

М. П. АКИМОВ

# ЭКОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

*Допущено Министерством высшего и среднего специального образования УССР в качестве учебного пособия для студентов биологических факультетов университетов УССР*



ИЗДАТЕЛЬСТВО КИЕВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

1959

Книга кандидата биологических наук доцента М. П. Акимова «Животные и среда обитания» (экологический очерк) освещает в научно-популярном изложении зависимость животного организма от основных, ведущих факторов неорганической среды, а также формы взаимоотношений животного организма с окружающими животными и растениями. Рассмотрение этих зависимостей и взаимоотношений представляет большой общетеоретический интерес и имеет также практическое значение, поскольку затрагиваемые вопросы неразрывно связаны с практикой народного хозяйства.

Книга рассчитана на биологов и зоологов (студентов и преподавателей) и на лиц, интересующихся вопросами естествознания вообще.

Под редакцией  
проф. И. И. Барабан-Никифорова

М. П. Акимов

Экология животных

Редактор Янковская З. Б.

Техредактор Окопная Е. Д.

Корректор Миронец Е. М.

БФ 24790. Зак. 111. Подписано к печати 25/XII 1959 г. Печатн. лист. 11.  
Формат бумаги 60×92<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумажн. лист 5,5. Учетно-издат. лист. 12.  
Тираж 2500. Цена 3 руб. 60 коп.

Типография издательства Киевского государственного университета  
им. Т. Г. Шевченко, Киев, ул. Б. Шевченко, 14.

## ВВЕДЕНИЕ

Животные организмы входят в состав всей биосферы, или оболочки Земли, охваченной жизнью, то есть обитают в гидросфере, в поверхностной части литосферы и в прилегающих к ней слоях атмосферы. Иными словами, основными средами их обитания, или биоциклами, являются море, внутренние воды и суша.

Распределение и плотность населения в каждом из биоциклов неравномерны и зависят от физико-географических условий. Различные сочетания последних позволяют расчленить биоциклы на более дробные жизненные округа, или биохоры, различных категорий. Ведущим моментом при этом расчленении в водной среде является различие условий обитания (в толще воды и на дне, строение последнего и глубина, а на суше — климат, рельеф и связанный с ними растительный покров). В связи с тем, что определяющие климат факторы — температура и влажность, а с ними и растительный покров — претерпевают на Земле закономерные изменения в зависимости от географической широты, а также высоты над уровнем моря, основные наземные биохоры приобретают зональное расположение. Поэтому экологическое расчленение суши обычно принято проводить по климатическим широтным зонам, а в горах — по вертикальным высотным поясам. Наименование зон и поясов обычно связывают с господствующим ландшафтом и различают от полюса к экватору: зону тундры, тайги, смешанных лесов, лесостепи, степи, пустыни, саванн и тропических влажных лесов.

За единицу биогеографического расчленения биосферы принят биотоп (bios — жизнь, topos — место). Этим термином обозначаются наименьшие ландшафто-географические единицы, однообразные по физико-географическим условиям, растительному покрову и животному населению. Будучи биогеографическими понятиями, биотопы должны иметь свое выражение на карте. Примерами биотопов могут быть: байрачный лес в степной зоне, песчаные дюны — «кучугуры» в долинах рек той же зоны;

торфяное болото в Полесье, соленый лиман на побережье Черного моря и т. п.

Каждое животное требует для своего нормального существования определенной внешней обстановки, среди которой оно находит необходимые для жизни условия и где поэтому обычно и встречается. Ландшафты или участки ландшафта, которые являются, таким образом, фактическим местообитанием данного вида животного, называются его стациями. Стация малоподвижных видов обычно находится в пределах одного биотопа или его части, например, станции насекомых — вредителей сосны или других древесных вредителей, распространение которых ограничено определенным кормовым растением. Станции крупных подвижных животных могут охватывать два и более биотопов, как у зайца-русака, волка и многих других. Нередко смена станции связана с годовым или даже суточным циклом жизни животного. Так, кормовой стацией и стацией размножения хлебного клопа-черепашки служат поля, а стацией зимовки — лесная подстилка в байраках и других лесонасаждениях; грачи гнездятся и ночуют на деревьях, а кормятся на полях и т. п.

Исторически сложившиеся в процессе борьбы за существование и взаимного приспособления комплексы зависящих друг от друга растительных и животных организмов, занимающие общую территорию (биотоп), получили в экологии название биоценозов. Одним из основных признаков биоценоза служит состав из производящих органическую материю продуцентов — растений и потребляющих ее консументов — животных. За основную единицу, обладающую всеми основными признаками биоценоза, принято считать живую часть биотопа в указанном биогеографическом значении этого термина. Эти элементарные биоценозы не резко обособлены друг от друга, наличие подвижных компонентов, входящих в состав двух и более биоценозов, еще более усиливает связи между ними, в силу чего можно говорить о биоценозах зонального масштаба. Последние также не изолированы и, объединяя их, мы приходим в конечном итоге к единому биоценозу всего земного шара — геомерида, компонентами которого являются растительный и животный мир Земли в целом.

На основании изложенного, говоря о среде обитания животного, надо признать, что она определяется свойствами биотопа, в котором оно живет, и особенностями биоценоза, членом которого оно является и представляет, следовательно, сложный комплекс элементов живой и неживой природы, находящихся в разнообразных прямых и косвенных взаимосвязях. Сложность среды обитания, многообразие ее элементов и их связей являются, таким образом, одним из основных ее свойств.

Не все элементы окружающей среды имеют значение в жизни данного вида животного. Изучение его экологии позволяет

выделить элементы, оказывающие на него то или другое воздействие, так называемые факторы среды его обитания, и элементы, для него безразличные, нейтральные; так, например, состав и степень увлажнения почвы не являются факторами в экологии летающих хищников, берущих добычу с воздуха. Далее, в условиях, в которых протекает жизнь данного вида, — в условиях его местообитания, принято выделять совокупность тех из них, которые необходимы для нормального прохождения жизненного цикла, под названием условий его существования. Таким образом, анализ среды обитания и выявление отношения к ее элементам животных в каждом данном случае дает возможность разобраться в их многообразии.

Вторым общим свойством среды обитания животных является ее целостность, взаимосвязь ее элементов, комплексность ее воздействия на организм. Организмы находятся под воздействием всей совокупности факторов окружающей их среды. Последняя не является простой суммой этих факторов, а является качественным их единством, действующим на организм как целое, так как влияние на животное любого из них меняется от присутствия других факторов. Так, действие одной и той же температуры на наше тело будет неодинаково в зависимости от степени влажности воздуха, наличия или отсутствия ветра и т. д. Калий ядовит для водных организмов, но в присутствии натрия и кальция теряет ядовитые свойства.

Ввиду взаимообусловленности факторов изменение в их составе, появление нового фактора или просто усиление существующего может привести к нарушению соотношения других элементов среды обитания и к перестройке всего комплекса. Наглядно это можно пояснить следующим конкретным примером.

По данным Россмесслера, в 1858 г. при массовом появлении бабочки-монашенки *Ospesia monacha* в Германии, огромные площади еловых, сосновых и буковых лесов в течение двух лет догола были объедены гусеницами. Следствием этого явились коренные изменения в растительном покрове и животном населении районов, охваченных вредителем. Так как хвойные породы более чувствительны к потере зеленых частей, чем лиственные, то массовое появление монашенки, в первую очередь, повело к ослаблению и гибели сосен и елей. На смену им стал развиваться дуб, бывший до того времени в угнетенном состоянии, но менее пострадавший от гусениц и скоро оправившийся. Местами в силу этого бор сменился дубравой, под пологом которой стали развиваться также уже иные кустарники и травы. Слой кала, оставленного гусеницами, достигавший местами до 10 см, не мог, в свою очередь, не отразиться на свойствах почвы и составе травянистого покрова.

Значительные изменения произошли и среди животного населения. Массовое появление гусениц и бабочек, в первую оче-

редь, привлекло и способствовало увеличению плодовитости птиц, питающихся волосатыми гусеницами, и паразитирующих в них мух-тахин и наездников. В то же время волоски гусениц с едкими выделениями, раздражающими слизистую оболочку, принудили большинство млекопитающих покинуть зараженные леса. Ослабленные и погибающие деревья явились очагами развития короедов и других вторичных вредителей стволов и ветвей. Это, в свою очередь, вызвало резкое увеличение количества дятлов. Наконец, в тех местах, где бор сменился дубравой, произошла коренная перестройка всего животного населения: насекомых, птиц и млекопитающих.

Приведенный пример не только наглядно показывает, что факторы среды объединены между собою сложной сетью разнообразных взаимосвязей, но также и иллюстрирует еще одно неперенное свойство среды обитания животного — ее изменчивость во времени и пространстве.

Биотопы, служащие местами обитания животных, так же, как и биоценозы, членами которых являются последние, непрерывно развиваются и изменяются под воздействием внутренних противоречий или от вторжения внешних по отношению к данному биоценозу факторов, как в приведенном выше примере с инвазией вредителя. Закономерное развитие среды обитания идет обычно не настолько быстро, чтобы происходящие при этом изменения могли заметно сказываться на протяжении жизни животного: оно обычно отражается лишь на существовании вида. Однако более мелкие изменения и колебания интенсивности отдельных факторов — сезонные, суточные и еще более частые — непрерывно происходят на протяжении жизни любого индивидуума, как бы кратковременна она не была. Нарушения соответствия между требованиями животного и элементами среды обитания постоянно возникают и в том случае, если последняя на известном отрезке времени остается относительно неизменной, так как потребности самого животного, условия его существования, в свою очередь, изменяются на различных стадиях его развития или даже на протяжении суточного цикла его жизнедеятельности. Так, вода, служившая средой обитания личинке и куколке комара, нередко становится его могилой, если в момент окрыления он будет сброшен ветром в воду. Многие птицы, ночуя на деревьях, кормясь на полях и летая на водопой, меняют в течение суток несколько раз среду своего обитания. Таким образом, сложность и изменчивость являются характерными свойствами любой среды обитания.

Переходим к рассмотрению свойств животного организма в его взаимоотношениях со средой обитания. Как уже было сказано, каждое животное требует для своего развития и жизни определенных условий — условий своего существования. В то же время вследствие присущей среде обитания изменчивости, а также смены потребностей, то есть условий существования

самого организма на протяжении его жизненного цикла, соответствие между организмом и средой постоянно нарушается. В силу этого, выживание и нормальное существование животных оказывается возможным только благодаря ряду присущих им свойств, выработавшихся в процессе возникновения и развития жизни и направленных к разрешению возникающих противоречий.

Одним из таких свойств является способность всех организмов избирать необходимые для их существования условия. Это свойство проявляется уже в самом процессе обмена веществ, так как организм избирает при этом необходимые для него вещества даже в том случае, если они находятся в окружающей его природе в минимальном количестве. Так, например, в теле радиолярий и кремневых губок количество  $\text{SiO}_2$  может составлять 64—88%, в то время как в окружающей их воде его приходится всего 0,0002—0,0018 г/л. В кораллах *Poritis* и *Madrepora* и у ряда моллюсков  $\text{CaO}$  составляет более 50% их сырого веса при содержании  $\text{CaCO}_3$  в морской воде в количестве 0,01%. Далее, животные, в силу свойственной им раздражимости и способности к передвижению, активно выискивают нужные для них условия и избегают неблагоприятных воздействий. Это выражается в перемещениях — миграциях животных различной амплитуды и формы, связанных с колебанием внешних факторов и с внутренними импульсами, как поиски пищи, мест укрытий, размножения и т. п. Все животные в той или иной мере обладают способностью находить путем таксисов, рефлексов или инстинктов необходимые для них условия существования. Это ведет к распределению видов по свойственным им, соответствующим их организации и потребностям стадиям и к смене стадий при нарушении соответствия.

Отношение различных животных к одним и тем же факторам среды неодинаково. Данный фактор может быть необходимым, привлекающим для одного вида, и вредным, отпугивающим — для другого. Для обозначения положительного или отрицательного отношения к нему животного к названию фактора в первом случае прибавляется суффикс ...фильный (от греческого *fileo* — люблю), во втором — ...фобный (от греческого *fobos* — страх), например: галофильный, то есть солелюбивый, или галофобный, то есть избегающий соли вид животного.

Действие любого фактора на организм зависит не только от природы, характера самого фактора, но и от его степени, интенсивности и дозировки. Любой абиотический фактор имеет в природе более или менее определенный спектр — определенную амплитуду, шкалу или диапазон, в пределах которого он изменяется. Каждый организм, наряду с рассмотренной выше избирательной способностью, обладает и известной пластичностью в отношении восприятия воздействий среды, дающей ему возможность в той или иной мере выдерживать отклоне-

ние условий обитания от средней нормы. При этом разные виды и разные стадии развития могут различно относиться к колебанию интенсивности данного фактора, выносить большие ее колебания или, наоборот, нормально существовать только при определенных, более или менее постоянных его дозировках. С этой стороны можно различать животных с широкой или узкой экологической валентностью по отношению к данному фактору или говорить, например, об эвригалиновых и стеногалиновых или об эвритермных и стенотермных животных (от греческих слов *eury* — широкий и *stenos* — узкий).

Для каждого вида или стадии развития, кроме того, следует различать дозировку или степень выражения данного фактора, при которой вид наилучше развивается, то есть оптимальную для него интенсивность данного фактора. Выше и ниже оптимума лежат дозировки фактора, при которых развитие или существование вида протекает хуже. Наконец, на границах, за пределами которых жизнь вида уже невозможна, лежат пессимальные для него дозировки данного фактора. Положение оптимума для отдельных видов неодинаково: у одних он лежит в средней части спектра данного фактора, у других может сдвигаться к нижнему или верхнему его концу. Другими словами, виды с узкой экологической валентностью по отношению к данному фактору требуют определенной его интенсивности (большой, средней или малой) и не выдерживают заметных ее отклонений в ту или другую сторону.

Характеризуя тот или иной вид по положению его оптимума на спектре данного фактора, к названию фактора прибавляют приставки олиго-, мезо- или поли- (от греческих слов *oligo* — мало, *meso* — средне, *poly* — много) и различают, таким образом, по отношению к тому же фактору солености олигогалинные, мезогалинные и полигалинные виды.

При постепенном нарастании дозировки или интенсивности факторов, особенно действующих на физиологические процессы или скорость развития, в ходе ответных реакций организма наблюдается постоянная закономерность. При непрерывном возрастании степени проявления фактора реакция организма или скорость физиологического процесса увеличивается до известного предела, после чего начинает падать. Если на абсциссах отложить степень нарастания фактора, а на ординатах — скорость физиологического процесса или развития, то ход реакции графически выразится двусторонней кривой. Начало кривой соответствует наименьшей дозировке фактора, при которой процесс может начаться, конец — наибольшей, после которой он обрывается, вершина отвечает наиболее быстрому его течению. Эти точки носят соответственно названия: минимума, максимума и оптимума течения данного процесса для данного вида. Кривая обычно несимметрична и более круто падает вправо, то есть к максимуму.

Понятия эти, конечно, относительны. Положение точек может сдвигаться в ту или другую сторону в зависимости от состояния организма и от одновременного или предварительного воздействия других факторов. Далее, оптимум того или иного физиологического процесса не обязательно отвечает оптимуму существования индивидуума или вида. Так, например, максимальная скорость развития яйца под воздействием того или иного фактора — оптимум его развития — не всегда соответствует той интенсивности фактора, при которой выживает наибольший процент здорового потомства, а именно той, которая является оптимумом для существования вида.

Организмы в своих местообитаниях находятся под воздействием не изолированных факторов, а всей их совокупности и сами нуждаются для нормального развития и существования в определенной для каждого вида их комбинации. При этом те виды животных, которые имеют широкую общую экологическую валентность, то есть выдерживают значительные колебания основных ведущих факторов, могут выживать при самых различных их комбинациях, — то есть, обитать в различных местообитаниях — стациях или биотопах. И наоборот, виды, имеющие узкую экологическую валентность по ряду ведущих факторов, связаны с более или менее определенной и постоянной комбинацией факторов и могут в силу этого обитать лишь в определенных биотопах. Первые виды относятся к категории эвритопных, вторые — к стенотопным. Крайне эвритопные виды иначе называются убиквидами (от латинского слова *ubique* — везде, повсюду).

Наряду со свойством животных высккивать и избирать необходимые им условия существования, а также со способностью выдерживать колебания факторов среды, в выживании их первостепенное значение имеет способность к выработке в процессе эволюции специальных приспособлений к условиям местообитания.

Явление приспособленности, или адаптации, заключается в том, что животное по своей организации и свойственным ему проявлениям нервной деятельности отвечает условиям данной среды настолько, что в той или иной мере обеспечивается прохождение жизненного цикла особей и выживание его как вида.

Проявление адаптаций в органическом мире чрезвычайно многообразно и охватывает все стороны организации и жизнедеятельности животного. Для того, чтобы внести в это многообразие некоторую систему и таким образом легче в нем разбираться, необходимо классифицировать формы адаптаций. Можно принять следующие три основные их категории. Первые выражаются во внешней форме тела и его частей, а также в строении внутренних органов и составляют морфологические и анатомические приспособления. Вторые касаются отправления органов и, таким образом, охватывают явления физиологиче-

ского порядка — адаптации физиологические. Третьи, наконец, относятся к образу жизни, к нервной деятельности и поведению животного при поисках пищи, размножении, защите и других проявлениях жизнедеятельности. Адаптации этого рода можно объединить под названием адаптаций этологических, используя термин, предложенный в 1859 г. Исидором Жоффруа Сент-Иллером. Предметом этологии являются инстинкты, обычаи и вообще «внешние проявления жизнедеятельности животных»<sup>1</sup>.

Эта классификация адаптаций охватывает все формы приспособления животных и их реакций на воздействия среды, хотя границы между отдельными категориями иногда условны. К тому же приспособления часто бывают сложны и принадлежат двум или даже всем трем намеченным категориям. Так, например, ядовитые железы змей и членистоногих связаны с наличием колющего аппарата в виде трубчатых зубов или жала. Физиологическое приспособление тут сочетается с анатомическим, а если пользование этим оружием сопряжено с какими-либо специальными инстинктами и поведением, если, скажем, укол всегда наносится в определенный нервный узел и вызывает паралич добычи, запасаемой, как у наездников, на корм для потомства, то такое приспособление должно быть отнесено также и к категории приспособлений этологических.

Адаптации обычно проявляются на многих чертах организации и на образе жизни животного. Нередко они настолько специфичны для обитателей той или другой среды, что как бы отражают на себе ее условия. В силу этого общая среда обитания и сходный образ жизни вырабатывают у животных, даже далеко стоящих друг от друга в систематическом отношении, общее внешнее сходство в строении и поведении, создают общие жизненные формы, или экологические типы. Примером могут служить: насекомоядные воздушные охотники — ласточки, летучие мыши, стрекозы; землерои — крот и медведка; морские пелагические охотники — дельфин и тунец и т. п.

Термин «жизненные формы» был введен в географии растений Гумбольдтом. В дальнейшем это понятие было уточнено и разработано ботаниками. В зоологической литературе название «жизненная форма» появляется значительно позже, и до настоящего времени в толковании его содержания нет единообразия и достаточной определенности. Мы будем понимать под жизненной формой тот или иной общий тип приспособления животного к среде обитания и к определенному образу жизни в ней.

В структуре биоценоза каждое животное, представляющее собой ту или иную жизненную форму, занимает определенное место, является определенным звеном в сложной сети взаимо-

связанных организмов. В этом смысле принято говорить, что данный вид занимает в биоценозе определенную экологическую нишу. Например, в каждом водоеме обычно имеются мелкие планктонные животные, пожирающие сестон, добывая его путем фильтрации воды, и сами служащие пищей для более крупных планктонных или же прикрепленных видов. Эту нишу планктонных фильтровальщиков в пресных водах занимают чаще всего ветвистоусые рачки — дафнии, а нишу питающихся ими прикрепленных щупальщиков — гидры и планктоноядные рыбы.

Причины и пути возникновения адаптаций, как известно, нашли материалистическое объяснение впервые в теории Дарвина. Наряду с отбором, сохраняющим и усиливающим в ряде генераций полезные для вида в борьбе за существование особенности, Дарвин принимал и концепцию Ламарка о значении упражнения или неупражнения органов и непосредственное направленное воздействие внешних факторов в выработку соответствующих приспособлений. Однако Дарвин не учитывал момента ассимиляции организмом условий существования, превращения внешнего во внутреннее и наоборот. Только учение мичуринской биологии о ведущем значении процесса обмена веществ в явлениях взаимосвязи и диалектического единства организма и среды вскрыло внутреннее содержание процесса возникновения изменчивости и развития адаптации.

Наследственность, по акад. Т. Д. Лысенко, есть свойство организма требовать определенных условий существования, тех условий, которые были ассимилированы данным видом в ряде предыдущих поколений. Всякое изменение наследственности заключается в том, что организм ассимилирует новые условия; это ведет к изменению прежнего типа обмена веществ и, как следствие этого, к физиологическим, морфологическим и другим изменениям. В отживании прежнего типа и одновременном закреплении нового типа обмена веществ в организме и заключается то внутреннее противоречие, которое является движущей силой развития новых органических форм. При этом новые условия, ассимилированные организмом, всегда вызывают изменения, адекватные этим условиям.

Таким образом, адаптации возникают под воздействием внешних факторов, ассимилируемых организмом, и закрепляются путем наследования приобретенных признаков. Развитие адаптаций всегда контролируется и направляется отбором, сохраняющим наиболее приспособленных. В результате все виды животных оказываются в той или иной форме приспособленными отбором к определенной среде обитания и к тому или иному образу жизни в ней, образуя разнообразные экологические типы, или жизненные формы.

Как видно из способа их происхождения, адаптации не могут быть и никогда не являются абсолютными, но действительны только в данных во времени и пространстве условиях среды,

<sup>1</sup> В действительности науки этологии нет, и термин этот употребляется чисто условно.

под влиянием каких они возникли и развились. Чем уже приспособления организма, чем более организм специализирован, тем сильнее он зависит от определенной среды или от отдельных ее факторов. В таких случаях уже при незначительных качественных изменениях в окружающей обстановке он становится неприспособленным, и возникшие противоречия между внутренним и внешним приводят к гибели или разрешаются ассимиляцией организмом новых условий и развитием новых адаптаций. Относительность даже казалось бы, весьма совершенных приспособлений, например, охранительной окраски, наглядно видна из известных опытов над богомолами зеленой и бурой цветных вариаций. Защитное действие этой окраски в опытах, поставленных в природе, оказалось действительным при нападении чеканов и недействительным при нападении ворон. Возможно, здесь сказывается различный способ охоты этих птиц. Ворон по способу добывания пищи можно отнести к осматрщикам, выскивающим добычу на ходу, чеканы же являются своего рода активными засадниками, так как, усаживаясь на вершинах кустов, на камнях и других возвышениях, они высматривают добычу издали и берут ее с налета.

Подводя итоги рассмотрения взаимоотношений животного организма и среды, можно сказать, что в основе способности животных избирать необходимые условия существования и использовать морфологические и другие адаптации лежат явления раздражимости, ощущения и более сложные проявления нервно-моторной деятельности, направленные на уравнивание организма с внешними силами окружающей среды. «Вся жизнь,— говорит И. П. Павлов,— от простейших до сложнейших организмов, включая, конечно, и человека, есть длинный ряд все усложняющихся до высочайшей степени уравниваний внешней среды».

Согласно марксистско-ленинскому принципу отражения, любые природные системы, и живые и неживые, воздействуют друг на друга посредством взаимного отражения. Содержание отражения зависит от свойства системы, от ее сложности и свойственной ей формы движения материи и в соответствии с этим может быть то более, то менее совершенным.

Исходя из этого, представляется возможность принять, что общая особенность содержания отражения животных организмов в их взаимодействии с окружающей средой заключается в активном, или динамическом, уравнивании. Иначе говоря, содержанием отражения в животном организме является сохранение целостности системы путем уравнивания с внешними силами окружающей среды, или в приспособляемости в широком значении этого термина.

Всецело завися от окружающей среды, животные со своей стороны в процессе жизнедеятельности оказывают на составляющие ее части глубокое воздействие. Эта связь проявляется всюду

уже в самом питании животных за счет других организмов. Особенно заметной становится она при массовом развитии того или иного фитофага. Древесная растительность, особенно хвойные леса, систематически подвергаются нападению насекомых-вредителей. Так, например, развитие сибирского шелкопряда вызывает временами гибель кедровников и других хвойных лесов на площади сотен тысяч гектаров, что сопровождается соответствующими изменениями в составе всего растительного покрова и животного населения. Относительно легко учитывается и общеизвестен ущерб, причиняемый вредителями сельского хозяйства. В бывшей Полтавской губернии при недостаточности мероприятий по защите урожая в иные годы хлебные мушки — шведка и гессенка — уничтожали до 27% урожая, или 150 млн. пудов зерна, что составляет в среднем годовую норму хлеба для 15 млн. человек.

Североафриканская саранча (*Schistocerca*) нередко большими стаями направляется на Восток, иногда попадая в пределы юго-восточных республик СССР. По данным, приводимым акад. Вернадским, размеры одной из таких стай были учтены при перелете ее через Красное море на Аравийский полуостров. По подсчетам она занимала площадь до 60 000 км<sup>2</sup> и составляла по весу 44 млн. т. Подобные стаи не только потребляют огромное количество зеленой массы растений при своем развитии, прежде чем подняться на крылья, но и перемешают в себе при перелетах десятки миллионов тонн живой материи на сотни километров от места отрождения, продолжая и здесь свою разрушительную деятельность.

В отношении воздействия животных на почву достаточно упомянуть о работе дождевых червей, впервые подробно изученной еще Ч. Дарвиным. Плотность их колеблется на различных почвах от нескольких десятков тысяч до 100 и более тысяч на 1 га, а количество выносимой ими земли достигает 50 т в год на 1 га. В степях Украины открытый акад. Высоцким червь *Dendrolaela mariupoliensis* спускается с поверхности глубоко в лёссовую подпочву; почти всюду на вертикальных стенках степных оврагов можно проследить остатки его ходов, уходящих на глубину 8 и более метров.

Дождевые черви являются далеко не единственными животными, участвующими в создании структуры почвы. Более мелкие представители тех же малощетинковых червей сем. *Enchytraeidae*, а также многочисленные виды круглых червей — хищных, фитофагов и сапрофагов пронизывают ее своими тончайшими ходами, достигая плотности до миллиона и более на 1 га.

Деятельность муравьев и млекопитающих землероев не столь повсеместна, однако поселения байбаков, песчанок, водяной крысы и многих других норников можно определить уже издали по характеру создаваемого ими микрорельефа.

Движение химических элементов, входящих в состав земной коры и атмосферы, составляет предмет изучения геохимии. Организмы как животные, так и растительные составляющими их тело химическими элементами включены в это движение. Поэтому основной связью организмов с неживой природой следует признать связь геохимическую. Из 102 химических элементов 42 участвуют в круговороте и получили название циклических, или органогенных. Наибольшее значение по количеству и распределению имеют С, N, O, Fe, Ph, S, K, Ca, Mg и Si. Весь кислород атмосферы обязан своим происхождением жизнедеятельности растений, в то же время его круговорот обеспечивает окислительные процессы и круговорот других циклических элементов.

Таким образом, животные, как и растения, влияя на структуру и рельеф почвы и составляя необходимые звенья в круговороте органогенных элементов в почве, в водах и атмосфере, неразрывно связаны с неживой природой и составляют с ней единое целое. Положение о единстве организма и среды является основным положением мичуринской биологии.

## **ЗАВИСИМОСТЬ ЖИВОТНЫХ ОТ ГЛАВНЕЙШИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ**

Как указывалось, расчленение среды на составляющие ее части является в значительной степени искусственным, поскольку организмы в своих местообитаниях находятся под комплексным влиянием всей совокупности окружающих факторов, но оно в то же время совершенно необходимо для целей анализа среды обитания.

Проведя такой анализ, мы подойдем к синтезу, задача которого заключается в том, чтобы выяснить, как сочетаются факторы в основных местообитаниях и как эти сочетания отражаются на характере организации и жизнедеятельности животного населения этих основных биотопов.

Каждое животное обитает в свойственном ему биотопе, то есть требует определенных физико-географических условий и в то же время является членом населяющего биотоп биоценоза, то есть находится в сложных связях с различными растительными и животными организмами. Реальная среда обитания в силу этого всегда складывается из двух взаимопроникающих категорий факторов: элементов неживой природы — факторов абиотических — и элементов живой природы — факторов биотических. Далее, по основным средам жизни весь органический мир разделяется на обитателей водной среды — гидробиос — и обитателей суши — аэробии, для которых окружающей средой служит воздух. Абиотические условия для тех и других глубоко различны и требуют отдельного рассмотрения.

### **ФАКТОРЫ НЕОРГАНИЧЕСКОЙ СРЕДЫ**

#### **Вода как среда обитания животных**

*Общие свойства.* Животная жизнь возникла в воде и здесь прошла большую часть своего развития. 82% всех классов и подклассов животных возникло в воде и лишь 18% — на суше. В силу этого водная среда, особенно среда морская, представляет собой местообитание, наиболее отвечающее основным потребностям животного, доступное для выживания здесь самых

разнообразных организмов, вплоть до наиболее примитивных и мало специализированных. С другой стороны, придонные и береговые части водоемов образуют разнообразные местные биотопы, способствующие возникновению и развитию здесь также и узкоспециализированных, приуроченных к ним форм животных.

Это обстоятельство является причиной того, что водное население в отношении разнообразия организации и богатства жизненных форм далеко превосходит население суши. Все типы строения и формы симметрии, известные в животном мире, представлены в море. О разнообразии водного населения по сравнению с животными суши свидетельствует и систематическое их сопоставление.

В воде представлены все типы животного мира, из них четыре полностью состоят из водных обитателей, четыре других также, в основном, водные и имеют на суше лишь немногих представителей, и только членистоногие и позвоночные в числе немногих классов, как насекомые, птицы и другие, вполне освоили наземную стихию. В то же время из возникших на суше классов только первичнотрахейные и многоножки совершенно не представлены в воде.

Обитающие в воде животные как по своему происхождению, так и по образу жизни связаны с ней не в одинаковой степени. Здесь следует различать первичноводных животных, составляющих огромное большинство водной фауны, предки которых всегда жили в воде, и вторичноводных, представляющих собой выходцев из среды воздушной, — вторично приспособившихся к жизни в воде. Их сравнительно очень немного, это преимущественно жители пресных вод; сюда относятся некоторые брюхоногие моллюски, все водные насекомые, а из млекопитающих — сиреневые и китообразные. Характерным для вторичноводных является то, что, переходя к водному образу жизни, они сохраняют в огромном большинстве случаев воздушное дыхание и только немногие приспособляют органы воздушного дыхания к водной среде.

От вторичноводных не всегда резко отличимы амфибионты, то есть, животные, использующие в своей жизнедеятельности или на различных стадиях в цикле развития и водную и воздушную среду и обладающие соответствующими изменениями в строении органов передвижения и дыхания; таковы, например, амфибии, амфибионтные рептилии, птицы, млекопитающие и некоторые развивающиеся в воде воздушные насекомые.

Переходя к рассмотрению отдельных факторов, в первую очередь следует остановиться на тех особенностях водной среды, которые способствуют развитию здесь животных самого различного строения и формы.

Весьма существенное значение при этом имеет значитель-

ная плотность водной среды: удельный вес морской воды — 1,025 почти не уступает весу протоплазмы, — 1,02—1,06. В такой воде тяжесть тела значительно уменьшается, а у протоплазматических животных фактически отсутствует. Это дает возможность сохранять форму без особых скелетных образований

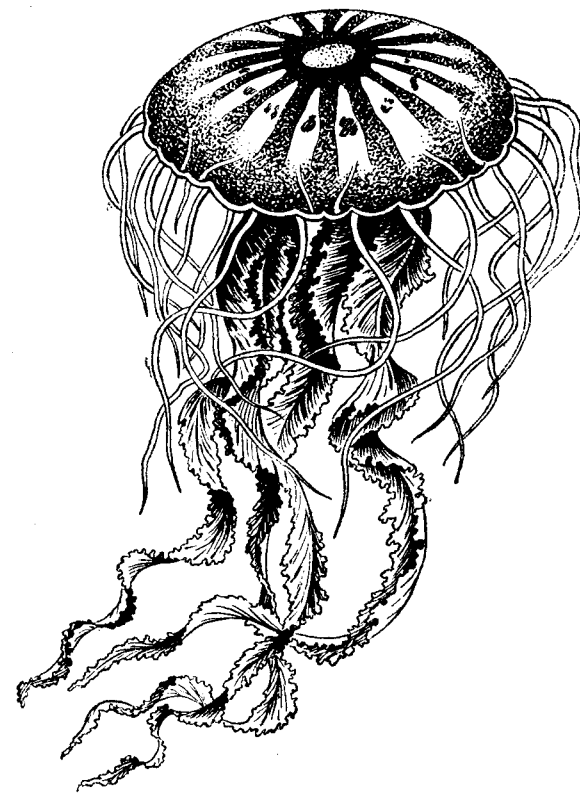


Рис. 1. Дискомедуза (из Геккеля «Красота форм в природе»).

сильной мускулатуры. Потеря в весе облегчает активное ползание и плавание и даже позволяет флоттировать, как бы парить во взвешенном состоянии в толще воды. Типичные для многих водных организмов формы в виде студенистых шаров, колоколов, дисков, как у радиолярий и медуз, или в виде изящных гирлянд, как у сифонофор, а также организмы, снабженные нежными отростками, во много раз превосходящими длину тела, могут существовать только в относительно плотной среде.

Эта же плотность обуславливает нахождение в воде во взвешенном состоянии большого количества пищевого материала в виде живого планктона и детрита, что дает возможность существованию прикрепленных и прирастающих форм, обычно радиально-симметричных. В то же время активно пла-

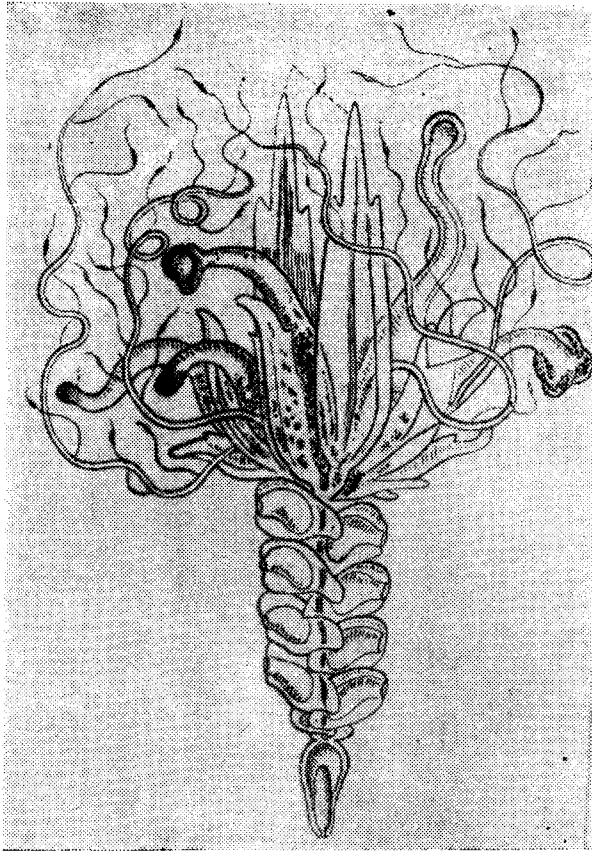


Рис. 2. Сифонофора — *Nectalia loligo*  
(по Геккелю).

вающие в воде или ползающие по дну животные приобретают двустороннюю, билатеральную, симметрию и развивают свои специальные приспособления для передвижения.

Изотоничность морской воды жидким составным частям тела большинства водных животных делает излишним развитие плотных покровов, изолирующих организм от окружающей среды и других приспособлений осморегулирования.

Подвижность, а равным образом и высокая теплопроводность, большая чем у всех жидкостей, способствует выравниванию температуры в водоемах. В то же время большая удельная теплота, уступающая только удельной теплоте аммиака и водорода, содействует сохранению относительно постоянной температуры и избавляет организмы от всегда неблагоприятных для их жизни резких ее колебаний.

Наконец, наибольшая плотность воды при  $+4^{\circ}$  и образование в силу этого, как правило, только поверхностного льда облегчает зимовку водных животных в средних и высоких широтах.

В ряде этих абиотических факторов, благоприятствующих развитию животной жизни в воде, и особенно в море, следует поместить еще один фактор, являющийся, по существу, уже биотическим. Суть его заключается в том, что первооснову питания животных в море составляют мелкие одноклеточные водоросли, доступные для самых примитивных животных, так как для их похищения не требуется специальных органов нападения и размельчения. Захватывание их может происходить даже с помощью псевдоподий, а переваривание — в пищеварительных вакуолях.

Таким образом, целый ряд основных свойств водной среды благоприятствует развитию животной жизни, и она по разнообразию форм, типов, классов и по количеству особей (но не видов) достигает здесь наибольшего своего расцвета. Это и не может быть иначе, так как жизнь возникла в воде и поэтому морфологически и физиологически находится в глубоком соответствии с условиями этой среды.

Водная, особенно морская, среда по сравнению со средой наземной является весьма постоянной. Условия существования в мировом океане, особенно для планктонных и глубоководных организмов, по-видимому, не изменялись существенно на протяжении целых геологических эпох. Этим объясняется, надо полагать, большая древность значительного числа современных морских животных, существующих почти без изменения (в форме сходных видов и родов) с силура и даже с кембрия, то есть на протяжении многих миллионов лет.

Однако, как ни постоянны основные свойства водной среды, они подвержены изменениям, хотя и постепенным во времени и не одинаковым в различных частях даже одного и того же водоема. Эти изменения в той или иной мере отражаются на особенностях организации и на распределении водных животных.

**Объем водоема.** Многие мелкие и микроскопические животные могут развиваться в водоемах любого размера, вплоть до незначительных луж. Не лишены населения даже временные скопления воды в пазухах листьев, в микроскопических «карманчиках» на пластинках печеночника (*Frullania*) или

просто во влажном мху. Чем крупнее и разнообразнее по условиям местообитания водоем, тем богаче численно и многообразнее по представленным здесь жизненным формам его население. Крупные виды, естественно, могут развиваться нормально только в достаточно обширных водоемах. Наиболее крупные рыбы и морские млекопитающие являются обитателями открытого океана.

Наблюдения, однако, показывают, что и мелкие животные требуют для достижения нормального роста соответствующего пространства. Так, особи одного и того же вида, населяющие небольшие водоемы или живущие в более или менее изолированных свободных пространствах среди коралловых рифов или зарослей макрофитов, уступают в росте особям, развивающимся в нормальных условиях. Экспериментально эта зависимость была подтверждена Семпертом еще в 1880 г. на развитии прудовика в аквариумах различного объема, а также давно учитывается в практике рыбоводства при запуске рыб в кормовые пруды. Одной из основных причин здесь является недостаточное питание, однако и продукты выделения оказывают, по-видимому, не меньшее влияние. Так, например, помещение в аквариуме с планариями планарий, того же или близких видов, изолированных в сетчатых сосудах, так же отражалось отрицательно на росте первых, в то время как подсадка животных далеких видов не оказывала на них влияния. Недавно В. И. Жадин привел данные, показывающие, что часто наши обычные моллюски в мелких пойменных водоемах, наоборот превосходят размерами особей из основного водоема. Эти факты едва ли опровергают высказанное выше общее положение, так как в данном случае, помимо объема воды, условия освещения, прогревания, аэрации, состав пищи и другие факторы в сравниваемых водоемах различны и не могут не оказывать со своей стороны влияния на темпы роста животных.

**Давление.** Быстро меняющимся по вертикали водоема фактором является давление. Оно обуславливается глубиной и возрастает на одну атмосферу с погружением на каждые 10,07 м. Уже средняя глубина океана достигает 3500 м; в Тихом океане известны пучины свыше 10 км глубины. Спектр фактора давления в мировом океане колеблется, таким образом, в зависимости от глубины от 1 до 1000 атм. Непосредственно животные добывались с глубины свыше 10 км. Так, глубоководная экспедиция на судне «Витязь» обнаружила к востоку от Курильских островов на глубине свыше 10 км более 50 видов животных, причем часть из них не встречалась выше 6—7 км. Они живут, следовательно, под колоссальным давлением от нескольких сот до 1000 с лишним атмосфер.

Жизнь возможна, таким образом, на всех глубинах, но отдельные виды реагируют на этот фактор по-разному. Можно говорить об эврибатных и о стенобатных животных, в за-

висимости от того, встречаются ли они на различных глубинах или требуют для своего существования более или менее постоянного давления и вследствие этого придерживаются определенной глубины. Среди стенобатных, в свою очередь, следует различать батофильных животных, живущих только на больших глубинах, и батофобных, встречающихся только на мелководье.

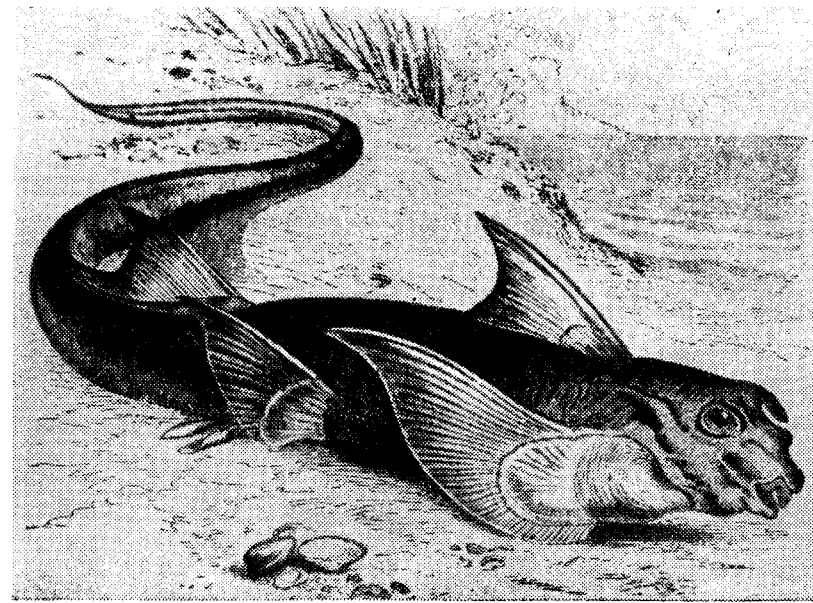


Рис. 3 Химера — *Chimaera monstrosa* (из Никольского, 1902).

Батофилами, например, являются: род моллюсков — *Pleurotomaria*, кубомедузы, из рыб — химеры к батофабным — моллюск морское блюдечко (*Patella*), червь пескожил (*Arenicola*), из рыб — кузовки и другие.

Большинство животных является более или менее стенобатными, эврибатных значительно меньше. Среди них можно назвать пластинчатожаберного моллюска *Modiolaria discors*, встречающегося от поверхности до глубины 3250 м и *Natica groenlandica* — от 35 до 2350 м.

Быструю и значительную смену давления плохо переносят большинство видов. Наблюдение над рыбами и другими животными, добытыми с больших глубин, показывает, что тело их вздувается, происходит выделение растворенных в жидко-

стях тела газов, а это приводит к механическим повреждениям клеток, тканей и к гибели животного. Однако у зна-

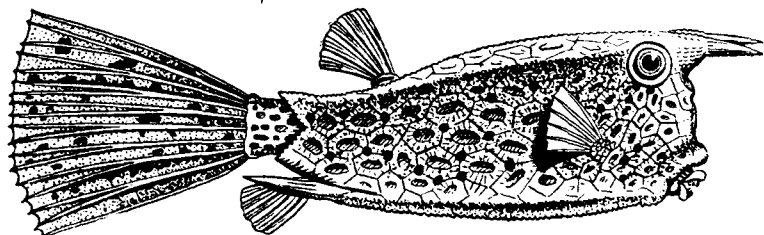


Рис. 4. Кузовок рогатый — *Ostracion cornutus* (из Никольского «Гады и рыбы», 1902).

чительного числа видов наблюдается нормальная суточная миграция, причем в течение относительно короткого времени они перемещаются по вертикали на десятки и даже сотни метров. Сильные, крупные животные, например киты и кашалоты, ныряя на глубину до 300 м, подвергаются еще более резким колебаниям давления.

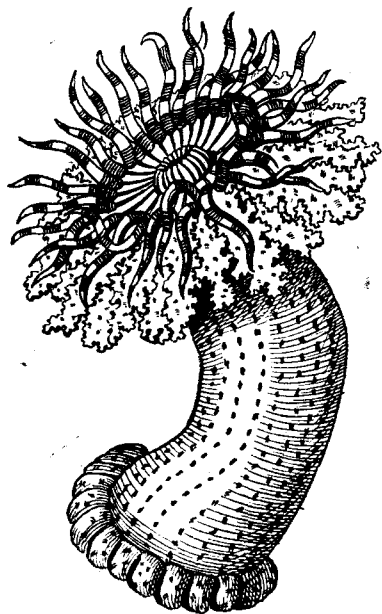


Рис. 5. Актиния — *Actinia* (из Геккеля).

Лабораторные опыты Реньяра, подвергавшего ряд морских и пресноводных животных высокому давлению до 1000 атм, показали, что они реагировали неодинаково; актинии выдерживали 1000 плавунец — 600 и карп — до 300 атм.

Об особенностях организации, обусловленных жизнью под большим давлением, известно пока немного. Отмечалось уменьшение прочности скелета у глубоководных рыб и морских ежей.

К защитным приспособлениям, связанным с глубоким нырянием, можно отнести

скелетное окологлазное кольцо у ихтиозавров, чрезвычайное утолщение склеры в глазах китов.

Специальными органами, служащими для восприятия изменений давления и, следовательно, изменения глубины, является, по-видимому, так называемый аппарат Вебера, имеющий-

ся у многих рыб и связывающий плавательный пузырь с камерой внутреннего уха.

**Движение воды.** Обычные, вызываемые ветром на поверхности водоемов волны, завываясь и обрушиваясь на вершинах, могут повреждать нежных планктонных животных и воспринимаются ими отрицательно, вызывая опускание многих из них в более глубокие слои.

Океанские волны достигают высоты 5 м и развивают у открытых крутых берегов давление до 15 т на 1 м<sup>2</sup>. В связи с этим обитатели прибойной зоны, особенно на скалистых побережьях, имеют характерные признаки реофильных животных: уплощенное, обтекаемое тело, прочные покровы или скелет, цепкие конечности и присоски. Здесь много прикрепляющихся и прирастающих форм, обычны буравящие моллюски. Крабы и другие подвижные животные обладают способностью тонко реагировать на изменение направления и интенсивности водяных струй, позволяющей им при передвижениях быстро находить необходимые временные укрытия от ударов волн.

Поверхностные воды мирового океана почти полностью охвачены различными морскими течениями. Они нередко простираются на тысячи километров и достигают скорости до 3,5 м/сек. На организации пелагических, переносимых пассивно животных они не отражаются, но имеют большое значение для расселения малоподвижных и прикрепленных животных, имеющих в цикле развития свободноплавающих личинок медузоидную стадию и другие приспособления, способствующие расселению. Личинки кораллов ведут планктонную жизнь 5—25 дней, личинки ракообразных — 26—30 дней, иглокожих — до 60 дней и за это время могут переноситься течениями на большое расстояние.

Течение в реках, впадающих в моря, наоборот, препятствует вселению таких личинок и других малоподвижных планктонных животных. Этим, по-видимому, объясняется тот факт, что пресноводные выходцы из моря, в отличие от родственных им морских представителей, имеют прямое развитие, например, гидры, ресничные и кольчатые черви, почти все моллюски и большинство ракообразных.

Скорость течения рек весьма различна. В верховьях горных потоков она может достигать 6 м/сек и более, а в устьях больших рек снижается до нуля. Обитатели быстрых рек имеют характерные приспособления, отмеченные уже для морских реофилов и позволяющие им закрепляться и противостоять напору воды. Реофильные рыбы (форель) обычно, в отличие от сжатых с боков лимнофильных (карась), имеют вальковатую или трехгранную в сечении форму.

Специальными органами, служащими для восприятия течения и тончайших токов воды, являются, как можно считать установленным, органы боковой линии рыб, личинок, а также

и взрослых, живущих в воде амфибий. В экспериментальных условиях рыбы реагировали на струи воды, направленные на различные участки тела, а ослепленные плавали, не натываясь на препятствия. При выжженных боковых линиях спо-

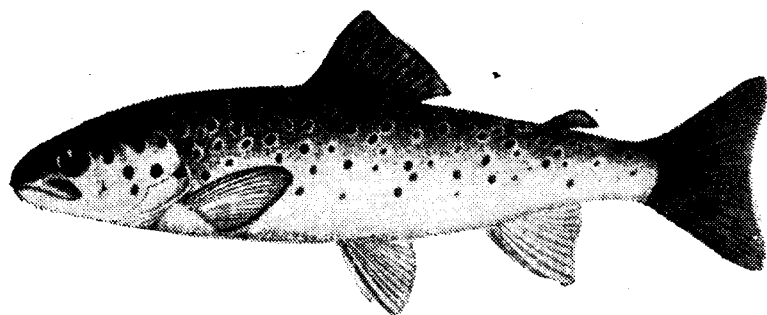


Рис. 6. Форель — *Salmo fario* (из Никольского, 1902).

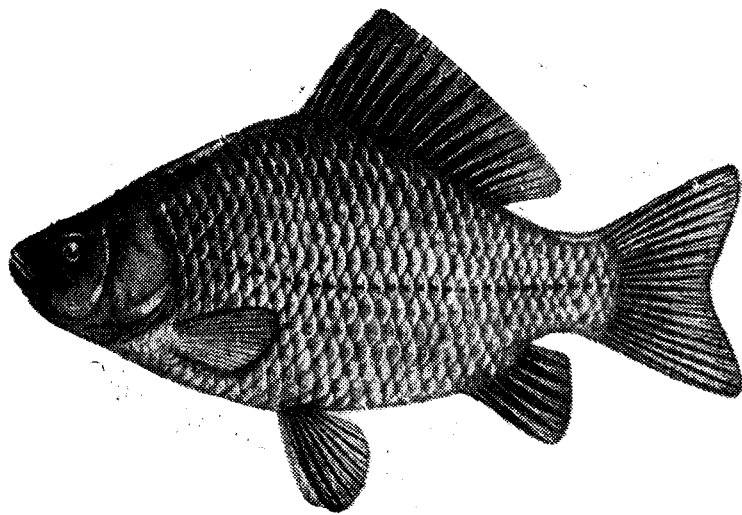


Рис. 7. Карась обыкновенный — *Carassius vulgaris* (из Никольского, 1902).

способность ориентироваться среди подводных предметов терялась.

Заканчивая, следует упомянуть о наблюдающихся в море при соответствующих сочетаниях направления течений и конфигурации дна вертикальных перемещениях водных масс. Места выхода на поверхность глубинных вод в таких случаях отличаются богатством органической жизни, потому что вос-

ходящие токи воды несут с собою большое количество нитратов и фосфатов и тем самым создают условия, способствующие процветанию фитопланктона, на базе которого происходит развитие и массовое скопление животных.

**Прозрачность.** Прозрачность воды, обуславливающая проникновение световых лучей в глубину, зависит в значительной мере от количества планктона, органических и минеральных частиц, взвешенных в ней и поэтому может колебаться в широких пределах. Но и лишенная этих примесей вода не является вполне прозрачной средой. Отражая, поглощая и рассеивая падающие на ее поверхность солнечные лучи, она гасит их полностью на известной глубине. При этом быстрее поглощаются лучи красной половины спектра, а глубже всего проникают зеленые и синие. Они же, претерпевая отражение и частично выходя из-под воды, обуславливают ее синюю или голубоватую окраску. Присутствие посторонних частиц увеличивает рассеивание и выход на поверхность также и других лучей спектра, что придает цвету воды зеленоватый или желтовато-зеленый оттенок. Наибольшей прозрачностью отличается морская вода, чем и объясняется ее синяя окраска.

Количество света, проникающего в воду, зависит еще от угла падения лучей: при известном наклоне они полностью отражаются ее поверхностью. Таким образом, наиболее глубоко будут просвечиваться глубины тропического пояса в полуденные часы. Данные, полученные при помощи светочувствительных пластинок, свидетельствуют о том, что предел проникновения наименее поглощаемых фиолетовых лучей лежит здесь на глубине 1500—1700 м. Для внутренних водоемов граница эта значительно выше, например, для Женевского озера она находится уже на глубине 200—240 м.

В обычных гидробиологических работах прозрачность воды определяется при помощи диска Секки, то есть путем установления глубины, на которой перестает быть видимым белый металлический диск диаметром в 30 см. Наибольшая прозрачность, которая была определена по этому способу, обнаружена в Саргассовом море, где она достигает 66 м. Во внутренних морях прозрачность намного слабее — до 20 м в Черном и до 13 м в Балтийском морях. В пресных водоемах она обычно еще меньше и только в отличающихся особой прозрачностью горных озерах достигает 15—20 м.

Прозрачность воды имеет решающее значение в распределении фотосинтезирующих организмов. Так как ассимиляция происходит наиболее интенсивно в красных и желтых лучах спектра, то есть тех, которые, как отмечалось, первыми поглощаются водой, то местом процветания бентических и планктонных растений является только поверхностный слой до глубины, примерно, 100 м. Он составляет первый верхний наиболее продуктивный, так называемый полифотный ярус.

Ниже, от 100 до 400—500 м, лежит мезофотный ярус, освещаемый главным образом голубыми и фиолетовыми лучами и населенный сравнительно немногочисленными видами тенелюбивых водорослей. На глубинах свыше 500 м даже под тропиками количество света уже недостаточно для существования водорослей. Здесь начинается олигофотный ярус, простирающийся до крайних пределов проникновения света, то есть, как указывалось, до 1500 м, где он сменяется темным — афотным ярусом.

Животные в своем питании в конечном счете всецело зависят от растений, поэтому распределение последних отражается и на богатстве животного населения. Наиболее богатым оно будет также в первом и во втором ярусе. Однако в

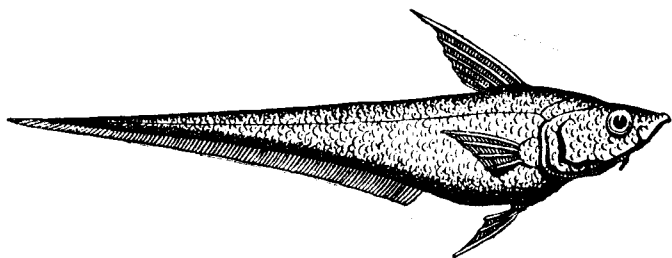


Рис. 8. Глубоководная рыба (из Кашкарова, 1935).

отличие от растений животная жизнь, хотя и значительно обедненная, существует и в афотном ярусе вплоть до самых больших глубин океана.

Отношение различных видов животных к свету и его интенсивности неодинаково. Здесь, как и при рассмотрении влияния других факторов, можно различать эврифотных и стенофотных животных, а среди последних — фотофильных и фотофобных. Влияние света, комбинируясь с другими факторами, отражается, таким образом, на вертикальном распределении животных и размещении их среди скал, камней и зарослей водорослей в зависимости от неодинаковой интенсивности освещения на открытых и затененных участках дна.

Наблюдающаяся у целого ряда планктонных, а отчасти и у нектонных организмов правильная суточная вертикальная миграция обуславливается (если и не во всех, то в огромном большинстве случаев) колебанием интенсивности освещения. При этом целый ряд других факторов, как температура, соленость, ветер и вызываемое им волнение и прочее, может значительно нарушать и маскировать влияние освещения, вплоть до изменения знака фототаксиса. Это наблюдается, например, при повышении температуры, когда некоторые фотофильные животные становятся фотофобными.

Свет оказывает непосредственное влияние на органы зрения, стимулируя их развитие. С другой стороны, ослабление

его интенсивности или полное отсутствие косвенно способствуют развитию органов свечения и усилению органов осязания.

Наибольшего разнообразия органы зрения достигают у обитателей полифотного яруса. Здесь они свойственны не только свободноплавающим животным, но и некоторым пластинчатожаберным моллюскам, живущим в трубках полихетам и многим другим прикрепленным или малоподвижным представителям донной фауны.

Ниже, в мезофотном и особенно в афотном ярусах, преобладают формы, лишенные органов зрения. С другой стороны, здесь нередко встречаются отдельные представители высших беспозвоночных — раков, головоногих моллюсков, а также рыб с непомерно развитыми глазами, приспособленными для улавливания последних лучей, проникающих сюда сверху или испускаемых органами свечения, наиболее развитыми именно у глубоководных животных.

**Температура.** Температура, ее колебания и распределение в водоемах, является важным фактором, отражающимся как на организации животных, так и на их распространении. Диапазон этого фактора зависит от широты места и глубины, а кроме того, неодинаков в море и во внутренних водоемах. Годовые колебания температуры поверхностных слоев составляют в тропических и приполярных морях всего 2—3°. В средних широтах в открытом океане они доходят до 10° и, лишь как исключение, в некоторых внутренних и краевых морях, как Черное и Желтое, достигают 25—27°.

На глубине 200 м эти колебания уже затухают. Ниже 2000—3000 м во всем мировом океане господствует приблизительно одинаковая температура — несколько выше 0°, хотя местами может опускаться и до —2—3°.

Годовая амплитуда температуры внутренних водоемов всегда более значительна, в средних широтах мелкие водоемы летом могут прогреваться свыше 30°, зимою же температура воды здесь падает до 4°, а в случае замерзания и промерзания — до 0° и ниже.

Отношение водных животных к температурному фактору неодинаково. Здесь, как и при рассмотрении прочих факторов, можно различать эвритермных и стенотермных животных, а среди последних — теплолюбивых, или термофильных, и холоднолюбивых, или термофобных (психрофильных), животных. Их отношения к температуре проявляются, в основном, в их географическом распределении или в некоторой стенобатности и, наконец, у обитателей горных водоемов — в отношении к высоте над уровнем моря, поскольку она обуславливает температурные условия и водоемов.

Количество термофильных видов превышает количество термоеробных и эвритермных видов животных, но и полярные моря имеют разнообразное и довольно богатое население. Планк-

тон умеренных и холодных морей по числу особей даже превосходит таковой в тропических частях океана.

Все внутренние водоемы, не исключая и промерзающих, всегда имеют также более или менее обильное население, и только горячие источники — термы с температурой свыше  $50-52^{\circ}$  — совершенно лишены животной жизни.

В водоемах, имеющих сезонную смену температуры, наблюдается частичная периодическая смена растительного и животного населения, особенно планктонных организмов.

Помимо распространения, температурный фактор резко отражается на ходе физиологических процессов, темпах развития и роста. Зависимость эта, представленная графически, выражается двускатной кривой с температурным минимумом, оптимумом и максимумом для данного процесса, которые являются, конечно, относительными, неодинаковыми для разных видов и различных стадий того же вида, меняющимися в зависимости от предварительного или одновременного воздействия на животных других факторов. Соотношение между повышением температуры и ускорением того или иного процесса в организме подчиняется закону Вант-Гоффа только на незначительных отрезках температурной кривой. Закон этот, как и другие химические закономерности в биологических процессах, находится здесь в «снятом» виде.

Развитие организма, как и созревание половых продуктов, при низких температурах затягивается, и это является, по-видимому, одной из причин некоторого гигантизма видов и особей, населяющих моря высоких широт и глубинные воды, по сравнению с особями и близкими видами из тропических и субтропических областей. Опыты воспитания различных водных животных в лабораторных условиях при относительно высокой или низкой температуре подтверждают это положение.

В то же время среди холодноводных животных в ряде типов морских беспозвоночных (кишечнополостных, моллюсков, иглокожих и др.) чаще встречаются живородящие виды, чем среди тепловодных.

При понижении температуры увеличивается вязкость воды. Так, при  $0^{\circ}$  она вдвое больше, чем при  $25^{\circ}$ . Согласно Оствальду, скорость погружения планктонных организмов прямо пропорциональна остаточному весу и обратно пропорциональна сопротивлению формы организма и вязкости воды. В холодной воде увеличивается, таким образом, пловучесть планктера независимо от его объема и формы. Поэтому уменьшение размеров, как и развитие длинных отростков, увеличивающих сопротивление формы при погружении, не является уже при этих условиях ведущим признаком организации многих планктонных животных, и они, обычно, в холодных водах глубин и вы-

соких широт имеют более крупные размеры и более короткие отростки, нежели в теплых поверхностных слоях воды.

До недавнего времени этими же причинами, согласно взгляду Везенберг Лунда, объясняли явление так называемого цикломорфоза пресноводных ветвистоусых раков (*Cladocera*) заключающегося в сезонной смене зимних более крупных и компактных форм летними — более мелкими, обычно снабженными выростами и придатками. Однако, по более правильному, по видимому, толкованию Вольтерека, шипы и выросты на панцире дафний являются рулями-стабилизаторами, удерживающими животное при движении в определенном слое воды. Это имеет значение при послойном распределении пищи, на-

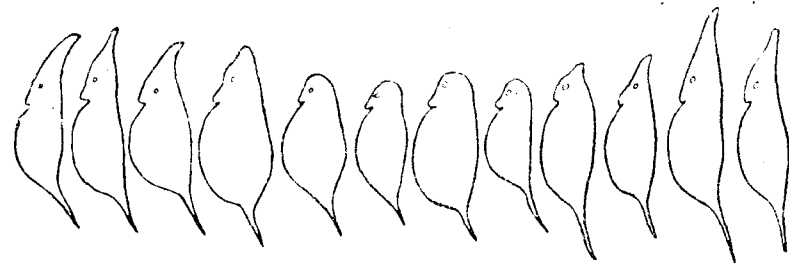


Рис. 9 Цикломорфоз *Daphnia cucullata* (из Яшнова).

блюдающемся летом в большинстве пресноводных водоемов, заселенных ветвистоусыми. Зимой распределение пищи равномерно, и стабилизаторы при этих условиях являлись бы бесполезными или даже вредными. О правильности этого взгляда говорит и то, что в очень мелких, сильно перегреваемых водоемах, где, следовательно, по Везенберг-Лунду, летние формы должны быть особенно резко выражены, цикломорфоз не наблюдается, так как ввиду незначительной глубины стратификация пищи отсутствует.

Цикломорфоз коловраток связан с температурой, по-видимому, только вторично, так как обуславливается не ею непосредственно, а улучшением питания, наступающим в летние месяцы при развитии в водоемах наннопланктона.

Население внутренних водоемов, а отчасти и морей в средних и высоких широтах в зимние месяцы подвергается действию низких, а у поверхности и отрицательных температур. Замерзание ухудшает также условия питания, аэрацию водоема и освещение. Это приводит к выработке приспособительных реакций, обеспечивающих в той или иной мере переживание этих периодически наступающих пессимальных условий. Наиболее распространенным приспособлением этого рода является зимняя спячка, протекающая у разных животных с

различной степенью глубины и усложненности. Иногда это простое более или менее глубокое оцепенение на месте обычного нахождения вида, в других случаях залеганию в спячку предшествует миграция в более глубокие части водоема и образование здесь иногда значительных скоплений зимующих особей, как это наблюдается, например, у осетровых и некоторых других рыб. Многие животные закапываются в ил или, наконец, образуют специальные покоящиеся холодоустойчивые стадии, покрытые более или менее плотными оболочками — цисты, зимующие яйца, геммулы и статобласты.

**Соленость.** Необходимым условием для жизни водных организмов является присутствие растворенных в воде солей. Дистиллированная вода ядовита для животных в виду развития кислой реакции от накопления  $\text{CO}_2$ , не нейтрализуемого солями.

Вполне пресноводные, лишенные растворенных солей, водоемы в природе фактически отсутствуют. Концентрация солей в воде мирового океана, если исключить внутренние моря, соединенные с океаном узкими проливами, весьма постоянна и колеблется от 32 до 38‰, составляя в среднем 35‰. Соленость поверхностных участков при сильном испарении может подыматься и выше — до 47‰ (Красное море) или, наоборот, падать при интенсивном таянии льдов (Арктика). Состав растворенных солей в разных частях мирового океана также одинаков. Соленость морей при впадении больших рек и внутренних морей значительно отличается от средней солености океана. Соленость озер и в меньшей степени других внутренних материковых водоемов чрезвычайно различна: от 0—0,5‰ до 280‰ (Баскунчак) и даже до 347‰ (Тамбуктанское озеро).

В зависимости от количества растворенных солей водоемы разделяются на аэриальные с соленостью до 0,2‰, олигалиновые — от 0,2 до 0,5 ‰, мезоэриальные — от 0,5—16‰, полиэриальные — от 16 до 47‰ и ультраэриальные — свыше 47‰.

Различные животные относятся к солености различно, большинство их — стеноэриальные. Имеются и эвриэриальные, типичными представителями которых являются, например, проходные рыбы. Среди стеноэриальных есть галофильные и галофобные представители, причем некоторые настолько чувствительны даже к относительно незначительным колебаниям солености, что являются индикаторами, показателями той или иной степени засоленности водоемов. Примером галофильных животных могут служить кораллы — создатели рифов, не выдерживающие даже незначительного снижения средней морской солености. Типичными галофобами являются амфибии, быстро погибающие в соленых водах.

Море, как можно предположить, представляет первичную среду обитания, поэтому огромное большинство водных организмов является морскими и в значительной мере стеноэриаль-

ными. Уменьшение солености, а тем более жизнь в так называемых пресных водах требуют обычно уже особых приспособлений, так как при этом нарушается изотоничность между жидкостями тела и средой, что угрожает организму чрезмерным оводнением.

Значительную часть пресноводных животных составляют вторичноводные, тело которых имеет более или менее плотные, мало проницаемые покровы (насекомые, клещи). В ряде других случаев тело изолируется выделением обильной слизи или даже студенистым панцирем. Средством борьбы с оводнением служит также усиление деятельности органов выделения — протонефридиев, почек и других приспособлений а у простейших — пульсирующих вакуолей. Последние обычно отсутствуют у морских простейших и являются в значительной мере органами осморегулирования.

Из неприспособительных реакций, наблюдающихся при переходе животного из моря в пресные воды, можно отметить уменьшение темпов роста и размеров тела, например, у камбалы часто замечается также уменьшение или потеря плодовитости.

Имеющие место в развитии большинства пресноводных моллюсков и ракообразных увеличение размера яиц и выпадение стадии планктонной личинки связано, как отмечалось, не с уменьшением солености среды, а со способом вселения в пресные воды из моря. Оно служит приспособлением против вынесения планктонных личинок обратно в море течением рек, являющихся главными «воротами» проникновения морских форм в пресные воды.

В основном же влияние солености сказывается на распределении животных и она является в значительной мере фактором зоогеографическим. Наибольшее число видов встречается при прочих равных условиях в воде нормальной морской солености, то есть около 35‰; при понижении солености количество видов быстро падает. С другой стороны, при повышении солености свыше средней нормы население беднеет с еще большей быстротой, в насыщенных солью водоемах выживают только очень немногие ультрагалофильные формы.

Животные, завися от количества и качества солей в водоемах, в то же время сами оказывают большое влияние на соленость воды. Концентрация кальция в теле многих животных в 100 раз превосходит таковую в морской воде, а концентрация кремния — даже в тысячу раз. В меньшей степени отличается концентрация железных и других солей. В результате животные накапливают в своем теле, переводят в мало растворимое состояние и откладывают на дне в виде скелетов и раковин огромное количество солей. Толщи отложений мела и известняков, коралловые рифы, тянущиеся на сотни километров, наглядно свидетельствуют о размерах этого процесса. Обрат-

ный перевод кальция в раствор под воздействием буравящих известняки губок и некоторых других животных имеет относительно ограниченное распространение.

**Содержание кислорода.** Количество кислорода, растворенного в воде, зависит от температуры и составляет при  $0^\circ 7 \text{ см}^3/\text{л}$ . В море благодаря деятельности растений, волнению и медленной вертикальной циркуляции воды не наблюдается значительных отклонений от нормы и уменьшения кислорода с глубиной. Наоборот, во внутренних стоячих водоемах содержание кислорода на глубине снижается преимущественно за счет идущего на дне разложения органических остатков. В замкнутых водоемах, долгое время находящихся под ледяным покровом, обычны явления зимнего «замора» рыб и других животных. С другой стороны, при массовом цветении водоемов случаются кратковременные летние заморы, когда в предрасветные часы возникает резкий дефицит кислорода, поглощаемого водорослями. Во всех этих случаях страдают преимущественно полиоксибионты, не переносящие снижения азрации в отличие от эвриоксибионтов, выдерживающих значительные колебания.

Потребляемость кислорода у первичноводных относительно невелика: устрица, например, потребляет  $0,02 \text{ мг}$  кислорода на  $1 \text{ г}$  веса тела в час, подвижные рыбы, как гольян и некоторые другие, —  $0,22 \text{ мг}$ . Специальные органы дыхания вследствие малой интенсивности газообмена и проницаемости покровов имеются далеко не у всех водных животных. У низших форм сохраняется кожное дыхание, у высших появляются специальные тонкостенные выросты покровов — жаберы, снабженные кровью.

Все вторичноводные позвоночные и большинство беспозвоночных сохраняют, переходя в воду, воздушное дыхание. Для живущих в воде личинок некоторых отрядов насекомых характерны трахейные жаберы в виде выростов, заключающих разветвление замкнутой здесь трахейной системы.

**Сапробность.** Водоемы, находящиеся вблизи населенных мест и помещений для скота, бывают в большей или меньшей степени загрязнены разлагающимися органическими веществами. Количество этих веществ, или степень сапробности водоема, имеет большое влияние на состав населяющих его организмов, так как создает своеобразие условий питания и значительный дефицит кислорода, поглощаемого при процессах гниения. По степени загрязнения гидробиологи различают полисапробные  $\alpha$ - и  $\beta$ -мезосапробные и олигосапробные водоемы. Лишенные органических остатков водоемы носят название катаробных. Изучение сапробности имеет большое практическое значение. Среди животных организмов настолько много ярко выраженных стеносапробов, что они могут служить показателями степени загрязненности и используются в практике сани-

тарной гидробиологии как индикаторы. Различают животных полисапробов, мезосапробов и олигосапробов. Организмы, живущие в незагрязненных водах, носят название катаробионтов.

По мере удаления от источника загрязнения наблюдается постепенное уменьшение сапробности. В этом сложном процессе самоочищения сточных вод принимают весьма существенное участие и различные виды животных, сменяющие последовательно друг друга на различных его этапах.

**Активная реакция (pH) воды.** Абсолютно чистая вода имеет нейтральную реакцию pH 7. Однако в природных водоемах в зависимости от абсорбирования  $\text{CO}_2$  из воздуха, выделения и поглощения ее водными организмами и наличия растворенных в воде солей и кислот, колебания этого фактора могут иметь довольно широкий диапазон в ту или другую сторону. Преобладающей является щелочная реакция, что объясняется наличием как в море, так и в пресных водах большого количества карбонатов. Активная реакция поверхностных слоев моря и крупных внутренних водоемов относительно очень постоянная — около pH 8. С глубиной наблюдается небольшое падение до pH 7,5, а у дна, при наличии разлагающихся растительных и животных остатков, выделяющих  $\text{CO}_2$  — до pH 6 и ниже. Наоборот, в прибрежных зарослях макрофитов и морских водорослей, а также в скоплениях планктонных растительных организмов при повышенных процессах ассимиляции  $\text{CO}_2$  pH может временно повышаться до 10 и более. В связи с этим возможны сезонные и суточные колебания концентрации водородных ионов во всем водоеме или в отдельных его частях.

В небольших внутренних водоемах наблюдаются еще более значительные отклонения pH в сторону щелочности или кислотности. К последним относятся гуминовые и особенно сфагновые болота, где при наличии гуминовых и серной кислот pH падает ниже 5. Таким образом, в зависимости от большей или меньшей концентрации водородных ионов можно различать водоемы нейтральные — мезоионные с pH около 7, кислотные — полиионные с pH ниже 5 и щелочные — полиионные с pH выше 7.

Концентрация водородных ионов влияет в первую очередь на распределение животных в различных водоемах и в различных участках того же водоема в зависимости от того или другого показателя pH. Здесь, как и при рассмотрении других факторов, можно различать эвриионные и стеноионные виды, причем некоторые из последних являются индикаторами определенной степени кислотности или щелочности водоема. В лабораторных условиях у ряда беспозвоночных и некоторых рыб были установлены более или менее ясно выраженные гидрионтаксисы, то есть ориентировка животного в аквариуме под влиянием pH.

Более детальное изучение значения рН в жизни гидробионтов обнаружило, что различные его показатели отражаются на целом ряде физиологических и биологических процессов питания, дыхания, размножения и т. д. Изучение влияния активной реакции среды на организмы является сравнительно новым разделом гидробиологии. Дальнейшие работы в этой области, вероятно, выявят и другие формы зависимости гидробионтов от этого фактора.

*Основные местообитания и жизненные формы водных животных.* В различных природных местообитаниях рассмотренные выше факторы воздействуют на животных с различной интенсивностью и в различных сочетаниях и образуют в каждом данном случае конкретную среду обитания. Эти местные условия накладывают свой общий отпечаток на строение и образ жизни животных и ведут к выработке характерных жизненных форм, более или менее специфичных для животного населения каждого из основных типов водных биотопов.

Все водные местообитания относят к одному из двух биоциклов — к биоциклу моря или к биоциклу внутренних вод. Биоциклы распадаются на жизненные округа (биоохоры) различных размеров и категорий. За единицу классификации местообитания принимается биотоп.

Биоцикл моря можно разделить на три основные местообитания: пелагиаль, то есть толщу вод открытого моря, бенталь, или донную часть малых и средних глубин, и абиссаль — глубины моря, совершенно лишенные света и фотосинтезирующих организмов. Каждое из этих местообитаний характеризуется определенными жизненными формами, которые обуславливаются особенностями биотопических факторов среды и образом жизни самого животного.

Для пелагиали основными жизненными формами являются планктонные и нектонные животные. Первые находятся во взвешенном состоянии, пассивно парят в воде и если и обладают способностью передвигаться, то настолько слабой, что не могут противостоять течениям и волнам. Согласно формуле пловучести Оствальда, скорость погружения  $a = -\frac{b}{cd}$ , то есть прямо пропорциональна удельному весу животного —  $b$  и обратно пропорциональна сопротивлению формы —  $c$  и вязкости воды —  $d$ . Уменьшение веса может быть достигнуто оводнением организма, выделением в теле капель жира и пузырьков углекислого газа. Сопротивление же формы усиливается при развитии плоскостей, выростов и тонких лучистых придатков, опирающихся на воду и препятствующих погружению животного. Поэтому планктонные животные, принадлежащие к самым различным типам и классам, характеризуются студенистым оводненным телом, редукцией или истончением скелетных образований — раковин и панцирей, а с другой стороны —

шаровидной, дисковидной, палочковидной или сильно расчлененной с поверхности формой. Их организация всецело приспособлена к жизни в толще воды, где проходит весь цикл их развития. Такое же строение имеют личинки многих донных животных, ведущих на ранних стадиях развития планктонный образ жизни. Слабое активное движение, свойственное большинству планктонных животных, осуществляется работой ресничек и жгутиков, гребными ударами конечностей, изгибанием червевидного или пульсацией колоколовидного тела.

Основу планктона составляют мелкие и микроскопические организмы: мелкие раки, простейшие животные и одноклеточные водоросли. Однако к этой же жизненной форме надо отнести крупных медуз, сифонофор, гребневиков, измеряемых десятками сантиметров, а иногда достигающих метра и более. Роль и значение столь различных по размерам организмов в жизни моря, конечно, неодинакова. Поэтому, говоря о зоопланктоне, следует различать: мегалопланктон, состоящий из самых крупных планктеров с поперечником или длиной тела свыше 1 м; макропланктон, заключающий животных, измеряемых сантиметрами, как многие медузы, черви, моллюски; мезопланктон, состоящий преимущественно из низших раков до 1 см, микропланктон, состоящий из коловраток, простейших личиночных форм многих беспозвоночных от 50 до 1000 мк и, наконец, наннопланктон, включающий мельчайшие, менее 50 мк инфузории и другие простейшие, в основном же состоящий из растительных организмов.

Следующий тип жизненных форм, характерных для пелагиали, составляют нектонные животные. Они отличаются от рассмотренных только что представителей планктона более крупным размером, относительно мощной мускулатурой, хорошо развитыми органами передвижения и способностью к энергичному и продолжительному плаванию, что делает их в значительной мере независимыми от волн и течений. Их жизненный цикл, за немногими исключениями, также полностью проходит в пелагиали. В связи с указанным образом жизни тело нектонных животных приспособлено для рассекания воды, построено всегда по двусторонней симметрии и в огромном большинстве случаев имеет обтекаемую торпедовидную форму, как, например, тело большинства пелагических рыб и головоногих моллюсков, китообразных, отчасти ластоногих и сиреновых.

Главным моторным аппаратом у них является задняя часть тела, снабженная вертикальным или горизонтальным плавником, то есть движение осуществляется здесь по принципу кормового непарного весла. Парные гребные придатки — плавники — служат обычно только рулями глубины и стабилизаторами, удерживающими тело в определенном положении. Последнюю роль исполняют и непарные спинные и брюшные плавни-

ки. Только у животных с укороченным негибким телом, как раки, водяные жуки и клопы, черепахи, пингвины и другие ныряющие птицы, парные конечности передние или задние являются единственным органом движения в воде. Головоногие моллюски, некоторые представители которых относятся к нектону, движутся по принципу ракеты, выбрасывая струю воды из жаберной полости через суженное отверстие воронки. Наконец, пелагические черви и змеи не имеют специальных органов движения и плавают, изгибая волнообразно все тело, обычно уплощенное с боков или в дорзовентральном направлении.

Следует отметить, что граница между планктоном и нектоном заметна мало и в значительной мере условна. Планктонный малек постепенно перерастает в нектонную рыбу. Иные беспозвоночные 2—3 см длиной, например, *Sagitta*, обладают бы-

стрыми и энергичными движениями. Еж-рыба, заглатывая воздух и раздуваясь в шар, теряет способность к активному плаванию и носится по воле волн.

Бенталь по сравнению с пелагиалью представляет весьма неоднородное местообитание. В зависимости от глубины и характера дна здесь можно различать целый ряд более дробных биохоров и биотопов, кото-

рые предъявляют различные требования к обитающим в них организмам, к так называемому фито- и зообентосу. Последний, по-разному приспособляясь к этим условиям, вырабатывает в каждом из биотопов свои определенные жизненные формы. Они, как указывалось, обуславливаются особенностями местообитания и образом жизни животного. Поэтому, чтобы разобраться во всем их многообразии и хотя бы в общих чертах классифицировать жизненные формы бентали, нужно исходить из обоих указанных моментов.

По характеру условий местообитания бенталь может быть разделена на следующие биохоры: 1) пространства с мягким илистым или песчаным грунтом, располагающиеся обычно на средних и больших глубинах; 2) прибрежные галечники и более крупные голыши; 3) участки подводных и береговых скал, а также коралловые рифы; 4) ракушечные банки на мелко-

воде и 5) заросли морской травы — zostеры или других растений.

В отношении же образа жизни обитающих здесь животных можно наметить следующие их категории: 1) формы, плавающие у дна, часто опускающиеся и свободно на нем лежащие бенто-нектонные животные — таковы донные рыбы, некоторые раки и головоногие; 2) формы ползающие и бегающие, как простейшие, многие черви, моллюски, ракообразные, иглокожие; 3) формы свободнолежащие, малоподвижные — в большинстве фораминиферы и многие пластинчатожаберные; 4) формы временно или постоянно прикрепленные — некоторые простейшие, губки полипы, немногие черви и червеобразные, немногие пластинчатожаберные моллюски и усонogie раки; 5) формы, роющие или буравящие грунт, скалы или дерево — многие черви, пластинчатожаберные, немногие губки, ракообразные и иглокожие.

Все эти животные, а также и растительные организмы, обитающие в бентали, представляют богатую и разнообразную пищевую базу, которая еще увеличивается за счет заходящих сюда представителей планктона и нектона, а с другой стороны — скопляющегося здесь в большем или меньшем количестве детрита, то есть распадающихся органических остатков. Поэтому мелководная бенталь обычно богата населена. Видовое разнообразие населения зависит от большего или меньшего разнообразия местообитаний, а его обилие — от пищевых ресурсов.

В море и в крупных внутренних водоемах основные площади дна заняты илом. Жизненные формы представлены здесь, главным образом, роющими, живущими в грунте животными, извлекающими из него пищу, подобно дождевым червям, пропускающим ил через кишечник или улавливающим взмученные или лежащие на поверхности его частицы. Ими являются различные черви, многие пластинчатожаберные моллюски, некоторые голотурии и неправильные морские ежи, а из хордовых — ланцетник и немногие рыбы, например, султанка. Значительно беднее представлены здесь формы прикрепленные, так как закрепление на рыхлом или сыпучем грунте возможно только при помощи особых приспособлений вроде корневидно-разветвленных стеблей, как у стеклянных губок, морских лилий и некоторых полипов. Нескольким богаче представлены здесь формы ползающие и выходцы из пелагиали — бентические рыбы, скаты, камбалы, десятиногие головоногие моллюски, а также некоторые высшие раки, добывающие из грунта и его поверхности потребители детрита или подстерегающие на дне подвижную добычу.

Песок и гравий заселены преимущественно теми же жизненными формами. Беднее всего население подвижных галечников в сфере действия прибойных волн, представленное лишь немногими неспециализированными видами.

Наиболее многообразны жизненные формы среди обитате-

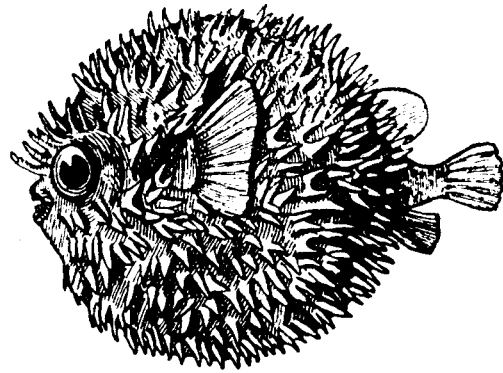


Рис. 10. Еж-рыба (из Кашкарова-Станчинского, 1935).

лей скал и коралловых рифов. Обилие питательных веществ как местного происхождения в виде богатого здесь фитобентоса, так и приносимых сюда волнами из открытого моря, а отчасти поступающих и с прилегающей суши создает в отношении питания чрезвычайно благоприятные условия.



Рис. 11. Стеклоанная губка (из Брема).

Однако, с другой стороны, большее или меньшее влияние приливов и прибойных волн требует от животного особых приспособлений для освоения этих биотопов. В силу последнего обстоятельства здесь, как нигде, развиты прикрепляющиеся и более всего прирастающие формы из самых различных типов и классов животного мира: простейших, губок, кишечнополостных, червей, пластинчатожаберных, ракообразных и хордовых — туникат. Немало здесь и буравящих форм, которые встречаются среди губок, червей, пластинчатожаберных и даже морских ежей.

Подвижный зообентос представлен здесь также преимущественно формами, способными плотно закрепляться на твердом субстрате и выдерживать напор волн или укрываться в расщелинах и неровностях скал. Это будут многочисленные здесь гастроподы с широкой, плотно пристающей к субстрату ногой и прочной, толстостенной обтекаемой раковиной, цефалоподы с мощными присосками, иглокожие, передвигающиеся при помощи амбулякральных ножек, как на подвижных якорях, с другой стороны — крабы и другие представители членистоногих с цепкими конечностями и сжатым телом, легко находящим укрытие в щелях. Даже некоторые рыбы приобрели здесь способность временно закрепляться присоской, развившейся из брюшных плавников. Наконец, многие представители обладают способностью быстро скрываться под камнями или закапываться при отливе или отходе прибойной волны.

Несколько сходно, но менее разнообразно население ракушечных банок, где преобладают свободнолежащие или прирастающие формы, а также находят укрытие многочисленные ракообразные и черви. Банки, как и другие места, богатые пищей, привлекают многочисленных хищников, главным образом рыб, поэтому обычно славятся своими промыслами.

Заросли «морской травы» — зостеры — характеризуются формами, ползающими по растениям, плавающими среди них или пользующимися ими для временного или постоянного прикрепления.

Из перечисленных жизненных форм бентали наиболее характерными являются прикрепленные животные. Прикрепленность накладывает глубокий отпечаток на всю организацию и биологию животного, независимо от его систематического положения. Нигде в других биотопах эти жизненные формы, за

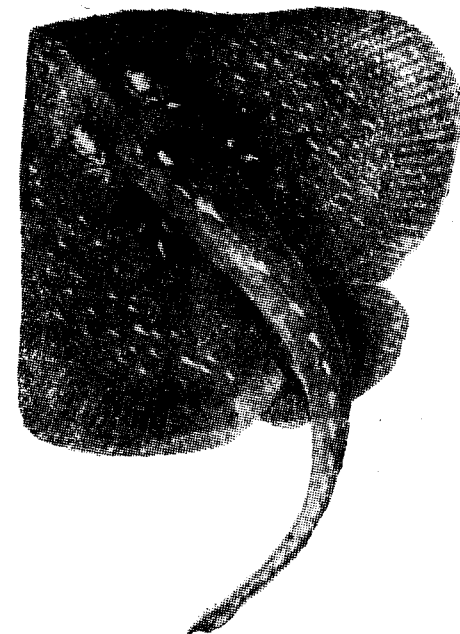


Рис. 12. Звездчатый скат — *Raja radiata* (из Никольского, 1902).

редкими исключениями, не встречаются, поэтому здесь следует остановиться на них несколько подробнее.

Переход к прикрепленному образу жизни происходил, надо полагать, в прибрежной зоне на небольших глубинах и обуславливался, с одной стороны, обилием находящейся здесь и привлекающей животных пищи в виде фитобентоса, планктона и детрита, взмученного и постоянно передвигаемого волнением, с другой — движением прибойных волн, всегда ставящих животное под угрозу выноса из этой зоны или даже выплеска его на берег. Естественно, что при таких условиях отбор должен был идти в направлении выработки органов прикрепления или форм прирастающих, иногда подвешенных на нитях или стебельке к субстрату, реже в него вбуравливающих. Потеря подвижности влечет за собой возможность механических повреждений и доступность к нападению хищников. Отсюда развитие почти у всех прикрепленных животных прочных защитных образований: чехлов, трубок, панцирей, как у полипов, сидячих кольцецов, мшанок и усоногих раков, или внутреннего скелета, как у губок и восьмилучевых кораллов. Механические же повреждения и потери частей тела при нападении хищников способствуют переживанию форм с высокой потенцией к регенерации, а это зачастую связано со способностью к неполовому размножению путем почкования и к образованию колоний. Улавливание пищи осуществляется или щупальцами, тогда животное приобретает более или менее полную лучистую симметрию, так как продуктивность окружающего рот пространства обычно одинакова во всех направлениях, или путем седиментации — своего рода центрифугирования и активного отфильтровывания взвешенных в воде питательных частиц, которое производится работой ресничек или реже видоизмененными конечностями, как у усоногих раков.

Конкурентная борьба за пищу, поступающую преимущественно из верхних слоев, и постепенное заиливание нижних частей животного приводит к развитию вытянутых форм, стремящихся вверх, подобно растениям, и к распределению отдельных видов по вертикали в порядке некоторой ярусности. Жизнь колониями, а в иных случаях гермафродитизм или наличие пигмейных самцов компенсирует до некоторой степени затрудненность встречи полов и половых продуктов, связанную с потерей подвижности животного. Наконец, метаморфоз с наличием свободноплавающих планктонных личинок, свойственных всем прикрепленным животным, а иногда и метагенез обеспечивают расселение вида, являющееся одним из решающих моментов в борьбе за существование. Свободноживущие личинки и иные стадии развития прикрепленных видов имеют так или иначе развитые органы плавания и более или менее совершенные органы чувств. С прикреплением эти органы обычно полностью редуцируются или реже меняют свою функцию. Большинство описанных изменений, связанных с прикрепленным

образом жизни, конвергентно развивается в самых различных систематических группах животных.

Другой тип жизненных форм — свободнолежачие и способные перемещаться животные, как рыбы бентоса, некоторые моллюски, фораминиферы и другие — охватывает меньше число систематических групп. Организация животного при этом не претерпевает таких глубоких изменений, как у прикрепленных. Обычное дело ограничивается уплощением тела в дорзо-вентральном или латеральном направлениях.

Подвижный зообентос наиболее разнообразен своими жизненными формами, так как здесь представители разных систематических групп сохраняют внешние характерные черты своей организации и свойственные им способы активного передвижения — «перетекающие» всем телом амёбы, бегающие на жестких ресничках инфузории, плавно скользящие турбеллярии и ползающие на широкой ноге гастроподы, змеевидные извивающиеся аннелиды, подтягивающиеся на якорях иглокожие и пластинчатожаберные моллюски и пиявки, шагающие с помощью коленчатых рычагов членистоногие — все несут ясные признаки своего типа и класса и почти не дают примеров конвергентного схождения внешнего облика организации.

Роющий и буравящий образ жизни на внешнем виде зоогидробионтов — червей, пластинчатожаберных моллюсков и редких представителей других типов — почти не отражается.

Мелководная бенталь и литоральная зона моря в целом — родина всех типов животного мира — является древнейшим местообитанием, чрезвычайно разнообразным и изменчивым на протяжении истории земли. Поэтому нигде жизненные формы не достигают такого многообразия, как здесь. Пелагиаль, населенная сильно измененными выходцами из литорали, более, так сказать, однотонна по условиям обитания и жизненные формы ее более однообразны.

Последний из намеченных выше биохоров — абиссаль, или пучины моря, относительно еще мало изучен. Население здесь бедно как по числу видов, так и по жизненным формам. Представители абиссального планктона, nekтона и бентоса характеризуются отмеченными выше признаками и некоторыми деталями организации, связанными с высоким давлением и отсутствием дневного света. На внешнем облике хищников, кроме того, сказывается биотический фактор — бедность пищи и условия ее добывания. Хищные рыбы отличаются здесь огромной пастью, вооруженной крупными редкими зубами.

Условия обитания в абиссале наименее изменчивы как в пространстве, так и во времени. Межвидовая конкурентная борьба за существование здесь ослаблена, так как количество видов невелико в силу пессимальных условий; проникновение новых видов из вышележащих слоев затруднено по тем же причинам. Все это ведет к снижению темпов видообразования. По-

этому среди глубоководных животных немало форм, относящихся к древним, отчасти вымершим группам. Здесь встречаются роды, просуществовавшие почти без изменения с палеозойской эры или с начала мезозоя, как например, некоторые криноидеи, брахиоподы, гастроподы, усоногие и другие. Количество этих «живых ископаемых», вероятно, будет возрастать по мере более детального изучения глубоководной фауны.



Рис. 13. Глубоководная рыба (из Пузанова «Мир животных»).

Перейдем ко второму биоциклу—к внутренним водам. Быше, при ознакомлении с общими свойствами воды, как среды обитания, уже были рассмотрены особенности так называемых пресных вод. Поэтому теперь необходимо остановиться лишь на характеристике главнейших типов представленных здесь местообитаний и на свойственных им жизненных формах.

Биоцикл внутренние воды разделяется на два крупных биохора—текущие воды и стоячие воды. В зависимости от размеров первые разделяются на реки, речки и ручьи, а вторые—на озера, пруды, болота и временные скопления воды—лужи. Для биотопической их характеристики удобнее начать с озер, представляющих в этом отношении некоторую аналогию с морем о котором сейчас шла речь.

По сравнению с морем толща воды, соответствующая пелагиали, даже в крупных озерах всегда относительно менее развита, чем береговая и донная часть. Глубины же, которые можно было бы сравнить с абиссалью, встречаются лишь как исклю-

чение только в самых глубоких озерах (Байкал—1600 м, Танганайка—1500 м). В отличие от абиссали моря, глубокие участки озер обычно называют профундалью.

Жизненные формы открытых пространств озера представлены знакомыми уже планктоном и nekтоном, сильно обедненными в систематическом и морфологическом отношении по сравнению с морем. Формы, населяющие бенталь, более отличны от морских. Характерные для моря прикрепленные животные представлены здесь очень скудно. Кроме того, по происхождению тут преобладают вторичноводные животные. Существенно отличаются и самые биотопы пресноводной бентали. В прибрежных зонах массовое развитие зарослей макрофитов создаст, в зависимости от рельефа дна и грунта, более или менее широкий пояс с условиями, лишь до некоторой степени напоминающими заросли zostеры или других морских водорослей. Здесь, начиная от берега, можно различать зоны полупогруженных, плавающих и погруженных растений, за которыми следуют относительно глубокие пространства, лишенные макрофитов, с условиями освещения, недостаточными для их произрастания.

По разнообразию жизненных форм и по видовому составу населения заросли макрофитов являются наиболее богатым местообитанием в пресных водоемах. Помимо многих первичноводных животных, представленных бенто-нектическими или чисто бентическими формами, ползающими, свободнолежащими, буравящими дно и прочее, здесь преобладают вторичноводные, чуждые морю насекомые, паукообразные, а из моллюсков—легочные. Эти классы дают жизненные формы более или менее отличные от морских не только в силу особенностей своей организации, но и специфичности условий обитания в густых зарослях, где для временного прикрепления используются не только растения, но и пленка поверхностного натяжения воды. Сюда же в большом количестве проникают представители аэробииоса и типичные амфибионты, в большей или меньшей степени связанные с водой в цикле своего развития, как амфибии и некоторые насекомые или только добывающие здесь пищу, как водоплавающие, пастушковые, цапли, кулики и другие птицы, некоторые рептилии и млекопитающие. У берегов открытых, подвергающихся действию прибоя, в озерах встречаются также формы реофильные, но здесь они несравненно беднее, чем в море.

Пруды представляют собой более мелкие стоячие водоемы, где глубины, лишенные погруженной придонной растительности, отсутствуют, но все же всегда имеющие открытое зеркало, свободное от плавающих или полупогруженных макрофитов. Жизненные формы местообитаний этого типа ничем не отличаются от только что рассмотренных форм, населяющих прибрежные заросли озер.

К болотам относятся еще более мелкие водоемы, зарастаю-

щие полупогруженными макрофитами по всей их площади. Их население, естественно, отвечает населению соответствующей зоны озера или пруда, но значительно беднее.

Лужи, или временные высыхающие водоемы, имеют чрезвычайно скудное в видовом отношении население. Что же касается жизненных форм, то они характеризуются преобладанием животных, способных переживать высыхание и быстро развиваться часто в массовом количестве при наступлении благоприятных условий. Инцистирование, образование стойких к высыханию яиц или внутренних почек, закапывание в землю при высыхании или способность терять большое количество воды и впадать в анабиотическое состояние — все эти приспособления дают возможность обитателям мелких даже эфемерных скоплений воды не только выживать на данной территории, но и широко расселяться при помощи ветра, текучих вод, птиц и других животных. Поэтому среди них много широко распространенных видов, часто геополютов, то есть встречающихся на всех или на большинстве материков.

Отличительной особенностью текущих водоемов, как местобитаний животных, является более или менее постоянное движение воды в одном и том же направлении. Быстрота течения обуславливается наклоном русла и достигает наибольшей силы в верховьях рек, в горных потоках, а также на речных порогах и водопадах. Здесь течение сказывается всего сильнее. Поэтому эти участки населены специально приспособленными реофильными формами, несколько сходными с таковыми же формами из полосы прибрежья. Они имеют развитые присоски и цепкие придатки, или могут удерживаться на выделяемой ими паутине, или, наконец, способны находить среди камней участки воды, не захваченные водоворотом. Многие из них обладают плоской обтекаемой формой.

Условия существования здесь неблагоприятны в силу самого движения воды, сопровождающегося обычно перемещением песка, речной гальки и даже крупных камней, с другой стороны, — из-за скудности пищевой базы. Животное население представлено здесь немногими видами рыб, раков, моллюсков и преимущественно личинками насекомых — веснянок, поденок, ручейников, мошек, а также редкими здесь жуками и клопами. Следует упомянуть также оляпку, единственную птицу, способную бегать по дну на самых быстринах и добывать здесь среди камней пищу, используя течение как силу, удерживающую тело под водой.

Население средних отделов и низовий реки, где быстрота течения невелика, а в приустьевой части и вовсе неощутима, мало чем отличается от населения озер и прудов. Речные пороги и водопады являются серьезным препятствием к расселению многих представителей бентоса и нектона и местом гибели части планктонных организмов, повреждаемых и раздробляемых

в большем или в меньшем количестве при прохождении через каскады в зависимости от высоты и стремительности падения воды.

Подытоживая значение биотопических факторов для водных животных, нужно отметить их огромное влияние на внешнюю структуру и общую морфологию организма. В зависимости от принадлежности к основным местообитаниям — к пелагиали или к бентали — здесь создаются путем отбора, часто даже среди представителей одного и того же класса, чрезвычайно не похожие по внешнему виду жизненные формы. Примеров можно было бы привести неограниченное количество при сравнении между собой: планктонных или нектонных представителей, с одной стороны, и с бентическими — с другой, среди фораминифер, кишечнополостных, кольчатых, червей, гастропод, ракообразных, рыб и млекопитающих. Дело доходит нередко даже до изменения внешней симметрии животного, как, например, приобретения черт радиального строения при переходе к сидячему образу жизни у кольцецов, усонюгих раков и ряда других двусторонних животных, или наоборот — изменения ясной пятилучевой симметрии в сторону билатеральной у ползающих иглокожих — голотурий и неправильных ежей. Конечно, такая морфологическая пластичность водных животных зависит не только от влияния среды, но и от самой организации гидробионтов, представленных в общем более примитивными типами, сохраняющими, как правило, большую гибкость структуры.

Наиболее богат жизненными формами биоцикл моря. Пресные воды, как среда менее доступная, с населением, представленным в большинстве вторичноводными животными, относящимися к более высокоорганизованным, морфологически менее пластичным классам, дают уже значительно меньшее разнообразие жизненных форм.

На суше, предъявляющей еще более высокие требования к организации животного и населенной поэтому преимущественно представителями наиболее высокоорганизованных классов как позвоночных, так и беспозвоночных животных, количество биотопических жизненных форм с морфологической точки зрения является, как увидим, наименьшим, несмотря на значительное разнообразие местобитаний в этом биоцикле.

### Суша и воздух как среда обитания животных

*Общие свойства.* Основным, ведущим фактором в жизни так называемых наземных животных является не столько самая суша, на которой они обитают, сколько воздушная среда, непосредственно их окружающая. Она накладывает глубокий отпечаток на организацию, биологию и поведение животных. Поэтому, подчеркивая основное свойство окружающей среды и обуславливаемые ею особенности обитателей суши, правильнее

в данном случае будет говорить не о наземных, а о воздушных животных. По той же причине, переходя к условиям обитания на суше, необходимо в первую очередь остановиться на значении основных физических и химических особенностей воздуха как среды обитания.

В этом отношении по сравнению с водой, и особенно с водой морской, воздух отличается рядом особенностей, которые, вообще говоря, делают его средой, менее доступной для обитания, но в то же время дающей существеннейшие преимущества тем животным, которые ею овладели. Особенности эти следующие: малая плотность, обычно ненасыщенность водяными парами — сухость, большое количество кислорода, подвижность и прозрачность.

Рассмотрим последовательно эти особенности. Воздух в 600 раз легче воды, поэтому если у водных животных ввиду малого удельного веса тканей организма тяжесть тела, особенно в море, в значительной мере теряется, то для воздушных животных, при ничтожной по сравнению с водой плотности воздуха, она приобретает первенствующее значение. В силу этого в воздухе исключается возможность существования организмов, взвешенных в его толще наподобие водного планктона. Формы в виде лучистых шаров, колоколов, дисков, ветвистых гирлянд и т. п., столь характерные для водной среды, совершенно немыслимы в воздухе. Хотя иногда и говорят об «аэропланктоне», понимая под этим совокупность мелких летающих или пассивно поднятых в воздух организмов, но эти «аэропланктеры» имеют очень мало общего с гидропланктерами, так как фактически не обитают, а только временно находятся в толще воздуха и не могут здесь ни питаться, ни размножаться. С меньшей натяжкой можно сравнивать птиц, стрекоз и других хорошо летающих животных с nekтоном или, точнее, с бентонектонными животными, так как в толще воздуха они только передвигаются, немногие добывают пищу, но толща воздуха и в этом случае никогда не является местом их размножения и постоянного обитания.

Отсутствие аэропланктона приводит к тому, что выпадает еще одна жизненная форма, очень характерная для водной среды, именно прикрепленные животные. Существование их обусловливается наличием в окружающей воде достаточного количества пищи, которую прикрепленное животное тем или иным способом улавливает. На суше мы можем найти только отдаленную аналогию этой жизненной формы в лице пауков с их ловчими тенетами, личинок муравьиного льва и некоторых других малоподвижных хищников. Прикрепленность кокцид и тлей, как и прикрепленность постоянных паразитов на теле животных, имеет совершенно иное биологическое содержание и в равной мере свойственна как водяным, так и воздушным паразитам.

Итак, вследствие отсутствия в воздушной среде взвешенных и прикрепленных животных, дающих в воде наибольшее разнообразие планов строения и симметрий, на суше значительно сокращается богатство форм и организаций — обитают исключительно билатеральные животные.

Увеличение веса животных ограничивает также и то разнообразие способов передвижения, которое наблюдается в водной среде. На суше решительно преобладает хождение при помощи коленчатых рычагов — конечностей, сводящих до минимума трение о субстрат. Формы, ползающие всей брюшной поверхностью, отступают здесь на задний план. В то же время хождение невозможно без наличия достаточно прочного скелета, наружного или внутреннего, а также совершенной, быстро работающей мускулатуры, какой является поперечнополосатая мускулатура. Эти, необходимые здесь черты организации были приобретены только в типах членистоногих и хордовых еще в водной среде, почему представители этих типов в сущности только и развились в дальнейшем в настоящих воздушных животных.

Наконец, необходимость увеличения мощности скелета и мускулатуры с увеличением роста является для наземных животных фактором еще более ограничивающим достижение крупных размеров, нежели для водных. Так, водные представители брюхоногих моллюсков в общем значительно крупнее наземных, крупные высшие раки являются гигантами по сравнению с паукообразными и насекомыми. Наконец, среди самых крупных животных киты приблизительно в 30 раз тяжелее слонов.

Для животных, освоивших движение в воздушной среде, малая плотность последней почти не связывает быстроты движений животных и дает возможность развития в ряде классов (насекомые, рептилии, птицы и млекопитающие) самого совершенного и быстрого способа передвижения — полета.

Переходим ко второй из наметченных особенностей воздуха как среды обитания — к его сухости. Очень мало найдется наземных местообитаний, где воздух всегда был бы насыщен водяными парами. Наоборот, обычно влажность здесь недостаточна для того, чтобы животное могло существовать без специальных приспособлений, защищающих тело от чрезмерной потери влаги. Из адаптаций этого рода наиболее общей является развитие разнообразных малопроницаемых покровов.

В самом примитивном случае защитой служит обильная слизь, выделяемая многочисленными кожными железами, как это наблюдается у турбеллярий, аннелид и моллюсков. У последних, за редкими исключениями, имеется еще раковина, покрывающая большую часть тела и дающая, кроме того, возможность животному полностью изолировать себя от окружающего воздуха путем выделения эпифрагмы или закрывания кры-

щечки. В других случаях, например у наземных членистоногих, тело обложено плотным хитиновым панцирем. Наконец, покровы позвоночных состоят из многосложного ороговевающего эпителия с придатками в виде чешуй, перьев или шерсти. Эти особенности унаследованы воздушными животными еще от водных предков и проходят здесь только дальнейшее развитие и усложнение.

Недостаточная влажность среды накладывает глубокий отпечаток на строение органов дыхания. Газообмен возможен только через нежные и влажные перепонки. Однако существование на теле животного в воздушной среде, не насыщенной водяными парами, каких-либо органов типа наружных жабр неминуемо привело бы к их высыханию и гибели животного. Рыба умирает на воздухе не от недостатка кислорода, которого здесь значительно больше, чем в воде, а потому, что обсыхающие жабры перестают функционировать. Кожное дыхание, столь характерное для водных животных, у воздушных, уже в силу развития плотных покровов, сводится до минимума и сохраняется полностью только у наземных червей и немногих мелких клещей. На смену ему и жабрам у всех вышестоящих воздушных животных развиваются внутренние органы дыхания: легкие моллюсков, легочные мешки паукообразных, трахеи насекомых, легкие позвоночных. Нахождение этих органов в глубине тела, сообщение с внешней средой при помощи более или менее длинных и узких дыхательных путей и насыщенность их полости водяными парами в значительной степени защищают дыхательную поверхность всех этих органов от воздействия сухого воздуха.

Органы выделения членистоногих (мальпигиевы органы, коксальные железы) и почки позвоночных также более изолированы, нежели сегментальные органы живущих в воде червеобразных предков этих типов. Помимо того, что в ряде классов (насекомые, рептилии, птицы) выделение происходит в виде твердой мочевой кислоты, а не жидкой мочевины, у насекомых к тому же продукты распада могут откладываться частично внутри организма в жировом теле. Все это в той или иной мере снижает потерю воды, связанную с процессом выделения.

В водной среде у представителей всех встречающихся здесь типов Metazoa, за исключением членистоногих и части моллюсков, решительно преобладает наружное оплодотворение. Оно заключается в том, что сперматозоиды выделяются в воду и самостоятельно под влиянием хемотаксиса достигают яйцевой клетки. Эта последняя оплодотворяется или в материнском организме, или уже вне его. Такое оплодотворение, аналогичное опылению у ветроцветных растений, у животных в воздушной среде, естественно, не может иметь места. Здесь происходит всегда только внутреннее оплодотворение.

Сухость воздушной среды, а отчасти и ее малая плотность,

в значительной степени ограничивают возможность существования здесь микроорганизмов, а следовательно, и микроскопических, примитивно организованных личинок. Верхние слои почвы с мертвым ее настилом, богатые питательными веществами и часто насыщенные влагой, — одни из немногих наземных местобитаний, пригодных для существования таких организмов. Наряду с населяющими гравитационные и капиллярные воды почвы простейшими, относящимися к гидробиосу, здесь преимущественно встречаются самые мелкие из воздушных животных — многочисленные мелкие клещи-сапрофаги, низшие насекомые Apterygota и наиболее просто организованные червеподобные личинки мух и некоторых других насекомых. Однако и они много крупнее и значительно сложнее организованы, чем большинство личинок морских животных, например, трохофора, науплиус, велигер и др.

В связи с указанным, яйца воздушных животных, как правило, крупнее чем водных, так как заключают большое количество желтка, необходимого для формирования относительно высокоорганизованных личинок или даже молодого животного, как бывает у большинства наземных классов, где развитие происходит без превращения.

Увеличение размеров яиц, в свою очередь, отражается на их количестве. В то время как продукция яиц, исчисляемая миллионами, не редка для рыб, моллюсков, иглокожих, воздушные животные, не считая, конечно, внутренних паразитов, редко дают до тысячи и, как исключение, до пяти тысяч яиц, например, растительные паразиты-кокциды.

Малая плотность и сухость являются теми особенностями воздушной среды, которые делают ее менее доступной для обитания по сравнению со средой водной. К этому надо еще добавить большую изменчивость температуры и влажности во времени и пространстве. Как увидим далее, амплитуда колебания этих факторов зачастую переходит те пределы, в которых возможна активная жизнь пойкилотермных животных. Для предложения этих колебаний требуются специальные приспособления у животных, и в связи с этим затрудняется переход водных животных в воздушную среду.

Эти неблагоприятные особенности и являлись причиной того, что сравнительно очень немногие классы животных смогли осуществить этот переход и всего шесть из них (паукообразные, многоножки, насекомые, рептилии, птицы и млекопитающие) могут считаться настоящими воздушными животными, более или менее независимыми от колебания влажности воздуха.

В эволюции этих классов, несомненно, имела решающее значение третья из отмеченных выше особенностей воздушной среды, а именно — большое количество кислорода. Среднее количество кислорода на литр воды при температуре 0° составляет

около 7 см<sup>3</sup>, в воздухе же — 210 см<sup>3</sup>, то есть приблизительно в 30 раз больше.

Большое количество кислорода привело к повышению обмена веществ у воздушных животных, к повышению жизнедеятельности организма, увеличению скорости всех жизненных реакций. Это наглядно видно при сравнении интенсивности газообмена у первичноводных и воздушных животных. У первых количество углекислоты, выделяемой за час на 1 г веса тела, колеблется от 0,02 мг у устрицы и до 0,22 мг у гольяна. У воздушных теплокровных это количество приблизительно в сто раз больше, оно достигает, например, у кролика 14 мг, а у петуха — 22 мг. Только в воздушной среде, при наличии большого количества свободного кислорода, было возможно развитие теплокровности, давшей огромное преимущество в борьбе за существование выработавшим ее классам.

Работа мускульной и нервной систем, непосредственно связанная с окислительными процессами, достигает в теле воздушных животных наибольшей интенсивности и сложности. Мускульная клетка насекомых, давая до 330 сокращений в секунду, стоит в этом отношении на первом месте; полет насекомых и птиц по скорости и продолжительности превосходит все другие виды передвижения животных. Подвижность и нервная деятельность взаимно связаны друг с другом в своем возникновении и развитии. Разнообразие раздражителей в воздушной среде по сравнению с однообразием условий обитания в воде также способствует усложнению форм реагирования на них животного. Поэтому наиболее сложные нервно-мышечные реакции, инстинкты, условные и безусловные рефлексы и, наконец, разум могли развиваться только в условиях воздушной среды.

Повышение и усложнение нервной деятельности коснулось не только центральной нервной системы, но и органов чувств, причем подвижность и прозрачность воздуха способствовали прогрессивному развитию органов, приобретенных еще в воде, а также появлению новых, свойственных лишь воздушным животным. Менее всего прогрессировали органы осязания, хорошо развитые уже у водных членистоногих. Органы зрения примитивного типа, не дающие изображения, так называемые направительные глаза, весьма распространенные у низших водных животных, здесь если и встречаются, то обычно в комбинации с изобразительными глазами, достигающими нередко большой сложности и, в отличие от глаз водных животных, ориентированные в спокойном состоянии для обозрения дали. Органы химического чувства функционально расчленяются на органы вкуса, наиболее близкие к исходной форме, и органы обоняния, являющиеся по существу новыми, так как воспринимают раздражение от тел газообразных, взвешенных в воздухе. Они имеют первостепенное значение в жизни большинства наземных животных, особенно насекомых и млекопитающих. Наконец, здесь развивают-

ся настоящие органы слуха в виде тимпанальных и хордотальных органов насекомых, среднего уха и улитки у позвоночных.

Повышение жизнедеятельности должно было отразиться на темпах изменчивости и эволюции воздушных животных. Непостоянство ведущих факторов воздушной среды, ее температуры и влажности, обилие и разнообразие пищи, наконец, разнообразие ландшафтов со своей стороны должны были содействовать этой изменчивости и ускорению процессов видообразования, а следовательно, и эволюции наземной фауны в целом по сравнению с фауной водной.

Среди современных морских животных, как уже отмечалось, имеются роды, появившиеся еще в начале палеозоя: таковы *Lingula* из плеченогих и *Pleurotomaria* из брюхоногих моллюсков. Роды ракообразных *Scalpeleum*, *Palinurus*, *Nephrops* возникли еще в мезозое так же, как и некоторые роды современных рыб — цефалы, сельди и др. В то же время из юрских насекомых не дожило до наших дней ни одного рода, ни даже семейства. В значительной мере вымерли или изменились мезозойские рептилии. Все разнообразие птиц и млекопитающих создано, в сущности, на протяжении кайнозоя, так как в мезозое обе группы были еще очень бедно представлены; большинство же современных родов возникло уже после миоцена.

В результате, несмотря на то, что водная фауна возникла значительно ранее воздушной, что площадь ее обитания в 2,5 раза больше суши и что море населено во всей его толще, мощность биосферы на материках сравнительно ничтожна; из общего числа видов животных на долю суши приходится  $\frac{4}{5}$ , а на море —  $\frac{1}{5}$ . Однако воздушная фауна в отношении форм и организаций является все же значительно более однообразной, так как все это обилие родов и видов принадлежит очень небольшому числу (около 15) классов, относящихся всего к четырем типам, и главную массу воздушных видов дает один класс насекомых.

Заканчивая этот раздел, необходимо остановиться на вопросе о происхождении воздушных животных. Мы видели, что переход на сушу смогли осуществить вследствие малой плотности и сухости воздуха только очень немногие группы, а именно: отдельные роды и семейства червей, легочные и некоторые жаберные гастроподы, большинство членистоногих и позвоночных, причем только последние две группы приобрели существенные изменения, делающие их более или менее независимыми по отношению к недостаточной влажности воздуха.

При каждом крупном эволюционном скачке типа ароморфоза Северцева, подымающем организацию на высший уровень (а приобретение признаков, необходимых для жизни в воздушной среде, следует отнести к ароморфозу), можно различать, с одной стороны, условия, благоприятствующие возникновению и закреплению той или иной адаптации, с другой — ведущие

факторы среды, способствующие дальнейшей эволюции животного в данном направлении. В соответствии с этим можно предположить, что местом возникновения воздушных животных, так сказать, воротами, ведущими из моря на сушу, является прибрежная зона в поясе постоянного теплого тропического климата.

Одним из главных условий, закрепляющих адаптации, необходимые для пребывания в воздушной среде, является здесь регулярное обнажение более или менее широкой береговой зоны во время отлива. Это правильно повторяющееся дважды в сутки осушение должно содействовать акклиматизации водных животных в среде воздушной. Постоянство тропического климата облегчает переход, так как не требует специальных приспособлений к переживанию резких колебаний температуры. И сейчас здесь встречается немало животных, остающихся деятельными и во время отлива, а часто и самостоятельно, обычно ночами, выходящих на сушу.

Ведущим же фактором, привлекающим сюда животных и тем способствовавшим дальнейшей прогрессивной эволюции признаков, необходимых для воздушного существования, являлось, по-видимому, обилие пищи в виде наземных растений, а отчасти и трупов животных, выбрасываемых морем, и отсутствие в первое время здесь конкурентов и врагов.

Как отмечалось, небольшая часть воздушных животных, так называемые вторичноводные животные, впоследствии вновь возвращается к жизни в воде, проходя здесь или весь жизненный цикл или отдельные его стадии. При этом они, как общее правило, сохраняют воздушное дыхание, более плотные покровы и другие приобретенные при переходе на сушу особенности. Имея более высокую организацию по сравнению с первичноводными животными, они являются их опасными врагами или конкурентами. Известно, какие опустошения производят дельфины среди косяков рыб. Кашалоты поедают крупных головоногих, не имеющих равных себе по силе врагов среди первичноводных животных. Наконец, в пресных водах хищные насекомые и их личинки нападают даже на позвоночных — рыб и головастиков — и нередко являются важными вредителями рыбобоводства, а вторичноводные легочные гастроподы по количеству видов и приспособляемости к неблагоприятным условиям решительно преобладают над жаберными.

Рассмотренные общие свойства воздушной среды отражаются, как мы видели, на всей организации наземных животных. Кроме того, здесь действуют разнообразные, более специальные, местные абиотические факторы, принадлежащие к одной из двух основных категорий. Одни из них связаны непосредственно с местообитанием, с ландшафтом, окружающим животное, и субстратом, на котором или в котором оно живет; другие — с атмосферными условиями, с температурой и влажностью воз-

духа, осадками и пр. Первые составляют факторы биотопические, вторые — факторы климатические.

*Ландшафт.* Биотопик суши складывается из многих ландшафтных единиц различного содержания и масштаба. Для выяснения влияния биотопических особенностей на животных в данном случае нет необходимости их подробно рассматривать. Объединяя ландшафты, сходные по основным биотопическим признакам и характеризующиеся поэтому сходными жизненными формами обитающих здесь животных, можно свести все их разнообразие к трем основным типам и рассмотреть биотопические условия, характеризующие 1) побережья водоемов, 2) открытые ландшафты с травянистым, часто более или менее разреженным покровом и 3) закрытые ландшафты, или леса различного типа.

Биотопические факторы, отличающие тот или иной ландшафт, отражаются более всего на образе жизни и способе передвижения, а в связи с этим и на форме тела обитающих здесь животных. Поэтому каждому из намеченных типов ландшафтов свойственны свои жизненные формы, обуславливающиеся его особенностями.

Так, для побережий водоемов будут характерны животные, хотя и обитающие на суше, но в то же время в большей или меньшей степени использующие соседние водные пространства для добывания пищи, защиты от врагов или для размножения. Таким образом, тут будут преобладать жизненные формы амфибийного типа — формы плавающие, ныряющие, бегающие по поверхности воды или бродящие.

Обильная, скопляющаяся на мелководье пища, недоступная для крупных первичноводных животных, привлекает сюда разнообразных наземных зоофагов и эврифагов. Почти все классы воздушных животных — паукообразные, насекомые, амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие — имеют здесь своих представителей. Особое преимущество получают формы летающие, способные преодолевать водные преграды, а также быстро перемещаться, избегая затопления при приливах и других колебаниях уровня воды и береговой линии. Из 33 отрядов современных птиц шестнадцать имеют представителей, приспособленных к добыванию корма на побережьях: бродных, плавающих, ныряющих, пикирующих добычу с воздуха, бегающих по поверхности плавающих растений или по дну под водой, как оляпки.

Менее многочисленны амфибионтные млекопитающие. Особенности их строения в большинстве уже были отмечены при рассмотрении гидробионтов. Наглядные примеры различной степени приспособления к водной жизни можно подобрать из свойственных этому ландшафту представителей различных отрядов млекопитающих, начиная с форм, почти не отличающихся от типичных аэробиионтов (как норка или водяная крыса) через амфибионтов, в значительной степени связанных еще с

сушей (как утконос или выхухоль) к формам, лишь временно покидающим водную стихию (как моржи и тюлени).

Открытые пространства с разреженной невысокой растительностью характеризуются быстробегающими и скачущими формами: фалангами, различными саранчевыми, жуками-цициндалями, ящурками (*Eremias*), агамами, многочисленными птицами — авдотками, ржанками, цесарками, страусами, из млекопитающих — тушканчиками, гепардами, а также газелями, антилопами и многими другими копытными. В связи с открытым кругозором у животных развито острое зрение и нередко способность принимать вертикальное положение — зайцы,



Рис. 14. Малый тушканчик (из Гептнера «Вредные и полезные звери районов ползающих насаждений, 1950»).

сурки и пр. Континентальность климатических условий и отсутствие укрытий от врагов способствует развитию жизни в норах. В этом случае, как и во многих других, факторы абиотические переплетаются с факторами биотическими и трудно от них отделимы.

Понятие закрытый ландшафт в значительной мере условно и зависит от размеров животного. В основном это будучи леса и кустарниковые заросли, хотя для мелких животных луг с густым травянистым покровом является уже закрытым ландшафтом. Среди жизненных форм, свойственных закрытым ландшафтам, следует отличать два основных их типа: формы, живущие на земле среди растений, и формы, приспособившиеся к жизни на растениях. Среди позвоночных обоим местообитаниям свойственны животные, обладающие сжатым с боков, отчасти клиновидным телом. Эта форма повторяется среди рептилий (игуаны, хамелеоны), птиц (коростели, казуары, выпи) и млекопитающих (свины, тапиры). Среди наземных млекопитающих в густых зарослях тропических лесов нередки, с одной стороны, мелкие формы, способные шнырять в зарослях, как например, оленьки, с другой — массивные животные, достаточ-

но мощные для того, чтобы проложить здесь себе дорогу, как слон, носорог, отчасти бегемот и др. На форму тела беспозвоночных закрытый ландшафт не оказывает влияния, и встречающиеся здесь членистоногие и моллюски не отличаются от обычных.

Для древесных животных, помимо отмеченной уже сжатой формы позвоночных, характерны различные приспособления,



Рис. 15. Хамелеон — *Chamaeleon vulgaris* (из Никольского, 1902).

связанные с лазанием. Они выражаются, главным образом, в строении конечностей и их придатков. Противопоставление одного или более пальцев для охватывания ветвей, острые цепкие когти, реже крючья или присоски конвергентно развиваются у представителей различных отрядов: насекомых, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих. Среди последних, как и среди рептилий, встречаются и цепкохвостые формы.

Кроме лазания, древесным животным свойственно перепрыгивание с ветки на ветку или с дерева на дерево. При этом, с развитием так или иначе устроенных перепонки или плоскостей, достигается длинный планирующий прыжок; последний у немногих групп приводит к свободному полету при помощи крыльев. Как приспособления к полету и в связи с ним, у этих групп развиваются аналогичные органы, выполняющие те же или сходные функции: крылья различного происхождения,

воздушные мешки птиц и трахейные расширения насекомых, нервные окончания в летательных перепонках рукокрылых и в крыльях стрекоз и перепончатокрылых, а также ряд других морфологических и анатомических особенностей.

В истории развития полета, как и при появлении других сложных адаптаций, можно различать, как уже указывалось, условия, способствовавшие появлению их начальных стадий, в



Рис. 16. Цепкохвостая обезьяна (из Брема «Die Säugetiere», 1890).

данном случае планирующего прыжка, с другой стороны — ведущие факторы в дальнейшей прогрессивной эволюции. Для птиц и рукокрылых, а, вероятно, также для насекомых и летающих вымерших рептилий лес — закрытый ландшафт — являлся родиной полета, условием его возникновения. Здесь и сейчас встречается наибольшее число форм, обладающих различными приспособлениями к планирующему прыжку. Ведущим же фактором к дальнейшему совершенствованию этого важного приобретения было преимущество, полученное вместе с большей подвижностью в отыскании и добытии корма, богатого питательными веществами, наряду с легким избеганием преследования. Лучшими летунами являются хищники и потребители плодов, пыльцы или нектара. Пожиратели листвы, то есть легко доступной, но относительно мало питательной пищи, как правило, малоподвижны, в большинстве не способны

к полету или обладают им лишь в слабой степени, как жуки-листоеды, долгоносики и др. В то же время концентрированная пища поглощается в меньшем количестве и не так отягощает животное, как малопитательная. Это, в свою очередь, является важным моментом при развитии полета.

Возникнув в условиях закрытого ландшафта, полет, как важное в борьбе за существование приобретение, распростра-



Рис. 17. Летающий дракон (из Брема, 1939).

нился и в другие ландшафты. Причем наиболее примитивные его формы в виде полета планирующего и порхающего сохраняются и сейчас у представителей лесных птиц: соек, сорок, ястребов, дятлов и мелких воробьиных. Более совершенные формы полета — полет гребной и парящий — свойственны птицам открытых ландшафтов и здесь в новых условиях только и могли выработаться.

**Почва и субстрат вообще.** Влияние почвы или иного субстрата — песка, скал, снега — обуславливается почти исключительно их физическими особенностями и отражается преимущественно на строении конечностей животного. В этом отношении все виды наземных местообитаний могут быть сведены к трем основным биотопам с почвой или субстратом к твердым, мягким или сыпучим. Степень влияния субстрата отчасти определяется тяжестью животного и менее всего отра-

жаются на конечностях насекомых и других членистоногих. У позвоночных, обитающих на твердых почвах, наблюдается уменьшение площади соприкосновения конечностей с землей, выражающееся в сокращении числа пальцев: у копытных — до одного, у птиц — до двух, а также в уменьшении их длины и площади, как, например, в копытах серн, туров и других горных копытных.



Рис. 18. Круглоголовка (из Кашкарова, 1935).

На мягком, а особенно на вязком грунте, наоборот, преобладают птицы с длинными пальцами, как у куликов, цапель, аистов. У копытных же сильнее развиваются боковые пальцы, а самые копыта относительно велики и расширены, как, например, у буйвола, лося или северного оленя, по сравнению с копытами яка, косули, марала.

У живущих на песках млекопитающих, птиц, рептилий, а отчасти и у членистоногих нередко наблюдается развитие роговых оторочек или жестких волосков на боковых сторонах пальцев, несколько увеличивающих их площадь. Своеобразное строение имеют ступни ног верблюдов, приспособленные к движению по сыпучим раскаленным пескам. Их пальцы покрыты спереди и снаружи плоским роговым ногтем, лишены ко-

пыт и опираются тремя фалангами на эластичное утолщение кожи, лежащее на толстой ороговелой подошве.

Как специальное приспособление, облегчающее хождение по глубокому снегу, у белой куропатки на голых снизу летом пальцах к осени развивается густой покров из плотных гибких перьев, образующих широкие упругие лыжи. В результате весовая нагрузка на  $1 \text{ см}^2$  опорной поверхности сильно уменьшается, составляя 14—15 г, в то время, как у серой куропатки, живущей зимой в условиях неглубокого уплотненного снежного покрова и не имеющей таких приспособлений, нагрузка на  $1 \text{ см}^2$  почти в три раза больше. Так же у русака, живущего в тех же условиях, нагрузка на  $1 \text{ см}^2$  в два с лишним раза больше, чем у беляка, имеющего более широкие лапы с сильным нижним опушением, приспособленные к зимовке на рыхлом глубоком снегу.

Другие эдафические (почвенные) факторы: большее или меньшее количество влаги, температурные условия, условия аэрации и химические свойства влияют главным образом на распределение и поведение животных. Наземное население связано с ними преимущественно посредством растительного покрова, который сам по себе в значительной степени ими обуславливается. Подземные же животные зависят от них в своем распространении более непосредственно.

Количество воды в почве весьма изменчиво как во времени, так и в пространстве. Различают воду гравитационную, более или менее свободно циркулирующую в почве и свойственную почвам относительно влажным, далее — воду капиллярную, более связанную и гигроскопическую, обволакивающую отдельные частички почвы. Наибольшее значение в жизни животных имеет вода гравитационная. Как недостаток, так и избыток воды в почве отражаются отрицательно на существовании почвенных животных. Большое количество воды препятствует аэрации почвы и способствует развитию грибных заболеваний. Недостаток ее, а особенно воды капиллярной, делает невозможным существование в активном состоянии многих беспозвоночных — простейших и червей.

Наряду с влажностью очень важное значение имеют особенности температурного режима почвы. Поверхность почвы и прилегающий слой воздуха в дневные часы может значительно прогреваться, что создает благоприятные условия для существования мелких животных в арктических и горных странах.

Различные почвы в силу различного минералогического состава, структуры и влажности обладают различной теплоемкостью и теплопроводностью, поэтому различают почвы холодные, например, влажные, глинистые, и теплые — сухие, песчаные. В то же время в самой толще почвы создаются более постоянные микроклиматические условия. Суточные колебания

температуры затухают уже на глубине одного метра. Промерзание почвы в средних широтах, особенно при наличии снежного покрова, ограничивается неглубокими ее слоями. Присутствие мертвого покрова и процессы разложения в нем также способствуют сохранению более высокой температуры. Все это делает верхние слои почвы местом убежища, где норники, а также и чисто наземные животные находят необходимые микроклиматические условия для переживания крайних и резких колебаний температуры и влажности, нередко имеющих место на поверхности.

Химизм почвы имеет для воздушных животных меньшее значение, чем соленость в водной среде. Однако сильная засоленность действует отрицательно на многих из них, ведущих подземный образ жизни, и отражается на их размещении. Известно также, что некоторые виды дождевых червей и простейших требуют определенной концентрации водородных ионов. Для потребителей гумуса имеет большое значение и количество находящихся в почве органических распадающихся веществ.

Ведущие подземный образ жизни животные, так же как и буравящие твердый субстрат, например дерево, имеют известные морфологические и анатомические особенности. Самый примитивный способ передвижения в почве заключается в раздвигании ее частиц телом, мягким и эластичным, или, наоборот, твердым и гладким. Первое наблюдается у дождевых червей, второе — у личинок шелкоухов и некоторых других жуков, отчасти у личинок мух и у позвоночных — безногих амфибий и рептилий.

Дождевые черви наряду с раздвиганием почвы передвигаются, особенно в плотных грунтах, заглатывая и пропуская через кишечник землю, так сказать, въедаясь в нее. Такое же въедание, или вгрызание, наблюдается у личинок насекомых, буравящих древесину или минирующих листья и плоды. Среди позвоночных подобие такого вгрызания, но без заглатывания земли наблюдается у слепыша. При помощи челюстей роют также муравьи и термиты. Распространенным способом передвижения в земле является рытье при помощи конечностей. Оно свойственно как постоянным подземным обитателям — медведкам, кротам, так и пребывающим здесь лишь временно разнообразным норникам, весьма обычным как среди позвоночных, так и беспозвоночных животных. При этом подобно тому, как степень использования амфибионтом водной среды проявляется во всей его организации, так и большая или меньшая связь норника с подземной жизнью легко определяется по внешнему его облику. Достаточно сравнить хруща и наземника или мышь и полевку.

Не только почва и ландшафт влияют на животное, но и, наоборот, животные организмы в значительной мере перераба-

тывают и изменяют субстрат, на котором живут, и влияют на окружающий их ландшафт. Дождевые черви, муравьи, землерои из позвоночных выносят на поверхность большое количество земли и в значительной степени перемешивают верхние слои почвы. Они же, а также личинки многих насекомых и круглые черви пронизывают ее своими ходами во всех направлениях и тем способствуют ее аэрации и проникновению дождевой воды, принимая в то же время участие в создании ее структуры. Кроме того, верхние слои почвы при благоприятных условиях оказываются густо заселенными бактериями, грибами, водорослями и простейшими, помимо уже отмеченных многоклеточных животных. Жизнедеятельность всего эдафона, всех этих почвенных организмов, сопровождается поглощением и переработкой одних и выделением других веществ, накоплением продуктов распада и их минерализацией. Таким образом, эдафон в значительной степени ответственен за химизм почвы. Переработка почвы косвенно влияет и на растительный покров, который, кроме того, подвергается и непосредственному изменению под влиянием выпаса, вытаптывания, распространения животными семян и проч. В целом жизнедеятельность животных в большей или меньшей степени отражается и на ландшафте или его деталях. В качестве примера достаточно привести судьбу тропического леса, нацело уничтоженного козами на о. Елены.

*Климатические факторы.* Наряду с воздействием биотопических факторов все наземные животные в любых биотопах прямо или косвенно зависят от климата и погоды, то есть от состояния атмосферных условий. Под климатом понимают среднее состояние атмосферы в данной точке или области. Так, говорят о влажном и жарком климате Черноморского побережья Кавказа или о континентальном климате Ташкента. Погода же представляет действительное состояние атмосферных условий в данном месте и в данное время. Можно говорить, например, о ясной и тихой погоде такого-то дня или о преобладании дождливой и ветренной погоды в таком-то месяце на такой-то территории. По В. А. Федорову, «климат данного места есть совокупность всех неслучайных для него типов погоды». Л. С. Берг характеризует климат как «комплекс метеорологических явлений, которые определяют среднее состояние атмосферы в данной точке».

Составными элементами погоды и климата являются температура воздуха, инсоляция, влажность, осадки, давление и ветер. Изучением этих элементов, их динамики в пространстве и во времени занимается метеорология. При изучении экологии животных знание метеорологических условий чрезвычайно важно. Однако данные метеорологических станций, даже при наличии густой их сети, далеко неполно отражают состояние климатических факторов в местах действительного обитания живот-

ных. Тот или иной рельеф, характер растительности, наличие нор и всевозможных укрытий, где животное проводит всю или часть своей жизни, создают для него особые климатические условия, более или менее отличные от тех, которые регистрируются на метеорологических станциях. В то же время знание их совершенно необходимо при изучении животных в природной обстановке. В связи с этим экологами введены специальные понятия о климате местообитаний, в значительной степени дополняющие и уточняющие чисто метеорологические представления. Помимо климата, в обычном значении этого слова, в экологической литературе различают еще эоклимат, фитоклимат и микроклимат.

Под эоклиматом, по Б. П. Уварову, понимают оттенки климатических условий, обусловленные характером ландшафта местности. Весь комплекс этих условий: температура, влажность воздуха, интенсивность ветра и прочее будет изменяться даже на небольшой территории в зависимости от положения местообитания животного, скажем, на дне долины, в пойме или на склонах ее или же на прилегающих песчаных дюнах.

Под фитоклиматом понимают особенности климатических условий, зависящие от растительности, среди которой обитает животное. В приведенном примере участки поймы, занятые лугом или же находящиеся под лесом, хотя и лежащие на одном уровне, будут обладать различным фитоклиматом, зависящим от неодинакового растительного покрова. Наконец, в норах и дуплах или под корою одного и того же древесного ствола, но на северной и южной его половине будут свои различные микроклиматические условия. Таким образом, климатические факторы зависят от целого ряда местных особенностей, в которых фактически обитает то или другое животное, и значительно уклоняются от метеорологических данных, регистрируемых на станциях. Г. Веберс, применительно к такому экологическому пониманию, определяет климат как комбинацию разных условий атмосферы и земной поверхности, которые обуславливают пригодность данной местности для жизни организмов.

Вопрос о том, к какой именно категории следует отнести климат того или другого конкретного местообитания, в значительной степени субъективен и зависит к тому же от размеров и подвижности изучаемого животного. Так, в приведенном примере климат поемного леса и соседнего бора можно отнести к рубрике эоклиматических его вариаций, так как различия обуславливаются не только растительностью, но и разницей высот над уровнем реки, другими почвенными и гидрологическими условиями. С другой стороны, варианты климата на опушке и под пологом ближайших деревьев энтомолог отнесет к категории фито- или даже эоклиматических, маммолог же, изучающий, скажем, экологию оленя, может посчитать их микроклиматическими, хотя, строго говоря, ноги и верхние части тела оленя находятся уже в неодинаковых микроклиматических

условиях в отношении инсоляции, температуры, ветра и влажности.

Изучение конкретных климатических условий, среди которых обитают животные в их естественной обстановке, имеет большое практическое и теоретическое значение. Однако оно только еще начинает входить в практику полевых работ зоологов. Геоботаники ушли в этом отношении несколько далее. Наименее же детально к рассмотрению климатических условий местообитания подходит молодая агрономическая наука — сельскохозяйственная гидрометеорология, «изучающая влияние погоды и климата на рост, развитие и продукцию сельскохозяйственных растений и животных» (Федоров). Однако и здесь внимание уделяется пока, главным образом, растениям и в значительно меньшей степени животным объектам.

Перечисленные выше элементы погоды и климата в различных своих сочетаниях оказывают огромное и разностороннее влияние на воздушных животных, на их морфологические, физиологические и биологические особенности, а также на их географическое распределение. Кроме того, конкретное сочетание этих факторов — погода того или иного отрезка времени — отражается на благосостоянии вида, способствуя его размножению или, наоборот, нередко вызывая массовую гибель его представителей на территории, захваченной данными неблагоприятными условиями погоды. Все это будут прямые воздействия климатических факторов, непосредственно влияющие на животных.

Наряду с этим климатические факторы оказывают на них свое действие и посредством растений. Растительный покров является основной пищевой базой животных, а также местом их обитания и укрытия. Его видовой состав и условия вегетации, как и плодоношение в данном году на данной территории, почти полностью зависят от тех же климатических факторов и, в свою очередь, в значительной мере обуславливают состав и благосостояние обитающих тут животных. Наконец, климат данной страны в значительной степени ответственен за ее ландшафт, устройство поверхности и почву, то есть за наличие в этой стране определенных биотипических условий. Таким образом, помимо прямого, следует учитывать и вторичное не менее важное воздействие на животных климатических факторов посредством растительности и устройства поверхности.

Подобно другим факторам, факторы климатические не действуют на животных в природных условиях изолированно, а всем своим комплексом, комбинируясь между собой, усиливают или ослабляют действие друг друга на организм. Это мы можем постоянно наблюдать на ощущениях собственного тела. Одна и та же температура воздуха воспринимается нами различно в зависимости от большей или меньшей его сухости. Сухой холод переносится легче влажного, так как влажность

увеличивает теплопроводность воздуха, а следовательно, и теплоотдачу тела. Развитие хлопкового коробочного долгоносика при 26,6° и относительной влажности воздуха 60—70% длится 11 дней, при той же температуре, но влажности 50%—18 дней, при 40% развитие затягивается на 20 дней и при дальнейшем снижении влажности наступает окоченение. При увеличении влажности свыше 70% и при сохранении той же температуры 26,6° происходит, наоборот, замедление развития, а при 90% наступает окоченение. Оно наблюдается и при следующих комбинациях температуры и относительной влажности: 15,5° и 60%, 21,1° и 70%, 37,7° и 70%.

Ввиду указанного, в дальнейшем, расчленив комплекс климатических факторов и изучая влияние каждого из них в отдельности, мы в значительной степени отвлекаемся от действительного положения вещей в природе. Такое расчленение является, однако, необходимым для выяснения специфичности действия каждого из них на организм животного.

**Температура.** Переходя к рассмотрению отдельных климатических факторов, на первом месте по интенсивности колебания и по глубине воздействия на животный организм следует поставить температуру воздуха.

Спектр этого фактора в пределах всей земной поверхности чрезвычайно велик и достигает 126° (наименьшая температура была отмечена в Верхоянске (—68°), наивысшая — в Триполитане (+58°). Максимальные же колебания в одной и той же точке могут доходить до 95° (Индирик — минимальная — 65,2°, а через полгода в июле +29,5°, итого — 94,7°). Разница между средними месячными самого холодного и самого теплого месяца в континентальных странах нередко превосходит 60° (Верхоянск 66°, Репетек 65°). В то же время под экватором, на берегу океана, она может почти отсутствовать (Экватор 0,2°). Здесь суточные колебания, хотя также незначительные, могут превышать разницу между средними месячными.

Приведенные примеры иллюстрируют максимальные и минимальные колебания температуры; однако на большей части поверхности земли они далеко не достигают этих пределов. Как правило, колебания понижены во влажных участках экваториального пояса и достигают наибольшего размаха в континентальных странах средних и более высоких широт, особенно в северном, более континентальном по сравнению с южным полушарием. Сказанное относится и к суточным колебаниям. Их амплитуда вообще ниже годовых, однако, как отмечалось, под экватором в приморских странах может иметь место и обратное явление. Примером значительных колебаний суточной температуры могут служить данные по Иркутску (в июне) 13,5° и в Заволжье 14,1°. Наименьшие же суточные

колебания температуры отмечены над океаном в тропической части Атлантики — 0,8°.

Поверхность почвы, служащая непосредственным местом пребывания многих животных, прилегающий к ней слой воздуха, а в меньшей степени поверхность листьев, стеблей и стволов растений, прогреваемых солнцем, могут иметь температуру на 20 и более градусов выше, чем температура воздуха, измеряемая в метеорологической будке на высоте двух метров над поверхностью земли. Таким образом, при достаточной силе солнечной радиации (даже при относительно низком стоянии солнца) в открытых ландшафтах, лишенных сплошного растительного покрова, на поверхности почвы создаются свои микроклиматические условия, имеющие решающее влияние на обитающих здесь животных. Эти условия в высоких широтах и в горах при относительно низкой температуре воздуха благоприятствуют их жизни, в жарких же пустынях угрожают гибелью от перегревания. Максимальная температура поверхности почвы была отмечена в Сахаре, она достигала +78° и в Репетеке + 80°.

В самой почве с глубиной температурные колебания как суточные, так и годовые быстро слабеют и на определенном расстоянии от поверхности, зависящем от широты места, характера грунта и прочего, совсем затухают. Это имеет, в свою очередь, в жизни животных огромное значение, так как дает возможность многим из них находить в почве укрытие от губительных крайних температур и от резких, всегда неблагоприятных для организма ее колебаний.

Общее падение температуры воздуха с высотой для летающих животных не столь существенно, так как происходит медленно — в среднем на 1° на каждые 150—200 м, животные же в огромном большинстве редко поднимаются даже до высоты одного километра.

Влияние температуры на физиологические процессы и развитие воздушных животных ничем существенным не отличается от рассмотренного выше влияния ее на животных водных. Можно еще раз отметить, что попытка приложения правила Вант-Гоффа к биологическим процессам методологически неправомерна, так как закономерности химических явлений находятся тут в снятом виде. Можно привести ряд фактов, когда повышение температуры, еще задолго до летальных для организма степеней, не ускоряет, а тормозит прохождение той или иной стадии развития. Так, яйца саранчевых, отложенные в конце лета, развиваются медленнее отложенных осенью и не подвергавшихся воздействию высоких летних температур.

Отношение различных видов животных к температуре и ее колебаниям неодинаково. Большинство наземных животных являются термофильными. Среди паукообразных, насекомых, рептилий, а также среди гомойотермных (теплокровных) имеет-

ся немало отрядов, свойственных исключительно или почти исключительно тропикам. Таким образом, температура является важным зоогеографическим фактором и отражается на распределении наземных животных гораздо сильнее, чем на распределении животных водных. Северные границы ареалов некоторых видов более или менее точно совпадают с определенными изотермами.

При изучении влияния температуры на развитие организмов разрабатывался также вопрос о сумме тепла, необходимого для прохождения отдельных стадий или полного цикла. Известно, что развитие каждого вида начинается при определенной, как правило, положительной температуре, то есть выше определенного холодового порога. Экспериментально было установлено, что для прохождения цикла развития необходима для каждого вида определенная сумма средних суточных температур, отсчитываемых выше холодового порога, так называемая сумма эффективных температур. Другими словами, было показано, что для каждого вида сумма эффективных температур — величина постоянная и может служить показателем общего количества тепла, необходимого для его развития. Указанная закономерность выражается следующей формулой:

$$(t - c)_n = \text{const},$$

где  $t$  — фактическая температура,  $c$  — холодовый порог, установленный для данного вида,  $n$  — продолжительность развития в сутках или часах. Выяснение суммы эффективных температур имеет практическое значение при изучении развития насекомых, темпов роста рыб и других пойкилотермных (холодно-кровных) животных.

Температурный оптимум различных видов наземных животных находится в различных участках температурного спектра. Однако для большинства видов, если исключить крайних термофилов и термофобов, развитие и существование протекает наилучше в средних его частях, то есть примерно между  $+20$ — $+30^\circ$ . Жизнь при таких средних температурах, если они при этом более или менее постоянны на протяжении всего жизненного цикла животного, не требует никаких особых приспособлений к этому фактору. Такие условия имеются только в тропическом поясе, да и то не всюду; воздушные же животные существуют под всеми широтами и могут быть достаточно богато представлены в теплое время года даже в странах, где температурная кривая на большую часть года далеко выходит за пределы оптимума. Если центральные части Гренландии и Антарктики и лишены полностью животного населения, то причиной тому служит не столько низкая температура сама по себе, сколько отсутствие какой бы то ни было пищевой базы. Чем пессимальнее становятся температурные условия в средних и высоких широтах, на горах или в жаркой пустыне, тем

жестче идет отбор по этому фактору и тем сложнее соответствующие адаптации. Отношение к неблагоприятным температурам пойкилотермных и гомойотермных животных неодинаково, поэтому их удобнее рассматривать порознь.

Холоднокровные, или пойкилотермные животные, температура тела которых при покойном или малоподвижном состоянии организма почти не отличается от температуры окружающей среды и превосходит ее обычно всего на десятые доли градуса, могут быть деятельными, как правило, только при положительных, определенных для каждого вида температурах среды; охлаждение ниже известного предела влечет ослабление деятельности и переход животного в состояние оцепенения. Последнее может часто без вреда длиться долгое время и при отрицательных температурах при переохлажденных до известного предела, но не замерзших жидких составных частях тела животного. При повышении температуры животное вновь возвращается к нормальному деятельному состоянию. Предел, до которого может быть охлаждено животное, чрезвычайно различен у различных видов и стадий развития, кроме того, он зависит от скорости понижения температуры, влажности и от внутренних физиологических причин. Вопрос о сохранении жизни после промерзания тела, превращения его в лед, для позвоночных и большинства беспозвоночных решен в настоящее время отрицательно. Полное промерзание способны выдерживать только некоторые простейшие в инцистированном состоянии, тихоходки, некоторые коловратки и немногие другие низшие беспозвоночные.

Поднятие температуры выше определенного оптимума в лабораторных условиях производит раздражающее действие — животное начинает быстро двигаться, биться; при температуре выше  $50^\circ$ , а у некоторых видов и ранее, наступает тепловое оковенение, которое при дальнейшем нагревании быстро приводит к смерти.

Способность пойкилотермных животных к терморегулированию, по-видимому, не так ничтожна, как принималось до последнего времени. При интенсивном движении температура их тела может значительно повышаться. По данным И. Д. Стрельникова, дневные насекомые различных отрядов живут в течение дня при температуре тела от  $+30$  до  $+40^\circ$  в различных ландшафтах, где температура воздуха колеблется в это время от  $+2$  до  $+10^\circ$  и от  $+35$  до  $+40^\circ$ . В Хибинах шмели собирают нектар с цветов иногда даже при температуре воздуха  $+2$  и  $+3^\circ$ ; в это же время температура их тела подымается до  $+32,5$ — $+36,7^\circ$ .

Помимо мускульной энергии, эта высокая температура в значительной степени обуславливается и непосредственным прогреванием поверхности тела солнечными лучами, густой же

волосистый покров шмелей и других арктических и высокогорных насекомых, со своей стороны, уменьшает теплоотдачу.

Зимой в ульях от скопления пчел, не впадающих, как известно, в спячку, температура бывает на 10 и более градусов выше, чем снаружи. Скопление змей и некоторых других зимоспящих позвоночных также отчасти повышает температуру в их убежищах.

Последнее явление относится уже к приспособлениям биологического характера. Среди них очень распространенной является миграция животных в более укрытые места, наблюдающаяся перед наступлением зимы или даже во время суточных колебаний температуры. При этом под влиянием термотаксиса или рефлекторно и инстинктивно, пользуясь рельефом, естественными укрытиями, закапываясь в землю или уходя в водоем, различные животные избегают губительных резких колебаний и низких или слишком высоких температур.

К биологическим же адаптациям надо отнести и приноженность жизненного цикла многих животных к годовому ходу температуры таким образом, что в неблагоприятные периоды животное данного вида находится в покоящейся стадии зимнего яйца, геммулы, статобласта, куколки и прочих, более стойких к пониженной температуре и помещаемых обычно в более укрытых местах с более благоприятными микроклиматическими условиями. В умеренном поясе часть воздушных насекомых проводит этот период в водоемах на стадии личинки. Таковы поденки, веснянки, ручейники, стрекозы и другие, лишь отдельные виды которых зимуют на суше в имагинальной стадии.

К биологическим приспособлениям следует отнести и живорождение, наблюдающееся в горах и высоких широтах у саламандр и большинства рептилий: ящериц, змей, хамелеонов. Живорождение дает здесь то преимущество, что самки, выискивая для повседневного обитания более прогреваемые места и греясь на солнце, ставят в то же время в более благоприятные температурные условия и развивающихся в их теле эмбрионов. Благодаря этому темпы развития ускоряются и весь цикл, несмотря на низкую среднюю температуру окружающей среды, успевает пройти в одно лето.

Защита от перегрева у пойкилотермных животных может достигаться, хотя и в слабой степени, увеличением испарения, как, например, открыванием рта у рептилий. Пчелы усиливают «вентиляцию» улья работой крыльев. Однако основным средством избежать перегрева служит, так же как и при низких температурах, миграция. Животное переходит в более затененные прохладные места или взбирается на растения подальше от раскаленной почвы или, наоборот, прячется в щели или закапывается, проникая в менее прогреваемые глубокие ее слои.

Приспособления к температурному фактору у гомойотермных животных, естественно, более сложны и многообразны. Температура их тела постоянна и редко колеблется в пределах выше  $2-3^{\circ}$ . Разница же между ею и температурой окружающего воздуха может достигать нескольких десятков градусов, например, у тундряной куропатки при температуре тела  $+43,3^{\circ}$  и температуре воздуха  $-37^{\circ}$  она равняется свыше  $80^{\circ}$ . Приспособления в основном сводятся к регулированию, с одной стороны, продуцирования тепла в теле, с другой — отдачи его телом в окружающее пространство. Поэтому они отражаются, в первую очередь, на темпах физиологических процессов, а во-вторых — на морфологических и анатомических особенностях организации.

Единственным внутренним источником тепла в теле является обмен веществ. При понижении температуры среды обмен веществ, окислительные процессы в теле гомойотермных животных, в отличие от пойкилотермных, возрастают, животное в связи с этим требует больше пищи или пищи более калорийной.

Усиление обмена веществ при низких температурах сопровождается усилением кровообращения. Это, в свою очередь, отражается на размерах сердца. Так, например, относительный вес сердца у живущих на севере особей воробьев, белок и других животных оказывается несколько большим по сравнению с особями из более теплых районов их ареала.

Теплоотдача происходит через поверхность тела и легких, а в меньшей степени и через поверхность начальных участков пищеварительного аппарата при поглощении пищи и воды. Поэтому для поддержания баланса температуры большое значение приобретает соотношение объема тела — массы его, про-



Рис. 19. Степная агама  
(из Кашкарова, 1935).

дуцирующей тепло, и поверхности тела, его излучающей. Так как при увеличении размеров любого физического тела определенной формы объем его возрастает в кубе, а поверхность в квадрате, то на каждый кубический сантиметр приходится относительно все меньше поверхности. В переводе на организм гомойотермного животного это означает, что более крупное животное находится в более выгодных условиях в отношении сохранения тепла, по сравнению с животным меньших размеров, так как на каждый грамм его тела, продуцирующий тепло, приходится относительно меньше излучающей поверхности. Таким образом, в более холодных частях ареала того или иного вида должны лучше выживать более крупные особи. Такая закономерность действительно наблюдается у большинства птиц и млекопитающих. По имени установившего ее ученого она получила название правила Бергманна. Согласно этому правилу, гомойотермные животные того же вида или животные близких видов тем крупнее, чем холоднее климат, в условиях которого они обитают.

Правило Бергманна подтверждается на большинстве видов птиц и млекопитающих, имеющих широкий ареал. Исключений из него немного. По понятным причинам ему не вполне следуют перелетные птицы, а из млекопитающих — некоторые норники, но имеются и не объясненные пока противоречия в распространении тетеревов, американских страусов и некоторых других птиц и млекопитающих. Факты, подтверждающие правила Бергманна, наблюдаются также при переселении вида в страны с отличными от его родины температурными условиями, например, на лисицах, калифорнийском перепеле и других животных при их акклиматизации. Подтверждено это правило и экспериментально в лабораторных условиях на мышах, воспитывавшихся при высоких или, наоборот, при низких температурах. Наконец, оно оправдывается и при сопоставлении сходных по видовому составу фаун, населяющих изолированные соседние территории, с отличными температурными условиями, например, при сравнении фауны Австралии и о. Тасмании или северного и южного островов Н. Зеландии. Были даже попытки установить «центры» максимального и минимального роста. Первому отвечает фауна Аляски, характеризующаяся самыми крупными медведями, лисицами, хорьками, зайцами и хищными птицами. Центром минимального роста является самый жаркий участок суши — Земля Сомали, где леопарды, гиены, ящеры и целый ряд других млекопитающих, а также около сорока видов птиц отличаются особенно малым ростом.

Отношение продуцируемого организмом тепла к его отдаче зависит не только от величины, но и от формы тела. Животное длинноногое, имеющее вытянутую шею, рыло, хвост и большие уши, излучает больше тепла, чем животное такого же

веса, но на низких ногах и с более сбитым, компактным телом. Последнее будет лучше приспособлено к перенесению низких температур. В связи с этим, наряду с правилом Бергманна, наблюдается и второе, его дополняющее и получившее название правила Аллена, согласно которому гомойотермные животные того же или близких видов, обитающие в более холодном климате, имеют более компактную форму тела: более короткие ноги, шею, уши, рыло и хвост. Это правило хорошо выражено на лисицах, кошках, некоторых антилопах и других млекопитающих.

Помимо величины и формы тела, уменьшение теплоотдачи достигается толщиной и малой теплопроводностью покровов. У огромного большинства теплокровных животных приспособления к защите от влияния низких температур развиваются именно в этом направлении. Жировой слой кожи нормально увеличивается у всех млекопитающих и птиц перед зимовкой и служит не только запасом питательных веществ, но и изолятором, хорошо защищающим тело от потери тепла. Особенно сильно этот слой развит у водных и амфиотических млекопитающих и водоплавающих птиц, так как вода обладает большей теплопроводностью, чем воздух. У моржа, где жировой слой составляет свыше 40% веса всего тела, изоляция настолько действительна, что животное, часами лежащее на льдинах, почти не протаивает под собою лед.

Внешним изолятором является волосной и перовой покров, особенно воздух, находящийся между волосами и перьями, а также внутри их. У животных холодных и умеренных широт малая проницаемость этих покровов достигается развитием густого подшерстка и пуха, а кроме того, удлинением и самой конструкцией волос, делающими изолирующий слой более толстым и плотным. Покровы яков, овцебыков, оленей, гагар почти не поддаются действию ветра, не раздуваются им и в то же время хорошо удерживают согретый прилегающий к телу слой воздуха при беге или полете животного.

Приспособлением биологического характера является миграция, наблюдаемая в широком масштабе у очень многих птиц и млекопитающих при похолодании, хотя обуславливается она не только температурой, но и сопутствующим обычно в таких случаях ухудшением условий питания. Явление зимней спячки у гомойотермных животных свойственно только относительно немногим млекопитающим. Оно так же, помимо температуры, связано с ухудшением питания в зимнее время.

Защита от перегревания достигается у гомойотермных животных малым развитием рассмотренных выше покровов, а нередко и полной оголенностью различных частей тела. Кроме того, широко используется испарение влаги с поверхности всего тела или отдельных его участков при развитии потовых

желез или со слизистых оболочек при широко открытом рте и ускоренном дыхании. Наблюдаются также миграции в затененные места или в более прохладные станции. Эти миграции ограничиваются обычно небольшим пространством и никогда не достигают масштабов миграций, вызываемых холодом. Зависят они не только от высоких температур непосредственно, но и от выгорания подножного корма, высыхания водоемов, а также могут быть связаны с поиском защиты от кровососущих насекомых, особенно деятельных и докучливых в жаркое время.

Явление так называемой летней спячки млекопитающих обуславливается главным образом не столько температурой, сколько недостатком влаги. Оно вместе с зимней спячкой будет рассмотрено позднее в связи с влиянием периодических сезонных колебаний климатических факторов.

Рассмотренные адаптации, как и адаптации в отношении других факторов, не являются абсолютными. Ни один вид, даже наиболее эвритермный и имеющий самые совершенные приспособления, не гарантирован от неблагоприятного воздействия крайних температур и резких ее колебаний. Особенно губительно сказываются внезапно наступающие холода или продолжительные оттепели, чередующиеся с морозами, так как в таких случаях животные не успевают откочевать или укрыться в более защищенные места, где они были бы изолированы от непосредственного воздействия скачков температуры и ее минимумов. Это зачастую ведет к массовой гибели как гомойотермных, так и пойкилотермных животных, например птиц, мышевидных грызунов и насекомых. Влияние температуры еще усиливается при неблагоприятных для вида ее комбинациях с другими факторами: повышенной влажностью, осадками, ветром и пр. Кроме того, температура воздействует и через условия питания, затрудняя нередко добывание как растительной, так и животной пищи. Наоборот, при длительной оптимальной температуре и благоприятных ее сочетаниях с другими факторами наблюдается усиление размножения и облегчается выживание, что ведет к росту популяции. Таким образом, температурный фактор непосредственно как сам по себе, так и в сочетаниях с другими факторами, а также и через условия питания оказывает влияние на благосостояние вида и его размножение и является поэтому одним из ведущих факторов в сложном их комплексе, обуславливающим в той или иной мере динамику численности вида на данной территории.

**Инсоляция.** Интенсивность освещения земной поверхности зависит от широты места, высоты над уровнем моря, облачности и от большего или меньшего развития растительного покрова: под пологом многоярусного тропического леса даже в полдень царит полумрак. Глубокие пещеры совершенно лишены света. Наконец, под всеми широтами происходит суточное

колебание освещения, смена дня и ночи различной продолжительности, вплоть до многосуточных дней и ночей Заполярья.

Солнечный свет не является для животных непосредственным источником энергии. Глубоководная фауна, как указывалось, а также животные глубоких пещер обходятся совершенно без света. Многие виды ведут полностью ночной образ жизни. Даже чисто дневные животные, например лошади, годами выживали в шахтах при чрезвычайно слабом и непостоянном освещении, не теряя своей жизнеспособности и мускульной силы. Однако солнечный свет, главным образом ультрафиолетовые лучи, оказывают сильное действие на организм, стимулируя обмен веществ, процессы роста и тканеобразования. Практикуется, как известно, облучение зимой кварцевой лампой кур и коров для увеличения количества и качества яиц и молока. По данным советских звероводов, молодые соболи, содержащиеся в позднееосенние и зимние месяцы при удлиннном искусственном дневном освещении и при усиленном питании, начинали размножаться на второй год, в то время как обычно в неволе размножение наступает на 3-й или 4-й год.

Отношение различных видов к интенсивности освещения неодинаково. Наряду с фотофильными животными, погибающими при отсутствии света, как например некоторые гусеницы, немало форм тенелюбивых, гибнущих под воздействием прямого солнечного освещения, как полевки, или совершенно его избегающих, всю жизнь проводящих под землей, или ночных, покидающих дневные убежища только с наступлением полной темноты. Наконец, немало имеется и эврифотных видов, более или менее одинаково деятельных днем и ночью особенно среди постоянных обитателей субарктических и арктических широт.

В связи с различным отношением к свету, население любого биотопа находится в деятельном состоянии в разное время, наблюдается последовательная его смена. Различают дневных, сумеречных и ночных животных, можно наметить и еще более мелкие их группировки.

Широко распространенным приспособлением, регулирующим проникновение световых лучей в тело животного, является отложение пигментов в покровах, а иногда и во внутренних органах, например в перитонеальном эпителии у ящериц. Вырабатывается пигмент часто непосредственно под влиянием солнечных, преимущественно ультрафиолетовых лучей, как защитная реакция организма. Так, брюшная светлая сторона донных рыб, помещенных в освещаемом снизу аквариуме со стеклянным дном, темнеет. Отложение пигмента в коже в большем или меньшем количестве свойственно наземным животным, даже белоокрашенным птицам и млекопитающим (но не альбиносам). Только у живущих в пещерах протея и некоторых беспозвоночных он отсутствует или слабо развит. Од-

нако и здесь появление его может быть вызвано выставлением этих животных на свет на более или менее продолжительный срок.

Пигмент, поглощая коротковолновые световые лучи, превращает их в длинноволновые — тепловые. Это имеет большое значение для пойкилотермных животных, повышая их температуру и жизнедеятельность даже при, относительно низкой температуре воздуха, как это наблюдается в высокогорных и арктических условиях. Так, на Эльбрусе, у ящерицы, сидящей на пригреве при температуре воздуха  $+4^{\circ}$ , температура тела достигает  $+34^{\circ}$ . Экспериментально установлено, что пигментация верхней половины яиц амфибий также способствует большому их прогреванию и более быстрому развитию.

Приспособлением, связанным с недостатком освещения или его отсутствием, является прогрессивное развитие органов осязания и обоняния, наблюдающееся, например, у пещерных членистоногих. Глаза многих сумеречных и ночных позвоночных: жаб, гадюк, сов, кошек и других имеют вертикальный щелевидный зрачок, более расширяющийся в темноте и плотнее смыкающийся на свету, чем округлый. При этом обычно глаз снабжен отражательной перепонкой — тапетум, способствующей видению при слабом освещении. У сов и у ночных, преимущественно пустынных и степных млекопитающих наблюдается увеличение ушной раковины. Особой величиной и сложным строением отличается ушная раковина летучих мышей, что

находится в непосредственной связи с совершенно оригинальной, присущей им способностью аудислокации, позволяющей избегать препятствия при полете в полной темноте или даже с заклеенными глазами. Не так давно было установлено (Хартридж и др., 1942), что летучие мыши при этом ориентируются по отражению издаваемых ими коротких ультразвуков с колебанием 40 000 — 50 000 в 1 сек.

Соотношение продолжительности дня и ночи до известной степени отражается на географическом распространении животных. Так, количество ночных видов, особенно среди пойкилотермных, возрастает по направлению от средних широт к экватору, то есть в странах с постоянной, продолжительной и темной ночью. Наоборот, короткий зимний день может служить препятствием к распространению на север дневных оседлых птиц, так как они не успевают прокормиться в течение короткого зимнего дня и погибают от истощения более, нежели непосредственно от холода. При искусственном удлинении дня ряд тропических видов птиц зимует в Европе в вольерах на от-

крытом воздухе. Увеличенные яйцепродукты у кур при искусственном удлинении освещения обуславливаются тоже улучшением условий питания.

Большая продолжительность дня в средних и высоких широтах дает возможность дневным птенцовым птицам выкармливать большее количество птенцов, чем на юге, в условиях относительно короткого дня. Поэтому у целого ряда видов — большая синица, черный дрозд и другие — наблюдается увеличение среднего количества яиц в кладке от тропиков и субтропиков к северу. Тропические птенцовые вообще имеют в среднем небольшое число яиц в кладке. Так, на о. Борнео из 53 обычных видов 5 имеют одно яйцо в кладке, 33 — два яйца, 10 — три яйца и 5 — четыре и более яиц, в то время как в Средней Европе большинство птенцовых лесных птиц имеют по 5—6 и более яиц. Быстрота развития молоди многочисленных птиц, гнездящихся в Заполярье, объясняется благоприятными условиями откорма при круглосуточном дне, дающими ей возможность окрепнуть к концу короткого арктического лета для перелета. Возможно при этом, что и пребывание на непрерывном свету само по себе отражается благоприятно на темпах развития.

Смена дня и ночи и изменение соотношения их продолжительности создает определенный ритм суточной жизнедеятельности животного и непосредственно отражается и на внутренних процессах, ассимилируется ими. По наблюдению научно-исследовательской лаборатории звероводства, продолжительность ночи оказывает влияние на ритм вызревания шерсти. Так, постепенное сокращение светового дня, начиная с летних месяцев до декабрьской нормы, к октябрю вызвали более раннее вызревание шерсти у соболей.

**Влажность.** В жизни наземных животных вода является непосредственным фактором во всех своих состояниях: газообразном — в виде влажности воздуха, жидком — в виде многообразных водоемов и жидких осадков и твердом — в форме снега, льда и пр. Кроме непосредственного влияния, режим влажности отражается на жизни животных также через посредство растительного покрова.

Этот режим весьма различен и определяется географическим положением местности и общим ходом годичного цикла смены сезонных климатических условий. Во влажных тропических лесах с осадками в 1000 см и более воздух всегда насыщен парами, в пустынях же относительная влажность может снижаться до нуля, и осадки местами представляют случайное явление. Сезонные колебания осадков и влажности достигают максимума в субтропиках (с чередованием периода дождей и засухи) и выравниваются в средних и высоких широтах.

Большинство животных являются гигрофильными и евригиг-



Рис. 20. Ушан  
(из Брема, 1911).

ровыми. Жизнь в условиях достаточной влажности не требует особых приспособлений, и поэтому, при прочих равных условиях, области земного шара, круглый год обеспеченные влагой, имеют более богатое и разнообразное животное население, чем места засушливые.

Недостатком, а местами и полным отсутствием водопоев характеризуются зоны пустынь, полупустынь, а отчасти и степей, занимающие обширные пространства в северном полушарии и развитые, хотя и значительно слабее, также и в южном. Места, пригодные для водопоя, как источники, реки, озера, здесь весьма ограничены, а зачастую и непостоянны. Они используются живущими лишь в непосредственной близости животными и посещающими способами к быстрому передвижению обитателями соседних сухих пространств, преимущественно копытными и птицами. Мелкие же млекопитающие, рептилии и беспозвоночные, обитающие на безводных участках, лишены каких-либо водопоев и могут пользоваться разве лишь каплями росы, выпадающей местами более или менее регулярно даже в глубине пустыни. Однако основным источником воды является для большинства из них жидкие составные части пищи растительной или животной, то есть, в конечном счете, та влага, которая добывается корневой системой пустынных растений из почвы или улавливается ими из воздуха. Осадки в виде дождя и снега выпадают здесь обычно лишь периодически или бывают приурочены к определенным сезонам и не могут поэтому удовлетворять ежедневной потребности животного в воде.

Несмотря на это, даже самые безводные пустыни имеют хотя и скудное животное население из представителей всех основных классов наземных животных: млекопитающих, птиц, рептилий, насекомых, паукообразных, многоножек, а иногда даже амфибий и наземных моллюсков.

Жизнь в таких пессимальных условиях в отношении основного жизненного фактора, каким является вода, возможна только при наличии особых приспособлений, свойственных этим ксерофильным, то есть сухолюбивым животным. Источником влаги для многих из них, помимо росы, служат, как указывалось, жидкие составные части растительной или животной их пищи. Благодаря этой особенности даже некоторые относительно крупные животные, например некоторые антилопы, способны обходиться полностью без водопоя. Кроме этого, адаптации ксерофильных животных заключаются, с одной стороны, в уменьшении потери воды в результате испарения с поверхности кожи и слизистых оболочек, а также выделений, с другой — в результате увеличения продукции так называемой метаболической воды. Последняя образуется в теле животных при полном окислении углеводов и жиров, дающих при этом углекислоту и воду. Известно, что живущие в совершенно сухой

муже или древесине личинки насекомых довольствуются исключительно этой водой. Организм человека вырабатывает ежедневно около 200 граммов метаболической воды. Отложения жира, локализирующиеся в определенных частях тела многих ксерофильных животных (в хвостах курдючной овцы, жирохвостого тушканчика, африканской песчанки, в горбах верблюдов и т. д.), являются, таким образом, не только запасом питательных веществ, но и источником воды. Подсчитано, что горб упитанного верблюда может дать до 40 л метаболической воды. Интересно отметить, что жир при этом не располагается равномерно в подкожной клетчатке, как перед зимовкой у многих млекопитающих, а скопляется в определенных участках, не препятствуя теплоотдаче и не вызывая перегревания тела.

Уменьшение потери воды через испарение достигается плотностью и малой проницаемостью покровов, как кожа рептилий и хитиновый покров членистоногих, уменьшением числа кожных желез; выделением продуктов распада почками в виде мочевой кислоты (а не жидкой мочевины) и плотного, относительно сухого кала. Среди позвоночных совокупностью перечисленных физиологических и анатомических особенностей полностью или в значительной мере обладают представители целых классов, отрядов и семейств. Таковыми являются почти все рептилии и птицы, а из млекопитающих — грызуны, антилопы, верблюды, бараны и некоторые другие. Поэтому многие из них являются эвригигровыми, или ксерофильными, и составляют основной контингент животного населения засушливых областей.

Из биологических приспособлений надо отметить различного масштаба миграции. Иногда это перекочевки на сотни километров в поисках воды и невыгоревших пастбищ или же более мелкие миграции вплоть до незначительных перемещений мелких млекопитающих, рептилий, насекомых и прочих беспозвоночных при использовании ими микроклиматических особенностей рельефа, поверхностных слоев почвы, естественных расщелин или нор, вырытых самим животным. Обычно такая миграция является суточной и животные покидают свои убежища преимущественно ночью при высокой относительной влажности. Приспособлением этого же порядка является и летняя спячка. Она обычно наблюдается при правильных чередованиях сухих и более влажных сезонов.

Все эти приспособления не всегда гарантируют животному выживание. При наступлении длительных засух, особенно в тех местах, где они не представляют обычного явления, выгoreние пастбищ и исчезновение водопоев ведет нередко к массовой гибели копытных и других животных.

В свою очередь, для ксерофильных животных влажный климат оказывается вредным и плохо переносится ими. Так, по данным Н. М. Пржевальского для Центральной Азии и Свен

Гедина для западной Африки, даже кратковременное пребывание вьючных верблюдов во влажных долинах рек ведет к заболеванию их и гибели.

В заключение следует отметить, что степень относительной влажности в значительной мере зависит от температуры воздуха, и оба эти фактора действуют в своей совокупности. К тому же при высоких температурах увеличивается и испарение, потеря воды организмом. Поэтому недостаток влажности особенно ощущается животными при жаркой погоде.

Сезонные и не периодические колебания влажности существенно отражаются на физиологических и биологических процессах животного организма, на его плодовитости, темпах роста и развития и пр. Это неоднократно наблюдалось в природных условиях и подтверждается лабораторными опытами. Так, было установлено, что яйца лугового мотылька не вызревают при содержании самок при относительной влажности воздуха ниже 55—60%, а также при высокой температуре и отсутствии осадков. Н. П. Наумов констатировал, что процесс рассасывающихся в период беременности эмбрионов у обыкновенной полевки увеличивается во время засухи. У курдючной овцы, при разведении ее на Урале и Северном Кавказе, отмечалось повышение процента рождения двойней в десять и более раз. Возможно, это объясняется влиянием влажности, более высокой здесь, нежели в Узбекистане, на ее родине.

С повышением влажности от 45 до 75% развитие озимой совки при температуре +25° ускоряется от 42,8 до 31,8 суток. Аналогичная зависимость отмечалась при развитии лугового мотылька и других насекомых. Установлено увеличение холодоустойчивости гусениц при содержании их в сухой атмосфере и на сухой пище.

Кроме прямого влияния, влажность отражается на благосостоянии животных также и косвенно. Ею в значительной степени обуславливается состав и состояние растительного покрова, служащего для них основной пищевой базой. С другой стороны, развитие болезнетворных бактерий и грибов в годы с повышенной влажностью может иногда почти нацело уничтожить популяцию того или иного вида насекомого в пораженных ими районах, как это наблюдалось, например, при появлении зеленой мюскардисы на свекловичном долгоносике или фляшерии на древесных гусеницах. Чрезмерная влажность содействует также распространению глистных инвазий среди птиц и млекопитающих, так как благоприятствует сохранению яиц, например, при заражении зайцев цистицеркозом, а с другой стороны — способствует развитию наземных, а отчасти и водных гастропод, служащих промежуточными хозяевами сосальщиков и цестод.

Приведенные факты свидетельствуют о том, что состояние влажности в комбинации с другими факторами оказывает глу-

бокое влияние на животный организм, на выживание и численность популяции вида.

**Осадки.** Влажность воздуха и ее изменение во времени и пространстве в значительной степени связаны с количеством осадков. Прямое и косвенное влияние обоих этих факторов на животных во многом идентично, поэтому, чтобы избежать повторения, здесь следует остановиться только на значении сильных ливней, града или затяжных дождей, на влиянии снегового покрова и других зимних осадков.

Принятое в метеорологии выражение количества осадков в миллиметрах не дает еще представления о характере их воздействия на животных, так как последнее зависит не столько от количества выпавших осадков, сколько от продолжительности и интенсивности их выпадения. Наиболее благоприятными являются более или менее часто выпадающие слабые дожди при теплой и тихой погоде. Наоборот, стремительные ливни и затяжные холодные дожди оказывают на большинство видов отрицательное влияние.

Поверхность тела наземных позвоночных в общем мало защищена от смачивания. Жировая смазка перьев и шерсти выполняют эту функцию далеко не всегда в таком совершенстве, как у водоплавающих. При ливнях или затяжных дождях покров многих животных смачивается или даже намокает, а это ведет к усиленной теплоотдаче и резкому охлаждению организма, всегда более или менее губельно отражающемуся на состоянии животного. Лабораторные опыты над грызунами и мелкими птицами показали, что при намокании покрова теряется способность организма к терморегулированию, тело охлаждается значительно ниже нормы, что в большинстве ведет к заболеванию и смерти животного. Массовая гибель воробьев и других мелких птиц, наблюдающаяся временами после ночных ливней, объясняется, возможно, теми же причинами.

Беспозвоночные с их хитиновым покровом менее чувствительны к увлажнению, однако и среди них могут производить опустошения даже непродолжительные ливни. Крупные дождевые капли, а также часто сопровождающий ливни ветер сбивают насекомых на землю и повреждают крылья. Потоки воды заливают норы и убежища в почве, а самих животных смывают в овраги и реки. Наконец, град в зависимости от величины нередко может забивать даже позвоночных до мелких домашних животных включительно.

Защитные приспособления биологического характера выражаются тут в наличии соответствующих рефлексов и инстинктов, помогающих животным избегать опасности в различных укрытиях, куда некоторые из них мигрируют заблаговременно, обладая способностью воспринимать и соответственным образом реагировать на изменение погоды.

Снеговой покров для беспозвоночных, зимующих в почве

или на ее поверхности, а также и для мелких млекопитающих, преимущественно мышевидных грызунов, служит защитой от холода. При достаточной его толщине колебания температуры воздуха проникают сюда лишь постепенно и в значительно ослабленном виде, так как теплопроводность снега очень мала и в 25 раз уступает теплопроводности льда. Температура здесь, как правило, на несколько градусов выше, чем на поверхности, что облегчает условия зимовки. Отмечено, что распространение озимой совки и процент перезимовывающих особей связаны с состоянием зимнего покрова. Оно отражается также на зимовке грызунов кормящихся под снегом и избавленных здесь к тому же от нападения хищных птиц, а отчасти и млекопитающих. Полевки и другие мышевидные в мороз погибают на поверхности снега уже через несколько минут. Таким образом, достаточный снеговой покров является необходимым условием их существования и распространения в средних и высоких широтах. Даже на крайнем севере при наличии вечной мерзлоты температура на почве под снегом значительно выше, чем на его поверхности. По данным А. Н. Тюлина, изучавшего экологию лемминга, при температуре на поверхности снега — 24° на почве под слоем его в 120 см отмечено лишь — 12,3°. В гнездах же леммингов под снегом наблюдалась даже положительная температура до + 28°, в то время как температура наружного воздуха достигала нескольких градусов мороза. Сдувание снега ветром, а еще в большей степени глубокое чередующееся подтаивание его и смерзание в лед всегда неблагоприятно отражается на зимовке мышевидных грызунов и беспозвоночных. Укрытием в снегу от стужи, а отчасти и от врагов, пользуются и более крупные животные: тетерева, куропатки, зайцы, обычно закапывающиеся в снег на ночевку или на дневку. Зимует под снегом и медведь в своей берлоге.

В то же время для очень многих птиц и зверей, особенно для копытных, глубокий снег является причиной зимней бескормицы, скрывая подножный корм и затрудняя передвижение. «Копытение», то есть разгребание снега, производится всеми копытными, однако только северный олень может справиться при этом с более или менее глубоким покровом, но и он совершает почти повсеместно далекие перекочевки в лесную зону, где легче прокормиться.

Особенной мощности снеговой покров достигает в горах и вызывает здесь вертикальное смещение всего непадающего в спячку животного населения из верхних зон в нижние или на гребни, где снег сдувается ветрами.

Уплотненный, слежавшийся снег, а особенно образование ледяной корки — наста, проваливающегося под ногами копытных, еще более затрудняет их передвижение, а зачастую делает их и совершенно беспомощными при нападении хищников, свободно бегающих по уплотненной поверхности при доста-

точной ее прочности. Детально влияние снегового покрова на животных представлено в специальной работе А. Н. Формозова (1946).

Гололедица и сильная изморозь резко ухудшают условия питания птиц и млекопитающих как в лесу, так и в степных областях и являются бичом даже для домашних животных в тех районах, где стада остаются на подножном корму и на зиму.

*Ветер.* Ветер в жизни животных имеет меньшее значение, чем рассмотренные выше другие климатические факторы. Влияние его более всего сказывается среди открытых пространств и на летающих животных, так как лесная растительность, а для мелких обитателей поверхности почвы даже сомкнутый травянистый покров служат уже защитой от его воздействия. К тому же большинство животных, кроме некоторых преимущественно морских птиц, например, альбатросов, фрегатов и других, является более или менее анемофобными, то есть стремится укрыться от сильного ветра под защитой скал, неровностей почвы, среди растительности и пр. Есть указание, что некоторые птицы в пустынях Тибета даже сами создают такие укрытия, накладывая камешки по краю гнезда со стороны господствующего ветра.

Исходя из вышесказанного, приспособления, связанные с ветром, мы должны искать в тех областях, где животные менее всего защищены от ветра и часто подвергаются его воздействию. Таковыми, между прочим, являются небольшие острова, разбросанные на крайнем юге океанов и лишенные по климатическим условиям древесной растительности. Отличительной чертой энтомофауны этих островов является преобладание бескрылых видов или видов с недоразвитыми крыльями. Происхождение их объясняется, по-видимому, непосредственным воздействием господствующих в этих широтах штормов, уносящих в море поднимающихся на крыльях насекомых и таким образом производящих отбор наименее способных к полету особей. В результате, например, на острове Крозет из 17 родов насекомых — 14 бескрылы, а на Кергуэлен из 8 видов жуков — 7 не могут летать. Аналогичное явление, хотя и в меньшем масштабе, наблюдается и в условиях высокогорья, характеризующегося также частыми и сильными ветрами. Здесь потеря крыльев защищает насекомое от сноса на ледники, фирновые поля или в чуждые, ниже лежащие лесные зоны. Бескрылость птиц на многих островах имеет, по-видимому, иное происхождение. Она связана тем влиянием биотических факторов, а именно — с отсутствием врагов. Наоборот, удлинение крыльев у островных представителей некоторых видов, например, у скворцов на Фарерских островах, связано с отбором хорошо летающих особей, способных лучше противостоять ветру во время дальних перелетов в открытом море.

Большое значение имеют слабые ветры, особенно восходя-

щие токи, поднимающиеся вертикально на равнинах или вверх по склонам гор. Они используются, как уже отмечалось, для пассивного полета пауками, а при активном полете — насекомыми и птицами. Мелкие животные, поднявшиеся активно или пассивно в верхние слои атмосферы и подхваченные здесь течениями воздуха, могут уноситься на далекие расстояния, что неоднократно констатировалось на судах в открытом море, а также было установлено при наблюдении за островными животными. Такое транспортирование ветром мелких животных происходит в более или менее широком масштабе и в нижних слоях воздуха. Отмечалось занесение ветром пихтовой тли с материка на Шпицберген, то есть на расстояние около 800 миль. Молодые гусеницы непарного шелкопряда, легко подхватываемые ветром в силу своей волосистости, встречались даже за 40 км от места их отрождения.

В последнее время установлено, что восходящие воздушные токи и ветер играют большую роль в полете птиц. Так, статический парящий полет, свойственный хищникам, аистам и ряду других крупных материковых птиц, осуществим полностью только при наличии восходящих токов, имеющих место преимущественно в условиях пересеченной местности и отсутствующих в море в дневные часы. В силу этого пролетные пути парящих птиц избегают открытого моря и идут, например, через Босфор и далее к западу в обход Черного моря. В то же время птицы с гребным полетом могут покрывать тысячи километров над поверхностью моря, как, например, ржанки при перелетах с Аляски на Гавайские острова. Возможно, что сложные пролетные пути в Средней Азии сложились не в силу «традиции» в обход обширных водоемов, существовавших некогда на месте современных равнин, но объясняются современными аэродинамическими условиями.

С другой стороны, распределение птиц открытого моря — альбатросов, фрегатов, буревестников, приспособленных к динамическому парению над поверхностью мирового океана, в значительной степени зависит от постоянных воздушных течений и преобладания ветреной погоды.

В заключение следует отметить, что значение ветра в повседневной жизни животных в значительной мере зависит от комбинирования его с другими климатическими факторами, в частности, ветер сильно влияет на теплоотдачу, а при сухости воздуха значительно усиливает потерю влаги.

**Давление воздуха.** Колебание давления в воздушной среде в пределах обычных местонахождений животных ничтожно по сравнению с колебанием его на различных глубинах моря. Согласно многолетним данным, амплитуда колебания давления на море или на береговых станциях не превышала 113,5 мм. Обычные же суточные колебания достигают лишь нескольких миллиметров. С поднятием давление более или менее правильно

падает: в нижних слоях атмосферы при температуре 0° на 1 мм на каждые 10,5 м. При повышении температуры воздуха, а также при повышенном давлении эта барометрическая ступень несколько возрастает. Довольно богатое животное население встречается при отсутствии сплошного снега в горах еще на высоте 4000—5000 м, то есть оно существует здесь при давлении менее чем в половину нормального. Обычно на такой высоте даже в тропиках при достаточной влажности климата находится зона вечного снега. Поэтому надо думать, что низкая температура и исчезновение пищи, а не малое давление само по себе кладут предел вертикальному распространению животных. В распределении растительного и животного мира горных стран наблюдается определенная вертикальная зональность, при этом некоторые животные в своем распространении более или менее придерживаются определенной зоны, так что наряду с эвризонными можно различать и стенозонные их виды. Однако это зональное распространение зависит не от давления воздуха, а обуславливается зональностью температурных условий, характером растительности и ландшафтом. Фактов, указывающих на то, что низкое давление само по себе может являться преградой к распространению животных в горах, чрезвычайно мало. Обычно приводится сообщение о кошках в Андах, не выживающих на высоте свыше 3000 м.

Анатомическими и физиологическими приспособлениями к жизни в разреженной атмосфере высокогорья служат увеличение дыхательной полости у млекопитающих и увеличение числа эритроцитов крови, что отмечается для человека и целого ряда млекопитающих. Содержание животных при низком давлении в лабораторных условиях дает те же результаты. Из других опытов с влиянием давления можно указать на ускорение развития белянки при снижении давления с 728 до 710 мм (9 дней вместо 15 дней).

Большинство наземных животных не реагирует на обычные мелкие колебания давления, однако многие из них обладают, по-видимому, способностью воспринимать более значительные изменения давления, связанные с переменной погодой и так или иначе реагировать на это раздражение. Особенно заметна эта способность у птиц во время перелетов. При перемене погоды пролетные стаи на местах ночевки ведут себя беспокойно, часто поднимаясь на крылья и вновь рассаживаясь. Приближение бури или резкое ухудшение погоды обычно ускоряет отлет, придавая ему иногда характер «бегства» (Арсеньев). Менее развита (или, возможно, менее заметна) эта способность у других животных: пауков, насекомых, млекопитающих. Однако изменение поведения в связи с приближением ненастья наблюдается у многих видов как позвоночных, так и беспозвоночных. Если учесть массовую гибель птиц и других животных, связанную с резкими ухудшениями погоды, то эта способность получает

вполне естественное материалистическое объяснение. В ней надо видеть результат отбора наиболее тонко реагирующих особей на колебание давления и влажности, знаменующие приближение ненастья, отбора, идущего из года в год или даже из дня в день и при том в массовом масштабе. Специальный орган, воспринимающий изменения давления, пока неизвестен, однако сложная система воздухоносных полостей, пронизывающая тело насекомых и птиц, несомненно является местом, где может осуществляться это восприятие.

### **Совокупное влияние климатических факторов и реакция на них животных**

Климатические факторы являются ведущими. Они глубоко влияют на организацию, поведение и распространение животных, при этом действуют не только непосредственно, но и через ландшафт и растительность, на которую они влияют еще в большей степени, чем на животный мир. В предыдущих разделах были рассмотрены специфические особенности влияния каждого из них в отдельности. Однако, как указывалось, животные в их естественных местообитаниях находятся под воздействием всего комплекса климатических факторов. Поэтому, заканчивая эту главу, необходимо остановиться на значении климата в целом в экологии животных, учитывая при этом и влияние его через растительность.

Вследствие наклона земной оси к плоскости эклиптики распределение главнейших климатических факторов и обусловливаемой ими растительности таково, что дает возможность расчленить биосферу на ряд жизненных зон, характеризующихся определенным режимом климата и предельными ландшафтом. Так, различают зону экваториальных лесов с оптимальными условиями в отношении температуры, влажности, осадков, с преобладанием тихой погоды и стагнирующим, неподвижным воздухом лесных глубин. Это область с богатой и разнообразной пищевой базой, не подвергающаяся к тому же заметным колебаниям всех жизненных условий на протяжении круглого года.

Отсюда, по направлению к северу и югу идет прогрессирующее падение влажности и все более неравномерное ее распределение в течение года. Влажные экваториальные леса сменяются вследствие этого последовательно саваннами, галерейными лесами, зонами степей, полупустынь и пустынь.

Далее к полюсам количество влаги снова возрастает, однако распределение благоприятных и неблагоприятных для существования большинства животных температур приобретает резко выраженный сезонный характер. Пояс влажных, дождливых и относительно теплых зим сменяется поясом зим снежных, продолжительность которых все более и более возрастает, пи-

щевая же база сокращается и становится все более однообразной. За зоной широколиственных лесов, еще относительно многопородных, в Северном полушарии следует тайга — всего лишь с 2—3 видами господствующих деревьев, переходящая постепенно в тундру. Условия существования становятся все более пессимальными, непригодными для большинства животных, и требующими специальных приспособлений для переживания сезонных смен вегетативного и зимнего периодов. Намеченное чередование жизненных зон представляет только самую грубую схему. В действительности наблюдаются различные отклонения: выпадение одних, смещение, захождение друг на друга и выклинивание других и прочие нарушения последовательности.

Зональное распределение климатических факторов и обусловленной ими растительности глубоко отражается и на распределении животного населения. Места с оптимальными условиями, куда следует отнести зону экваториальных лесов и отчасти саванн, отличаются особым разнообразием и полнотой животной жизни. Имеется немало семейств и даже целых отрядов, свойственных исключительно этим зонам и представленных зачастую огромным числом видов.

Это разнообразие и изобилие жизненных форм является результатом многих одновременно действующих и взаимообуславливающих причин. Ускоренные темпы развития благодаря оптимальным пищевым условиям дают в единицу времени большее число поколений. Те же оптимальные условия способствуют выживанию возникающих новых форм. Разнообразие и обилие растений создает разнообразие и обилие мест обитания и пищевых ресурсов. Высокая плодовитость и темпы развития, а также обилие видов ведут к обострению межвидовой борьбы за существование, к обострению борьбы за место, за пищу, за жизнь при наличии многочисленных и разнообразных здесь хищников. Жесткий отбор в этом направлении способствует закреплению структурных, физиологических и биологических вариаций и разновидностей, дающих то или иное преимущество в этой напряженной борьбе и ведет к ускоренному расчленению видов.

Этот характер борьбы и направление отбора сказывается в преобладании именно в этих зонах приспособлений, связанных с нападением и защитой: ядоносных органов, охранительной окраски, мимикрии и т. д. Например, в фауне змей полуострова Малакка ядовитые виды составляют более 30%, в Китае — всего 5%.

Согласно общему правилу, количество видов находится в обратной зависимости от количества особей. В связи с этим в зонах с величайшим разнообразием видов и жизненных форм зачастую наблюдается относительная редкость представителей отдельных видов, особенно среди беспозвоночных. Так, например, по данным Бэтса и Уоллеса, при ночном ловле бабочек на свет фонаря в Бразилии и на Борнео десятки видов были пред-

ставлены всего 1—2 экземплярами и в последующие ночи также преобладали новые виды. По тем же данным, при сборе пауков здесь легче собрать 100 разных видов, чем 100 экземпляров одного вида. Причины таких соотношений сложны и еще не вполне выяснены. Основное значение имеет, по-видимому, острота межвидовой борьбы, ведущая к гибели большого количества рождающейся молодежи. С другой стороны, должно сказываться отсутствие периодизма в размножении многих видов, столь характерного для областей умеренного климата и обуславливающего сезонность массового появления многих насекомых и других беспозвоночных, а отчасти и позвоночных животных. Для растительноядных, особенно монофагов, имеет значение относительная разбросанность кормовых деревьев того же вида, связанная с чрезвычайной многопородностью тропических лесов. Наконец, каждое животное нуждается в определенной территории, в убежище, в месте размножения и прочем, следовательно, чем больше видов живет на определенной площади, тем меньше особей каждого вида может здесь прокормиться и просуществовать.

Места с более или менее пессимальными климатическими условиями, с преобладанием в году низких температур или с недостатком осадков и влажности, вообще говоря, характеризуются бедным в видовом отношении населением. В высоких широтах преобладают немногие психрофильные и эвритермные животные. То же относится и к зоне засушливых пустынь, населенной немногими ксерофильными, или эвригигровыми формами. Количество видов всегда здесь невелико. Что же касается особей, то их численность находится в прямой зависимости от пищевых ресурсов местообитания. При обильной пище, предоставляемой, например, морем, даже на крайнем севере или юге встречаются массовые скопления животных. Достаточно упомянуть о знаменитых птичьих базарах и миллионных лежбищах морского зверя, а в отношении растительноядных — о скоплениях леммингов и еще недавних стадах кочующего северного оленя. То же можно сказать и в отношении сухих областей. Не только засушливые степи, но даже, казалось бы, наиболее неблагоприятные для обитания нагорные пустыни Тибета с их резкими колебаниями температуры, чрезвычайной сухостью и ветрами бывают населены многочисленными грызунами и тысячными стадами копытных. Однако количество видов тут весьма ограничено, в то время как видовой состав населения саванн поражает своим разнообразием.

Во всех жизненных зонах, за исключением экваториальных влажных лесов, наблюдается более или менее резкая смена времен года. Она выражается или в чередовании дождливых и засушливых сезонов или в смене холодной зимы и теплого лета с более или менее ясно обособленными промежуточными сезонами — весной и осенью. Эта сезонность обычно не ограничи-

вается колебанием одного ведущего фактора, но охватывает весь их комплекс: температуру, влажность, осадки, давление и ветер. Кроме того, чередование времен года более или менее глубоко сказывается на растительности, создавая периодичность вегетации, сезонность тех или других стадий в жизни отдельных видов и всей растительности.

Смена времен года, как в ходе климатических факторов, так и в состоянии пищевой базы, глубоко отражается на жизни всех без исключения наземных животных. Переживание неблагоприятных условий зимовки или засушливого сезона является важнейшим моментом в жизни видов. Жесткий отбор идет здесь из года в год на миллионах особей, в процессе которого вырабатываются различные способы переживания неблагоприятных сезонов года. В основном, они могут быть сведены к следующим: 1) переживание неблагоприятных условий в деятельном состоянии; 2) приноравливание жизненного цикла к сезонам года и переживание неблагоприятных периодов в стадии яйца или в других покоящихся стадиях; 3) спячка — переход в неподвижное, бездеятельное состояние при сниженных жизненных процессах и 4) сезонные миграции различного масштаба в области с более благоприятными условиями.

Намеченные категории приспособлений в природе ограничены не резко. Переживание холодной или засушливой зимы в бодрствующем состоянии почти всегда связано с небольшими миграциями в поисках пищи или воды или же более благоприятных микроклиматических условий.

Деятельными при температуре ниже нуля, как правило, остаются только гомойотермные животные. Предварительная линька и развитие более густого покрова, а также отложения жира являются обычными и широко распространенными приспособлениями, защищающими их от холода. Другие приспособления, связанные с низкой температурой, были рассмотрены ранее. Переживание засушливых сезонов не связано с особыми предварительными изменениями в организме, общие же свойства ксерофильных животных также уже были рассмотрены.

Сезонность жизненного цикла в наших широтах является общеизвестным явлением в животном мире. Жизненный цикл любого животного в силу многолетнего отбора оказывается построенным так, что период размножения и развития оказывается приуроченным обычно к сезону, наиболее благоприятному в отношении температурных и пищевых условий. То же наблюдается и в областях с засушливыми зимами. Иногда фактор питания доминирует здесь над климатическими. У многих насекомых стадии яйца или куколки, не деятельные и обычно лучше укрытые, приходятся на неблагоприятный сезон. Наконец, преимущественно у обитателей небольших водоемов сезону высыхания или промерзания предшествует образование покоящихся стадий: зимних яиц, геммул, статобластов.

Состояние скрытой жизни не всегда связано со специальной покоящейся стадией развития. Очень многие пойкилотермные животные, а из гомойотермных некоторые млекопитающие обладают способностью при наступлении неблагоприятных климатических периодов погружаться в спячку, впадать в анабиотическое состояние, которое выражается в неподвижности и чрезвычайном снижении жизненных процессов. У млекопитающих при этом способность к терморегулированию падает, и температура тела обычно мало отличается от температуры окружающей среды.

Различают следующие градации состояния скрытой жизни, обусловливаемого зимним снижением температуры и ухудшением условий питания: 1) зимний покой, наблюдающийся у некоторых млекопитающих, не впадающих в спячку, но проводящих в недейтельном состоянии в норах и логовах всю зиму (как медведи и барсуки на севере) или только в сильные морозы (как барсуки на юге и белки); из холоднокровных сюда же следует отнести пчел, сохраняющих некоторую подвижность и принимающих пищу во время зимнего покоя в улье; 2) настоящую зимнюю спячку млекопитающих, связанную с понижением температуры тела и общим его окоченением и 3) зимнее окоченение пойкилотермных позвоночных и беспозвоночных с возможным переохлаждением и снижением процесса обмена веществ до следов газообмена. Полная остановка жизни у микроорганизмов достигнута только в лабораторных условиях при витрификации живого вещества, то есть при мгновенном его замораживании до стекловидно-твердого состояния, минуя стадию кристаллизации. В обычных условиях это явление не имеет места и поэтому здесь не рассматривается.

Все эти формы холодового оцепенения и аналогичные явления при высыхании организмов нередко объединяются в одну категорию явлений анабиоза, хотя термину «анабиоз» (от греческого *anabiosis* — оживление), соответствует только последняя из указанных градаций, так как лишь при витрификации живого вещества происходит полная остановка жизни с оживанием при обогревании. С другой стороны, зимняя спячка млекопитающих ничего общего не имеет с состоянием обычного сна и в то же время существенно не отличается от холодового оцепенения холоднокровных, поэтому оба эти явления могут быть объединены под названием спячки и рассмотрены здесь вместе.

Зимняя спячка имеет очень широкое распространение. В средних и высоких широтах она наблюдается у огромного большинства пойкилотермных животных, у многих млекопитающих различных отрядов и совершенно отсутствует только у птиц. Всем пойкилотермным животным свойственно при понижении температуры, на том или ином ее уровне, впадать в оцепенение. Однако более или менее продолжительная, нормальная спячка — явление сложное. Она вызывается не только температу-

рой, но и уменьшением пищи и ее качеством и требует наличия определенных физиологических свойств, которыми обладают далеко не все животные.

Свойства эти более или менее одинаковы как у пойкилотермных, так и у гомойотермных видов, впадающих в спячку. Они заключаются в способности переносить более или менее длительное понижение температуры тела без глубоких летальных нарушений в соотношении физиологических процессов. Всем им свойственно, кроме того, накапливать перед спячкой в теле питательные вещества, преимущественно жиры, постепенно используемые во время спячки. Жиры этих животных отличаются особенной легкоплавкостью и остаются в жидком состоянии даже при температуре значительно ниже нуля у жуков кокциеллид, например, при  $-10,3^{\circ}$ , в то время как у большинства остальных животных жиры обычно застывают уже при температуре  $+25-30^{\circ}$ . Наконец, зимоспящие животные обладают особыми физиологическими реакциями, препятствующими образованию льда при переохлаждении, а также рефлексам и инстинктами, при содействии которых активно высскивают места с более благоприятными условиями зимовки.

Первая из указанных особенностей — сохранение более или менее нормального соотношения физиологических процессов во время спячки — заключается в том, что усвоение запасенных в теле веществ, процессы окисления и выделения, а также проводимость нервов не прекращаются при понижении температуры, а лишь в большей или меньшей степени ослабевают.

Необходимость накопления жира не требует особых пояснений, тем более что подобное же накопление наблюдается осенью и у животных, не впадающих в спячку. Надо только отметить, что срок впадения в спячку отчасти связан с состоянием упитанности животного. Так, у сусликов и у ящериц отмечается более раннее залегание старых особей, успевающих скорее нагулять жир, чем молодое поколение того же вида. Количество запасенного жира и других питательных веществ влияет, конечно, и на успешность перезимовывания, особенно при продолжительной спячке. Запасы эти могут достигать 15—30% веса тела животного.

Легкоплавкость жира и постепенное его расходование во время спячки являются, по сути, частным случаем первого из отмеченных свойств зимоспящих животных, а именно — сохранением более или менее нормальных отношений физиологических процессов при снижении температуры во время спячки.

Защита животного от переохлаждения и образования льда в теле достигается биологическими и физиологическими приспособлениями. Первые заключаются в миграции, всегда предшествующей залеганию в спячку, в результате которой зимовка протекает в более или менее благоприятных микроклиматических условиях: обычно в более глубоких зимних норах, у нор-

ников ниже уровня промерзания почвы, в дуплах, под корой, в мертвом лесном настиле и тому подобных укрытиях. Водные животные с наступлением холодов опускаются на дно, некоторые закапываются в ил и таким образом, как правило, не подвергаются воздействию отрицательных температур. Впадающие в спячку рыбы выделяют при этом большое количество слизи, которая также является некоторой защитой от холода. В силу перечисленных перемещений, предшествующих спячке, животные на местах зимовок не подвергаются обычно воздействию особенно низкой температуры, так как ее колебания проникают в эти зимние убежища лишь медленно и в значительно ослабленном виде. Медленное охлаждение, в свою очередь, способствует увеличению холодоустойчивости организма, так как она, при прочих равных условиях, обуславливается количеством свободной воды в клетках и тканях тела. При подготовке к спячке наблюдается ее сокращение и переход в связанное состояние. Чем менее остается свободной воды и чем концентрированнее становятся растворы в тканях и лимфе организма, тем ниже точка их замерзания. Медленное постепенное охлаждение способствует процессу обезвоживания организма. Таким образом, по мере наступления холодов животное становится все более холодоустойчивым. В то же время при медленном понижении температуры вообще легче достигается состояние переохлаждения. Все это приводит к тому, что образование льда в теле может не происходить даже при падении температуры окружающего воздуха до  $-15$ ,  $-20^{\circ}$  и даже ниже.

Для млекопитающих и насекомых можно считать установленным, что количество питательных веществ, накопленных перед погружением в спячку, не намного превосходит тот минимум, который необходим животному в состоянии спячки на зимний период. В лабораторных условиях наблюдается постепенное возрастание процента смертности к концу спячки, искусственное же удлинение холодного периода приводит к быстрому отмиранию всех подопытных животных.

Перерывы в спячке, вызванные временным повышением температуры, сказываются на насекомых и позвоночных, по-видимому, всегда более или менее неблагоприятно. Хотя для некоторых млекопитающих такие перерывы являются правилом, причем животное в это время может принимать пищу, как например, хомяки и бурундуки, поедающие при этом часть своих запасов, или летучие мыши, вылетающие иногда во время длительных оттепелей, когда встречаются зимние комарики и некоторые другие летающие насекомые, могущие служить им пищей. Однако пробудившиеся во время оттепели и поевшие всходы гусеницы озимой совки при возвращении сильных морозов обычно гибнут, так как обогатившиеся водой ткани теряют морозостойкость и замерзают.

Перерывы в спячке зависят до некоторой степени от ее глу-

бины. Последняя же сильно варьирует у различных видов и, как уже говорилось, у одного и того же вида в различных климатических условиях. Можно наметить ряд переходов от непродолжительного сна, мало чем отличающегося от обычного, до полного оцепенения на протяжении полугода и более. Так, белка при сильных морозах остается по несколько дней в гнезде. Аналогичное явление наблюдается у крымского барсука, не покидающего норы во время холодов. Сон медведя в берлоге также неглубок и, по сути, не является настоящей спячкой, так как температура тела остается высокой, а самка в это время рождает медвежат. У летучих мышей, особенно в южных районах, перерывы в спячке являются обычными, но в промежутках между ними при похолодании животное впадает в полное оцепенение с понижением температуры тела с  $+30^{\circ}$  до  $+5^{\circ}$  и ниже (у подковоноса). Наконец, у сурков и сусликов спячка нормально протекает без перерывов.

Глубина спячки пойкилотермных животных зависит от температуры среды. Предельные температуры, при которых они находятся еще в деятельном состоянии, различны для различных видов, различных стадий и даже для разных генераций (у некоторых насекомых). Обычно неподвижное состояние наступает около  $+6$ — $+10^{\circ}$ , у жуков в Палестине — даже при  $-15,5^{\circ}$ . В то же время у ряда животных движение наблюдается и при отрицательных температурах: копуляции у тлей при  $-7^{\circ}$ , движение амёб при  $-5^{\circ}$ , у парамеций при  $-7^{\circ}$ , причем у последних при  $-4^{\circ}$  еще происходит деление. Зимний комарик и некоторые другие насекомые появляются нередко на снегу во время оттепелей и остаются деятельными при слабых морозах.

Во время спячки процессы обмена веществ не прекращаются, хотя и проходят на очень низком уровне. У млекопитающих число дыханий сокращается в 10—20 раз, а биение сердца — в 20—30 раз против нормы. Дыхательный коэффициент также значительно снижается. Кислород идет главным образом на образование гликогена из жира, в силу чего в начале возможно некоторое увеличение веса, но далее он непрерывно падает и к концу спячки, например у ежей и сурков, за 130—160 дней снижается на 30—50%. В первую очередь расходуется жир, значительно сокращается также количество свободной воды.

Во время спячки температура тела у гомойотермных животных падает и лишь на немного превосходит температуру окружающей среды. Так, при нуле температура у ежа снижается с  $+35,6^{\circ}$  до  $+4,3^{\circ}$ , у малого суслика — с  $+38,7^{\circ}$  до  $+0,7^{\circ}$ , у вечерницы — с  $+37,9^{\circ}$  до  $+0,1^{\circ}$  и т. д. В этом отношении они мало чем отличаются от пойкилотермных, почему для них было предложено название гетеротермных животных. У холоднокровных, преимущественно насекомых, при дальнейшем снижении температуры наблюдается переохлаждение до  $-10^{\circ}$  и ниже без образования льда в теле. Однако далее известного предела.

различного у различных видов и даже особей в зависимости от их физиологического состояния, наступает замерзание, сопровождающееся температурным скачком. Это явление впервые было изучено П. И. Бахметьевым и заключается в том, что температура тела переохлажденного животного резко поднимается почти до нуля, после чего вновь начинает медленно снижаться. В то же время в поверхностных тканях образуются кристаллы льда, которые проникают и во внутренние органы. Промерзание последних ведет к смерти животного, при отогревании оно уже не возвращается к жизни.

Явление температурного скачка обусловливается выделением скрытой теплоты, происходящим в момент замерзания переохлажденных жидкостей. Переохлаждение возможно лишь при отсутствии кристаллов льда, поэтому оно может быть вызвано преимущественно у животных, обладающих относительно сухими покровами, с поверхностью тела, не покрытой выделениями слизистых кожных желез. Влажное тело при охлаждении легко обмерзает снаружи, отсюда кристаллы льда проникают внутрь и переохлаждение становится невозможным. Поэтому рыбы и амфибии, если и выдерживают обмерзание, то лишь непродолжительное и поверхностное, полностью же промерзшая рыба или лягушка при оттаивании не оживает. У рептилий, лишенных, как известно, кожных слизистых желез, например у ящериц и черепах, при медленном замораживании наблюдалось переохлаждение до  $-5-7^{\circ}$  с оживанием при отогревании, а также явление температурного скачка, промерзание тела и смерть при дальнейшем охлаждении.

Спячка млекопитающих протекает нормально при положительной температуре, охлаждения тела ниже нуля они обычно не выдерживают. Некоторые при сильном охлаждении быстро пробуждаются, при этом температура тела их поднимается до нормы. Однако в лабораторных условиях в опытах с летучими мышами удавалось и у них вызвать переохлаждение до  $-6-7,5^{\circ}$ .

Летняя спячка животных служит приспособлением для переживания засушливых периодов и вызывается не столько высокой температурой, сколько малой влажностью воздуха, недостатком воды или влажной пищи, поэтому она более распространена у животных в тропическом поясе с резко разграниченными сезонами летних дождей и зимних засух. В степях и пустынях Евразии она наблюдается в летний засушливый период у сусликов, наземных черепах, жаб, некоторых жуков и других членистоногих; как в тропиках, так и в средних широтах летней спячке особенно подвержены амфибии и различные беспозвоночные, обитающие во временных, пересыхающих в период засухи водоемах.

Летняя спячка выражается приблизительно в тех же явлениях, что и зимняя: в оцепенении животного, сильном сниже-

нии обмена веществ, у млекопитающих — в падении температуры тела, замедлении дыхательных движений и сердцебиения. Характерным здесь является значительная потеря влаги, приводящая к ссыханию тканей и к сморщиванию всего тела. В явлении летней спячки ведущим фактором служит не температура, а недостаток влажности. Перегревание тела даже препятствует залеганию в спячку, сухой корм, наоборот, ее стимулирует. Свежая, зеленая пища может отсрочить наступление летней, а отчасти и зимней спячки у грызунов, наземных черепах и членистоногих. В тропическом поясе период засухи и летней спячки животных приходится на зиму соответствующего полушария. Таким образом, термин «летняя спячка» не отвечает сути явления.

Как зимняя, так и летняя спячка не являются общим свойством животного организма, но возникли и развились путем отбора как сложное биологическое приспособление к определенным экологическим условиям лишь у некоторых из них. Эти животные приобрели особую физиологическую конституцию: понижение температуры или уменьшение влаги вызывает в их теле отмеченные выше подготовительные реакции, ведущие к увеличению холодостойкости и к переходу в анабиотическое состояние. Механизм воздействия внешних факторов, развязывающих эти реакции, далеко еще не изучен. У млекопитающих было установлено, что снижение температуры действует на дыхательный центр через накопление углекислоты. Кислая реакция крови у зимоспящих видов наркотизирует дыхательный центр и понижает дыхательные движения, у прочих же видов млекопитающих, наоборот, действует на центр раздражающе и ускоряет эти движения.

Спячка, как и всякая приобретенная в борьбе за существование особенность организма, не сводится только к способности организма реагировать определенным образом на внешние воздействия, но и базируется на закрепленной наследственностью физиологической структуре, входит в жизненный цикл данного вида. Нарушение этого цикла перенесением животного на зиму, скажем, в теплое помещение обычно неблагоприятно отзывается на нем. Некоторые же сохраняют цикл и при измененных условиях. Так, у зимоспящих грызунов в лабораторных условиях, при комнатной температуре и зеленом корме, спячка все же наблюдается в соответствующие сезоны, хотя наступает и протекает здесь с более или менее значительными отклонениями от спячки в нормальных условиях.

Изучение явления спячки у различных видов, условий ее протекания, зависимости от внешних факторов имеет не только теоретическое, но и практическое значение, так как способность животных впадать в анабиотическое состояние уже используется с хозяйственными целями, например, при перевозке

акклиматизируемых животных, при хранении хищных и паразитических насекомых для борьбы с вредителями, а также при культуре шелковичных «червей». Более глубокое знание этого явления даст возможность полнее овладеть им и расширить область его использования.

Последнее из намеченных выше приспособлений, связанных с чередованием благоприятных и неблагоприятных сезонов, заключается в миграции, во временном выселении в области с более мягкими климатическими условиями и лучше обеспеченные кормом. Мигрируют наиболее подвижные компоненты животного населения: многие птицы, из млекопитающих нередко копытные и сопровождающие их хищники, некоторые ластоногие, а также рукокрылые. Миграция может происходить в пределах одной или захватывать несколько жизненных зон. В горах наблюдается вертикальная миграция. Ее амплитуда незначительна по сравнению с перемещениями по горизонтали, так как переход из одной зоны в другую занимает здесь обычно немного километров, протяжение же широтных зон исчисляется сотнями километров.

Масштабы миграции зависят в значительной мере от подвижности животного. Наиболее длинные пути совершают птицы, хотя перелеты различных видов чрезвычайно различны. Иные совершают лишь незначительные кочевки в несколько десятков или в одну-две сотни километров, как, например, дрофы, степные жаворонки, серые куропатки на юге Украины, у других пути исчисляются тысячами километров, так, места гнездовья и зимовки плавунчика находятся на расстоянии 15 000 км.

Сезонные миграции млекопитающих наблюдаются значительно реже. Масштабы их сравнительно невелики и не выходят за пределы одной-двух зон, хотя иногда и могут простираться на сотни километров. Возможно, более длинные сезонные переселения совершают летучие мыши, но об их перелетах пока не имеется достаточных данных.

Миграции беспозвоночных, в основном насекомых, разве только в горах могут иметь характер правильных сезонных перелетов, но и здесь, как и в других случаях, они не являются приспособлением к переживанию неблагоприятных сезонов. Широко известные передвижения пешей и окрыленной саранчи не обуславливаются климатическими факторами и не имеют правильной периодичности. Чисто сезонный характер имеют незначительные перемещения «микромиграции» насекомых и других беспозвоночных, связанные с залеганием в спячку или с пробуждением и выходом из зимних убежищ.

Связь сезонных миграций с чередованием времен года в большинстве случаев вполне ясна, так как они происходят часто под непосредственным давлением ухудшающихся условий погоды или же весной наступает вслед за отступающей зимой. Труднее объяснимы перелеты той категории птиц, которые поки-

дают места гнездовий чуть ли не в разгар лета, имеют дальние зимовки, обычно по ту сторону экватора, прилетают поздно и, независимо от хода весны, появляются из года в год в одни и те же сроки. Здесь инстинкт перелета имеет, по-видимому, большую давность и объясняется в значительной степени внутренними причинами гормонального характера.

В заключение следует отметить, что подобно спячке миграция в наиболее развитой форме представляет собой сложное приспособление, закрепленное наследственностью, вошедшее в жизненный цикл вида. В силу этого различные симптомы перелета наблюдаются в соответствующие сезоны даже у птиц, содержащихся круглый год в закрытом помещении при относительно постоянной температуре и оптимальном питании. Приспособление это имеет широкое распространение, если учесть микромиграции, связанные с залеганием в спячку, и вырабатывается независимо друг от друга в различных группах животных. Так же, как и в ряде других сложных приспособлений, мы находим его у различных видов на разных этапах развития. Сопоставление их между собой дает возможность расшифровать историю происхождения и наиболее сложных проявлений этого приспособления.

Описанные выше разнообразные реакции животных на сезонную смену условий обитания, в связи с ритмичностью воздействия этих последних, приобретают характер правильной годовой цикличности развития и образа жизни как отдельных видов, так и всего животного населения умеренных, холодных, а отчасти и тропических стран. Этот ход развития в значительной степени закреплен наследственностью и сохраняется у некоторых видов даже при искусственном перемещении их из северного полушария в южное или наоборот. В то же время детали этого цикла, сроки наступления того или иного этапа обуславливаются в значительной мере состоянием и общим ходом погоды данного сезона в каждом конкретном году. Например, раннее исчезновение снежного покрова и развитие растительности влечет за собою смещение сроков пробуждения озимой совки и других полевых вредителей, выхода из нор зимоспящих грызунов, прилета ранних птиц — жаворонков, скворцов и пр.

В сельском, охотничье-промысловом, рыбном и других областях народного хозяйства большое значение имеет знание средних сроков наступления узловых моментов в годовом цикле развития как диких, так и домашних животных. В то же время сроки эти и амплитуда их смещения, запоздание или более раннее наступление, в каждом конкретном случае представляют результат воздействия всей совокупности климатических факторов и являются индикаторами — показателями хода всего комплекса этих факторов в данном году или в данном сезоне, позволяющими на их основании делать прогнозы о сроках

наступления и других сопутствующих явлений в живой природе.

Изучением сезонных явлений и всего годичного круга живой природы, зависимости хода этих явлений от условий погоды и климата занимается фенология — наука о закономерностях сезонного развития природы.

### ФАКТОРЫ ОРГАНИЧЕСКОЙ СРЕДЫ

Рассмотренные до сих пор факторы неживой природы — факторы абиотические, составляют только одну часть среды обитания животного. Помимо них, животные в своей жизнедеятельности непрерывно сталкиваются с другими животными того же и других видов и входят с ними в разнообразные взаимоотношения. Далее, они всегда прямо или косвенно находятся в зависимости от окружающей растительности и со своей стороны оказывают на нее то или иное воздействие. Элементы среды этого порядка объединяются под названием факторов биотических. Сюда входят, таким образом, все виды прямых и косвенных взаимоотношений и связей животного с растительными и животными организмами.

Однако влияние этих двух основных категорий факторов (абиотических и биотических) всегда более или менее накладывается друг на друга. Так, говоря о миграции и спячке, как о приспособлениях к переживанию неблагоприятных климатических условий, касаясь таких понятий, как фитоклимат, процесс самоочищения сточных вод и т. п., приходится отмечать, что причиной первых является не столько понижение температуры само по себе, сколько ухудшение условий питания с ним связанное, то есть фактор биотический; само название фитоклимат говорит о наложении здесь друг на друга факторов обеих категорий; самоочищение же вод представляет сложное сочетание процессов механических, химических и биологических. Среда есть комплекс, все элементы которого находятся во взаимосвязи, поэтому, расчлняя ее на составные части и рассматривая их в отдельности, следует помнить, что в природных условиях поведение животного или то или другое его состояние, вызванное влиянием среды, всегда является результатом многих сплетающихся в своем воздействии факторов.

### Пища как фактор в экологии животных

Основным свойством живой материи является обмен веществ. И именно в этом процессе весь органический мир прямо или косвенно связан с неорганической природой, а отдельные его части между собой. В частности, первый этап этого процесса — питание — является узловым пунктом многочисленных связей животных с растениями и между собой. Поэтому трофи-

ческие (связанные с питанием) взаимоотношения составляют основную часть сложной сети взаимоотношений животных с органической средой.

Найти нужную пищу, добыть ее в достаточном количестве, не дать другому животному перехватить ее у себя, избежать самому нападения хищника — вот те повседневные задачи, которые возникают на базе этого фактора, являются стимулом к деятельности и ведут в конечном счете к жесткому отбору и возникновению различных приспособлений морфологического, физиологического, биологического и этологического характера, то есть приспособлений, выражающихся в поведении животного. В процессе конкурентной борьбы все эти задачи разрешаются различными видами животных по-своему. Многообразие приспособлений, связанных с питанием, и объясняется в значительной мере наличием здесь прямой конкурентной борьбы, которая почти не имеет места при выработке более или менее однотипных адаптаций к факторам абиотическим.

В этом разделе будут рассмотрены вопросы об источниках питательных веществ, их круговороте, распределении в различных биоциклах, значении количества и качественного состава пищи в жизни животных, а также о питании веществами органического происхождения. Способы же добывания чисто растительной и животной пищи будут рассмотрены далее в соответствующих разделах, трактующих о зависимости животных от растений и животных от животных.

*Источники питания.* Как известно, в своем питании все животные прямо или косвенно зависят от растительных организмов, так как только эти последние обладают свойством вырабатывать в своем теле органические вещества из неорганических. В этом отношении все организмы принято делить на автотрофных и гетеротрофных. К первым относятся все растения, начиная от одноклеточных водорослей и кончая высшими цветковыми, заключающие в своем теле тот или иной пигмент и продуцирующие вещества путем фотосинтеза, а также некоторые, так называемые прототрофные бактерии, использующие для этого энергию окисления неорганических соединений азота, серы и железа. Эти бактерии служат пищей для простейших и некоторых низших беспозвоночных и, таким образом, вступают в круговорот органических веществ.

К гетеротрофным относятся все животные и сапрофитные, растения, то есть питающиеся мертвыми разлагающимися органическими веществами, а также паразитические растения, лишённые пигмента. Кроме этого, различают еще миксотрофные растения, которые могут усваивать как углекислоту, так и углерод органических углеродистых соединений. Сюда относятся немногие одноклеточные водоросли.

Перечисленные группы организмов находятся между собою в тесной зависимости. Животные, поглощая автотрофные расте-

ния и бактерии, перерабатывают их в составные части своего тела. Выделяемые животными продукты распада, а также остатки их трупов и отмирающих растений используются сапрофитными растениями — бактериями и грибами, которые минерализуют эти остатки, разлагая их до аммиака, углекислоты и воды. В таком виде азот, углерод и водород вновь могут усваиваться растениями, они же используют также и углекислоту, выделяемую животными при дыхании.

Таким образом, в отношении способа питания и круговорота органических веществ на земле существует три категории связанных и дополняющих друг друга в своей жизнедеятельности организмов: 1) продуценты — продуцирующие органические вещества, куда относятся фотосинтезирующие растения и прототрофные бактерии; 2) консументы — потребители готовых органических веществ — все животные и 3) редуценты, или восстановители, использующие продукты распада и остатки отмирающих растений и животных, минерализующие при этом составные их части; эту группу составляют грибы и сапрофитные бактерии. Паразитические организмы не составляют в этом отношении самостоятельной группы и должны быть отнесены к консументам.

Продуценты, являющиеся первоисточником питания всего животного мира, представлены в различных биоциклах различными растительными формами. Для всего огромного пространства пелагиали мирового океана и внутренних морей единственным источником пищевых веществ служат планктонные водоросли, преимущественно диатомовые и перидиниевые. Произрастают они только в сравнительно тонком поверхностном слое воды, так как глубже 500 м количество света уже недостаточно для жизнедеятельности большинства из них. Однако за счет продуцируемого ими здесь органического вещества живет не только богатое животное население поверхностных слоев моря, но и всей его толщи, а также глубоководный бентос.

Условия питания животных больших глубин почти совершенно еще не изучены. Теоретически рассуждая, ввиду наличия во многих местах донных отложений, состоящих из остатков планктонных организмов — диатомовых, глобигериновых, радиоляриевых и птероподовых илов, по-видимому, можно говорить о «дожде трупов», падающем из верхних слоев пелагиали и несущем в глубины непрерывный поток пищевых веществ. Однако наличие такого «дождя» еще не было констатировано непосредственно глубоководными планктонными обследованиями.

Кроме того, ввиду правильной и довольно обширной вертикальной миграции многих обитателей пелагиали и подвижности нектонных животных глубоководные хищники нижних слоев могут пользоваться добычей из прилежащего верхнего слоя воды. Так или иначе, но необходимо признать, что все на-

селение абиссали получает пищевые вещества в конечном счете от продуцентов, обитающих в сравнительно тонком поверхностном освещенном слое моря.

В литеральной части моря, от полосы прибоя и до глубины в 400 м, при благоприятных условиях на дне более или менее пышно развиваются бурые и красные водоросли *Phaeophyceae*, *Rhodophyceae* и редкие вообще в море цветковые *Zostera*, *Posidonia* из *Potamogetonaceae* и *Halophila*, *Thalassia* из *Hydrocharitaceae*. Эти водоросли и цветковые значительно увеличивают пищевые ресурсы прибрежной полосы. За их счет кормится здесь богатое донное население, даже крупные водные млекопитающие — ламантины. Паслись на этих подводных лугах и стада уничтоженной морской коровы.

Говоря о питании морских животных, необходимо остановиться на теории Пюттера. Исходя из данных анализа морской воды и физиологических исследований над потреблением кислорода отдельными животными, Пюттер приходит к заключению, что основой питания мелких морских животных служит не оформленная в виде других организмов пища, а органические вещества, растворенные в воде, являющиеся продуктом жизнедеятельности водорослей и бактерий. Поглощаются эти вещества или поверхностью тела при ее проницаемости, или через поверхность отдельных органов, например жабр, vyplniaющих при этом двойную функцию.

Количество растворенных органических веществ в литре воды, по данным Пюттера, значительно превосходит количество таковых, заключенных в организмах, находящихся в том же объеме. Так, углерода в растворенных органических веществах в 1 л воды содержится 92 мг, то есть в 24 000 раз более, чем в планктонных организмах в том же объеме воды; азота — 360 мг, или в 1450 раз больше, чем в тех же организмах. В силу этого, например, медуза *Sarsia* может получить необходимое ей количество питательных веществ, находящихся в растворе, всего из 44 см<sup>3</sup> воды, в то время как то же количество пищи в виде микроорганизмов содержится в 5580 см<sup>3</sup>.

Далее Пюттер обращает внимание на расхождение данных о количестве кислорода, фактически поглощаемого животными, питающимися планктоном, с тем его количеством, которое необходимо для усвоения потребляемой ими оформленной пищи. Так, по его подсчетам, губка (*Suberites*), судя по количеству поглощаемого ею кислорода, для того, чтобы уловить соответствующее количество взвешенных в воде микроорганизмов, должна была бы пропустить через свою систему каналов в один час объем воды, в 40 000 раз превышающий объем ее тела, что, конечно, невозможно. Поэтому необходимо допустить, что важную, если не основную, роль в ее питании играют растворенные в воде органические вещества, присутствующие здесь в значительно большем количестве, чем в оформленной пище.

Нахождение в воде растворенных органических соединений, хотя и в меньшем количестве, было подтверждено и другими исследователями. Науман полагает, что органические вещества находятся не в растворенном состоянии, а в виде сильно раздробленного пылевого детрита из выделений коллоидальных ассимилятов. Лабораторные опыты содержания некоторых животных в профильтрованной воде с добавлением растворенных органических веществ дали положительные результаты. Например, удавалось содержать парameций в растворе глюкозы и левулезы, воспитывать рыб в растворе глицерина, аспарагина и соматозы и головастиков — в растворе биоклейна, пептона и сахарозы. Наблюдалось также, что при добавлении сахара в аквариум с содержащимися в нем рачками количество поглощаемого ими кислорода возрастало в 4 раза, что тоже говорит об усвоении ими растворенного сахара.

Однако теория Пюттера встречает ряд возражений. Круг, например, указывает, что проникновение питательных веществ через внешние покровы животных исключено ввиду их плотности и возможно только через кишечник. Что же касается самих органических веществ, то в главной своей массе они представлены здесь такими соединениями, которые не могут быть использованы животными для питания. К этим возражениям можно добавить и соображения экологического характера. Именно — трудно допустить, чтобы те, часто чрезвычайно сложные и весьма эффективные приспособления к улавливанию микроорганизмов, которые мы находим у большинства планктофагов (потребителей планктона), могли бы развиваться, если бы оформленная пища служила для них лишь источником витаминов, как полагает Пюттер.

Простые наблюдения и вскрытия показывают, что кишечник многих планктонных животных — дафний, циклопов, личинок комаров и прочих бывает часто заполнен одноклеточными водорослями. Таким образом, требуются еще дополнительные исследования о характере органических соединений, растворенных в воде, и о степени использования их животными.

Однако теория Пюттера, даже если она подтвердится, не нарушает общего положения о питании всего животного населения открытой части океана за счет планктонных водорослей, так как растворенные в воде органические вещества являются продуктами их жизнедеятельности.

Внутренние, или пресноводные водоемы вследствие ограниченности их размеров и глубины, по сравнению с морями, характеризуются относительным преобладанием мелководья в береговой линии. В толще воды здесь, главным образом, развиваются диатомовые, перидиниевые осцилярии. Фитобентос же представлен различными сине-зелеными водорослями, харовыми и, кроме того, характеризуется решительным преоблада-

нием зеленых водорослей *Chlorophyceae* и особенно зарослями всевозможных погруженных, плавающих и полупогруженных цветковых макрофитов, являющихся источником питания для многих моллюсков, ракообразных, насекомых, а отчасти для ряда водоплавающих птиц и амфибонтных млекопитающих — ондатры, водяной крысы, отчасти бобра, гиппопотама и др.

На суше основными продуцентами являются цветковые растения, за счет которых и существуют здесь почти все животные, так как число потребителей низших и высших споровых в современную эпоху развития земли среди наземных ее обитателей весьма ограничено. Высота растительного покрова, то есть, толщина производящего питательные вещества слоя тут относительно очень невелика и, учитывая даже подземную корневую часть растений в самых мощных участках этого слоя, не превышает 200 м, так как наиболее высокие деревья — секвой и эвкалипты — достигают всего 150 м.

Производительность всех перечисленных групп продуцентов — создателей органической материи на земле — в огромном большинстве случаев настолько велика, что с лихвою покрывает потребность в пище консументов, и ущерб, причиняемый последними растительности, сравнительно редко бывает непосредственно замечен. Так, например, в морях умеренного пояса после массового весеннего развития фитопланктона замечается некоторое снижение его численности в летнее время, которое отчасти объясняется увеличением количества потребляющих его зоопланктеров, развивающихся несколько позднее, частично связанное с израсходованием питательных солей самими водорослями. На суше массовое развитие саранчевых, гусениц и других насекомых, а реже грызунов и копытных также накладывает временами глубокий отпечаток на состояние растительного покрова не только на культурных полях, но и в районах с мало нарушенными человеком природными условиями. Однако угнетающее воздействие животных на растительность имеет здесь обычно временный, преходящий характер и редко распространяется на большие области.

О высокой производительности продуцентов и о больших запасах продуцируемого ими пищевого материала свидетельствует также то огромное количество животных, которое может прокормиться на относительно ограниченной территории. Примерами могут служить сельди, идущие временами такими плотными косяками, что опущенное в воду вертикально весло движется некоторое время вместе со стаей; миллионное население птичьих базаров и тысячные скопления морского зверя на лежбищах, существующих, в конечном итоге, за счет фитопланктона. На суше о продуктивности зеленой массы говорят тысячные стада домашних животных, бывших обитателей прерий — бизонов, различных антилоп, зебр и слонов в Африке, а также массовое развитие гусениц, жуков-листоедов в кро-

нах деревьев или всевозможных кобылок на степных участках. В общем же все животное население земли поглощает и перерабатывает лишь незначительную долю продуцируемых растениями органических веществ, значительно большая их часть остается неизрасходованной и постепенно, отмирая и минерализуясь, входит в состав различного ила на дне водоемов, гумусовых слоев почвы, торфяников, лигнитов и различных углей.

**Значение количества пищи.** Пищевой режим в отношении суточного рациона выяснен и полно разработан лишь для домашних животных. Сведения о нем можно получить в любом справочнике по животноводству. Они дают возможность с большей или меньшей приближенностью судить о количестве пищи, необходимом для нормального существования некоторых видов млекопитающих и птиц, более или менее близких к домашним животным. В отношении же подавляющего большинства других животных на этот счет имеются лишь весьма отрывочные данные. Вычислено, например, что устрица процеживает 135 л воды в сутки, улавливая взвешенные в ней микроорганизмы и детрит. По данным датских гидробиологов, камбала для увеличения веса тела на 1 кг должна поглотить и переработать 18 кг корма. Лососю же, потребляющему более питательную пищу, для такого же увеличения в весе требуется ее всего 3,4 кг. Подсчитано, что для основных видов рыб Азовского моря, количество которых определяется здесь примерно в 600 000 т, требуется в год около 10 млн. т корма (Н. А. Бобринский).

Многие гусеницы на начальных и средних стадиях своего развития пожирают в сутки такое количество пищи, которое превосходит вдвое вес их тела. Недавно открытый в пустыне Бет-Пак-Дала небольшой грызун — баялычная соня (*Selevinia betpakdalensis*), питающаяся исключительно насекомыми, съедает за сутки 12 г личинок мучного хруща при весе тела 18 г; при этом  $\frac{3}{4}$  съеденного усваивается организмом и  $\frac{1}{4}$  выходит в виде кала (М. Д. Зверев). В желудке хищного кита катанки было обнаружено 13 почти нетронутых дельфинов и 15 тюленей.

Количество пищи, потребляемой в нормальных условиях тем или другим животным на единицу веса тела, зависит, во-первых, от ее калорийности, во-вторых — от степени ее усвояемости данным организмом и, в-третьих — от интенсивности процесса обмена веществ, быстрота которого зависит от биологических и физиологических особенностей данного вида, темпов роста животного, его подвижности, а также от температуры тела и окружающей среды и соотношений между этими температурами. Известно, что плотоядные требуют меньше пищи, чем растительноядные, а среди этих последних потребители плодов, клубней и прочего поглощают ее меньше, нежели чисто травоядные или листоядные. Наибольшей прожорливостью

отличаются копрофаги, так как их пища включает лишь остатки питательных веществ, неиспользованных первым ее потребителем.

Малая питательность поступающей в организм пищи в некоторых случаях компенсируется полнотой ее усвоения, последнее же достигается удлинением и усложнением кишечного канала и интенсификацией пищеварительных процессов. Кишечник растительноядных рептилий, птиц, млекопитающих всегда значительно длиннее, чем у хищников соответствующего размера. Сложный желудок жвачных и сильное развитие слепой кишки также являются отличительными чертами кишечника травоядных. У насекомоядных летучих мышей кишечник вдвое длиннее тела, у крупного рогатого скота — превосходит ее в 20 раз. Наибольшей длиной кишечника среди насекомых обладают жуки-навозники и калоеды.

В качестве примера неполного усвоения поглощаемой пищи можно привести питание гусениц. Как выше было указано, они отличаются большой прожорливостью, но обладают прямым и мало дифференцированным кишечником, поэтому быстро проходящая через него пища в значительной части остается неиспользованной.

В отношении интенсивности и быстроты пищеварения на первом месте следует поставить птиц. В их кишечнике пища перерабатывается и усваивается настолько полно, что в помете почти не остается пищевых веществ, пригодных для копрофагов, и они им не пользуются. В то же время, однако, птицы отличаются значительной прожорливостью, что объясняется высокой энергией и интенсивностью протекающих в их теле процессов обмена веществ, связанной с напряженной мускульной деятельностью и высокой температурой тела. По некоторым данным, окислительные процессы в теле мелких птиц совершаются с такой же скоростью, как в пламени свечи.

Потребность в пище одного и того же животного неодинакова и зависит, в основном, от большей или меньшей его активности в данный период, от стадии роста и развития и от температуры окружающей среды.

Следует однако оговориться, что многие животные в периоды наибольшего подъема жизнедеятельности, связанными обычно с размножением, иногда почти вовсе не принимают пищи. Например, рыбы во время нереста и преднерестовой миграции, амфибии и многие млекопитающие в период спаривания, а также птицы на весенних перелетах и во время вскармливания птенцов, несмотря на огромное количество затрачиваемой при этом энергии, питаются мало. Во всех подобных случаях используются запасы, предварительно накопленные организмом в виде жира. Животные при этом сильно худеют и затем лишь постепенно восстанавливают свои силы. Для некоторых же этот период максимального подъема жизнедеятель-

ности является и заключительным моментом жизненного цикла, после которого они погибают, как, например, многие лососевые, угри и большинство насекомых.

В период роста и развития количество потребляемой животными пищи, естественно, особенно велико. У голометаболических насекомых оно связано к тому же с отложением запаса, за счет которого совершается метаморфоз, а иногда протекает и все, короткое в этих случаях, существование во взрослой стадии, например у поденок, молей, бабочек сатурний и др. Весьма редко животное может на протяжении всех стадий своего развития вовсе не принимать пищи и проходить весь жизненный цикл за счет пищевых материалов, заключенных в яйце, как это наблюдается при развитии самцов некоторых клещей.

Температура окружающей среды оказывает различное влияние на потребность в пище пойкилотермных и гомойотермных животных. У первых понижение температуры ниже определенного предела затормаживает процесс обмена веществ и снижает или приостанавливает их жизнедеятельность. В таком состоянии они могут долгое время не принимать пищи. Теплокровные животные, наоборот, для поддержания постоянной температуры тела расходуют в таком случае больше тепла, и потребность их в пище увеличивается. Зимоспящие млекопитающие в зависимости от глубины спячки проводят ее или полностью за счет запасов жира, накопленных в теле к концу периода бодрствования, или реже — подкармливаются при кратковременных пробуждениях. Расходование ими питательных веществ во время сна сильно снижается, как об этом уже было сказано выше.

Способность переносить полное голодание в активном, деятельном состоянии у различных животных далеко неодинакова. Пойкилотермы, особенно холоднокровные позвоночные, отличающиеся вообще малой подвижностью, значительно выносливее в этом отношении, чем гомойотермы. У последних она в значительной степени зависит от величины, вернее от объема тела. Мелкие животные расходуют больше энергии на поддержание температуры тела и поэтому не могут оставаться без пищи даже короткое время, крупные же выдерживают голодание в течение 2—3 месяцев. Некоторое представление о способности различных животных голодать в экспериментальных условиях дают следующие примеры: омар оставался без пищи 7 месяцев, личинки стрекоз 8 месяцев, наземные черепахи около года, собака 117 дней, альбатрос 35 дней, мелкие певчие птицы 1—2 дня.

Недостаточное питание в течение более или менее продолжительного времени ведет к исчезновению, в первую очередь, жировых отложений, а в дальнейшем к уменьшению мускульной и других тканей. Наиболее стойкой оказывается нервная

система и половые железы. Хроническое недоедание в период развития приводит к недоразвитию и образованию пигмейных форм. Так, в экспериментах с *Asterias* развивались особи по размерам в сто раз меньше нормальных. В природных условиях карликовые формы наблюдаются нередко среди рыб при перенаселении водоемов, и у насекомых при недостаточном питании личинок; прохождение отдельных стадий развития у них при этом затягивается. У животных, обладающих наряду с половым также и бесполом размножением, например у гидр, голодание вызывает прекращение вегетативного размножения и стимулирует образование половых продуктов. Наоборот, при обильном питании бесполое и партеногенетическое размножение, например у тлей и дафний, обычно сильно ускоряется. Увеличение плодовитости в связи с обильной пищей представляет у животных обычное явление, при этом возрастает не только количество яиц или молодых в одном помете, но часто и число генераций. Поэтому размножение хищников, например, находится в прямой зависимости от количества основной их добычи. Так, в «мышинные» годы наблюдается увеличение плодовитости у лисиц, хорьков, сов и других хищников; у сов, по данным А. А. Браунера, в степных районах Украины были отмечены даже повторные кладки поздней осенью, так что птенцы — подлетки — встречались среди зимы. Колебание численности грызунов и других животных обуславливается в ряде случаев состоянием их пищевой базы.

У некоторых, преимущественно высших животных, в борьбе за обеспечение себя необходимым количеством пищи в период ее недостатка или отсутствия развиваются особые адаптации физиологического и биологического характера. К первым относится отложение жира в подкожной клетчатке по всему телу или в отдельных его участках, в хвосте, горбах или в полости тела, например, в жировых телах амфибий и насекомых.

Относящиеся к биологическим адаптациям явления спячки и сезонной миграции были уже рассмотрены выше при изложении влияния факторов климатических, и здесь следует остановиться на рефlekсах и инстинктах, связанных с сохранением пищи про запас. Из беспозвоночных в этом отношении наиболее известны муравьи, собирающие в своих кладовых часто большие запасы растительной или животной пищи, а также пчелы. Последние, не впадая в спячку, в течение холодного периода кормятся медом из специально для этого заложенных сотов. Здесь эти инстинкты развились, по-видимому, из инстинкта заботы о потомстве, и мы застаем их уже на высокой стадии развития. В более примитивной форме они встречаются у жуков-навозников, из которых геотрупы закапывают навоз в норах на месте его нахождения с тем, чтобы питаться им в течение известного времени. Скарабеи же, сизифы и некоторые другие предварительно формируют из него шарики и, отка-

тив их на некоторое расстояние, также под землей пожирают свои запасы.

У птиц и особенно у млекопитающих можно проследить отдельные этапы усложнения рефлексов и инстинктов этого же порядка. Некоторые птицы — вороны, галки, сороки — и преимущественно хищные млекопитающие — лисицы, песцы, хорьки — обладают привычкой прятать неиспользованные остатки пищи в щели, дупла, закапывать их в снег и пр. Однако эти рефлексы здесь еще непрочны и непостоянны, возможно, даже проявляются не у всех особей, как это наблюдается среди со-

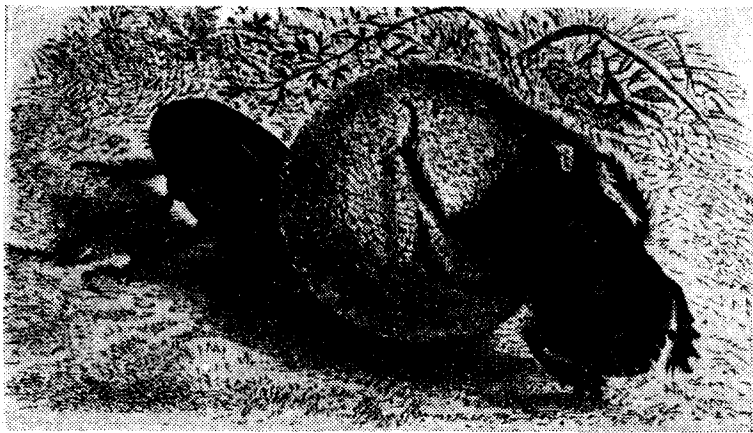


Рис. 21. Рябой коп — *Ateuchus variolosus* (из Брема «Жизнь животных», т. IX).

бак. Очень часто животные «забывают» о своих запасах и к ним больше не возвращаются. Несколько сложнее эти привычки проявляются у сорокопудов, накалывающих насекомых и мелких позвоночных на шипы колючих деревьев и кустарников.

Особенной сложности инстинкт собирания запасов достигает у грызунов, причем здесь, при рассмотрении проявлений его у различных видов, можно наметить отдельные этапы его усложнения. Так, наиболее низко в этом отношении, по-видимому, стоят крысы, утаскивающие в свои примитивные норы часто в большом количестве различные продукты и тут их пожирающие, в силу чего в норе накапливаются беспорядочные запасы недоеденной или неиспользованной пищи. Многие полевки, в том числе и водяная крыса, собирая клубни и другие части растений, заполняют ими слепые отнорки своих подземных галерей.

Хомяки регулярно заполняют расширенные участки нор зерном, принося его в защечных мешках. Размещение различных запасов, достигающих здесь нередко 5—6 кг, по сортам, как

бы сортировка их, объясняется, по-видимому, неодновременностью созревания и сбора семян. В лесах тоже снабженный защечными мешками бурундук таким же образом и в таком же примерно количестве заготавливает осенью жолуди, кедровые и лесные орехи. Белка, кроме того, сушит про запас грибы, раскладывая их осенью на пни, колоды и ветви деревьев. По Формозову, у каждой белки в грибные годы бывает от нескольких десятков до 1500—2000 грибов.

У пищух, или сеноставок, сходный инстинкт усложняется тем, что срезанная зверьками трава сперва просушивается, а



Рис. 22. Запасы сеноставок (из Мантейфеля, 1955).

затем складывается в стожок, у других видов — прячется под камни. При этом вынос на просушку и уборка сена согласуется с условиями погоды. По данным Пржевальского, в северной части Гоби он наблюдал такие стожки до 3 кг весом.

Наконец, курганчиковые мыши засыпают сложенные на поверхности земли запасы землей, причем конический курганчик, достигающий на легких грунтах до 70 см высоты, так же, как и зимнее гнездо под ним, строится не одним зверьком, а семьей (М. Е. Писарева). Сообща работают и бобры, затапливая на зиму ниже уровня промерзания водоема доставленные ими к хаткам части тонких стволов и ветви деревьев.

**Состав пищи.** Отношение различных животных к качественному составу пищи, как известно, неодинаково. По этому признаку их обычно разделяют на всеядных — эврифагов, использующих в равной мере растительную и животную пищу, как, например, вороновые птицы, медведи, многие жуки-чернотелки и др. В противоположность им стенофаги являются исключительно фитофагами или зоофагами. Далее, многие растительноядные

стенофаги поедают различные виды растений и различные их части, как копытные, зайцы и другие; также среди зоофагов многие кормятся различной животной пищей, как волки, лисицы. Эти стенофаги могут быть названы соответственно растительноядными и плотоядными полифагами, в отличие от олигофагов, состав пищи которых более ограничен, как у некоторых гусениц, кормящихся только на немногих видах растений, или змеедов и осоедов из хйщников. Наконец, среди фитофагов имеется немало число монофагов, питающихся лишь одним определенным видом или немногими родственными видами растений. Среди насекомых сюда относятся целый ряд известных вредителей плодовых, огородных, лесных и полевых культур. Реже встречаются они в других классах, например, австралийская сумчатая коала, питающаяся эвкалиптами.

Из зоофагов только очень немногие могут быть причислены к стенофагам, а именно: муравьеды, жуки *Coccinella* и их личинки — пожиратели тлей, пауки-прыгуны — охотники за мухами и тому подобные узкие «специалисты».

Распространение олигофагов и особенно монофагов обуславливается местонахождением их кормовых растений или животных. Таким образом, пища, тот или иной состав ее на данной территории, становится в некоторых случаях важным зоогеографическим фактором. Олеандровый бражник залетает, например, далеко на север за пределы ареала кормового растения его личинки, но размножаться и закрепиться здесь как вид, конечно, не может. Примеров такой зависимости среди фитофагов найдется немало. Имеются они и среди зоофагов, так, например, на суше термитофаги, а в море пожиратели кораллов ограничены в своем распространении поясом, где эти животные встречаются в достаточном изобилии.

В отношении питания полифагов, а отчасти и олигофагов, следует отметить, что многие из них легко могут переходить от одного рода пищи к другому, причем этот переход носит часто регулярный сезонный характер. Многие воробьиные выкармливают птенцов и сами кормятся весной почти исключительно насекомыми, осенью же переходят на семена. Очень часто сезонная смена пищи обуславливается внешними причинами: появлением обильного и доступного корма, например созреванием плодов, семян, орехов, ягод, массовым размножением насекомых и т. д.

Так, в Крымском заповеднике в сезон созревания букового орешка или кизила большая часть позвоночных — олени, косули, барсуки, куницы, многие птицы, даже голуби-витютны переходят на этот корм. Аналогичное явление отмечено Д. Н. Кашкаровым в лесах грецкого ореха в Узбекистане. Это же относится и к сезонной животной пище. В степях Украины весной на питание обильными здесь жуками-кравчиками

и степными усачами-доркадионами в значительной степени переключаются лисицы, барсуки и тушканчики. Осенью на тех же местах важной пищевой базой для этих животных становятся саранчовые. Обилие и доступность, легкость добычи корма вообще являются решающим моментом при выборе пищи. При появлении перелетной саранчи или массовом развитии лугового мотылька, мышевидных грызунов или иной легкой добычи на нее набрасываются не только ее обычные потребители, но и другие самые различные хищники и полифаги, в обычных условиях ею не пользующиеся.

Просматривая следы на грязи у берегов водоемов, оставленных паводками в период, близкий к их полному высыханию, можно легко констатировать, что сюда за богатой добычей, состоящей из отмирающего водного населения — мелкой рыбы, головастика и прочего, регулярно являются многие животные, в обычных условиях с этим населением совершенно не связанные, — барсуки, лисицы, шакалы, кошки, кабаны, вороны, сойки, сороки, скворцы и многие другие.

Помимо изменений в составе пищи, вызываемых появлением того или иного обильного корма или другими внешними причинами, наблюдаются периодические и непериодические изменения в составе пищевого рациона, обуславливаемые внутренними факторами физиологического и биологического характера. Известно, что животные для нормального развития и прохождения жизненного цикла нуждаются на протяжении всей жизни или в определенные периоды в ряде веществ, которые нередко находятся лишь в некоторых, иногда строго определенных видах кормов. Отсутствие или недостаток их в пищевом рационе приводит к более или менее серьезным нарушениям жизненных процессов, а иногда и к гибели животного. Наилучше в этом отношении изучено значение витаминов для человека и высших животных. Общие сведения о последствиях авитаминозов вошли уже в учебники средней школы и останавливаться на них здесь нет надобности. Наряду с витаминами большое значение в физиологии животных имеет, несомненно, и ряд других веществ, однако о них мы еще очень мало осведомлены и имеем здесь пока лишь отрывочные, разрозненные данные. Так, жвачные поедают осенью большое количество полыни, способствующей дегельминтизации. Ту же роль, но уже более механически, по данным П. А. Мантейфеля, выполняют пучки хвоинок ели и других хвойных деревьев, пожираемые глухарями. Медведи перед залеганием в берлогу и после выхода из нее очищают желудок при помощи клюквы, моха и других растений.

По исследованиям Н. М. Кулагина, кишечные заболевания и падеж зубров, наблюдавшиеся весной и в начале лета в Беловежской пуше, происходили от недостатка в пищевом их рационе побегов и ветвей подрастающих с их вяжущими таниновыми

веществами, необходимыми для зубров при переходе весной с сухих кормов на сочные травянистые пастбища. Мантейфель подчеркивает ведущее значение определенного состава пищи для млекопитающих в период спаривания и полагает, что, зная эти специфические для каждого вида животного вещества или род пищи, можно добиться случки и размножения любого вида млекопитающего в неволе.

Помимо сезонных изменений в составе пищи, у очень многих животных наблюдаются и возрастные изменения, когда молодь или личинки питаются одной пищей, а с возрастом более или менее быстро переходят на другую. Это имеет место у огромного большинства водных и наземных животных, развивающихся с метаморфозом, и наиболее резко выражено у трохофорных червей, морских гастропод, многих иглокожих и вышших раков, так как личинки их ведут нередко пелагический образ жизни и питаются планктоном; взрослые же, за немногими исключениями, являются донными и растительноядными или хищными. Среди наземных сюда следует отнести почти всех насекомых с полным превращением и амфибий. Здесь также при метаморфозе с изменением питания происходит перестройка ротового аппарата и кишечника, иногда весьма существенная, например при развитии чешуекрылых и лягушек. Однако возрастная смена корма не всегда связана с наличием метаморфоза и наблюдается у медицинских пиявок, многих рыб и птиц, не сопровождаясь существенными изменениями пищеварительной системы.

Значительно реже наблюдаются различия в питании самцов и самок одного и того же вида животного. В этом отношении наиболее известны некоторые двукрылые насекомые, у которых самцы кормятся на цветках, а самки являются хищниками (*Empis*) или кровососущими паразитами (слепни, комары).

Нормальный состав пищи животного данного вида может нарушаться в большей или меньшей степени под влиянием неблагоприятных метеорологических условий — гололедицы, глубокого снегопада, засухи и тому подобное — или при сокращении основной пищевой базы при перенаселении, или под воздействием антропогенных факторов. Обладая известной пластичностью, животные в таких случаях переходят на другие корма. Для каждого вида животного можно различать поэтому главную его пищу, которой оно в основном питается при нормальных условиях, и пищу заменяющую, на которую оно переходит в той или иной мере при сокращении запасов основного корма или при появлении в изобилии этой заменяющей пищи. При значительном ухудшении кормовых условий животное далее бывает вынуждено использовать пищу, вообще в нормальных условиях им не потребляемую; в таких случаях принято говорить о пище вынужденной. Наконец, под названием случайной пищи понимают те растительные или животные объекты,

которые не имеют никакого существенного значения в питании животного и захватываются им лишь между прочим, случайно. Выяснение роли различных кормов в пищевом режиме животного и пластичности вида в этом отношении имеет большое значение в рыбоводстве, звероводстве, дичеразведении и акклиматизации животных.

Совершенно особняком стоят, по-видимому, очень редкие случаи переключения животного на новые, совершенно ему ранее не свойственные объекты и способы питания. К таковым надо отнести превращение плотоядного новозеландского попугая нестора (*Nestor notabilis*) в своего рода паразита овец. Попугай этот усвоил привычку усаживаться на спины овец, наносить им своим мощным клювом глубокие ранения и выедать куски подкожного жира. Эта, совершенно необычная по форме и скорости возникновения адаптация представляет большой интерес с точки зрения эволюции, пластичности животных в выработке этологических приспособлений и роли подражания в распространении их среди популяции.

В заключение нужно сказать несколько слов о влиянии состава пищи на окраску животных. Опыты в этом направлении производились над насекомыми, птицами и млекопитающими. Давно было замечено, что кормление, например, снегирей исключительно конопляным семенем ведет к меланизму, то есть к потемнению оперения. В недавнее время Мантейфель добился изменения типичной окраски шерсти соболей, внося определенные вещества в их пищу. Такого рода опыты на зверофермах могут иметь большое практическое значение.

Пиктэ и другие исследователи получали изменения в окраске бабочек и гусениц, приучая последних к питанию не свойственной данному виду пищей. В некоторых случаях действие корма на окраску гусениц объясняется происхождением пигмента насекомых из хлорофилла пищи. Так как хлорофилл обладает способностью давать видоизменения разного цвета, то и зерна пигмента, получаемого из хлорофиллов, тоже имеют различную окраску. В связи с этим осенняя генерация пяденицы *Hirragachus* имеет бурую окраску, а весенняя — зеленую, так как зеленый весной хлорофилл осенью превращается в бурое видоизменение — ксантофилл. Можно предполагать, что некоторые цветные aberrации бабочек и отличающиеся окраской подвиды других животных иногда также возникают под влиянием различия в составе пищи и условий питания вида в отдельных участках его ареала.

Из анатомических особенностей, непосредственно связанных с составом пищи, здесь следует отметить общеизвестную зависимость длины кишечника животного от большей или меньшей питательности и усвояемости его основного корма. Так, у травяной коровы длина кишечника в двадцать раз превосходит длину тела, а у насекомоядной летучей мыши — всего вдвое.

Дарвин упоминает, что, по словам Добантона, кишка у домашней кошки на одну треть длиннее, чем у дикой европейской кошки. Удлинение кишок, вероятно, зависит от того, что домашняя кошка в меньшей мере плохоядна, чем какой-либо другой вид кошки. Обратные соотношения имеются между длиной кишки домашнего и дикого кролика и развились, вероятно, от сытной пищи, которую получает ручной кролик. Там же, со слов Гунтера и Эдмондсона, Дарвин приводит факты изменения мышечного слоя желудка чаек, которых кормили или которые сами периодически кормятся на полях зернами.

Лабораторные опыты выращивания всеядных головастиков жабы исключительно на растительном или только на животном корме дали аналогичные результаты — кишечник у первой группы был значительно длиннее, чем у второй.

В этом разделе были рассмотрены лишь самые общие вопросы о влиянии пищи и значении ее как таковой в жизни животного. Остается подчеркнуть могущество и всесторонность воздействия этого фактора питания на организм животных и роль его в эволюции всего животного мира.

Среди других факторов питание занимает в этом отношении особое и первостепенное место. Оно накладывает свой отпечаток на всю организацию, физиологию, образ жизни и поведение животных, так как питание, добывание корма самим животным, защита животного от его врагов — хищников — являются основными моментами борьбы за существование, моментами отбора и возникновения различных адаптаций. Влияние этого фактора на организм еще усложняется следующими его особенностями. Добывание пищи является основным стимулом к передвижению, к действию. Активность животного требует более или менее сложных приспособлений морфологических, анатомических, психологических и этологических, особенно развития нервной системы — развития всевозможных таксисов, инстинктов, условных рефлексов и зачатков высшей психической деятельности. Действие этого стимула повседневно и непрерывно, а отсюда вытекает и повседневность, острота, жесткость связанного с ним отбора. Наконец, в процессе питания животное приходит в теснейшее взаимоотношение с окружающей средой и при том не только само подвергается ее влиянию и к ней приспосабливается, но и со своей стороны оказывает существенное воздействие на среду как биотическую, так и абиотическую. Таким образом, фактор питания оказывает на животных и на их эволюцию чрезвычайно сильное, непрерывное и многостороннее действие.

Вспомогая, говоря о значении пищи как фактора в экологии животных, различает следующие категории адаптаций, возникающие под его влиянием: 1) адаптации структурные — морфологические и анатомические; 2) адаптации физиологические; 3) адаптации психологические; 4) адаптации биографические,

то есть адаптации стадий и цикла развития к климатическим и другим факторам среды, влияющим на сезонную смену кормовых условий; 5) адаптации числовые, выражающиеся в количественных соотношениях потребителей с наличными пищевыми ресурсами. К этим категориям следует еще добавить: 6) адаптации биологические и этологические, выражающиеся в развитии охранительной предупреждающей окраски, мимикрии и прочем, а также в поведении животных, связанном с отысканием, добычей пищи и защитой от врагов; 7) адаптации биогеографические, то есть территориальная связь и приспособление видов к распространению их кормовых растений или животных, служащих им добычей; 8) адаптации биоценотические, определяемые местом и ролью данного животного в биоценозе среди других его членов, так как в основе структуры биоценоза, как системы, лежат тоже трофические связи.

*Потребители сестона.* Касаясь общих вопросов питания, следует остановиться на большой группе животных, мало в этом отношении специализированных, поедающих пищу животного и растительного происхождения. Таковыми в первую очередь являются потребители сестона. Последний, как известно, состоит из фито- и зоопланктона и триптона, то есть раздробленных взвешенных в воде остатков растительных и животных организмов.

Планктонный образ жизни ведут самые разнообразные по размерам тела организмы, начиная от гигантских сифонофор, измеряемых метрами, и кончая мельчайшими хризомонадами, достигающими всего нескольких микронов. В связи с этим различают мегало-, макро-, мезо-, микро- и наннопланктон (см. выше). Состав растительных планктеров в этом отношении более однообразен, и все они могут быть размещены в двух последних категориях, то есть в пределах микро- и наннопланктона.

Потребление мегало- и макропланктеров не требует особых приспособлений, их могут пожирать хищные рыбы, морские птицы и млекопитающие наряду с nekтоном, трупами рыб или различными крупными животными остатками. Количество таких мегало- и макропланктеров относительно невелико, тело их в большинстве на 90% состоит из воды, к тому же щупальцы их обычно вооружены батареями стрекательных капсул, и поэтому они не играют существенной роли в питании морских животных. Что же касается представителей мезо-, микро- и наннопланктона, то они, наоборот, имеют первостепенное значение в пищевом балансе моря, а отчасти и пресных вод. Даже такие гиганты животного мира, как усатые киты, достигающие 50 т веса, некоторые акулы, а также отдельные виды костистых рыб (сельди, сардинки, макрели, а в пресных водах — сиги) и мальки почти всех рыб, питаются исключительно планктоном. К его потребителям надо отнести еще огромное количество пелагиче-

ских и донных беспозвоночных. Здесь целые типы и классы, как губки, кишечнополостные, многие аннелиды, коловратки, пластинчатожаберные моллюски, веслоногие, ветвистоусые и усконогие раки, морские лилии и некоторые голотурии, туника-ты и немногие водные личинки насекомых, исключительно жи-вут за счет мелкого планктона и триптона.

Вполне понятно, что улавливание этой раздробленной взве-шенной в воде пищи столь несходным между собой морфоло-гически потребителями достигается в разнообразных их груп-пах различными путями. Однако в силу конвергенции здесь развиваются и сходные приспособления у животных, в систе-матическом отношении совершенно между собой не родствен-ных. Поэтому всех потребителей сестона, а также мелкого нек-тона, по основным способам добывания пищи, можно разбить на небольшое сравнительно число категорий. По Зернову, здесь имеются:

1. Активные фильтровальщики, снабженные теми или иными фильтрующими аппаратами, через которые они активными движениями при помощи мускулатуры проце-живают воду, оставляя, таким образом, на фильтре взвешенный в ней пищевой материал. Фильтрующим аппаратом у рыб и усатых ки-тов служит ротовая полость. Захваченная ртом вода при замыкании и сжатии ротовой по-лости а также при помощи языка, действу-ющего у китов наподобие поршня, выталки-вается затем из полости и процеживается при этом у рыб через жаберные тычинки, а у китов, через пластинки усов. У дафний ту же роль играет полость между грудными ногами, несущими на себе гребенчатые цедилки. Аппен-дикулярия *Oikopleura* вызывает ток воды дви-жением своего плавательного хвоста; филь-трующаяся вода проходит через защитную решетку, пропускающую к ротовому от-верстию лишь самые мелкие организмы нанно-планктона. К категории активных фильтро-вальщиков можно отнести также губок, хотя ток воды в системе каналов их тела создается

Рис. 23 Личин-ки мошки (из Белановского «Двокрилі во-роги тварин-ництва»)

не мускулами, которые у них отсутствуют, а жгутиками ворот-ничковых клеток.

2. Пассивные фильтровальщики — обычно обитатели теку-чей воды, току которой они подставляют свои фильтрующие ап-параты. Таковыми могут служить разветвленные околоротовые придатки, как у личинок мошек, или сложные сооружения из паутины в виде мешков, сачков и верш, устанавливаемых свои-ми раструбами против течения, как у некоторых личинок ру-чейников.

3. Седиментаторы, или осаждальщики выделяют взвешен-ный пищевой материал по принципу сепаратора. При помощи мерцательных ресничек, а реже движением удлиненных конеч-ностей, как усконогие раки, они создают круговой ток воды, от-брасывающий пищевые частички к ротовому отверстию, как

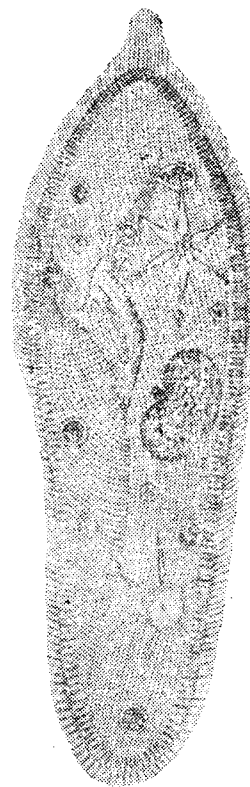


Рис. 24. Инфузория (*Paramecium*) (До-гель, Зоология беспоз-воночных, 1939).

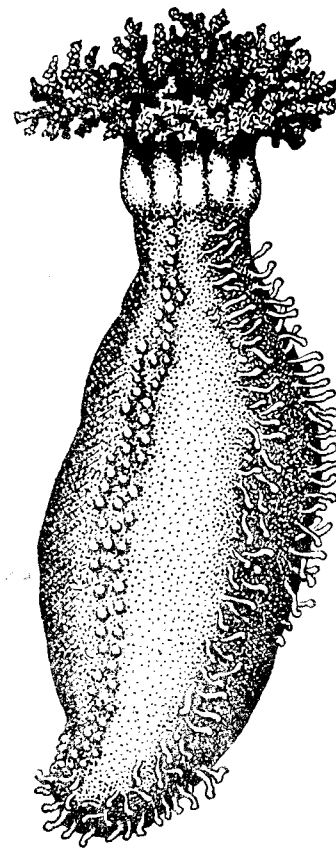


Рис. 25. Голотурии (*Cuscuta irondosa*) (из «Большого практику-ма», под ред. Полянского).

у инфузорий, коловраток, мшанок, пластинчатожаберных и усо-ногих, или пища транспортируется ко рту по выстланным мер-цательным эпителием желобкам, как у плеченогих и морских лилий.

4. Активные щупальщики парализуют и захватывают планк-тонных животных при помощи щупалец, снабженных стрека-тельными капсулами или клейкими клетками. Сюда относятся,

в основном, кишечноротовые. Более крупные их представители могут питаться таким же способом и мелким nekтоном.

5. Пассивные щупальщики. Сюда можно отнести голотурий *Aspidochirota*, обладающих сильно разветвленными щупальцами. Время от времени они направляют щупальцы в ротовое отверстие и как бы обсасывают осевший на них триптон и мелкие живые организмы.

Сестон, как основная кормовая база животного населения моря, а в значительной мере и внутренних водоемов, является важным фактором, играющим первостепенное значение в эволюции водных, особенно морских животных. Характер борьбы за существование и направление отбора среди потребителей сестона, в частности между прикрепленными или малоподвижными их представителями, совершенно своеобразны, что сказывается, с одной стороны, в своеобразии господствующих тут типов адаптаций, не свойственных животным с иными формами питания, с другой — в развитии у представителей этой группы путем конвергенции ряда общих, аналогичных морфологических и биологических особенностей часто у совершенно не родственных в систематическом отношении видов.

Рассмотрение общих отличительных особенностей потребителей сестона может служить лишним примером, иллюстрирующим важное и всестороннее значение пищи, как таковой, в жизни, организации и эволюции животных. Уже самое распределение этих животных, сосредоточенность их, с одной стороны, в самых поверхностных слоях пелагиали, с другой — на дне и в прибрежной части водоема отражает размещение их пищевой базы — фито- и значительной части зоопланктона в эуфотической зоне и оседающего триптона у дна и в литорали.

О глубине воздействия фактора питания на организацию животного свидетельствует возникновение сходных, аналогичных способов добывания сестона у представителей всех типов животных, то есть при совершенно различной общей организации. Как мы видим, потребители планктона и сестона из всех типов, начиная от простейших и кончая позвоночными, по способу добывания пищи могут быть объединены всего в пять категорий жизненных форм. Большинство этих животных являются прикрепленными. Самое возникновение и существование прикрепленных животных возможно только при наличии в воде взвешенного, блуждающего пищевого материала. Жизнь в прибрежной зоне, до границы проникновения прибойных волн, связана с постоянной опасностью для животного быть выброшенным на берег или погибнуть от ударов о скалы и камни. Отсюда — отбор наилучше прикрепленных, развитие прирастающих к субстрату или вбуравливающих в скалы и дно форм. В то же время прикрепленное животное лишается возможности уйти от нападающего хищника и избежать ударов прибойной волны. Защитой в этих случаях могут служить наружные плотные

образования, развитие которых мы и наблюдаем тут в виде студенистых выделений, органических и известковых трубок, панцирей, раковин и наружного скелета у простейших, кишечноротовых, червей, мшанок, моллюсков, усоногих раков и туникат. В то же время частые повреждения и потери частей тела могли способствовать усилению способности к регенерации и вегетативному размножению, ведущему часто к образованию колоний. Эта способность также может закрепляться отбором, так как дает преимущество в конкурентной борьбе за местообитание.

Конкуренция из-за пищи у прикрепленных животных сводится к борьбе за облавливаемое ими пространство. Распростертые во все стороны щупальца являются наиболее эффективным улавливающим аппаратом, в силу этого большинство щупальщиков, происходящих даже от билатеральных предков, например, морские желуди (*Balanus*), приобретают внешнюю лучистую симметрию. По-видимому, и самое возникновение в животном мире радиальной симметрии обуславливается все тем же фактором питания.

Параллельно с утерей способности к передвижению и с развитием органов защиты обычно наблюдается регресс нервной системы и редукция органов зрения и равновесия.

Таковы главнейшие общие черты в морфологии и анатомии прикрепленных животных.

Расселение — один из важнейших моментов в жизни вида, одно из неперемennых условий его выживания. Потеря способности к передвижению компенсируется у прикрепленных и малоподвижных водных животных наличием метаморфоза с подвижной, обычно ведущей планктонный образ жизни личинкой. Метаморфоз у гидроидов и аналогичные явления чередования поколений с подвижной половой стадией у некоторых червей, а также статобласты мшанок и геммулы губок являются еще более действительным средством, обеспечивающим расселение вида. Таковы биологические особенности, свойственные прикрепленным животным различных типов.

При благоприятных условиях прикрепленные животные пышно развиваются, образуя целые заросли. Эти подводные «леса» и «луга» зоофитов населены разнообразными подвижными бентонными и nekтонными животными. В совокупности с зоофитами и произрастающими тут растениями они образуют сложные сообщества приспособленных к внешним условиям и друг к другу организмов. Конечной причиной возникновения этих сообществ является наличие в воде взвешенных пищевых материалов. Таким образом, здесь тот же фактор питания выступает в роли основного, ведущего агента в формировании определенного типа морских биоценозов. Так, на рассмотренном примере мы лишний раз можем убедиться, как велико и

многообразно влияние пищи, как фактора в экологии животных и их эволюционном развитии.

**Потребители донных органических отложений.** Часть оседающего из водной толщи триптона, не уловленная зоофитами, прошедшая через их заросли, или отложившаяся в тех участках моря, где последние отсутствуют, скопляется на дне в виде так называемого детрита и в смеси с неорганическими частицами образует более или менее мощные слои различных донных отложений. Эти органические вещества растительного и животного происхождения, в значительной степени распавшиеся и минерализованные под влиянием биохимических процессов, служат, в свою очередь, источником питания для небольшой сравнительно группы консументов, специализировавшихся в извлечении питательных веществ из этих обедненных органических остатков. Наибольшее количество последних представляют обычно различные илы, составляющие более или менее однородную смесь мельчайших частиц детрита и глинозема.

Население илов не отличается разнообразием, во-первых, потому, что в силу протекающих здесь процессов гниения количество кислорода в илах сильно снижено и жить здесь могут лишь эвриоксибионты, во-вторых — использование такого малопитательного материала доступно только немногим видам сапрофагов. Однако, не имея здесь конкурентов, эти немногие виды развиваются обычно в огромном количестве особей. Так, например, обитатели пресноводных илов — черви Tubificidae иногда скопляются здесь в количестве от 20 до 30 тыс. на 1 м<sup>2</sup>.

Кроме червей, потребителями ила являются некоторые голотурии, морские ежи и ракообразные. Среди последних Sogorhium, скрепляя между собой частички ила, способствует поднятию илистых отmelей. Извлечение питательных веществ достигается у большинства илоедов, так называемых глотальщиков (С. А. Зернов), химическим путем в кишечнике, который они сплошь заполняют илом. Какой-либо механической сортировки пищи перед заглатыванием обычно не наблюдается. Только некоторые гарнели выбирают пищевые частички при помощи тонких клешней, да пластинчатожаберный моллюск Joldia взмучивает ил тонким жгутовидным придатком и тем способствует всасыванию детрита током воды через жаберный сифон к ротовому отверстию.

Мелководные илистые отложения, особенно при наличии здесь водной растительности, посещаются многочисленными водоплавающими и голенастыми птицами, использующими не столько детрит, сколько самих обитателей ила и более крупные растительные остатки.

Большинство кормящихся здесь представителей семейства гусиных имеют широкий, снабженный по краям роговыми пластинками клюв. Вместе с мясистым окаймленным по бокам

двойными роговыми щетками языком пластинки верхней и нижней половины клюва, число которых у широконоски (Spatula clypeata) достигает 188, образуют в сомкнутом виде весьма совершенную цедилку. Конец клюва снабжен широким ноготком, служащим для взмучивания ила и захватывания более крупных частиц; многочисленные нервные окончания на языке и в мягкой коже клюва — тельца Гербста — превращают их в чувствительный орган осязания. Сходный фильтрующий аппарат фламинго отличается значительным преобладанием глубокой килеватой нижней половины клюва над узкой, уплощенной верхней и некоторыми другими особенностями, связанными с тем, что при добывании пищи фламинго, опуская голову и подгибая шею, касается поверхности ила верхней стороной надклювья.

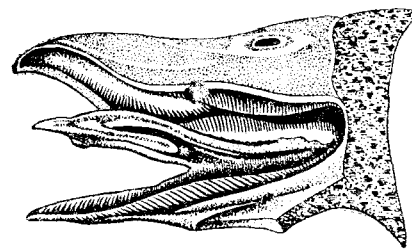


Рис. 26. Клюв широконосой утки. *Spatula clypeata* Z. (из Шульпина, Орнитология, 1940).

В наиболее мелких местах и в полосе заплеска волн кормятся здесь и многочисленные кулики, добывающие из ила его обитателей своими тонкими, гибкими пинцетовидными клювами, снабженными на конце многочисленными нервными окончаниями и осязательными, а возможно, и вкусовыми тельцами. У киви, которые также добывают корм в земле, ноздри находятся на вершине клюва. Судя по сопящим звукам, производимым птицами во время поисков пищи, надо полагать, что важную роль при этом играет здесь и обоняние.

Песчаные фации заключают меньше органических веществ, однако минерализация их идет тут медленнее, а условия аэрации лучше, поэтому животное население становится богаче и разнообразнее. Характерными для этой фации морскими представителями являются черви-пескожилы — Arenicola, Balanoglossus, сердцевидные морские ежи и голотурии из Aspidochirota. Все они, как и обитатели илов, являются глотальщиками, так как набивают кишечник песком и переваривают находящиеся в нем пищевые материалы. Иначе питаются многочисленные здесь выбиральщики — бокоплавы, ланцетники, некоторые рыбы, а также фораминиферы и другие простейшие, выбирающие отдельные частички детрита и не захватывающие песка.

**Потребители органических остатков в почве.** Органические вещества, скопляющиеся в почве и на ее поверхности, в большинстве своем растительного происхождения, однако немалое, хотя и не повсеместное участие принимают в их отложениях и животные своими экскрементами и трупами. Мелкие раздроблен-

ные органические вещества входят в большей или меньшей степени в состав пыли. В некоторых случаях последняя может почти полностью состоять из пылицы хвойных или других анемофильных растений. Всюду при наличии сомкнутого растительного покрова отмирающие и опадающие его части образуют более или менее мертвый настил и, постепенно перегнивая и смешиваясь с неорганическими частицами, входят в состав гумусового слоя почвы.

Сапрофаги, питающиеся этими пищевыми материалами, очень разнообразны по систематическому составу и по способам питания. Выбирать раздробленные пылевидные частички могут лишь очень мелкие животные, например, клещи-сапрофаги, сеноеды и низшие насекомые — *Apterygota*, среди которых *Desoria glacialis* и *Degeria nivalis* — глетчерные и снежные блохи — встречаются иногда массами на скоплениях пылицы, заносимой ветром в нивальную зону. Более крупные частицы поедаются наземными планариями, тараканами, жуками-чернотелками, по некоторым данным — и первичнотрахейными. Население поверхностных слоев почвы, составляющее так называемый эдафон, может быть довольно богато, однако число видов, потребляющих органические остатки и гумус, здесь невелико. К ним следует отнести те немногие виды простейших — амёб и инфузорий, которые здесь встречаются, частично нематод и немногих личинок насекомых. В основном же потребителями гумуса тут являются земляные черви — *Lumbricidae* (*Tericola*). Питаются они, как и большинство известных уже нам сапрофагов, заглатывая и пропуская через кишечник окружающую их почву, что облегчает в то же время и передвижение, но могут захватывать и более крупные растительные части: опавшие листья, стебли, семена и прочее, обливая и размягчая их предварительно выделяемыми через рот пищеварительными соками. Земляные черви заселяют различные почвы более или менее плотно, в зависимости от количества органических остатков и влажности. По данным Дарвина, они встречаются в количестве до 67 215, а по Гензену — до 133 000 на 1 га. Во время своих суточных и сезонных миграций они перемешивают, «перепаживают», по выражению Дарвина, почву, вынося из глубоких слоев от 17,5 до 45 т земли на гектар, то есть насыпая за 6 лет слой ее от 1,5 до 4,5 см. Таким образом, земляные черви играют большую роль в процессе почвообразования, а также способствуют ее аэрации и увлажнению, пронизывая своими ходами слой почвы до глубины 10 м.

Многие потребители гумуса легко переходят на питание органическими остатками (перегнивающие стволы деревьев, экскременты и трупы животных) на более ранних стадиях их разложения. Поэтому граница между ними и типичными копрофагами и некрофагами в значительной степени является условной.

Количество типичных калоедов и трупоедов довольно велико, однако многие из них кормятся этими материалами только на определенных стадиях его разложения. Таким образом, в каждом данном случае состав потребителей постепенно меняется с определенной закономерностью. При этом изменения, происходящие в субстрате под влиянием жизнедеятельности первых поселенцев, делают здесь через некоторое время невозможным их дальнейшее развитие и существование и в то же время создают условия, благоприятствующие поселению новых видов; эти последние, в свою очередь, изменяя пищевые свойства данного объекта, вынуждены бывают уступить место новым поселенцам и т. д.

Такая закономерная смена состава потребителей, получающая название сукцессии, может протекать более или менее быстро в зависимости от величины и характера разлагающегося объекта; весьма неодинаково и количество сменяющих друг друга видов. Так, сукцессия в упавшем в лесу дереве длится обычно несколько лет, и в ней принимают участие десятки растительных и животных компонентов; разложение же оставленной скотом лепешки экскрементов может завершиться в несколько дней под воздействием всего лишь одного или полутора десятков видов.

В качестве примера можно рассмотреть основные этапы сукцессии средней сложности, наблюдающиеся, скажем, в трупе млекопитающего и лежащего в наших условиях в течение нескольких месяцев. Первыми у трупа появляются птицы и звери — трупоеды, а также хищные и всеядные. Они вскрывают полость тела и поедают внутренности, расклевыывают глаза, ноздри и пр. Однако еще раньше их появляются мухи, зачастую начинающие откладывать яйца или живых личинок еще до наступления смерти животного. В значительной степени под влиянием жизнедеятельности массы личинок мух происходит ослизнение ткани и как бы оводнение трупа. В то же время, развиваясь в огромном количестве, протачивая свои ходы, личинки дренируют труп и вслед за оводнением наступает более или менее быстрое его осушение и подсыхание. В силу этого развитие личинок становится затруднительным, откладка новых яиц прекращается, а развившиеся личинки начинают располагаться для закукливания. Несколько позже мух появляются жуки-мертвоеды, которые продолжают начатую первыми работу на подсыхающем трупе. Последними потребителями высохших остатков кожи и мяса являются жуки-кожееды. Наконец, в клочьях шерсти развиваются моли. Подобная же смена населения только в ином видовом составе происходит и в других разлагающихся материалах.

Потребители разлагающихся древесных остатков — стволов, ветвей и сучьев — не встречают особых затруднений в отыскании нужных для питания и размножения объектов, так как эти

материалы всегда в достаточном количестве имеются в лесу. Экскременты же и особенно трупы животных обычно далеко разбросаны друг от друга, поэтому их потребители являются подвижными, в большинстве хорошо летающими животными, снабженными острым обонянием, дающим возможность быстро отыскивать пищевые объекты на нужной для данного вида стадии разложения. Обонянием руководствуются насекомые и млекопитающие, у птиц же ведущим органом чувств служит зрение. Однако среди потребителей остатков животного происхождения имеются и малоподвижные формы. Таковы круглые черви-сапрофаги. По завершении сукцессии они неспособны совершить даже недалекое странствование в поисках нового источника питания, необходимого для дальнейшего существования или размножения. У этих червей мы встречаем совершенно особое биологическое приспособление, обеспечивающее их выживание. Оно заключается в следующем. Когда нужные пищевые вещества в данном субстрате иссякают, черви уходят в почву и под слинявшей кутикулой, образующей плотную оболочку, впадают в своего рода анабиотическое состояние, которое длится до тех пор, пока в непосредственной близости на поверхности почвы вновь не появятся экскременты или другие разлагающиеся вещества, составляющие пищу данного вида червя. Тогда, по-видимому, под воздействием просачивающихся в почву продуктов распада черви становятся активными, сбрасывают оболочку, пробираются к кормовому объекту, питаются и переходят к размножению. Последнее сопровождается тут гетерогонией, то есть чередованием партеногенетического и обоеполого размножения. Этим обеспечиваются более быстрые темпы размножения на протяжении относительно короткого благоприятного периода, по миновании которого все успевшее народиться поколение уходит в почву и инцистируется.

У некоторых жуков-навозников, копров и геотрупов, а также жуков-могильщиков развиваются инстинкты, направленные на то, чтобы, захватив побольше пищи для себя или своего потомства, возможно быстрее зарыть ее в землю и скрыть от других претендентов. Инстинкты эти развиваются, очевидно, в конкурентной борьбе за пищу, встречающуюся не часто и не повсеместно, число же потребителей которой велико. Кроме того, зарывание пищи имеет еще и то значение, что она здесь не высыхает, не размывается дождем и обеспечивает на более долгое время питание самого животного или его потомства.

В морфологическом отношении копрофаги и некрофаги не отличаются какими-либо особыми приспособлениями. За таковые принимаются оголение головы и шеи у крупных трупоядных птиц — кондоров, грифов, стервятников, марабу. Оголение связывают с добыванием этими птицами внутренностей через отверстия, пробитые в стенах тела, причем оперение головы и шеи должно было бы пачкаться и склеиваться трупными выде-

лениями. Тупо-бугорчатые зубы гиен рассматриваются как приспособление для раскалывания и раздробления костей, которые они пожирают.

О длине кишечника жуков-копрофагов уже говорилось выше. Передние их конечности приспособлены для копания, чем облегчается их передвижение в каловых массах, рытье нор и формирование пищевых шаров. Форма тела червей и личинок мух более или менее характерна для животных, буравящих полужидкие или рыхлые материалы.

В качестве общего физиологического признака для большинства сапрофагов, развивающихся в экскрементах и других разлагающихся остатках, следует отметить свойственную им эвриоксигнионность, переходящую в анаэробность, так как процессы гниения ведут к недостатку кислорода в среде их обитания. В силу этого, например, личинки мух, попадая в кишечник более крупных пожирателей нечистот, могут существовать некоторое время тут, превращаясь в случайных, временных паразитов. Известны случаи нахождения живых личинок домовых мух и в кишечнике человека, где они вызывают сильные боли и изъязвления слизистой оболочки (Кулагин). В процессе дальнейшего приспособления эти случайные псевдопаразиты, защищенные к тому же плотными покровами от воздействия пищеварительных соков хозяина, могли легко превратиться в постоянных внутренних паразитов. Этим путем произошли, вероятно, кишечные паразиты из простейших, круглых червей и членистоногих.

### Взаимоотношения между растениями и животными

Растительные и животные организмы в своем возникновении, жизнедеятельности и эволюции тесно связаны между собой, зависят друг от друга. В процессе борьбы и взаимного приспособления они воздействуют друг на друга, изменяясь и эволюционируя как связанные между собой части единого целого.

В свете этих неразрывных связей только и могут быть поняты многие черты организации и биологии как животных, так и растений. Обоюдные зависимости тут многообразны, но основные взаимоотношения между ними в жизни целого обуславливаются круговоротом органических элементов: азота, углерода, кислорода и водорода и конкретно выражаются в том, что весь животный мир существует за счет растительного. Исходя из этого, рассмотрение взаимоотношений между животными и растениями следует начать с трофической зависимости животных от растений.

*Трофическая зависимость животных от растений.* Многие фитофаги питаются, в основном, вегетативными, более или менее нежными и сочными частями растений. Этот род пищи не требует особых сложных приспособлений для ее усвоения.

Морские водоросли срезаются и измельчаются растительноядными морскими ежами при помощи зубов аристотелева фонаря; у гастропод для этого служат челюсти и радула; крабы сощипывают их клешнями и измельчают челюстным аппаратом. У дюгоней передняя часть зубной системы редуцируется, и для размельчения водорослей служит развивающаяся здесь на небе роговая бугристая пластинка; челюсти морской коровы (*Rhytina stelleri*) были покрыты роговыми чехлами.

Потребителями пресноводных макрофитов являются разнообразные гастроподы и некоторые насекомые и птицы.

На суше не специализированные фитофаги более многочисленны. Сюда относятся наземные гастроподы, очень многие насекомые и их личинки, черепахи, немногие ящерицы и птицы; из млекопитающих, в основном, всевозможные копытные. Ротовые части у всех перечисленных представителей не претерпевают особых изменений и сохраняют основные характерные для данного класса животного черты. Только у млекопитающих, у которых пища подвергается более основательной переработке, имеется дифференцировка зубной системы. При этом острые долотовидные резцы служат для срезания, а расширенные со складками эмали коренные — для перетирания пищи. В редких случаях верхние, а иногда и нижние резцы могут отсутствовать. Захватыванию пищи помогают губы, язык, а у слонов — хобот.

Травянистые растения, листья и побеги деревьев представляют мало питательный корм и поэтому поглощаются в большом количестве. Кроме удлиненного кишечника, свойственного вообще фитофагам, травоядные млекопитающие имеют и специальные приспособления, обеспечивающие более полную утилизацию поглощенной ими пищи. У жвачных, обладающих сложным желудком, пастба и переработка пищи разделена во времени. К тому же побывавшая в первом отделе желудка, отрыгиваемая пища легче пережевывается и лучше используется животными. У них же и других копытных богатое население симбиотических кишечных инфузорий, расщепляющих клетчатку, тоже способствует более полной утилизации поглощаемого растительного корма.

Листоядные насекомые — гусеницы, жуки-листоеды и их личинки, а также личинки некоторых мух по характеру наносимых ими повреждений разделяются на объедающих листья, скелетирующих и минующих. Первые объедают с краев все части листовой пластинки, оставляя обычно лишь прищербленную ее часть; вторые выедают более нежные части, оставляя нетронутым скелет жилок; третьи используют только паренхиму и, проникая внутрь пластинки, выедают здесь различного вида ходы или округлые полости.

Более специализированные фитофаги по поедаемым ими частям растений могут быть классифицированы на: 1) потре-

бителей клубней, корневищ и других подземных органов; 2) потребителей плодов и семян; 3) потребителей древесных стволов и ветвей; 4) потребителей соков и 5) потребителей нектара, пыльцы и частей цветка. Все эти виды кормов, кроме стволов и ветвей, отличаются от листовой массы, во-первых, тем, что содержат больше питательных веществ, а во-вторых, за исключением соков, нектара и большинства плодов, представляют пищу более плотную, требующую специальных приспособлений для ее механической обработки. В силу первого обстоятельства специализированные фитофаги обладают, как правило, более коротким пищеварительным трактом, нежели рассмотренные выше фитофаги неспециализированные. Что же касается органов, служащих для добывания и размельчения пищевого материала, то они отличаются здесь большей сложностью и дифференциацией.

Среди потребителей подземных частей растений следует различать две группы. Одни из них представляют типичных землероев, отыскивающих пищу в своих подземных странствованиях. Сюда относятся некоторые круглые черви — паразиты растений, некоторые насекомые и их личинки, проволочники и т. п., а из млекопитающих — слепец, слепушонка, некоторые полски. Из морфологических их особенности, в первую очередь, обуславливаются факторами биотопическими — жизнью под землей — и были уже рассмотрены выше. Другие, более многочисленные потребители подземных частей растений добываются до них с поверхности. Выкапывание их из земли требует известной силы и доступно почти исключительно позвоночным. Копательными органами и здесь служат чаще всего приспособленные для этого передние конечности, реже околоушные части. У барсуков в раскапывании земли принимает участие и рыло, свиньи же пользуются для этого исключительно своим «пятачком» и направленными вперед резцами. Многочисленные птицы-корнееды, например, некоторые попугаи, добывают корни своим острым короткошиловидным клювом. Клювом же пользуются для этого и другие птицы, для которых подземные части служат дополнительной или случайной пищей, как например, журавли, грачи и немногие другие. Как уже отмечалось, имея дело с жесткой и твердой пищей, корнееды отличаются сильным жевательным аппаратом, как у медведек, проволочников. Среди корнеедов-млекопитающих преобладают грызуны.

К потребителям подземных частей растений близко стоят плодоеды и семяеды. Некоторые из перечисленных выше видов корнеедов-насекомых, птиц и млекопитающих используют в равной мере и те и другие части растений. По питательности плоды и семена стоят на первом месте среди всех видов растительной пищи. Это сказывается в известном упрощении кишечного канала у потребителей этих кормов, например, в частичной ре-

дукции слепой кишки и сокращения длины толстой. С другой стороны, семена, а часто и оболочки плодов требуют усиления органов, служащих для их шелушения и размельчения.

Потребители плодов и семян представлены среди беспозвоночных главным образом насекомыми с типичными для этого класса **грызущими** челюстями и отчасти наземными гастроподами, снабженными режущими челюстями и скребущей радулой. Многие насекомые являются при этом минирующими с характерным для буравящих животных внешним обликом.

Совершенно особняком стоят крабы — *Birgus*, поедающие кокосовые орехи, вскрывающие их своими клешнями и для добычи их взбирающиеся на деревья.

Среди позвоночных только в классе птиц имеется немало представителей, обладающих резко выраженными приспособительными признаками зерноедов и плодоедов. Общеизвестны различные типы клювов, приспособленные для шелушения шишек, как у клестов, раскалывания и размельчения семян и плодов, имеющие форму более или менее сильных шипцов, при помощи которых дубоносы, например, раскалывают даже косточки вишен, то коротких долот, как у синиц, поползней и дятлов, работая которыми представители двух последних групп пользуются «станками», то есть углублениями в коре, куда закладывают орехи, шишки или желуди перед их обработкой, то, наконец, форму острых клешей, при помощи которых попугаи вскрывают скорлупу самых твердых орехов. Общеизвестными являются также особенности кишечного аппарата птиц с его мускульным желудком, особенно развитым у зерноядных и способным, подобно наждачной бумаге, перетирать не только самые твердые семена, но даже кусочки случайно проглоченного металла.

Среди млекопитающих к потребителям семян и плодов относятся белки и сони. Многие другие грызуны также широко используют эти виды корма, особенно в осеннее время. Зубная система грызунов как нельзя лучше приспособлена для обработки твердой пищи. Однако челюсти и зубы и других млекопитающих — копытных, всеядных, а отчасти и хищников — представляют достаточно сильный аппарат, пригодный или для перетирания зерна, как у травоядных, или для раскалывания твердых орехов, как у тех же полифагов и даже у хищников. Известно, например, что собаки довольно легко справляются с орехами.

Мягкие, сочные плоды и ягоды представляют еще более доступную и к тому же лакомую пищу, которой кормятся очень многие животные — насекомые с грызущими и сосущими ротовыми частями, гастроподы, всеядные птицы и млекопитающие, а также многие копытные и даже хищные. Однако основной пищей плоды могут служить лишь в тропиках, где они имеются в течение круглого года, поэтому только здесь и распростране-

ны чисто плодоядные птицы и млекопитающие — попугаи, туканы, плодоядные рукокрылые, обезьяны и др.

Число ксилофагов — животных, питающихся исключительно древесиной и лубом, относительно очень невелико. В нашей фауне они представлены почти исключительно личинками жуков-усачей и златок, заболонниками и личинками немногих бабочек — скляниц и древооточек. Они обладают гладким, вальковатым или сплюснутым телом, собственным большинству буравящих форм, и сильными челюстями. Среди морских животных древесину, по-видимому, отчасти использует корабельный червь *Teredo navalis*. Из позвоночных к ксилофагам можно отнести бобров, основную пищу которых составляют кора и ветки деревьев. Среди грызунов они обладают наиболее мощными резцами, при помощи которых подсекают и валят даже толстые деревья, разделяют их на мелкие части, срезают кору и т. д. Другие грызуны — зайцы и мышевидные — поедают ветки кустарников и обгладывают кору деревьев, однако эта пища является для них не основной, а заменяющей или даже вынужденной, так как потребляется преимущественно во время зимней бескормицы. Охотно объедают тонкие ветви и обгладывают кору также и многие неспециализированные фитофаги — олени, косули, зубры и др.

Соки растений являются тоже малопитательной пищей и существовать за счет их полностью могут только некоторые, в большинстве мелкие насекомые — тли, кокциды, листовлошки, реже более крупные — цикады и некоторые клопы. Все они прокалывают ткани растений острыми щетинковидными челюстями своего хоботка и высасывают сок при помощи сложного сосущего аппарата, построенного по принципу нагнетательного насоса. Будучи постоянно обеспечены притоком пищи, многие из них малоподвижны, представлены бескрылыми формами на протяжении ряда поколений, как многие тли, или, раз прикрепившись к растению хоботком, совершенно теряют способность к передвижению, как кокциды.

Многие насекомые используют соки, выступающие на поверхность из морозобойных трещин и других повреждений коры на стволах деревьев. Здесь встречаются различные мухи, перепончатокрылые, жуки-олени и некоторые другие насекомые. Они в большинстве обладают лижущими и лакающими ротовыми органами, мало ограничены в своем питании и в равной степени используют и другие виды жидкой или обладающей гигроскопичностью пищи. Многие из них встречаются также и на цветках с неглубокими, открытыми нектарниками — на зонтичных, сложноцветных и др.

Цветки с вытянутым трубчатым венчиком и глубокими нектарниками посещаются более специализированными насекомыми, обладающими удлинёнными хоботками, как бабочки и мухи-жужжалы.

Наконец, губоцветные и другие зигоморфные цветки с закрытыми венчиками используются главным образом перепончатокрылыми — шмелями, осами и пчелами. Последние снабжены также и сложным аппаратом для сбора и переноса пыльцы. Кроме насекомых, нектаром питаются некоторые птицы: американские колибри (*Trochilidae*) и замещающие их в старом свете нектарники (*Nectariniidae*), медососы (*Meliphagidae*), цветочницы (*Coerebidae*), некоторые гавайские цветочницы (*Drepanididae*) и американские иволги (*Icteridae*). Только немногие из этих птиц питаются преимущественно насекомыми (*Phaetornis* из колибри, *Archnothera* из нектарников), большинство же — нектаром цветов. Приспособительные признаки здесь также выражаются в развитии сосущих органов. Все они обладают удлинненным, трубчатым или кистевидным на конце языком и тонким шиловидным клювом, длина и изогнутая форма которого часто соответствует форме венчика и положению нектарников в цветках тех видов растений, которые главным образом или исключительно используют данный медоed. Среди последних имеются и монофаги. Например, гавайская цветочница (*Hemignathus*) питается соком определенных видов лобелиевых, колибри *Eustephanus geleri* — соком фригилантус и т. д. (Г. П. Дементьев). Свойственный части этих птиц трепещущий полет можно также рассматривать как приспособление, связанное со способом добывания нектара на лету, останавливаясь перед цветком, подобно бражникам.

*Питание измененными частями растений.* Наряду с непосредственным поеданием животными различных частей растения, довольно часто наблюдаются случаи, когда под воздействием повреждений, нанесенных животным, ткани растения болезненно разрастаются или претерпевают другие изменения и уже в таком измененном виде поедаются животным. Иногда при этом на поврежденных растениях развиваются бактерии и грибы, которые, живя за счет тканей и соков растения, в свою очередь, вызывают в них процессы брожения, делающие эту пищу легче усвояемой. Наконец, в иных случаях животное отчасти или полностью переходит на питание этими грибами. В дальнейшем на этой базе возникает культивирование животными гриба, становящегося основной их пищей.

Идя в направлении постепенного усложнения этого явления, на первом месте следует рассмотреть образование галлов. Галлы, или болезненные разрастания тканей, встречаются на всех вегетативных частях растений, реже на цветках и плодах. Образуются они под влиянием жизнедеятельности животных, поселяющихся на поверхности или внутри растений. В последнем случае здесь обычно обитает личинка, развивающаяся из яиц, отложенных в ткани растения. Причины разрастания тканей толкуются исследователями различно и, по-видимому, не всегда одинаковы. Одни приписывают их образование ускорен-

ному переходу крахмала в сахар под влиянием механического раздражения при уколе хоботка сосущих насекомых или яйцеклада самки при откладке яйца в ткани, другие — влиянию выделений личинки развивающейся в галле. Форма галлов чрезвычайно разнообразна: в виде бляшек, шаров, урн, волосистых неправильных наростов, различных пузырей и прочего, но в то же время постоянна и специфична для каждого вида галлообразователей.

Галлообразователями, в основном, являются представители различных отрядов насекомых, питающихся соком растений или развивающихся в их тканях: имеется целое семейство орехотворок, поражающих своими галлами преимущественно древесные породы. Однако образование галлов нередко вызывают и другие животные, некоторые веслоногие раки и коловратки (на водных растениях), немногие клещи и нематоды. Большинство галлообразователей являются монофагами, то есть паразитирующие на растениях только одного определенного вида или рода, при этом некоторые деревья поражаются большим количеством разных видов этих вредителей. Так, на иве в Средней Европе зарегистрировано 46 видов галлов, вызываемых определенными видами насекомых; сильно поражаются также дуб и липа. Повреждения могут принимать массовый характер, например, галлы ивовой галлицы, уродуя концевые побеги ивы, придают иногда своеобразную внешность целым насаждениям. Эти галлы, имеющие, как и многие другие, рыхлое или пористое строение, привлекают различных животных, находящихся здесь или укрытие, или пищу из разлагающихся тканей растения и развивающихся на них грибов, или из самых галлообразователей и вторичных обитателей галла. Видовой состав этого побочного населения может быть весьма разнообразен и в некоторых галлах ивы достигает, например, 30 и более видов мелких клещей, лжескорпионов и насекомых.

В некоторых случаях растительный корм, запасаемый насекомым для развития потомства, подвергается предварительной обработке и изменяет вследствие этого в той или иной мере свои первоначальные свойства. Такими запасами являются, например, «сигары» жуков-листовертов. Плотн свернутые самкой листья увядают, но остаются на дереве и, подо-

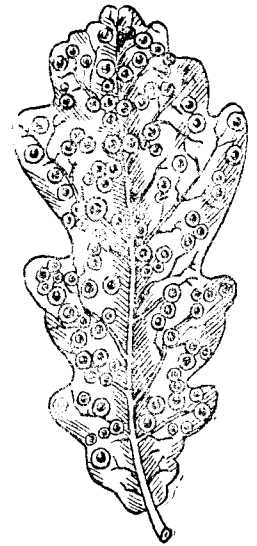


Рис. 27. Галлы орехотворки (из Гусева «Определитель повреждений лесных и декоративных деревьев и кустарников»).

превая внутри, дают влажный корм для развивающихся в них личинок жука. В других подобных случаях наблюдается род силовосания. Жук-кравчик, запаса в подземных камерах растительный корм для своего потомства, переминает срезанные им части растений жвалами, заполняя выводковые камеры. Развивающиеся здесь гифы гриба прорастают весь пищевой ком, таким образом вышедшая личинка питается растительными тканями, уже измененными процессами брожения. Еще

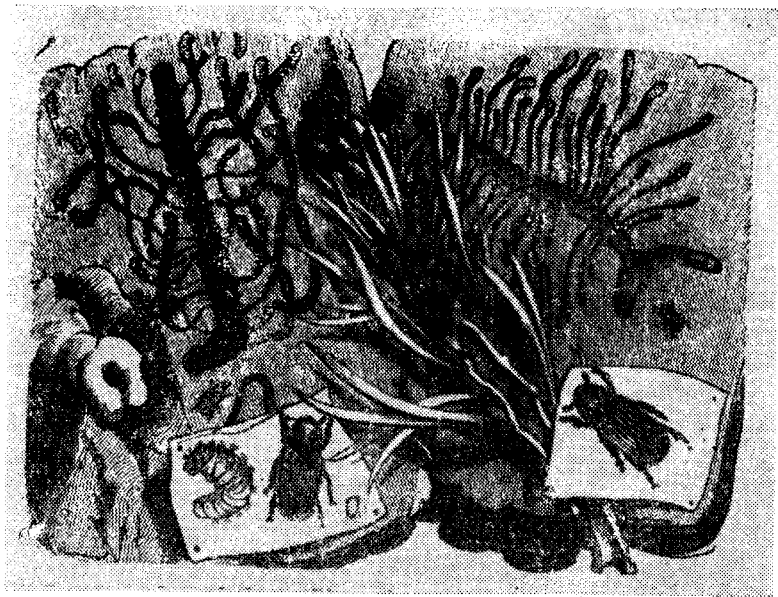


Рис. 28. Лубоед (из Брема): а — сосновый, б — малый.

большую роль в изменении растительной пищи играют грибы и бактерии, развивающиеся на опавших и загнивающих плодах, которые поедаются многими сапрофагами как беспозвоночными, так и позвоночными. Иногда в проникновении гриба в ткани здоровых плодов принимает непосредственное участие и само животное, подготавливая их таким образом для помещения своего потомства. В наиболее примитивной форме использование гриба имеет место в случае «мумификации». Самка грушевого долгоносика, например, отложивши яйцо в молодой плод, прогрызает на его поверхности зигзагообразную борозду; попадающие сюда споры гриба развиваются и пронизывают гифами плод, убивая его ткани. Пораженные груши слегка ссыхаются и остаются на дереве в виде потемневших, не разлагающихся далее сморщенных мумий, внутри которых за счет измененных таким образом тканей развиваются личинки.

У жуков-короедов в связи с тем же инстинктом заботы о потомстве развивается уже настоящее «культивирование» грибов эндомицетов, которыми частично или исключительно питаются личинки. Самки этих жуков, как известно, откладывают яйца под корой в боковые углубления маточного хода. Вышедшие личинки протачивают, питаясь заболонью, перпендикулярно к маточному боковые ходы, в конце которых и закукливаются. У некоторых видов личинки в большей или меньшей степени переходят на питание гифами грибов, поселяющихся в ходах и пронизывающих древесину. Следующим этапом является внесение спор в ходы и «культивирование» здесь гриба самими жуками. Так, самки непарного короеда (*Xyleborus dispia*), имея в кишечнике споры, заражают ими маточный ход при его закладке. В дальнейшем они систематически подгрызают развивающиеся гифы, вызывая этим щетинковидные их разрастания, называемые «амброзией», которыми исключительно и питаются личинки, не протачивая уже в данном случае боковых ходов. У некоторых видов заболонников, культивирующих амброзию, в одной и той же системе ходов развивается последовательно несколько поколений.

Культивирование грибов дает обладателям этого инстинкта значительные преимущества в борьбе за пищу, так как посредством гифов гриба они извлекают из слабо усваиваемой животными клетчатки питательный и обильный корм, почти не встречая здесь конкурентов. Особенной сложности инстинкт культивирования гриба достигает у некоторых муравьев и термитов в разведении так называемых «грибных садов». Возник он в обоих отрядах совершенно независимо, однако начало его и там и здесь, возможно, связано со случайным или побочным использованием для питания тех плесеней, которые разрастаются на запасах пищи или отбросах, накапливающихся в муравейниках или термитниках. Одну из первых стадий его дальнейшего развития мы находим, по-видимому, у волосатых муравьев Африки, которые питаются различными плеснями, разрастающимися на опавших листьях, на экскрементах гусениц и других органических остатках, стаскиваемых этими муравьями в муравейники.

Разрушительная деятельность термитов, поглощающих огромное количество древесины, у некоторых видов связана с высокоразвитым инстинктом культивирования грибов определенных видов. Субстратом для выращивания грибов здесь являются пористые, туфообразные тела, изготовляемые термитами в особых подземных камерах из собственных экскрементов и отгрызаемых остатков поглощаемой ими клетчатки. Развивающиеся на этой питательной среде гифы гриба термиты постоянно подрезают жвалами, отчего образуются кустообразные разрастания, напоминающие миниатюрные клубеньки кольраби, которые и служат им пищей.

Еще большей сложности инстинкт культивирования гриба достигает у американских зонтичных муравьев, или муравьев-листогрызов. Разводимые ими грибы вне муравейников в природе уже не встречаются. Культивируются они муравьями также в особых подземных камерах на пористых телах, сложенных из массы размельченных листьев и получивших название грибных садов. Гифы гриба здесь также подрезаются муравьями и дают кустообразные разрастания, поедаемые муравьями. По мере того как питательные вещества в измельченной листовой массе исчерпываются прорастающими ее гифами, грибные сады разрушаются муравьями и заменяются новым материалом из свеженарезанных листьев. Инстинкт культивирования грибных садов усложняется здесь тем, что заготовка материала, его измельчение и уход за грибами выполняется муравьями различных и притом определенных форм. При закладке новых садов муравьи наиболее крупной формы массами выходят из муравейника, взбираются на деревья и вырезают своими мощными челюстями большие куски листьев. Доставленные ими листья измельчаются в муравейнике другими, более мелкими муравьями. Постройка «сада» и подрезание гифов производится муравьями самой мелкой формы. Как уже указывалось, грибы, культивируемые зонтичными муравьями-листогрызами вне муравейника, не встречаются, поэтому заражение ими вновь закладываемых муравейников извне невозможно, и они приносятся самкой — основательницей новой колонии. Покидая родной муравейник, она уносит с собой в особом углублении ротовой полости комков гифов этого гриба, который и культивирует до отрождения первых членов колонии самостоятельно на собственных экскрементах и частично на отложенных и раздробленных ею яйцах.

Говоря о грибных «садах», уместно упомянуть о так называемых «посевах» муравьев. Очень часто наблюдается, что вокруг муравейника сочетание видов травянистых растений в большей или меньшей степени отличается от общего окружающего фона растительного покрова, часто тут сосредоточиваются виды, семенами которых муравьи питаются. Скопление кормовых растений у муравейника объясняется всходами их из семян, потерянных муравьями или проросших в поверхностных складах.

*Животные — внутриклеточные паразиты и симбионты растений.* Заканчивая рассмотрение различных видов трофической зависимости животных и растений, следует упомянуть и об отношениях, носящих характер внутриклеточного паразитизма и симбиоза. К первым надо отнести обитание определенных видов простейших: амёб, лейшманий, жгутоносца *Leptomonas davidi* и других в клетках и млечных ходах растений, причем здесь, как и в случаях паразитирования простейших в живот-

ных, имеются переносчики и промежуточные хозяева, представляющие питающимися соком растений насекомыми.

Значительно более распространено явление трофической связи между животными и одноклеточными водорослями в форме симбиоза, дающего известные преимущества в борьбе за существование как животным, так и обитающим в них водорослям. В клетках тела многих водных животных — радиолярий, режее амёб, инфузорий, губок, кишечнополостных, определенных видов турбеллярий — поселяются одноклеточные водоросли, в морских животных — различные виды *Cryptomonas* — зооксантеллы, или желтые клетки, в пресноводных — зеленые клетки, зоохлореллы — водоросли из *Protococcaceae* и *Chrysomonadinae*. Некоторые из этих симбиотических водорослей живут также свободно, другие же, по-видимому, утратили эту способность, так как встречаются исключительно в теле животных. Симбиотические отношения в данном случае заключаются в том, что растение использует углекислоту, выделяемую животными, и находит в его теле защиту, животные же получают кислород и, как установлено, переваривают и используют для питания ослабевшие особи своих симбионтов. Все перечисленные животные относятся к типам с внутриклеточным пищеварением, поэтому в некоторых случаях питание за счет симбионтов приобретает здесь первостепенное значение, так что поглощение пищи через рот отступает на второй план. Так, у некоторых актиний, имеющих в теле симбионтов, наблюдается редукция щупалец. Морская планария *Convoluta* при выходе из яйца не имеет в теле симбионтов и заражается ими лишь впоследствии при поглощении пищи. В дальнейшем питание размножающимися в ее теле водорослями имеет для нее столь важное значение, что особи, оставшиеся почему-либо не зараженными, непременно погибают.

Грибы и бактерии, обитающие в кишечнике и других внутренних органах беспозвоночных и позвоночных животных, в некоторых случаях являются их полезными симбионтами. Например, фотогенный слой органов свечения во многих, если не во всех случаях, населен светящимися бактериями; грибы и бактерии, живущие в жировом теле насекомых, способствуют расщеплению и выделению накапливающихся здесь продуктов распада. Есть основания предполагать, что многие сапрофитные формы из флоры кишечника позвоночных являются также симбионтами, способствующими нормальному течению пищеварительного процесса. Однако при кишечных заболеваниях некоторые из них переходят к паразитизму, причиняя тот или иной вред своему хозяину.

Чисто паразитическими формами грибов являются *Empusa*, вызывающая гнилец тлей и мух, мускардина, нередко массами уничтожающая гусениц, в том числе и тутового шелкопряда, и *Saprolegnia*, поражающая кожу рыб, и др. Некоторые формы

кожных лишайев млекопитающих и человека также вызываются грибами.

*Нетрофическая зависимость животных от растений.* Помимо трофической зависимости, животные связаны с растениями и в других отношениях. Распространение животных на суше, а также в водоемах обуславливается наличием необходимых для данного вида биотопических условий, в создании которых принимает значительное участие и растительный покров. Каждому его типу свойственны определенные животные: степь, опушка леса, внутренние глухие его части, даже различные яруса имеют свое более или менее характерное животное население. То же относится в значительной мере и к водным животным — к населению зарослей зостеры, фукусов или пресноводных макрофитов. Изменение основного характера растительного покрова или его нарушение приводит к исчезновению одних видов животных, появлению новых, пришлых элементов или к полному переформированию всего животного населения, как это, например, наблюдается при внедрении и продвижении на север полевых участков в лесной зоне или, наоборот, при создании искусственных лесных массивов в степях.

Являясь важным биотопическим фактором, растительный покров оказывает значительное влияние и на факторы климатические и играет основную роль в создании микроклимата, имеющего огромное значение в жизни беспозвоночных и мелких позвоночных животных. Температура и влажность воздуха в глубине даже невысокого травостоя значительно отличается от таковых на соседних участках обнаженной почвы. Многие степные обитатели — насекомые, ящерицы, выставленные в полуденные часы на прямой солнечный свет, быстро погибают от перегревания и сухости, под покровом же растений, или взбираясь по ним повыше от прогреваемой поверхности почвы, они переживают часы дневного максимума. Часто наблюдающаяся суточная и сезонная миграция насекомых в значительной мере обуславливается распределением микроклиматических условий, которые, в основном, создаются растительным покровом и его ярусами.

Опавшие листья и другие мертвые остатки в лесу образуют в зависимости от состава древостоя более или менее толстый мертвый настил, под защитой которого создаются микроклиматические условия, благоприятные для зимовки. В силу идущих здесь процессов гниения температура в глубине настила несколько выше, чем на поверхности, а суточные ее колебания проникают сюда в ослабленном и смягченном виде. Поэтому мертвый лесной покров привлекает на зимовку не только мелких лесных, но и полевых животных: мышевидных грызунов, землероек, клопов-черепашек, пиявиц и прочих, мигрирующих сюда осенью.

В некоторых случаях температура разлагающихся расти-

тельных остатков используется животными и совершенно особым образом. Известно, что так называемые сорные или болышеногие куры не насиживают яиц, а, сгребая в большие кучи растительные остатки, закапывают их в середину. Во влажном климате тропиков нарастающая внутри температура бывает достаточна для развития птенцов. Этими кучами, как своего

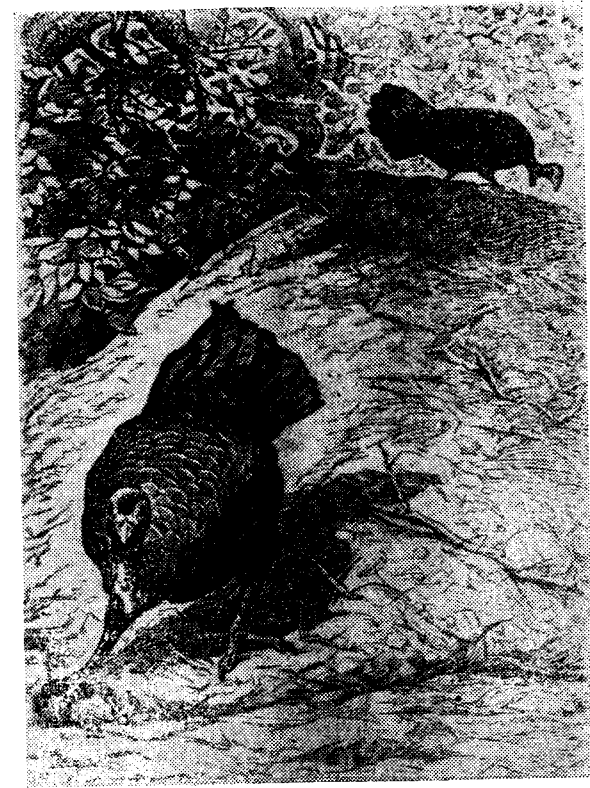


Рис. 29. Сорная курочка (из Брема, 1937).

рода инкубаторами, родители пользуются для нескольких последовательных кладок. Одна из морфологических особенностей — болышеногость этих птиц, по-видимому, является приспособительной и связана со сгребанием выводковых куч.

Для многих животных растения служат защитой, давая укрытие от нападения хищников как с земли, так и с воздуха. Сплошь и рядом можно наблюдать, как вспугнутая ястребом стая воробьев стремглав бросается в самую гущу кустарников. Заяц, преследуемый собаками или орлом, стремится к лесу или в заросли бурьянов. Так же спасаются от врагов серые куро-

патки и многие другие птицы. Известно также, что уничтожение в небольших водоемах зарослей погруженных макрофитов — рдестов, элодей и прочего — при наличии щук и других хищников может повести к полному уничтожению малоподвижных мальков карпа и других рыб, находящихся защиту в этих зарослях.

Кроны деревьев, чащи кустарников и травянистой растительности, а также дупла представляют надежное убежище для устройства гнезд и логовов, материалом для которых, в свою очередь, обыкновенно служат растительный пух и волокна, стебли трав и ветви деревьев. Наличие этих убежищ и материалов является необходимым условием для поселения и размножения тех видов животных, у которых пользование ими закреплено инстинктом. Так, вырубка старых дуплистых деревьев, при отсутствии искусственных гнездовий, ведет к уменьшению или даже полному исчезновению из насаждений в период размножения птиц, гнездящихся в дуплах.

Из всего сказанного видно, что растительный покров — чрезвычайно важный фактор, имеющий многостороннее влияние на жизнь и распространение животных. Тот или иной тип растительного покрова является одной из основ, которые определяют до известной степени экологические особенности обитающего здесь животного населения и участвуют в выработке определенных жизненных форм.

*Зависимость растений от животных.* В основе зависимости растений от животных, так же, как и зависимости животных от растений, лежат взаимоотношения их как продуцентов и консументов. В этой связи между животными-фитофагами и растениями возникают взаимоотношения борьбы и взаимного приспособления, принимающего в некоторых случаях характер симбиоза в широком понимании этого термина.

Различные фитофаги, поедая вегетативные части растения, угнетают его жизнедеятельность и ведут к отставанию в росте и гибели менее стойких экземпляров. На базе этой борьбы в процессе отбора у растений вырабатываются разнообразные защитные образования. С другой стороны, потребители плодов и семян, причиняя ущерб растению, в то же время обеспечивают важнейший в жизни вида момент — расселение. Наконец, потребители нектара и пыльцы обслуживают не менее важный в жизни растений момент — перекрестное опыление. Эти взаимосвязи приобретают, таким образом, симбиотический характер и, подпадая отбору, ведут к развитию нередко чрезвычайно сложных форм зоохории и зоофилии.

Зависимость растений от фитофагов является наиболее распространенной в их связи с животными. Значительно реже наблюдаются случаи непосредственной трофической зависимости. При недостатке азотистых солей в почве некоторые растения добывают их непосредственно из животных, захватывая

и «переваривая» мелких беспозвоночных различными, приспособленными для этого органами.

Как уже отмечалось выше, помимо непосредственной зависимости растений от животных, последние оказывают часто на них и косвенное влияние, изменяя своей деятельностью структуру почвы и внося в нее органические соединения своими выделениями и разлагающимися трупами.

*Защитные приспособления растений.* Наиболее распространенной формой реакции растений на поедание животными следует считать выработку у них защитных приспособлений. В местах, где условия произрастания благоприятны, растительный покров разнообразен, а число травоядных и листоядных животных незначительно, защищенные от их нападения виды растений обычно не выделяются на общем фоне. Если же количество потребителей зеленой массы велико, а условия вегетации к тому же неоптимальны, большее или меньшее число незащищенных видов, не выдерживая борьбы, вытесняется или угнетается, и в общем аспекте покрова все более и более начинают выделяться и преобладают виды защищенные. В силу этого пастбища в условиях засушливой степи, особенно выгоны, являются местами, где на небольшой сравнительно территории можно ознакомиться почти со всеми видами защитных приспособлений растений против нападения травоядных животных. По своему характеру все эти приспособления распределяются на три категории: морфологические, механические и физиологические. Первые выражаются в особой форме — габитусе растения, затрудняющей захватывание его зубами и языком копытных. Сюда следует отнести формы стелящиеся, плотно прилегающие к земле, вроде спорыша, портулака и прочих, или образующие плотные низкорослые подушки, как типчак и другие злаки, или имеющие укороченный стебель с прикорневой розеткой прижатых к земле листьев.

Очень распространены механические способы защиты. Уже уплотнение листовых пластинок защищает ее в известной мере от нападения насекомых; ту же побочную защитную роль играет волосистый и восковой покров, свойственный многим ксерофитам. Приспособлениями, служащими исключительно для защиты от фитофагов, являются шипы, колючки, жгутики и клейкие волоски. Заросли терновника и боярышника, обширные кусты ежевики и лесной малины не только не посещаются копытными, но и трудно для них проходимы. К механическим же видам защиты следует отнести различные камеди и смолы, заливающие повреждения покровов и препятствующие в то же время проникновению вредителей, буравящих ткани растения.

Физиологическими, или химическими, средствами защиты служат сложные ядовитые соединения — различные глюкозиды и алкалоиды, вырабатываемые в тканях таких растений, как наперстянка, аконит, дурман, белена и многие другие. Живот-

ные инстинктивно избегают поедать эти растения. В других случаях защитные вещества действуют на вкусовые органы, заключая в себе горькие, вяжущие, кислые соединения, как у горечавки, шавеля и др. Иногда острый вкус сочетается с пахучими веществами, как у чеснока и лука, или же запахи летучих веществ служат основной защитой, как у эфирноосных — полыни, мяты, чебреца и многих других. Ядовитыми свойствами обладают фитонциды, выделяемые тканями многих растений и вследствие летучести убивающие даже на расстоянии бактерии, грибы, а в лабораторных опытах — насекомых, лягушек и крыс. Однако действительная их роль в природе еще мало выяснена, в отношении же защиты растений от нападения насекомых и позвоночных не доказана. Так, ткани дубов и тополей обладают очень сильными фитонцидными свойствами и в то же время, как известно, подвергаются нападению большого числа видов различных наружных и внутренних насекомых-вредителей. Так же крысы, погибающие в течение немногих минут в присутствии измельченных листьев лавровишни, жили в продолжении месяца на воздухе в клетке, подвешенной в глубине этого кустарника, не испытывая, по-видимому, никакого вреда.

Заканчивая рассмотрение защитных адаптаций у растений, надо напомнить, что все они относительно и ни одна из них не гарантирует от нападения абсолютно всех фитофагов. Среди последних всегда имеются своего рода специалисты, для которых та или иная форма защиты является недействительной: верблюды, ослы и козы легко справляются с самыми колючими растениями, зайцы и полевки срезают побеги и обгладывают кору терновника, гусеницы молочаевого бражника питаются исключительно этим несъедобным для других животных растением, козы охотно и без вреда поедают плоды дурмана, белены и т. д. Способность кормиться растениями, несъедобными для других животных, дает этим специалистам большое преимущество в борьбе за пищу, избавляя их в этом отношении от конкурентов.

Об изменении видового состава растительного покрова под влиянием массового появления тех или других фитофагов уже говорилось. В некоторых случаях, однако, наличие на данной территории определенных животных может являться необходимым условием для сохранения и нормального развития покрова определенного типа. Так, длительные наблюдения за участком целинной степи, выделенным в Аскания-Нова под абсолютный заповедник, привела ботаников к заключению, что совершенно лишенная выпаса степь постепенно вырождается в силу накопления на дерновинах ковыля толстого слоя мертвого покрова, который до этого сбивался пасущимся скотом. Таким образом, для поддержания нормальных условий произрастания ковыльной степи необходимо присутствие исконных ее обитателей — крупных и мелких копытных.

*Зоофилия.* Рассмотрим взаимоотношения, имеющие симбиотический характер, то есть обоюдополезные как для растений, так и для животных.

Наиболее распространенное явление такого рода представляет собой зоофилия — использование растениями животных для перекрестного опыления. Около 80% цветковых растений по способу опыления относятся к этой категории. Опылителями служат насекомые, реже птицы, летучие мыши и моллюски. Первичной является, как полагал Дарвин, энтомофилия, которая возникла на базе посещения насекомыми ветроопыляемых цветков для собирания пыльцы и клейких выделений на рыльцах, что обычно наблюдается весной на дубах, ивах и пр. Ввиду преимуществ зоофилии в обеспечении перекрестного опыления изменения, способствующие ее закреплению, закреплялись отбором, что повело к взаимному приспособлению: цветков к привлечению опылителей, а насекомых к добыванию нектара и пыльцы. Орнито- и хироптофилия развились из посещения птицами и летучими мышами энтомофильных цветков в погоне за насекомыми, скопляющимися в их венчиках. Малакофилия, вероятно, связана с питанием моллюсков нежными частями первоначально энтомофильных цветков.

Зависимость растений от опылителей сказывается уже на распределении анемофильных и энтомофильных видов в пространстве и во времени цветения. Ветроопыляемые более представлены на севере, где количество насекомых-опылителей и период их деятельности ограничены неблагоприятными температурными условиями, и наоборот, распространение видов, опыляемых насекомыми, птицами, летучими мышами и моллюсками, приурочено, в основном, к тем широтам, где эти животные наиболее богато представлены. В то же время цветение большинства анемофильных видов в средних широтах приходится на ранний весенний период, энтомофильные же виды зацветают позднее, когда высокая температура уже обеспечивает достаточное количество насекомых и их подвижность, необходимую для выполнения функции опыления.

Небольшим показательным примером значения опылителей для плодоношения растений может служить сопоставление процента завязавшихся плодов в опытах с недопущением насекомых при цветении.

На яблоне при наличии насекомых	— 20%	при недопущении	— 2%
на крыжовнике	— 27%	"	— 9%
на вишне	— 40%	"	— 3%
на груше	— 50%	"	— 0%

Цветки зоофильных растений — их величина, форма и строение, окраска и запах являются следствием симбиотических взаимоотношений их с животными-опылителями. Отбор и выработка адаптаций идет здесь по двум основным направле-

ниям: во-первых, в направлении совершенствования способов привлечения опылителей и, во-вторых — обеспечения опыления при наименьшей затрате пыльцы и нектара. И те, и другие адаптации достигают зачастую большой сложности и совершенства, что указывает на остроту и продолжительность действия отбора в этой области.

Одним из основных условий, обеспечивающих посещение цветка, является его заметность на расстоянии. Это достигается увеличением его размеров и яркости, образованием различных соцветий, развитием крупных, обычно стерильных цветков в соцветии, как краевые «лепестки» подсолнуха, единственное назначение которых — привлечение насекомых. Как известно, особой величиной и яркостью отличаются цветки многих альпийских видов. Это находится в связи с тем, что количество насекомых в этой зоне вообще невелико, к тому же часы их деятельности вследствие низкой температуры и изменчивости погоды ограничены, поэтому борьба за опылителя и отбор приобретают здесь особую остроту.

Интересно отметить, что преобладающая окраска энтомофильных и орнитофильных цветков неодинакова и находится в связи с различием способности в восприятии цветов спектра у насекомых и птиц. На основании опытов с дрессировкой пчел на определенные цвета можно считать установленным, что они, а вероятно и другие близкие насекомые, наилучше различают синие, фиолетовые и желтые тона, красная же часть спектра воспринимается ими, по-видимому, лишь как оттенки серого цвета большей или меньшей интенсивности. Птицы же, по Кнюлю, наоборот, хорошо различают цвета именно этой части спектра и менее чувствительны к синим и фиолетовым. Поэтому среди цветков нашей флоры преобладают желтые, голубые, фиолетовые, чисто красные редки и обычно имеют примеси других оттенков. По некоторым данным, из 35 наиболее распространенных энтомофильных видов нет ни одного с цветками чисто красного цвета. В то же время из 107 орнитофильных — 56 имеют глубокий чисто красный цвет, 9 — смешанную красно-желтую, 7 — красно-синюю окраску и только у 35 нет примеси красного цвета.

Запах цветов, как средство привлечения опылителей, в большинстве случаев служит сигналом дальнего действия, указывающим на расстоянии направление, в котором находится определенное цветущее растение. Им обладают в различной степени многие, а для острого обоняния насекомых, возможно, и все цветы, особенно распускающиеся в ночные часы. Опыты с пчелами свидетельствуют, что запахи являются для них ведущими сигналами при выработке условных рефлексов, мобилизующих на вылет, поиски и сбор нектара с определенных медоносов.

Образование пыльцы и выделение нектара представляют сложные процессы, связанные с затратой очень ценных для

растения питательных материалов — азота и фосфора, и экономное расходование этих продуктов является важным моментом в борьбе за существование. В то же время они поедаются многими насекомыми, а отчасти и другими животными, не являющимися опылителями. В связи с этим вырабатывается определенная специализация в строении цветка, направленная к тому, чтобы затруднить доступ к нектару для большинства посетителей и оставить его открытым преимущественно для тех из них, которые в поисках пищи вернее переносят пыльцу с цветка на цветок.

Наилучшими агентами перекрестного опыления являются те насекомые, которые за короткий промежуток времени посещают большое количество цветов одного и того же вида. Сюда относятся бражники и некоторые другие чешуекрылые, многие двукрылые и перепончатокрылые, особенно разные пчелы, шмели и осы, посещающие цветы не только для питания, но и для сбора запасов для своего потомства или целой общины.

В процессе привлечения определенных опылителей и ограждения нектара от бесполезных его потребителей путем длительного отбора и взаимного приспособления вырабатываются разнообразные взаимосвязи в строении цветков и опыляющих их насекомых. Этим путем, например, создаются глубокие воронки венчиков и как бы пригнанные к ним необычайно длинные хоботки бражников или сложная взаимозависимость строения цветка и поведения опылителя, когда, добираясь до нектара, он неминуемо осыпает себя пыльцой или получает пристающие к телу поллинии, которые при перелете переносят на рыльце другого цветка того же вида.

От проникновения к цветку ползающих насекомых, в основном муравьев, растение часто защищает опушение, особенно клейкие волоски, которые в этом случае располагаются более или менее широкими кольцами на цветоножке, как это наблюдается, например, у наших силеновых. Иногда цветки как бы подвешены на тонкой и длинной цветоножке, что тоже до некоторой степени затрудняет заползание в них бесполезных для растения потребителей нектара и пыльцы.

*Зоохория.* (от греч. *зоо*гео — распространяюсь). Другим важным моментом в жизни растений, где также возникают сложные их взаимоотношения с животными, является расселение. Как известно, все наземные растения по способу распространения семян разделяются на три категории: растения автохорные, имеющие приспособления для разбрасывания семян, анемохорные, расселяющиеся при посредстве ветра, и зоохорные, для которых основным агентом распространения семян служат различные животные. Здесь нас интересуют представители лишь этой последней группы растений.

Животные могут переносить на своем теле мелкие семена многих растений, часто случайно приставшие к земле или

грязью к ногам, перьям или шерсти. Однако действительная эпизоохория связана с развитием специальных приспособлений на семенах в виде различных цепких придатков или клейких оболочек, обеспечивающих их укрепление на теле. Сюда относятся многочисленные сорняки, сопутствующие домашним животным: различные репейники, череда и многие другие; омела с клейкими семенами, разносимыми птицами; бешеный огурец, выбрасывающий при прикосновении к зрелым плодам струю клейкой жидкости с семенами и т. п.

Более распространены эндозоохорные растения, семена которых переносятся в кишечнике животных — птиц и млекопитающих. Некоторые из этих растений лишены каких-либо специальных приспособлений, способствующих такому расселению, кроме известной стойкости семян в отношении действия на них пищеварительных соков животных. Семена их к тому же чрезвычайно мелки, продуцируются растением в огромном количестве и, не попадая на зубы, проходят ротовую полость в значительной части неповрежденными. Главными распространителями таких семян служат копытные. Подсчитано, например, что семена щавеля (*Rumex acetosella*) проходят, не теряя всхожести, через кишечник лошади в количестве 26%, коровы — 70%, свиньи — 5%. Однако такое распространение семян является все же случайным, так как они поедаются и до созревания.

Более верным путем в этом отношении является образование плодов, приобретающих привлекающий животных вкус и заметную издалека окраску лишь ко времени созревания заключенных в них семян. Наиболее активными агентами распространения таких растений в средних широтах являются птицы и немногие млекопитающие. В тропиках число последних значительно возрастает. В связи с этим и выработалась, вероятно, преобладающая окраска большинства плодов — ягод, костянок — в красный, оранжевый и желтый цвета, к которым особенно чувствителен глаз птиц. Семена эндозоохорных растений проходят через кишечник неповрежденными или у птиц извергаются через рот в виде погадки. Центральная часть более крупных плодов, заключающая семена, обычно защищена более плотными оболочками или имеет вяжущий вкус, отчего часто бросается недоеденной. Здесь мы имеем переход к синзоохории, то есть к распространению животными семян, не имеющих специальных привлекающих или защитных приспособлений. Разнообразные орехи, желуди, каштаны являются излюбленными сезонными кормами для многих птиц и млекопитающих. При этом особенно мелкие животные, растаскивая, часто теряют их на пути. Многие грызуны, а отчасти и птицы делают запасы в земле, в расщелинах и в подземных кладовых. Запасы эти часто остаются неиспользованными и при благоприятных условиях находящиеся в них семена прорастают.

В распространении мелких семян большое значение имеют некоторые муравьи, например *Messor*, затаскивающие их в свои подземные склады. Как результат приспособления растений к этому способу расселения на семенах некоторых из них — фиалка, чистотел и другие — развиваются специальные мясистые придатки, привлекающие муравьев и тем вернее обеспечивающие их растаскивание. Растения с такого рода семенами называются мирмекохорными.

Таким образом, в общей сложности роль животных в распространении семян самых разнообразных растений чрезвычайно велика. Из практики нашего степного лесоразведения известно, что шиповник, жостер, барбарис и ряд других кустарников сплошь и рядом появляются в насаждениях на большом удалении от места их первоначальной посадки. Большое значение имеют здесь в этом отношении различные виды дроздов, кочующих и подолгу задерживающихся в насаждениях во время осенних перелетов. Сойки, например, собирая желуди про запас и пряча их в лесную подстилку, способствуют расселению дуба. По наблюдению в одном лесхозе Воронежской области, число дубов, развившихся в 27-летнем сосняке из желудей, занесенных сойками, составляло 522 на 1 га. Аналогичное явление имеет место и в Дибровском лесу Днепропетровской области, где много соек и одиночные дубки встречаются всюду в искусственных насаждениях сосны. Как установлено геоботаниками, очень велика роль птиц и млекопитающих в обогащении древесно-кустарникового состава осиновых колков — небольших лесков, возникающих в степных западинках черноземной полосы. Вслед за закреплением здесь анемохорных ивы и осины начинается заселение их различными зоохорными кустарниками и, наконец, деревьями.

Частным случаем взаимоотношений растений и животных также симбиотического характера является мирмекофилия. Она заключается в развитии у растений приспособлений, привлекающих муравьев, присутствие которых в данном случае защищает растение от грибных заболеваний или нападения муравьев-листогрызов. Такими привлекающими образованиями служат, например, медовые железы на вегетативных частях растения. Есть данные, что муравьи освобождают от спор паразитических грибов и некоторых вредных насекомых такие деревья и кустарники, как тополь, слива, сирень, бузина и другие, имеющие эти привлекающие железы. Опыты с наложением на эти растения клеевых поясов, недопускающих на них муравьев, вредно отражаются на росте. В качестве другого примера мирмекофилии приводится также постоянное поселение определенных видов муравьев в пронизанных ходами стволах церкопии, находящихся здесь и пищу, состоящую из белых густых щетинок у основания листьев. Обитающие здесь муравьи не допускают на дерево муравьев-листогрызов. При-

близительно такие же взаимоотношения вырабатываются между муравьями и некоторыми бразильскими акациями.

Примеры прямой трофической зависимости низших растений от животных, а именно растения (внутренние симбионты и паразиты животных) были рассмотрены выше, здесь же необходимо упомянуть о так называемых плотоядных, или насекомоядных, растениях. В настоящее время известно около 500 видов цветковых растений, обладающих способностью захватывать мелких животных, преимущественно насекомых, раство-

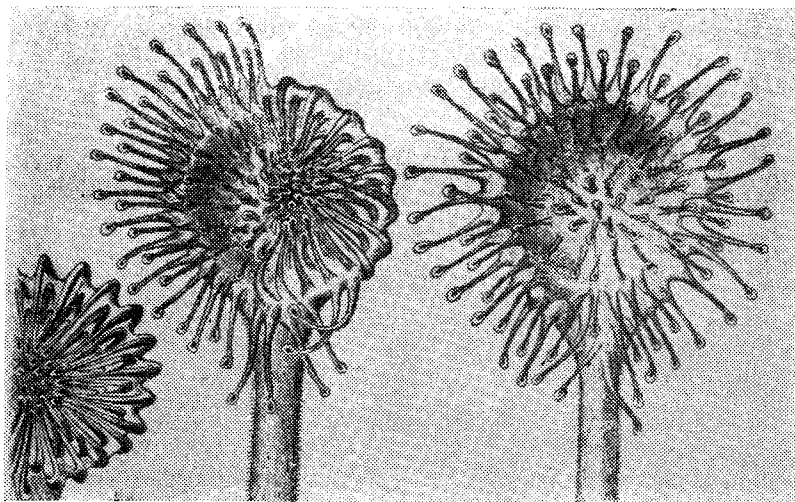


Рис. 30. Росянка с пойманным насекомым (из Александрова «Растения-хищники»).

рять и усваивать составные части их тела. Обычно они приурочены в своем распространении к почвам, бедным азотистыми соединениями, и ткани животных являются для них основным источником получения этих соединений, а также фосфора и кальция. Различные приспособления насекомоядных растений, служащие для улавливания добычи, могут быть сведены к трем основным типам: к клейким волоскам, ловчим мешкам и захлопывающимся ловушкам.

Ловчие клейкие волоски покрывают или все растение, как у росолиста, или сосредоточиваются на листовой пластинке, как у росянки. Выделяемые волосками капли жидкости служат в то же время для привлечения добычи. У росянки волоски обладают подвижностью и, сгибаясь, обволакивают пойманное насекомое, оставаясь в таком положении до растворения и всасывания добычи. Ловчие мешки представляют чашевидные

или глубокие ворончатые расширения листового черешка. В простейшем случае в скопляющейся на дне мешка жидкости происходит разложение попавших сюда случайно насекомых и всасывание продуктов распада его стенками. Такая, наиболее примитивная форма ловчего мешка, встречающаяся, например, у саррацении, у других представителей насекомоядных растений получает ряд приспособлений, надежнее обеспечивающий привлечение, ловлю и усвоение добычи: сахаристые выделения и яркую, наподобие цветка окраску раструба, жесткие загнутые книзу волоски на внутренней гладкой поверхности мешка, препятствующие попавшим насекомым выбраться наружу, пищеварительные ферменты, выделяемые стенками мешка и служащие для переваривания затонувших насекомых. Захлопывающиеся ловушки имеют вид двулопастных листьев, обрамленных по краю тонкими выростами. При прикосновении насекомого к поверхности листа обе его половины быстро смыкаются, наподобие захлопнутой книги, и удерживают добычу до ее переваривания. Так, например, устроен ловчий аппарат у известной мухоловки дионеи и отчасти у нашей водной альдровандии.

### Взаимоотношения животных между собой

Все многообразные формы взаимосвязей, существующих между животными, принадлежат к двум принципиально различным по содержанию категориям — к взаимоотношениям между различными видами и взаимоотношениям внутривидовым. В первых участвуют популяции сталкивающихся видов, вторые, как правило, сводятся к взаимосвязям между членами одной и той же популяции. По содержанию первые преимущественно связаны с обеспечением жизни особи, с борьбой ее за жизнь, с добыванием пищи, с защитой от врагов и прочее; вторые имеют своей основой продолжение вида, обеспечение размножения, поддержание численности популяции. Первые обычно принимают антагонистический характер, проявляются в форме прямой борьбы, так как даже симбиотические отношения возникают здесь на базе совместной защиты от врагов или добывания пищи; вторые выражаются в косвенной борьбе — соперничестве, в обеспечении выживания потомства, при этом они всегда, в конечном счете, полезны для популяции и вида в целом, способствуют повышению его жизнеспособности.

Исходя из высказанного ранее положения о том, что ведущими биотическими факторами в экологии животных являются факторы трофические, при рассмотрении взаимоотношений животных между собой мы остановимся в основном на межвидо-

вых отношениях, так как они в большинстве случаев непосредственно связаны с питанием.

*Межвидовые отношения животных.* Межвидовые отношения животных отличаются большим разнообразием и сложностью и играют ведущую роль в формировании биоценозов. Дарвин неоднократно подчеркивал их значение в процессах видообразования и эволюции, отмечая в то же время недостаточную изученность этих взаимоотношений. Действительно, только детальное экологическое изучение комплексов животных, объединенных общностью местообитания, раскрывает всю сложность возникающих между ними связей. В качестве иллюстрации можно привести некоторые данные о взаимосвязях бобра с другими обитателями побережья из обстоятельной работы И. И. Барабаш-Никифорова: «Бобр и выхухоль как компоненты водноберегового комплекса» (1950).

Уже остановка течения в прудах, создаваемая бобрами при возведении ими плотин на ключах и лесных речках, приводит к изменению качественного и количественного состава фауны водных беспозвоночных, к смене некоторых форм, свойственных проточным водоемам, формами стоячих вод. Накопление, не переходящее известного предела ила в бобровых прудах, создает благоприятные условия для развития некоторых моллюсков, червей, личинок хирономид и ряда других илолюбивых организмов. В то же время образование водного зеркала привлекает водоплавающих птиц. При благоприятных условиях эти пруды могут заселяться также некоторыми рыбами и выхухольями часто наблюдаемое сообитание бобра и выхухольи, как правило, не приносит ущерба. Наличие бобров в водоеме полезно для выхухольи, использующей старые бобровые лазы для закладки своих нор и регулярно посещающего поддерживаемые бобрами продушины во льду. Для бобра соседство выхухольи может иметь косвенное положительное значение в связи с поеданием последним большого количества брюхоногих моллюсков, в том числе носителей личиночных стадий *stichorchis subtriquetris* — кишечных трематод бобра. Норы и домики бобров обладают богатой фауной постоянных и временных сожителей, связанных с хозяином отношениями на почве синойкии, комменсализма или паразитизма. Из позвоночных животных жилища бобров чаще всего посещают водяные крысы, мелкие мышевидные, ужи — всего до пятнадцати видов млекопитающих и рептилий. Из беспозвоночных в подстилке гнездовых камер в массе встречаются представители свыше 20 видов мелких растительных детритофагов, хищных и паразитических клещей и насекомых. Несомненным врагом бобров признается волк, молодым зверькам могут угрожать также лисицы и крупные щуки. Постоянным и наиболее существенным пищевым конкурентом является водяная крыса, а в годы массового размножения и обыкновенная полевка. В роли своеобразных нахлебников вы-

ступают зайцы, мышевидные грызуны и олени, обгладывающие кору со стволов и ветвей поваленных бобрами деревьев. С другой стороны, сок, обильно вытекающий весной из пней срезанных бобрами зимой берез, привлекает большое количество муравьев и чешуекрылых, вслед за которыми являются сюда и насекомоядные птицы. Кроме того, имеются наблюдения, что дятлы, а также сони используют здесь березовый сок и непосредственно как дополнительный источник питания.

Приведенный пример показывает многообразие и сложность межвидовых связей. Чем больше видов в биоценозе, тем чаще сталкиваются между собой животные, тем сильнее конкуренция и борьба и сложнее возникающие между ними взаимосвязи. Ограничиваясь здесь рассмотрением только наиболее распространенных межвидовых отношений и обобщая по возможности сходные их формы, можно выделить два основных их типа: межвидовую конкуренцию и взаимоотношения хищника и добычи.

*Межвидовая конкуренция.* Взаимоотношения этого рода возникают и достигают заметной напряженности в том случае, когда два вида занимают в биоценозе одну и ту же экологическую нишу, то есть обитают и кормятся одинаково, одновременно и в одних и тех же станциях подвергаются нападению тех же врагов и другим опасностям. Столкновения на этой почве выражаются в косвенной или прямой борьбе и приводят к угнетению или вытеснению одного вида другим, оказавшимся в данных условиях по тем или другим причинам более жизнеспособным. Известно, например, что узкопалый речной рак (*Astacus leptodactylus*), заселявший первоначально только реки Понто-Каспийского бассейна, проникая по каналам на север в реки, впадающие в Балтийское и Белое моря, вытесняет обитающего здесь широкопалого рака (*A. astacus*). Аклиматизированная в СССР американская норка (*Lureola vison*) вытесняет местами местную норку (*L. lutreola*). Черный таракан (*Blatta orientalis*) и рыжий прусак (*B. germanica*) редко встречаются в одном и том же помещении, при этом быстрее развивающийся и более плодовитый прусак подавляет более крупного, но требующего для своего развития ряда лет таракана.

Случай, подобный приведенным, когда взаимоотношения конкурирующих видов приобретают явно выраженный антагонистический характер, наблюдаются не часто. Обычно они связаны с моментом расселения вида и проникновения его в новый биоценоз. В сложившихся биоценозах столкновения близких видов не имеют такой острой формы в силу того, что они, как правило, в той или иной мере экологически разобщены, то есть занимают неодинаковые, хотя бы в деталях различающиеся ниши. Чем старше биоценоз, тем, обычно, больше видов его компонентов может уживаться на данной территории, т. к. дли-

тельная конкурентная борьба способствует все большей специализации и разобщению их потребностей. Экологическое разобщение, дающее возможность видам, требующим сходных условий существования, выживать рядом, не вытесняя полностью друг друга, идет в трех связанных между собой направлениях. Можно различать разобщение территориальное, обусловливаемое размещением экологически близких видов в различных, более или менее несходных\* стациях или микростациях; разобщение во времени жизнедеятельности, суточное или сезонное и разобщение конституциональное, вызываемое анатомическими или физиологическими отличиями конкурирующих видов.

Масштаб территориального разобщения зависит в той или иной мере от величины и подвижности видов и определяется обычно стациями различного объема до микростаций включительно. Различные виды жаворонков (например в степи левобережной Украины) распределяются в общем так, что степной жаворонок (*Melanocorypha calandra*) превалирует на повышенных, плакорных участках, полевой (*Alauda arvensis*) охотно занимает балочные разломы поды и широкие долины рек, малый (*Calandrella*) придерживается преимущественно пересеченных балками и оврагами склонов речных долин, хохлатый же (*Galerida cristata*) и в гнездовой период тяготеет к селеньям и выгонам. Аналогичное распределение по стациям, но уже меньшего масштаба наблюдается в размещении в степных байраках трех видов славков — серой, садовой и черноголовой, занимающий соответственно кустарниковую, красную и глубинную части леса. Кормовые станции синиц в лесах, в частности в Крымском заповеднике, распределяются в летнее время таким образом, что более тяжеловесная большая синица (*Parus major*) добывает пищу преимущественно в нижнем ярусе, на стволах, толстых ветвях, часто на упавших деревьях, нередко ее можно видеть и на земле. Лазоревка (*Cyanistes coeruleus*) обшаривает ветви в среднем и верхнем ярусе крон. Наиболее же легкая и цепкая черная синица (*Parus ater*) охотится на самых тонких ветвях, нередко подвешиваясь даже к отдельным краевым листьям. Ярусное распределение можно наблюдать у многих других лесных обитателей птиц и насекомых. Различные виды короедов, например короеды и лубоеды сосны и ели, закладывают маточные ходы с развивающейся молодью на различной для каждого вида высоте, в зависимости от толщины коры и других смежных с высотой условий, и заселяют таким образом последовательно, замещая друг друга, весь ствол и ветви от корня до вершины. Нечто подобное имеет место в распределении эктопаразитов на теле хозяина. Так, 4 из 5 видов пухоедов, живущих на каравайке, занимают здесь каждый как бы свою определенную микростацию: шею, крылья, спину и брюхо (*M. Дубинин*).

Сопоставляя между собою дневных и ночных животных в любом биоценозе, легко можно отметить ряд видов, которые кормятся сходным образом в одних и тех же стациях, но в силу несовпадения часов жизнедеятельности не сталкиваются между собой и не являются вследствие этого непосредственными конкурентами. Чаше всего это различные охотники среди птиц и членистоногих, а также медоеды, занимающие сходные экологические ниши. Иногда они близки и в систематическом отношении — принадлежат к одному и тому же роду или семейству, например некоторые виды летучих мышей, покидающие дневные убежища в различные часы по мере сгущения сумерек, дневные и ночные навозники, немногие бражники и проч. Наиболее глубокое суточное разделение животного населения на дневных и ночных представителей имеет место в экваториальных и тропических странах, где продолжительность дня и ночи в течение круглого года приблизительно одинакова, а сумерки очень коротки.

Сезонное обособление экологически сходных видов чаще всего наблюдается у родственных видов насекомых, проходящих взрослую стадию не одновременно, а в различные сезоны или в более дробные отрезки теплого времени года. Такой своего рода «сезонный викаритет» (Борисов) — сезонное замещение одного вида другим — хорошо известен у хрущей и отражен в их видовых русских названиях: апрельский, майский, июньский, июльский. Из жуков рода *Anisoplia* первым на диких злаках появляется *A. segetum*, не успевающий перейти на культурные колосовые, которые повреждаются появляющимся позднее *A. austriaca*. Подобная же смена наблюдается у некоторых видов навозников рода *Geotrupes*, частично у слепней и т. п. Классическим примером сезонного викартата, сложившегося в результате острой конкурентной межвидовой борьбы за место гнездования, является последовательная смена оседающих на время гнездовья морских птиц на мелких уединенных океанических островах, где массовые гнездовые колонии определенных видов последовательно сменяют друг друга в течение значительной части года. Возможно, что неодновременное передвижение многих перелетных птиц, например куликов, особенно на осенних перелетах, когда птица задерживается на подкормке, имеет в своей основе не только неодинаковую термофильность различных видов, но возникает в результате разобщения близких видов под воздействием конкурентной борьбы за пищевые ресурсы на пути перелета.

Разобщение территориальное и во времени жизнедеятельности нередко сопровождается морфологическими особенностями разобщенных видов, то есть включает одновременно и конституционное разобщение. Например, описанное распределение различных видов синиц по кормовым микростациям обу-

словливается различием в весе, в размере пальцев и когтей и другими морфологическими различиями. Ночной и дневной образ жизни отражается на всей конституции животного. Жизнь в различные сезоны также связана с адаптацией к определенным гидро-метеорологическим условиям. Физиологическое обособление в широком масштабе имеет место среди близких видов растительноядных монофагов: жуков-листоедов, личинок различных пилильщиков, гусениц бабочек и других насекомых. Еще более изолированное положение в этом отношении занимают виды, приобретшие способность питаться ядовитыми или вообще химически защищенными растениями или животными, как, например, гусеницы молочаевого бражника, личинки луковой мухи, с другой стороны — птицы, поедающие волосистых гусениц, или змеи и ихневмон, справляющиеся с ядовитыми змеями. Менее распространены случаи подобной изоляции, возникающей вследствие особенностей в строении ротового аппарата. Сюда следует отнести своеобразно изогнутый клюв клестов, позволяющий добывать семена из еще сомкнутых шишек, срстающиеся и образующие режущие пластинки зубы скаровых рыб (сем. Scaridae), служащие для обгрызания кораллов, защищенных известковым скелетом и стрекательными капсулами от нападения других хищников, и ряд подобных морфологических приспособлений в организации большинства узких стенофагов.

Разобшение экологически близких видов в биоценозах, смягчающее межвидовую конкуренцию, не исключает возможности временного ее обострения. Колебание соотношений численности популяций конкурирующих видов, нарушение обеспеченности основным кормом и другие изменения в условиях местообитания могут вызвать резкие столкновения ранее уживавшихся видов и привести к угнетению или вытеснению одного вида другим. Изменение пищевых взаимоотношений в пойменных водоемах по мере их отделения и сокращения усиливает конкурентную борьбу и ведет к уничтожению щукой других хищных рыб, выживающих вместе с ней при более благоприятных кормовых условиях. Зубры и олени по составу кормов и по занимаемым стациям не являются непримиримыми конкурентами. Однако при значительном возрастании поголовья оленей в Беловежской пуше наблюдались желудочные заболевания и падеж среди зубров в весеннее время из-за недостатка особенно необходимого для них при переходе на траву вяжущего веточного корма, обьеденного размножившимися оленями и косулями. Надо полагать, что подобные колебания интенсивности межвидовой конкуренции постоянно имеют место в биоценозе, но относительно мало известны, так как их выявление требует длительного и внимательного изучения взаимоотношений его компонентов.

Корни экологического обособления видов непосредственно

связаны с самим процессом их дивергентного происхождения. Первопричиной изменения вида является во многих, если не во всех, случаях изменение его отношений со средой, ассимиляция новых условий существования, а это неминуемо сопряжено с его территориальным, физиологическим или этологическим обособлением от родоначального вида. В то же время обособление указывает на приобретение новых биологических качеств, хотя морфологические различия могут еще отсутствовать. В таких случаях принято говорить о биологических формах, или о биологических видах.

Впервые Д. Уолш в шестидесятых годах XIX ст., а затем Н. Холодковский описали среди жуков-листоедов и короедов, а также тлей-хермесов ряд форм, морфологически вполне сходных, но не скрещивающихся и отличающихся по кормовому растению, циклу развития или по занимаемой стации и поведению. В настоящее время установлено, что такие биологические, структурно неразличимые или трудно различимые формы очень распространены среди простейших, круглых червей, членистоногих и позвоночных животных. Естественно, что наибольшее количество их выявлено в тех именно систематических группах, которые по тем или иным причинам подвергаются наиболее всестороннему углубленному изучению и не только со стороны морфологических признаков, но и со стороны образа жизни, цикла развития, условий питания и пр. Основным фактором, играющим роль в их обособлении, в одних случаях служит различие в составе пищи, что связано обычно с различием и в микростации. Например, *Chermes viridis*, встречающийся на ели и лиственнице и имеющий двухлетний цикл развития, почти не отличим от *Ch. abietis*, имеющего однолетнюю генерацию и живущего только на ели. В других случаях разобшение биологических форм выражается в размещении по различающимся в температурном отношении стациям. Это наблюдается, например, у двух форм *Drosophila pseudo obscura*, не различимых морфологически и цитологически, но имеющих неодинаковую продолжительность развития и обитающих в разных стациях. Обыкновенный малярийный комар дает не менее четырех форм. Одна форма имеет светлые яйца, личинки ее обитают в чистой, обычно проточной воде, а комары кормятся на крупных копытных, избегая человека. Другая форма, наиболее южная, заселяет стоячие воды и предпочитает для кровососания человека. Третья, также южная, обитает в соленых и солоноватых болотах и нападает преимущественно на крупных копытных. Четвертая, наиболее северная, живет в холодных стоячих водоемах и кормится на человеке и копытных. Чесоточные клещи, не отличимые морфологически, образуют на различных млекопитающих свои специфические формы, не переходящие на хозяев другого вида. У обыкновенного лосося различают по времени миграции в реке для икромета-

ния «озимые» и «яровые» формы, отличающиеся темпами созревания половых продуктов.

Важнейшими условиями дифференциации биологических видов являются характер химизма пищи, особенности местообитания — станции и микростанции, сезонные изменения климатических факторов и связанные с ними условия питания.

Приуроченность к питанию разным субстратом ведет к различию темпов развития и роста особей и к различию характера созревания их половых продуктов. Этому обязана половая дифференциация и трудность скрещивания биологических форм. Адаптация к особенностям сезонного распределения гидротермического режима и питания ведет к разъединению их, кроме того, и во времени (И. В. Кожанчиков, 1948).

Таким образом, конкурентная межвидовая борьба является важным фактором эволюции животных. Возникающие в процессе этой борьбы противоречия в большинстве случаев разрешаются прогрессирующим экологическим обособлением близких видов, все большей их специализацией. Это ведет к увеличению численности и разнообразия видового состава, к глубиной дифференциации животного населения и к всестороннему использованию жизненных ресурсов биоценоза.

*Хищник и добыча.* Взаимоотношения этого рода представляют главную форму связей между животными компонентами биоценоза и имеют свое отражение в его строении и в закономерностях протекающих в нем изменений. Рассмотрим, с одной стороны, общие экологические особенности хищника, с другой — защитные приспособления добычи.

В систематическом отношении хищники и животные, служащие им добычей, не обособлены, так как большинство мелких хищников занимают промежуточное положение, являясь в свою очередь добычей для более крупных. В то же время все хищники имеют обычно ясно выраженные, характерные общие черты, конвергентно развивающиеся у представителей даже совершенно не родственных групп. Эти отличительные черты создают в своей совокупности определенные экологические типы, или жизненные формы хищников, характеризующиеся комплексом соответствующих адаптаций. Со своей стороны, животные, занимающие в пищевых связях компонентов биоценоза место добычи, хотя и не образуют определенных жизненных форм, развивают часто сходные защитные приспособления, повторяющиеся во многих группах, независимо от систематического их положения.

В основу классификации экологических типов хищников следует положить приспособления этологические, так как поведение во время добывания пищи, способ улавливания добычи являются в данном случае ведущими, определяющими другие сопутствующие им морфологические, физиологические и биологические приспособления. Можно различать следующие свя-

занные между собой переходными формами этологические типы хищников в широком понимании этого термина: охотников, оглядчиков, обшарщиков, активных засадчиков и пассивных засадчиков. К последним примыкают щупальщики и другие рассмотренные выше пожиратели планктона и мелкого нектона.

Охотники — активные подвижные хищники, преследующие и догоняющие добычу и имеющие более или менее обширный охотничий район. По способу передвижения, в зависимости от среды обитания, они могут быть плавающими (кальмары, пелагические хищные рыбы, дельфины), ныряющими (бакланы), бегающими и скачущими (жуки-цицнители, гепарды, волки), летающими (стрекозы, сокола), лазающими (лесные куницы). В связи со способом добывания пищи они снабжены хорошо развитыми рецепторами дальнего действия — острым зрением, верхним чутьем, слухом, позволяющими обнаруживать жертву на значительном расстоянии. Наиболее распространенным аппаратом для захватывания и удержания добычи служит рот с его челюстным или околоротовым вооружением, представляющий или снабженную зубами пасть, или широкую щель, с наращенными у птиц по углам щетиновидными перьями, как у козодоев, ласточек, мухоловок, или захватистые щипцы, как хелицеры фаланг, жвалы хищных жукелиц и крючковые клювы бакланов и некоторых других ныряющих охотников. Реже здесь принимают участие не занятые при передвижении конечности, например, хищные руки кальмара, передние ноги стрекоз и когтистые лапы пернатых хищников. Добычу охотников обыкновенно составляют относительно крупные животные, нередко мало уступающие размерами самому хищнику. Овладение его требует, помимо силы, еще определенных приемов выслеживания и нападения, то есть сложных рефлексов и временных связей или рефлексов условных, направляемых хорошо развитыми органами чувств. В связи с этим охотники среди родственных видов, ведущих иной образ жизни, всегда отличаются более сложной нервной деятельностью, что особенно проявляется, например, в групповых охотах за крупной или массовой добычей.

Добыча оглядчиков обильнее, но мельче, ведет скрытый образ жизни и может быть обнаружена только на близком расстоянии. В связи с этим оглядчики на жировке передвигаются относительно медленно, постепенно осматривая место охоты. Ротовые части их мало специализированы, так как мелкая добыча не оказывает особого сопротивления. У птиц преобладают тонкие пинцетовидные клювы, у членистоногих — клешни. В тех случаях, когда величина жертвы мало уступает величине хищника, органы нападения подкрепляются ядовитыми железами, например у многих змей и паукообразных. Наблюдаются и совершенно своеобразные способы улавливания намеченной добычи. Так, рыбка брызгун (*Toxotes*) струей воды



Рис. 31. Рыба-брызгун (из Брема, 1939).

шаршники. Они выскивают поживу, обшаривая почву, мертвый лесной настил, стволы деревьев, листву крон и проч. Эту экологическую нишу занимают в воде некоторые донные ракообразные и донные рыбы, например султанка, часть карповых и осетровых, немногие хищные брюхоногие моллюски, а на суше мелкие хищные членистоногие, главным образом насекомые, многие лазающие и наземные птицы, например синицы, дятлы и куриные, из млекопитающих — насекомоядные и барсуки. Передвигаются они на кормежке медленно, задерживаясь в местах скопления пищи. Ведущими рецепторами при разыскании пищи являются осязание, обоняние, реже зрение. Голова млекопитающих обычно рылообразно вытянута, клювы птиц представляют различной формы пинцеты. У дятлов большую роль играет острый и клейкий язык. Интересно отметить, что один из обитающих на Галапагосских островах дарвиновых вьюрков подсемейства *Geosizinae* — *Camarhynchus pallidus*, пи-

изо рта сбивает сидящих над водой насекомых, а представители первичнотрахейных — перипатус и другие — останавливают добычу струей клейкой слизи из специальных желез, открывающихся на сосочках по бокам головы. Из органов чувств наиболее важное значение здесь имеют зрение и обоняние (нижнее чутье), а у млекопитающих еще и слух. Представителями оглядчиков являются скорпионы, пауки-волки, некоторые раки, многие ящерицы и змеи, аисты, трясогузки, скворцы и ряд других насекомоядных птиц, из млекопитающих — горностаи, ласки и другие мелкие хищники. Наиболее мелкой, скрытой, часто неподвижной добычей овладевают об-

тающийся подобно дятлу, но имеющий относительно короткий язык и клюв, извлекает насекомых из щелей коры при помощи колючки кактуса *Opuntia*. Иногда птица таскает с собою колючку или веточку, обследуя дерево за деревом и ковыряя ею в щелях и трещинах» (Д. Лэк). Это редкий, если не единственный случай, когда животное регулярно пользуется при добывании пищи своего рода «орудием».

Засадчики не выскивают добычу, а поджидают или высматривают ее из засады. При этом одни из них более, другие менее подвижны, поэтому следует различать засадчиков активных и пассивных. Первые, занимая наблюдательный пункт,

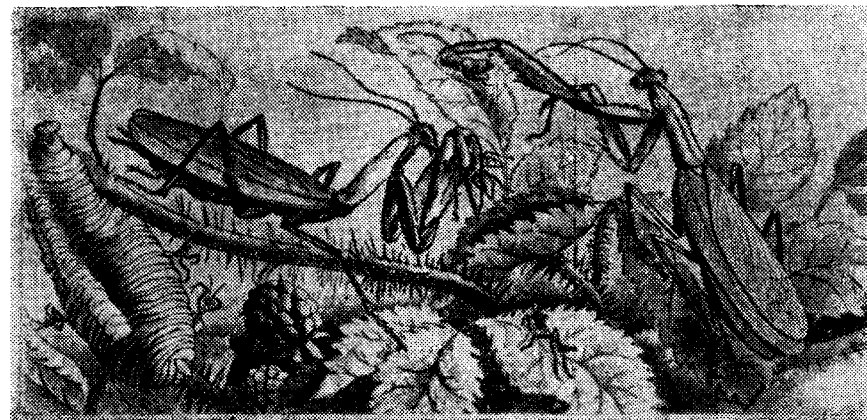


Рис. 32. Богомол (из Брема «Жизнь животных», т. IX, 1895).

высматривают добычу и нападают на нее издали, срываясь с места засады. К этой категории хищников могут быть отнесены пауки-прыгуны, хищные мухи-ктыри, многие птицы — мухоловки, зимородки, ракши и другие, из млекопитающих — мелкие кошачьи. По своему экологическому облику активные засадчики приближаются к охотникам, так как улавливание добычи и здесь требует быстрых и четких движений, хотя и на короткой дистанции, и главным рецептором также служит зрение. Поэтому некоторые типичные охотники, например соколы и канюки, нередко переходят на этот способ охоты, а окуни, щуки и другие хищные рыбы занимают промежуточное положение между охотниками и засадчиками.

Пассивные засадчики схватывают добычу в непосредственной близости или только слегка перемещаются на необходимое для этого расстояние. Простое выжидание в засаде мало добычливо, в связи с чем здесь вырабатываются различные приспособления, тем или иным образом способствующие увели-

чению эффективности этого способа охоты. Из морфологических приспособлений сюда следует отнести, например, выдвижные хватательные руки подстерегающей на дне добычу каракатицы, хищные ноги богомола, выдвижной язык хамелеона, превосходящий половину длины его тела, и другие хватательные органы, несколько увеличивающие площадь, облавливаемую засадчиком. Следующим этапом в этом направлении

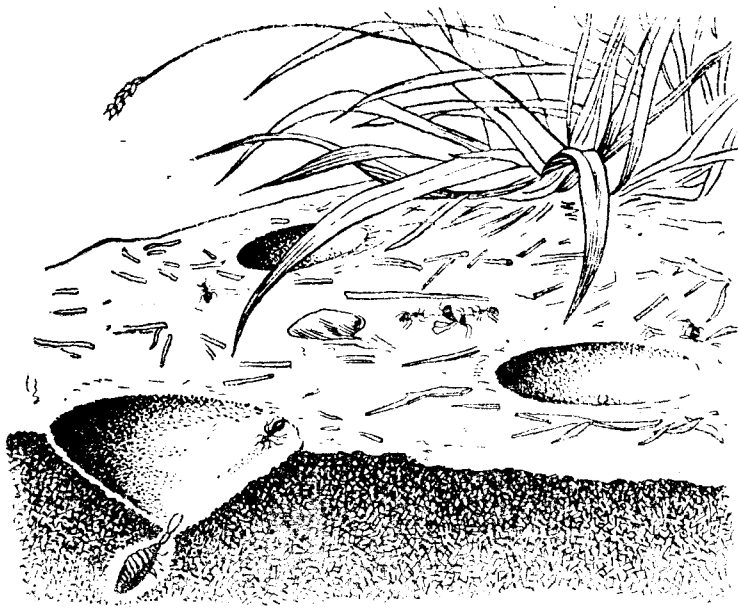


Рис. 33. Личинка муравьиного льва (*Myrmaleon formicarius*) в воронке (из Райкова «Зоологические экскурсии», 1938).

является постройка ловчих ям и ловчих тенетов. Личинки муравьиных львов и личинки мух из семейства *Raginiidae* конвергентно вырабатывают инстинкт постройки на поверхности сыпучего грунта ловчих воронок до восьми сантиметров диаметром, на дне которых они поджидают сваливающуюся сюда случайно добычу, осыпая ее песком при попытках выбраться из ловушки. Общеизвестны разнообразные по своей конструкции ловчие тенета различных пауков. Подобные же тенета плетут личинки мух сем. *Muscetophilidae* на нижней поверхности грибов, а в воде личинки некоторых ручейников.

Другой путь к увеличению добычливости охоты заключается в выработке приспособлений, привлекающих жертву к засадчику. У скрывающейся на дне рыбы звездочета *Uranoscopus scaber* такой своего рода приманкой служит находящийся под язы-

ком тонкий, нитевидный, вытяжной вырост, извивающийся перед пастью на подобие червя и привлекающий мелких рыб. Яркие окрашенные тропические клопы *Mantidomorfeana*, подвешиваясь на длинных ногах среди растений, напоминают покачивающийся цветок, привлекая к себе таким образом насекомых, которыми питаются. Наконец, некоторые засадчики сами помещаются в местах, посещаемых животными, служащими им добычей. Так, на соцветиях деревьев и на других цветках поджидают прилетающих сюда насекомых различные пауки-бокоходы, а рыси и питоны — проходящих по тропам копытных. В заключение следует добавить, что большинство пассивных засадчиков имеют ясно выраженную покровительственную окраску и форму. Маскировка имеет здесь двойное значение: с одной стороны, она делает незаметным охотника для приближающейся жертвы, с другой — защищает его от других хищников. В данном случае подбор наименее заметных ведется, в основном, хищниками, так как маскировка служит единственным средством защиты для открыто живущих засадчиков.

Защитная окраска вырабатывается и у животных, служащих добычей хищников. Значение этого явления не требует пояснений. В некоторых случаях маскировка животных в соответствии с непосредственным окружением достигает высокого совершенства (например, зеленая окраска ящерицы, окраска под цвет древесной коры у многих насекомых, сливающаяся с фоном дна окраска камбалы и т. п.). То же значение имеет выраженная у некоторых животных подражательная окраска и форма — мимикрия. Внешнее сходство таких животных с растениями или их частями, с неодушевленными предметами или с более сильными животными помогает им избегать нападения врагов (примерами могут служить насекомые палочники, напоминающие сучки или веточки растения, пчеловидные мухи, удивительно похожие на пчелу и т. п.).

**Другие виды взаимоотношений.** Из других видов взаимоотношений между животными большой интерес представляют различные формы сожительства, или симбиоза. Различают простое сожительство, или синойкию, например, часто наблюдающееся сожительство особей разных видов в одном убежище, норе, гнезде. Широко также распространено явление эпойкии, то есть поселение одного из сожителей на другом, например, сидячих форм гидроидов, губок, морских желудей на раковинах моллюсков или панцирях крабов.

Значительно более редкой формой сожительства является энтойкия, когда более мелкое животное поселяется внутри более крупного, например, рыбка фиерасфер — в теле голотурии.

Хорошо известны проявления более тесной связи между животными в виде нахлебничества, или комменсализма (паройкии), когда один из сожителей пользуется остатками пищи

другого, более крупного (такова, например, связь рыбы-прилипало и акулы). Если из сожительства извлекают выгоду оба сочлена, как это имеет, например, место в случае сожительства актинии и рака-отшельника (жгучие щупальца первой служат хорошей защитой раку, который в свою очередь обеспечивает



Рис. 34. Актинии на раковине, занятой раком-отшельником (из Догеля, 1939).

актинии возможность перемещаться по дну, улучшая тем самым условия ее питания), то такое сожительство носит название **мутуализма**.

От описанных форм связей легко перейти к явлению **паразитизма** — сожительства, при котором один из сочленов (паразит) живет за счет другого (хозяина) — на нем или в нем.

Подробно перечисленные выше виды взаимоотношений разобраны во многих научно-популярных изданиях<sup>1</sup>.

Мы рассмотрели формы межвидовых взаимоотношений животных. Внутривидовые взаимоотношения внешне могут носить весьма сходный характер. Здесь может проявляться и агрессия в связи с борьбой за убежища, гнездовые или охотничьи участки и прочее и взаимопомощь на почве симбиотических отношений в более или менее тесно связанных группировках — колониях, стадах и т. д.

Характерными внутривидовыми взаимоотношениями являются взаимоотношения между особями разного пола, выраженные в ряде особенностей поведения, обеспечивающих размножение, а также взаимоотношения между родителями и потомством в форме так называемой заботы о потомстве.

В отличие от межвидовых отношений, отношения между особями одного вида, несмотря на их противоречивость, направлены на обеспечение целостности вида. Многие вопросы внутривидовых отношений и оценка эволюционного значения последних являются в настоящее время дискуссионными; мы их затрагивать не будем.

### Животный и растительный мир как единое целое

Рассмотрение взаимоотношений между животными и растениями приводит нас к выводу, что они тесно и неразрывно связаны друг с другом. Мы видели, что многие морфологические, физиологические и биологические особенности как тех, так и других обязаны своим происхождением и могут быть поняты только в этой связи. Однако ведущее связующее звено лежит значительно глубже.

Основной процесс, характеризующий живую органическую материю, обмен веществ — ее непрерывное разрушение и воссоздание — составляет основу жизни всей биосферы. В кругорот органических элементов при этом вовлекаются также атмосфера, гидросфера и поверхностные слои литосферы. Есть основания предполагать, что атмосферный кислород и углекислый газ обязаны своим происхождением, если не полностью, то в значительной части, жизнедеятельности организмов, ею же поддерживаются и современные количественные соотношения этих газов. Пополнение углекислоты в атмосфере идет в основном за счет выделения ее животными, и при отсутствии последних запасы ее были бы исчерпаны растениями менее чем за 200 лет. В этом основном процессе, характеризующем живую материю, неразрывно связываются между собой обе части органического мира: продуценты и редуценты, представленные

<sup>1</sup> П. Ю. Шмидт, Организм среди организмов, 1927.

растительными организмами, и консументы — животные. Органический мир возник, существует и может существовать только в этой взаимосвязи и в ней только и может мыслиться. В этой связи, которая может быть обозначена как связь геохимическая, обе части биосферы, растения и животные, объединяются в единую подвижную систему, отдельные крупные и мелкие части которой в общем движении развиваются и эволюционируют не только рядом друг с другом, но и как составные части единого целого. Эта геохимическая связь основных компонентов биосферы может быть представлена в виде ниже следующей грубой схемы.

Конкретно эта связь проявляется, прежде всего, в количественных соотношениях продуцентов и консументов во времени и пространстве.

В Северном море весной, в связи с большим количеством питательных солей, накапливающихся здесь в зимний период, наблюдается массовое развитие фитопланктона, на базе которого начинает быстро увеличиваться и численность зоопланктона. Последние, питаясь фитопланктоном, постепенно снижают его количество настолько, что к концу лета сами оказываются в недостаточных условиях питания и численность их уменьшается. Освободившись от чрезмерных потребителей, продуценты осенью дают новый подъем численности.

У берегов Чили наблюдается богатое развитие фитопланктона, а в связи с этим и обилие зоопланктона и других морских животных. Это объясняется в значительной степени сосредоточением здесь птичьих базаров, многомиллионное население которых производит непрерывное удобрение прилегающих участков моря, внося в воду огромное количество своего помета. Количество гуано, скопляющееся здесь ежегодно на прибрежных скалах, занятых базарами, достигает 10 млн. т, и, надо полагать, что меньшее количество его поступает непосредственно в море.

Подобные же соотношения богатства растительного покрова и численности животного населения, несомненно, имеют место и на суше, хотя мы не располагаем пока конкретными цифровыми данными. Однако эта количественная связь продуцентов и консументов легко может быть констатирована даже на глаз при сопоставлении численности животного населения, например, в выгоревшей летом степи и в соседнем влажном поле, с луговой растительностью или в участке прилегающего байрачного леса.

К общей связи растительного и животного мира качественного порядка следует отнести обоюдную их зависимость, проявляющуюся в сопряженном территориальном распределении как определенных, связанных между собой видов, так и больших и малых их группировок. Как общее правило, богатство и разнообразие животного населения в любой области обу-

словливается степенью разнообразия растительного покрова. Эта же зависимость в большей или меньшей степени накладывает свой отпечаток на зональное распределение органического мира и на детали этого распределения по стадиям, вплоть до точного совпадения ареалов связанных между собой видов растений и животных.

Каждая жизненная зона (и основные ее ландшафты) характеризуется определенным видовым составом и жизненными формами животного населения, большая часть которого находит все необходимые условия для своего нормального существования лишь при наличии и в окружении свойственной данной зоне растительности. Такова характеристика обитания различных типов лесов, открытых травянистых пространств, кустарников, болотной растительности и более дробных местообитаний — биотопов и стадий. Особенно тесна связь растительных монофагов и олигофагов с ареалом распространения их кормовых растений.

С другой стороны, и распространение многих растений зависит от наличия тех или других животных, являющихся их специальными опылителями, распространяющих их семена или, наоборот, своей вредоносностью препятствующих существованию тех или других видов в областях или на территории занятой данными вредителями. Таковы, например, все орнитофильные и энтомофильные растения, растения с особенно глубокими венчиками-нектарниками, опыляемые шмелями или определенными бабочками (некоторые примеры такой зависимости были уже рассмотрены ранее).

Весьма вероятно также, что преобладание в высоких широтах деревьев и кустарников с ветроопыляемыми цветами обусловливается в известной мере ограниченностью здесь насекомых-опылителей. С другой стороны, отеснение в эти широты хвойных, возможно, связано с повышенной вредоносной деятельностью листоядных насекомых в более теплых областях, так как сильное объедание зеленых частей значительно хуже переносится хвойными растениями, нежели листовыми, и зачастую ведет к гибели их или ослаблению. Ослабленные же деревья, в свою очередь, легче поддаются нападению различных короедов и заболонников, которые заканчивают разрушение, причиненные хвойным насаждениям листоедами. И, наоборот, отсутствие или ограниченность вредителей способствует иногда массовому развитию того или другого вида растений. Так, некоторые завезенные человеком растения, не встречая на новой территории своих естественных врагов и паразитов, часто широко и быстро распространяются и могут стать массовыми сорняками на новой родине (как, например, мелколопестник — *Erigeron canadensis* — в степной Украине или водяная чума — *Elodea canadensis* — в водоемах Европы). Интродукция, введение соответствующих фитофагов, может значительно снизить

распространение таких растений, и применяется в качестве биологического метода борьбы с сорняками.

Наряду с указанной географической связью между животными и растениями повсеместно наблюдается и связь хронологическая. Зависимость животного от кормового растения приводит к совпадению жизнедеятельности, например, данного насекомого с временем цветения или с периодом образования плодов и семян или развития вегетативных частей, служащих ему пищей. Сюда же следует отнести и миграции животных, обусловливаемые массовым поспеванием плодов, ягод, орехов, желудей или развитием глистогонных и других растений, являющихся необходимой частью нормального пищевого рациона данного вида животного.

Общая глубокая связь и взаимозависимость мира растений и мира животных накладывает свой отпечаток на морфологические и физиологические особенности составляющих эти миры компонентов.

В процессе борьбы с фитофагами растения, как мы видели, развивают разнообразные морфологические и физиологические средства защиты; среди животных же, в силу конкурентной борьбы за пищу, возникают «специалисты», способные использовать наряду с другими и эти так или иначе защищенные растения или виды, перешедшие полностью, а иногда и исключительно на питание этими последними.

На почве же симбиотических отношений, облегчающих животным питание, а растениям опыление или распространение семян, растения в конкурентной борьбе за привлечение опылителей развивают яркие околоцветники, образуют соцветия, вырабатывают ароматические вещества и нектар, нередко защищая его от бесполезных грабителей глубоким или закрывающимся венчиком; образуют привлекающие животных плоды, снабжают семена прицепками и т. п. При этом параллельно идет специализация опылителей и потребителей плодов, выражающаяся в приспособлениях ротового аппарата, приспособлениях для летания у плодоядных птиц и млекопитающих, в трепещущем полете колибри и бражника и в других морфологических и биологических особенностях.

Все вышесказанное приводит нас к выводу, что растительный и животный мир эволюционирует в тесной зависимости, как единое целое. Эта зависимость прекрасно выражена в простых и глубоких словах Дарвина:

«Нам не должно казаться парадоксальным, что разнообразные, пестрые душистые цветы вызваны к жизни насекомыми, что, наоборот, многие насекомые, приспособляясь к пище, доставляемой цветами, претерпели ряд преобразований не только в строении своего ротового аппарата, но, может быть, и более существенные, и что, наконец, целый отряд насекомых, со-

стоящих из многих тысяч видов, а именно бабочки, вовсе не существовали бы не будь цветов».

Эта непосредственная эволюционная связь существует не только между насекомыми и растениями, но также между этими последними и почти всеми классами животных. Известны работы ряда американских авторов, освещающие вопрос эволюции предков лошади на фоне и в непосредственной зависимости от изменения растительного покрова. Постепенное изменение климатического режима в северо-западной части Северной Америки повело к иссушению почвы и постепенной смене влажного леса степным ландшафтом, с более твердой почвой и жесткой степной растительностью. В связи с этим трехпалые предки лошади, приспособленные к мягкой лесной почве и к питанию сочной лесной растительностью, постепенно дали однопалых, а бугорчатая зубная система первых травоядных сменилась зубами с плоскими складчатыми коронками, приспособленными к перетиранию относительно сухих и твердых степных злаков.

Птицы, а также летающие и лазающие млекопитающие, в том числе и предки человека, хотя бы и отдаленные, могли развиваться лишь при наличии древесной растительности, так как только здесь мог возникнуть планирующий прыжок и осуществиться переход от прыжка к полету. Лазание же по деревьям дало основу охватывающей конечности с противопоставленным большим пальцем, которая превратилась впоследствии в универсальную руку, сыгравшую такую важную роль в очеловечении обезьян.

Как уже неоднократно было отмечено, не только отдельные виды животных и растений связаны между собою, но и весь растительный покров и все животное население отдельных биотопов находится между собой в тесной взаимной связи, образуя растительно-животные сообщества — биоценозы. Комплексом биоценозов является и весь органический мир земли в его взаимосвязи, составляющей общий биоценоз внешнего порядка, биосферу в целом, так называемую геомериду.

Связь животных и растений восходит к первым этапам обособления продуцентов и консументов от тех первоначальных организмов, которые, согласно А. И. Опарину, образовались из возникшей на земле органической материи и, живя в ней, как в питательной среде, усваивали ее наподобие современных сапрофитов. Тогда в процессе естественного отбора стало получать преимущество то направление развития, в котором организмы переходили на минеральное питание путем хемосинтеза и фотосинтеза. Последний путь, на котором организмы получили способность для образования органической пищи осваивать неисчерпаемые источники солнечной энергии, развернулся в грандиозное развитие огромного растительного мира. Выделение растений влекло с собой по закону диалектического

единства — единства противоположностей — возникновение другого могучего крупного ствола организмов — мира животного. Объединенные основной геохимической связью оба ствола органического мира, развиваясь и эволюционируя, сплетались между собой многообразными вторичными взаимоотношениями в единую подвижную сложную систему.

Основной движущей силой геомерида являются противоречия между продуцентами и консументами, а также противоречия тех и других со средой неорганической. Эта борьба осложняется конкуренцией и другими видами противоречий, возникающих как в отношениях животных между собою, так и внутри растительного мира.

Так, под влиянием возникающих и разрешающихся внутренних противоречий различного порядка на арене земли, как диалектическое единство противоположностей, развивается и эволюционирует растительный и животный мир.

### Деятельность человека как фактор в экологии животных

Возникновение человека и развитие на базе труда человеческого общества ознаменовало собой начало новой эры в эволюции органического мира. В лице человека и его хозяйственной деятельности на земле появился новый могущественный фактор, качественно отличный от всех существующих, глубоко и многообразно воздействующих на природу.

Вначале влияние человека на растительный и животный мир, по-видимому, мало отличалось от воздействия на окружающую среду его предков — антропоидов.

Качественное отличие воздействия человека на природу от изменений, вносимых деятельностью животных, впервые указано и четко обрисовано Энгельсом: «...чем более, однако, люди отдаляются от животных, тем более их воздействие на природу принимает характер преднамеренных, планомерных действий, направленных на достижение определенных, заранее намеченных целей»<sup>1</sup>. Отмечая, что «планомерный образ действий существует в зародыше уже везде, где имеется протоплазма, где живой белок существует и реагирует, то есть совершает определенные, хотя бы самые простые движения как следствие определенных раздражений извне», Энгельс заключает — «но все планомерные действия всех животных не сумели наложить на природу печать их воли. Это мог сделать только человек». И далее — «коротко говоря, животное только пользуется внешней природой и производит в ней изменения просто в силу своего присутствия; человек же вносимыми им изменениями заставляет ее служить своим целям, господствует над нею. И это является последним существенным от-

личием человека от остальных животных, и этим отличием человек опять-таки обязан труду»<sup>1</sup>.

Сперва слабое и мало специфическое влияние человека на природу постепенно ширилось и углублялось, по мере того как в процессе борьбы с природой и планового на нее воздействия эволюционировал мозг человека и развивалось человеческое общество.

Нарастая в темпах и в глубине воздействия на природу, этот новый фактор с течением времени все более начинает покрывать остальные факторы и в эпоху социализма становится основной, ведущей силой на земле, преобразующей животный и растительный мир и условия его обитания.

Для наших целей, при изучении деятельности человека как фактора в экологии животных, необходимо рассмотреть следующие формы прямого и косвенного его воздействия на животный мир: 1) вытеснение и истребление животных в результате их добывания; 2) изменение и переделка видов; 3) переселение видов за пределы их естественных ареалов — акклиматизация; 4) изменение, переделка и создание новых биоценозов — реконструкция природы; 5) охрана природы и мероприятия по сохранению природных ресурсов.

Каждое из этих направлений имеет свою специфику и историю, так как не только степень, но и самый характер воздействия человека на природу изменялся на различных этапах развития человеческого общества. Рассмотрим каждое из этих направлений в отдельности.

Наиболее примитивной и неспециализированной формой воздействия на животных является добыча их человеком как объектов питания. В этом отношении вначале человек, поедая наиболее доступную добычу, занимал то же место в природе, что и другие всеядные млекопитающие соответствующего размера. В дальнейшем разрастание общины, усовершенствование оружия, а в еще большей степени способы коллективной охоты открыли путь к одолению самой крупной добычи, недоступной одиночному охотнику.

В связи с этим роль человека как истребителя растительноядных видов и конкурентов хищников все более возрастает, что ведет к сокращению их численности, поскольку крупные наземные животные обладают низким репродуктивным потенциалом. Большие скопления костей диких лошадей, быков и других крупных млекопитающих, до мамонта включительно, у стоянок палеолитического и неолитического человека наглядно свидетельствуют о том, что уже в отдаленные времена человек занял первое место среди животных и ему принадлежит ведущая роль в их уничтожении и оттеснении в более защищенные от преследования области.

<sup>1</sup> Ф. Энгельс, Диалектика природы, 1948, стр. 141.

<sup>1</sup> Ф. Энгельс, Диалектика природы, стр. 142.

На протяжении дальнейшего развития человечества, вплоть до эпохи загнивающего капитализма включительно, воздействие человека на животных в этом направлении меняло свои формы в различные периоды, однако в целом выражалось в непрерывном нарастании количества добываемых особей и темпов истребления отдельных видов, в расширении территории влияния и ассортимента видов, служащих добычей. Истреблению подвергались в первую очередь объекты промысла, промысловой и спортивной охоты.

Сейчас человечество имеет на своем счету уже не один десяток полностью истребленных видов и не меньшее количество видов, стоящих в этом отношении на очереди.

Из наиболее крупных и заметных животных полностью уничтожены человеком уже на протяжении исторического времени гигантский олень в XII в., тур — в XVI, каменный козерог — в 1706 г., морская корова — в 1768 г., антилопа — *Hippotragus leucosphacus* — в 1800 г., квага — в 1875 г., аризонский олень — *Cervus merriami* — в 1901 г. и некоторые другие млекопитающие, из птиц: дронг — в XVII в., новозеландские крупные птицы моа (около 10 видов) — в XVIII в., бескрылая гагарка — в 1844 г., в Северной Америке за 60 лет, с 1850—1910 гг., были истреблены странствующий голубь и около десятка видов других птиц.

Второе из перечисленных выше направлений воздействия человека на животных — изменение и переделка видов — относится к области селекции, генетики и животноводства и лишь частично касается экологии. Начало его также восходит к глубокой древности, потому что уже одомашнивание животных, зародившееся, несомненно, в далекие доисторические времена, неминуемо должно было сопровождаться нарушением привычных жизненных условий прирученного животного и, следовательно, влекло за собой некоторое изменение его свойств. Позднее эти изменения получают то или иное направление под влиянием проводимого людьми на протяжении многих поколений бессознательного, случайного отбора. Последний имеет место отчасти и до настоящего времени.

Однако со временем, особенно в эпоху зарождения капитализма, в руках опытных животноводов отбор приобретает методический, целеустремленный характер и становится действительным способом придания видам тех или иных желаемых качеств. Наконец, в нашей стране, в стране победившего социализма, творческий дарвинизм подымает отбор на высшую ступень, открывает путь к планомерному изменению наследственной основы, к переделке видов в желаемом направлении. На этом этапе проблемы селекции и генетики входят в тесный контакт с экологией, поскольку, исходя из положения о единстве организма и среды, их взаимопроникновения, придание видам требуемых свойств и признаков ведется в основном путем воз-

действия на них соответствующими факторами внешней среды.

Полностью экологический характер имеет проблема искусственного переселения видов, или акклиматизации<sup>1</sup>. Под акклиматизацией в широком смысле понимают приспособления животных и растений к жизни за пределами их прирожденных местообитаний, или первоначальных ареалов. К этой категории явлений относится, например, расселение европейских видов в С. Америке или в странах южного полушария после преднамеренного или случайного завоза их человеком, а также поселение и закрепление видов в несвойственных им ранее местообитаниях и отличными от привычных климатическими условиями, растительностью или соленостью для водных организмов и т. п. Следовательно, можно говорить об акклиматизации тропических видов в странах умеренных и, наоборот, обитателей лесов в степных районах, морских форм в опресненных водоемах и т. д. Однако переселение вида на новую территорию с условиями, близкими или вполне сходными, но находящуюся за пределами его ареала, также является акклиматизацией, так как степень сходства или различия сама по себе не играет в данном случае роли, не принимается в данном случае во внимание.

Естественная акклиматизация имела и имеет место на протяжении всей истории органического мира в связи с более или менее быстрыми изменениями физико-географических условий местообитания видов или при естественном их расселении и проникновении в области с отличными экологическими условиями.

Здесь нас интересует акклиматизация искусственная, то есть закрепление видов, преднамеренно или случайно перенесенных человеком на новую территорию, за пределами их первоначальных природных ареалов. Если отбросить домашних животных, а также синантропов и паразитов человека, расселившихся с ним еще в доисторические времена, то эта форма акклиматизации, естественно, могла возникнуть только с развитием более или менее постоянного общения между народами различных стран и континентов. По мере усовершенствования средств передвижения и в связи с широкой колонизацией вне-европейских стран значение акклиматизации все более и более возрастало, и в настоящее время акклиматизированные растения и животные приобретают все больший удельный вес в хозяйственной жизни человечества. Фауна и флора некоторых стран в значительной степени изменены за счет чужеземных

<sup>1</sup> Следует отметить, что термин «акклиматизация» не вполне соответствует его содержанию, так как закрепление вида за пределами своего ареала или в новой для него стадии сопровождается приспособлением не только к новому климату, но и ко всему комплексу жизненных факторов нового местообитания: пище, растительности, врагам, конкурентам и проч., в отношении же условий обитания водных организмов и самое понятие климата неприменимо.

видов. В качестве примера можно привести Новую Зеландию, где в последнее время акклиматизированы, не считая домашних животных, 20 видов млекопитающих и 26 видов птиц, завезенных из Европы, Америки и Азии. К ним следует добавить большое количество видов насекомых, земляных червей и других беспозвоночных, завезенных случайно вместе с посадочными, строительными и другими материалами.

Несмотря на столь большое значение акклиматизации и достигнутые значительные результаты в этой области, теоретические вопросы, связанные с акклиматизацией животных, разработаны недостаточно. Больше сделано в этой области ботаниками, на некоторых теоретических предпосылках которых здесь следует остановиться, так как они в равной мере могут быть использованы при акклиматизации животных.

Повари и Маир различают два типа интродукции, или введения новых видов в страны, где их раньше не было: интродукцию в местности, тождественные по природным условиям родине вида, и в местности, существенно отличающиеся от таковой. Закрепление вида на новом месте в первом случае они определяют как натурализацию вида, во втором — как акклиматизацию, сопровождающуюся приспособлением организма к новым, отличным от привычных условиям. При этом Маир отрицает самую возможность акклиматизации, так как, по его мнению, выживать интродуцированный организм может только при наличии в новом местообитании условий, очень близких тем, в которых он существовал на родине. В таком толковании границы между натурализацией и акклиматизацией весьма условны. По сути, всякая удачная интродукция является акклиматизацией, так как перенесение организма за пределы его ареала всегда должно сопровождаться известной приспособительной реакцией, ибо нет на земном шаре двух пунктов с вполне тождественными климатическими, пищевыми и прочими жизненными условиями; к тому же и размер приспособительной реакции, особенно у животных, не поддается сколько-нибудь точному объективному учету. Иное определение термина натурализации, даваемое де Кандолем, как высшей степени акклиматизации, при которой организм вполне осваивается с условиями нового обитания и становится, так сказать, полноправным членом местной флоры или фауны, в каждом конкретном случае в значительной степени субъективно. Поэтому нам кажется целесообразным пользоваться одним термином и понимать под акклиматизацией, согласно Б. М. Житкову, приучение, или приспособление, организмов к новым условиям климата и другим факторам среды до степени не только возможного их существования, но и свободного размножения с дальнейшим выживанием потомков.

Аналогичный процесс восстановления вытесненных или

истребленных видов в пределах их прежних ареалов обычно называется реакклиматизацией.

В дореволюционной России акклиматизация животных не пошла далее разрозненных попыток единичных землевладельцев и охотничьих обществ обогатить свои угодья новыми видами дичи, например фазанами, или развести, а в некоторых случаях реакклиматизировать более ценных и редких животных: косуль, оленей, бобров и т. п. Большой предприимчивостью в этом отношении выделялся бывший владелец Аскании-Нова Фальц-Фейн, в имении которого содержались в полувольном состоянии различные чужеземные млекопитающие и птицы.

Социалистическое хозяйство с первых же лет выдвинуло проблему реконструкции природы, в разрешении которой акклиматизация и реакклиматизация животных и растений приобретает чрезвычайно большое значение. Помимо введения новых пород и видов в области животноводства, акклиматизация с целью увеличения природных ресурсов и обогащения охотничье-промысловой фауны играет большую роль при освоении до этого времени мало использованных окраин на севере европейской и азиатской частей союза, а также пустынь и альпийских областей. Тундра и лесотундра составляют 14% всей территории нашего Союза, болотистые и подзолистые почвы — 52%, высокогорья и пустыни — 6%; все эти области относительно еще мало заселены как домашними, так и дикими животными и могут быть использованы для разведения ценных пушных и промысловых млекопитающих, а также и пернатой дичи. Особое внимание в настоящее время уделяется акклиматизации ондатры и нутрии, реакклиматизации и расширению ареала бобра, выхухолья, лося и других животных.

Водная фауна многих озер — Балхаша, Севана, Арала и других, а тем более искусственных водохранилищ — мало насыщена видами; здесь имеются свободные экологические ниши, за счет заполнения которых фауна может быть значительно обогащена и улучшена. Ряд ценных пород рыб, как чудский и ладожский сиг или ряпушка, были пересажены и прижились во многих водоемах Урала, Кавказа и других местностей. Успешно осуществляется заселение Каспийского моря ценной черноморской кефалью и кормовым червем *Nereis*.

Акклиматизация и расселение одних видов при содействии человека, промысловая добыча и сокращение численности или даже полное истребление других оказывают на животное население в целом значительно меньшее влияние, чем те формы хозяйственной деятельности, которые сопряжены с нарушением естественных мест обитания, с переделкой биотопов и целых ландшафтов. Первые, хотя и несущественные сначала изменения в этом направлении были связаны с возникновением и развитием скотоводства. В дальнейшем влияние этого фактора все возрастало и, несомненно, стада коз, а отчасти и овец сыграли

немаловажную роль в уничтожении или изменении характера лесной растительности в Южной Европе, Юго-западной Азии и в других местах обитания древних скотоводческих народов. Этот процесс имеет место и в настоящее время, и влияние скотоводства на сокращение площади лесов можно наблюдать в горных, степных, а отчасти и равнинных лесных районах.

Безлесье Крымской Яйлы — явление антропогенное и обусловливается чрезмерным здесь выпасом на протяжении уже нескольких столетий. Степные и луговые участки сами по себе также претерпевают под влиянием выпаса существенные изменения: снижается высота травостоя, изменяется видовой состав растительности, постоянное нахождение большого количества скота, пастухов, собак создает новые условия, отражающиеся так или иначе на составе животного населения и ведет к изменению и перестройке всего биоценоза.

Особенно глубокие изменения ландшафтов в местообитаниях животных внесло развитие земледелия. Оно коснулось сперва степных участков и сравнительно небольших площадей, непосредственно примыкавших к поселению человека. Эти примитивные поля в силу своей незначительности, разбросанности и мелкой вспашки не могли вначале оказывать существенного влияния на жизнь животных. Однако далее, по мере увеличения населения, усовершенствования, а затем и механизации обработки почвы, земледелие начало быстрыми темпами захватывать все большие и большие площади, поднимаясь выше в горы, оттесняя леса все далее к северу, захватывая болотистые районы после их осушения, все глубже продвигаясь в пустыни с их орошением. В настоящее время культурные поля зерновых, огородных и технических культур являются преобладающим ландшафтом на территории большей части Европы, Северной Америки, Китая, Японии и многих районов тропиков и южного полушария.

Влияние человека на лес, выражавшееся вначале в непосредственно его уничтожении, принимает постепенно с возрастанием плотности населения все больше характер планового использования запасов древесины и переходит в стадию лесного хозяйства, лесоводства и лесоразведения. Первобытные леса сохраняются только в мало доступных для эксплуатации горных районах и на далеких окраинах и все более уступают место лесам культурным, разбитым на участки, с определенным периодом лесосек или выборочными рубками. Меняется обычно при этом состав и характер древесной растительности, так как разведение однопородного более ценного леса является часто более рентабельным. Все это приводит к коренной перестройке лесных биоценозов и смене животного населения, лишаящегося требуемой обстановки, в частности, необходимых для многих животных старых дуплистых деревьев, сухостоя, валежника, соответствующего подлеска и проч.

Таким образом, в переживаемую нами эпоху все распространяющийся в пространстве и в темпах процесс окультуривания земной поверхности под влиянием хозяйственной деятельности человека становится основным фактором в жизни ее животного населения. Открытые культурные ландшафты, перемежающиеся с островами садов, сменяют природные луга и степи, замещают осушаемые болота, продвигаются в пустыни и оттесняют все больше лесную растительность, которая, в свою очередь, все более теряет первобытный характер и переделывается человеком в леса культурные. Эти изменения в корне перестраивают первичную среду обитания и глубоко отражаются на составе животного населения. Многие виды не выдерживают новых условий и, отступая в области, менее затронутые культурой, сокращают свой ареал или навсегда сходят со сцены, как например, сайга, тарпан, тур; другие же, более или менее приспособляясь, уживаются в измененной обстановке или даже процветают в непосредственной близости с человеком, избавленные от естественных врагов и конкурентов или находя на культурных полях особо благоприятные условия питания, как вредители зерновых и огородных культур или садов.

Так, бывшие обитатели естественных лесов частично составляют население современных культурных лесов и занимают искусственные насаждения: сады, парки, степные ветрозащитные полосы. Иные из обитателей болот и побережья находят более или менее подходящие условия по берегам водохранилищ и каналов или на орошаемых, в частности, рисовых полях во время их затопления. Наконец, некоторые скальные животные нередко используют для своего поселения дома и другие каменные и железобетонные сооружения. Между животными и новой средой их обитания устанавливаются определенные взаимоотношения и связи. Так возникают новые группировки организмов, в значительной мере качественно отличающихся от естественных биоценозов, так как ведущим фактором в подборе их видового состава, структуры и годичной динамики является новый антропогенный фактор — хозяйственная деятельность человека.

Не следует, однако, думать, что появление человека и вносимые им изменения и нарушения естественных местообитаний всегда обязательно ведут к обеднению животного населения. Как уже отмечалось, его разнообразие и богатство находится в прямой зависимости от разнообразия местообитания и кормовых запасов. Поэтому в тех случаях, когда поселение человека вносит такое разнообразие в монотонный природный ландшафт, когда, например, среди глухого леса расчищаются обширные поляны, занятые полями, огородами, садами, пастбищами, когда сплошной древостой старого леса чередуется с вырубками на разных стадиях возобновления, обычно небогатое по видовому составу и численности особей население лесных глу-

бин пополняется целым рядом пришельцев, да и многие чисто лесные виды тяготеют и концентрируются (при надлежащей охране) у таких участков, привлекаемые большей их кормностью. Это явление, как общее правило, наблюдается во всех типах сплошных лесов, начиная от нашей северной тайги и кончая экваториальными влажными лесами. Ввиду сказанного, правильно организованное охотничье хозяйство и дичеразведение вполне может комбинироваться с лесным хозяйством и давать хорошую продукцию дичи даже в относительно густо населенных областях. Так, по данным С. А. Бутурлина, Московская область по количеству добываемых промысловых животных на единицу площади значительно превосходит многие районы Сибири, весьма редко населенные и почти не затронутые сельскохозяйственными культурами.

Надо добавить, что присутствие человека и его поселений само по себе не отпугивает животных. Известно, что в местах, где их не преследуют, даже крупные млекопитающие, как олени, косули, горные бараны, туры, медведи и другие, быстро становятся ручными и нередко селятся в непосредственной близости к человеку, как это показывают опыты всех заповедников и редкие относительно случаи покровительства отдельным видам (аисты, скворцы, ласточки и проч.).

Решающее значение в таких случаях имеет, конечно, охрана природы и рациональное, плановое использование охотничье-промысловых ресурсов данной области. Сюда относится охрана мест выплода дичи, правильная разработка и строгое соблюдение сроков и норм ее заготовок, подкормка, посев кормовых трав, борьба с хищниками, наконец, мероприятия по обогащению охотничье-промысловой фауны путем интродукции новых видов и восстановление видов, ранее здесь обитавших, но уничтоженных. Особое значение имеет выделение заказников с запрещением добычи дичи на их территории на более или менее длительный срок, а также организация заповедников, являющихся резерватами, из которых размножающиеся здесь животные распространяются в смежные районы.

Охрана природы начала приобретать общественный характер и форму государственных мероприятий относительно очень недавно — только во второй половине прошлого столетия. Однако зачатки ее встречаются в глубокой древности и могут быть прослежены на протяжении истории многих народов. Несмотря на разрозненность и ограниченность масштабов, различную целеустремленность мероприятий, принимаемых в этой области отдельными лицами и общинами, они сыграли все же немаловажную роль в сохранении отдельных видов животных, а местами и небольших участков первобытной природы. Можно с уверенностью сказать, что большинство крупных млекопитающих и отчасти птиц на территории Европы и некоторые виды их в Японии, Китае и других странах давно бы исчезли, если бы

в той или иной мере не охранялись на протяжении последних столетий.

У всех первобытных народов существовали обычаи брать под охрану тех или других животных, накладывать запрет на охоту в тех или других районах или оберегать в нетронutom состоянии целые леса, долины и проч. В основе этих обычаев лежала полная зависимость первобытного человека от природы и связанные с этим примитивные религиозные воззрения, выражавшиеся в преклонении перед нею и обоготворении отдельных ее объектов.

Далее, в средние века феодалы, короли и другие главы государств, а затем помещики также принимали меры по охране природы. Но здесь этот вопрос касался преимущественно сохранения крупной дичи и охраны охотничьих угодий для личного развлечения и охоты. На землях отцов церкви, а также монастырей, владевших часто обширными площадями, обычно сохранялись леса, запрещалась охота и преследование животных.

Таким образом, крупное землевладение сыграло в свое время немаловажную роль в сохранении многих редких видов животных в Западной Европе, в бывшей царской России, на Кавказе, в Грузии, в Китае и Японии. Царский охотничий заповедник был в Беловежской пуще, как известно, последним пристанищем зубра. Туры также дольше всего сохранились в имениях польских магнатов; в императорских и монастырских парках в полуодичавшем состоянии сохранялись также некоторые виды оленей, фазанов и других животных.

Капиталистическое общество, сменившее феодальный строй, в отношении воздействия на природу отличается наиболее хищническим, анархическим использованием ее ресурсов — массовым истреблением промысловых животных, вырубкой лесов и уничтожением последних уцелевших памятников первобытной природы. Не случайно передовые ученые и научные общества подняли свой голос в защиту природы в странах наиболее раннего и быстрого развития капитализма — в США и Германии. Идея охраны природы здесь впервые получила широкое распространение, и пропаганда ее вылилась в своего рода общественное движение. Следствием этого явился ряд правительственных законодательств, направленных к ограждению от хищнического разграбления природных богатств страны и принятие наиболее действенной меры к сохранению ценных природных биоценозов путем организации так называемых национальных парков, то есть полного выделения из хозяйственного пользования крупных, наиболее живописных участков для сохранения на «вечные времена для потомства» (для блага и удовольствия народа). С тех пор большое количество заповедников организовано во всех странах как в метрополии, так и в колониях. Так, богатейшая фауна африканских саванн охра-

няется в Учандском заповеднике, занимающем огромную территорию между озером Виктория и Индийским океаном.

Для защиты от уничтожения некогда богатого животного населения Южной Африки, особенно слонов, здесь учрежден заповедник имени Крюгера, площадью 2 000 000 га. Многие представители местной фауны Австралии и Новой Зеландии, не только подвергающиеся непосредственному преследованию человека, но и вытесняемые домашним акклиматизированными здесь европейскими и американскими животными, как гаттерия, киви, лирохвост, черный лебедь, коала, исполинский кенгуру и другие, сохраняются в специально организованных для их охраны заповедниках. Имеются заповедники на Зондских островах, в Японии, а также в странах Южной Америки.

Царская Россия в этом отношении очень отстала от Западной Европы и Америки: заповедников здесь не было, хотя вопрос о необходимости их организации неоднократно поднимался отдельными учеными. Охотничьи угодья в царских имениях, на землях членов царской семьи и сановников охранялись только как места размножения и разведения ценной или редкой дичи для охот владельца имения и приглашенных гостей, причем охоты эти часто принимали характер бойни и вели к сильному сокращению поголовья зверя.

Так, в 1897 г. за десять дней охоты в Беловежской пуше было убито 36 зубров, 37 лосей, 25 оленей, 69 косуль, 16 кабанов, не считая более мелкой дичи. В лагодехских горных угодьях (Грузия), сданных царским правительством в аренду под охоту в начале 1900 гг. известному в свое время богачу Демидову, князю Сан-Донато, за 6—7 дней охоты один только младший брат владельца убил 22 горных тура, 8 серн и косулю<sup>1</sup>.

Советская власть совершенно по-новому ставит и разрешает вопрос охраны природы. Природные богатства объявлены ею общегосударственным достоянием, требующим всестороннего изучения и рационального, планового использования. Поэтому охрана природы и в частности организация заповедников с первых лет революции стала государственным, жизненным вопросом, непосредственно связанным и плановым развитием социалистического хозяйства. Владимир Ильич Ленин придавал ему важное общегосударственное значение и еще в годы гражданской войны положил начало организации первых заповедников в Советской России (Астраханского в 1919 и Ильменского в 1920 гг.) и лично подписал изданный Совнаркомом 16 сентября 1921 г. первый общий декрет «Об охране памятников природы».

В настоящее время в СССР имеется многочисленная сеть государственных заповедников. Они занимают наиболее интересные (ценные) в научном отношении и живописные террито-

рии во всех ландшафтных зонах нашей Родины — от островов на побережье Баренцова моря до вершин Кавказа и Тянь-Шаня, от Карпат и Кольского полуострова до Владивостока и Камчатки. Учреждение заповедников в СССР имеет свои отсутствующие в капиталистических странах целевые установки; они представляют научно-исследовательские учреждения, своего рода лаборатории живой природы; научная работа, которая проводится в каждом заповеднике, как и самая его организация, отвечает тем или иным запросам народного хозяйства.

Наряду с хозяйственным и научным значением заповедники играют громадную роль в подготовке молодых научных кадров, так как являются местом производственной практики студентов и работ аспирантов самых различных специальностей: зоологов, ботаников, охотоведов, лесоведов, географов, почвоведов и т. д. Наконец, заповедники также служат и местом культурного отдыха и, располагаясь в самых различных ландшафтных зонах, дают возможность трудящимся во время летних экскурсий знакомиться с богатством и разнообразием природы нашей необъятной родины, с практическими задачами и результатами ее охраны и всестороннего научного изучения.

<sup>1</sup> Марков, Охотничьи-промысловые животные Лагодехского заповедника.

# ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение . . . . .	Стр. 3
<b>Зависимость животных от главных факторов среды</b>	
Факторы неорганической среды . . . . .	15
Вода как среда обитания животных . . . . .	15
Общие свойства . . . . .	15
Объем водоема . . . . .	19
Давление . . . . .	20
Движение воды . . . . .	23
Прозрачность . . . . .	25
Температура . . . . .	27
Соленость . . . . .	30
Содержание кислорода . . . . .	32
Сапробность . . . . .	32
Активная реакция (рН) воды . . . . .	33
Основные местообитания и жизненные формы водных животных . . . . .	45
Суша и воздух как среда обитания животных . . . . .	45
Общие свойства . . . . .	45
Ландшафт . . . . .	53
Почва и субстрат вообще . . . . .	57
Климатические факторы . . . . .	61
Температура . . . . .	64
Инсоляция . . . . .	72
Влажность . . . . .	75
Осадки . . . . .	78
Ветер . . . . .	81
Давление воздуха . . . . .	82
Совокупное влияние климатических факторов и реакция на них животных . . . . .	84
Факторы органической среды . . . . .	96
Пища как фактор экологии животных . . . . .	96
Источники питания . . . . .	97
Значение количества пищи . . . . .	102
Состав пищи . . . . .	107
Потребители сестона . . . . .	113
Потребители донных органических отложений . . . . .	117
Потребители органических остатков в почве . . . . .	119
Взаимоотношения между растениями и животными . . . . .	123
Трофическая зависимость животных от растений . . . . .	123
Питание измененными частями растений . . . . .	128
Животные — внутриклеточные паразиты и симбионты растений . . . . .	132
Нетрофические заависимости животных от растений . . . . .	133
Зависимость растений от животных . . . . .	136
Защитные приспособления растений . . . . .	137
Зоофилия . . . . .	138
Зоохория . . . . .	141
Взаимоотношения животных между собой . . . . .	145
Межвидовые отношения животных . . . . .	145
Межвидовая конкуренция . . . . .	147
Хищник и добыча . . . . .	152
Другие виды взаимоотношений . . . . .	157
Животный и растительный мир как единое целое . . . . .	159
Деятельность человека как фактор в экологии животных . . . . .	164