положения основан на таких показателях, которые достаточно хорошо отражают уровень метаболизма животного в покое, но не создают уверенности в том, что полученные данные могут быть без существенных оговорок перенесены на животных в их естественных условиях обитания, при характерной для данного вида активности. Уровень газообмена у животного в лабораторных условиях непосредственно отражает интенсивность его обмена веществ в состоянии покоя, но может служить лишь косвенным показателем его потенциальной способности выдерживать большое физическое напряжение, связанное с большими затратами энергии при движении, понижении температуры и т. п. в отдельные периоды жизни. Для изучения последнего вопроса большое значение имеет применение метода, который был назван нами методом морфо-физиологических индикаторов (Шварц, 1958). Он основан на том, что особенности образа и условий жизни животных тесно коррелированы с некоторыми их особенностями морфологическими. Было показано, что все условия (внешние или внутренние), которые требуют интенсификации обмена веществ, ведут к увеличению размеров ряда внутренних органов: сердца, печени, почек, длины кишечника, а также увеличению количества эритроцитов крови. Это положение доказано на очень разнообразном материале многими авторами (Hesse et al., 1951; Шварц, 1949, 1954, 1955, 1958, 1959а и б, 1960; и др.) и в настоящее время требует не столько дальнейшего подкрепления, сколько конкретизации. Наши данные, характеризующие размеры почек и сердца 9 видов грызунов, 1 вида зайцев, 4 видов насекомоядных и 3 видов хищных представлены в диаграммах. При их построении использовались материалы нашей лаборатории, полученные с применением совершенно одинаковой методики. Это создает уверенность в их полной сопоставимости.

Рассмотрение диаграмм (рис. 17) показывает, что ни у одной из субарктических форм размеры почек не превышают соответствующих показателей южных популяций, а у автохтонов Субарктики — лемминга и полевки -Миддендорфа (?) — почки заметно меньше, чем у равных по размерам южных форм.

В отношении размеров сердца наблюдается обратное: типичные виды Субарктики — полевка Миддендорфа и лемминг — отличаются крупными размерами сердца, а субарктические популяции широко распространенных видов от южных популяций не отличаются.

Биологический анализ этих наблюдений облегчается следующей закономерностью, установленной в ряде специальных исследований (Шварц,

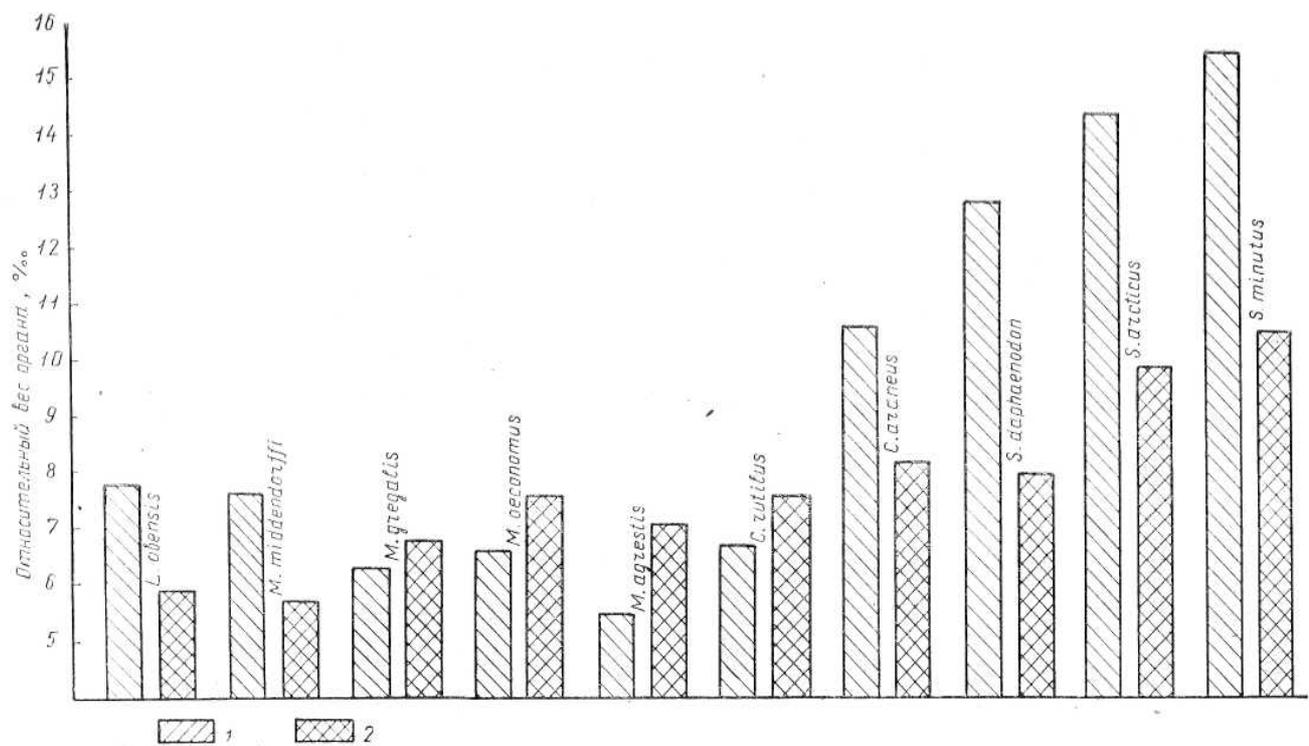


Рис. 17. Относительный вес сердца и почек грызунов и землероек в Субарктике. Сравниваются животные сопоставимого размера и возраста.
1 — сердце; 2 — почки.

1960). Было показано, что биологические особенности, ведущие к общей интенсификации метаболизма (уменьшение размеров увеличение общей активности, понижение температуры среды и др) приводят к увеличению размеров всех указанных органов. Такие биологические особенности животного, которые делают необходимым резкое увеличение активности в отдельные моменты жизни (например, тип передвижения, требующий особенно больших затрат энергии), ведут к значительному увеличению размеров сердца при практически неизменных (по сравнению с родственными формами) размерах других органов.

У типичных субарктов специфические приспособления приводят к снижению метаболизма, что и отражается на размерах их почек. Однако в условиях Субарктики двигательная активность очень многих видов млекопитающих повышена, что связано с миграциями (у крупных форм) и перемещениями (у мелких), в связи с локальными изменениями условий среды. Это в той или иной форме отражается и на морфо-физиологических особенностях отдельных форм. Именно с этой точки зрения получают естественное объяснение большие размеры сердца лемминга и полевки Миддендорфа (на фоне небольших размеров почек). У северного оленя аналогичные особенности выражены еще более резко и охватывают широкий комплекс признаков: гематологические показатели, химический состав жира, терморегуляторные особенности (Фадеев, 1923; Ложеницин, 1935; Тарасов, 1956; Городецкий, 1959а,б,в; Сегаль, 1959 и др).

Представленный материал приводит к выводу, что освоение многими видами млекопитающих субарктических районов происходит без существенных изменений интенсивности обмена веществ. Наиболее приспособленные к условиям Субарктики виды приобрели способность поддержания нормальной жизнедеятельности при понижении уровня метаболизма (экономизация расходования энергетических ресурсов) и, вместе с тем, способность к резкому повышению двигательной активности, нашедшей отражение и в их морфологии.

Этот вывод находится в известном противоречии с теоретическими ожиданиями, что еще более подчеркивает биологическое своеобразие млекопитающих Субарктики.

СЕЗОННАЯ РИТМИКА ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Говоря о размножении млекопитающих в условиях Субарктики, мы уже **имели** возможность подчеркнуть некоторые особенности сезонной ритмики их жизнедеятельности. Мы отмечали, что у ряда видов размножение начинается очень рано (в конце зимы) и к концу периода размножения численность их может достичь очень большой величины в результате реализации геометрической прогрессии размножения в течение одного года. У других видов все фенодаты, связанные с размножением, в соответствии с климатическими особенностями Субарктики запаздывают. Это ведет к резкому сокращению общего периода размножения. Уже одна эта особенность субарктов делает изучение других проявлений сезонной ритмики их жизнедеятельности особо интересным.

Фенология линьки млекопитающих в высоких широтах неоднократно привлекала к себе внимание исследователей. Была отмечена ее специфичность у многих форм.

Мы попытаемся дать краткую характеристику хода линьки у отдельных видов, а затем отметим то общее, что объединяет их в этом отношении.

Овцебык. Весенняя линька, заключающаяся преимущественно в выпадении пуховых волос, начинается в конце апреля, заканчивается у самок и молодняка к концу июня, а у взрослых самцов затягивается иногда до сентября и даже октября. Подрост зимнего волоса начинается в августе, а в сентябре звери приобретают зимний облик. Летний мех держится не более 1,5—2 месяцев.

Линька *северного оленя* начинается в марте-апреле с выпадения подшерстка, и позднее остевых волос. Выпадение старого волоса продолжается долго, вплоть до конца июля — начала августа, но новый волос начинает подрастать уже в мае. В конце августа олени одеваются в осенний наряд, который постепенно переходит в зимний. Таким образом, у оленя происходит только одна линька в году, а типичный летний покров держится не более 2—3 месяцев.

Заяц-беляк. Наступление весенней и осенней линьки определяется климатическими особенностями отдельных районов распространения. В большинстве районов Субарктики весенняя линька заканчивается к концу мая — началу июня; летний мех держится 3—4 месяца. В высокой Арктике продолжительность ношения летнего наряда еще более сокращается, а летняя окраска становится более светлой. На северном пределе распространения (острова Эльсмир и Северная Гренландия) зайцы круглый год белые. Однако и в этих условиях летний мех отличается от зимнего: волос короче, шерстный покров менее густой (эти отличия сказываются на весе шкурки: зимние шкурки тяжелее летних).

Песец. Весенняя линька начинается в конце марта — начале апреля (в северных районах — в июне). Осенняя линька начинается в конце сен-

тября, продолжается долго и заканчивается только в ноябре. У упитанных здоровых животных линька проходит дружнее и в более сжатые сроки. У самцов и яловых самок линька начинается раньше, чем у размножающихся самок.

Горностай. Весенняя линька проходит в апреле — мае, осенняя начинается во второй половине сентября, проходит в сжатые сроки и заканчивается в начале октября. Фенология линьки *ласки* в общем соответствует таковой горностая; есть данные, показывающие, что начинается она немного раньше (конец марта, апрель), а осенняя затягивается на более долгие сроки.

У *обского лемминга* и *северного подвида узкочерепной полевки* весенняя линька начинается в начале мая и продолжается в течение июня и июля (даже в августе встречаются отдельные невылинявшие особи). Осенняя линька проходит в более сжатые сроки и заканчивается в октябре. У молодых зверьков осенняя линька затягивается и заканчивается только к концу октября, в ноябре.

Таким образом, у большинства особей этих видов летний мех держится не более 2—3 месяцев, зимний 9—10 месяцев. Незначительный промежуток времени, отделяющий весеннюю линьку от осенней, приводит к тому, что у части самок лемминга и узкочерепной полевки беременность сочетается с линькой. Хронологическое совпадение этих двух процессов, требующих дополнительных энергетических затрат, ведет к повышению напряженности энергетического баланса организма.

У *копытного лемминга* подрост зимнего волоса наблюдается уже в сентябре, а к концу октября светлые зимние волосы (у копытного лемминга — по крайней мере, у преобладающего числа особей — наблюдается зимнее побеление окраски) перерастают короткий летний волос. Очень интересно наблюдение Г. Н. Дунаевой (1948), показывающее, что молодняк позднелетних пометов одевает сразу зимний наряд, и у зверьков развиваются зимние когти (у копытного лемминга зимой наблюдается мощное развитие когтей — до 12 мм длиной и 7 мм высотой, — которое рассматривается как приспособление к прокладыванию ходов в твердом снеге). Согласно другим авторам (Degerbol a. Mohl-Hanson, 1943) зимний мех характерен и для молодняка первых ранневесенних пометов. В этом случае развитие зимнего меха может и не сопровождаться развитием когтей зимнего типа. У молодых копытных леммингов, родившихся зимой в неволе, всегда развивается увеличенный коготь, независимо от характера волосяного покрова — летнего, зимнего или промежуточного (Hansen, 1957).

Линька других видов полевок изучена очень слабо и почти не описана в литературе. Наш материал также недостаточно богат и позволяет дать только самую общую характеристику линьки отдельных форм.

У *полевки Миддендорфа* ход линьки в общих чертах совпадает с ходом линьки других субарктов — леммингов и узкочерепной полевки. Довольно большое число неполностью вылинявших самок мы встречали в июле и даже августе, а в сентябре у большей части самцов и примерно у 25% самок начинается осенняя линька (просмотрено 67 шкур).

У *полевки-экономки* и *водяной крысы* линька также затягивается до середины лета, хотя уже в июле большинство особей полностью вылинивает. Осенью самцы начинают линять в сентябре (встречаются особи, почти закончившие осеннюю линьку), самки — позднее. Интересно, что у экономки беременность относительно чаще сочетается с линькой, чем у других видов. По-видимому, это же характерно и для пашенной полевки (две взрослые линяющие самки оказались беременными). У лесных полевок (красная, красно-серая) линяющие особи встречаются в течение всего лета (просмотрена 71 шкурка взрослых полевок). В июле и августе попадаются полевки

этих видов в зимнем мехе. Создается впечатление, что у них нет четко выраженного периода, когда все особи популяции покрыты летним волосом: еще не успевают закончиться весенняя линька, как начинается осенняя.

Весенняя линька ондатры на Крайнем Севере начинается поздно, дней через 10—15 после образования заберегов (в конце мая — начале июня). С этого времени и на протяжении всего лета происходит постепенная замена старых волос новыми. Осенью, примерно с сентября, начинается интенсивное отрастание пуховых волос. Отрастание густого зимнего меха продолжается в течение всей первой половины зимы, так что животные с полностью отросшим волосом начинают попадаться лишь к концу зимы. Однако уже в октябре взрослые (перезимовавшие) ондатры имеют стандартную шкурку неплохого качества. Линька молодняка затягивается на более поздние сроки.

В течение очень короткого периода активности (около 5 месяцев) *длиннохвостый суслик*, как правило, линяет дважды: весной и осенью. У части особей весенняя линька выражена нерезко или полностью выпадает; подобные животные весь год носят зимний мех. Некоторые авторы специально отмечают, что от всех сусликов *S. undulatus* отличается наибольшей скоростью линьки.

Данные по линьке *землероек* в условиях тундры и лесотундры отсутствуют. Среди добытых нами в сентябре в типичной тундре 102 особей арктической бурозубки только 1 находилась в линьке. Таким образом, наши суждения о закономерностях линьки *землероек* Заполярья мы вынуждены основывать на негативных данных. Они показывают, что осенняя линька бурозубок происходит очень поздно, и, по крайней мере, большинство особей одевает зимний наряд с установлением постоянного снежного покрова. В августе и в сентябре мы не встретили ни одной линяющей или носящей зимний мех бурозубки. Этот вывод сделан нами не только на основании глазомерной оценки состояния мездры, но и микроскопирования волос и их подсчета на единицу площади. Оказалось, что в середине сентября среднее число волос у арктической бурозубки колеблется около 2,5—3 тыс. на $0,25 \text{ см}^2$, что вполне соответствует летним шкуркам южных популяций.

Отодвигание линьки с осени на раннезимний период может иметь определенное биологическое значение. Короткое полярное лето должно быть полностью использовано для размножения и роста. Как уже указывалось, совпадение линьки с этими процессами ведет к добавочному физиологическому напряжению организма. У млекопитающих, как и у птиц, существуют различные механизмы, направленные к хронологическому разделению этих процессов. Отодвигание линьки на более поздний период можно рассматривать в качестве одного из таких механизмов.

Начало весеннего выпадения волос и характерного изменения структуры волоса (Wogowski, 1953, Шварц, 1955) у *землероек* в Субарктике наблюдается в начале мая и хронологически совпадает с размножением. У четырех обследованных нами видов *землероек*: *Sorex araneus*, *S. arcticus*, *S. daphaenodon*, *S. minutus* подрост летнего волоса начинается не ранее второй половины мая (материал из районов, расположенных несколько севернее Полярного круга).

Изложенное показывает, что для всех субарктических млекопитающих характерны сжатые периоды линьки (у отдельных особей, а не популяции в целом). Почти у всех видов летний наряд держится 3—4 месяца в году, а в крайне высоких широтах значительно меньше.

В силу этого линька неизбежно совпадает с периодом размножения. Оба процесса требуют значительных добавочных затрат энергии. Поэтому понятно, что в южных ландшафтных зонах у большинства форм линька и размножение хронологически разделены. Запаздывание линьки у самок

некоторых субарктов говорит о том, что тенденция к этому имеется у отдельных видов и на Крайнем Севере. Однако в силу специфики климата эта тенденция в большинстве случаев просто не может реализоваться. Несмотря на это, как указывалось в главе о размножении, повышение энергии жизнедеятельности организма линяющих и одновременно размножающихся самок не могло быть обнаружено даже при использовании специальных методик. Это обстоятельство должно быть учтено при оценке общих путей освоения млекопитающими Субарктики.

В соответствии со своеобразным ходом метеорологических явлений на Крайнем Севере находится и своеобразие цикличности жизнедеятельности полярных животных. Отмеченные здесь внешние проявления этих закономерностей (фенология размножения и линьки) вероятно являются наиболее биологически важными, но, вместе с тем, и лучше всего изученными.

Значительно слабее изучена сезонная ритмика физиологических процессов, протекающих в организме северных животных и обеспечивающая поддержание их нормальной жизнедеятельности на фоне периодических и непериодических изменений внешней среды. Сведения по этому вопросу очень скудны и по сути дела ограничиваются немногими данными, касающимися сезонного изменения типа обмена веществ некоторых видов, о которых мы имели возможность говорить в соответствующих разделах этой работы.

В целях расширения наших знаний о путях приспособления млекопитающих к сезонной смене условий существования в условиях Субарктики, мы попытались использовать некоторые показатели, отражающие изменение эндокринной деятельности организма животных.

Ранее нами было установлено, что в процессе приспособления животных к сезонной смене условий существования большое значение имеет изменение функциональной активности надпочечников (Смирнов и Шварц, 1957; Шварц, 1959а и др.). На самых различных видах было установлено, что в осенне-зимний период размеры надпочечников животных резко увеличиваются, в чем нельзя не видеть известной связи активности этой железы внутренней секреции с процессом приспособления животных к низким температурам. При этом обнаруживаются следующие закономерности, облегчающие анализ путей приспособления отдельных видов и групп животных к конкретным условиям существования.

1. Чем раньше наступают определенные климатические изменения, тем раньше наступают и изменения в состоянии надпочечника. Это прямо указывает на причинно-следственные отношения между этими двумя явлениями: внешним и внутренним.

2. Интенсификация функций надпочечника не является сущностью перестройки физиологической деятельности организма животного, а обеспечивает ее нормальное и безболезненное для организма осуществление, связанное с изменением типа и уровня обмена веществ. Поэтому чем выше способность животных к подобной перестройке, тем менее резко выражена гипертрофия надпочечников и тем менее она продолжительна¹.

Эти закономерности, подробное фактическое обоснование которых приведено нами в предыдущих работах, позволяют дать дополнительную оценку степени приспособленности различных видов млекопитающих к условиям Субарктики.

В высоких широтах осеннее увеличение надпочечника происходит раньше, чем в умеренных климатических зонах. Ограничимся таким примером.

¹ Частное проявление этой закономерности: у животных старшего возраста, в связи с пониженной способностью к изменению типа обмена веществ, гипертрофия надпочечника держится дольше и выражена значительно резче, чем у молодых.

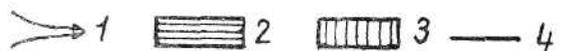
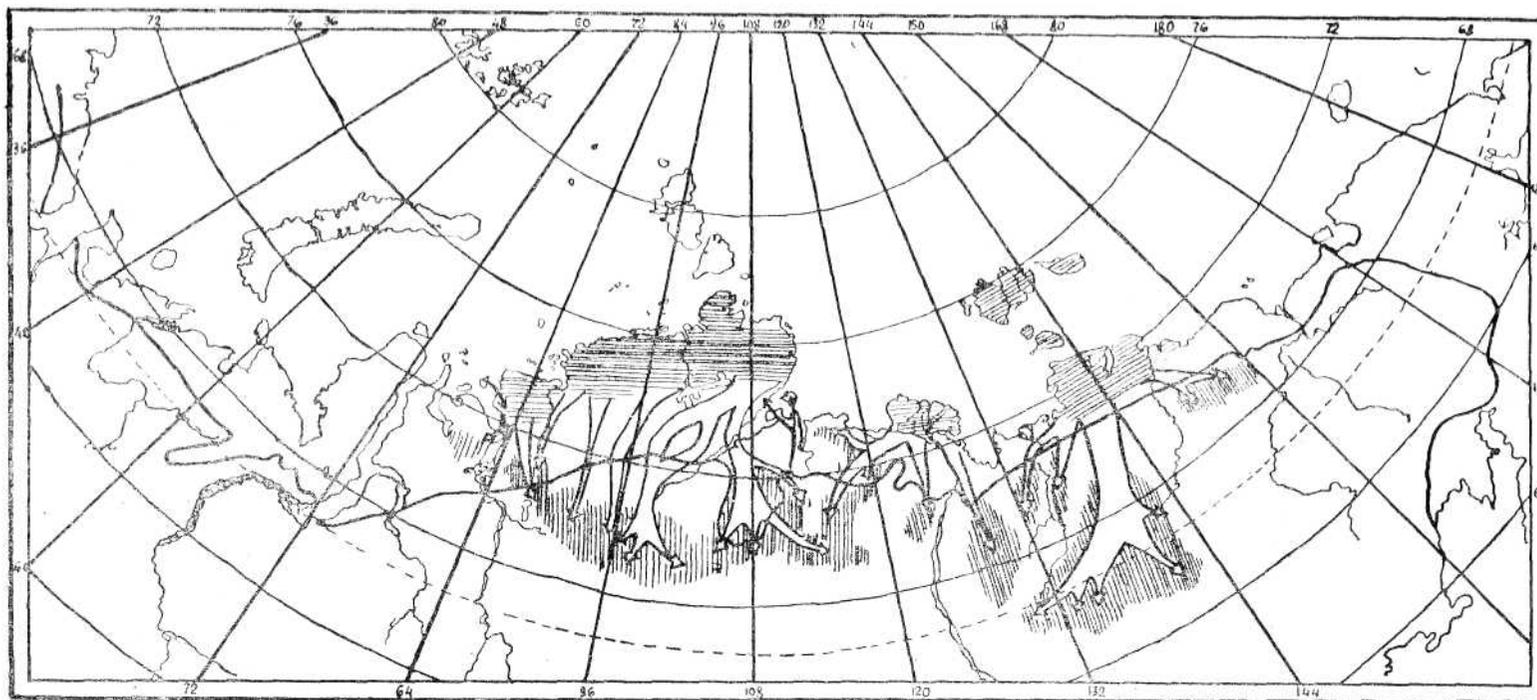


Рис. 18. Основные пути осенних миграций диких северных оленей.

1 — направление миграций; 2 — районы летней концентрации стад; 3 — районы зимней концентрации стад; 4 — северная граница леса. (По Друри, 1949).

вать силы после тяжелой зимовки и обеспечивает нормальный рост и развитие молодняка. С наступлением осени условия существования в тундре резко ухудшаются (день становится короче, запасы корма истощаются или становятся труднодоступными) и олени мигрируют к югу, в лесотундру и в таежную зону. Доминирующим видом корма становятся лишайники. В зависимости от конкретного сочетания условий (состояние кормовой базы и высота снежного покрова в первую очередь) миграции оленя приобретают различный характер (часть оленей остается в тундре, здесь же часто остаются и олени, мигрировавшие с полярных островов); отдельные стада уходят от летних пастбищ на громадные расстояния, до 1500 км.

Подводя итог своим исследованиям по миграциям северного оленя, П. В. Друри приходит к очень важным заключениям, которые мы считаем полезным процитировать полностью:

«Мы знаем, какое огромное значение имеют зеленые корма в питании северных оленей. Между тем, соотношение запасов зеленых и лишайниковых кормов меняется в широтном направлении: в тундровой зоне сосредоточены большие запасы зеленых кормов и сравнительно мало лишайниковых. В лесной зоне соотношение несколько выравнивается — возрастает запас лишайниковых кормов за счет сокращения зеленых. С точки зрения годовой потребности северного оленя соотношение сезонных кормов более благоприятно в лесной зоне, чем в тундровой. В тундрах летом может прокормиться и кормится большее количество оленей. Но зимой олени требуют гораздо большей площади пастбищ. Из практики домашнего оленеводства известно, что, вследствие различного состава растительного покрова, быстроты роста растений и сроков восстановления пастбищ, без ущерба для пастбищных угодий на единице площади летних пастбищ может прокормиться в 4—5 раз больше оленей, чем на такой же площади зимних...

Напомним, что общая площадь тундр Крайнего Севера СССР составляет около 1 840 000, лесотундры — 3 060 000 и тайги 3 900 000 км², т. е. площадь тундр в несколько раз меньше. Очевидно, что в случае значительной насыщенности летних пастбищ тундровой зоны та масса оленей, которая сконцентрирована летом в тундрах, на период зимы не сможет найти на той же площади достаточного количества доступного корма. Чтобы обеспечить свое существование, олени, очевидно, должны на зиму значительно расширить площадь, занимавшуюся ими летом, по крайней мере в 4—5 раз. Иначе говоря, большая часть оленей в поисках пищи должна на зиму из тундры куда-то уйти. Им ничего другого не остается делать, как уйти из морских прибрежных тундр вглубь страны, по направлению к лесной зоне — другого пути им нет. В результате мы видим, что большая часть оленей мигрирует и в тундрах остается лишь небольшое количество, которое может здесь прокормиться», (стр. 50).

В этом обобщающем замечании одного из лучших специалистов по северному оленю особенно важно отметить следующее. Поддержание высокой численности оленя в тундре определяется его способностью использовать ресурсы различных ландшафтных зон: тундры, лесотундры и таежной. Ресурсы собственно тундры не создают условий для длительного поддержания высокой численности северного оленя.

В этом отношении очень показателен следующий пример. В конце XIX века, в связи с резким сокращением запасов пушного и морского зверя эскимосы Северной Америки (Аляска) были поставлены перед угрозой гибели от голода (Starker a. Fraser, 1953). Для обеспечения их необходимым минимумом продуктов питания было решено акклиматизировать на северо-западе Аляски тундрового азиатского оленя. С 1891 по 1902 гг. было завезено 1280 оленей. Численность их стала быстро расти и в 1932 г.

достигла рекордной величины — 650 тыс. шт. После максимума, численность оленей стала катастрофически падать: в 1940 г. их было учтено 252 500, а в 1952 г. только 26 735 (ор. cit). Никакие специальные мероприятия не могли задержать падения численности оленя. Цитированные нами авторы приходят к обоснованному выводу, что причина вымирания оленей заключается в истощении лишайниковых пастбищ в районах зимнего обитания оленей. Огромная площадь летних пастбищ не могла быть полноценно использована, так как запасы лишайниковых пастбищ были полностью истощены, а восстанавливаются они в течение многих десятилетий. Этот пример очень ясно показывает, что численность тундрового северного оленя определяется не только условиями его существования в тундре, но и в северных частях лесной зоны.

Как уже отмечалось, *овцебык* не совершает миграций. Наблюдаются лишь незначительные перемещения стад в осенний период. В середине октября овцебык начинает передвигаться на участки тундры с относительно низким снежным покровом, в большинстве случаев, на хорошо обдуваемые ветром возвышенности. Здесь отдельные стада (до 40—50 особей) держатся всю зиму, вплоть до переходов на весенние пастбища.

Несмотря на огромную литературу, посвященную миграциям *песца*¹, их основные особенности до сих пор окончательно не установлены. Уже ранние исследователи отмечали, что наряду с наиболее распространенными миграциями в южном направлении (песцы мигрируют с островов на материк и из тундры в лесотундру и в северные районы лесной зоны) нередко наблюдаются миграции в западном и даже северном направлениях. (Нансен встречал песцов на льдах под 85° с. ш.). Эти наблюдения в общем подтверждаются и новейшими исследованиями. Сейчас можно, кажется, утверждать, что и интенсивность миграций и их направление и структура миграционных стад определяются кормовыми условиями. Высокая численность песцов при недостатке основных кормов приводит к массовым миграциям. Согласно В. Д. Скробову (1958) «... в годы полного отсутствия леммингов песцы мигрируют «узким фронтом» вдоль морского припая; если же имеется хотя бы незначительное количество мышевидных, песцы идут «широким фронтом» по всей тундре; главная миграционная магистраль проходит вдоль побережья моря».

При миграции на юг песцы придерживаются пойм крупных рек. Это становится особенно хорошо заметным, когда звери проникают в пределы лесной зоны.

Много неясного остается в миграциях песцов и в настоящее время. Не установлено, какая часть песцов возвращается из миграций к местам рождения, каковы закономерности обратных миграций, существует ли у песцов «чувство дома» (консерватизм гнездования) и в какой степени оно развито, какова смертность песцов в период миграций и какие причины в основном ее определяют, в какой степени миграции определяются конкретным сочетанием внешних факторов и в какой мере они являются проявлением определенного миграционного инстинкта и т. д. Все эти, а также и множество других важнейших вопросов могут быть решены только путем проведения массовой маркировки. Иного пути их решения, видимо, нет.

О закономерностях миграций *тундрового волка* мы уже имели возможность говорить при обсуждении характера его распределения по территории. Отметим лишь, что с переходом оленьих стад переходят и волки, сопровождая стада до границы сплошного леса. Отмечались также случаи

¹ По приблизительным подсчетам миграции песца в Азии изучало не менее 80 зоологов и охотоведов.

перехода волков из Большеземельской тундры в Малоземелье кую без видимой связи с переходами оленей. Возможно, что подобные переходы вызываются отсутствием корма и большей плотностью волков в Большеземельской тундре, чем в Малоземелье кой (Макридин, 1959, 1959а).

Миграции характерны не только для крупных животных тундры, но и для некоторых *мелких*. *Неоднократно отмечалось, что склонность к миграциям — характернейшая биологическая особенность леммингов*. Еще сто лет тому назад о миграциях леммингов писалось, как о чем-то общеизвестном. Так, например, Гартвиг в интереснейшей книге «Природа и человек на Крайнем Севере», изданной в Москве в 1866 г., пишет: «Путешествия обыкновенных Лапландских леммингов известны. Через 10—20 лет громадные стаи этих животных оставляют горы, и бегут друг за другом совершенно по прямой линии. Ни реки, ни озера не могут отклонить их от прямого пути, таким образом они достигают моря, где находят свою могилу. Понтопидан рассказывает, что нередко лемминги вдруг нападают на рыболовов Северного моря и так переполняют их лодки, что угрожают потоплением». (Цитата приведена в современной орфографии.). Позднее склонность леммингов к миграциям подтвердилась и сейчас их существование не вызывает сомнений. Виноградов и Громов (1952), говоря об обском лемминге, пишут: «Как и у норвежского лемминга, у рассматриваемого вида наблюдаются резкие колебания численности, а также миграции» (стр. 226); «У копытного лемминга наблюдаются колебания численности, а также миграции, хотя последние, по-видимому, выражены в меньшей степени» (стр. 228).

Конкретные закономерности миграций леммингов изучены еще в меньшей степени, чем миграции песка. Кажется несомненным, что в тех случаях, когда не были проведены специальные исследования, резкое увеличение численности леммингов, являющееся результатом интенсивного их размножения, может быть принято за миграции. Нам неоднократно приходилось слышать от заготовителей, много лет работавших на Севере, что в таком-то месте произошла миграция леммингов; во всех случаях, когда это оказывалось возможным проверить, — это было обычное повышение численности, связанное с интенсивным размножением. С другой стороны, обычные весенние, а также и осенние перекочевки леммингов, связанные с затоплением мест их постоянного обитания или оскудением кормовой базы и имеющие чисто локальный характер, могли бы принять за миграции. В этом отношении показателен вывод Г. Н. Дунаевой (1948): «В течение года копытные лемминги совершают незначительные передвижения. Осенью происходит стягивание к местам зимовок — на склоны холмов, в низины, а весной лемминги уходят с зимовочных участков на освобождающуюся от снега тундру. Передвижения эти мало заметны и не имеют характер «перекочевок»; они совершаются в растянутые сроки отдельными особями, в зависимости от условий их обитания» (стр. 123).

Аналогичное явление наблюдалось и на п-ове Таймыр. В. М. Сдобников (1959), например, отмечает, что летом лемминги поселяются в каменистых россыпях, а осенью переходят на участки с пушицей и осокой.

Сам факт более или менее дальних миграций леммингов подтвержден в настоящее время довольно большим количеством наблюдений (Фолитарек, 1938; Kalela, 1949; Thompson, 1955, и др.), и массовый их характер, по крайней мере, для отдельных случаев, доказан (Seppa, 1960; Petaja, 1960). По-видимому, миграции леммингов происходят лишь там, где условия способствуют их чрезмерной концентрации (Curry-Lindahl, 1961), но могут происходить в любое время года, как осенью (Seppa, 1960), так и весной (Curry-Lindahl, 1961). Во время миграций лемминги преодолевают серьезные препятствия (переплывают довольно широкие реки), а ско-

рость их передвижений достигает значительной величины (до 15 км в сутки. Salikio, 1958).

Несомненно, что миграции леммингов связаны с резким нарастанием их численности и оскудением кормовой базы¹. Детальные наблюдения Т. В. Кошкиной (1958) показали, что во время пика численности норвежские лемминги концентрируются в местах с обильным кормом и, истребив его, продолжают двигаться дальше, часто преодолевая при этом водные преграды. Миграции можно рассматривать в качестве приспособления, направленного к более полному использованию территории тундры. Естественно, что миграции среди мышевидных грызунов могли приобрести биологическое значение только у леммингов, способных заселять разнообразные биотопы тундры.

Обобщая приведенные материалы, характеризующие сезонную цикличность жизни млекопитающих в Субарктике, следует обратить внимание на два принципиальных положения.

1. Краткость летнего периода требует ускорения и интенсификации процессов, связанных с сезонной перестройкой жизнедеятельности организма животных. Это приводит к повышению затрат энергии со всеми вытекающими отсюда последствиями. На этом фоне особое значение приобретают приспособления, направленные на экономизацию расхода энергии, о которых мы говорили в главе VI.

2. Важнейшие проявления сезонности в жизни млекопитающих Субарктики — миграции и перемещения. Они обеспечивают полноценное использование жизненных ресурсов тундры многими формами. Интересно, что этот путь освоения тундры оказался доступным лишь видам, физиологические особенности которых в наибольшей степени соответствуют условиям существования в высоких широтах.

С другой стороны, крупные виды, составляющие ядро тундровых биоценозов, предпринимают далекие миграции, выходящие за пределы субарктической ландшафтной зоны, и их процветание в значительной степени зависит от обеспеченности кормами в зимнее время за пределами тундры.

¹ В недавнее время было высказано предположение (Frank, 1962), что в силу наследственного миграционного инстинкта миграции леммингов могут начаться еще до того, как их кормовая база будет исчерпана.

Г Л А В А X

ОБЩЕЕ НАПРАВЛЕНИЕ ФОРМИРОВАНИЯ ТЕРИОФАУНЫ СУБАРКТИКИ

В настоящей главе мы делаем попытку восстановить историю освоения млекопитающими тундры и лесотундры, на основе проведенного ранее анализа приспособительных особенностей субарктических форм. Однако познание специфических особенностей субарктов — это только одна из трех важнейших предпосылок к правильному решению этой задачи. Око в равной степени основывается на истории развития географической среды Субарктики и на анализе филогенетических связей важнейших представителей фауны Крайнего Севера. В заключение настоящего обзора мы постараемся показать, что изучение путей формирования фауны млекопитающих Субарктики в свою очередь может оказаться весьма полезным при обсуждении общих вопросов истории формирования тундровых ландшафтов.

Общие представления о развитии географической среды Субарктики

Из всех ландшафтно-климатических зон тундра — наиболее молодое географическое явление. В тех районах Субарктики, которые в конце плейстоцена были покрыты ледниковыми щитами, возраст тундры оценивается всего лишь десятками тысячелетий (например, тундры европейской части СССР). Многочисленные исследования показывают, что в течение большей части третичного периода на территории современной Субарктики произрастали лиственные и хвойные леса, требующие для своего развития относительно продолжительного вегетационного периода в 5—6 месяцев (Криштофович, 1932; Толмачев, 1944). Лишь в плиоцене постепенное ухудшение климата привело к замене доминирующих лесных пород и развитию хвойных лесов северного типа на территории современной тундры (Тихомиров, 1944). «...Формирование тундровой растительности как фитоценологически сложившегося и пространственно выраженного явления связано с возрастанием пессимальных условий на значительной части северной оконечности Евразии и Америки во время четвертичного оледенения. Основное ядро арктической флоры сформировалось в раннее четвертичное время в Восточной Сибири и Северной Америке, на территориях, не подвергшихся оледенению. Современные ботаники, по-видимому, единодушны в том, что предшественниками тундровой растительности являются фитоценозы, развившиеся под пологом леса в таежной зоне (ерниковые, моховые и лишайниковые фитоценозы), и фитоценозы, образованные альпийскими кустарничками (дриада, кассиопея, карликовые березки, толокнянка, подбел, водяника и др)». (Op. cit).

Сформулированное уже более 30 лет тому назад представление, согласно которому типичный ландшафт тундры образовался в самое раннее послетретичное время (Мензбир, 1923; Толмачев, 1927; Кузнецов, 1938

и др.), вероятнее всего в северных частях Ангарского материка (преимущественно в современных пределах тундры), сохраняет свое значение и в свете современных данных.

С другой стороны, появление уже в начале четвертичного периода тундры в виде оформившейся ландшафтной зоны делает очевидным, что типичные тундровые растительные ассоциации прошли достаточно длительный путь развития в составе древней плиоценовой тайги. Это положение очень важно для зоолога, так как указывает на возможную древность начальной стадии приспособления животных к освоению тундроподобных растительных ассоциаций.

Не меньшее значение имеют и современные представления о возможности эволюционного развития первых поселенцев тундры в районах Крайнего Севера в течение всего четвертичного периода.

Современная геология принимает для Евразии не менее трех четвертичных оледенений, из которых максимальным было среднечетвертичное. В Сибири первое и последнее оледенения ограничивались преимущественно горными районами (за исключением низовьев рек Оби и Енисея) и даже в период максимального (среднечетвертичного) оледенения обширные территории Сибири восточнее п-ова Таймыр были свободны от покровных оледенений. Не были покрыты льдом и некоторые северные районы Америки (крайний север Аляски), в том числе и в период максимального (висконсинского) оледенения.

Исследования последних лет по определению абсолютного возраста горизонтов четвертичных отложений радиоуглеродным методом показали, что последнее оледенение всюду в северном полушарии развивалось и деградировало более или менее одновременно. Обобщая соответствующие данные, Сакс (1958) пишет: «Итак, ледниковые эпохи во всем северном полушарии, а судя по сопоставлению разрезов донных осадков в морях обоих полушарий, и в южном были одновременными. Причиной их надо считать общее, порядка нескольких градусов, понижение температур, особенно летних, что даже при вероятном (вследствие ослабления испарений) сокращении общего количества атмосферных осадков должно привести к возрастанию роли снеговых осадков и уменьшению их таяния. Вследствие этого и создавались условия для развития ледников».

Синхронность важнейших ледниковых событий, длительность межледниковых эпох и интерстадиалов и существование огромных пространств, не подвергавшихся оледенению, приводит к убеждению о возможности самостоятельного развития тундровых биоценозов на Крайнем Севере в плейстоценовое время.

Господствующие в этом вопросе» представления суммируются А. А. Григорьевым (1956) следующим образом: «В районах, не подвергавшихся сплошному оледенению или сильным трансгрессиям (в Восточной Сибири, на Аляске), растительный и наземный животный миры могли существовать в течение всей ледниковой эпохи. Сюда в ледниковый период и иммигрировали аркто-альпийцы, сформировавшиеся ранее на территории горных систем мезозойского возраста. Они нашли здесь подходящие условия уже не в горах, а на равнинах и продолжали здесь свою эволюцию. В районах сплошного оледенения или сильных трансгрессий органический мир суши периодически почти целиком подвергался уничтожению и имел возможность сохраниться лишь на нунатаках (Хибины, Полярный Урал, Новая Земля) в эпохи оледенения и на островах во время трансгрессий. Освободившись ото льда или моря, такие районы должны были заселяться заново. Для формирования организмов, приспособившихся к условиям Субарктики, по мнению большинства исследователей (Кузнецов, 1938, стр. 34; Штегман, 1936, стр. 72 — 73; Тихомиров, 1942,

стр. 134—135; он же, 1944, стр. 53), наиболее благоприятны были северо-восток Сибири, Берингия, а также Аляска, где даже в эпоху максимального оледенения значительные пространства были свободны от ледяного покрова и где в связи с особенностями рельефа всегда оставались обширные территории, не подвергавшиеся затоплению морем».

Таким образом, для развития сформировавшихся в послетретичное время типичных биоценозов тундры существовали благоприятные условия в течение всего четвертичного периода. Однако и послеледниковый период внес в хаоактеристику тундры существенные изменения. Сменивший последнюю ледниковую эпоху термический максимум вызвал перемещение границ ландшафтных зон к северу. По-видимому, особенно существенным это перемещение было в Западной и Средней Сибири. Вся современная лесотундра и южная тундра были покрыты лесом, а лесотундра не проникла, видимо, лишь в приарктические районы современной тундровой зоны. Во всяком случае заслуживает особого упоминания, что на п-ове Таймыр лиственные леса доходили почти до 77°.

Новое похолодание климата вызвало перемещение северной границы леса к югу. При этом многие лесные виды растений приспособились к существованию в условиях тундры и вошли в состав тундровых биоценозов. В европейской и западносибирских тундрах список бореальных видов растений превышает 50 названий. В Анадырской Субарктике лесные элементы преобладают над тундровыми. Тундры некоторых районов представляют собой, по образному выражению А. А. Григорьева, «леса без деревьев».

С точки зрения зоолога представляется особенно важным, что вызываемое определенными изменениями циркуляции атмосферы потепление климата в Субарктике проявляется в зимнее время значительно сильнее, чем в летнее. Ниже мы попытаемся показать, что это обстоятельство имеет прямое отношение к пониманию путей приспособления животных и прежде всего млекопитающих к условиям существования на Крайнем Севере.

Говоря о возможности развития тундровых биоценозов, а следовательно и тундровых видов животных и растений, нельзя, конечно, забывать, что в течение всего квартера существовали условия для взаимного обогащения фаун различных ландшафтных зон.

Уже упоминалось, что фауна и особенно флора тундры включает в себя многочисленные бореальные и альпийские элементы. Едва ли меньшее значение имеют в сложении субарктических биоценозов степные по своему происхождению виды.

Предпосылкой к проникновению степных форм в тундру являлось относительно меньшее, чем в настоящее время, развитие лесной зоны. Сплошной пояс тайги лишь в новейшее время (возможно уже после ксеротермической фазы) изолировал тундру от степей. На это уже в 1927 г. указывал Н. Я. Кузнецов, и эта точка зрения получает все новые и новые подкрепления. Таким путем проникли в тундру многие виды растений, жаворонки, суслики, а из насекомых *Oeneis*, *Colias*, *Simpistis*, *Anarta* и др.

С другой стороны, проникновению степных элементов в тундру способствовало изменение ландшафтной зональности в периоды максимальных оледенений. Одна из первых общих схем, иллюстрирующих возможность проникновения степных животных в тундру, была предложена М. А. Зензбиром (1934). Он писал: «...будущее животное население тундры было рассеяно по разным подходящим станциям на обширной, свободной ото льда площади Европейско-Азиатского материка. Столь характерные для современной тундры грызуны, несомненно родственные грызунам пустынной зоны Азии и ее продолжения в Европе, могли проникнуть сначала в низменности южных частей Сибири, а потом, изменяясь и приспособляясь

к новым условиям, на оставшиеся после отступления ледника болотистые площади. Здесь они встретились с другими животными ледниковой эпохи и вместе с ними, расселяясь все далее и далее как к северу, так и к северо-востоку, образуя мало-помалу характерное для тундры животное сообщество, как образовалась и тундрьяная растительность». (Стр. 155).

Принципиальные положения этой схемы подтвердились позднейшими исследованиями. Сейчас кажется общепризнанным, что по краю ледника простиралась не тундра, а «холодная лесостепь», биоценозы которой включали в себя в гармоничном сочетании виды ныне нигде совместно не встречающегося комплекса тундровых, степных и лесных видов. В рисс-вюрме и в самом начале последнего оледенения сформировалась фауна, для которой в равной степени характерны как степные, так и тундровые элементы (жаворонки, куропатки, суслики, тушканчики, байбак, сайга, северный олень, мамонт, шерстистый носорог, песец, лемминги (Мазорович, 1950; Громов, 1950; Гричук, 1950).

В отдельные периоды плейстоцена животные, которых мы считаем типично тундровыми, были широко распространены на территориях, занятых в настоящее время южными ландшафтными зонами. Общие результаты исследований, проведенных в этом направлении, удачно обобщены В. И. Громовым (1950).

«Если сравнить верхнепалеолитический комплекс с другими более ранними, с одной стороны, и более поздними, с другой, то нетрудно заметить, что совершенно «чуждыми» элементами для четвертичной фауны южной половины Евразии являются как раз северные формы, если подходить к определению экологии с современными представлениями. Не только близкие им виды, но даже роды *{Ovibos, Lemmas, Dicrostonyx, Rangifer, Alopex}* в других фаунах, кроме верхнепалеолитической, неизвестны. Арктические роды известны только для верхнепалеолитического комплекса. Это, как мы уже указали, говорит об аллохтонном характере северных животных, развившихся в хорошие виды где-то на другой территории. Такие роды, как *Ovibos, Lemmas, Dicrostonyx*, подрод *Alopex*, появились сразу в южной половине европейской и азиатской частей СССР как раз в то время, которое на территории Евразии было отмечено развитием ледниковых явлений, завершившихся образованием мощного ледникового покрова. Это указывает на то, что арктическая фауна сформировалась раньше верхнепалеолитического комплекса, но благоприятные условия для более широкого распространения отдельных ее элементов на территории Евразии наступили лишь в среднем и верхнем плейстоцене (рисс, рисс-вюрм, вюрм), в верхнепалеолитическое время. Проникнув частично, вероятно, из Северной Азии в южную половину европейской части СССР, они затем вслед за исчезновением рисского ледника заселяли север Европы. Парадоксальным кажется, таким образом, вывод, к которому мы должны прийти, что современный Европейский Север заселялся северными животными с юга.

У нас, следовательно, имеются все основания считать верхнепалеолитических овцебыков, леммингов и песцов показателями ледникового климата.

Проникнув вслед за отступающим к северу ледником на места своего прежнего обитания, не все животные и растения нашли там вполне благоприятные условия для длительного существования и постепенно вымерли или находились в стадии вымирания.

По-видимому, именно к этому периоду, т. е. ко времени таяния рисского ледника и следует отнести начало формирования современных биоценозов степи, тундры, тайги. До максимального оледенения должны были существовать свои, отличные от современных, биоценозы, которые нам еще недостаточно известны», (стр. 47).

Приведенные данные показывают, что в течение большей части плейстоцена существовали благоприятные условия для обмена фаун различных ландшафтных зон.

Состав фауны современной тундры в значительно большей степени определяется способностью отдельных видов приспособляться к условиям существования на Крайнем Севере, чем в возможности их распространения.

Помимо сказанного, об этом свидетельствуют хорошо известные находки типичных степных видов из районов, занятых ныне тайгой северного типа или даже южной тундрой. В этой связи достаточно указать на недавнюю находку сайги в Медвежьей пещере на Северном Урале (Верещагин и Кузьмина, 1962). Оценивая результаты своего открытия, авторы пишут: «На Северном Урале существовала типичная мамонтовая фауна второй половины ледникового периода. Такое далекое продвижение на север по предгорьям Урала сайгака, бизона и мамонта стало, очевидно, возможным лишь при неглубоких снегах и отсутствии сплошных таежных лесов. Вернее всего, что это было в эпоху значительного потепления климата, возможно, в так называемое днепровско-валдайское межледниковье — 50—60 тыс. лет тому назад, когда остепненные пространства с участками приречных и светлохвойных лесов продвинулись далеко на север». Неоспоримые доказательства в пользу существования почти ничем не ограниченных возможностей для проникновения степных форм на север имеют очень большое значение для правильного понимания путей формирования фауны современной тундры.

Едва ли меньший интерес представляет анализ возможностей обмена фаун Евразии и Северной Америки. Такой анализ не только необходим для изучения путей формирования ареалов важнейших видов фауны тундры; как будет показано ниже, он является необходимой предпосылкой для определения вероятного времени проникновения отдельных видов на Крайний Север, времени их включения в тундровые биоценозы.

Представления некоторых геологов об относительной молодости Атлантического океана и о существовании в недавнем геологическом прошлом суши в районе Северной Атлантики не подтвердились новейшими исследованиями (Lindroth 1957; Simpson, 1947; Kowalski, 1961 и др.). За исключением арктических и субарктических форм с циркумполярным распространением, общие Европе и Сев. Америке виды относятся преимущественно к мхам, лишайникам, червям, паукообразным и насекомым. Это в основном — европейские формы, которые могли быть занесены в Северную Америку человеком. Многие виды, которым раньше приписывалось амфиатлантическое распространение, оказались голарктическими. Действительно амфиатлантических видов мало (часть из них может распространяться ветром); если бы Сев. Атлантика в недавнее время была сушей, их должно было быть неизмеримо больше. Фауна Исландии и Гренландии типично европейская, Баффиновой Земли — американская. Виды циркумполярного распространения представлены в Европе и Северной Америке резко различными подвидами, в Восточной Азии и западной Северной Америке — крайне близкими.

Все эти факты делают очевидным, что обмен фаун Евразии и Северной Америки происходил не западным, а восточным путем. В настоящее время большинство исследователей придерживается представления о Беринговой суше, как о наиболее вероятном пути миграций азиатских видов в Америку и американских в Азию. Учитывая важность этого вопроса для нашей темы, мы останавливаемся на нем с некоторой подробностью.

Глубина Берингова пролива не превышает 35 л. С юга к нему приоткрывает Берингово море, отличающееся исключительно выравненным релье-

фом дна и очень ровным и постепенным понижением континентального шельфа. Огромная подводная платформа, протяженностью с севера на юг более чем на 2000 км, погружена под воду не более, чем на 100—150 м. Эта платформа была сушей в течение большей части третичного периода (порядка 50 миллионов лет); ее опускание ниже уровня океана имело место в самом начале плейстоцена. В дальнейшем в течение всего плейстоцена поднятий платформы не происходило. Об этом помимо специальных доказательств свидетельствует уже упомянутая выровненность рельефа ее поверхности. В дальнейшем в течение большей части плейстоцена образование

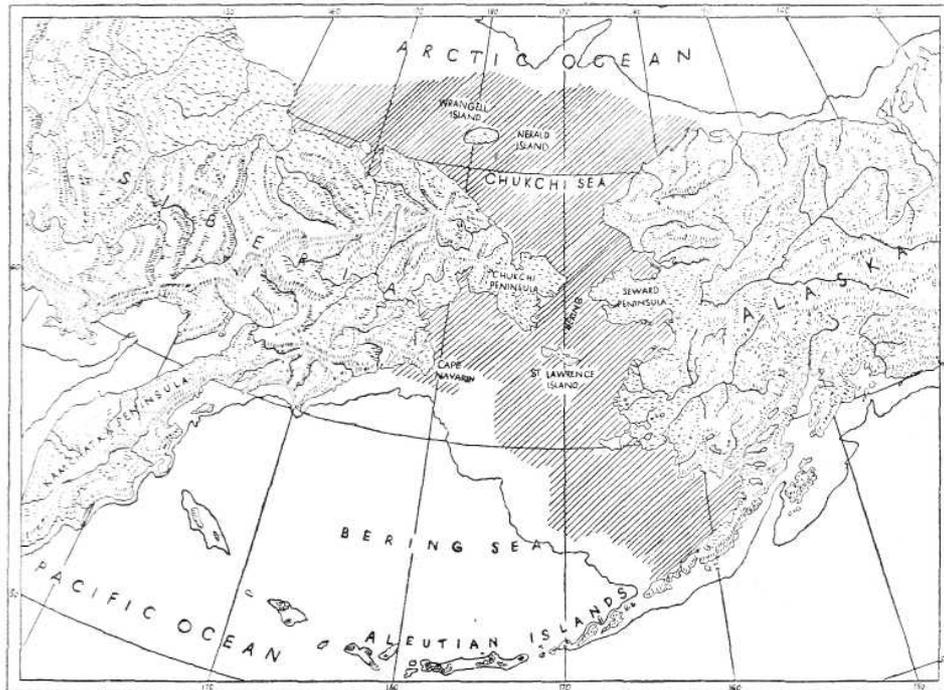


Рис. 19. Берингова суша в плейстоцене (Haag, 1962).

Беринговой суши вызывалось не Поднятием морского дна, а понижением уровня мирового океана, вызванного развитием ледников.

Весьма точные расчеты показывают, что растопление современных ледяных щитов Гренландии и Антарктики повысило бы уровень мирового океана примерно на 90 м. Во время максимального оледенения ледники покрывали около 30% земной суши и должны были аккумулировать количество воды, соответствующее понижению уровня океана от 30 до 240 м (Haag, 1962). То, что в период плейстоцена действительно происходило изменение уровня океана, связанное с развитием ледников, подтверждается весьма разнообразными наблюдениями. Мы ограничимся двумя наиболее убедительными.

Как известно, кораллы не могут образовывать острова и атоллы на глубинах более 90 м. Поэтому встречаемость атоллов на больших глубинах неоспоримо свидетельствует об изменении уровня воды в относительно недавнее время. Другое доказательство сводится к следующему. С понижением уровня моря скорость течения крупных рек резко увеличивается

и, соответственно с этим, происходит выпрямление речных долин. Комплексные геолого-палеонтологические исследования показали, что максимальное выпрямление долины р. Миссисипи совпадает с максимальным (Висконсинским) оледенением Северной Америки (Нааг, 1962). Представленная карта-схема (рис. 19) дает хорошее представление о развитии Беринговой суши в период максимальных оледенений.

В настоящее время соображения в пользу существования Беринговой суши на месте современного Берингова пролива и Берингова моря столь убедительны, что некоторые зоогеографические данные, находящиеся с этими представлениями в кажущемся противоречии должны быть подвергнуты дополнительному анализу, и не могут служить основанием для отрицания существования Беринговой суши, как об этом пишет, например, в недавнее время Портенко (Portenko, 1961).

Если образование сухопутной связи Восточной Азии с Северной Америкой вызывалось не поднятиями морского дна, а понижением уровня океана, вызванного развитием ледников, то обмен фаун мог происходить только в периоды ледниковых максимумов. Воспользоваться Беринговым мостом могли, следовательно, только животные, хорошо приспособленные к условиям существования в Субарктике. Это представление имеет очень важное значение для анализа путей формирования ее фауны. С другой стороны, очень важно, что существуют хорошо согласованные данные, показывающие, что Восточная Азия и Аляска были свободны от покровных оледенений в течение большей части плейстоцена, что, естественно, облегчало проникновение американских форм в Азию, а азиатских в Америку.

Состав и происхождение териофауны Субарктики

Вопрос о путях формирования тундровых биоценозов привлекал внимание многих исследователей и может считаться в первом приближении решенным. Но не менее важный вопрос о происхождении видов, слагающих эти биоценозы, значительно менее ясен. Мы полагаем, что комплексный анализ обоих вопросов может дать положительные результаты. При этом мы попытаемся сопоставить приведенные данные, характеризующие важнейшие биологические особенности млекопитающих с историей формирования тундрового ландшафта и на этой основе восстановить пути освоения млекопитающими субарктических биоценозов.

Все встречающиеся в высоких широтах горные виды и в условиях Субарктики продолжают придерживаться горных бассейнов, а если и встречаются в более низких поясах гор чем на юге, то это связано с характером проявления вертикальной поясности в различных широтах.

Это положение находится в отчетливом противоречии с тем, что неоднократно отмечалось в отношении растений и некоторых групп животных. Достаточно указать, что не менее 30% цветковых растений, произрастающих в Альпах, встречаются снова в тундре. Многие из этих видов встречаются также в горных районах Азии (Берг, 1936). Из животных аналогичным примером может служить тундрьяная куропатка.

Флористическое и фаунистическое сходство тундры с альпийской зоной горных районов обычно объясняется сходством их климата. Развившиеся в горных условиях и приспособившиеся к суровому горному климату альпийские виды в эпохи максимальных оледенений нашли в непосредственной близости сходные условия на ближайших равнинах и распространились к северу, вслед за отступающими ледниками. Эта гипотеза достаточно подкреплена фактами и в общей форме вряд ли может быть оспариваема. Необходимо, однако, отметить, что применительно к млекопитающим она оказывается несостоятельной: ни один из горных видов, распространен-

ных в тундре, не спустился с гор на равнины и тем более не сделался типичным тундряным животным.

Это относится не только к таким видам как горные бараны, сурки и пищухи, но и к красно-серой полевке. Последний пример особо примечателен.

Красно-серая полевка — обычный грызун Полярного Урала, но встречается исключительно в гольцовой зоне. Несмотря на то, что гольцовая зона находится в нескольких сотнях метров от нижележащей севернотаежной, она никогда в пределах последней не встречается. Особенно интересно следующее. На Северном Урале красно-серая полевка также встречается преимущественно в верхнем поясе гор. Однако, область ее распространения в этих широтах — это верхняя граница леса, представленного преимущественно елью и лиственницей, вполне соответствующая характеру лесных насаждений в долинах Полярного Урала. Тем не менее, красно-серая полевка в долины на Полярном Урале не спускается.

Этот пример особенно отчетливо показывает, что вполне логичный тезис, согласно которому на Крайнем Севере горные формы спускаются на равнины, применительно к млекопитающим оказывается несостоятельным. Более того: нет ни одного примера, которым можно было бы его подтвердить.

Это значит, что освоение млекопитающими субарктических ландшафтных зон не определяется одними общими климатическими особенностями, а имеет более сложный характер. В связи с этим мы обращаем внимание на примеры, приведенные в гл. VI, показывающие, что приспособления млекопитающих к условиям высокогорий и высоких широт имеют в своей основе принципиально различные механизмы.

Приуроченность горных видов к горным хребтам и в пределах Субарктики показывает, что один из важных путей формирования фауны тундры (за счет альпийских элементов) для млекопитающих по каким-то причинам оказался недоступным. Горные виды не входят в типичные биоценозы тундры, а образуют свои, горно-полярные биоценозы, имеющие в значительной степени интразональный характер. Уже одно это обстоятельство подчеркивает специфичность происхождения и формирования териофауны Субарктики.

Это полностью исключает возможность «преадаптированности» иммигрантов к условиям существования в тундре. Ведь в условиях более мягкого климата, господствовавшего на Земле в плиоцене, адаптации к комплексу климатических условий, характерных для современной Субарктики, могли сложиться только в горах. Только здесь могла возникнуть преадаптированность к обитанию в тундре. Для растений и некоторых животных (насекомые, птицы) это, очевидно, так и было. Но ни один из горных видов млекопитающих не сделался тундровым видом, все они остались горными.

Однако, все виды, которые мы объединяем в группу аборигенов Субарктики обладают столь глубокими приспособлениями к полярному климату и столь глубокой морфологической дифференцировкой (в большинстве случаев это эндемичные роды Субарктики), что предположить их формирование после возникновения тундры как определенной ландшафтно-климатической зоны невозможно. Для этого пришлось бы пересмотреть все современные представления о темпах эволюции. Мы приходим к заключению, хорошо согласующемуся с предположениями, высказанными еще А. Я-Тугариновым (1934), согласно которым эндемичные виды млекопитающих и птиц Субарктики (*Calcarius lapponicus*, *Passer in nivalis*, *Nyctea*, *Rangifer*, *Ovibos*, *Lemmas*, *Dicrostonyx* и др.) возникли на Крайнем Севере в доплейстоценовое время.

Приведенные соображения показывают, что типичные тундровые виды млекопитающих сформировались до появления на Земле тундры как ландшафтно-географической зоны.

Это утверждение очень важно для решения той специальной задачи, которую мы ставим перед собой в настоящей работе: изучение путей освоения млекопитающими районов Крайнего Севера. Попытаемся поэтому дать более подробное обоснование.

В отношении одного из наиболее типичных млекопитающих тундры — северного оленя — имеются весьма интересные соображения К. К. Флерова (1950), которые вполне созвучны разввиваемым здесь представлениям.

Изучая морфологию и эволюцию оленей, К. К. Флеров пришел к выводу, что род *Rangifer* должен быть отнесен к американской группе *Neocervinae*. Это делает понятным полное отсутствие в плиоцене и раннем плейстоцене Евразии (а также и Канаде) форм, близких северным оленям. В Евразию *Rangifer* проник в среднем плейстоцене. Напротив, в Америке близкие к северному оленю формы (*Rangifer fricki*) обнаружены в плейстоцене даже в южных широтах (Новая Мексика). Флеров пишет: «Это вполне подтверждает высказанное мною предположение об американском происхождении *Rangifer*. Группа эта развилась в умеренной полосе Северной Америки в начале плейстоцена, специализировалась, приобрела специфические адаптации для жизни в арктических условиях и расселилась циркумполярно» (стр. 64).

К. К. Флеров предполагает, что в Евразию северный олень проник двумя путями: через Берингию и через Гренландию и Исландию в Европу по льдам. Для доказательства последнего положения он приводит нахождение в раннеледниковых отложениях Шотландии оленя, очень близкого к *R. tarandus arcticus*, но еще более крупного. В свете исследований, проведенных К. К. Флеровым, совершенно ясно, что основные морфологические особенности северного оленя сформировались во всяком случае в раннечетвертичное время, а более вероятно еще в конце плиоцена.

То же самое можно сказать и относительно *Ovibos moschatus*. Высокая специализация овцебыка, его былое циркумполярное распространение, совершенно явные приспособления к жизни в высоких широтах не оставляют никаких сомнений в том, что он является автохтоном Субарктики в полном и наиболее прямом смысле этого слова; он возник в Субарктике и его важнейшие особенности сформировались в процессе приспособления к условиям существования на Крайнем Севере.

Конкретные филогенетические связи овцебыка не установлены¹. Но несомненно, что его обособление произошло задолго до формирования тундрового ландшафта. Об этом говорят не только его морфологические особенности, но и прямые палеонтологические доказательства.

Это еще раз подчеркивает, что в плиоцене на Крайнем Севере Азии и в Америке образовались значительные пространства открытого типа с обширными травянистыми пастбищами, создающими предпосылки для дифференциации форм с характерными для тундровых (в современном понимании) животных особенностями.

То же самое можно сказать и о песце. Его особенности — это особенности типичного субаркта. В последнее время в литературе было обращено внимание на определенное морфологическое сходство песца с корсаком. Нам кажется, что на этом основании рискованно строить гипотезу о филогенетической близости этих форм. Многие их особенности могут быть объяснены корреляцией с относительно мелкими размерами (по сравнению с

¹ В настоящее время овцебыка сближают с такином, объединяя их в трибу *Ovibovini* (Гептнер, Насимович и Банников, 1961).

лисицей) и общим характером приспособлений к обитанию в открытых пространствах (не случайно не только отдельные виды, но и группы встречаются в тундре и степи и отсутствуют в лесу). Различия между песцом и корсаком принципиальны, хотя касаются они преимущественно физиологических особенностей, о которых мы подробно говорили в гл. VII—VIII.

Однако и морфологическая дифференцировка песца, как мы увидим далее, неизмеримо выше, чем у субарктических видов степного происхождения. Это значит, что предки песца не пришли в тундры из степи во время великих постгляциальных миграций животных, а длительное время развивались в условиях Крайнего Севера.

К сходным выводам мы вынуждены будем прийти и в отношении другой типичной группы субарктов — леммингов.

Группа леммингов (надрод *Lemtni*), достаточно четко характеризующаяся комплексом краниологических особенностей, строением резцов, формой слуховых косточек и морфологическими особенностями *os renis*, включает в себя роды *Myctomis*, *Synaptomys*, *Lemmas* и *Myoptis*, все представители которых являются типичными северно-бореальными или субарктическими видами. Лемминги (в широком понимании) обнаруживаются в нижнем квартере, но уже в современной стадии развития. Это значит, что их независимое филогенетическое развитие развертывалось в третичном периоде, вероятнее всего, в плиоцене, тогда как обособление всей группы полевок (начало призматизации моляров) происходило в миоцене (Ketzoï, 1955; Sickenberg, 1939). Некоторые авторы в группу *Lemtni* включают и копытного лемминга. В последнее время эта точка зрения большинством исследователей оставлена; *Dicrostonyx torquatus* относится к самостоятельной группе *Dicrostonichini*. Об изолированном положении *Dicrostonyx* в подсемействе полевок говорят не только их краниологические и одонтологические признаки, но и некоторые данные, характеризующие особенности их кариологии (Matthey, 1955) и строения органов пищеварения. Для копытного лемминга характерны, в частности, *villi* на слепых кишках, которые отсутствуют у *Lemmus* и у *Synaptomys* (Rausch, 1957).

Подобно леммингам, *Dicrostonichini* появляются в геологической летописи поздно (в период последнего оледенения), но характерная для них усложненная зубная система заставляет думать, что и эта группа ответвилась от основного ствола полевок еще в третичное время.

Разнообразные и согласованные данные говорят, таким образом, о том, что лемминги, как достаточно хорошо очерченная в морфологическом отношении группа, дифференцировались до формирования тундры в качестве ландшафтной зоны. Между тем их морфологические особенности не оставляют сомнения в том, что они формировались в процессе приспособления к условиям существования на севере. Вырисовывается следующая картина освоения леммингами арктических пространств.

Вся группа леммингов — северно-бореальные животные. В относительно более теплое плиоценовое время представители большинства родов *Lemmi* доходили, вероятно, до побережья северных морей. С ухудшением климата, способствовавшего образованию безлесных тундроподобных пространств, один из видов леммингов начал их освоение (и в настоящее время почти все лесные виды из группы *Lemmi* заходят в лесотундру). Процесс освоения ими тундровых пространств, начавшийся, безусловно, еще в дочетвертичное время, продолжался и в течение всего плейстоцена.

Для эволюции предков современных леммингов в сторону максимального приспособления к условиям существования на Севере были необходимые предпосылки: обширная площадь с достаточно однородными условиями существования (безлесные пространства в условиях Крайнего Севера), длительное относительное постоянство основных ландшафтно-кли-

матических факторов и, следовательно, относительное постоянство направления отбора. Это должно было привести и действительно привело к формированию разнообразных особенностей, направленных на поддержание высокой численности лемминга в своеобразных условиях существования. Отметим еще раз эти особенности: относительная автономность сезонной ритмики размножения от сезонных изменений во внешней среде (приспособление, явно связанное с коротким периодом размножения), морфологические приспособления, направленные к максимальному использованию малокалорийных кормов (крайняя степень травоядности, характерная для животных открытых пространств, где важнейший источник высококалорийного корма — семена деревьев — отсутствует); комплекс морфологических и физиологических приспособлений, позволяющих осуществлять нормальную жизнедеятельность в условиях низких летних температур и высокой влажности; экономизация обмена веществ, имеющая особое значение в условиях напряженного энергетического баланса; способность к миграциям, а также некоторые морфологические приспособления, повышающие способность животного к повышению энергетических нагрузок в определенные периоды жизни (приспособление к резким изменениям условий существования).

Таким образом, приспособления леммингов к жизни в тундре крайне разнообразны. В этом отношении различия между ними и другими субарктическими формами полевок очень велики. К аналогичному выводу мы вынуждены были бы прийти при сравнении северного оленя с другими видами оленей или песца с лисицей или корсаком. Группа аборигенов Субарктики характеризуется не только своим происхождением, но и степенью приспособленности к условиям существования в тундре.

Все эндемичные виды млекопитающих тундровой зоны являются автохтонами Субарктики. Именно здесь, на месте, они приобрели свои характерные приспособительные особенности к условиям существования на Крайнем Севере. Есть веские основания полагать, что этот процесс имел место не только в самом начале плейстоцена (Feifag, 1961), но и еще ранее — в конце третичного периода. Обратимся теперь к группе видов степного происхождения. К ним относятся различные *Microtus* и длиннохвостый суслик.

Филогенетические связи узкочерепной полевки предельно ясны: это подвид широко распространенного степного вида. Видовая общность северных и южных узкочерепных полевок доказана экспериментально (Шварц, Копеин, Покровский, 1959). И сейчас в восточной части ареала области распространения северных и южных узкочерепных полевок соприкасаются. В эпохи более засушливого климата и соответственно большего развития степей проникновение полевок типа *M. g. gregalis* на север должно было происходить во многих частях Евразии, если не повсеместно. В связи с этим следует отметить, что и в настоящее время южная узкочерепная полевка (типично степная форма) по очагам открытых пространств проникает далеко на север, в пределы лесной зоны, а в северной лесостепи это один из наиболее распространенных грызунов (рис. 20).

Таким образом, пути проникновения узкочерепной полевки на север кажутся ясными, хотя время этого события и не может быть определено с необходимой точностью. Во всяком случае, можно с уверенностью утверждать, что *M. g. major* — ранний пришелец в тундру. Об этом говорит распространение в тундрах Северной Америки очень близкого ему вида — *M. miurus*. Поскольку в Америке степных представителей подрода *Stenocranius* нет, становится вполне очевидным, что узкочерепная полевка, проникнув в тундру, освоила новые места обитания и начала широко рас-

селиться на восток, перешла Берингию и широко распространилась в американском секторе Субарктики.

Эта схема была принята уже первыми исследователями американских узкочерепных полевок (Nelson, 1931) и с тех пор не подвергалась серьезным изменениям. Надо только отметить, что поскольку сухопутная связь Азии с Америкой возникала только в периоды ледниковых максимумов, проникнуть в Америку могли только полярные формы *M. gregalis*, которые должны были, следовательно, пройти достаточно длительный период приспособления к условиям тундры еще на Азиатском материке. Изоляция, оче-

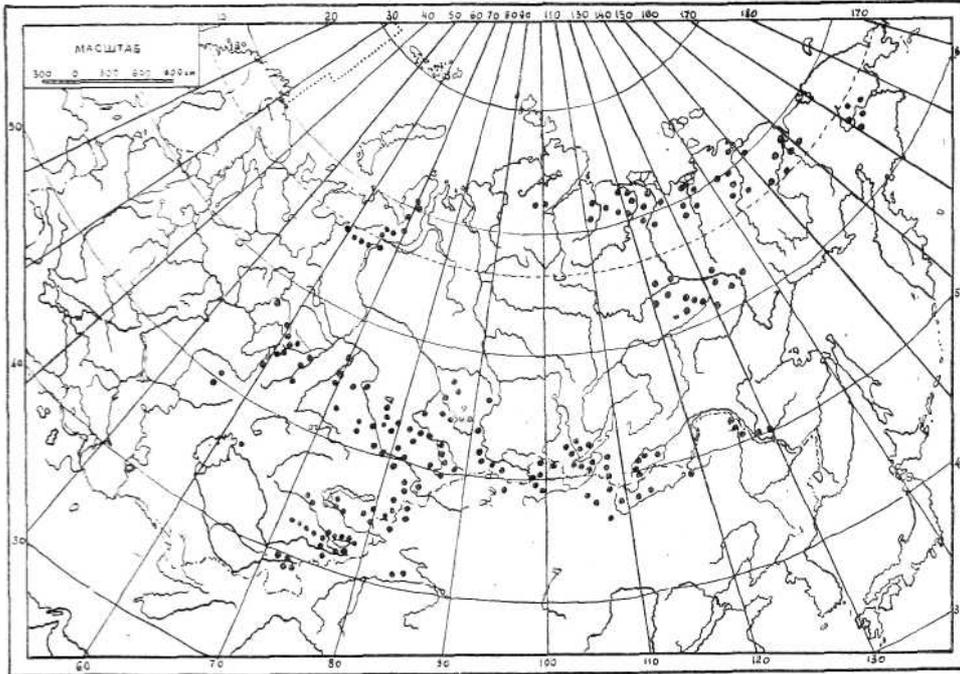


Рис. 20. Географическое распространение узкочерепной, или стадной, полевки (*Microtus Stenocranius gregalis*). По Огневу, 1950.

видно, явилась одной из причин дифференциации американских форм, достигшей к настоящему времени, по признанию большинства исследователей, видового ранга. Таким образом, узкочерепная полевка подверглась уже в тундре серьезным филогенетическим изменениям, что позволяет говорить о длительном периоде ее существования как вида в условиях Субарктики. Об этом свидетельствуют и некоторые другие ее особенности. Естественен вопрос: что дало возможность освоить узкочерепной полевке тундру на громадном протяжении и почти всюду достичь ее северных пределов, в то время как большая группа лесных видов остановилась у северных границ лесотундры.

Нам представляется, что предпосылки к освоению тундры, точнее районов с длинной полярной зимой и коротким летом, заключаются в некоторых отличиях биологии размножения степных полевок от тех, основная область распространения которых — лесная зона.

Известно, что при благоприятных кормовых условиях узкочерепная полевка и в степной зоне размножается зимой, под снегом. Благоприятные кормовые условия в тундре складываются нередко и определяются

характером ухода под снег растительности. Схваченная ранними морозами зелень сухой осенью уходит под снег в законсервированном состоянии, сохраняя высокую питательную ценность. В этих условиях способность полевок использовать благоприятные кормовые условия могла быть полностью реализована, могла обеспечить поддержание численности вида в новых условиях и его широкое расселение. Поскольку в условиях тундры зимнее размножение имело несомненно еще большее значение, чем в степи, оно было поддержано отбором, совершенствовалось и стало из возможности необходимостью. Подснежное размножение явилось предпосылкой для широкого освоения видом тундровых пространств. В новых условиях возникли некоторые новые особенности явно приспособительного характера, из которых важнейшие скорость роста и крупные размеры тела. О глубине этих особенностей говорит специально проведенное нами исследование, показавшее, что у северных подвидов узкочерепной полевки изменился характер коррелятивных связей в относительной скорости роста отдельных органов и их систем (Шварц, 1962). Значение подобных отличий становится особенно ясным в свете некоторых специальных работ последнего времени (Frick, 1961; HuKinghaus, 1961), показавших, что определенный тип аллометрических зависимостей в очень многих случаях сохраняется и при межвидовых и даже межродовых сравнениях.

Весьма сходным образом рисуется нам проникновение в тундру полевки Миддендорфа. В противоположность леммингам полевка Миддендорфа не принадлежит к группе, формирование которой могло происходить на севере лесной зоны, хотя родственные связи этого вида с необходимой точностью не установлены. В настоящее время существуют две гипотезы, касающиеся положения полевки Миддендорфа в системе рода.

Согласно первой, принимаемой в основном отечественными исследователями, полевка Миддендорфа относится к группе *Microtus arvalis*. Об этом говорит большое сходство в строении их черепа и зубов. Окраска *M. arvalis* и *M. middendorffi* сходная, общие пропорции тела весьма близки. Морфологическое сходство этих форм настолько велико, что некоторые крупные исследователи (например, К. Zimmermann) считали возможным поставить вопрос о видовом их тождестве.

Поставленные, однако, тем же Циммерманном специальные исследования показали, что полевка Миддендорфа отличается от полевок группы *arvalis* наличием у самцов так называемых боковых желез, которым американские териологи придают важное таксономическое значение. С другой стороны, кариологические исследования показали, что различия в наборе хромосом у полевки Миддендорфа и *M. arvalis* очень существенны (Matthey a. Zimmermann, 1961). *M. middendorffi* отличается от *M. arvalis* числом хромосом (у *M. middendorffi* $2n=50$, у *M. arvalis* — 46) и строением Y-хромосомы. По числу хромосом *M. middendorffi* тождественна *M. agrestis*, но последняя резко отличается гигантизмом гетерохромосом. Таким образом, кариологические исследования не вносят ясности в вопрос о филогенетических связях полевки Миддендорфа, но, по мнению Циммерманна и Маттей, исключают возможность сближения ее с группой *arvalis*. Поскольку этот вопрос в плане интересующей нас проблемы приобретает принципиальное значение, он заслуживает внимательного рассмотрения.

Исследования как Маттей, так и некоторых других авторов показывают, что изменение в числе хромосом и их строении не всегда отражает истинные родственные отношения между видами. Маттей (Matthey, 1961) при изучении хамелеонов показал, что практически совершенно тождественные хромосомные формулы возникают у видов, не состоящих друг с другом в филогенетическом родстве; это касается не только общего числа

хромосом, но и их морфологии. Показано, что в разных группах исходная хромосомная формула 12,22 (12 макрохромосом, 22 микрохромосом) может преобразовываться в 12 24 в результате слияния двух микрохромосом в одну метацентрическую хромосому. С другой стороны, показано, что в пределах рода *Microtus*, наряду с видами (их большинство) с нормальным Y-хромосомой, имеются и виды, у которых Y-хромосома сливается с X-хромосомой (*M. montebelli*, *M. oregoni*; Wight, 1960).

В свете этих данных нет никаких оснований приписывать хромосомным формулам решающее значение при определении филогенетического родства между отдельными видами. Что касается боковых желез, то их значение в этом отношении изучено еще менее. Поэтому следует воздержаться от пересмотра более старой гипотезы о родственных связях *M. middendorffi* и *M. arvalis*, хотя эти отношения и менее близки, чем это представлялось ранее.

В пределах Субарктики, помимо узкочерепной полевки, встречаются еще два вида рода *Microtus*: *M. hyperboreus* и *M. abbreviatus*. Несмотря на определенные особенности в строении черепа (крупные округлые барабанные камеры, отсутствие сагиттального гребня), сходство *M. hyperboreus* с *M. arvalis* настолько велико (в особенности в строении коренных зубов), что близость этих двух форм никем не подвергалась сомнению. Как указывалось, распространение *M. hyperboreus* ограничено горными районами.

Что касается *M. abbreviatus*, то эта форма с крайне ограниченным ареалом морфологически близка к *M. middendorffi*. Для обоих видов характерно наличие боковых желез, короткий двухцветный хвост, структура коренных зубов типа *arvalis*. Общие пропорции тела, окраска, морфология волосяного покрова у обоих видов крайне близки. *M. abbreviatus* отличается от *M. middendorffi* рисунком заднего края межтеменной кости и иным строением M^3 (у *M. middendorffi* 3—4 замкнутых треугольника, у *M. abbreviatus* 2—3). Эти различия настолько незначительны, что в литературе высказано мнение о целесообразности объединения обеих форм в один вид (Matthey, a. Zimmermann, 1961).

Сопоставление приведенных данных позволяет считать, что субарктические представители рода *Microtus* происходят от полевок группы *M. arvalis*, т. е. от полевок степного типа.

Помимо полевок, элементом степной фауны в тундре, несомненно, является и длиннохвостый суслик. Хотя в настоящее время этот суслик, по ряду особенностей наименее специализированный вид рода, связан в своем распространении преимущественно с горнолуговыми растительными ассоциациями, он повсюду придерживается открытых биотопов, а в ряде районов своего ареала — степных участков с ксерофильной растительностью.

В целом группа степных по своему происхождению форм не имеет столь резко выраженных приспособлений к условиям существования на Крайнем Севере, как группа аборигенов. Однако их особенности не оставляют никаких сомнений в том, что это не новый элемент фауны тундры, их возраст, вероятно, соизмерим с возрастом самой тундры, как ландшафтной зоны.

Об этом говорит прежде всего относительно высокая дифференциация и совершенно явные физиологические особенности полевки Миддендорфа, о которых мы уже неоднократно упоминали. Сведения, касающиеся возраста различных видов мелких млекопитающих и темпов их эволюционных преобразований (Громов, 1959; Hinton, 1910; Feifar, 1961; Sickenberg, 1939; Kowalsky, 1961; Kurten, 1960 и др.) не позволяют датировать обособление полевки Миддендорфа от степных полевок позднее среднего плейстоцена. Сходство *M. abbreviatus* с полвкой Миддендорфа заставляет

считать, что в прошлом ареал последнего вида был шире современного. Изоляция отдельных популяций *M. middendorffi* на островах Берингова моря привела к их дифференциации, закрепленной в настоящее время номенклатурно.

Можно было бы считать, что проникновение в Субарктику узкочерепной полевки относится к более позднему времени. Однако ее широкое распространение и, главное, присутствие в Америке очень близкого, явно производного от *M. gregalis* вида — *M. miurus* говорит против этого предположения. Этот пример представляет выдающийся интерес с общебиологической точки зрения и исключительно удобен для теоретического анализа.

О времени проникновения узкочерепной полевки в тундру говорит видовая дифференциация аляскинских и северо-канадских популяций. Следовательно, узкочерепная полевка существует в тундре в течение длительного периода времени, достаточного для формирования нового вида, но на всем азиатском участке своего ареала видового обособления не достигала.

Вряд ли мы совершим большую ошибку, принимая, что предки полевки - Миддендорфа и узкочерепная полевка проникли в тундру примерно в одно и то же время (в масштабе длительности эволюционных процессов). Однако в первом случае приспособления к новым условиям существования пошли по пути образования нового вида¹, во втором — резко дифференцированного подвида. В работе, специально посвященной теоретическим проблемам вида, мы пришли к выводу, что указанные процессы носят принципиально различный характер. Видообразование связано с известной перестройкой биохимических особенностей организма, с приспособлениями на тканевом уровне (само собой разумеется, что они не исключают развития приспособлений и иных типов). Приспособления в рамках вида носят в основном морфо-функциональный (Шварц, 1954, 1959) или системный характер (Ушаков, 1958, 1959, 1959а и др.).

Правильность этой гипотезы подтверждается сопоставлением биологических особенностей *M. middendorffi* и *M. g. major*, которое было дано нами в гл. IV и VI. Дифференциация тундровых популяций узкочерепной полевки не достигла видового ранга не потому, что для этого не хватило времени, а потому, что ее освоение новой среды пошло по своеобразному пути изменения фенологии размножения и совершенного использования микроклиматических особенностей мест обитания, которые не требовали изменения типа ее физиологических и биохимических реакций. Диапазон биотопов, осваиваемых полевкой Миддендорфа, значительно шире; это потребовало изменения прежде всего физиологии терморегуляции, со всеми вытекающими отсюда последствиями.

Вся группа степных элементов в фауне Субарктики характеризуется глубоким проникновением в тундру и очень широким распространением и обладает рядом важных и совершенных приспособительных особенностей. Однако в последнем отношении эта группа неоднородна. Полевка Миддендорфа осваивает очень широкий диапазон биотопов тундры (в том числе и типично тундровых), где локальные условия не сглаживают условий общеклиматических. Для других видов этой группы типичен мозаичный характер распределения по биотопам.

Как уже указывалось во вступительных главах этой работы, виды-космополиты играют большую роль в фауне Субарктики. Стоит еще раз подчеркнуть, что, за исключением песка, к ним относятся все виды хищных.

Поскольку эти вопросы мы уже затрагивали, здесь нам необходимо отметить лишь следующее. Ни один из видов-космополитов не представлен в тундре и лесотундре резко выраженным подвидом, особенности которого

можно было бы приписать адаптации к жизни в тундре и лесотундре. Среди космополитов нет ни одного подвида, особенности которого по степени выраженности и по своему биологическому значению были бы аналогичными особенностям северных подвидов узкочерепной полевки. Более того, как показывает анализ, приведенный нами в гл. III, большинство тундровых популяций отдельных видов представлено подвидами, ареал которых простирается далеко на юг в таежную зону. Единственным общим и очень резко выраженным приспособлением субарктов этой группы является повышенная плодовитость — особенность, которая, как мы попытаемся показать, могла возникнуть за относительно короткий промежуток времени в силу совпадения направления отбора с непосредственным влиянием внешних условий. Очевидно, что большая экологическая пластичность космополитов позволяет им осваивать субарктические территории без существенных специфических приспособлений.

Лесных форм в фауне тундры немного. Строго говоря, только лось и красная полевка заходят далеко в тундру. При этом заходы лося в большей части Субарктики ограничены летним периодом и лишь там, где в силу определенного сочетания географических условий южная граница тундры отступает к югу, он становится настоящим субарктическим видом. Это, в общем, справедливо и в отношении красной полевки, с той разницей, что этот вид не совершает сколько-нибудь значительных сезонных кочевок. Однако тундровые популяции красной полевки обладают рядом весьма существенных морфологических особенностей, которые можно рассматривать как реакцию, связанную с освоением районов Крайнего Севера. В этом отношении весьма показательна крайняя морфологическая близость полевков из тундр Евразии и Сев. Америки (Большаков, Шварц, 1962).

Намечается следующая схема освоения Субарктики млекопитающими. Первый этап освоения: увеличение плодовитости и повышение скорости полового созревания. Сокращение периода размножения делает необходимым его максимально полное использование. Наиболее простое решение этой задачи как раз и заключается в увеличении плодовитости и ускорении полового созревания. В любой популяции животных имеются животные более и менее плодовитые и более и менее скороспелые. Поэтому материал для отбора в этих направлениях всегда имеется. В данном случае эффективность отбора должна была быть особо велика, так как его направление совпадает с прямым воздействием условий существования: свет (длинный световой день) стимулирует плодовитость и половое созревание.

В главе VI мы имели возможность показать, что рассматриваемые особенности субарктов не являются в настоящее время прямой реакцией на условия среды, что они наследственно закреплены, являются генетическими особенностями обследованных популяций. Однако, что условия существования в данном случае резко увеличивали результативность отбора в свете новейших достижений генетики, кажется очевидным. Уоддингтоном (Waddington, 1956 и др.) было экспериментально показано, что в тех случаях, когда направление отбора совпадает с действием условий среды, происходит ассимиляция приобретенных признаков; в течение очень немногих поколений (в опытах Уоддингтона — 14—44) в популяции наследственно закрепляется новая особенность.

Таким образом, у нас есть достаточно оснований полагать, что повышение плодовитости и ускорение полового созревания — это действительно простейшая (в филогенетическом отношении) реакция на сокращение периода размножения. Наоборот, более раннее начало размножения, размножение в сроки, не соответствующие установившейся ритмике **жизнедеятельности** организма, — реакция более сложная: в данном случае отбор работает против действия среды, так как в ряду многих поколений'

Таблица 3

Фаунистическая группа	Характеристика ареала	Характер распределения по биотопам, тип освоения территории	Приспособительные особенности
Автохтоны	Циркумполярный	Широкое освоение биотопов самых разнообразных типов	Комплекс глубоких морфологических, физиологических и фенологических приспособлений к обитанию на Крайнем Севере
Степные элементы	Отдельные секторы Субарктики. Ареал отдельных видов очень широк	Мозаичное распределение по биотопам	У разных видов этой группы в той или иной степени развиты специфические приспособления к условиям существования на Крайнем Севере
Космополиты	Отдельные секторы Субарктики. У некоторых видов ареал очень широк (вплоть до циркумполярного)	Широкое освоение биотопов самых разнообразных типов, вплоть до участков типичной тундры	Единственное приспособление к обитанию в высоких широтах — резко повышенная плодовитость
Лесные формы	То же	Кустарники и северная древесная растительность, преимущественно по берегам водоемов	Специфических приспособлений к условиям существования в Субарктике нет. У отдельных видов повышенная плодовитость
Горные формы	У большинства видов ареал разорванный	Только в горах	Специфических приспособительных особенностей к условиям существования в Субарктике нет

начало размножения вызывалось определенными сигналами из внешней среды. Поэтому понятно и естественно, что субарктические популяции широко распространенных видов характеризуются первым типом приспособлений, типичные субаркты — вторым.

Может показаться странным, что в числе исходных приспособлений к жизни в Субарктике мы не упоминаем адаптации к низкой температуре среды. В специальных главах мы отмечали, что в этом отношении большинство субарктов существенно от северно-бореальных форм не отличается. Если бы способность противостоять низким температурам была бы решающей предпосылкой к освоению животными тундры, фауна Субарктики была бы ныне неизмеримо более богатой, чем она есть в действительности. В соответствующих разделах этому положению было дано подробное экологическое и физиологическое обоснование. Здесь мы имеем возможность привести нашим взглядам обоснование исторического характера.

Во время ледниковых максимумов температурные условия, аналогичные условиям современной Арктики, имели место в средних широтах. Климат Венгрии, например, соответствовал климату современного Заполярья

(Kurten, 1960). Несмотря на это, биоценозы Средней Европы ледникового периода включали в себя несравненно большее число «южных» форм, чем биоценозы современного Заполярья. Вслед за отступающими ледниками большинство видов животных продвинулось на север, но только очень немногие проникли в тундру. На границе тундры остановилась даже *Clethrionomys glareolus* — обычный элемент «лемминговой фауны» ледниковых эпох (Sickenberg, 1939; Hinton, 1910 и др.). Все представители «лемминговой фауны» должны были быть приспособленными к низким температурам, но приспособленными к фенологии Заполярья они быть не могли, так как развивались в условиях относительно южных широт.

Таким образом, и исторический анализ заставляет рассматривать в качестве исходных приспособлений к жизни на Крайнем Севере прежде всего те особенности животных, которые связаны с сезонной ритмикой их жизнедеятельности.

Териофауна Субарктики складывается из пяти фаунистических комплексов: автохтоны (сформировались на территории современной Субарктики еще в дочетвертичное или раннечетвертичное время), элементы степной фауны, космополиты, элементы лесной фауны, горные виды.

Для указанных фаунистических элементов характерны не только вполне определенные фаунистические связи, но и определенный специфический тип освоения субарктических территорий.

Представим характеристику этих особенностей в форме следующей схемы (табл. 3).

Разнообразные данные показывают, что исходным ядром териофауны тундры были виды-автохтоны, предки которых явились типичными представителями дочетвертичной северной лесостепи и космополиты. В начале плейстоцена к ним прибавляются степные элементы, постепенно приобретающие комплекс характерных особенностей тундровых животных. Последними проникают в тундру лесные виды, несущие на себе совершенно явный отпечаток приспособления к условиям современной тайги.

В целом биоценозы тундры не моложе, чем других ландшафтных зон средних широт Евразии и Северной Америки. В приведенной выше цитате из работы В. И. Громова (1950) справедливо подчеркивается, что формирование современных биоценозов степи и тайги относится к окончанию рисского ледникового периода. К этому времени должно быть отнесено и формирование биоценозов тундры.

Общие биологические закономерности, определяющие границы териофаунистического комплекса Субарктики

Фауна тундры — очень четко характеризуемая как с экологической, так и с зоогеографической точек зрения¹ комплекс. Это делает биологически важным подробно проанализировать причины, определяющие его границы.

Изучение физиологических особенностей субарктов не дает основания для утверждения, что они не способны существовать в климате более мягком, чем климат тундры. Можно утверждать, что общеклиматические особенности лесотундры даже для типичных субарктов ближе к оптимуму, чем собственно тундры. Тем не менее, известно, что граница распространения ряда тундровых видов обрывается несколько севернее северной границы лесотундры. Это положение не может считаться априорно ясным и требует рассмотрения. Мы попытаемся проиллюстрировать это на примере

¹ Не случайно исследователи неоднократно ставили вопрос о необходимости выделения самостоятельной Арктической зоогеографической области, равнозначной Палеарктике и Неарктике. Из последних работ упоминаем статью Портенко (Portenko, 1961).

п-ова Ямал. Свои рассуждения мы основываем на наблюдениях, проведенных на п-ове Ямал и Полярном Урале, не только потому, что наши личные исследования полярной фауны были приурочены преимущественно к этим районам, но и потому, что они в фаунистическом (по крайней мере, в териологическом) отношении изучены, вероятно, лучше, чем другие секторы Субарктики.

Южная граница распространения обоих видов леммингов и мест постоянного норения песка проходит между 67 и 68° с. ш.¹ Можно возразить, что известны отдельные находки этих видов из несколько более южных районов, но, во-первых, такие находки редки, а во-вторых, отмечаются в периоды массовых размножений животных. Пульсация ареала вида в зависимости от его численности — явление, многократно отмечавшееся для животных различных ландшафтных зон и, конечно, не представляющее чего-либо исключительного. Возможно, что в Субарктике, в связи с максимальными колебаниями численности ландшафтных видов грызунов, пульсация ареала выражена резче и в силу различных причин больше бросается в глаза, но принципиально она не отличается от аналогичных процессов в других зонах. Это дает нам право проводить границу постоянного и обеспеченного обитания субарктических грызунов не южнее 67—68° с. ш.

Говоря об «обеспеченном обитании», мы имеем в виду следующее. Во время массового размножения обского лемминга он встречается южнее 67° с. ш., например, на Полярном Урале на широте г. Лобьтанги. В этих районах численность лемминга даже в наиболее благоприятные годы крайне низка и очень быстро (в течение нескольких месяцев) падает до ничтожного уровня. Процесс снижения численности лемминга за пределами постоянного ареала вида идет очень быстро, и совершенно несомненно, что за несколько лет он привел бы к полному и окончательному вымиранию вида в этих районах. Однако новый подъем численности лемминга в пределах основного ареала приводит к некоторому подъему ее и на юге. Создается впечатление, что лемминг, хотя и в очень небольшой численности, поддерживает здесь постоянные популяции. Это действительно так, но не было бы рядом с этими южными популяциями процветающих северных — они очень скоро бы исчезли. Это заставляет нас проводить границу распространения указанных видов севернее крайне южных точек их нахождения. Во всяком случае, как ландшафтные виды, лемминги начинают терять свое значение уже на широте Нового Порта.

Сказанное в значительной степени справедливо и в отношении двух других видов — большой узкочерепной полевки и полевки Миддендорфа. Правда, эти формы проникают на юг значительно дальше леммингов, но их высокая численность констатирована только в пределах северного участка ареала. Южнее 67° они встречаются лишь местами и очень редко достигают высокой численности. Их южная граница, как ландшафтных видов, примерно совпадает с границей распространения леммингов. Правда, арктическая бурозубка, как указывалось, проникает на юг далеко (по некоторым авторам — в лесостепную зону), но граница ее высокой численности также совпадает с границей распространения типичных субарктов. Прежде чем перейти к анализу этих данных, приведем аналогичные данные по южным формам Субарктики. 67° — это северная граница распространения, по крайней мере, следующих видов: обыкновенная бурозубка, темнозубая бурозубка, малая бурозубка, кутора, водяная крыса, пашенная полевка, красная полевка, лисица. Почти все эти виды встречаются и севернее (местами значительно севернее), но в виде изолированных

¹ В Америке границы распространения этих видов проходят много южнее.

и малочисленных популяций. Как ландшафтные массовые виды они теряют свое значение несколько севернее 67°. Выше этой границы почти все они становятся все более стенотопными, и их роль в жизни субарктических биоценозов резко падает. Не трудно заметить, что южная граница массового распространения типичных субарктиков и северная — более южных форм, проникающих в Субарктику, примерно совпадают. В рассмотренном нами районе обе эти группы форм встречаются совместно только на относительно очень узкой полосе, как правило, не превышающей одного широтного градуса. В других районах картина несколько иная, но интересующая нас закономерность в той или иной степени проявляется повсеместно. Выражена она настолько отчетливо, что никак не может быть приписана случайности.

Анализ распространения указанных групп форм прежде всего показывает, что предел распространения отдельных видов почти или совсем не связан с существенными ландшафтологическими изменениями. Мы имеем в виду следующее.

Для отдельных, преимущественно лесных видов причины, ограничивающие их ареал, совершенно отчетливо связываются с изменениями условий среды. Ареал белки в общих чертах точно отражает распространение лесов, и, в частности, тех видов деревьев, семена которых являются основой ее кормовой базы. В тех случаях, когда северная (или южная) граница распространения белки «отстает» от соответствующей границы лесов, это, в принципе, легко объясняется падением продуктивности семян ниже определенной нормы и ухудшением питания вида. Аналогичные причины делают хорошо понятными границы распространения очень многих видов и отдельных фаунистических комплексов, связанных с определенными типами ландшафта. Конечно, когда речь идет об отдельных видах, то во многих случаях конкретные границы их распространения не могут быть объяснены с достаточной точностью, но общие тенденции в этом отношении почти всегда ясны. Казалось бы, в нашем примере мы имеем дело с аналогичными случаями: лемминги — обитатели тундры, и граница их распространения в общих чертах совпадает с границами тундры; красная или пашенная полевка — жители лесов, и их распространение в общих чертах совпадает с границей леса. В этом вопросе имеется, однако, одна деталь, делающая его и более интересным, и более трудным.

Если внимательно рассмотреть границы распространения отдельных видов на п-ове Ямал (а в силу его относительно более полной изученности именно здесь это может быть сделано с наибольшей точностью), то не трудно заметить, что детали в распространении отдельных видов никак не совпадают с границами тех биотопических условий, которые необходимы для поддержания их нормальной жизнедеятельности. Разберем этот вопрос на конкретных примерах.

Лемминг — ландшафтный вид тундры, но типичные тундровые участки занимают громадные площади много южнее южной границы его распространения. Ведь фактически все междуречье в зоне лесотундры — это тундра. Все основные кормовые растения лемминга в массовом количестве встречаются много южнее его обеспеченного ареала.

Полевка Миддендорфа, как указывалось, также может быть названа типичным зверьком тундры, но ее экологическая пластичность много выше. В соответствии с этим, она продвинулась на юг дальше лемминга, но граница распространения полевки Миддендорфа как массового ландшафтного вида также проходит много севернее границ биотопических условий, которые, казалось бы, должны полностью удовлетворять ее потребностям. Совершенно то же самое можно сказать и о северных подвидах узкочерепной полевки. В зоне тундры она достигает местами громадной чис-

ленности, избегая при этом равнинных заболоченных ее участков, придерживаясь более сухих склонов холмов и берегов рек. В этом отношении условия лесотундры для ее поселений даже более благоприятны, чем типичная тундра. Тем не менее, в южной части тундры численность узкочерепной полевки неизмеримо меньше, чем в северной.

Подобные примеры можно было бы продолжать, но нам кажется достаточным привести еще один. Как указывалось, ареал арктической бурозубки простирается далеко на юг, но область ее высокой численности— это районы типичной тундры. За 6 лет работы на п-ове Ямал мы нигде не могли констатировать даже средней (для землероек) численности этого вида южнее Нового Порта. Между тем, условия существования для нее в лесотундре ничуть, казалось бы, не хуже, чем в тундре. Более того, в зоне лесотундры арктическая бурозубка многочисленнее не в участках тундры, а в межзональных биотопах — преимущественно по берегам речек.

Совершенно то же самое справедливо и в отношении северной границы распространения «южных форм».

В лесотундре полевка-экономка местами очень многочисленна на участках чистой тундры. Пашенная полевка, вообще менее многочисленная в Субарктике, придерживается по преимуществу тундровых участков. Между тем, оба вида на п-ове Ямал не проникают дальше южных районов южной тундры. Водяная крыса, чье обитание связано с водой, казалось бы, вообще не должна замечать различий между тундрой и лесотундрой. Граница южных видов землероек буквально обрывается несколько южнее 67°.

Все эти примеры могли бы быть объяснены тем, что с продвижением на север условия существования становятся более «суровыми», поэтому где-то область распространения вида должна быть ограничена. Это объяснение могло бы иметь силу, если бы численность указанных видов постепенно уменьшалась к северу. Как мы уже пытались подчеркнуть, имеет место как раз обратное: на Крайнем Севере, пределе своего ареала, большинство отмеченных видов достигает максимальной численности. В подобных случаях, когда нет возможности создать удовлетворительную гипотезу, объясняющую причины конкретных границ ареала отдельных видов, прибегают обычно к помощи «фактора времени». Говорят, что тот или иной вид «еще не успел» расширить свой ареал и заселить все доступные для него районы.

Нам кажется, что подобные объяснения буквально с каждым годом делаются все менее вероятными, так как с появлением каждой новой сводки увеличивается число примеров, показывающих, как быстро расселяются новые виды в процессе акклиматизации в тех случаях, когда условия среды этому не препятствуют. Если бы экономка или пашенная полевка расширяли свой ареал к северу даже в десятки раз медленнее, чем ондатра, которая в пределах рассматриваемого нами района за 6 лет (с 1952 по 1958 г.) продвинулась на север почти на 100 км (от Яр-Сале и Вануйто до среднего течения р. Хадьта), то и в этом случае они должны были бы уже давно дойти до берегов Полярного бассейна. Если такого не произошло, то это означает, что условий для ее распространения на север не было. Естественно, что аналогичное рассуждение справедливо и в отношении типичных субарктов (лемминги, полевка Миндендорфа и др.) при рассмотрении южной границы их области распространения.

Эти рассуждения заставляют с особым вниманием подойти к рассмотрению конкретных причин границ распространения субарктических форм.

Возможность освоения мелкими млекопитающими любого района определяется их способностью реализовать геометрическую прогрессию размножения в течение одного сезона. В условиях короткого полярного лета это требует коренного изменения фенологии их размножения.

С этой точки зрения различия между типичными субарктиками и севернобореальными видами, проникающими в тундру, принципиальны.

Лемминги и узкочерепная полевка начинают размножаться задолго до наступления весны, зимой, под снегом. Это значит, что ритм их размножения приобрел некоторую автономность по отношению к внешней среде, подчиняясь внутренним часам организма. Это и дает возможность субарктикам реализовать геометрическую прогрессию размножения в течение одного сезона.

Этой способностью субарктические популяции широко распространенных видов не обладают. Начало их размножения совпадает с наступлением комплекса фенологических явлений, объединяемых словом «весна». Чем дальше на север, тем весна наступает позже и наконец наступает момент, когда увеличение плодовитости и раннее половое созревание уже не может обеспечить поддержание численности вида — граница его ареала обрывается. За пределами этой границы вид может существовать только в оптимальных биоценологических условиях и неизбежно делается редким.

Правомерность подобного утверждения показывает простейший расчет. На крайнем северном пределе своего распространения ряд видов (экономка, пашенная полевка, красная полевка, обыкновенная бурозубка и другие виды землероек) начинает размножаться не ранее начала июня¹. Даже с учетом большой скорости полового созревания субарктических грызунов, они могут принести помет только в начале июля. Как известно из многочисленных исследований, грызуны, родившиеся во второй половине июля, в год своего рождения не становятся половозрелыми. Отсюда следует, что на северном пределе ареала упомянутые нами виды только в результате исключительной скорости созревания дают две генерации в течение одного сезона. С продвижением еще дальше на север наступление размножения неизбежно должно начаться еще позднее. При этом возможность включения в размножение грызунов текущего года рождения исключается. В этих условиях даже исключительная плодовитость не может компенсировать смертности — поддержание численности вида становится невозможным. Единственный выход из подобной ситуации — известная автономизация фенологии размножения от ритма фенологических явлений в неживой природе, но эта способность присуща только определенной группе субарктических видов грызунов, и субарктические популяции широко распространенных видов ею не обладают.

Само собой понятно, что в зависимости от различных факторов время наступления весны даже на одной и той же широте может быть несколько различным, но в целом с продвижением на север весна наступает все позднее, а лето становится все короче. Таким образом, северная граница ареала широко распространенных видов определяется фенологическими причинами.

Лучшим доказательством правильности этого вывода является сопоставление границ ареалов некоторых широко распространенных видов в Евразии и в Северной Америке. В соответствии с рядом хорошо известных общегеографических причин зональная граница тундры в Северной Америке проходит много южнее, чем в Азии. У южных пределов американского сектора Субарктики весна начинается уже в апреле, а конец вегетационного периода приходится на сентябрь. В этих условиях приспособительные особенности субарктических популяций широко распространенных видов (повышенная плодовитость, раннее половое созревание) создают предпосылки для их глубокого проникновения в тундровую зону.

¹ Первый помет эти виды могут приносить и раньше, но он гибнет в очень большом количестве и может быть исключен из нашего анализа.

Вспомним, что очень многие виды на американском континенте обычны в тундре и доходят до побережья полярных морей, а в Евразии те же виды едва выходят за границы лесотундры. Это показывает, что не суровые климатические условия (на юге американского сектора Субарктики среднегодовая и особенно зимняя температура много ниже, чем во многих северных азиатских тундрах), не характер тундровой растительности и не вечная мерзлота ограничивают расселение на север широко распространенных видов. Основная причина — сокращение летнего периода, непосредственно связанное с географической широтой.

Принципиально иначе обстоит дело с южной границей распространения субарктово-аборигенов. Никакими зональными или географическими факторами, как мы уже отмечали, ее объяснить невозможно. Мы видим причину ограничения ареала субарктово-аборигенов к югу в факторах биотических, в конкуренции с субарктическими популяциями широко распространенных видов. Помимо общих соображений в пользу подобной трактовки вопроса свидетельствуют следующие наблюдения.

Полевка Миддендорфа в пределах основной части своего ареала занимает разнообразные биотопы, но наиболее многочисленна она по берегам маленьких ручейков и небольших блюдцеобразных озер. В южной тундре, в пределах ареала экономки, которая, как уже неоднократно подчеркивалось, достигает здесь очень большой численности, полевка Миддендорфа по берегам водоемов почти совершенно не встречается, придерживаясь участков типичной тундры, где экономка встречается реже. Этот пример совершенно ясно показывает, что экономка «вытесняет» полевку Миддендорфа из основных излюбленных ее местообитаний. Особенно отчетливо эта закономерность выступает на Полярном Урале, где наблюдения за размещением грызунов проводились нами в течение нескольких лет. В поймах рек, где много открытых заболоченных участков и участков осоково-пушицевой типичной тундры, доминирующим видом является экономка. Полевка Миддендорфа встречается здесь единицами. Зато на горных болотах и в горной тундре, где экономка практически отсутствует, полевка Миддендорфа — обычный зверек. Очень интересна такая деталь. В 1960 г., когда экономка в пойме р. Соби была очень многочисленна, полевка Миддендорфа нами не была встречена ни разу (на верховых болотцах, на высоте около 400 м, она была обычной). В 1961 г. плотность поселений экономок была значительно ниже; численность полевок Миддендорфа в низине оказалась хотя и невысокой, но выше, чем по берегам верховых водоемов. Создалось впечатление, что, воспользовавшись снижением численности своего конкурента, полевка Миддендорфа заняла участки с более благоприятными условиями.

В течение ряда лет (1957—1959 гг.) экономка буквально блокировала проникновение полевок Миддендорфа в пойму р. Хадыты. Последняя образовывала довольно многочисленные популяции в тундре, но в пойме за 3 года нами было добыто лишь несколько полевок Миддендорфа, да и те в лесу, где экономка была малочисленной. В этом примере особенно интересно, что полевка Миддендорфа заняла в пойме наименее подходящие для нее места.

У нас имеются наблюдения, которые показывают, что экономка может, по видимому, служить тормозом к заселению узкочерепной полевкой ее излюбленных мест обитания. По р. Хадыта на широте несколько выше 67° всюду, где мы находили поселения экономок, узкочерепная полевка отсутствовала. Особенно показательным ее отсутствие на высоких гривах — коренных берегах притоков р. Хадыты, — если здесь поселялась экономка. Еще более очевидна «конкуренция» между арктической и обыкновенной бурозубкой или темнозубой бурозубкой. В тундре арктическая бурозубка

занимает разнообразные биотопы, но наиболее многочисленна она все-таки по берегам водоемов и в понижениях рельефа. В пределах ареала обыкновенной бурозубки арктическая бурозубка нигде не достигает столь высокой численности как на Севере, и именно у водоемов, где обычны обыкновенная и крупнозубая бурозубки, она встречается очень редко. Наоборот, на участках типичной тундры она становится более многочисленной.

Хотя эти наблюдения и имеют отрывочный характер, они показывают что ограничение численности вида и числа занимаемых биотопов у типичных субарктических действительно может быть объяснено их конкуренцией с субарктическими популяциями широко распространенных видов. Мы сталкиваемся здесь с совершенно тем же явлением, которое отметил В. Д.Скروب в отношении песка и лисицы (Скروب, 1960). Продвигаясь к северу, лисица вытесняет песка в северные районы тундры.

Таким образом, мы видим одну из главных причин, ограничивающих распространение к югу комплекса типичных субарктических, в их конкурентных взаимоотношениях с северными популяциями широко распространенных форм. Естественно, однако, что результат подобных отношений всегда зависит от конкретных условий среды. В лесотундре победа остается за более сильными и обладающими большей экологической пластичностью «южанами». В условиях типичной тундры «южане» не могут вытеснить типичных субарктических из их излюбленных мест обитания и придерживаются преимущественно интразональных биотопов. Поэтому в Северной Америке с продвижением тундры к югу соответственно сдвигаются на юг и границы ареалов как лемминга (до 55° по побережью Гудзонова залива), так и копытного лемминга (до $52^{\circ}30'$ у истоков р. Белла-Кула). В южных тундрах Америки типичные субарктические и субарктические популяции широко распространенных видов становятся равно характерными обитателями субарктической ландшафтной зоны. Зона совместного обитания этих двух групп форм определяется конкретными условиями среды, и в различных секторах Субарктики величина ее различна. При этом южные формы (лесные и космополиты) занимают преимущественно интразональные биотопы, а типичные субарктические — участки тундры.

В связи с этим необходимо отметить, что приуроченность «южан» к биотопам интразонального типа отнюдь нельзя рассматривать как показатель их «случайности» в фауне тундры. Если для таких видов-космополитов, как экономка, правильность этого положения, вероятно, не требует дополнительных доказательств, то в отношении видов бореального происхождения следует сделать еще несколько замечаний.

Проведенный анализ их приспособительных особенностей показал, что именно эти элементы в фауне тундры не приобрели никаких особенностей, которые можно было бы рассматривать как адаптацию к условиям Субарктики. Это показывает, что лесные формы, развившиеся в условиях северно-бореальной тайги, оказываются достаточно приспособленными к жизни в высоких широтах и их проникновение в тундровую зону не требует каких-либо специфических приспособлений. Отсюда можно заключить, что климатические условия Субарктики не являются для них лимитирующими факторами. Там, где общефенологические условия благоприятны, северно-бореальные виды проникают в тундру вплоть до побережья Полярного бассейна.

Бореальные формы отличаются от типичных субарктических тем, что степень освоения ими различных биотопов тундры меньшая (они придерживаются участков с определенными локальными условиями, преимущественно по берегам водоемов), и они никогда не достигают столь громадной численности, которая характерна для типичных субарктических в годы их массового размножения.

Правильная оценка этих положений требует, однако, некоторых пояснений.

Говоря о том, что бореальные формы проникают в тундру, используя в качестве экологических желобов долины рек, овраги и другие участки со специфическими локальными условиями, обычно забывают, что для большинства этих видов то же самое в принципе характерно и в лесной зоне. Полевка-экономка и пашенная полевка в тайге достигают высокой численности только во вполне определенных местах, и на громадных участках тайги могут вообще отсутствовать. Строго говоря, только полевки рода *Clethrionomys* осваивают лесные биотопы с той степенью полноты, как лемминги осваивают биотопы тундры.

В настоящее время впечатление относительно равномерного заселения «лесными» видами полевок лесных биотопов усиливается в связи с теми изменениями, которые вносятся рубками лесов, так как на вырубках резко увеличивается количество не только экономки и пашенной, но и рыжей полевки. Только численность красной полевки на вырубках падает. Это по существу единственный лесной вид, остающийся верным типичным таежным условиям.

Таким образом, в мозаичном распространении лесных видов по территории тундры нет ничего исключительного; его нельзя рассматривать как свидетельство известной случайности этой группы видов в фауне тундры. В любой ландшафтно-климатической зоне лишь относительно немногие элементы фауны осваивают большую часть характерных для зоны биотопов наподобие леммингов в тундре; для большинства видов характерно мозаичное распространение по территории.

С другой стороны, и относительную малочисленность лесных видов также нельзя рассматривать как доказательство их неспецифичности для тундры. Их численность никак нельзя сравнивать с максимальной численностью типичных субарктиков. При сравнении численности лесных форм в разных зонах окажется, что плотность их популяций в тундре не только не ниже, а часто и выше, чем в лесной зоне. Мы уже упоминали, что нам приходилось наблюдать такую высокую численность экономки в зоне типичной тундры (67°20'), которую этот вид лишь очень редко достигает не только в лесу, но даже в лесостепи, где численность его, по-видимому, наиболее высока. То же самое, хотя в несколько меньшей степени, характерно для пашенной полевки. Типичный лесной вид землероек *Sorex araneus*, как показали наши наблюдения на Полярном Урале, достигает в лесотундре численности, соизмеримой с высокой численностью этого вида в более южных зонах. Даже в отношении красной полевки тезис о ее меньшем обилии в тундре, по сравнению с таежной зоной, не может быть принят без существенных оговорок. Согласно нашим пятилетним наблюдениям, проведенным в различных районах п-ова Ямал, численность этого вида в поймах рек лесотундровой зоны и южной тундры выражается процентом попадания около 10, что примерно соответствует численности этого вида в северной тайге. При сравнении наших данных, полученных в лесотундре и южной тундре п-ова Ямал, с данными В. В. Турьевой (1961) по таежной зоне Коми АССР, у нас создалось впечатление, что численность красной полевки в лесотундре даже выше, чем в северной тайге.

Таким образом, ни характер распределения по биотопам, ни численность и закономерности ее динамики не могут быть привлечены для обоснования тезиса о нехарактерности ряда типично лесных видов для фауны Субарктики, хотя никаких приспособлений к освоению тундры у них обнаружить не удается.

ЛИТЕРАТУРА

- Адлерберг Г. М., Виноградов Б. С., Смирнов Н. А., Флеров К. К. Звери Арктики. Л., Изд-во Главсевморпути, 1935.
- Александрова В. Д. О зимнем питании домашнего оленя на Новой Земле. «Сев. оленеводство», вып. 9, 1937.
- Андреев В. Н. Заселение тундры лесом в современную эпоху. Сб. «Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение», вып. 1, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1956.
- Берг Л. С. Физико-географические (ландшафтные) зоны СССР. Ч. 1, Л., Учпедгиз, 1936.
- Берг Л. С. Природа СССР. Л., Учпедгиз, 1938.
- Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузьякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. М., Изд-во «Советская наука», 1944.
- Больш Б. К. и Николаевский Л. М. Строение кожного покрова у северного оленя и его изменения по времени года. «Сборник по оленеводству, ветеринарии и зоотехнии», М., 1932.
- Большаков В. Н., Шварц С. С. Некоторые закономерности географической изменчивости грызунов на сплошном участке их ареала. Сб. «Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих». Труды Ин-та биологии УФАИ СССР, вып. 29, Свердловск, 1962.
- Большаков В. Н., Шварц С. С. К таксономической характеристике *Clethrionomys rutilus* из субарктических районов Северной Америки. Сб. «Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих». Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР, вып. 29, Свердловск, 1962.
- Веденеев П. Обследование результатов выпуска ондатры на территории Полульской производственно-охотничьей станции (низовье р. Оби). Сб. «Ондатра на Советском Севере», М.—Л., Изд-во Главсевморпути, 1940.
- Верещагин Н. К. Остатки млекопитающих эпохи мамонта с полуострова Таймыр. «Бюлл. МОИП», отд. биол., т. 64, вып. 5, 1959.
- Верещагин Н. К. Овцебык на севере Сибири. «Природа», 1959, № 8.
- Верещагин Н. К. и Кузьмина И. Е. Раскопки в пещерах Северного Урала. «Природа», 1962, № 3.
- Виноградов Б. С. Материалы по систематике и морфологии грызунов. III. Заметки о палеоарктических леммингах. «Ежегодник Зоол. Музея АН СССР», 1935.
- Виноградов Б. С. и Громов И. М. Грызуны фауны СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1952.
- Гартвиг. Природа и человек на Крайнем Севере. Изд. А. И. Глазунова, М., 1866.
- Гептнер В. Г., Насимович А. А. и Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза, Т. 1, Изд-во «Высшая школа», 1961.
- Гладков Н. А. Птицы заполярной Якутии (бухта Тикси). Сб. «Проблемы Севера», вып. 2, 1958.
- Городецкий В. К. Возрастные особенности крови северного оленя. «Докл. АН СССР», т. 124, № 1, 1959а.
- Городецкий В. К. Количество крови и гемоглобин в организме северного оленя. Всесоюзное совещание по физиологии и биохимии с.-х. животных. Тезисы докладов. Л., Изд-во АН СССР, 1956б.
- Городецкий В. К. Картина крови северного оленя. «Животноводство», 1959в, № 2.
- Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. Л., Изд-во АН СССР, 1935.
- Григорьев А. А. Субарктика. М., Географгиз, 1956.
- Громов В. И. Краткий очерк истории четвертичной фауны СССР. Сб. «Материалы по четвертичному периоду», вып. 2, М., Изд-во АН СССР, 1950.
- Громов И. М. Некоторые вопросы подвидовой систематики ископаемых позднечетвертичных грызунов. «Зоол. ж.», т. 33, вып. 10, 1959.
- Гричук В. П. Растительность русской равнины в ранне- и среднечетвертичное время. Труды Ин-та географии АН СССР, т. 46, 1950.

- Д о б р и н с к и й Л. Н. Органометрия птиц Субарктики Западной Сибири. Автореферат канд. диссертации, Свердловск, 1962.
- Д р у р и И. В. Дикий северный олень советской Арктики и Субарктики. М.—Л., Труды Арктического ин-та, т. 200, 1949.
- Д р у р и И. В. Оленеводство. М.—Л., Сельхозгиз, 1955.
- Д у б р о в с к и й А. Н. Песец и песцовый промысел на Новой Земле. Труды Арктического ин-та, т. 27, 1937.
- Д у б р о в с к и й А. Н. Песец Кольского полуострова. Труды Научно-иссл. ин-та полярного земледелия, животноводства и промыслового хоз-ва, вып. 6, Изд-во Главсевморпути, 1939.
- Д у б р о в с к и й А. Н. Пушные звери Ямальского национального округа. Там же, вып. 13, 1940.
- Д у н а е в а Г. Н. Сравнительный обзор экологии тундровых полевков полуострова Ямал. Труды Ин-та географии АН СССР, т. 41, 1948.
- Ж и т к о в Б. М. Великая Россия, т. Ш. Тундры. Изд. «Дело», М., 1904.
- Ж и т к о в Б. М. Полуостров Ямал. Спб., 1913.
- К а п и т о н о в В. И. О распространении и биологии лемминговидной полевки *Alticola (Aschizomys) lemminus* Miller в Хорауласких горах. Зоол. ж., т. 38, вып. 2, 1959.
- К а р п у х и н И. П. Об ондатроводстве на Колыме. «Изв. Иркутского с.-х. ин-та», вып. 8, 1958.
- К а р п у х и н И. П. О случаях гибели ондатры (*Ondatra zibethica*, L.) на Колыме. «Зоол. ж.», т. 37, вып. 10, 1958.
- К и р и к о в С. В. Изменения животного мира в природных зонах СССР. Степная зона и лесостепь. М., Изд-во АН СССР, 1959.
- К и р и к о в С. В. Изменения животного мира в природных зонах СССР. Лесная зона и тундра. М., Изд-во АН СССР, 1960.
- К л и м о в Н. М. Физиология пищеварения северных оленей в связи с сезонами года. Всесоюзное совещание по физиологии и биохимии с.-х. животных. Тезисы докладов, Л., Изд-во АН СССР, 1959.
- К о п е и н К. И. Материалы к экологии обского лемминга и большой узкочерепной полевки на Ямале. «Бюлл. Уральского отд. МОИП», вып. 1, Свердловск, 1958.
- К о р е Р. Север. Природа и жизнь полярного мира. М., Географгиз, 1958.
- К о р з и н к и н а Е. М. Экология и динамика численности мышевидных грызунов Южного Ямала. Труды Арктического ин-та, т. 194, 1946.
- К р и ш т о ф о в и ч А. Климаты прошлого Северной полярной области. «Природа», № 4, 1932.
- К о ш к и н а Т. В. Сравнительная экология рыжих полевков в северной тайге. «Бюлл. МОИП», отд. биол., -вып. 37 (52), 1957.
- К о ш к и н а Т. В. Мышевидные грызуны Кольского полуострова и динамика их численности. Труды Кандалакского гос. заповедника, вып. 1, 1958.
- К р и в о ш е е в В. Г. Материалы по зимней экологии красных полевков (*Clethrionomys rutilus jacutensis* Vinogr.) в центральной Якутии. «Научные сообщения Якутского филиала СО АН СССР», вып. 5, Якутск, 1961.
- К у д р я ш о в Б. А. Витамины и их физиологическое и биохимическое значение. М., Изд. МОИП, 1953.
- К у з н е ц о в Н. Я. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение (преимущественно на основе материала по чешуекрылым). Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 5, вып. 1, 1938. ■
- К у ч е р у к В. В. Материалы по экологии мышевидных грызунов Южного Ямала. «Сборник студенческих научных работ МГУ», вып. 16, 1940.
- Л а п т е в И. П. О методике зоогеографических исследований. Труды Томского гос. ун-та, т. 148. 1960.
- Л и в ч а к Г. Б. Содержание аскорбиновой кислоты в почках полярных полевков и некоторые закономерности его изменения. «Бюлл. Уральского отд. МОИП», вып. 1, Свердловск, 1958.
- Л и в ч а к Г. Б. Материалы к эколого-физиологической характеристике млекопитающих Заполярья. Сб. «Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию». Труды Салехардского стационара У ФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.
- Л о ж е н и ц ы н Ю. В. Химическое исследование жира Северного оленя. «Северное оленеводство», вып. 5, 1935.
- М а з о р о в и ч А. Н. Принципы стратиграфии четвертичных отложений. Сб. «Материалы по четвертичному периоду СССР», вып. 2., М., Изд-во АН СССР, 1950.
- М а к а р и д и н В. П. Материалы по биологии волка в тундрах Ненецкого национального округа. «Зоол. ж.», т. 37, вып. 2, 1959.
- М а к а р и д и н В. П. К биологии тундрового волка. Труды Ин-та Крайнего Севера. Л., 1959а.
- М а к с и м о в А. А. Географическое распространение и ландшафтно-экологическая структура ареала водяной крысы. «Докл. АИ СССР», т. 109, № 2, 1956.

- ..Максимов А. А. О биологических особенностях норения песка. Труды Биол. ин-та СО АН СССР, вып. 5, 1959.
- Максимов А. А. О кормовых связях в биоценозах тундры. Труды Биол. ин-та СО АН СССР, вып. 5, 1959.
- Марвин М. Я. Млекопитающие Карелии. Гос. изд-во Карельской АССР, Петрозаводск. 1959.
- Мензбир М. А. Uber die Entstehung der Fauna der Tundren. Bull. Soc. Nat. Moscou, v. XXXII, 1923.
- Мензбир М. А. Очерк истории фауны Европейской части СССР. М.—Л., Биомедгиз. 1934.
- Миддендорф А. Sibirische Reise. Bd. IV, Teil. 2, St. Petersburg, 1867.
- Насимович А. А. Роль снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР. М, Изд-во АН СССР, 1955.
- Наумов С. П. Млекопитающие и птицы Гыданского полуострова. Труды Полярной комиссии АН СССР, т. 4, Л., 1931.
- Наумов Н. П. Млекопитающие Тунгусского округа. Труды Полярной комиссии АН СССР, вып. 17. Л., 1934.
- Наумов Н. П. Дикий северный олень. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1933.
- Наумов Н. П. Географическая изменчивость динамики численности и эволюция. «Ж. общ. биол.», т. 4, № 1, 1945.
- Новиков Г. А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1956.
- Огнев С. И. Новые материалы по систематике крысоголовых полевок. «Докл. АН СССР», т. 10, № 4, 1950.
- Оленьянская Р. П. и Слоним А. Д. О приспособлении организмов к очень низким температурам среды. «Изв. АН СССР», сер. биол., № 2, 1947.
- Осмолковская В. И. Экология хищных птиц полуострова Ямал. Труды Ин-та географии АН СССР, т. 41, 1948.
- Островной Н. А. Животный мир Коми АССР. Сыктывкар, 1949.
- Поздняков Е. В. Сезонные изменения в обмене веществ у голубых песцов. Труды Московского пушно-мехового ин-та, т. 4, 1954.
- Проскуряков Н. И. и Павлинов О. А. Грибы как источник витамина РР. «Докл. АН СССР», т. 47, № 4, 1945.
- Пьявченко Н. И. Об условиях произрастания леса на востоке Больиеземельской тундры. Со «Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1956.
- Рихтер Д. Природное районирование СССР. «Изв. АН СССР», сер. геогр. № 3, 1961.
- Сакс В. Н. Некоторые соображения о геологической истории Арктики Сб. «Проблемы Севера», вып. 1, Изд-во АН СССР, 1958.
- Саблина Т. Б. Питание и эколого-морфологическая характеристика пищеварительной системы северного оленя Карелии. Труды ин-та морфологии животных АН СССР, вып. 32, 1960.
- Сегаль А. Н. Материалы по физиологии домашнего северного оленя. Всесоюз. совещание по физиологии и биохимии с.-х животных, Тезисы докладов, Л., Изд-во АН СССР, 1959.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И. Дикий северный олень на Кольском полуострове. Труды Лапландского гос. заповедника, вып. 2, М., 1948.
- Сдобников В. М. Взаимоотношения северного оленя с животным миром тундры и леса. Труды Арктического ин-та, т. 24, 1935.
- Сдобников В. М. Распределение млекопитающих и птиц по типам местообитаний в Большеземельской- тундре и на Ямале. Труды Арктического ин-та, т. 92, 1937.
- Сдобников В. М. Сравнительно-экологический анализ фауны тундры и тайги. «Зоол. ж.», т. 37, вып. 4, 1958.
- Сдобников В. М. Динамика численности популяций млекопитающих и птиц на Северном Таймыре в 1943—1950 гг. «Зоол. ж.», т. 38, вып. 2, 1959.
- Скалой В. Н. Заметки по распространению и биологии песка в Сибири. «Природа», 1940. № 2.
- Скалой В. Н. О роли ондатры в таежных биоценозах Восточной Сибири. «Охрана природы», № 8. 1949.
- Скробов В. Д. Продвижение животных лесной зоны в тундру. «Природа», № 11, 1958.
- Скробов В. Д. О некоторых вопросах биологии и экологии Большеземельской и Малоземельской тундры. Нарьян-Мар, 1960.
- Смирнов В. С. Полевка-экономка и красная полевка в тундре. Сб. «Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию», Труды Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959.
- Смирнов В. С. Определение возраста и возрастные отношения у млекопитающих на примере белки, ондатры и пяти видов хищников. Сб. «Проблемы флоры и фауны Урала», Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 14, Свердловск, 1960.

- Смирнов В. С. и Шварц С. С. Сезонные изменения относительного веса надпочечников у млекопитающих в природных условиях. «Докл. АН СССР», т. 115, № 6, 1957.
- Смирнов В. С. и Шварц С. С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 18, 1959.
- Сморodinцев И. А. Биохимия мяса. М., Пищепромиздат, 1952. Соколов В. Е. Механизм теплоотдачи у морских млекопитающих. «Бюлл. МОИП», отд. биол., т. 63, вып. 4, 1958. Сокольников Н. П. Охотничьи и промысловые звери Анадырского края. «Бюлл. МОИП», отд. биол., т. 36, вып. 1—2, 1927.
- Соломонов Н. Г. Эколого-географические особенности плодовитости водяной крысы в Центральной Якутии. «Уч. зап. Якутского ун-та», вып. 8, Якутск, 1960.
- Строганов С. У. Звери Сибири. Насекомоядные. М., Изд-во АН СССР, 1957.
- Тихомиров Б. А. Вопросы истории растительности СССР на конференции по палеогеографии четвертичного периода. «Бот. ж.», т. 27, № 6, 1942. Тихомиров Б. А. Основные черты четвертичной истории растительного покрова Советской Арктики. «Бот. ж.», т. 29, № 2—3, 1944. Тихомиров Б. А. Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры М.-Л., Изд-во АН СССР, 1959.
- Тарасов П. П. О некоторых особенностях морфологии северного оленя как животного тундры. «Бюлл. МОИП», отд. биол., т. 61, вып. 4, 1956.
- Толмачев А. И. О происхождении тундрового ландшафта. «Природа», т. 16, № 6, 1927.
- Толмачев А. И. Об условиях существования третичных флор Арктики. «Бот. ж.», т. 29, № 1, 1944.
- Тугаринов А. Я. Опыт истории арктической фауны Евразии. Труды II Международной конференции Ассоциации изучения четвертичного периода Европы, т. 5, 1934.
- Ушаков Б. П. О консерватизме белков протоплазмы вида у пойкилотермных животных. «Зоол. ж.», т. 37, вып. 5, 1958. - Ушаков Б. П. Физиология клетки и проблема вида в зоологии. «Цитология», т. 1, № 5, 1959.
- Ушаков Б. П. Теплоустойчивость тканей — видовой признак пойкилотермных животных. «Зоол. ж.», т. 38, вып. 9, 1959а. Успенский С. М. Летние миграции лосей в тундры востока Европейской части СССР. Сб. «Миграции животных», вып. 2, М., Изд-во АН СССР, 1960. Фадеев А. А. Температура, пульс и дыхание у северного оленя. ТСВИ, вып. 5, 1923. Фетисов А. С. К распространению и экологии саянской высокогорной полевки (*Arvicola macrotis* R.) в Восточной Сибири. «Изв. науч.-иссл. ин-та при Иркутском гос. ун-те», т. 16, вып. 1—4, Л., 1956.
- Флеров К. К. Морфология и экология оленеобразных в процессе их эволюции. Сб. «Материалы по четвертичному периоду СССР», вып. 2, М., Изд-во АН СССР, 1950.
- Фолитарек С. С. Миграции норвежских леммингов. «Биология в школе», вып. 1, 1938.
- Формозов А. Н. Хищные птицы и грызуны. «Зоол. ж.», т. 13, вып. 4, 1934.
- Формозов А. Н. Колебания численности животных. КОИЗ, 1935. Цецевинский Л. М. Материалы по экологии песца Северного Ямала. «Зоол. ж.», т. 19, вып. 1, 1940.
- Шварц С. С. К вопросу о специфике вида у позвоночных. «Зоол. ж.», т. 33, вып. 3, 1954.
- Шварц С. С. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии животных. «Зоол. ж.», т. 35, вып. 6, 1956. Шварц С. С. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии животных. «Зоол. ж.», т. 37, вып. 2, 1958. Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 11, Свердловск, 1959.
- Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных показателей позвоночных. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 18, Свердловск, 1959а.
- Шварц С. С. О некоторых путях приспособления млекопитающих (преимущественно *Micromammalia*) к условиям существования в Субарктике. Сб. «Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию». Труды Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959б.
- Шварц С. С. Биология размножения и возрастная структура популяций широко распространенных видов полевок на Крайнем Севере. Сб. «Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию», Труды Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, 1959в.
- Шварц С. С. Некоторые биологические особенности арктической бурозубки. Сб. «Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию», Труды Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959 г.

- Шварц С. С. К вопросу о биологии размножения горностая в Заполярье. Сб. «Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию», Труды Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959д.
- Шварц С. С. К экологии полевки Миддендорфа. Сб. «Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию», Труды Салехардского стационара УФАН-СССР, вып. 1, Тюмень, 1959е.
- Шварц С. С. Домовая мышь в тундре. Сб. «Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию». Труды Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959ж.
- Шварц С. С. К биологии амфибий за Полярным кругом. Сб. «Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию». Труды Салехардского стационара УФАН СССР, вып. 1, Тюмень, 1959з. Шварц С. С. Возрастная структура популяций млекопитающих и ее динамика. «Бюлл. Уральского отд. МОИП», вып. 2, Свердловск, 1960. Шварц С. С. Принципы и методы современной экологии животных. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 21, Свердловск, 1960.
- Шварц С. С. Изучение корреляции морфологических особенностей грызунов со скоростью их роста в связи с некоторыми вопросами внутривидовой систематики. Сб. «Вопросы внутривидовой изменчивости млекопитающих», Труды Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 29, Свердловск, 1962.
- Шварц С. С. О путях приспособления наземных позвоночных (преимущественно млекопитающих) к условиям Субарктики. Сб. «Проблемы Севера», № 4, М., 1961.
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Кротова Л. Г. Закономерности накопления аксифтола у ондатры. «Докл. АН СССР», т. 109, № 1, 1957.
- Шварц С. С., Смирнов В. С., Кротова Л. Г. Закономерности накопления витамина А у ондатры в природных условиях. «Изв. АН СССР», сер. биол., №3, 1957.
- Шварц С. С., Покровский А. В., Копейкин И. Сравнительное изучение некоторых биологических особенностей *M. gregalis*, *M. g. major* и их помесей. «Зоол. ж.», т. 39, вып. 6, 1960. Шварц С. С., Топоркова Л. Я. Земноводные за Полярным Кругом. «Природа», № 10, 1960.
- Шварц С. С., Покровский А. В. О метизации двух подвидов узкочерепной полевки. Межвузовская конференция по экспериментальной генетике. Тезисы докладов, Изд. ЛГУ, т. 1, 1961. Штегман Б. К. Проблема былых континентальных связей между Старым и Новым Светом в орнито-географическом освещении. «Природа», 1936, X° 2—3. Штегман Б. К. Жизнь в субниваальной зоне. «Природа», 1957, № 10. Allen J. A. Report on the mammals collected in northeastern Siberia by the Jesop North Pacific Expedition, with itinerary and field notes «Bull. Amer. Museum Nat. Hist.», vol. 19, 1903.
- Allen J. A. Mammals collected in Alaska and northern British Columbia by the Andrew J. Stone Expedition of 1902. «Bull. Amer. Museum Nat. Hist.», vol. 19, 1903. Baird A. W. Notes on the mammals of the Mackenzie District Northwest Territories. «Arctic» 4 (2), 1951. Beechey J. W. and Hall E. R. Mammals of northern Alaska on the Arctic slope. «Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc.», Publ. 8, 1956. LeBlanc J. S. Rearing of lemmings of Fort Churchill, Manitoba, «J. Mammal.», vol. 37, No 3, 1956. Borowski S. Variations in density of coat during the life cycle *Sorex araneus* araneus L. «Acta theriol.», vol. 2, No 14, 1958.
- Brambell H. Reproduction of the common shrew (*Sorex araneus*), Phil. Transactions, London, Sec. B., vol. 225, No 518, 1935.
- Cahallene V. H. Mammals of North America. MacMillan Co, N. Y., 1954.
- Christiansen B. O. Dyreliv i Nord-Noige. «Ottar». No 2, 1961. Cullver W. G. Report of moose on Kenai Peninsula. U. S. Fish and Wildlife Service. Juneau, 1923. Curry-Lindahl K. Tjollammel (Lemmus iemmus) i Sverige under 1960. Fakta och teorier. «Fauna och flora» Nr 1-2, 1961.
- Degerbol O. U. a. Mohl-Hanson. A. Remarks on the breeding conditions and moulting of the collared lemming (*Dicrostonyx*). «Medd. on Gronl.», Nr 131, 1943.
- Dunmire W. W. An altitudinal survey of reproduction in *Peromyscus maniculatus*. «Ecology», vol. 41, No 1, 1960. Ellerman I. R. a. Morrison-Scott T. C. S. Checklist of Palaearctic and Indian mammals. London, 1951.
- Erikson H. Observations on the metabolism of arctic ground squirrels (*C. parryi*) of different environmental temperatures. Acta physiol. scand, vol. 36, No 1-2, 1956. Fawcett D. & Lymann C. The effect of low environmental temperature on the composition of depot fat in relation to hibernation. «J. Physiol. (L.)», vol. 182, No 2, 1954.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Г л а в а I. Природные условия (общая характеристика)	7
Г л а в а II. Видовой состав фауны млекопитающих	15
Г л а в а III. Таксономическая характеристика популяций	27
Г л а в а IV. Характер освоения субарктических территорий различными видами млекопитающих	39
Г л а в а V. Особенности питания	51
Г л а в а VI. Биология размножения	59
Г л а в а VII. О механизмах поддержания теплового баланса	77
Г л а в а VIII. Напряженность энергетического баланса и интенсивность обмена веществ	85
Г л а в а IX. Сезонная ритмика жизнедеятельности	89
Г л а в а X. Общее направление формирования териофауны Субарктики	99
Литература	124