Б-125079-КРД

Проф. Д. Н. Кашкаров

ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

УЧПЕДГИЗ • 1945

КНИГА ДОЛЖНА БЫТЬ
ВОЗВРАЩЕНА НЕ ПОЗЖЕ
указанного здесь срока

1224-6
4654 22/4

Колич. предыд. выдач._____
Зак. 594

2

18

8/6

59(02)
К-314

ПРОФ. Д. Н. КАШКАРОВ

ОСНОВЫ ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

2-Е ИСПРАВЛЕННОЕ
И ПЕРЕРАБОТАННОЕ ИЗДАНИЕ

Б 125079

Допущено Всесоюзным Комитетом по делам высшей школы при СНК СССР в качестве учебного пособия для биологических факультетов государственных университетов

ГОСУДАРСТВЕННОЕ УЧЕБНО-ПЕДАГОГИЧЕСКОЕ
ИЗДАТЕЛЬСТВО НАРКОМПРОСА РСФСР
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ • ЛЕНИНГРАД • 1944

10

Автор данной книги профессор кафедры зоологии позвоночных Ленинградского Государственного Университета Даниил Николаевич Кашкаров приготовил ее к печати накануне Великой Отечественной войны.

Даниил Николаевич работал сначала в области сравнительной анатомии (ученик М. А. Мензбира), потом по зоопсихологии и, наконец, через фаунистику перешел к экологии. Последняя дисциплина особенно увлекала Даниила Николаевича, и он в течение ряда лет был наиболее видным и энергичным представителем экологии животных в нашей стране.

В связи с блокадой Ленинграда немецкими захватчиками Даниил Николаевич был эвакуирован из города на самолёте и умер от болезни сердца 26 ноября 1941 года на ст. Хвойная, где и похоронен.

Перед отъездом Даниил Николаевич поручил проведение последней корректуры данной книги своему помощнику по кафедре П. В. Терентьеву, что и было последним выполнено.

ОГЛАВЛЕНИЕ.

Стр.

ГЛАВА I. Предмет и задачи экологии животных и ее методы . . . . . 3—38

Определение экологии 3
Связь экологии с другими науками 6
Метод экологии 15
Значение экологии в практике социалистического строительства . 21
Краткая история экологии 30

ГЛАВА II. Факторы среды и значение их в жизни животных и в создании биоценозов. . . . . 39—139

Общее о действии факторов 39
Климатические факторы 48
Экоклимат и микроклимат 91
Фенология 99
Эдафические факторы 102
Биотические факторы 114

ГЛАВА III. Арена жизни и ее подразделения . . . . . 140—151

ГЛАВА IV. Адаптации (приспособления) и жизненная форма . . . . . 152—178

Понятие об адаптациях индивидуальной и видовой 152
Примеры адаптаций 155
Жизненная форма 173

ГЛАВА V. Акклиматизация и экология домашних животных . . . . . 179—214

Акклиматизация 179
Экология домашних животных 193

ГЛАВА VI. Учение о биоценозе . . . . . 215—277

Понятие биоценоза, его содержание и значение 215
Экология биоценоза 231
Структура, или морфология, биоценозов и их систематика 239
Жизнь биоценоза во времени (динамика биоценозов) 245
Экологическая сукцессия 263

ГЛАВА VII. Эволюция и экология . . . . . 278—314

ГЛАВА VIII. Количественный учет в экологии . . . . . 315—335

ГЛАВА IX. Экология пустыни как иллюстрация взаимоотношений среды, организмов и их комплекса . . . . . 336—360

ЛИТЕРАТУРА:

На русском языке 361
На иностранных языках 371

ГЛАВА ПЕРВАЯ

ПРЕДМЕТ И ЗАДАЧИ ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ И ЕЕ МЕТОДЫ

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЭКОЛОГИИ

Специфика экологического изучения. Место экологии в системе биологических наук. Приступая к изложению основ науки, необходимо четко определить ее содержание, предмет ее изучения. Определение и осознание целей, которые ставит перед собой данная наука, дает возможность избрать правильные пути в ее разработке, правильные методы работы. Между тем, содержание экологии не всеми понимается одинаково.

Формальное определение экологии дать легко. Слово «экология» происходит от греческого слова «οἶκος», что означает: жилище, местопребывание, убежище. Таким образом экология в этимологическом, вербальном смысле обозначает науку о растениях и животных в их естественной среде обитания, об их взаимоотношениях с этой средой. В этом смысле дано было определение термина экологии Э. Геккелем (Haekel, 1869), который ввел в науку термин «экология». Он определил задачу последней как изучение «отношений животного к окружающей его органической и неорганической среде, в частности, его дружественные или враждебные отношения к тем животным или растениям, с которыми оно входит в прямой контакт».

Приведенное определение экологии дано Геккелем давно, в начале, а не в итоге формирования этой науки. Необходимо его уточнить, раскрыть конкретное его содержание, показать специфику экологии, отличающую ее от других биологических наук, и связи ее с последними.

Разграничить между собою различные биологические науки не всегда легко, и неправильно было бы думать, что границы между ними совершенно отчетливы и непереходимы. Многие из биологических наук имеют общий объект изучения. Человека, например, изучают анатомия, гистология, физиология, антропология и т. д. Но все же у каждой науки имеется своя специфика, свой предмет, своя ведущая категория явлений, ею изучаемая, и эту специфику необходимо определить, чтобы на ней фиксировать внимание, чтобы метод исследования соответствовал этой специфике предмета и содержанию науки.

Экология является самостоятельной наукой, обладающей и своим специфическим предметом изучения, и своим методом, хотя в понимании экологии существуют еще некоторые разногласия.

Большинство современных авторов (Pears, 1926; Hesse, 1927; McDaugall, 1927; Tansley, 1928; Shelford, 1915; Clements and Shelford, 1939) в общем определяет экологию подобно Геккелю, но в понимании конкретного содержания приведенного определения существуют расхождения в зависимости, главным образом, от того, какую роль, по мнению того или иного автора, играет в экологии изучение отношения организмов к физической среде, и какую — изучение взаимоотношений между организмами, входящими «в прямой контакт» друг с другом (изучение «ценозов»).

Кроме того, спорным является вопрос о том, какие именно отношения со средой являются предметом экологического изучения: всякое ли взаимоотношение с последней или отношения, имеющие приспособительный адаптивный характер.

Каков же предмет экологии?

Один и тот же объект может рассматриваться с разных точек зрения, быть предметом изучения различных наук.

Возьмем для примера лосося. Можно изучать систематику лососей, морфологию, физиологию, зоогеографию их, но можно подойти к изучению лосося с иной стороны. Можно рассматривать его как организм, как живую систему, живущую в определенной среде. Можно задаться вопросом о том, какова среда обитания лосося: какие содержатся в ней соли и в каком количестве, какие газы, какова температура воды, в которой лосось чувствует себя наиболее хорошо, каких температур он не переносит; каково освещение в водах, в которых он держится, и т. д. Можно изучить вопрос о том, каковы взаимоотношения между лососем и обитаемой им средой; каков «штамп среды» на лососе, т. е. как соответствует форма его тела и характер движения характеру этой среды в тот или иной период жизни лосося; каково отношение между особенностями среды и его окраской; как он питается; как приспособляется к изменениям среды? Как лосось поддерживает себя в этой среде, т. е. как он размножается и как размножение зависит от внешних условий? Каковы условия выживания молоди? Какие враги существуют у вида, какую роль лосось играет в круговороте веществ на земле? Иначе говоря, нас может интересовать история жизни лосося, его взаимоотношения с физической средой обитания и с другими населяющими последнюю организмами.

Такое изучение вида в его борьбе за существование и составляет объект экологии.

Речь может итти не об отдельном виде, а о целом комплексе организмов, связанных общим местообитанием и друг с другом (см. ниже — главу о «биоценозе»).

Термин «борьба за существование» употребляется здесь в широком и метафорическом смысле, как его употреблял Дарвин, разумея под борьбою за существование не только борьбу с другими особями, но и с неблагоприятными условиями, без наличия перенаселения и конкуренции. Конечно, эти два типа борьбы отличаются один от другого, но оба они теснейшим образом переплетаются в истории жизни вида и являются предметом экологического изучения последнего.

Организм является сложной системой, исторически сложившейся в определенных условиях, системой, входящей в сложные взаимоотношения с другой, также исторически сложившейся, системой, именуемой средой. Организм и среда взаимно проникают друг друга, то сливаясь в гармоническом единстве, то переплетаясь в сложных противоречиях. Растение входит в почву корнями, которые должны преодолевать механическое сопротивление почвы, должны выбирать из почвы нужные вещества. С другой стороны, вегетативные части растения поднимаются над землею, где они подвергаются влиянию всех климатических факторов: температуры, влажности, осадков, ветра, солнечной радиации, взаимодействию со стороны животных. Любое животное живет и движется в той или иной среде, дышит кислородом воздуха или растворенным в воде, питается растениями или другими животными, вступает с ними и в иные взаимоотношения. Ясно, что между организмом и средою не должно быть длительных и серьезных противоречий. Организм, изменяясь, «приспособляется» к изменяющейся среде. Каждый организм приспособлен по-своему, каждый по-своему выходит из противоречий со средою. Но среда все время в той или иной мере изменяется, изменяются и сами организмы в процессе эмбрионального развития, роста, эволюции и т. д. Приспособление в большинстве случаев временно и относительно. Постоянно возникают противоречия между организмом и средой, но противоречия эти не должны быть длительными и не должны превышать некоторую исторически выработавшуюся для каждого вида норму, иначе организм гибнет.

Изучение приспособлений морфологических, физиологических, приспособлений в поведении, а также и противоречий между организмом и средою, изучение истории жизни вида (или комплекса), представляющей постоянное колебание между противоречиями и приспособлениями организма к условиям окружающей среды, и составляет сущность, содержание или предмет экологии. Экология изучает поведение видов или их группировок по отношению к изменяющейся среде обитания, их приспособительные реакции, выражающиеся как в поведении, так и в структуре, и ответные реакции среды — в целях овладения природным комплексом, в целях его изменения, приспособления к нашим нуждам. Проекция поведения вида на условия его местообитания есть основная характеристика экологического изучения.

Среда, факторы, условия существования и задачи экологии. Все то, среди чего живет организм, является средой его обитания, разумея под последней не только

физическое окружение, но и другие организмы, живущие в этом же окружении. Среда, наземная ли, водная ли, является очень сложным явлением, состоящим из многочисленных элементов. Те элементы среды, которые для данного организма не безразличны, а так или иначе влияют на него, являются по отношению к нему факторами.

Экология стремится познать, как те или иные факторы влияют на организм различных видов, какие из факторов среды являются для него необходимыми «условиями существования», какие являются враждебными; как организмы приспособляются к неблагоприятным обстоятельствам, какие существуют противоречия между особенностями организма и особенностями среды и как организмы выходят из этих противоречий.

Такое «экологическое» изучение дает нам возможность вмешиваться в жизнь вида, изменять его (селекцией, скрещиванием, яровизацией и т. д.) таким образом, чтобы сглаживались существующие между ним и средой противоречия; или же, наоборот, усиливать или создавать противоречия с природным комплексом, противоречия, неразрешимые для вида, если этот вид нам нужно из природного комплекса устранить. Экологическое изучение, как мы увидим, является совершенно необходимым при всех наших попытках рационально использовать ту или иную часть природного комплекса.

Это вполне естественно. Каждый объект практической деятельности биолога, ботаника или зоолога живет в определенной среде, из которой вырвать его безнаказанно невозможно и вне которой рассматривать его ненаучно. Всякое наше вмешательство в жизнь этих объектов — промысловых животных, рыб, вредителей сельского хозяйства, леса, пастбищ — изменяет их среду обитания. И если мы хотим использовать те или иные объекты живой природы, а тем более направлять их развитие и деятельность, мы невольно и неизбежно сталкиваемся с необходимостью знать и понимать окружающую их среду.

Практика, как увидим дальше, с незапамятных времен пользовалась экологическими методами задолго до того, как были положены основы экологии как науки.

Таким образом содержанием экологии является изучение взаимоотношений организма (вида) со средой его обитания, изучение приспособлений и противоречий между особенностями вида и элементами этой среды, именуемыми факторами; задачей экологического исследования является познание «условий существования» вида, т. е. тех факторов среды, которые являются необходимыми для существования вида, дабы, зная эти условия существования, управлять жизнью вида или всего комплекса.

Северцов (1937) полагает, что «специфической проблемой экологии является изучение борьбы за существование, результатом которой, по Дарвину, является образование приспособлений организма к среде». С этим определением можно вполне согласиться, если вместо слов «специфической проблемой» сказать «спецификой содержания», и вместо «изучение борьбы за существование» поставить «изучение видов в их борьбе за существование», а борьбу за существование понимать в широком смысле слова, как ее понимал Дарвин.

Хотя, как мы увидим дальше, экология тесно соприкасается с другими биологическими науками, ни одна из них, ни систематика, ни генетика, ни биогеография, ни физиология, не покрывают той области изучения, которая принадлежит экологии. Связь же и частичное перекрещивание различных биологических наук совершенно неизбежны. Каждая из них изучает объект — организм — с той или иной стороны, каждой из этих сторон вид участвует в борьбе за существование, на каждой из них эта борьба отразилась: на форме, структуре, функциях, распространении и т. д. Поэтому с какой бы точки зрения мы организм ни изучали, мы всегда столкнемся с тем, что является предметом изучения экологии.

Экология использует данные других наук, а эти науки, в свою очередь, при разрешении своих специфических задач используют данные экологии.

Экология и биология. Все науки в совокупности, изучающие организмы, стремящиеся познать жизнь, ее закономерности, составляют науку биологию. Последний термин употреблялся и доселе часто употребляется в двух смыслах: в только что указанном, широком, и в узком, охватывающем те вопросы, которые мы перечислили как вопросы, являющиеся объектом экологии, чем вносится большая путаница. Иногда эту область изучения называли «естественной историей животного». От употребления термина «биология» в узком смысле слова мы должны отказаться прежде всего потому, что употреблять термин в двух различных смыслах нецелесообразно, затем потому, что современное изучение образа жизни животного не может вестись без учета среды обитания. А изучение

с учетом этой среды является предметом экологии. Некоторые считают, что можно изучать различные свойства вида, не связывая их с условиями обитания, и что это изучение и будет изучением «биологическим», в отличие от «экологического» изучения с проекцией на среду. Но изучение без проекции на среду является всегда объектом не биологии вообще, но какой-либо другой биологической дисциплины, кроме экологии. Возьмем конкретный пример: изучение размножения млекопитающих. Если мы изучаем размножение какого-либо вида и т. д. в связи с условиями его обитания, то это, конечно, будет экологическое изучение (например, изучение размножения животных пустыни в зависимости от фенологических явлений в жизни последней, от темпа их развития и т. д.). Если же мы рассматриваем размножение без учета этой зависимости, то рассматриваем его или как систематический признак (размножение однопроходных, сумчатых, плацентарных), или с морфологической, или с другой какой-либо стороны. Изучение размножения как процесса в жизни вида без учета среды в настоящее время лишено смысла. Поэтому лишено смысла и выражение «биология и экология вида». Слово «биология» означает совокупность всех дисциплин зоологии и ботаники, трактующих об общих всем организмам закономерностях.

Таким образом экология является лишь частью биологии, определяемой вышеуказанными особенностями нашего подхода к виду: в экологии мы изучаем организм (вид) в окружающей его среде, в его взаимоотношениях со средой, понимая это так, как указано выше.

Чтобы конкретнее обрисовать предмет, содержание и задачи экологии, рассмотрим пример экологической работы.

Ришта являлась бичом населения Бухары, масса населения страдала этой жестокой болезнью. Чтобы справиться с последней, было поставлено всестороннее изучение ришты: истории ее жизни, начиная с образования зародышей до проникновения под кожу человека, отношение ее зародышей и промежуточных хозяев к солнечным лучам и высокой температуре, к другим животным и т. д. Когда история жизни и условия существования ришты стали ясны, то легко было нарушить эти условия существования, создав противоречия со средою, разорвав некоторые звенья в цепи жизненных связей, и уничтожить болезнь. Бухара снабжается водою из искусственных водоемов — «хаузов». К этим водоемам ведут обычно каменные широкие лестницы, на ступенях которых от постоянного хождения водоносов образуются выбоины. В этих выбоинах есть вода, проливаемая водоносами, разносящими воду в бурдюках. Из гнойных ран на ногах водоносов, зараженных риштою, в эти выбоины попадает гной с микрофиляриями, зародышами ришты; их заглатывают циклопы. Через посредство горлицы циклопы попадают в хауз, затем водоносы, разнося зараженную воду, разносили по городу и заразу. Изоляция и лечение всех больных водоносов, поочередное осушение хаузов, подвергавшихся действию тропического солнца, убивающего микрофилярий и их носителей — циклопов, совершенно освободили город Бухару от ришты.

СВЯЗЬ ЭКОЛОГИИ С ДРУГИМИ НАУКАМИ

Более точно определяются предмет, задачи и содержание экологии из рассмотрения ее связи с другими биологическими дисциплинами и отличий от них.

Связь с науками о физической природе. Как жизненные процессы, так и распределение организмов по различным природным комплексам находятся под контролем так называемых факторов: света, температуры, влажности, химического состава среды обитания (воды, почвы) и т. д. Поэтому экологу постоянно приходится иметь с ними дело. Методы изучения этих факторов должны быть приспособлены к задачам экологического изучения. В силу этого эколог не только постоянно соприкасается и должен быть ориентирован в таких науках, как физика, химия, метеорология, климатология, почвоведение, но экологическая работа нередко вносит усовершенствования и коррективы в их методы. В качестве примеров можно привести учение об экоклимате, фитоклимате, микроклимате, фенологию, учение о климатах прошлых эпох, познаваемых методом изучения так называемых жизненных форм (приспособительных типов, см. ниже), климографический метод (см. ниже) или, например, эвапориметр Ливингстона, служащий экологам для изучения испаряющей силы воздуха в различных биотопах (см. ниже), прибор Бекстона для определения влажности в малых пространствах, различные фотометры, конструируемые экологами применительно к их задачам, особый метод химического изучения воды в полевой обстановке.

Изучение роли землероев, их влияния на физическую структуру и на химизм почвы, несомненно, оказывает помощь почвоведению, данными которого экология сама широко пользуется. В некоторых случаях растение или животное могут служить даже в качестве мерила (биометров) для определения условий среды. Например, по ширине ростовых колец ствола деревьев можно судить об осадках в соответственные годы, по характеру корневой системы — о количестве и распределении осадков и т. д.

Связь с биологическими науками. Но какова связь экологии с биологическими науками? К биологии относятся: и систематика, и морфология, и история развития, и физиология, и биогеография, и наука о поведении, и палеонтология, и общая биология, и сама экология. Со всеми этими дисциплинами экология тесно смыкается, но каждая из них имеет свой особый предмет изучения и свои методы. Ни одна из них не изучает видов в их борьбе за существование, ни одна не изучает природного комплекса в целях его освоения.

Но так как все особенности вида — систематические, морфологические, физиологические, и его наследственность, и изменчивость, и географическое распространение, и поведение,— все создаются в процессе борьбы за существование, то экология, изучающая вид в его борьбе за существование, неизбежно будет соприкасаться и переплетаться со всеми биологическими науками, не теряя своей специфики, как не теряют ее и последние. Для правильного подхода к явлениям, для выбора правильного пути и метода работы необходимо ясно представлять себе границы биологических наук и отношение к ним экологии.

По Баррингтону Мур, «жизнь контролируется двумя великими силами — наследственностью и средой, и экология есть наука, имеющая дело со средой. Она тем или иным образом связывается с каждой наукой, касающейся жизни».

Экология и физиология. Наиболее важно уяснить себе отношение экологии и физиологии, с которой у нее существует самая тесная связь, ибо эколог постоянно вынужден обращаться к помощи физиологии. Однако между ними имеется существенное отличие.

Физиология, изучая функции органов, также изучает реакции на те или иные стимулы и воздействия, но ее интересует механизм, природа реакций и законы протекания процесса. Экология же изучает реакции различных видов и их группировок как приспособления их к тем или иным условиям местообитания, в котором данный вид или группировка существует как приспособление в борьбе за существование.

Изучение поглощения кислорода рыбами в воде с различным содержанием водородных ионов при различной температуре, производимое в лабораторных условиях, в сосудах, есть изучение физиологическое (Powers, 1923; Shelford and Powers, 1915). Но если оно является лишь средством в изучении причин распространения разных видов в водоеме в связи с изучением концентрации водородных ионов в разных пунктах моря, средством в изучении причин миграций (Coker, 1925), то мы имеем работу экологическую, так как имеем в данном случае дело с видовым приспособлением к разным местообитаниям.

Изучение спячки животных есть тема физиологическая, если изучаются изменения различных функций у спящего животного, например дыхание, деятельность сердца, выделение, регуляция тепла; и та же спячка является темой экологической, когда она изучается как момент в истории жизни вида, живущего в определенной экологической среде, когда изучается зависимость времени наступления спячки от изменений в окружающей обстановке (высыхание растительности), приспособительный ее характер, ведущий к сохранению вида (работы Schaw, Кашкарова и Лейн).

Изучение реакций домашней овцы на климатические, почвенные и кормовые условия ее местообитания будет изучением экологическим. Факт отложения жира не в мышцах, а в виде курдюка у овец пустынь и полупустынь как приспособление этой расы, направленное против зимней (а иногда и летней) бескормицы, — факт экологический, так же как и поедание осенью полыни, являющееся средством дегельминтизации, и способность курдючных овец к далеким переходам, и требования овец к условиям температуры и влажности и т. д., ибо все эти черты вырабатывались под контролем среды в процессе естественного отбора, как черты адаптивные. Но изучение процесса рассасывания курдюка, образования в теле овцы воды при сгорании жира — факты несомненно физиологические, хотя и имеющие значение для эколога.

Вполне естественно, что экология в широкой мере пользуется для решения своих проблем методами физиологии, а последняя нередко прибегает к экологическому методу. Но все же физиология всегда изучает природу процессов в органах человека или животных, а экология — реакции животного как целого на среду обитания. Наконец, физиология вовсе не интересуется природными комплексами. Поэтому, если задачей работы является познание отношений животного к природному комплексу, работа будет экологической.

Различие между экологией и физиологией заключается еще в методе. Хотя и в экологии существует эксперимент, но здесь он, во-первых, не играет первой роли, во-вторых, в экологическом эксперименте изучается поведение организма как целого, а не процессы в органах, в физиологическом же эксперименте, который является в физиологии основным, если не единственным методом, изучаются как раз процессы в органах. Возвращаясь к тому же примеру с рыбами, можно указать, что эксперимент, в котором рыбам различных рас была предоставлена возможность выбирать между двумя направлениями, по которым притекала вода с различным содержанием водородных ионов, является экспериментом экологическим (P o w e r s, 1921).

Вообще можно сказать — экология изучает явление в условиях природных, физиология — в искусственно созданных, часто переходящих в патологические (вивисекция). Ее интересует не жизнь вида, а процессы, происходящие в организме.

С другой стороны, экология и физиология являются тесно связанными. Экология, пользующаяся в основном методом наблюдения в поле, в природном комплексе устанавливает прежде всего законы связей тех или иных явлений в организме с явлениями в окружающей среде. Физиологическое исследование явления, раскрывая законы самого явления, помогает экологу понять смысл связей, утвердиться в своих выводах относительно причинного характера установленных связей. Так, в вышеприведенном примере о связи содержания водородных ионов в воде с распространением некоторых рыб физиология поясняет, почему такая связь существует: каждый вид рыбы может дышать лишь в среде с определенной реакцией, характеризуемой определенным содержанием водородных ионов (P o w e r s, 1922, 1923). Мы теперь не только знаем, но и понимаем, почему форель живет в верховьях горных рек и в холодной воде, а сазан, наоборот — в теплой воде низовьев рек. Благодаря физиологическим исследованиям мы понимаем теперь факторы, направляющие миграционные движения тихоокеанского (вероятно и атлантического) лосося (P o w e r s, 1939).

В главе об адаптациях мы увидим, что первым этапом выхода из противоречий, возникающих у вида со средой при ее изменении или при расселении вида, является физиологическое изменение, физиологическое приспособление. Этот этап может не сопровождаться никакими морфологическими изменениями. Поэтому для эколога является крайне важным понимание физиологической основы приспособлений.

С в я з ь э к о л о г и и с б и о г е о г р а ф и е й. Тесную связь имеет экология с биогеографией. Экология растений возникла из фитогеографии. Последняя изучает распространение и законы распространения растений. Отсюда и проистекает то, что экология у ботаников часто рассматривается как часть географии растений, ибо их распространение очень часто зависит от экологических причин (В у л ь ф, 1932; А л е х и н, 1938). Такая тесная связь экологии и ботанической географии объясняется историческим развитием этих наук: растительная экология возникла из ботанической географии. Поставив себе задачей точное описание и картографическое изображение растительной жизни на земле, ботаники с самого начала должны были подойти к тому, чтобы поставить в связь распространение растительных форм с внешними и, прежде всего, с климатическими условиями (H u m b o l d t, 1807; G r i e s e b a c h, 1872). Последний автор клал в основу классификации растительных форм форму листа как формальный признак, а затем эту же форму листа стали рассматривать как приспособление к жизни, т. е. как признак экологический, увязанный с некоторыми условиями существования. Экология стала служить ботанической географии как принцип для классификации растительных форм. Это направление уточнилось и углубилось, когда физиология растений сделала крупные успехи и развилась экспериментальная ботаника. Теперь стало возможным причинное объяснение фактов распространения. Развилась «экспериментальная экология», задачей которой является изучение того, как реагирует растение на данный комплекс факторов среды. Экологическая география растений занялась вопросом о том, как на констелляцию факторов реагируют «сообщества» растений. Потом флористи-

ческая география растений и экологическая стали расходиться, так как последняя стала ставить себе свои собственные задачи, но исторически они тесно связаны.

В зоологии это не так ясно по той простой причине, что экологическое изучение животных было развито еще очень слабо, когда под влиянием эволюционного учения создалась зоогеография. Последняя вовсе не стремилась, как это наблюдалось в истории развития ботанической географии, к тому, чтобы поставить распространение тех или иных животных форм в связь с внешними факторами, например, с климатом. Наоборот, она с самого начала приобрела характер исторической науки и распространение фаун и видов стремилась поставить в связь с историческими моментами: поднятиями и опусканиями суши, соединениями и разъединениями материков и т. д. Об экологических условиях говорилось лишь вскользь, указывалось, что если современные (экологические) условия не дают объяснения распространению, то надо прибегать к помощи истории. Но обычно современных (экологических) условий не рассматривали, а прямо переходили к истории. Работы зоогеографов носили чисто фаунистический и статистический характер.

В последнее время появляются такие работы по зоогеографии, как книги Д а л я (Dahl, 1923) и Г е с с е (Hesse, 1924), работа Ш т е г м а н а (1936), в которых к объяснению распространения животных привлекается экологический принцип. Это правильно: зоогеография должна опираться на экологию, и от такого симбиоза она много выигрывает. Но все же это две различные науки, вполне самостоятельные по своему предмету и методам, хотя первая из них в значительной мере зависит от второй. Между ними имеется такое же различие, как между географией растений и экологией последних. Зоо- или фитогеография опираются на экологию, не сливаясь с ней.

Основной задачей географии растений или животных является описание состава и распространения флор и фаун, изучение путей и времени их возникновения и объяснение причин их образования и существования. Причины эти могут быть историческими, могут быть экологическими. Но центр интереса биогеографа лежит в фауне и флоре.

Отсюда вытекает характер зоогеографического районирования: оно исходит из животных или растений и их ареалов, а не из делений суши, не из делений климатических или ландшафтных, с которыми биогеографическое деление может резко расходиться.

Для географа прежде всего важно: где вид обитает, где он возник, откуда и когда пришел. Для эколога это имеет второстепенное значение. Для него не важно, происходит ли изучаемое им явление в Африке или Австралии. Для эколога важен характер реакций данного вида или комплекса видов на данные условия, где бы эти реакции ни происходили. Отсюда — совершенно иной характер экологического районирования. Эколог выделяет области, характеризующиеся особыми условиями среды, климатическими, почвенными и т. д. Не фауна или флора, не список видов и не их ареалы лежат в основе биогеографического районирования. Если иногда деления биогеографические и деления экологические совпадают, то принцип их построения совершенно различен.

Для биогеографии в попытках объяснить распространение видов имеют, конечно, значение вопросы адаптации последних к тем или иным условиям, но биогеография не разрабатывает теории этого процесса, она не изучает условий существования видов, беря эти данные у экологии. Биогеография не занимается процессом видообразования, ролью среды в этом процессе, не изучает закономерностей в жизни природных комплексов, их структуры, динамики их жизни в связи с динамикой среды. Нужные ему данные в этой области она черпает из экологии.

Различие предмета биогеографии и экологии хорошо видно из отношения этих наук к вопросу так называемой географической изменчивости. Для биогеографа прежде всего важно, отличаются ли два участка различными видами, подвидами, расами. Эколога же интересуют причины этих отличий, исходящих из различия условий в этих двух участках. Биогеография имеет дело с систематическими единицами, с их распространением в пространстве и времени. Экология же — с «жизненными формами» или приспособительными типами и условиями среды. Сравнивая прерии Сев. Америки и степи Евразии, зоогеография выдвигает различия видов и на этом основании (в связи с такими же данными о лесе, тундре и т. д.) отделяет Сев. Америку от Европы и Азии (до Гималаев на юге), как неарктическую область от палеарктической. Эколога же интересует сходство «жизненных форм», к которым принадлежат животные прерий, лесов и т. д. Сев. Америки и Евразии. Зоогеографа интересуют фауны, эколога — животный мир, приспособительные типы.

Фауна, ее история, ее состав, отличия от других фаун интересуют эколога лишь постольку, поскольку он видит здесь смену природных комплексов в связи с изменениями комплекса факторов в геологические эпохи. В этих вопросах экология и зоогеография соприкасаются: зоогеография берет от экологии данные об экологических сменах в современную эпоху и применяет их к данным о геологической истории для уяснения истории фауны.

Распространение видов интересует и эколога, но не то, как распространены те или иные виды, а то, какие закономерности в отношениях между организмом и средою управляют распределением организмов: какие существуют у них приспособления для распространения, как оно происходит, каким путям следуют распространяющиеся за пределы своего ареала виды в смысле экологической характеристики этих путей, как виды утверждаются на новом месте обитания, как они вступают в соревнование и борьбу с аборигенами, как овладевают новыми ареалами. Отдельные конкретные случаи для эколога лишь иллюстрация, ему интересны закономерности процесса, безразлично, где он происходит. Для географа важны именно конкретные данные: какие виды, какими географическими путями, куда и когда распространялись. Возьмем один пример: животный мир пустыни. Для эколога важны условия жизни в пустыне, приспособительные типы растений и животных, характеризующие условия пустыни, смена этих типов в связи со сменой условий, процесс видообразования в связи с переходом в условия пустыни видов, живших вне ее, экологическая история жизни отдельных видов. Для зоогеографа важен видовой состав животных (фауны) данной пустыни, соотношение с составом фауны соседних стран, геологическая история данной пустыни, выводы об экологическом формировании фауны на основе, взятой у эколога.

Для зоогеографа, конечно, чрезвычайно важно иметь опору в экологии, знать условия существования видов. Знание этих условий нередко объяснит присутствие или отсутствие вида там, где другие, исторические объяснения будут бессильны.

Например, крайне редкая встречаемость горных козлов на Восточном Памире (Мекленбурцев, 1906; за год не видел их ни разу) объясняется отсутствием подходящих для них биотипов — скалистых уступов.

Сплошь и рядом ареал распространения какого-либо вида совпадает с ареалом распространения кормового растения, которое в свою очередь зависит от климата, почвы и т. д., при наличии, конечно, и исторических причин для этого. Так, например, с распространением молочая (*Euphorbia*) связано распространение в Зап. Европе молочайного бражника (*Deilephila euphorbiae*). Ареал животного нередко определяется температурными факторами или осадками, границы его совпадают с изотермами, или изогиетами.[1] Например южная граница распространения полевки (*Microtus ochrogaster*) совпадает с изотермой +36°; как показали эксперименты, эта температура для нее является летальной (смертельной); северная граница распространения хохлатого жаворонка (*Galerida cristata*) совпадает с границей определенной продолжительности снегового покрова, так как этот жаворонок является не перелетной, а оседлой птицей и берет корм на земле. Мартынов (1935) показал, что распространение ручейников (Trichoptera) зависит от их экологии, от их требований к содержанию в воде кислорода, к температуре, к степени движения воды.

Экологический момент объясняет наличие ракообразного *Paracartia grani*, родина которого Гвинейский залив, в pollen'ах фиордов Норвегии,[2] куда он занесен теплым Гольфштромом и где он нашел подходящие температурные условия благодаря своеобразию температурного режима pollen'ов. При зоогеографическом анализе фауны, когда мы желаем понять последнюю, ее историю, пути образования, мы неизбежно должны опираться на экологию. Совершенно прав Мартынов, когда говорит: «Факторы исторического порядка не могут быть противополагаемы экологическим. Ведь и прежде животные жили в аналогичных современным условиях и распространялись в зависимости от этих условий. Современные ареалы и являются результатами наложения изменений, связанных с современными условиями жизни, на прежде сложившиеся ареалы. Исторические факторы — это в значительной мере те же экологические факторы распространения, но в историческом аспекте».

---

[1] *Изогиета* — линия, соединяющая места с одинаковым количеством осадков.

[2] *Pollen'ами* называют верховья фиордов, узким горлом связанные с остальным фиордом, благодаря чему в них создаются условия для опреснения на поверхности и особый температурный режим.

Таким образом экология является ключом к пониманию фауны. Современные фаунистические исследования должны быть эколого-фаунистическими. Объяснить нахождение так называемых «реликтов», остатков прежней исчезнувшей фауны, чаще всего невозможно без экологии. Нельзя обойтись без нее и при объяснении путей проникновения в изучаемый район тех или иных фаунистических (генетических, с точки зрения места возникновения) элементов, ибо распространение видов идет по так называемым «экологическим жолобам» (Кашкаров и Коровин, 1931). «Зоны жизни» (см. ниже) есть та область, в которой зоогеография и экология в известной мере смыкаются.

Отношение экологии к науке о поведении. Последняя имеет задачей выяснить природу процессов поведения и путь эволюции поведения в животном мире от простейших движений до высших проявлений нервной деятельности. Наука о поведении интересуется, следовательно, существом реакций животного: она решает, имеем ли мы перед собой безусловный рефлекс, или автоматические движения, инстинкт, или же данное животное способно уже к научению, к образованию условных рефлексов, пользуется личным опытом. По отношению к высшим формам наука о поведении изучает характер научения, те психологические процессы, которые скрываются за поведением. В изучении деятельности органов чувств наука о поведении тесно связывается с физиологией органов чувств. Для экологии же важна прежде всего проекция поведения вида на условия его местообитания, приспособительный характер поведения как средства в борьбе за существование.

Например, изучение так называемых тропизмов и таксисов, их сущности, вынужденности, обратимости и т. д. — дело науки о поведении. Но миграции, например, насекомых вверх и вниз по растительности из одного яруса в другой, миграции, имеющие характер адаптивных реакций под влиянием изменения температуры, ветра, освещения, в связи с ритмами среды, будут объектом изучения экологии не потому, конечно, что здесь изучение идет в поле, а в первом случае в лаборатории, а потому, что в обоих случаях совершенно различен предмет изучения: в первом таковым является природа процесса, во втором — адаптивное значение его в жизни вида, в борьбе за существование. Изучение миграции планктона из нижних слоев воды в верхние ночью, а днем обратно может быть объектом изучения и науки о поведении и экологии. Если мы интересуемся природою этого процесса — это задача науки о поведении; изучение же вертикальных суточных миграций планктона как средства избегнуть вредного действия света, как способа разрешения возникающих в течение суток противоречий между организмом и средой является объектом экологии. Психология птиц, гнездящихся колониально, является объектом науки о поведении; вопрос об объективных выгодах от колониального гнездования в борьбе за существование, о взаимоотношении птиц при выборе мест для колоний с физическими факторами среды, о связи с характером растительности, с другими животными — служит объектом экологии.

Экология и морфология. Связь экологии с морфологией очень глубокая. Задачей морфологии является познание законов построения организмов, законов формы. Как известно, в разрешении этих вопросов существовали различные подходы, в том или ином виде сохраняющиеся и по сие время. В период времени от Аристотеля до Кювье форма, строение органа рассматривались (в известной мере, но в ином смысле рассматриваются и сейчас) как результат функции. Другое направление рассматривало их с идеалистической точки зрения — как отражение плана творения. Со времен Дарвина мы смотрим на организм и на его органы как на результаты изменчивости, наследственности, борьбы и отбора; нам интересно проследить все видоизменения органа в различных типах, классах, отрядах и т. д. Со времени Вильгельма Ру на орган стали смотреть еще с точки зрения ныне действующих причин, выяснять роль последних в его формировании помимо исторической инерции. Историю органа стали разделять на период дофункциональный и функциональный. Гомология органов, корреляция, законы роста, выпадения, надстройки, девиации в развитии, проявления биогенетического закона — вот область морфологии.

Но на организм и его органы можно посмотреть с иной точки зрения. Мы можем взглянуть на него как на отражение среды обитания, нас могут заинтересовать адаптации его к этой среде, конечно, тоже исторически сложившиеся. Но внимание наше будет обращено не на историю организма и органа, а на то, как разрешаются в их строении противоречия со средою, как благодаря морфологическим изменениям находит организм необходимые ему условия существования в данной среде.

Эта область есть уже область компетенции эколога, хотя здесь он, конечно, вступает в самый тесный контакт с морфологией уже потому, что при такого рода исследованиях ему приходится пользоваться морфологической методикой, точнее — техникой.

Поясним вопрос на конкретных примерах. Что представляет крыло с исторической точки зрения? Его гомология с передней конечностью рептилий, судьба отдельных костных элементов, мышц, источники возникновения патагия, история пера и возникновения последнего из чешуи — это область морфологии. Но изучение крыла у птиц с различным образом жизни, изучение соответствия между особенностями крыла и длиною пролетных путей, соотношение площади крыла с нагрузкой у птиц, ведущих различный образ жизни, это — область экологии, и здесь изучение животного в поле, в действии, в отношении ко всем окружающим птицу условиям является, безусловно, необходимым условием для разрешения поставленного вопроса.

Изучение сперматогенеза, превращения сперматогоний в сперматоциты, последних в сперматиды, способа превращения сперматиды в спермий у различных животных несомненно, является задачей морфологии (эмбриологии, цитологии). Но изучение изменений в процессе сперматогенеза под влиянием высокой или низкой температуры, изменений этого процесса в различные моменты развития жизни в пустыне или в Арктике, связь этих явлений с поведением животного, с временем размножения, с его плодовитостью, играющей роль в борьбе за существование, и т. д. — задача экологии.

Экология и палеонтология. Теснейшим образом связывается экология с палеонтологией, с ее новейшими направлениями, ибо современная палеонтология стремится не только установить принадлежность ископаемого к тому или иному виду, но и восстановить (реконструировать) ту обстановку, в которой организм жил и действовал. Сделать это можно лишь на основании изучения приспособительного типа, или «жизненной формы», к которой принадлежат эти ископаемые, и на основе знания условий среды, в соответствии с которыми данная жизненная форма находится.

Палеонтология долгое время была на службе геологии и только: ископаемые служили лишь руководящими формами для определения возраста слоев. Со времени Дарвина палеонтология стала служить одним из методов для построения филогенетических, родословных деревьев. Современная палеонтология становится палеоэкологией. Она теснейшим образом связана с экологией и потому, что, устанавливая ход эволюции групп (генетические ряды), она стремится понять пути этой эволюции, т. е. понять ее причины, лежащие прежде всего в изменениях внешней среды. Экологическое истолкование строения ископаемых выдвигается при этом на первый план. Начало такому направлению положил Ковалевский в его классической монографии об *Anthracotherium* и естественной классификации ископаемых копытных (1873, 1874). Об этой работе Генри Осборн (Osborn, H. F. 1910) говорит: «Эта работа есть образцовое соединение детального изучения формы и функции с рабочей гипотезой. Она рассматривает ископаемое не как окаменевший скелет, но как принадлежавший двигающемуся и питающемуся животному; каждое сочленение и фасетка имеют смысл, каждый выступ — значение. Поднимаясь до философии предмета, она ставит механическое усовершенствование и приспособление различных типов в связь с окружающей средой, с изменениями пастбищ, с появлением злаков. В обзоре соперничества групп она касается причин расцвета, распространения и вымирания каждой группы животных. Другими словами, четвероногие ископаемые рассматриваются биологически, поскольку это оказывается возможным во мраке прошлого». Названное направление было затем развито Долло (Dollo, 1909) и Абелем (Abel, 1911) и продолжает развиваться в современной палеонтологии. Очень яркое выражение получило это направление в работе Абеля (1922) «Картины жизни животного мира геологических эпох», в которой он дает характеристику целых фаун различных эпох, рисует жизнь вымерших животных в связи с окружающей средой. У нас это направление развивается в работах Геккера (1931, 1935, 1941 и др.). В дальнейшем нам придется еще вернуться к вопросу о реконструкции картин жизни прошлых эпох на основе изучения экологии ныне живущих форм.

Экология и систематика. Предмет изучения экологии и систематики различен. Задача систематики — привести в порядок бесконечное разнообразие существующих в природе организмов, выразить в классификации на основе различной степени родства между собою существующие в природе группировки форм, построить филогенетическое дерево.

Практическая задача систематики — найти такие признаки, по которым можно характеризовать группировки, которые для данной группировки являются стабильными, по которым ее всегда легко узнать. Эколог изучает виды и группировки организмов в их борьбе за существование, в их постоянном изменении, в динамике, в отношении к среде. Поэтому точка зрения у систематика — скорее статическая, а у эколога — динамическая, физиологическая. Первый интересуется прежде всего признаками морфологическими, второй — физиологическими.

Но, с другой стороны, экология теснейшим образом связана с систематикой, как и последняя с экологией. Эта мысль все более и более проникает в круги систематиков и экологов.

Вопросу об отношении этих двух наук было посвящено недавнее совместное совещание экологов и систематиков в Лондоне (Symposium, 1939).

Это вполне понятно. Без знания систематики нельзя заниматься экологией, ибо экологу необходимо знать точное систематическое положение изучаемого объекта, иначе, как и во всякой другой науке, получится беспорядочная путаница. С другой стороны, экология оказывает систематике значительную помощь, так как образование новых систематических единиц идет под контролем окружающей среды, и невозможно понять структуру вида, не зная его истории жизни.

Насколько важна экология для систематики, можно видеть из роли экологии в селекции. Селекционеры ищут новых подходящих для культуры и хозяйства растений, вплоть до новых видов, не бывших еще в культуре. При этом для каждого нового вида или разновидности необходимо найти соответствующий по климату и почвам район и соответственные приемы культуры. И здесь приходится самым серьезным образом считаться с экологией, выбирать соответствующие экотипы (см. главу VII).

В новейшей систематике все более и более укрепляется взгляд, что вид (или другая систематическая единица) характеризуется не только его морфологическими особенностями, но целым рядом признаков экологических и физиологических, являющихся приспособительными реакциями на факторы местообитания. Там, где систематик не видит никаких различий, эколог может их подметить и выделить систематические единицы. Занятие видом несвойственного ему местообитания, по нашему убеждению, означает уже распадение вида на новые формы, биологические или физиологические расы. Поэтому, составляя серии, систематики должны сравнивать особей лишь из одного и того же «биотипа» (см. гл. III). На таких сериях, быть может, и морфолог заметит различие. Иное время размножения у представителей одного и того же вида указывает на такое же его распадение. Подобное явление можно наблюдать, например, в Аральском море, где рыбаки различают различные отродья сазана, леща и т. д. по таким биологическим отличиям, как выбор места обитания, время размножения и т. д. (приводится со слов Д. П. Филатова). Много таких примеров можно найти в мире насекомых. Эти признаки не менее важны, чем морфологические, ибо они — такая же реакция на среду, как адаптация морфологическая. Далее, экология может помочь систематикам разобраться в филогенетических отношениях, имея в виду относительную экологическую устойчивость организмов, не меньшую, чем морфологическая. Иллюстрацией может служить работа В. А. Вагнера (1894) об «индустрии» (гнездостроении) пауков, или постройке из грязи гнезд, которые затем заполняются пауками, у 250 ос рода *Trypoxylon*, распространенного по всей земле (Richards, 1939).

В указанном симпозиуме читатель найдет указания на ряд точек соприкосновения экологии и систематики.

Экология и генетика. Остается разобрать отношение экологии к генетике. Генетика занимается явлениями наследственности и изменчивости, ее задача — открывать законы, управляющие сходством и различиями между особями, связанными родством, и управлять изменчивостью на основе этих законов. Различие предмета генетики и экологии ясное. До последнего времени генетика развивалась без учета среды. Все дело, казалось, полностью заключается в хромозомах, в «генах». Такая точка зрения совершенно неправильна, она уже осуждена в науке как вредная, так как отводит нас от попыток воздействия на развитие организма путем изменения условий среды и направляет все внимание исследователей только на формальное изучение морфологии предполагаемого механизма наследственной передачи свойств. Следует подчеркнуть: предполагаемого механизма, оставляя в забвении несомненную роль среды.

Мы знаем теперь, что воздействия среды могут стимулировать изменчивость, создавать материал для отбора той же средой. Мы знаем также, что наследуется не признак, а возможность его развития при определенных условиях и что характер этих условий обусловливается тем, в какой обстановке живет животное. Для того чтобы у амфибий развились легкие, необходимо, чтобы головастики заглатывали воздух; без этого легкое остается на стадии гладкостенного пузыря, подобно плавательному пузырю рыб (Машковцев, 1935). Мы знаем из знаменитых опытов с *Proteus*, что для развития глаза необходим свет. Рост, шерстность, молочность, мясность, плодовитость — все это такие признаки, которые развиваются не только в силу наследственности, но и при условии наличия определенных условий среды. Даже такой приспособительный признак, как крутые копыта горного козла (*Capra sibirica*), крепкие, как железо, приобретают это строение лишь при наличии скал, камней, т. е. определенной экологической обстановки. В противном случае они сильно отрастают, искривляются и вовсе не имеют приспособительного характера. Наблюдается постоянное взаимодействие среды и наследственности в ходе развития, во времени наступления диапаузы насекомых, в определении пола, в создании географической изменчивости (Лукин, 1941), в развитии адаптаций или приспособлений.

Удачно выразился по этому вопросу Дженнингс (Jennings, 1924): «Организмы в этом отношении похожи на другие объекты; то, что они делают или чем они стали, зависит одновременно от того, из чего они сделаны и от условий, их окружающих. Зависимость от того, из чего они вначале сделаны, мы зовем наследственностью. Но ничто из того, что организм делает, не зависит только от наследственности или только от среды; оба момента должны приниматься в расчет... Признаки не наследуются вовсе; наследуется некоторый материал, который при определенных условиях дает некоторый признак; если данных условий нет, развивается другой признак».

Генетика и экология должны быть тесно связаны. Конечно, не морганистская «генная» генетика.

Обе науки нужны друг другу. К сожалению, не всеми генетиками это усвоено. Отрицательное отношение генетиков морганистов к влиянию среды на формирование организма зависит, по мнению Боденхеймера (Bodenheimer, 1938), от того, что «генетик боится вторжения экологической точки зрения в его область. Когда же вторжение становится более и более необходимым, он знает, что период олимпийского спокойствия кончается, и боится следующей за этим революции в генетике, которая отнимет у него уверенность в концепциях и результатах, которые так удовлетворяют его сегодня». Дискуссия между сторонниками Мичурина — Лысенко и генетиками морганистами эту мысль ярко иллюстрирует.

Таким образом, рассмотрев отношение экологии к другим наукам, мы видим, что, хотя между экологией и перечисленными науками существуют тесная связь и взаимное проникновение в некоторых вопросах, области каждой из этих наук хорошо очерчены. Экология имеет свой объект изучения, свои задачи и, как увидим дальше, свой метод.

Аутэкология и синэкология. На III международном ботаническом съезде в Брюсселе Шретером было предложено, а конгрессом принято деление экологии на «*аутэкологию*» и «*синэкологию*» (Schröter, 1896—1902). Термин аутэкология происходит от греческого слова «αὐτος» — «сам» и синэкология от греческой приставки «συν», что означает «вместе». Под аутэкологией разумеется изучение взаимоотношений, существующих между отдельным видом и средой; под синэкологией — изучение взаимоотношений со средою целых группировок, природных комплексов, называемых биоценозами, а также взаимоотношений, существующих внутри последних.

Постановление упомянутого конгресса гласит: «Экология», изучение условий среды и приспособлений растительных видов, если они берутся изолированно, будет «аутэкологией», если в ассоциации, — «синэкологией» (Schröter et Flahault, 1910). Следуя этому определению конгресса, но говоря не только о растениях, а и о животных, входящих в природный комплекс, мы должны будем определить экологию как науку, изучающую не только отдельные виды, но и природный комплекс, часть которого они составляют, т. е. биоценозы.

История жизни отдельных видов, или аутэкология, является, конечно, основой и синэкологии. Нельзя изучать экологии комплекса, не изучая экологии составляющих его видов. Но, с другой стороны, экологическое изучение отдельного вида предполагает изучение его в том комплексе, членом которого он является.

Жизнь и поведение животного связаны с различными факторами. Для животного необходимы определенные физические условия среды жизни: определенная температура среды, наличие в среде обитания определенного количества кислорода и т. д. Но наряду с этим для него необходима определенная растительность, служащая ему пищей, убежищем, местом для гнездования; животное зависит от других животных, служащих ему пищей или являющихся врагами. Желая познать «условия существования» животного, изучать его отношение к среде, мы должны изучать отношения его к неживой и к живой среде, не можем не касаться его взаимоотношений с другими организмами, ассоциированными с ним в одном биоценозе.

Смотря по тому, на чем мы фиксируем внимание — на отдельном виде или на комплексе видов, образующих так называемый биоценоз, мы будем говорить об аутэкологии и синэкологии.

В качестве примера аутэкологического изучения можно привести работу Форхиз и Тейлора (Vorhies and Taylor, 1922) о кенгуровой крысе *Dipodomys spectabilis*. В ней все внимание авторов фиксируется на этом виде, хотя говорится, конечно, и о его окружении, о врагах и т. д. Но все же центр внимания сосредоточен в работе на этом виде.

Примером синэкологической работы может служить любая работа, в которой с экологической точки зрения описывается, например, пустыня, степь и т. д., или, например, работа Уудбери (Woodbury, 1933) о биотических отношениях в каньоне Цион. В этой работе объектом изучения является экология всего биотического комплекса каньона, изучается его изменение под влиянием внешних факторов, изучаются различные группировки растений и животных (биоценозы), на которые распадается природный комплекс каньона, смена одних группировок другими и т. д. Суть тут одна с работой аутэкологической, но подход разный.

На том основании, что биоценозы изучаются не только со стороны экологической (взаимоотношение организмов и отношение их к факторам), но и со стороны их морфологии (структуры) и со стороны систематики, можно думать о том, чтобы выделить изучение биоценозов в особую дисциплину — биоценологию, только часть которой, а именно экология биоценозов, входит в предмет экологии. Формально рассуждая, такая точка зрения может показаться правильной, но по существу и морфология биоценоза является лишь одним из видов реакции организмов на среду, и систематика биоценозов должна строиться на экологическом принципе, на экологических признаках. Следовательно, в сущности, все существенное содержание, большая часть биоценологии является синэкологией.

Если от биоценологии отнять экологию биоценозов, то останется лишь форма, скорлупа без содержания, лишенная актуального значения.

Таким образом, резюмируя вышесказанное, экология есть наука об отношениях организма к среде, притом среде не только физической, но и биотической. *Мы не можем рассматривать отдельный организм или вид изолированно, только в его физическом окружении, ибо его окружает и биотическая среда. Мы должны рассматривать всякий вид как член «биоценоза». Но мы можем сосредоточить внимание не на отдельном виде, а на «биоценозе» в целом, на взаимоотношениях его членов, на отношении к условиям местообитания всего биоценоза как некоторой единицы. В первом случае мы будем иметь изучение аутэкологическое, во втором — синэкологическое.* И то и другое будет, конечно, изучением экологическим, ибо и тут и там изучается взаимоотношение организма и среды, законы этого взаимодействия, процессы адаптации к условиям местообитания.

МЕТОД ЭКОЛОГИИ

Метод работы не только определяет науку, ее самостоятельность, но и успешность работ. Поэтому необходимо остановиться на методе экологии.

Экология стремится познать условия существования видов животных, она изучает их отношение к природному комплексу обитания, стремится выяснить, какие именно элементы этого комплекса влияют на животное и в каких случаях они являются для них необходимыми условиями существования, при каких обстоятельствах между видом и факторами возникают противоречия.

Сравнительный эколого-географический метод. Основной метод экологии — это анализ взаимоотношений в природных условиях, метод полевого наблюдения. Задача

понять условия существования и враждебные виду факторы путем наблюдения животного в поле, конечно, очень трудна, так как природный комплекс сложен и воздействия его на организм очень запутаны.

На помощь здесь приходит *метод сравнения*, столь зарекомендовавший себя в других дисциплинах. Сравнивая поведение вида (разумея под словом «поведение» все реакции вида на внешний мир) в различных условиях, мы можем из такого сопоставления составить представление, иногда весьма убедительное, о причинах изменения поведения и таким образом подойти к пониманию условий существования.

Таким методом в экологии является *эколого-географический метод*. Это вполне естественно имеет объяснение не только в существе дела, но и в истории экологии, родившейся, как увидим дальше, из биогеографии. Уже давно известно, что распределение по лицу земли колоссального разнообразия растительных и животных форм связано с распределением различных условий; что условия эти создают специфичность видов, к ним приспособленных; что растения и животные, населяющие страны с различными условиями, отличаются признаками морфологическими, физиологическими и признаками поведения, имеют различный внешний облик (как говорят «физиономию»), различные темпы роста, время размножения, по-разному относятся к температурным условиям, к влажности, и т. д.

Уже Гумбольдт (см. ниже историю экологии) понял, что для понимания географического распространения растений необходимо принимать во внимание условия, в которых они находятся. То же самое, конечно, следует сказать и о распространении животных. Изучая характерные черты растений или животных сравнительно-географически, т. е. сопоставляя их особенности с особенностями среды, мы сразу наталкиваемся на тот факт, что определенным областям свойственны определенные *типы* организмов, которые часто повторяются в других областях с такими же условиями жизни. Природа как бы производит эксперимент огромного масштаба. Анализируя эти факты, мы можем понять, какие именно условия определяют те или иные особенности связанного с ними типа, мы начинаем понимать, изучая географическую дифференциацию, в какие разнообразные конституции соответственно условиям среды выливается организм. Нам становится понятным географическое распространение различных приспособительных типов. С другой стороны, исключительную значимость приобретает сравнительный эколого-географический метод, когда мы хотим познать экологические особенности организма. Термин «географический» мы не должны понимать в том смысле, что надо изучать явление непременно в различных странах. В данном случае речь идет и об изучении явления на небольших территориях, в которых имеется мозаика различных условий в разных участках, сопровождаемая и различиями форм жизненного процесса.

Сравнивая, например, плодовитость, число генераций у какого-либо вида насекомых в разных климатических районах Союза, мы можем установить влияние на это явление температуры и влажности; изучая молочную продукцию какой-либо породы рогатого скота в различных климатах, на различных пастбищах, мы можем познать внешние факторы, влияющие на молочность.

В качестве примера работы, сделанной эколого-географическим методом, приведем работу Пятницкого (1935) над непарным шелкопрядом.

Непарный шелкопряд (*Porthetriadispar*) является серьезным вредителем лесов и садов Крыма. Временами этот вредитель дает вспышки массового размножения. Истребительные меры борьбы дороги и не гарантируют от повторений вспышек. Последние связаны с каким-то изменением экологических условий. Чтобы понять это явление, необходимо произвести экологический анализ, а именно: а) установить закономерности количественного распределения непарного шелкопряда, б) установить динамику его очагов в связи с условиями среды и специфическими свойствами вредителя. В этом анализе — ключ к пониманию распределения шелкопряда и вспышек, он необходим для прогноза, и в то же время он является основой мероприятий по радикальной борьбе с вредителем. Последняя должна заключаться не в истребительных мерах (они не исключаются совсем), а в создании в хозяйстве условий, экологически противоположных требованиям (условиям существования) непарного шелкопряда.

Изучая шелкопряда в природных условиях сравнительным эколого-географическим методом, автор выделил две группы экологических факторов, обусловливающих его распределение и динамику: а) благоприятные для шелкопряда факторы и б) неблаго-

приятные факторы, ограничивающие, локализирующие и ликвидирующие вспышки непарного шелкопряда.

К благоприятным факторам относятся более высокие температуры, меньшая влажность и большая низкорослость леса. Эти условия существуют на южных и восточных склонах, заселенных шелкопрядом. На северных склонах холоднее, влажнее, лес выше, дуют северные ветры; вегетация начинается позднее, быстрее возобновляется лес. Это неблагоприятные для шелкопряда условия. К благоприятным факторам относится и летучесть (парусность) гусениц 1-го и отчасти 2-го возраста, и подвижность воздуха весною, и высокая продукция яиц (до 1200 на самку, 350 — в среднем), откладываемых в подстил, в трещины, в камни, и высокая половая активность самцов. На южных склонах шелкопряд поднимается лишь до 800, на северных — до 600 *м*, так как выше вегетация сильно отстает, и гусеницы 1-го и 2-го возраста не имеют возможности там выкармливаться. К неблагоприятным факторам относится быстрота размножения шелкопряда, в силу чего быстро наступает переуплотнение его очагов, когда кормовых запасов для него начинает уже нехватать. Последнему способствует еще то, что непарный шелкопряд выбирает для окукления особые места под тенью деревьев с несъедобной для непарного шелкопряда листвой. Здесь происходит массовое скопление с последствиями в виде голода, болезней, падением яйцепродукции в 7—10 раз. Тут же он подвергается нападению паразитов, в первую очередь мухи тахины.

Неправильные рубки леса в Крыму содействовали тому, что в лесах увеличилась засушливость, леса на 90% представлены молодняком, всюду в лесах стал господствовать наиболее поедаемый шелкопрядом грабинник с листвой, распускающейся как раз к выходу гусениц.

Отсюда можно было сделать ряд выводов о тех лесохозяйственных мероприятиях, которыми следует бороться с непарным шелкопрядом: поддержание высоковозрастности леса путем выборочной рубки, поднятие полноты древостоев запрещением пастьбы по вырубкам, посадки других пород вместо грабинника, наблюдение за очагами.

Наблюдая распространение городской ласточки *(Chelidon urbica)* и избираемые ею для гнездования места, мы видим, что в Средней Азии она гнездится не на равнинах, а в альпийской зоне (около 3200 *м*) возле снега. В зоне лиственного леса в северной Фергане (1600 *м*) она найдена на гнездовье только в таких условиях, где благодаря экспозиции на север, защите от солнца и ветра и наличию просачивающейся сквозь потолок ниши-пещеры воды создаются микроклиматические условия севера с ровным ходом температуры, невысокими максимумами, с ровной и более значительной влажностью. Еще ниже (1100—1200 *м*) в зоне низкогорной степи эта ласточка найдена на гнездовье в глубоком каньоне, идущем с запада на восток и почти вовсе не освещающемся вследствие глубины, на дне которого протекает река, текущая из-под ледников. Сопоставляя эти данные с тем, что на севере эта птица гнездится на равнинах, мы можем притти к заключению, что одним из условий существования городской ласточки в гнездовий период является умеренный «бореальный» климат (К а ш к а р о в, 1927).

Таким же сравнительным эколого-географическим методом мы можем установить, что одним из условий существования чекана-каменки *(Oenanthe oenanthe)* является наличие открытых или слегка холмистых пространств и каменных россыпей (в Ленинградской области он встречается там, где есть камни; например, гнездится в кучках камней у полотна железной дороги); другое условие — невысокие температуры в гнездовый период, ибо эта птица, как и городская ласточка, держится в Средней Азии в альпийской зоне.

Само собою разумеется, что наблюдение в экологии должно быть иным, нежели во времена Г у м б о л ь д т а. Современное наблюдение должно быть по возможности точным, количественным, инструментальным. Лишь тогда у нас будут сравнимые данные. Мы не можем довольствоваться простым описанием природного комплекса, ландшафта. Мы разлагаем комплекс на его элементы, на факторы. Все факторы измеряются и описываются количественно; и климатические, и почвенные, и — как увидим дальше — биотические факторы, представляемые другими организмами, мы стремимся выразить количественно. Так, температуру выражаем в градусах, влажность в миллиметрах давления или в процентах, ветер в метросекундах, освещенность в люксах или футо-свечах, почвы описываем на основе точного их химического анализа; говоря о растительности, учитываем емкость пастбищ, запасы кормов в виде семян, плодов, грибов; животных также подвергаем количественному учету как со стороны числа видов и особей, так и

Рязанская ... им. Горького

их биомассы (см. ниже). Самих животных и их органы измеряем, взвешиваем, определяем различные индексы; учитываем количество поедаемой пищи и ее качество, выражаемое в крахмальных эквивалентах; определяем температуру тела животных, потерю ими тепла, яркость их окраски, степень зрелости половых продуктов и т. д.

Существует целый ряд приборов, служащих для такого количественного изучения факторов среды обитания животных. Многие изобретены специально для экологических целей экологами. Методика учета организмов разрабатывается весьма интенсивно. Современное экологическое наблюдение может претендовать на точность. Его данные вполне сравнимы и могут вести к убедительным выводам.

Эколого-географический метод имеет огромное значение в нашей стране, необычайно обширной, с необычайным разнообразием условий жизни, а в силу этого представляющей огромное разнообразие форм жизни.

Эксперимент в экологии. Однако наблюдение в поле не является единственным методом экологии. Природный комплекс настолько сложен, и взаимоотношения вида внутри него настолько запутаны, что сплошь и рядом одно наблюдение не в состоянии разрешить вопроса о причинной связи явления. В этом слабая сторона эколого-географического метода. Установив особый тип жизненного процесса для какой-либо области с характерным комплексом условий, установив его повторяемость при условии повторяемости данного комплекса в различных географических точках, мы далеко не всегда сумеем путем сравнения выяснить, какие же именно факторы, в какой дозе и как влияют здесь на те или иные особенности организмов. Здесь необходимым является эксперимент, дающий возможность расчленять явление и контролировать выводы и теории, построенные на основании наблюдений в поле.

Постоянное повторение одного явления вслед за другим, заставляя думать о причинной связи, вовсе ее не доказывает. Закон связи, открываемый экологическим наблюдением, не всегда является законом явления. Познать последний закон и призван эксперимент. *Экология пользуется экспериментом экологическим и экспериментом физиологическим. Тот и другой нужно отделять от инструментального наблюдения.*

Об эксперименте в подлинном смысле этого слова мы говорим, когда, желая выяснить связь какого-либо явления с другим, мы ставим это явление в искусственные условия, где все оставляем неизменным, постоянным, кроме одного, значение которого хотим изучить и которое варьируем различным образом в данном опыте.

Эксперимент вовсе не обозначает работы в лабораторных условиях. Он может быть проведен и в поле, в естественной лаборатории природы. Примером такого эксперимента являются *географические посевы*. Не довольствуясь только наблюдением в разных географических пунктах над поведением какой-либо формы, растениеводы производят посевы одних и тех же форм в различных условиях, хорошо им известных. Различие в реакциях вида в разных пунктах показывает влияние того или иного условия.

Этим путем достигнуты замечательные теоретические и практические результаты, вскрывающие подлинные «условия существования» ряда культурных растений и давшие возможность продвинуть их культуру в такие части Союза, где последние, казалось бы, не могли иметь места (Хибины, Памир и т. д.). С животными подобные опыты пока что научно не поставлены. Примером эксперимента в поле может служить разбираемая подробно в главе о факторах работа Клементса и Гольдсмита (Clements and Goldsmith, 1924) по изучению грызунов на пастбищах. Установив наблюдением наличие влияния грызунов на растительный покров пастбищ, эти исследователи поставили вопрос экспериментально, создав участки огороженных пастбищ, на одни из которых допускались грызуны и скот, на другие только скот, на третьи только грызуны. В том же районе некоторые участки населялись искусственно определенным количеством грызунов и учитывался наносимый ими ущерб. Совершенно ясно, что без этого эксперимента в поле невозможно было точно учесть наносимый грызунами вред и вызываемое ими засорение пастбищ.

Методика некоторых экспериментов в полевой обстановке описана Раллем (1939), применявшим несложные по технике эксперименты для изучения вопроса о размерах беспрерывного движения грызунов на естественной площади, для решения вопроса о направленности и интенсивности миграций, о температурных условиях жизни грызунов в норах, вопроса о судьбе трупов грызунов в природе.

Эксперименту в поле несомненно принадлежит большое будущее, так как здесь животное находится в естественных условиях, чем избегается слабая сторона эксперимента

лабораторного. Эксперимент лабораторный имеет более широкое распространение. Экспериментируя в лабораторной обстановке, можно с большей гарантией исключить действие иных факторов и более точно дозировать фактор, нас интересующий, а также точнее учитывать результаты его действия. Здесь возможно, но вовсе не обязательно, как справедливо замечает К а л а б у х о в (1939), применение сложных точных установок, как, например, установки для получения нужных температуры и влажности, для ультрафиолетовых лучей и т. п.; возможны эксперименты и с простыми техническими средствами, но, конечно, при условии критической проверки каждой установки предварительными исследованиями самого аппарата.

Ч э п м а н (Chapman, 1926), придя на основе наблюдений в поле к выводу о роли температуры в поведении различных видов насекомых песчаных дюн, берет этих насекомых в лабораторию, где ставит их в совершенно одинаковые условия при низкой температуре, при которой все они находятся в оцепенении, а затем, повышая температуру, наблюдает, при какой температуре каждый вид совершает первое движение, начинает двигаться усиленно, достигает максимума подвижности, впадает в тепловое оцепенение и, наконец, погибает. Данные этого экспериментального исследования отношения видов насекомых песчаных дюн к температуре полностью подтвердили данные полевого наблюдения.

При помощи простого приспособления, дающего возможность регистрировать суточную активность и т. д., К а л а б у х о в произвел ряд интересных наблюдений, выясняющих экологические различия между двумя близкими видами грызунов, также простыми техническими средствами выяснил особенности реакций некоторых грызунов на понижение атмосферного давления (К а л а б у х о в, 1938, 1939 и 1937).

Очень сильно развит экологический эксперимент в энтомологии (К о ж а н ч и к о в, 1937), где он служит большей частью для изучения влияния того или иного фактора (чаще всего температуры и влажности) на те или иные стороны жизни насекомых. В главе о факторах будет приведен ряд подобных экспериментов.

По поводу эксперимента в экологии следует сделать несколько критических замечаний. Прежде всего: экспериментальный метод в экологии применяется для решения вопросов, выдвигаемых экологией описательной. Нет самостоятельной науки — экспериментальной экологии, а есть экспериментальный метод в экологии. Затем, область применения экологического эксперимента ограничена, как нередко ограничено и значение выводов, полученных путем лабораторного эксперимента. Это вытекает из самого понятия эксперимента и из определения экологии.

Эксперимент в указанном выше смысле легко осуществим в физике, в химии. В ботанике и зоологии это уже труднее, ибо труднее создать все необходимые для растений и животных условия. Рыбы, содержащиеся в аквариуме, это уже не те рыбы, что живут и действуют на воле. Птица или млекопитающее, содержимые в клетке, находятся в таких искусственных условиях, что уже одно это может подрывать веру в силу и значение эксперимента.

Еще труднее эксперимент экологический, ибо в природе факторы действуют не изолированно, а в комплексе; если мы даже установим значение какого-либо фактора, например, температуры, в условиях эксперимента, то надо помнить, что в природе температура действует не одна, а во всей совокупности, а часто и через посредство других факторов среды, а этого совокупного действия ряда факторов природного комплекса мы чаще всего не можем создать в лаборатории.

Отсюда — относительность выводов из экологического эксперимента и необходимость соблюдать большую осторожность и проверять результаты его в полевой обстановке. В качестве примера можно привести работы, проведенные под руководством З а в а д о в с к о г о М. М. (1935), которые на основании лабораторного эксперимента приводили к выводу, что высокие температуры для трихостронгилид убийственны, а потому последние не могут существовать в асканийской степи. На деле же оказалось, что они великолепно отсиживаются здесь в земле, выходя таким способом из этого противоречия со средою. Тем более ограничено значение лабораторных экспериментов, в которых пытаются установить закономерности во взаимоотношениях организмов в природе, взаимоотношениях, всегда крайне сложных и запутанных, определяемых и воздействием одних видов на другие и отношениями видов к физической среде.

Легче, конечно, поставить, и более надежные результаты получаются от эксперимента физиологического, столь необходимого нередко для проверки экологических данных.

Физиологические эксперименты вскрывают сущность наблюдаемой нами связи какой-либо экологической реакции с изменением внешнего фактора. Физиологический эксперимент требует специальной тренировки и нередко может быть выполнен только физиологом. Выше, говоря об отношении экологии и физиологии, мы уже приводили примеры физиологического эксперимента в экологии.

Особого внимания заслуживают те эксперименты в природных комплексах, которые ведутся в широких масштабах при искусственном орошении засушливых областей, при устройстве гидроузлов, при организации в сухих степях, полупустынях и пустынях полезащитных полос и т. д. Всякое вмешательство такого рода влечет за собою глубокие изменения в составе и в поведении животного мира. Такие эксперименты в природном комплексе должны привлекать внимание экологов.

Таким образом, резюмируя вышесказанное, мы должны повторить: *основной метод экологии — метод полевой, сравнительный эколого-географический метод. Эксперимент важен, нужен, часто необходим, но он — не основной метод экологии.*

В особенности это относится к изучению закономерностей в жизни природных комплексов. Природные комплексы (тундра, лес, степь и т. д.) надо изучать в них самих; экспериментальному изучению здесь доступны лишь частности, а из частностей комплекса понять нельзя. В экологии необходимо итти от описания наиболее существенного, важного, общего, к изучению частностей, а не наоборот.

Экспериментальный метод ни в коем случае не следует смешивать с инструментальным наблюдением, что иногда наблюдается.

Какие бы чувствительные приборы ни были в наших руках, пока нет основного, характерного для эксперимента условия — произвольного изменения одного фактора при равенстве прочих, мы будем иметь дело с наблюдением, а не с экспериментом. Наблюдение полета птицы в призматический бинокль или трубу остается наблюдением, а не экспериментом, так же как и наблюдение над температурой тела насекомых при помощи термоиглы и гальванометра.

О методах изучения природных комплексов, так называемых биоценозов, будет сказано ниже, когда мы познакомимся с понятием биоценоза.

Математика в экологии. Значение математики в науке неоспоримо. Количественный метод проник и в экологию; основные проблемы экологии, как изучение популяций животных, колебаний численности, размножения, развитие при разных условиях, действие различных факторов, и т. д., основываются прежде всего на точном количественном изучении относящихся сюда фактов. Математика в экологии, как и во всех других биологических науках, нередко оказывает большие услуги, не только давая возможность четкого и ясного *изображения* закономерностей (например, закон Я н и ш а, гипербола Б л у н к а), но помогая иногда и вскрывать эти закономерности (путем установления корреляций и т. д.).

Однако не следует математикой в экологии слишком увлекаться, так как нам нужно конкретное знание, знание условий, а не алгебраический знак, не кривая. При математическом же подходе к вопросам экологии нередко забываются реальные жизненные условия. В качестве примера можно привести изучение «биомассы», ставшее модным одно время изучение «динамики растительной и животной массы». Для эколога важна не масса, важны определенные виды и у вида определенные качества. У картофеля важны клубни, а не ботва, у ржи семена, а не солома. В степи важна динамика отдельных видов насекомых, имеющих хозяйственное значение, а не динамика «массы» Coleoptera, «массы» Orthoptera и т. д. Если нас интересует теоретическая сторона вопроса динамики, то опять-таки нельзя ради увлечения числом и математическим выражением забывать того, что динамика каждого вида зависит от целого ряда факторов, сложилась исторически, в связи со сложными взаимоотношениями видов животных и растений. Нам надо знать конкретные условия развития конкретных групп организмов, а не математические интегралы масс. Между тем в погоне за кажущейся «точностью», «научностью», иногда появляются работы, где механически объединяется совершенно разнородный экологически материал ради получения корреляций, формул и т. д. Нельзя, например, признать научной попытку связать динамику жуков, клопов, перепончатокрылых, взятых как одно целое, с изменениями температуры, влажности и т. д. путем нахождения корреляций. Каждый вид мы должны изучать по срокам, по стадиям, в связи со всеми физическими и биотическими факторами, и не подменять жизнь цифрой или кривой. Математика изучает числовые отношения явлений, но не самые явления. Изучать явления

жизни должен биолог, он же должен составить уравнение, если желает помощи математика. Последний же поможет решить уравнение. Здесь вполне уместно вспомнить слова Клод Бернара (1866): «Конечно, можно свести баланс того, что живой организм потребляет в пище и возвращает в выделениях, но это будут только чистые результаты *статистики*, неспособные внести свет в сокровенные явления питания у живых существ. Это было бы, по выражению одного голландского химика, все равно, что рассказывать о происходящем в доме, наблюдая только то, что вносят в дверь, и что выходит из трубы».

ЗНАЧЕНИЕ ЭКОЛОГИИ В ПРАКТИКЕ СОЦИАЛИСТИЧЕСКОГО СТРОИТЕЛЬСТВА

В эпоху интенсивного, рационального и планового использования природных ресурсов в нашей стране значение экологии чрезвычайно возрастает. Это ясно уже из того, какими быстрыми темпами начала развиваться в СССР экология, тесно связанная с основными проблемами хозяйства. Социалистическое строительство ставит совершенно новые для нас проблемы, притом в совершенно необычном масштабе в сельском хозяйстве и в животноводстве, в пушном деле и в охотничьем промысле, в рыболовстве с рыбоводством, в шелководстве и т. д. Советская практика и советская теория ищут новых методов для осуществления своих великих задач, и все эти искания проникнуты основным принципом: мы не можем разрешить ни одной проблемы, не можем овладеть ни одним явлением природы, если будем рассматривать его изолированно от других, без взаимной их связи и опосредствований. Это приводит нас к изучению природного комплекса в его сложных взаимосвязях, т. е. к изучению экологическому, к изучению не только статики явлений, происходящих в комплексе, но к изучению их динамики, к изучению процесса.

Природа должна рассматриваться как целое, если мы хотим понять ее в деталях. Это можно пояснить рядом примеров, взятых из разных областей хозяйства.

Экология и рыбное хозяйство. Важность экологических исследований легко видеть в рыбном хозяйстве. Рыбное хозяйство, рыболовство и рыбоводство занимают важное место в нашем хозяйстве.

Мы реконструируем свое рыбное хозяйство, применяя новые, более совершенные, коллективные формы организации лова, более совершенную технику, повышаем добычу рыбы, мы должны найти и новые объекты лова, распространить промыслы туда, где их раньше не было. Но сделать это мы должны таким образом, чтобы не нарушить целости «основного капитала» — запаса рыбьего стада, должны пользоваться лишь «процентами», по строго разработанному плану, на основе учета. Мало того, мы должны повысить размер «основного капитала», увеличить запасы рыбы в наших водоемах, улучшить ее качество, населить промысловой рыбой водоемы, доселе лишенные ее. Временно, в силу необходимости, можно истратить часть «капитала». Но это лишь временно. Решить эти задачи без применения методов синэкологического изучения невозможно. И синэкология должна играть здесь выдающуюся роль. Водоем, реку, озеро, море мы можем рассматривать как комплекс, компоненты которого находятся в сложной зависимости друг от друга и от факторов внешней среды.

Пожалуй, ни в одной области биологии количественное изучение видов, живущих в одном водоеме и находящихся в постоянном взаимоотношении и связи, благодаря прежде всего их потребности в пище и их способам питания, а также биомассы, не проводилось столь тщательно, как в ихтиологии и гидробиологии. Количественный учет — основа как планового хозяйства, так и синэкологического изучения — разработан лучше всего в гидробиологии. Важность этого рода работ явствует из факта существования Международной комиссии по изучению морей, основная задача которой — выяснение проблемы истощения рыбных запасов и колебаний уловов.

Промысловые рыболовные исследования, помимо изучения самих рыб, их распространения, возрастного состава косяков, мест нереста и т. д., занимаются изучением всех условий среды, влияющих на рыб, состава воды, течений, распределяющих икру и молодь, количества и распределения их пищи, причин миграций в отношении внешних факторов, причин колебаний численности как рыбы, так и донной фауны и планктона, исследуют пищевые взаимоотношения в комплексах водных организмов, включая и рыбу. Все эти исследования являются, конечно, исследованиями экологическими.

Не ясно ли, что для нас, при наших темпах, при создании поистине планового научно-обоснованного социалистического хозяйства, приобретает особое значение экология как отдельных видов рыб, так и экология моря и других водоемов. У нас созданы крупные научно-исследовательские институты: Всесоюзный научный институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Всесоюзный институт озерного и речного рыбного хозяйства (ВНИОРХ) и ряд рыбохозяйственных станций. На всех морях ведут работу крупные научно-исследовательские рыбохозяйственные экспедиции.

Работа всех этих учреждений значительно углубила наши познания в области экологии промысловых рыб и отдельных водоемов, дала ощутительные результаты в деле развития рыбного промысла (Л и н д б е р г, 1937). И дальнейшие успехи будут тем больше, чем более широко, с экологической точки зрения, охватим мы стоящие перед нами вопросы.

Точно так же и в области рыборазведения. Последнее имеет в СССР колоссальные перспективы. Правильно поставленное, оно увеличит вдвое запасы рыбы в наших водоемах. При колоссальном количестве внутренних вод, естественных и возможных искусственных водоемов, СССР может колоссально увеличить свою рыбную продукцию путем рыборазведения, что неразрывно связано с бонитировкой водоемов. А что такое последняя, как не экологическое изучение водоема, изучение физической среды и межвидовых отношений в комплексе, изучение в целях практического его использования? Рыборазведение можно рассматривать как создание искусственного природного комплекса.

В Средней Азии, например, внимание хозяйственных организаций привлекают внутренние воды, воды так называемого малого рыболовства. Здесь возможна мелиорация, возможно рыборазведение. Но водоемы Средней Азии не обычного типа. Рисовые поля, заливаемые водою, сбросовые озера, арыки, солоноватые и соленые озера, с самым различным солевым составом, при ярком, богатом фиолетовыми лучами туркестанском солнце, при высоких температурах, — представляют, конечно, особые условия для жизни организмов, непохожие на те, какие существуют в хорошо изученных водоемах, например, Средней Европы. И совершенно ясно, что вопросы рыборазведения в этих водоемах могут быть разрешены лишь на основании изучения их биоценозов и всего комплекса условий.

В отношении рыборазведения нами достигнуты очень большие результаты. Так, в ряд озер завезены сиги и форель (Урал, Севан); в Средней Азии опыты разведения зеркального карпа на рисовых полях дали столь блестящие результаты, что можно надеяться на получение с рисовых полей Узбекистана такого же количества центнеров рыбы, какое мы получаем из Аральского моря, при повышении при этом урожая риса и ослаблении малярии благодаря уничтожению личинок комаров.

Экология и проблема урожайности. Проблема урожайности — основная проблема нашего сельского хозяйства. В разрешении этой проблемы участвует ряд биологических наук: физиология, селекция, генетика. Но даже и физиология растений вынуждена при решении этой проблемы искать новых методов и обратиться для исследования к растению в его естественной обстановке, т. е. принять метод экологический (А ц ц и, 1932).

Успех разрешения проблемы зависит от разрешения целого ряда частных проблем. На одном из первых мест стоят проблемы сельскохозяйственного районирования и мелиорации, а они по существу являются проблемами экологическими. Конечно, социально-экономические факторы играют в районировании руководящую роль, но совершенно очевидно, что нельзя дать какой-либо культуре район с такими условиями, где эта культура процветать не сможет. Районирование должно считаться с естественно-историческим фоном, с закономерностями среды. Для правильного районирования необходимо знание взаимоотношений культурных растений и среды. Для каждого района должны выбираться в первую очередь растения, экологически соответствующие его климатическим и эдафическим условиям; затем надо соответственным образом подготовить почву, надо понимать, как данное растение само влияет на последнюю, изменяет ее. Или же изменить само растение (путем селекции или переделки). Тогда только можно будет установить правильный севооборот, найти правильные методы мелиорации. Но первое — удачно выбрать территорию. Как это сделать? Мы еще слишком мало знаем и климат районов, особенно местный климат, и почвы, чтобы делать выбор на основе климатологии и почвоведения. Для нас остается путь пользования синэкологическим методом, сообществами — индикаторами. Проблема хлопка, проблема кендыря,

проблема каучуконосов — это прежде всего, конечно, хозяйственные проблемы, но в то же время это и экологические проблемы, ибо успех их разрешения, кроме соответствующих социальных условий, требует знания приспособлений этих растений, их требований к окружающей среде и правильного районирования, которое легче всего осуществить на основе экологического изучения. Именно поэтому трест «Каучуконос» поставил в свое время так широко и экологическое изучение «тау-сагыза», который надо было вывести в культуру (К у л ь т и а с о в, 1938).

Однако было бы ошибочным думать, что лишь в отыскании подходящих к условиям района видов растений и животных заключается роль экологии. Ее задача состоит в том, чтобы изменять природу сообразно с нашими потребностями, в том, чтобы, поняв условия существования вида, познав его адаптации к данным условиям и противоречия с ними, по возможности ослабить последние. А это можно сделать, воздействуя на среду, изменяя ее приспособительно к требованиям вводимого вида, или же воздействуя на последний, изменяя его применительно к имеющимся условиям среды. Изменением самих культивируемых растений и среды соответственной обработкой и удобрениями почвы удалось покорить север, ввести туда уже не в виде опыта, а в массовом масштабе различные сельскохозяйственные культуры, например в Хибины.

Применением особых приемов, создав стелющуюся форму плодовых деревьев, удалось их продвинуть далеко на север, где нормально растущие яблони существовать не могут. В этих стелющихся садах отражен тот принцип приспособления, который мы видим у дико растущих растений тундры и альпики.

Соответственными мероприятиями в пустыне, направленными в основном к ослаблению ксерофилии, удалось Аральской и Репетекской станциям Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. Ленина ввести ряд культур в пустыню в таких условиях, в которых раньше это казалось совершенно немыслимым. На основе понимания природного «хозяйства» пустыни удалось внедрить посевы пшеницы в Тамдах (Кызыл-Кумы).

На экологической основе базируется и замечательное продвижение картофеля в южную Украину, осуществленное акад. Л ы с е н к о.

Изучение экологических условий, подбор соответственных видов и сортов растений и одновременно соответственное изменение среды дало возможность достигнуть блестящих успехов в освоении высокогорной пустыни Памира.

Экология в защите растений. Проблема урожайности заключается не только в том, чтобы больше вырастить, но и в том, чтобы больше собрать. Решение ее связано с правильной постановкой дела охраны посевов и зерна от вредителей. И здесь для экологии, в частности синэкологии, большое поле деятельности.

Колоссальная масса вредителей лишает нас огромной доли урожая. В 1936 г. исчислялось, что потери от вредителей и болезней зерновых культур в центрально-черноземной полосе (Воронежская и Курская области) «ежегодно достигают 7,5 млн. центнеров, что составляет 15% от валового сбора всех зерновых культур» (З н а м е н с к и й, ред. 1936).

По подсчетам Б е й Б и е н к о, возможный убыток от саранчевых при отсутствии мероприятий определяется в среднем в 27—40 млн. золотых рублей ежегодно (по Щ е г о л е в у и др., 1937).

Совка гамма в 1922 г., появившись на огромной площади, уничтожила в ряде районов от 28,3 до 75% льна. Огромные цифры потерь можно указать и для других вредителей. До революции потери были значительно больше. По предварительным ориентировочным подсчетам ВИЗР в 1937 г. размер потерь для полевых, овощных, садовых культур и виноградников, исчисленных для 15 наиболее опасных вредителей и болезней, определяется в среднем за год до революции в 1,5 млрд., в первой пятилетке — 835 млн., в 1933 г. — 811 млн. рублей.

Такое снижение потерь (а сейчас они еще меньше) следует отнести, кроме общего повышения качества агрикультурных мероприятий, механизации борьбы и т. д., и за счет достижений в исследовательской работе. Огромное количество работ по экологическому изучению вредителей, их распространению и распределению в связи с различными условиями среды, циклов их жизни, экспериментальные исследования по вопросу о влиянии на вредителей различных факторов, о взаимоотношении вредителей с другими видами фауны — дают возможность разработать ряд мероприятий для уничтожения или доведения до минимального числа различных вредителей и наносимого ими вреда. В основу всей работы положен постоянный учет вредителей. А последний строится, как уви-

дим ниже, на знании экологии видов. Приведем примеры эффективности борьбы, основанной на знании экологии вида.

Изучение цикла жизни шведской мухи *(Oscinosoma frit)*, повреждающей все зерновые злаки, кроме проса, а также ее отношение к различным факторам среды показало, что «шведская муха наиболее охотно откладывает яйца на всходы, начавшие образовывать второй лист. Всходы, имеющие более трех листьев, а тем более вышедшие в трубку, заражаются реже». Кроме того, при ранних сроках посева яровых повреждаются главным образом вторичные, позднее развившиеся стебли. При более позднем сроке посева чаще всего повреждаются главные стебли еще до начала кущения. В последнем случае гибнет до 50% растений яровой пшеницы, в первом—вред значительно слабее. Далее было установлено, что при отсутствии осадков в период после уборки хлебов резко сокращается количество шведской мухи, так как для нее в это время наступает бескормица, а повышение температуры выше 35° вызывает депрессию шведки. В такие годы даже наиболее ранние посевы озимых очень слабо заражаются шведской мухой. В годы с низкой температурой и большими осадками в послеуборочный период посевы ранних сроков сильно повреждаются шведкой (Щеголев, 1930).

Из этих экологических данных вытекают меры борьбы со шведкой, основным мероприятием среди которых является возможно ранний посев яровых. Далее — яровизация, ускоряющая прохождение опасной для заражения стадии развития. Главным местом, где зимуют личинки шведской мухи, являются в нечерноземной полосе межи и лужайки с дико растущими злаками. Переход к крупному полевому хозяйству, запашка межей и лужаек ведут к уменьшению числа перезимовывающей шведской мухи. Другие агрикультурные меры борьбы с последней также основываются на экологии шведской мухи.

Биологический метод борьбы с вредными насекомыми. Особый интерес представляет так называемый «Биологический метод борьбы с вредными насекомыми» (Мейер, 1937, 1941; Голубева, Оболенский, Мейер, Поспелов, 1933), под которым понимается использование естественных врагов последних, в первую очередь, хищных и паразитических насекомых, но также птиц и других позвоночных, грибков и бактерий. Метод этот в практике человечества не нов. Китайцы еще в XII веке собирали и переносили в свои мандариновые рощи хищных муравьев. За границей метод использования хищных насекомых для уничтожения вредителей был применен впервые в 1848 г. Но современное развитие он получил позднее, в особенности привился в США. В старой России первое применение метода имело место еще с 1903 г. Васильевым в отношении вредной черепашки *(Eurygaster integriceps)*, для борьбы с которой из тогдашней Закаспийской области в Харьковскую губернию был перенесен поражающий ее яйца паразит *Telenomus wasiliewi*. В Советском Союзе биологический метод приобретает все большее и большее значение.

Метод этот основывается на том факте, что хищные и паразитические животные играют в природе большую роль в регулировании численности вредных насекомых (например, гусеницы и куколки непарного шелкопряда, *Porthetria dispar*, бывают на 70—90% заражены паразитическими двукрылыми), а также на детальном знании взаимоотношений паразита и его хозяина и их отношения к факторам среды. Иначе говоря, он является приложением экологии к практике.

Паразитические насекомые приносят вредителям не только непосредственный вред, но и переносят патогенные микроорганизмы, понижают половую продукцию хозяев, ведут к голоданию. Хищные насекомые также играют большую роль в природе.

Биологический метод борьбы с вредителями целиком основывается на знании экологии как ввозимых видов паразитов и хищников, так и на знании условий страны, откуда они вывозятся, и страны, куда завозятся. Необходимо учитывать: климат, пищевую базу, экологию хозяина паразита и дополнительных хозяев, сроки развития хозяина, паразита и хищника, степень активности паразита и хищника, быстроту распространения их по местности и т. д.

Примером борьбы с вредителями при помощи хищника может служить защита цитрусовых насаждений от австралийского червеца ицерии *(Icerya purchasi)*. Этот вредитель был завезен из Австралии в Калифорнию на акации, нашел здесь сходные с родиной климатические и прочие условия и производил жестокие опустошения в лимонных и апельсиновых культурах. Для борьбы с ним из Австралии же была завезена божья коровка ведалия *(Vedalia cardinalis)*, которая уничтожает ицерию на ее родине, поедая

личинок и яйца. Ведалия, как и ицерия, хорошо прижилась в Калифорнии и, будучи весьма плодовита и не встретив никаких хищных или паразитических врагов из насекомых, быстро размножилась и снизила количество ицерии настолько, что в настоящее время массовые появления этого червеца бывают лишь там, где цитрусовые опрыскиваются мышьяком (ведалия, поедая опрысканные мышьяком яйца ицерии, сама отравляется и контроль ее над ицерией ослабляется). К нам в Сухуми ицерия была завезена в 1927 г. из Палестины и уже в 1932 г. стала угрожать мандариновым садам. Всесоюзный институт защиты растений выписал из Капри ведалию и развел ее в инсектариях в Ленинграде. Перевезенная затем в наши субтропики, ведалия почти полностью уничтожила ицерию. Также успешно была проведена борьба с ицерией при помощи ведалии на юге Африки, в Египте, Палестине, Португалии, Италии, на Гавайских о-вах и т. д.

В качестве примера борьбы с вредителями при помощи паразитов, или, точнее, внутренних хищников, можно привести борьбу с одним из серьезнейших вредителей яблони — с кровяной тлей *(Eriosoma lanigerum)* при помощи наездника афелинуса *(Aphelinus mali)*. То и другое насекомое происходит из Америки. Там афелинус постоянно держит кровяную тлю под контролем; самки этого наездника откладывают яйца внутрь яйца хозяина. Развивающиеся из яиц личинки уничтожают тлю. Последняя не является в Америке вредителем яблонь. Завезенная в Европу, а отсюда в Среднюю Азию, кровяная тля, не встречая такого врага, как афелинус, размножилась очень сильно и стала вредителем садов в Крыму, на Кавказе, на Украине и в Средней Азии. Из Италии Институтом защиты растений был выписан афелинус, размножен и выпущен в указанных районах садоводства. Результат получился блестящий: афелинус отлично акклиматизировался в Союзе и держит кровяную тлю под контролем, значительно снизив пораженность яблонь кровяной тлей.

То, что было изложено выше о необходимости и результатах применения экологии в борьбе с вредными насекомыми, целиком относится к защите урожая от вредителей из позвоночных, прежде всего от грызунов. Чтобы с последними усиленно бороться, необходимо очень тщательно изучить их экологию, выяснить их распространение по разным типам культурных и некультурных площадей, учесть их численность на них, выяснить динамику их размножения, отношение к различным факторам и микроклиматические условия обитания, отношение между грызунами и различными хищниками, влияние на динамику численности различных агрикультурных мероприятий и т. д.

Раньше в борьбе с вредными грызунами применялись преимущественно механические методы (отлов, выливание и т. д.) и химические (отравленные приманки, газовый метод). Эти меры применяются и сейчас, притом с учетом экологии вредителей. Но в последнее время Всесоюзным институтом защиты растений разрабатываются на основе экологии грызунов меры агромелиоративного характера: изменяя условия существования грызунов в неблагоприятную сторону, стремятся низвести их численность до размеров, когда они уже не смогут наносить существенного вреда. Этим путем надлежит бороться и с крысами — бичом человечества.

Особое место в деле защиты урожая занимают птицы.

Роль птиц в защите сельского хозяйства, садов и лесов давно общепризнана. «Мир птиц является такою же составной частью леса, как лейкоциты — крови. Без них лес становится больным, организм сообщества ослаблен, лес подвергается одной катастрофе за другой». Так оценивает крупный немецкий авторитет Фиттингоф-Фишер (Vietinghoff-Fischer, 1928) роль птиц в лесу.

Самый вопрос о том, какой вид вреден и какой полезен или безразличен, основной вопрос в области защиты растений, мы можем решить лишь после самого тщательного изучения «ниши», занимаемой видом в природном комплексе, межвидовых отношений компонентов последнего, ибо вопрос о вредности или полезности вида не так прост. Сплошь и рядом, вредя в одном отношении, животное оказывается полезным в другом направлении. Стаи розового скворца, уничтожающие вишни и черешни в садах, являются в то же время общепризнанными защитниками пастбищ и посева от кулиг саранчи. Это простой случай. А есть и очень сложные, для разрешения которых необходимо изучение всего биоценоза.

Является ли, например, грач полезной птицей, так как он уничтожает насекомых и их личинок, или вред, приносимый им посевам, перевешивает, и мы должны с ним бороться. Или: к какой категории животных следует отнести в Средней Азии воробья, который, с одной стороны, снимает на полях значительную часть урожая, а с другой,

очищает сады от вредителей насекомых. В литературе есть указания как на вредную, так и на полезную роль этих видов птиц. И та и другая роль очень велика. Для решения вопроса необходимо тщательным образом изучить все взаимоотношения грача и воробья с окружающим природным комплексом: годичный цикл жизни этих видов, размножение, количество потомства, питание на разных стадиях развития, место, занимаемое в их питании полезными и вредными насекомыми, отношение к конкурентам, к сорнякам; необходимо точно учесть как количество грачей и воробьев, так и приносимый ими хозяйству ущерб и приносимую ими пользу. Лишь тогда эколог сможет дать ответ на поставленный перед ним вопрос о вреде и пользе названных видов птиц.

Признав вид вредным, мы избираем методы борьбы с ним. Они должны находиться в соответствии с экологией данного вида.

Большой и интересный вопрос встает перед нами о роли птиц в связи с насаждением в засушливых областях Союза огромного количества полезащитных лесных полос. Также и в связи с развитием плодовых хозяйств на огромных площадях.

Мы знаем, что в США, в долине Сакраменто, одни лишь луговые жаворонки уничтожают в гнездовом периоде 193 тонны насекомых в день. А когда мы заменим естественные заросли однообразными садовыми насаждениями, в какую сторону изменится существующая здесь фауна насекомых? Как повлияет на будущие урожаи исчезновение ряда птиц, которые потеряют места для гнездовья? И какие меры надо принять заранее, чтобы предотвратить возможные бедствия? Ответ мы получим только после экологических исследований птиц, которые существуют в районе, занимаемом под садовые насаждения. Возможно, что для восстановления нарушенного при закладке садов соотношения придется вводить новые компоненты в природный комплекс, вводить новые цепи питания завозом паразитов или же хищных насекомых; или же принять меры к тому, чтобы сохранить некоторые компоненты прежнего комплекса, например некоторых птиц, для чего придется сохранить места их гнездовья — деревья или кустарники. В литературе по защите растений можно найти много хороших иллюстраций этого рода.

Аналогично с защитой растений от вредителей-животных одной из проблем сельского хозяйства является защита от сорняков. Чисто эмпирическая разработка этой проблемы, применение различных истребительных методов, вспашки, мотыжения и т. д. недостаточна. Более целесообразно провести экологическое изучение различных сорняков, которое поможет нам найти путеводную нить в борьбе с ними. Это изучение не должно ограничиться аутэкологическим исследованием вида. И синэкологическое изучение взаимоотношений сорняков с другими организмами, в том числе с насекомыми-вредителями и с различными видами птиц, из которых одни разносят семена сорняков, не переваривая их, другие же их уничтожают, переваривают, может указать нам ряд мер для рациональной защиты полей от сорняков.

Нам надлежит, таким образом, рассматривать сорные растения как элементы биоценоза. Смена одного культурного биоценоза другим, т. е. севооборот, преследующий цели восстановления плодородия почвы, служит также и для борьбы с сорной растительностью. Надо подбирать или создавать такие культурные биоценозы, которые бы угнетали сорную растительность, улучшая физические свойства почвы и обогащая ее минеральными веществами. Разрешить эту задачу сможет экология (К о р о в и н, 1934).

Экология и лесоводство. Целиком основано на экологических принципах и рациональное лесоводство, основу которому у нас положило «Учение о лесе» М о р о з о в а. Лесовод не может обойтись в своих мероприятиях без знания того, как влияют на деревья различные факторы: температура, свет, влажность, распределение осадков, разновидности почвы и т. д.; он должен быть знаком с биологией размножения, с болезнями деревьев, вызываемыми различными организмами, с вредителями из мира насекомых и т. д. Но этого мало: он должен понимать весь комплекс, называемый лесом, как целое, взаимоотношение частей последнего, взаимное их влияние друг на друга, понимать пути его естественного развития. Иначе он за деревьями не увидит леса, как выразился Бородин в предисловии к книге Морозова.

Искусственное разведение леса требует умелого подбора растений, знания организации ценоза и самой среды. Без этих условий опыт не приведет к желательным результатам.

В настоящее время в облесении нуждаются открытые степные и пустынные пространства Союза. Этого требуют задачи поднятия производительности засушливых областей

и особенно задачи защиты от засухи культурных очагов. Эта задача в части своей несомненно должна разрешаться путем создания защитных лесных зон, способных к перехвату восточных центрально-азиатских суховеев. Перед экологами встает проблема создания биоценоза, нового, способного противостоять действию природных условий страны. Кое-какие опыты в этом направлении в полупустынях и пустынях Казахстана и Заволжья, поставленные быть может несколько наугад, показывают, что эта задача не столь сложна, как кажется (Кашкаров и Коровин, 1933). Облесение пустыни, восстановление саксаульников, увеличение тугаев (долинных лесов) по террасам рек Средней Азии, восстановление лесных насаждений в горах, где они имеют первостепенное значение для человека, но были уничтожены, — эти и другие вопросы, важные и с точки зрения сохранения и развития фауны, неразрывно связаны со знанием биоценоза, в который они входят, и закономерностей его развития.

Нельзя обойти молчанием и ту роль, которую должен играть эколог в области озеленения городов и селений. Озеленение селений и городов вызывается необходимостью охраны здоровья населения. В условиях засушливого климата, например, в Средней Азии, оно имеет и другое значение. Древесные насаждения оазисов пустыни, как известно, вызывают самые серьезные изменения климата. Насаждениями создается особый климат, новый агроклимат.

Для организации ценозов в городах и создания их нужно не только знать условия среды и экологию древесных и кустарниковых пород, но принимать во внимание и насекомых, могущих быть вредителями данных насаждений, и птиц с их отношениями к последним, к сельскому хозяйству и к архитектонике насаждаемых древесных и кустарниковых пород, и роль млекопитающих.

Экология в пушном деле и охотопромысле. Огромное значение имеет экология в пушном деле, в охотопромысловом и в промысле морского зверя.

Пушной промысел играл большую роль в нашей внешней и внутренней торговле и в дореволюционное время. И в прежнее время ряд работ имел своим объектом охотопромысловых зверей и птиц (Северцов, Туркин и Сатунин, Динник, Силантьев, Мензбир и др.). Но лишь после Великой Октябрьской социалистической революции пушной и охотничий промыслы были поставлены на новых началах, стали плановыми. А в зависимости от этого и научно-исследовательская работа по изучению охото-промыслового зверя и птицы чрезвычайно усилилась и стала на новые рельсы, стала экологической.

Помимо точных данных о географическом распространении пушных и других промысловых видов для планового хозяйства необходимы точные данные об экологических ареалах видов, т. е. о среде обитания каждого вида; данные о плотности заселения в каждом типе охотничьих угодий необходимы для учета зверя и птицы и для ряда практических мероприятий, например, для решения некоторых вопросов охотоустройства, наделения колхозов охотничьими угодьями и т. д.

Методика же учета должна быть дифференцирована в отношении каждого вида, должна исходить из знания его экологии; необходимо знать, в какое время производить учет данного вида (зимой, летом, по пороше, днем, утром и т. д.) и какие приемы (техника) учета должны быть применены при этом, ибо они будут разными в зависимости от экологии вида, который учитывается. Рысь и крота учитывать приходится, конечно, разными способами. Далее, при учете промысловых видов надо знать, где вести учет, в каких природных комплексах. И для пересчета данных учета, производимого всегда на ограниченной площади, на всю площадь исследуемого района необходимо понимание экологии вида. Нужно оно и для выработки наиболее рациональной техники добычи зверя. Для планирования отлова, отстрела и т. д. необходимо знать экологию размножения и роста стада. Плановое хозяйство основывается на учете. Заготовки пушнины, заготовки кожи дико живущих животных, заготовки дичи лишь тогда станут в полном смысле плановыми, когда они будут основаны на учете.

Фазан в Средней Азии является в высшей степени важным объектом охотничьего хозяйства, предметом экспорта. Его запасы, повидимому, велики. Но сказать, какое количество фазанов имеется в Средней Азии, никто не может. Его необходимо учесть. Без этого нельзя составить плана заготовок, плана экспорта.

Чтобы составить правильный план, не на один год, а настоящий хозяйственный план, необходимо учитывать и ежегодный приплод, количество молодняка, выживающего при нормальных условиях, колебания этого выживания в зависимости от колебаний клима-

тических и других факторов. На вопрос о причинах периодических колебаний численности ответит только эколог (см. ниже).

В настоящее время мы стремимся давать прогноз «урожая» промыслового зверя и птицы, т. е. его количества за некоторое время вперед. Для таких прогнозов совершенно необходимым является детальное знание экологии интересующего нас вида: его численности в настоящее время, состояния его кормовой базы, его отношения к метеорологическим факторам, влияния последних на размножение, на выживание молоди и т. д.

Наконец, самое детальное знание экологии вида необходимо для его акклиматизации на свободе и даже для разведения в искусственных условиях. А таковое поставлено у нас в большом масштабе в ряде зверосовхозов.

Все то, что было сказано о пушном промысле, все это относится в полной мере и ко всему охотопромысловому делу, в частности, к промыслу морского зверя — китов, моржей, тюленей, белух, котика и т. д. (Наумов и Лавров, 1941; Романов, 1941).

Экология в животноводстве. Чрезвычайно большую роль должна сыграть экология в животноводстве.

Этому вопросу в настоящей книге посвящена особая глава (см. ниже). Поэтому здесь мы ограничимся лишь указанием, что экология нужна для правильного районирования животноводства, т. е. для правильного размещения пород в различных по своим естественно-историческим условиям районах, а также для установления правильного режима для каждой породы, правильной смены пастбищ в году и т. д. Это особенно важно в условиях социалистического строительства, при огромных контингентах стада, нередко состоящего из высокоценных, не аборигенных пород.

Экология в борьбе с заболеваниями. Отметим еще одну область социалистического строительства, в которой экология играет существенную роль. Эта область — здравоохранение, борьба за здоровье человека и животных.

Не подлежит сомнению, что как возникновение, так и распространение многих заболеваний имеет экологическую основу, зависит от состояния физических факторов среды обитания и от других животных. Это известно было и раньше как у нас, так и за границей, где проводились исследования сонной болезни и мухи цеце, болезни нагана и т. д. Но после Октябрьской революции исследования в этой области приняли совершенно иной характер, приобрели огромный размах и достигли замечательных успехов. Внимание, которое уделяется государством здоровью населения, и интересы социалистического планового животноводства явились тому причиной.

Целый ряд учреждений занялся изучением так называемых трансмиссивных, т. е. передаваемых промежуточным хозяином, заболеваний человека и паразитами и переносчиками заболеваний домашних и диких животных.

Большое внимание было уделено ликвидации очагов эндемичной чумы, связь которой с грызунами была известна давно. Но лишь после революции этот вопрос стал изучаться углубленно, причем необходимым оказалось всестороннее экологическое изучение грызунов. Установив виды животных, болеющих чумой в природных условиях, стали изучать их место в комплексе организмов, населяющих районы эндемичной чумы (Раллль, 1935; Плятер-Плохоцкий, 1936). Для правильного расчета борьбы с грызунами и для организации нужных мероприятий необходимой предпосылкой является изучение численности грызунов (Раллль, 1935; Раллль и Демяшев, 1937; Раллль, 1936), а также знание плотности заселения грызунами неблагополучных по чуме районов (Калабухов, 1935; Бируля, 1937). Затяжному характеру эпизоотии содействует, например, неравномерная плотность грызунов и смешанное поселение различных видов последних, обусловливающее межвидовой контакт (Фенюк, 1939).

Для выяснения роли разных видов грызунов в развитии эндемии в различное время их жизни изучались циклы жизни грызунов. Большое значение, например, имеет расселение молодых сусликов в старые норы, обусловливающее вспышки эндемии благодаря контакту с гнездами, в которых сохранилось инфекционное начало. Миграции взрослых зверьков также являются важным моментом в развитии эпизоотии и изучались методом кольцевания (Калабухов, 1929; Фенюк и Демяшев, 1936; Калабухов и Раевский, 1935; Фенюк, 1936). Далее этим же методом изучалась продолжительность жизни (Калабухов, 1933), условия жизни в норах грызунов (Раллль, 1932, 1939). Наконец, целый ряд исследований коснулся взаимоотношений между сусликами и другими животными: блохами, непосредственными передатчиками чумного вируса от грызунов человеку, жуками стафилинами, как регуляторами численности блох

в норках суслика (Иофф, 1939), хищниками и т. д. (Коновалова, 1927; Флетонтова, 1939; Колпакова и Липперт, 1939), а также межвидового контакта грызунов.

Изучалась экология водяной крысы *(Arvicola amphibius)* и обитателей ее нор, так как «вопросы хранения вируса туляремии в межэпидемическое время тесно связаны с водяной крысой и ее сожителями» (Новикова, Лалазаров, Люнин и Палажченко, 1935; Олсуфьев, 1939).

Серьезнейшему изучению подверглась малярия, в целом ряде районов Союза являвшаяся бичом населения, например, в Средней Азии, на Черноморском побережье Кавказа, и вообще занимающая первое место среди других инфекционных болезней в СССР. Распространение малярии и вспышки ее зависят от условий жизни вызывающего малярию плазмодия и условий жизни малярийного комара *(Anopheles)*. Вот эти-то условия и необходимо выяснить, чтобы тем или иным способом создать для паразита и его передатчика неблагоприятную обстановку. Поэтому изучение экологии как личинки малярийного комара, так и взрослой формы последнего совершенно необходимо для ликвидации малярийных очагов. В этом отношении проделана огромная работа Тропическим институтом, Паразитологическим отделением Зоологического института Академии наук и другими учреждениями здравоохранения.

Изучались и изучаются очаги малярии, их характер, роль отдельных факторов в создании очагов малярии: климата, воды, геоморфологии, человека и его хозяйства. Изучалось влияние различных факторов на разные стадии малярийного комара: температуры, света, pH, пищи, водных растений, плотности населения других организмов и т. д. Изучались места выплода, места обитания окрыленных комаров, сроки развития и размножения, периоды активной деятельности и т. д. (Гуцевич, 1937; Петрищева, 1936), роль рыбки гамбузии в уничтожении личинок комара (Соколов, 1939). Все это в целях борьбы с малярией.

Большая забота о здоровьи населения в нашей стране привела к тому, что был выявлен ряд новых болезней и новые передатчики болезней. В этом направлении особенно много сделала школа акад. Е. Н. Павловского. Некоторые инфекционные болезни оказались неоднотипными, причем каждый тип передается через своего передатчика. В Азиатской части СССР были выявлены очаги клещевого сыпного тифа, передаваемого клещами *Dermacentor nuttali*. Изучение местообитаний и жизненного цикла последнего: времени пробуждения взрослых перезимовавших клещей, времени, когда на определенных видах животных паразитируют личинки, далее — нимфы, времени появления и паразитирования взрослых клещей нового поколения, зимовок клеща, позволило рекомендовать действенные мероприятия для борьбы с клещом и тифом путем вмешательства в условия существования клеща сжиганием ранней весной травы сухостоя и смены пастбищ в характерных местах обитания передатчика (Петрова-Пионтковская и Коршунова).

Работами акад. Павловского и его школы в Средней Азии и в ряде других районов были открыты передатчик возвратного тифа в виде клещей *Ornithodorus* и носители вируса спирохет возвратной лихорадки в лице большой песчанки *(Rhombomys opimus)*, летучей мыши *(Rhinolophus ferrum-equinum)*, собаки *(Canis familiaris)*, крысы *(Rattus turkestanicus)*. Также подверглись экологическому изучению москит *Phlebotomus papatasii*, передающий лихорадку папатачи, передатчики кожного лейшманноза *Phlebotomus caucasicus* и *Phl. papatasii* и его носители песчанки *(Pallasiomys erythrourus, P. meridianus, Rhombomys opimus)* и тонкопалый суслик *(Spermophilopsis leptodactylus)*. Замечательных успехов благодаря применению наряду с клиническим и экологического метода исследования достигли работавшие под руководством акад. Павловского экспедиции по изучению таежного энцефалита. Работами этими установлено было наличие очагов вируса в тайге, выяснена роль отдельных видов пастбищных клещей родов *Ixodes*, *Haemaphysalis*, *Dermacentor*, обнаружен ряд носителей вируса в лице различных млекопитающих: бурундука, рыжей полевки, ежа, крота и других диких, а также домашних животных.

Особенностью всех вышеоименованных работ по изучению трансмиссивных болезней является комплексность. Работали рядом и по единому плану врачи клиницисты, эпидемиологи и микробиологи с зоологами, применявшими экологический метод исследования, так что исследование охватывало не только больного и его ближайшее окружение, но исследовательская работа переносилась «в стации природного характера вплоть

до территорий, не только не обжитых человеком, но местами вовсе им не тронутых» (Павловский, 1939, 1940), где исследовались в природном комплексе носители, болеющие или неболеющие, возбудители болезни и способы ее перехода из одного организма в другой. Задачей исследований является предупреждение (профилактика) заболеваний путем: а) пресечения возможности передачи возбудителя болезни человеку и б) выведение в очаге из состава его биоценоза ведущих (в паразитологическом и эпидемиологическом отношениях) компонентов (хозяева-доноры, хозяева реципиенты и переносчики).

Экологическому исследованию подлежат не только трансмиссивные болезни человека, но и домашних животных. Здесь, помимо изучения паразитов (школа акад. Скрябина) была развернута интенсивная работа по изучению экологии переносчиков болезней животных с целью выработки рациональных мер борьбы с последними и предотвращения таким образом самой возможности инвазионных болезней. Та же школа акад. Павловского сделала в этом отношении очень много. Изучались клещевые очаги (сем. Ixodidae), клещи домашних животных, клещи диких животных, динамика клещей в природе как обоснование мер борьбы с ними (Павловский, Галузо и др.). Изучалась экология слепней (Tabanidae) (Олсуфьев), оводов (Tachinidae), комнатной мухи (Чеботаревич), вольфартовой мухи (Павловский) и т. д.

Ряд экологических исследований паразитарных заболеваний у диких животных, начиная с рыб, проводится школой В. А. Догеля (1938, 1940). Изучается влияние возраста хозяина на состав его паразитофауны, влияние миграций и пищи хозяина на его паразитофауну, влияние спячки хозяина, влияние акклиматизации на паразитофауну акклиматизируемого животного и на паразитофауну местных аборигенов и другие вопросы «Экологической паразитологии». Помимо важного теоретического значения эти исследования имеют в ряде случаев прямое практическое значение, например, при пересадках рыб из одного водоема в другой (акклиматизация).

КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ЭКОЛОГИИ

Удельный вес и роль различных наук постоянно изменяются. Науки, на протяжении веков играющие доминирующую роль, нередко отступают на второй и третий план, а на их место выдвигаются вовсе новые или игравшие до сего времени подчиненную роль дисциплины. Науки все время дробятся, из существовавших дисциплин выкристаллизовываются новые, из незначительных зачатков нередко вырастают мощные ветви знания.

Беря биологические дисциплины, мы видим значительные изменения в их удельном весе и значимости. Взглянем бегло на развитие зоологии, на те изменения, которые произошли в удельном весе науки под влиянием воздействия жизни и ее хозяйственных интересов.

В развитии зоологии можно наблюдать три заходящих друг за друга периода. Уже с начала своего существования человек был заинтересован в знании образа жизни животных, с которыми он сталкивался как с добычей или как со своими врагами. Места обитания животных, их повадки, связанные с добыванием корма, с размножением, с суточными и сезонными явлениями, с переселениями, их строение были хорошо известны уже человеку каменного века. Эти познания, зафиксированные в превосходных реалистических изображениях, оставленных им в различных пещерах, на изделиях из кости, в скульптурах, первобытный человек использовал на практике, на охоте. Позже — в первобытном земледелии он использовал свои наблюдения над растениями.

Науки здесь, конечно, не было и не могло быть. Зоология как наука начинается с Аристотеля, крупнейшего философа древности. Работы по естествознанию составляют половину его сочинений. В трудах Аристотеля (Борзенков, 1884, и русский перевод работ Аристотеля) находятся истоки систематики, анатомии, физиологии, ищущих объяснения причин соответственных явлений. В трудах Аристотеля заключен и зародыш экологии, так как, глядя на каждую часть с оглядкой на целое и на другие части, а целое считая неотделимым от окружающей среды, он рассматривал животных и в их отношении к другим и к мертвой природе, интересовался их распределением в зависимости от внешних условий, их деятельностью, поведением, питанием, периодическими явлениями в их жизни (линька, спячка, перелеты, кочевка рыб).

Термин зоология введен был Шперлиным лишь в XVII веке. Однако у Аристотеля больше настоящей зоологии, чем у многих позднейших зоологов, подменивших зоологию только морфологией и систематикой.

Средние века, когда наука была подчинена богословию, ничего, кроме накопления немногих несистематизированных факторов, зоологии не дали. Значительное накопление фактов и попытки их объяснения имели место в эпоху Возрождения. Развитие путешествий, знакомивших с новыми необыкновенными формами животных, развитие философии, изобретение микроскопа, появление простейшего эксперимента характерны для этой эпохи.

Открытие новых стран и колонизация дали толчок развитию систематики. Но в работах ряда ученых XVII и XVIII веков и начала XIX века мы видим наряду с интересом к последней интерес и к «истории жизни» животных, к тому, что мы теперь относим к области экологии. Приведем в качестве примера Бюффона (Buffon, 1749).

Бюффон увлекался не систематикой, сущность зоологии он видел в изучении нравов животных, описывая их, правда, преимущественно по наблюдениям своих предшественников, корреспондентов и сотрудников. Он отмечал влияние на жизнь животных внешних условий, климата и местообитания, описывал влияние климатических изменений на изменение наружных признаков каждого вида, считал необходимым изучение периодических явлений в жизни животных. И у других натуралистов того времени мы видим описание фактов, имеющих экологическое значение, например у Трамблэ, тщательно описывавшего образ жизни гидры и мшанки Plumatella.

Трамблэ (Trembley, 1744) в четырех главах своей замечательной работы о полипах описывает форму и строение, питание, размножение полипов и операции над ними. В работе много экологических моментов: описание зависимости жизнедеятельности полипов от температуры, поведения их в различные сезоны, зависимости роста молоди и окраски полипов от обилия пищи, отношения между полипами и другими водными животными — рыбами, жуками, червями и т. д.

Такой же характер носят более ранние исследования Реомюра (Reaumure, 1734), давшего в своем шеститомном сочинении in quarto одну из самых фундаментальных работ по насекомым. Экологический подход к пониманию растений и животных видим мы в «Философии Зоологии» Ламарка (Lamarck, 1809), который в главе VII этой замечательной книги говорит «о влиянии внешних обстоятельств на действия и привычки животных и о влиянии действий и привычек этих живых тел на изменения их организации и их частей».

В этот первый период развития зоологии, период работ общего натуралистического характера с простыми техническими средствами, начавшийся с Аристотеля и продолжавшийся до Дарвина, организм изучался с различных точек зрения: и со стороны систематической и с морфологической; исследователи интересовались в одинаковой мере и образом жизни, и распространением, и функциями органов, и т. д. Элементы экологии несомненно имелись в работах этого периода. Хотя сформулированных экологических идей в большинстве работ мы еще не имеем, но факты экологического значения уже имеются.

Но это, конечно, не была еще экология, ибо не было экологической точки зрения, экологического метода, и объект экологии не был выделен как специфический.

Дарвин, как и Уоллес, шел в своих исследованиях от живой природы, он не был узким специалистом, подходил к изучению природы тоже с простыми техническими средствами. Но он обобщает бесчисленные собранные им и другими лицами факты, возводит их в законы экологического порядка. Слово «экология» еще не было произнесено. Но Дарвина можно считать первым и крупнейшим экологом.

Тема о Дарвине, как экологе, об экологических основах его учения слишком обширна, приведем лишь несколько примеров экологических работ Дарвина. Его работа о роли дождевых червей в почвообразовании (русск. перев. 1936) является образцом экологического исследования, положившим начало изучению экологии почвенной фауны. Работа эта блестяще показала двустороннюю связь между организмами и средою их обитания: сами дождевые черви зависят от почвы, но и почва зависит от них, ими изменяется. Дарвина интересовало не строение почвы и червей, а то, что делают последние с почвой, он изучал их роль в природе. Несомненно в основном экологический характер имеет работа о коралловых рифах, в которой он строит свою теорию их происхождения не как геолог и не как зоолог, а как естествоиспытатель, натуралист в широком смысле слова,

но все же базируясь в значительной мере на фактах, касающихся распределения коралловых рифов и условий, благоприятных для их возрастания, скорости роста коралловых рифов, глубин, на которых живут рифообразующие кораллы.

В ряде других работ Дарвин дает богатейший фактический материал, им обобщаемый и касающийся взаимоотношения организмов со средою обитания и с другими организмами. Такой материал имеется и в описании путешествия на корабле Бигль, и в работе о лазящих растениях, и о насекомоядных, о приспособлениях к опылению у орхидей и прежде всего — в работе о происхождении видов.

Учение о борьбе за существование, об естественном отборе, о значении и происхождении адаптаций — все это такие обобщения, на которых строится вся современная экология.

Второй период, оформившийся после Дарвина и благодаря его работам, насыщенным экологическими данными, работам с самым широким охватом вопросов, характеризуется работой более узких специалистов, увлекшихся задачей восстановления путей филогенеза, оставивших биологический элемент совсем в стороне, забывших организм как целое, действующее в определенной среде. Это период работы аналитической, работы анатомов, гистологов, физиологов и т. д., работы, построившей современную биологию, но оказавшейся затем в известных отношениях во временном тупике, так как лаборатория не может разрешить всех вопросов, стоящих перед биологами. Работы этого периода несли в себе внутреннее противоречие: стремясь объяснить жизнь организмов, они забывали о самих организмах и изучали только изолированные части последних.

Третий период начался недавно. Это период стремления к синтезу, период связывания воедино различных отделов биологии, некоторые из которых в одиночку уже не могут развиваться дальше. Биология возвращается к живой природе, возвращается, обогащенная достижениями аналитического периода.

Успехи, сделанные за этот период анатомией, успехи систематики, физиологии и науки о поведении, успехи физических и химических методов анализа биологических явлений, успехи флористики и фаунистики, а также климатологии и почвоведения много содействовали появлению нового направления, синтетического, объединяющего не только различные зоологические дисциплины, но и зоологию с ботаникой, биологию с физическими науками. Наряду с этим следует указать и на развитие в биологии экспериментальных методов.

Причины того, почему мы наблюдаем возвращение к изучению организма как целого, или причины расцвета в настоящее время экологии двояки: с одной стороны, причины эти коренятся в развитии самой науки, имеющем свои закономерности; с другой — в требованиях практической жизни.

Разбившись на длинный ряд дисциплин, занятых изучением серии более или менее узких вопросов, биология оказалась не в состоянии разрешить многие вопросы, являющиеся вопросами первой важности. Обобщения Дарвина и Уоллеса оказались возможными благодаря накоплению большого числа знаний в области изучения живых организмов в окружающей их обстановке. Дарвину и Уоллесу природа была знакома из первых рук, непосредственно. Лабораторное же направление оторвало большинство анатомов, гистологов и т. д. от природы, понимать и истолковывать которую они взялись.

Лабораторное изучение жизни не смогло ответить на многие вопросы. Самые основные понятия, с которыми биологу приходится оперировать (изменчивость, приспособление, борьба за существование и отбор, видообразование, видорасселение или миграция), оказались понятиями, недостаточно обоснованными конкретными фактами. Изучать же эти явления только в лаборатории невозможно. Их, как мы увидим в главе VII, необходимо изучать и в поле. Это и послужило одним из толчков к развитию экологии.

Экология и требования практики. В практической деятельности людей и народов еще задолго до развития экологии как науки существовали элементы, фактически основанные на понимании экологических взаимоотношений. Когда древние египтяне или жители Средней и Центральной Азии строили плотины или проводили оросительные каналы, чтобы возместить поливом недостаток осадков и почвенной влаги, их мероприятия служили для разрешения противоречий между культурным растением с его условиями существования и условиями среды. То же самое следует сказать и об инках и их работах на постройке акведуков и т. д.

Морфология и физиология существовали уже у древних греков и римлян, хотя в младенческом состоянии. Систематика стала оформляться со времени Линнея. Более интен-

сивно стала развиваться биология со времени эпохи великих географических открытий. Под влиянием интересов экономики тех времен, с одной стороны, и интересов к новому, экзотическому, мы пережили прежде всего период инвентаризации природных богатств. Исследования этого периода были направлены в биологии на коллекционирование, описание и систематизацию растений и животных и на изучение их распространения. Систематика и биогеография были в этом периоде господствующими дисциплинами. Для них были созданы соответствующие научно-исследовательские базы. Этот период был обусловлен необходимостью как с теоретической стороны, так и с хозяйственной. Наряду с систематикой и биогеографией по вышеуказанным причинам развивались и морфологические науки. В старой России этот период ознаменовался рядом крупных исследований, направленных к инвентаризации природных богатств, главным образом водоемов и окраинных частей страны: Сибири, Средней Азии, которые в то время подвергались усиленной колонизации (работы плеяды ихтиологов, Северцова, Миддендорфа и др.). Этим объясняется и лучшая изученность фауны многих окраинных частей страны в сравнении с центральными.

Теперь мы вступили в другой период, перешли к отысканию путей для рационального освоения и перестройки природных богатств. Этот переход имеет место во всех культурных странах, а в СССР в особенности. Это не значит, конечно, что наука вполне разрешила задачи первого периода. Они не могли быть разрешены, ибо работа была не плановой. Систематическая и биогеографическая, а также и морфологическая работы должны продолжаться. Но удельный вес их и значение значительно изменились в сравнении с другими дисциплинами.

Настоящее время в биологии характеризуется, с одной стороны, развитием эксперимента, с другой, стремлением к синтезу и изучению явлений в их природном комплексе, вызываемым прежде всего требованиями жизни.

В силу этого получает особое развитие экология, отвечающая на эти запросы.

По Форбсу (Forbes, 1909) экология — это та часть каждой биологической отрасли знания, которая имеет непосредственное отношение к человеку. Любая область прикладной биологии сталкивается с экологией и применяет экологический метод исследования.

Краткая история экологии за рубежом. Вполне экологическую точку зрения на организм, правда, растительный, видим мы у Гумбольдта (Humboldt, 1806), который пытался провести разделение земной поверхности на зоны и области, растительность которых обнаруживала бы зависимость растений от климата, а позднее у Гризебаха (Griesebach, 1872), пытавшегося доказать зависимость растительных форм от климата и сопоставить границы их распространения. Вообще экология гораздо раньше начала развиваться на почве ботанических исследований и довольно значительное время разрабатывалась энергичнее ботаниками, нежели зоологами. Причина этого прежде всего заключалась в большей легкости работы в области растительной экологии. Излагать развитие экологии у ботаников мы не будем, упомянем лишь работу Варминга (1901), автора замечательной книги «Ойкологическая география растений», положившей начало расцвету экологии растений. Варминг так определяет задачи этой науки: «Она знакомит нас с тем, каким образом растение и целые растительные сообщества согласуют свой внешний вид и свои жизненные отправления (хозяйство, Haushalt) с действующими на них внешними факторами, например, с имеющимся в их распоряжении количеством теплоты, света, пищи, воды» и т. д.

В области зоологии додарвинского периода прежде всего следует упомянуть работы Глогера (Gloger, 1833) о климатических изменениях у птиц, в которой он рассматривает влияние климата и характера местности на наружные признаки, на выбор местообитания, на поведение, на то, является ли птица оседлой и т. д.

Глогер ясно показал, что для понимания географического распространения животных необходимо знать причины, определяющие распространение. Необходимо понимать влияние внешних условий на жизнь животных.

Экологическую точку зрения мы видим у Жоффруа Сент-Илера (St. Hilaire, 1861), который ввел термин этология, определив ее как науку, изучающую «взаимоотношения организмов внутри семейства и группы, в скоплении, в сообществе». На роль в жизни морских животных температурных условий моря, химического состава растворенных в воде солей, хода приливов и отливов указывали еще в 1859 г. Форбс и Годвин Аустен.

РЯЗАНСКАЯ ОБЛАСТНАЯ ... ГОРЬКОГО

Вполне экологический характер носит работа Лоренца (Lorenz, 1863) о распределении организмов в заливе Кварнеро. Автор говорит во введении к этой работе об отношении физических условий к распределению организмов в море. Его интересуют причины того, почему в том или ином месте находится максимум плотности или проходит граница области распространения некоторых организмов, а также почему внутри одной и той же области находятся многие совершенно различные группировки организмов. Он считает, что для ответа на этот вопрос нужно прежде всего сопоставить границы отдельных видов организмов с распределением отдельных физических факторов. Как для растений (Лоренц находился под влиянием работ Гумбольдта, о чем сам говорит) важны температура, почва, свет или тень, сухость или влажность, свободное или закрытое место, так и для животных моря важны климат, состав морской воды, глубина, движение волн, прибой, приливы и отливы, температура слоев воды, гидростатическое давление, освещение, характер дна моря и берега. Все эти факторы влияют на горизонтальное и вертикальное распределение животных.

Таким образом в этой части работы у Лоренца имеются уже элементы аутэкологии. Упомянутыми факторами определяется «ареал организма» (Region eines Organismen). Кроме этого Лоренц различает «органическую область» (Organismen Region) «в тех слоях воды, в которых физические условия для органической жизни (а не только для функций отдельных видов) испытывают существенное изменение, значительное количество видов находит границу своего распространения, т. е. многие виды исчезают, и появляются многие новые; совокупность органической жизни между двумя такими ближайшими границами носит название «органической области» (Organismen Region или Organismen Zona).

В этом определении можно видеть зачаток синэкологической точки зрения и в его «Organismen Region» — зачаток учения о биоценозах.

Термин экология, как указано выше, был введен Геккелем (Haeckel, 1866, 1869).

В книге Иегера (Iäger, 1874), вышедшей вскоре за появлением термина экология, и до выхода работы Мебиуса (Moebius, 1877), введшего понятие биоценоза, — ни термина «экология», ни термина «биоценоз» мы не встречаем; однако все описание является экологическим, ведется примерно по нынешним зонам и биотопам, и описываются группировки, которые мы теперь называем биоценозами. Во введении автор говорит, что животный мир страны ни в коем случае «не представляет случайно собранного множества форм, но является до некоторой степени упорядоченным, закономерно расчлененным целым, в котором все части теснейшим образом проникают друг в друга, и, быть может, много искуснее, чем в любом творении человеческой руки. Состав этого целого является результатом огромнейшего периода времени». В приведенных словах сказывается, по-видимому, влияние эволюционных идей Дарвина.

Дальше Иегер говорит о влиянии различных «условий жизни» на богатство животными: о климате, высоте над уровнем моря, рельефе, почве, характере растительности.

Внутри большой картины, которую представляет население большой страны, каждое маленькое местечко по его положению, почве, геологическому строению, высоте над уровнем моря, влажности, составу и характеру растительности, положению по отношению к солнцу, ветру и погоде имеет свой, своеобразно составленный мир животных. Но, по мнению Иегера, было бы ошибочным считать, что климат, почва и растительность являются единственными условиями существования для животных; они зависят в значительной мере от других созданий, собранных с ними в одном месте, и среди них — в первую очередь от человека.

В этих высказываниях мы видим несомненно приближение к понятию «биоценоза».

Сильный толчок к развитию экологии у зоологов дали работы, связанные с изучением промысловых водных животных: устриц и рыб. Мебиус (1877) ввел понятие о биоценозах, положив начало синэкологии (впрочем неясно, имел ли Мебиус в виду и растения, или только животных устричных банок). Гензен (Hensen, 1882—1886, 1887) дал методы количественного учета планктона, Петерсен и Иензен (Petersen, 1911) — методы учета донной фауны; Даль (Dahl, 1903) и несколько позднее него — Форбс (Forbes, 1908) применил количественный метод к наземной фауне.

Неоценимую услугу развитию экологического направления у зоологов оказал своей небольшой книжечкой Ч. Адамс (Adams, 1903), в которой впервые в сжатой форме

поставлены основные проблемы экологии, указаны методы работы и приведена главней шая литература по основным вопросам экологии. В том же году вышла одна из основных экологических работ, давшая в известном смысле первый образчик изучения животных сообществ, — работа Шелфорда (2helford, 1913, 1937) о сообществах наземных животных в районе Чикаго. В этой работе разобраны и иллюстрированы конкретно многие принципы экологии.

Большое значение для развития экологии имела организация в 1913 г. Британского экологического общества, число членов которого в 1927 г. достигло 300, и организация в 1915/16 г. Экологического общества Америки с 650 членами. Этими обществами ежегодно созываются съезды экологов, издаются специальные журналы: Journal of Ecology, Ecological Monographs и Ecology, что, конечно, очень сильно содействует развитию экологии. В настоящее время Британское экологическое общество издает еще Journal of Animal Ecology. В последние годы стали появляться своего рода сводки по экологии животных, т. е. материал стал систематизироваться. Таковы работы Р. Чэпмана (Chapman, 1931), Пирса (Pearse, 1926), Элтона (Elton, 1927, 1932), Шелфорда (Shelford, 1929). Каждая из этих книг рассматривает экологические проблемы со своей точки зрения, в своем аспекте. Также и интересная капитальная книга Фридерикса (Friederichs, 1930). Из новейших книг сводного характера или трактующих об основных проблемах экологии следует назвать книги Боденхеймера (Bodenheimer, 1938), Клементса и Шелфорда (Clements and Shelford, 1939).

Но все же следует повторить: экология еще очень далека от того, чтобы стать столь же законченной дисциплиной, как, например, анатомия. Еще нет полного единогласия относительно самых основных понятий экологии, нет единства в определении ее содержания, отношения к другим наукам, в понимании биоценоза, не проработан достаточно метод количественного учета и т. д. Нет еще такой сводки, которая охватила бы все задачи экологии в целом, дала бы программу работ.

Краткая история экологии в СССР. Можно найти много работ в нашей научной литературе, материал которых может быть использован как имеющий экологическое значение, в особенности среди работ наших гидробиологов и энтомологов. Но экология как особая дисциплина не имела возможности развиваться до самого последнего времени: ее не было в высшей школе, у нее не было своего печатного органа, ее никто не пропагандировал.

Экология ботаническая развивалась прежде всего у лесоводов и тех ботаников, которые занимались лесом.

Здесь, конечно, необходимо вспомнить Б. Ф. Морозова (1926). В своей замечательной книге «Учение о лесе», вышедшей первым изданием в 1920 г., автор, воспитавший многочисленное поколение учеников и последователей, трактует о лесе как целом. Об основной точке зрения его в подходе к лесу ясно говорит эпиграф к первой части книги: «Если разобрать часы и каждую пружину порознь показать кому-нибудь, то он, при самом ясном описании, не будет еще иметь настоящего понятия ни о сих отдельных предметах, ни о часах вообще, а получит оное только тогда, когда наперед увидит все части в надлежащей между собою связи. Точно так же бывает со всеми науками, составленными из многих частей и в особенности с наукою лесоводства. Пока не найдут в ней точки, с которой можно было бы осмотреть все в совокупности, до тех пор будет трудно видеть ясно и понимать надлежащим образом отдельные сего целого части. С какой бы части ни начинали науку лесоводства, все покажется слишком отдельным, и потому односторонним; но ежели наперед осмотришь все вообще, ежели наперед будешь знать, к чему что служит, то и все отдельные части поймешь легче и все заметишь легче (из «Оснований лесоводства» Котта)».

В этом эпиграфе кроется глубокое понимание всей сущности метода синэкологии, идущей от комплекса, от целого, которое не может быть построено из частностей. И книга Морозова дает целостное яркое представление о том, что такое лес. Она дает представление и о биологии (экологии, *Д. К.*) отдельных пород, и о биологии (экологии, *Д. К.*) насаждений, о динамике леса и т. д. Одним словом о всем, что входит в экологию растительных компонентов биоценоза леса. Морозов сам так определяет лес: «Это взаимное приспособление всех живых существ друг к другу в лесу, в тесной связи с внешними географическими условиями, создает в этой стихии свой порядок, свою гармонию, свою устойчивость и то подвижное равновесие, какое мы всюду наблюдаем в живой природе, пока не вмешивается человек. Такое широкое общежитие живых существ, взаимно приспособлен-

ных друг к другу и к окружающей среде, получило в науке — в зоогеографии — удачное название — биоценоза, и лес есть не что иное, как один из видов такого биоценоза»[1]. При этом Морозов не забыл о существовании в лесу бесчисленного числа животных, играющих в нем существеннейшую роль.

В своей работе, увлекшись связанностью и взаимными зависимостями между формами, образующими лес, Морозов приходит к совершенно неправильному выводу, что «социальный фактор является общим фактором в жизни, свойственным всякой жизни, а не только человеческой». «Мы видели, — говорит он, — всеобщность социальной жизни также в жизни у растений; мало того, мы не только видели конкретные факты, но и закономерности в их проявлениях». Эта точка зрения, совершенно неправильно отождествляющая растительную часть биоценоза леса с человеческим обществом, имеющим классовую структуру, чего нет, конечно, у растений, значительно помогла созданию так называемой «фитосоциологии», переименованной затем в «фитоценологию», основание которой было положено К о р ж и н с к и м (1888, 1891).

Из целой плеяды фитосоциологов следует назвать П а ч о с с к о г о, К р ы л о в а, бывших, как и К о р ж и н с к и й, предшественниками М о р о з о в а, С у к а ч е в а, начавшего употреблять и термин «фитосоциология» с 1910 г., А л е х и н а, Е л е н к и н а, И л ь и н с к о г о, Р а м е н с к о г о, Ш е н н и к о в а и других. К точке зрения фитосоциологов, именующихся теперь фитоценологами, мы еще вернемся. Хотя в их трудах содержится ложное, преувеличенное представление о роли «социальных отношений», работы их дали огромный материал для роста экологии, главным образом для синэкологии. Слабой стороной их является то, что они, изучая ценоз — лес, степь, луг и т. д. — проходят мимо животных компонентов этого комплекса. Более передовым в этом отношении является С у к а ч е в. Знакомство зооэколога с основными трудами упомянутых ботаников является необходимым.

Зооэкология развивалась у нас гораздо слабее, нежели фитоэкология.

Требования практики в области использования животных ресурсов выдвинулись позднее, чем в отношении растительного мира, и долгое время экологические идеи встречаются лишь спорадически у тех или иных исследователей, работавших над теми или иными вопросами.

Еще в 1833 г. ряд наблюдений экологического порядка провел Н о р д м а н н в южной России (Nordmann, 1833). Особенности степной фауны он объясняет физикогеографическими особенностями юга России, описывает изменения наружных признаков, происходящие под влиянием климата, отмечает изменения в поведении зверей и птиц, проникших из леса в степь. Здесь мы видим тот метод, который G i a r d и G. B o h n называют: méthode éthologique.

Экологического характера данные мы находим в ранних трудах Академии наук, пославшей на Новую Землю две экспедиции Б э р а (Baer, 1838) для определения крайних пределов распространения животных на севере. Этими экспедициями были собраны многочисленные данные для познания природы и фауны полярных стран как сухопутной, так и морской.

Экологические данные имеются в работах по пустыням Арало-Каспийского бассейна Э в е р с м а н н а (Eversmann, 1840, 1850), приводящего сведения о распределении животных по различным стациям), в особенности землероев в зависимости от свойства почв; в работах М е н е т р и э (Menetrié), где даются данные об абсолютной высоте, до которой поднимаются животные в горах; в работах Ч е р н а я (1853) по Харьковской губ.

Экологические данные были собраны М и д д е н д о р ф о м (1860—1878) на севере Сибири, где им был установлен ряд фактов, касающихся вопроса об оседлости птиц, о их перелетах, о зимней спячке зверей и других явлениях экологического порядка. То же им было сделано и для восточной Сибири. Особо нужно остановиться на работе проф. Р у л ь е (1852). В небольшой книжке, содержащей три публичных лекции, этот автор высказывает весьма много ценных мыслей, талантливо пропагандирует экологию. На заключительных страницах книги он резко нападает на односторонность систематиков, изучающих мертвые объекты: «справедливо односторонними кажутся труды тех, которые ценою времени, денег, и здоровья, а иногда и жизни, путешествуя по отдаленным странам, спешат собрать возможно больше шкурок животных, насекомых и раковин, и все занятия свои проводят в том только, что описывают мертвые части, и не заботятся о зна-

[1] Здесь Морозов ошибается: понятие «биоценоз» введено не в зоогеографии. См. ниже.

чения живых целых в природе; которые свои описания мертвых оторванных животных частей основывают нередко на мелочных признаках и, встретив на мертвом остатке лишний бугорок, пятнышко или зазубринку, дают животному новое название, а это название состоит по крайней мере из трех членов — родового и видового названия и указания автора... Стоило бы труда нескольких соединенных первоклассных ученых написать книгу о забавных поучительных погрешностях, сделанных в науке по поводу такого отрывочного одностороннего ее изучения». Дальше следуют пламенные слова, ставшие классическими и говорящие о значении экологического изучения природы. «Вместо путешествий в отдаленные страны, на что так жадно кидаются многие, приляг к лужице, изучи подробно существа — растения и животных, ее населяющих, в постепенном развитии и взаимно непрестанно перекрещивающихся отношениях организации и образа жизни, и ты для науки сделаешь несравненно более, нежели многие путешественники, издавшие великолепные описания и изображения собранных естественных произведений, которые часто имеют одно главнейшее значение для науки — указаний или вопросов на то, что остается сделать, что нужно изучить будущим деятелям в стройной органической связи. Полагаем задачей, достойной первого из первых ученых обществ, назначить следующую тему для ученого труда первейших ученых: исследовать три вершка ближайшего к исследователю болота относительно растений и животных и исследовать их в постепенном взаимном развитии организации и образа жизни посреди определенных условий».

Эти замечательные слова берет эпиграфом к своей книге Северцов (1855), трактующий «о периодических явлениях животной жизни, их взаимной связи и зависимости от внешних условий, местных и климатических».

Северцов, как и Рулье, резко критикует как тех, кто видит всю сущность зоологии в систематике, так и тех, кто видит ее только в морфологии. Он считает, что как классификация животных по наружным признакам — дело только приготовительное, так и самое полное знание построения животного организма тоже не более как приготовительное для исследования животной жизни; жизнь животного не ограничивается развитием зародыша. По окончании зародышевого развития животное только начинает свою самостоятельную жизнь, т. е. тогда начинается деятельность целого организма, возбуждаемая впечатлениями извне. Эта деятельность проявляется рядом явлений биологических, из которых каждое есть результат, внешнее проявление жизненных процессов, совершающихся внутри организма и составляющих исключительный предмет физиологии. Таков выбор пищи, выбор местности, разнообразные движения, каждое с определенной целью. Вследствие этой внешней деятельности и потребностей, удовлетворение которых животное находит только вне своего собственного организма, являются определенные отношения животного к среде, в которой оно живет, и, кроме сходства или несходства в признаках, не менее определенные жизненные отношения к другим видам животных и к остальным особям своего вида.

Все эти жизненные явления составляют то, что мы называем нравами и образом жизни животного. Они сопровождаются рядом последовательных изменений организма, производимых его дальнейшим развитием и влиянием среды, в которой живет животное. В высказываниях Северцова ценно то, что он стремится к познанию истинной материальной связи между животным организмом и средою.

Элементы экологии в применении к зоогеографии имеются в общей части упоминавшейся раньше работы Мензбира (1882). Но все же надо сказать, что экологии, как науки, в России не существовало до Великой Октябрьской социалистической революции. Еще в период с 1896—1919 гг. экология как дисциплина отсутствовала и в университетах, и на научных съездах, и в литературе. В зоологии почти безраздельно господствовали морфология и систематика. Замечательные экологические идеи В. О. Ковалевского, выраженные им в работах по ископаемым копытным, не нашли отклика среди морфологов.

Лишь в рыбном хозяйстве да в деле борьбы с вредителями в лесном и сельском хозяйстве, в связи с требованиями жизни, был интерес к работам экологического порядка. В работах рыбохозяйственных экспедиций, в трудах энтомологических станций, в трудах по лесоводству мы видим иногда работы экологического характера. Стоит вспомнить работы Шевырева (1910, 1912) о короедах, паразитах и сверхпаразитах, работы Порчинского (1906, 1907) о комарах и оводах, работы о таких вредителях как кузька, гессенская муха, и много других; работы Россикова (1908, 1914) по

мышевидным грызунам. В работах этого рода есть экологические моменты, но экологии еще нет. Лишь после Великой Октябрьской социалистической революции, когда у нас явилось совершенно иное отношение к производительным силам и жизнь предъявила другие требования к науке, экология получила мощный толчок к развитию (см. К а ш к а р о в, 1937).

Зоология быстро стала менять свое лицо. В самой морфологии наметились сдвиги в сторону синтеза ее с другими науками. На втором съезде зоологов в мае 1925 г. М. М. В о с к о б о й н и к о в, докладывая об анализе приспособлений как методе филогенетического исследования, о переходе от изучения только скелета к изучению приспособлений на живых формах, к изучению функций жаберного аппарата, сказал: «Таков пульс жизни, такова новая струя. Мы сдвигаемся в сторону изучения жизни». А. Н. С е в е р ц о в в декабре 1927 г. на третьем съезде указывал на необходимость синтеза морфологии и других наук. Зоологические съезды, заменившие съезды естествоиспытателей и врачей, включили в программу своих работ вопросы экологии. На них появились секции «систематики, зоогеографии и экологии».

На четвертом съезде уже были вынесены резолюции по чисто экологическим темам, например, о необходимости изучения экологии промысловых животных, о необходимости разработки методов количественного учета и т. д.

Резко изменилось содержание центрального органа зоологической мысли — «Зоологического журнала», до 1917 г. печатавшего почти исключительно морфологические статьи, а теперь помещающего на своих страницах большею частью экологические работы. С 1931 г. Управление университетами начало издавать «Журнал Экологии и Биоценологии», перешедший затем в спорадически выпускаемый сборник — «Вопросы экологии и биоценологии» (вышло 7 книг). На Украине издается Академией наук «Сборник работ по экологии наземных животных».

Экология начинает преподаваться в ряде университетов, организуются лаборатории экологии. Всесоюзный научно-исследовательский институт пушного хозяйства и оленеводства с рядом охотничье-промысловых биологических станций ведет большую работу по изучению экологии промысловых зверей, Центральная лесная опытная станция в Москве, Всесоюзный тропический институт с рядом филиалов и Институт экспериментальной медицины — по экологии патогенных организмов и их передатчиков. Институт микробиологии и эпидемиологии очень много сделал по изучению экологии грызунов — носителей эндемичных заболеваний. Работы по экологии рыб и паразитов рыб (работы школы проф. В. А. Д о г е л я) ведут различные рыбохозяйственные институты и станции. Огромную и разностороннюю экологическую работу ведет сеть госзаповедников. На Украине в Асканиа-Нова основан был Степной экологический институт и при институте гибридизации — Отдел степной акклиматизации, где проводятся работы по экологии домашних животных. Всесоюзный институт растениеводства на своих станциях проводит ряд экологических исследований пустынь в целях их освоения и т. д. Особое место занимал заповедник Ленинградского государственного университета «Лес на Ворскле», занимавшийся изучением биоценозов.

Появляется ряд книг и сборников, посвященных теоретическим вопросам экологии и экологическим основам хозяйств, организуются дискуссии по основным вопросам экологии. Для развития экологии открывается в связи с задачами социалистического строительства большое будущее. Залогом успеха в этом отношении служит то, что у нас сразу ставятся на научное обсуждение основные принципиальные вопросы экологии, разрабатывается ее программа.

Возможности для развития экологии у нас в Союзе колоссальны, так как коренное переустройство всего народного хозяйства требует от биологов экологических работ во всех направлениях. Кроме того необычайное разнообразие природных условий в СССР также благоприятствует развитию у нас экологии. Этому развитию чрезвычайно способствует имеющаяся у нас обширная сеть государственных заповедников. Успехи советской экологии нашли высокую оценку у иностранных экологов. Об этом говорят такие факты как требование введения для студентов экологов обучения русскому языку вместо французского в Иллинойском университете (Ш е л ф о р д), как составление библиографии более 600 советских экологических работ (C a r p e n t e r, 1939), как перевод и издания ряда работ советских экологов в Англии и т. п.

ГЛАВА ВТОРАЯ

ФАКТОРЫ СРЕДЫ И ЗНАЧЕНИЕ ИХ В ЖИЗНИ ЖИВОТНЫХ И В СОЗДАНИИ БИОЦЕНОЗОВ

ОБЩЕЕ О ДЕЙСТВИИ ФАКТОРОВ

Среда, факторы, условия существования. Между организмом и средой существует непрерывное взаимодействие, постоянно меняющееся; организм непрерывно приспособляется к изменяющейся среде, воздействуя в свою очередь на последнюю. Экологу необходимо знать как организм, так и среду, на которую организм реагирует; надо знать основные условия жизни животных. Условия среды, влияющие на жизнь, мы называем факторами среды. Рассмотрим их значение в жизни организмов.

Животные, как и растения, распространены по всей земле. Но они далеко не везде одинаковы, и далеко не везде одинакова плотность населения. Проявления жизни крайне разнообразны. Имеются области, совершенно лишенные растительной и животной жизни. Примером могут служить глубины Черного моря, отравленные сероводородом, вода Мертвого моря. Бедна жизнь в высоких широтах Арктики, где отсутствует целый ряд не только видов, но и больших групп животных и растений, а то, что там существует, характеризуется совершенно своеобразными чертами организации и поведения. Бедна жизнь и в тундре; лишь летом она обогащается большим количеством прилетных форм. Бедна и крайне своеобразна жизнь в пустынях и, наоборот, необычайно богата и разнообразна в тропическом лесу.

Почему так неравномерна плотность, почему столь разнообразны формы жизни в разных местах поверхности земли?

Неодинаковая плотность жизни на земле (и в воде) и различный ее характер зависят от того, что для жизни организмов необходимо наличие определенных условий существования, необходим приток определенных веществ для построения тела организмов. Различные организмы предъявляют в этом отношении различные требования. А так как условия существования распределены по земле неравномерно, встречаются в различных комбинациях, то различные организмы распределены по земле также неравномерно, образуя различные группировки.

Каждый вид имеет свои «условия существования», если под этим термином понимать иное, нежели «среда обитания». Среда — это то, что окружает организм. Среда обитания обозначает географические связи организма. В «среде» многое для организма безразлично, или почти безразлично, имеет значение лишь через ряд опосредствований. Биологическая связь с теми или иными элементами среды определяется как «условия существования». Это различие надо ясно понять. Для эколога важно не то, где вид живет, а что виду необходимо, какие элементы среды, факторы для него необходимы. Лишь в этом случае наше знание даст нам возможность внедряться в природный комплекс, перестраивать последний. Если мы устанавливаем, что лама живет и на высокогорье Андов и в равнинах Патагонии, это само по себе еще ничего нам не говорит о возможности найти место для ее акклиматизации тут или там. Если же мы установим, что одним из ее условий существования является сравнительно низкая годовая температура, это уже имеет практическую ценность.

Не все элементы среды обитания являются факторами, влияющими на организм. И не всякий фактор является «условием существования». «Условия существования» это

те факторы, которые являются необходимыми для существования данного вида, для его жизни и развития, или же исключают возможность его существования.

«Условия существования» вида всегда являются результатом длительного отбора. «Условия существования» определяют «приспособленность вида» к определенным условиям, «его экологические требования», без удовлетворения которых он не может существовать. Так как каждый вид создавался в постоянно и циклически изменяющейся среде, то сам он при этом должен был непрерывно изменяться, и в конце концов эти изменения были закреплены отбором, как адаптации на разных стадиях развития. Поэтому у каждой стадии развития организма должны быть свои «условия существования».

Учение о стадийном развитии растений, введенное в науку Лысенко, разработано последним в стройную теорию (1935, 1936 и др.). Согласно этой теории, не только разные виды растений требуют разных условий существования, но на разных стадиях своего индивидуального развития они требуют неодинаковых условий. И эти требования являются отражением истории вида, являются результатом тех приспособлений, которые выработались у данного вида путем естественного отбора в процессе его филогенетического развития под влиянием окружающей среды.

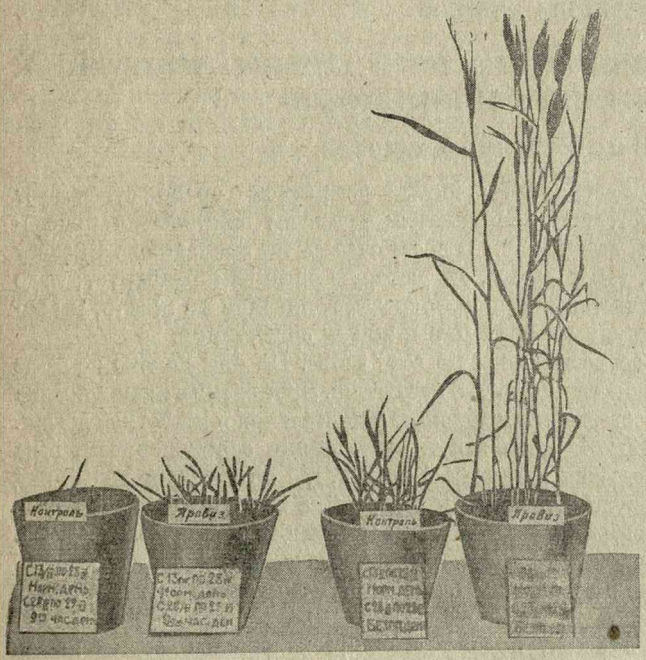


Рис. 1. Озимая пшеница «Степнячка».

Опыт доказывает, что светом нельзя заменить требуемые первой стадией развития (яровизации) соответствующие условия влажности и температуры (см. вазон второй справа). С другой стороны, после прохождения первой стадии — яровизации — свет является необходимым условием существования второй стадии развития—«световой», что показывает сравнение крайнего справа вазона и второго слева. Оба растения в этих вазонах были яровизированы, но одно (второе слева) было поставлено на короткий день, а другое (крайнее справа) — на непрерывное освещение. (Из Лысенко и Презент.)

Семя пшеницы в первой стадии (стадии яровизации) абсолютно не реагирует на условия освещения, хотя свет составляет весьма заметный элемент среды; оно безразлично к нему. Для развивающегося растения в это время важны температура и влажность, они являются для него факторами, а определенная интенсивность их — «условиями существования», так как с комплексом — температура определенной высоты плюс влажность определенной величины — растение вступает во взаимодействие и под их влиянием развивается. Во второй стадии, которую можно назвать «световой» стадией, развивающееся растение становится другим. И та же самая среда для него теперь уже не та же. Теперь оно нуждается в определенном освещении; характер света — совершенно безразличный элемент среды, не фактор в первой стадии, — теперь становится совершенно необходимым «условием существования». Описанное превосходно иллюстрируется опытом Лысенко с озимой «Степнячкой» (рис. 1).

Семена так называемой верблюжьей колючки *(Alchagi camelorum)* прорастают лишь в том случае, если они предварительно подверглись действию высокой температуры и света, а затем намокания, как это бывает с этим растением в природных условиях. Лишь после этого влажность становится для *Alchagi* фактором и условием существования. У других растений, растений севера, необходимым оказывается промораживание.

Имеет ли место различие во влиянии элементов среды на различные стадии у животных? Этим вопросом в свете учения Лысенко никто еще не занялся, но, несомненно, что и здесь имеется такое же различие взаимоотношений среды и организма на различ-

ных стадиях развития последнего, причем у разных видов или пород диких и домашних животных это взаимоотношение будет иное, в зависимости от природы вида или породы. А природа эта создалась в результате долгой истории развития путем отбора в определенных условиях. В качестве примеров приведем следующие.

Джонсон (Johnson, 1924) установил, что для взрослых культурных пород овец вполне подходящими температурами являются температуры в пределах от —2 до +24° С, тогда как в период течки оптимальные температурные пределы суживаются до +2,5 — +9,5°, а в период ягнения они равны от +6 до +17,5° С. Различия коренятся несомненно в различиях физиологии этих периодов. Но какими экологическими причинами они обусловлены? Возможно, что здесь мы видим отражение прошлого рода *Ovis*. Предки домашних овец были животными южных предгорных степей, искавшими в жаркое время года прохлады в горах. Течка имела место в конце лета — начале осени, ягнение весною, когда миновали холода, но еще не наступила летняя жара. Приспособлением к этим условиям и явились различные температурные оптимумы в указанные периоды жизни овец.

Способность регулировать температуру тела вырабатывалась в процессе филогенеза постепенно. У низших млекопитающих (например у Monotremata) гомотермия еще не вполне достигнута. То же установлено и для молодняка некоторых млекопитающих. Возможно, что здесь имеет место отголосок того времени, когда третичные предки современных млекопитающих жили в более благоприятных условиях. Так, например, исследования Кудрявцева (1938) показали, что с возрастом у растущих поросят (1—4 мес.) наблюдается все меньшая зависимость между интенсивностью обмена и температурой среды. И у телят зависимость теплопродукции от температуры воздуха выражена в меньшей степени в старшем возрасте. Иначе говоря, и у поросят, и у телят гомотермия вырабатывается с возрастом.

То, что пойкилотермность филогенетически древнее гомотермности, ясно из того, что первая свойственна низшим классам позвоночных, а вторая — высшим. К этому же взгляду приводит работа Кругер и Дуспива (Kruger и Duspiva, 1933). Эти исследователи показали, что способность к терморегуляции различна у взрослых и молодых ящериц. Молодые экземпляры нагреваются быстрее и до более высокой температуры, нежели взрослые. В данном случае это различие объясняется более темной окраской молодых, которая с филогенетической точки зрения является более древней. Следовательно, и большая пойкилотермность молодых ящериц филогенетически древнее.

Много примеров различного влияния фактора на разные стадии развития можно найти в энтомологии.

По Уварову (Uvarov, 1932), марокканская кобылка *(Duciostaurus maroccanus)* в Малой Азии по-иному относится к температуре и влажности в различных возрастах, почему климатические пределы для разных стадий также различны.

У этой кобылки яйца, начав развиваться в конце мая — июня, останавливаются затем в развитии и остаются в одном состоянии в течение лета, осени и зимы. Весною начинается быстрое развитие. Тут мы видим приспособление к переживанию сухого жаркого времени года. Очевидно, что за летнее и зимнее время зародыши претерпевают известное развитие, внешне не выражающееся.

Гусенички бабочки боярышницы *(Aporia crataegi)*, вылупившись из яиц в середине лета, кормятся короткое время и, достигнув 3-го возраста, впадают в малоподвижное состояние, оставаясь неподвижными в гнездах из листьев и паутины, несмотря на высокую температуру в течение лета. Перезимовавши, они под влиянием весеннего тепла выползают из зимних гнезд и начинают питаться и быстро проделывают свое развитие.

В этом случае температура в одной стадии не является фактором, вызывающим подвижность, в другой вызывает последнюю.

Гусеницы озимой совки *(Euxoa segetum)*, по Сахарову, хорошо перезимовывают в 5-м возрасте, а младшие возрасты легко вымирают. Здесь также, надо думать, отбором закреплена определенная выносливость по отношению к низким температурам в определенном возрасте. Такие явления известны и у жуков и у саранчёвых. Так, у тлевой коровки *(Coccinella 7-punctata)* куколки не приспособлены к перезимовке и вымерзают, если развитие запаздывает и куколкам приходится зимовать (Добржанский, 1922).

Возможно, что у ряда бабочек сказывается влияние пережитого данными видами периода великого оледенения, когда отбор выработал у них способность переживать зиму в виде куколок.

На основе приведенных данных мы должны признать, что не только разные внешние условия неравнозначны в их действии на организм, но они неравнозначны и на разных стадиях развития в разных возрастах для одного и того же вида.

Таким образом, биологическая ценность элементов среды весьма различна: среди них имеются такие, которые на самом деле принимают участие в жизни и развитии организма, вступают с ним во взаимоотношения, другие являются менее важными, третьи — индифферентными.

Указанное различение среды, факторов и условий существования не только теоретически правильно, но и практически важно. Мы увидим это в главе акклиматизации, говоря о географических аналогах, интродукции и т. д.

Благодаря неравномерному распределению по земле элементов среды, благодаря тому, что различные элементы ее являются факторами и условиями существования для одних типов, будучи безразличными для других, благодаря тому, что и для одного и того же вида разные факторы являются условиями существования в различные периоды его жизни, благодаря тому, что таким образом даже два рядом растущих растения или бок-о-бок существующие животные живут в сущности не в одних и тех же условиях, — мы видим большую пестроту в распределении жизни. Выше, в работе П я т н и ц к о г о, мы уже видели, как эта пестрота создается распределением факторов, благоприятных для данного вида (непарного шелкопряда) или неблагоприятных. Мы увидим это также на примере эфемерид и Trichoptera, распределяющихся по водоемам в связи с распределением факторов, главным образом — быстроты течения и содержания кислорода. *В каждом данном месте мы видим очень сложное сочетание факторов, и для присутствия в нем того или иного вида нужно определенное их сочетание.* Среда обитания рыбы — вода, но для каждого вида рыб необходимо определенное содержание кислорода, определенное содержание водородных ионов, определенная температура, сила движения воды, наличие определенного рода добычи. При этом в разном возрасте потребности вида меняются. Это можно видеть на примере изменения объектов питания сельди в разные возрасты (рис. 2).

Совокупность условий, или факторов, в каком-либо месте (рассматривая их с известной точки зрения) образует своего рода «сито», отсеивающее определенные виды. Сито это необычайно сложно, ибо количество факторов, составляющих любое местообитание организмов, очень велико. Кроме того, один и тот же фактор имеет различное значение для организмов, смотря по тому, в комбинации с какими другими факторами он действует. Ж а к Л е б (Loeb J., 1893, 1910 и др.) и его школа в целом ряде работ о так называемых тропизмах показали, например, что некоторые водные животные диаметрально противоположно реагируют на свет в щелочной и в кислой среде. Строго говоря, действия отдельного, изолированного фактора не существует. Оно может быть лишь преимущественным.

Отсеивание, отбор организмов, соответствующих данной комбинации факторов в данном местообитании, ведет к тому, что различные места земной поверхности, суши и моря населены различными видами, различными группировками организмов. Среда — сито, комплекс факторов, пропускает, конечно, более или менее однородные формы. Поэтому группировка растений или животных в любом месте будет всегда включать в себя более или менее однородные формы, с более или менее общими чертами организации и поведения. Это сходство форм будет тем больше, чем ближе те или иные факторы данной среды к границе допустимого. Организмы тундры или пустыни гораздо более однородны, имеют более общую «физиономию», нежели группировки организмов в тропиках, представляющие необыкновенное разнообразие благодаря обилию благоприятных условий существования. Это можно иллюстрировать хорошо известным примером сборов Б э т с о м (Bates) бабочек в Бразилии. Он собрал в 2 дня 46 бабочек, принадлежащих к 39 видам, и 39 бабочек, относящихся к 33 видам, из которых 27 были иные, чем в сборах предыдущего дня. Известно, что на Яве легче найти 100 видов пауков, чем 100 особей одного вида. Остров Борнео так же богат видами птиц, как Европа, которая в 13 раз больше этого острова. В Индии 297 000 видов насекомых, а в Гренландии — 437.

Все факторы среды могут быть подразделены на следующие группы, соответственно их характеру, путям и способам соприкосновения организма со средою:

1. Факторы климатические, атмосферные.
2. Факторы эдафические, почвенные, включая в эту категорию и рельеф.
3. Факторы биотические.

Мы рассмотрим роль этих факторов отдельно, хотя действует всегда их комплекс, общая их констелляция, и действие каждого из них находится в зависимости от действия других.

Как действуют факторы среды. Но прежде чем рассматривать действие каждой группы факторов, рассмотрим, *как вообще действуют факторы на организм*, почему они могут подавлять его или, наоборот, вести к процветанию, почему факторы содействуют большей или меньшей плотности популяции, почему они создают различные группировки видов.

Факторы влияют на поведение, распространение и т. д. животных потому, что они влияют в положительную или отрицательную сторону на физиологические процессы. При этом действие это может быть прямым, непосредственным, косвенным — через

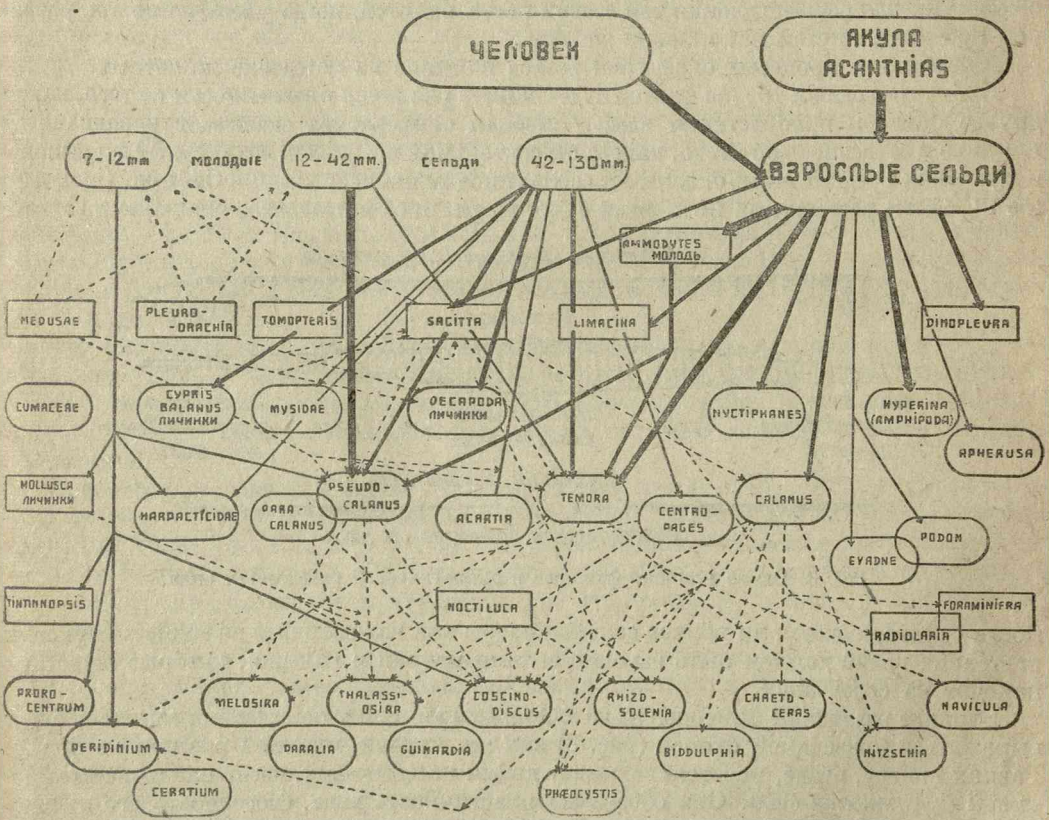


Рис. 2. Пищевые связи сельди в разных возрастах в Северном море.

Следует обратить внимание на то, как отражается размер сельди в различных возрастах на ее пище. (По Hardy из Зернова.)

влияние на какой-либо прямо действующий фактор, или отдаленным — через посредство нескольких промежуточных факторов.

Влияние на организм зависит не только от характера, от качества фактора, но и от его дозировки, от того, в каком количестве имеется тот или иной фактор.

Аналогичное явление мы видим в действии некоторых медикаментов на организм. Многие вещества, например, в малой дозе вызывают возбуждение, при повышении дозы достигающее определенной силы, а по достижении некоторого предела возбуждающее действие ослабевает, а развивается обратный процесс, заканчивающийся параличом и смертью.

Отсюда вполне понятно, что для каждого фактора имеется доза, дающая для данного вида наилучший эффект, или *оптимум*, и дозы, дающие наихудший эффект, или *пессимум*. Оптимум каждого фактора, конечно, будет весьма различен для различных видов. Например, некоторые организмы арктических морей живут при температуре ниже 0° (вода не замерзает благодаря солености); лютик *(Ranunculus natans)* в холодной пустыне

центрального Тянь-Шаня, по нашим наблюдениям, ежедневно замерзает по ночам вместе с водой, в которой растет, и тем не менее остается живым; с другой стороны, в тропических морях развивается богатая жизнь при температуре выше 32°, есть жизнь в горячих ключах с температурой до 77° С (Брюс, 1927).

Оптимум в отношении того или иного фактора неодинаков не только для разных видов: он неодинаков для различных физиологических процессов.

Гербильский (1939) показал, что «рост организма, развитие половых клеток и нерест у рыб являются процессами, весьма зависимыми от условий существования. Ведущим фактором среды, влияющим на эти процессы, является температура; причем температура, необходимая для развития половых клеток, не совпадает с температурой, необходимой для икрометания. Рост соматических элементов (клеток и мышечных волокон) осуществляется в температурных условиях, резко отличающихся от условий, необходимых для осуществления той стадии роста ооцитов, когда увеличение их размеров происходит путем накопления желтка».

А указанные процессы оказывают резкое влияние на поведение животных.

Кроме того один и тот же фактор будет влиять различно в зависимости от того, какие другие факторы присутствуют здесь. Высокая температура оказывает неодинаковое влияние в зависимости от того, какова относительная влажность воздуха. 50 мм осадков в пустынях Средней Азии оказывают совсем иное влияние, нежели в Сибири. Одни и те же кормовые растения на пастбищах будут иметь иное питательное значение в зависи-

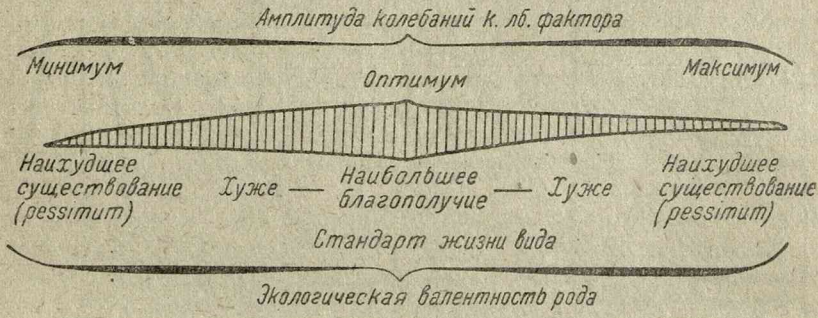


Рис. 3. Схема влияния факторов и экологической валентности вида.

мости от того, имеются ли вблизи солончаки, так как находящийся во многих кормовых растениях калий должен быть замещен солями натрия и кальция, которые животные находят на солончаках.

Влияние различных факторов на те или иные функции и поведение организмов будет выражаться приводимой схемой (рис. 3) или же кривой, имеющей различную форму. Размах кривой, иначе, расстояние между двумя пессимумами, носит название *экологической валентности вида*. Она обозначает пластичность вида, способность его приспособляться к изменяющимся условиям. Более широкая валентность по отношению к тому или иному фактору обозначается прибавкой к названию фактора приставки «эйри» (от греческого слова εὐρύς широкий), узковалентные виды характеризуются таким же образом с приставкой «стено» (от слова στενός узкий). Таким образом говорят об эйритермных и стенотермных видах, об эйригалах и стеногалах и т. д. (см. ниже).

Относительность оптимума. Оптимум является, конечно, не абсолютной величиной для вида, а всегда относительной. Так, например, оптимальная для вида температура, при которой метаболизм в организме происходит наиболее энергично, будет оптимальной для него лишь при условии, если будет в наличии необходимое количество пищи. При ее недостатке организм будет голодать сильнее, чем, например, при более далекой от оптимума температуре, и для организма последняя может быть выгоднее. Несомненно, что заморозки по ночам не являются благоприятным условием для растения. Однако культивируемый на Памире ячмень развивался нормально при заморозках и очень слабо при утеплении его по ночам. Причина заключалась в том, что при утеплении ячмень за ночь растрачивал на процессе дыхания то, что накоплял за короткие утренние часы, пока шел ассимиляционный процесс, по особым условиям имеющий место на Памире только в эти часы. Для суслика оптимальная температура будет иная во время бодрствования и во время сна.

Границы оптимума отнюдь не являются абсолютно константными. Подвергая организм тому или иному воздействию, возможно перешагнуть оптимальные границы. Наша советская действительность дает этому ряд блестящих доказательств. И. В. Мичурин и Т. Д. Лысенко, вводя соответственные приемы воздействия среды, агротехники и отбора, добились блестящих результатов по приспособлению плодовых и сельскохозяйственных растений к новым гидро-метеорологическим условиям.

Точно так же, как относителен и подвижен оптимум, подвижны и относительны и крайние пределы фактора, при которых вид выживает. Например, гусеницы озимой совки тем скорее гибнут от холода, чем выше содержание воды в их теле. Известной подготовкой животного можно сдвинуть летальные для него границы. Это чрезвычайно важный момент в мероприятиях по акклиматизации, по внедрению животных или сельскохозяйственных культур в новые районы. При интродукции на Памир монгольская капуста не вымерзла при наступлении ночных морозов в —18°, тогда как в более низком и теплом поясе гор она вымерзла. Произошло это от того, что в более высоком поясе капуста с самого начала роста подверглась пониженным температурам и «закалилась», ее нижний пессимум отодвинулся еще ниже.

Различные организмы оказывают меньшее сопротивление действию уклоняющихся от оптимума факторов, находясь в активном состоянии, когда в тканях находится больше воды, и более стойки в состоянии неактивном. Поэтому семена и споры легче всего противостоят уклоняющимся факторам. Например, неактивные дрожжи выдерживают температуру до 114°, споры бактерий до 120—130°. Содержащие воду листья и травянистые стволы растений умеренного климата гибнут при температуре уже в 0° и даже от 2 до 4°; сухие же и неактивные семена и подземные части выдерживают температуры в —3 и до —14°.

Отсеивающая роль факторов. Комплекс факторов какого-либо места на земле можно сравнить с ситом, точнее с рядом сит с отверстиями разной формы и величины. Каждый организм, занимающий данное место, должен пройти целый ряд сит, быть в соответствии с целым рядом факторов. Иначе он будет «отсеян» и не сумеет здесь удержаться.

Наиболее отсеивающее влияние оказывают «узкие места» сита, т. е. факторы, которые находятся «в минимуме» или в «максимуме», в количестве, стоящем на границе допустимого. Эти «факторы» в недостаточном или в избыточном количестве являются как бы пробным камнем для видов и целых группировок. Они часто являются причинными факторами, определяющими присутствие или отсутствие в данной группировке тех или иных видов.

Следует иметь в виду, что более важными являются, быть может, условия не средние, а крайние. Крайние температуры, крайняя влажность, засуха, наводнения и ветер часто оказывают решающее влияние на процветание вида. В пустынных и полупустынных условиях засуха может уничтожить растительность и животных. Крайние условия, временами возникающие, сильнейшим образом влияют на распространение видов, могут класть предел последнему. С другой стороны, в некоторые годы крайние условия могут служить проводником для некоторых видов на новые места обитания, содействовать расширению их ареала. Поэтому при объяснении ареалов, занимаемых видами, при решении вопросов акклиматизации и районирования домашних пород и хозяйственных культур, при выработке приемов ухода за ними (стоит вспомнить последствия «джута» — массовой гибели овец от бескормицы) необходимо иметь в виду не только средние условия, но и возможно крайние.

Однако выражение «в минимуме» не следует понимать в смысле *закона минимума* Либиха, установившего в середине прошлого столетия положение, что урожай находится в соответствии с тем количеством питательного вещества, которое находится в наименьшем количестве. Только повышение этого фактора может повысить урожай, повышение же других условий бесполезно. Аналогию этому «закону» видели в бочке Добенека. Если в бочке имеется сбоку несколько отверстий, то сколько бы мы ни наливали воды, она всегда будет останавливаться на уровне нижнего края нижнего отверстия, и закрытие других отверстий нисколько не поможет поднять уровнь.

Этот закон минимума отвергнут в агрономии. Если пастбище для овец недостаточно емко, то, согласно Либиху, оно может прокормить только определенное небольшое количество овец. Однако умелое использование пастбищ по сезонам, утепление зимних помещений овец и т. д. может увеличить фактическую емкость данного пастбища.

В связи с вышеуказанным значением крайних условий Тэйлор (Taylor, W. P., 1934) предложил формулировать закон Либиха таким образом: «Рост» и функционирование организма зависят от объема существенного фактора среды, присутствующего в минимальном количестве в течение самого критического сезона года, или в течение самого критического года или лет климатического цикла».

Подвергнутый критике закон Либиха заменил закон Митчерлиха (Mitscherlich, 1909, 1921), закон совокупного действия факторов. Закон этот также возник в агрономии, в связи с вопросом о потребности почвы в удобрениях. Согласно Митчерлиху, урожай зависит от всех действующих в данном случае факторов: «существует определенная функциональная зависимость между притоком того или иного фактора и высотой урожая». Митчерлихом дана формула, согласно которой можно вычислить, какой процент максимальной урожайности даст каждый фактор, если он взят в том или ином количестве. Но коэффициент меняется для разных факторов роста, он меняется от формы, в которой вносится вещество, меняется от характера почвы, в которую вещество вносится, и т. д. Нельзя говорить о действии на растение только отдельных, изолированных друг от друга факторов роста. Мы имеем на самом деле взаимодействие растения со всей совокупностью факторов. Изменение одного фактора может изменить действие других факторов. Например, при внесении в почву фосфорнокислого питания улучшается водный режим: фосфорнокислое питание есть не только питание, но и одна из мер борьбы с засухой.

Изучать действие на организм одного фактора изолированно от других, конечно, методологически неправильно. Для правильного развития, роста и процветания вида необходим одновременный приток всех необходимых условий и определенное соотношение между ними.

Поэтому и закон Митчерлиха неправилен, хотя и были сделаны попытки применения его в экологии водной среды, в гидробиологии, для определения «урожая в водоемах».

В экологии «закон» Либиха может применяться в значительно измененной редакции Тиннемана (1926). «Тот из необходимых факторов окружающей среды определяет плотность популяции данного вида живых существ (от нуля до максимального развития ее), который действует на стадию развития данного организма, имеющую наименьшую экологическую валентность, притом действует в количестве или в интенсивности, наиболее далеких от оптимума. В этой редакции закон может быть назван «законом минимума, оптимума и максимума». Чаще всего он касается ранних стадий: яиц, молодняка и распространения и густоты живых существ. В качестве примера можно привести распространение мароккской кобылки *(Duciostaurus maroccanus)* в Малой Азии, по Уварову (Uvarov, 1932). Кобылка эта всегда представляет достаточную плотность популяции в предгорьях, но лишь в некоторые годы — в долинах. Причиной является то, что здесь в июле и августе для яиц оказываются слишком высокие температуры, а в октябре, декабре, январе и феврале — слишком много осадков. То и другое оказывает на развитие кобылки неблагоприятное влияние.

В пустынях отсутствует целый ряд растений и животных прежде всего потому, что пустыни безводны; вода, фактор, необходимый для существования организмов, присутствует здесь в недостаточном количестве, хотя бы другие факторы были в количестве достаточном, а даже самая богатая почва без воды не даст ничего. Наличие избытка солей в солончаковой пустыне или, например, в Мертвом море или в Карабугазском заливе, также препятствует проникновению сюда многих растений и животных. Известно влияние избыточно соленого Карабугаза на проникающих сюда рыб: их трупами бывает усеяно побережье залива. Не следует придавать исключительного значения одному фактору, но с фактором, наиболее уклоняющимся от оптимума и действующим на наименее валентную стадию, приходится очень считаться, например, при интродукции иноземных видов. Здесь приходится учитывать все условия. Один фактор, находящийся в пессимуме, может опрокинуть все наши построения.

Анализ экологических условий мест обитания южноамериканских лам и нагорий Памира показывает, что имеется большая вероятность в том, что ламы приживутся на Памире, найдут здесь благоприятные условия существования. Но большое сомнение вызывает то, что молодняк у лам должен появиться в такое время, когда климатические условия для него будут крайне неблагоприятны. Пустыня Муюн-Кумы представляет прекрасное место для интродукции туда каракульской овцы и по климатическим усло-

виям, и по эдафическим, и по кормовым. Но есть одно «но»: в Муюн-Кумах весной мало эфемеров, а они составляют самый основной корм этой овцы весной. Все условия делают заросли камышей по р. Сыр-Дарье подходящим местом для акклиматизации там нутрии, но одно обстоятельство (ледяной покров зимой и сильные северо-восточные ветры) сводит на-нет все преимущества района. При акклиматизации кроликов в Туркменистане на воле высокие температуры оказались губительными для молодняка. В минимуме и максимуме может оказаться и биотический фактор; например, в засушливые годы грызуны могут оказаться на сухих пастбищах в таком количестве, что уничтожат всю растительность. Примеров можно привести очень много.

Взаимодействие факторов. Как выше было указано, факторы влияют один на другой, действуют на организм не отдельные факторы, а их совокупность. Например, для развития животной жизни в северных и южных пустынях Средней Азии важны все факторы, здесь действующие в их соотношении друг с другом: температура, характер распределения осадков в году, почвы, характер засоления, характер развивающейся под влиянием этих факторов растительности, наличие некоторых паразитов (пироплазмоза) и т. д. Изолированного действия отдельных факторов нет, хотя, конечно, каждый фактор имеет свое влияние, иногда решающее, и его роль может быть изучаема. Действует каждый фактор, но лишь взаимодействием их создаются необходимые условия к возникновению определенных соотношений.

Зависимость факторов друг от друга привела Ф р и д е р и к с а к созданию понятия «голоцена» — фактора единства, которым он обозначает всю совокупность (не сумму) факторов, влияющих специфически на местные условия. Голоцен — комбинация местных факторов, объединенных взаимодействием друг на друга. Голоцен на каждый вид действует по-разному, разными факторами.

Понятие о голоцене, кроме правильной общей идеи о взаимодействии и обусловленности действия различных факторов, не вносит в экологию ничего, что могло бы иметь практическое значение, является только лишней категорией, ненужным термином, а потому мы его оставим без дальнейшего рассмотрения. Изучать голоцен, эффект всех факторов биотопа [1] в их взаимодействии, мы все равно не можем, хотя это и было бы желательно. Мы всегда расчленяем проблему и изучаем каждый фактор отдельно, не забывая, что в присутствии других факторов он действует иначе, что комбинация факторов дает нередко иные результаты, нежели показывает один фактор.

Возможность замещения одних факторов другими. В связи с этим действие того или иного фактора может быть изменено действием другого фактора, а нередко замещено частично или полностью (R ü b e l, 1935). Эта замещаемость факторов имеет, во-первых, теоретическое значение, говоря против закона минимума Л и б и х а, так как влияние минимум фактора может ослабляться воздействием другого фактора, а затем, имеет и большое практическое значение, помогая лучше понять природный комплекс и давая нам в руки больший оперативный материал при вмешательстве нашем в природу.

Замещение одного фактора другим может итти столь далеко, что эдафический фактор может замещать климатический и, наоборот, один климатический замещается другим и т. д. Осадки могут замещаться частично влажностью воздуха или туманом; поэтому в пустынях по берегу моря могут жить растения, нуждающиеся в значительном количестве осадков, например, *Sequoja sempervivens* в Калифорнии.

Причина замещаемости в этом случае понятна: при большой влажности растение, получающее немного воды, меньше тратит ее. Низкая температура может по той же причине замещать осадки; при более низкой температуре лес растет при меньшем количестве осадков. Ветер играет ту же роль, что недостаток осадков, и потому может быть причиной развития пустынь. Примесь извести делает тяжелую глинистую почву равноценной физически легкой почве, вызывая коагуляцию и создавая этим структурность, а также нейтрализуя почву.

Пустыни развиваются не только при наличии недостатка осадков, т. е. при физической сухости, но и в том случае, если имеется ряд факторов, мешающих усвоению воды растениями, т. е. так называемая физиологическая сухость. Ветер может создавать пустыню, как и недостаток осадков. Песок является проводником южных форм на север, так как соответственным образом изменяет климат (экоклимат); то же самое наблюдается на

[1] *Биотоп* — пространственно выраженный комплекс факторов, прежде всего почвенных.

известковых толщах (в Центральной Европе, на южных склонах), на юге же песок означает бо́льшую влажность. На «Великой равнине» США развивается ассоциация *Boutelouetum* (grama grass) при 40 см осадков, *Andropogetum scoparii* (bunch grass) развивается лишь при 50—60 см осадков. Но на песке эта ассоциация развивается при 40 см, песок отчасти заменяет осадки, лучше сохраняя влагу. Глинистые холодные почвы на юге замещают северный климат (например, на юге Средней Азии, возле Кушки, развиваются пустыни северного типа благодаря почвам). Реки во многих случаях замещают климатические факторы, и по рекам южные комплексы проникают на север, северные на юг. Даже в Ливийской пустыне вдоль сухих русл развивается тополевый лес. Мощные по толщине почвы, не скоро высыхающие, с малыми колебаниями температуры, заменяют в некоторой степени океанический климат.

Особенно следует подчеркнуть, что человек может своей деятельностью заменять самые различные экологические факторы. Так, при помощи ирригации он возмещает недостаток осадков. То же самое, хотя и в меньшей степени, достигается обработкой почвы; при помощи теплиц, парников, отопления садов во время заморозков, как это наблюдается в Калифорнии, замещается недостаток тепла; ряд факторов заменяется «яровизацией», позволяющей переносить культуры в места, казалось бы, совершенно неподходящие для них по их природному комплексу; продолжительность летнего периода заменяется впрыскиванием в плоды (например томатов) алкоголя, вызывающего их дозревание; недостатки почвы исправляются внесением удобрений; косьба или выпас коров создает степь (как это было в заповедной степи под Пензой) там, где потенциально должен был быть лес, являющийся формацией более северного климата, или пустыню на месте бывшей прерии, как это имело место в Аризоне.

Помимо отсеивающей роли факторов в создании определенных группировок, факторы среды играют роль в выработке приспособительных типов или «жизненной формы». Колючесть пустынных растений, отсутствие листвы или превращение ее в иглы, мелкий рост южных форм, наличие скачущих форм в пустынях и т. п. — все это результат изменяющей и отбирающей или отсеивающей роли факторов.

Для понимания как аутэкологии, так и синэкологии необходимо понимание влияния отдельных факторов на организм.

КЛИМАТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Климатические факторы играют доминирующую роль уже потому, что они оказывают глубокое влияние на все другие факторы; развитие почв, как мы увидим дальше, находится под непосредственным влиянием климата, количество осадков в значительной мере определяет рельеф и характер поверхности, ибо им определяются величина и характер течения рек, потоков и т. д.; температурой, количеством и распределением в году осадков прежде всего определяются характер и распределение растительного покрова на земле, а последний исключительно важен для животных.

Под климатическими факторами разумеются: температурные условия, влажность и осадки, свет, ветер, давление. Все эти факторы действуют не изолированно. Одна и та же температура имеет различное значение, в зависимости от того, при каком количестве осадков она действует. Прекрасным примером может служить малярия. М а р т и н и в докладе на 4-м международном съезде энтомологов в Итака (1928 г.) показал, что оптимальные условия для развития малярии наступают тогда, когда температура и влажность благоприятны как для насекомого-передатчика, так и для паразита. Поэтому в северных странах, где всегда достаточно влаги, и комары находятся в изобилии, малярийный же паразит может размножаться лишь в исключительно теплые годы, эпидемия развивается только в последние. В южных странах паразит всегда благоденствует, комары же размножаются, и эпидемия малярии вспыхивает при обильных осадках. В тех странах, где комары размножаются в текучей (а не в стоячей) воде, эпидемии развиваются только в сухие годы, так как во влажные личинки уносятся паводками. Влияние климатических факторов на животные компоненты органических группировок может быть двоякое: или непосредственное, или косвенное через растительные компоненты. Оно гораздо больше, чем это думали раньше и думают некоторые до сих пор.

Климат действует как целое. В целях удобства изучения мы рассмотрим влияние отдельных климатических факторов порознь.

Мы будем говорить в дальнейшем о климате, характеризуемом средними из долгосрочных наблюдений. Конечно, такой климат в некотором смысле условен, является в известной мере обобщением и отвлечением. На животное действует прежде всего конкретное состояние атмосферы, т. е. погода, притом на каждое животное различно, в зависимости от его местонахождения на земле, в воздухе, в листве, и т. д. Но все же средний климат, климат метеорологической будки в известной мере отражает характер состояний погоды, которым в данном месте подвергается животное, и так как по такому климату мы имеем обильные данные, то о нем и будет речь впереди.

Температура

Температурный фактор привлекал к себе наибольшее внимание по следующим причинам: а) эффект температурного влияния на организм очень ясен, б) температура сильно варьирует во времени и пространстве, в) измерять температуру легче других факторов.

В экологии речь может итти о «сумме тепла», выражаемой в граммкалориях (см. ниже), и о «температуре» собственно, выражаемой в градусах. Не при всякой температуре возможна жизнь. Температуры, при которых имеет место жизненный процесс, называются биокинетическими температурами. Они занимают лишь узкую зону на нижнем конце температурной шкалы (рис. 4).

Верхняя и нижняя летальные температуры. Для каждого вида наиболее благоприятной или оптимальной является температура, лежащая в пределах определенной зоны. Чем дальше уклоняются температуры от оптимума, тем менее благоприятны они для жизни, пока не достигаются определенные температуры, которые являются смертельными или летальными. Знание последних для различных видов является весьма важным, позволяет применять для уничтожения вредителей термический (тепловой) метод борьбы. Впрочем летальное действие оказывают не только крайние температуры; некоторые животные переносят замораживание, но не выносят длительного действия умеренно низких температур. Так, например, для борьбы с сигарным жуком *(Lasioderma sericorne)* на ферментационных табачных заводах ввиду неудобства применения ядовитых веществ в то время, когда идет ферментация, применяется или температура в 45—50°, в 24 часа убивающая все фазы развития жука, или действие в течение трех суток температурами в —5° до —10°С (Болдырев и др., 1936).

Термальный максимум. Чем, каким механизмом определяются верхние границы жизни? На этот счет существует ряд теорий. Многие исследователи полагали, что высокая температура вызывает свертывание входящих в протоплазму протеинов. Другие считали, что причиной гибели является разрушение при высокой температуре энзимов, имеющих свой температурный оптимум и разрушающихся при температурах, близких обычно к температурному максимуму организмов. Существует еще теория удушения, теория интоксикации, теория изменения липоидов. В настоящее время следует признать, что влияние высокой температуры на живые системы очень сложно. И тот, и другой, и третий из указанных факторов может играть при некоторых условиях первую роль.

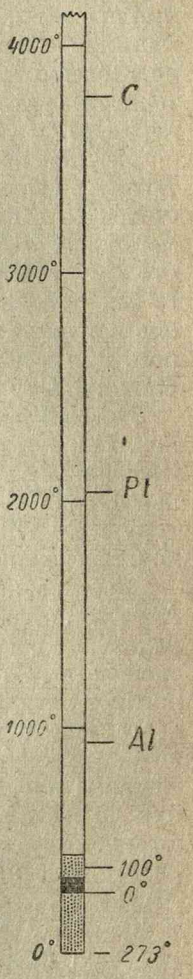


Рис. 4. Нижний конец абсолютной температурной шкалы, до 4000° вверх.

C — точка плавления углерода, *Pt* — т. п. платины, *Al* — т. п. алюминия. Черный цвет обозначает биокинетическую температурную зону. Точками обозначен интервал температур, переносимый сухой плазмой. (По Belehrádek.)

Важно отметить, что белки пойкилотермных животных свертываются при более низких температурах: миозин гомотермных свертывается при 47—50°, миоген при 55—65°, альбумин крови содержит три белка, свертывающихся при 77, 70 и 82°, а мышечная вытяжка змей, ящериц, рыб свертывается при 30—35°. Так как соли повышают температуру свертывания, увеличение воды в белке понижает температуру свертывания. По опытным данным, нормальный куриный белок при уменьшении процента воды в нем до 25% свертывается при 74—80°, при 18% воды — при 80—90°, при 9% воды не свертывается при нагреве до 145°. Безводный белок — при 160—170°.

Содержание воды в тканях имеет огромное значение для организмов, живущих в пустынях, сухих степях и т. д.

Так как верхняя граница жизни лежит ниже температуры свертывания белка, то, следовательно, не в свертывании белков лежит причина смерти при повышении температуры. Но возможно, что последнее, переходя оптимум, неодинаково ускоряет разные процессы, вносит разлад и дисгармонию. Например, у речного рака смерть при повышении температуры происходит от удушения, вследствие повышения потребности потребления кислорода при его недостатке; смерть может наступить вследствие недостаточности органов выделения при увеличении распада белков благодаря повышенной температуре.

Верхние пределы жизни неодинаковы у разных животных. Однако, имеющиеся в литературе данные не всегда сравнимы, так как различные авторы не всегда уделяли достаточное внимание тому, сколько времени животное подвергалось действию данной летальной температуры, а это имеет очень большое значение. В общем можно сказать, что как оптимум, так и верхние летальные температуры в значительной мере зависят от тех условий, в которых данное животное живет, каким температурным воздействиям оно в природе подвергается. Оптимум и верхние пределы выносливости создаются отбором. Для насекомых средний верхний температурный предел находится около 50° с колебаниями в ту и другую сторону.

Высший термальный максимум мы видим у животных и растений горячих источников. Как известно, хлорофиллоносные водоросли регулярно встречаются в известковых источниках с температурой воды в 60—63° С, а формы без хлорофилла живут при температурах 70—71°. В источниках с кремнием зеленые водоросли выдерживают температуру в 75—77°, а лишенные хлорофилла до 89°. На больших высотах, например в Иеллоустонском парке, это фактически температура кипения воды (S e t c h e l l, 1903).

Морские животные северных вод очень плохо переносят высокую температуру. Актинии, ктенофоры, черви, ракообразные, моллюски и рыбы могут приспособиться при медленном повышении к температуре не выше 30°. Лишь отдельные представители морской фауны *(Murex)* выдерживают температуру 32° и даже (актинии) 38°. До 37° выдерживают личинки ряда прибрежных морских форм. Животные пресных водоемов, подвергающиеся периодическим колебаниям температуры, выдерживают температуры до 44° (личинки *Lymnaea* — прудовика, пресноводные черепахи в Тунисе и Ленкорани). Водяные клопы — *Notonecta glauca* и *Nepa cinerea* встречены в теплых источниках при 45° (в Виши), клещ — *Hydrachna cruenta* — при 46°. Между тем эти же насекомые, не будучи акклиматизированы к таким температурам, не выживают при температуре выше: *Notonecta glauca* — 37°,5, *Nepa cinerea* — 43°, *Hydrachna cruenta* — 44°,5. Амфибии *(Rana temporaria)* были встречены в горячих источниках при температуре в 40—41°,1, рыбы при 40° (B r u e s, 1927). Животные пустыни подвергаются температурам, сходным с теми, которым подвергаются обитатели горячих источников. Так, например, в некоторых пустынях температура почвы достигает 78—84° С.

C o c c ю p (S a u s s u r e, 1796) указывал, что он находил угрей в Aix при 46°, а *Leuciscus thermalis* в источниках Trincomalie при 50°. G r a h a m (1922) нашел живых личинок златки под корою при температуре в 52°.

Н и з к и е т е м п е р а т у р ы и о р г а н и з м. Значительно менее губительны низкие температуры: они не изменяют ни белков, ни ферментов, но все же сильное понижение температуры до пределов жизнеспособности может убить насекомое. При летальных низких температурах происходит замерзание воды и дегидратация тканей.

Относительно нижней температурной границы жизни у нас мало точных данных. Опытами П у ш е установлено, что старые рассказы о замораживании рыб, жаб, насекомых неверны. Он доказал, что эти животные гибнут при низких температурах.

То же самое показали и более поздние исследования В а й г м а н а (W e i g m a n n, 1928, 1930), а затем Б о р о д и н а, К а л а б у х о в а и Н и к о л ь с к о г о (1934). Рыб можно оживлять лишь при том условии, если во внутренних органах у них еще не образовался лед, что начинается при понижении температуры тела до минус 0,4—0,8°. Мелкие рыбешки допускают охлаждение на короткий срок до минус 1,5—4,8°.

Относительно насекомых мы знаем эти явления лучше всего. При понижении окружающей температуры у них начинается холодовое оцепенение. Наступает оно у разных насекомых при разных температурах. Есть такие, у которых жизнеспособность не те

ряется при температурах ниже 0°, у других оно около 0°, у некоторых наступает уже при положительной температуре. У насекомых из северных областей, как правило, температура теплового оцепенения лежит ниже, чем у южных (выработавшаяся вековым отбором адаптация).

Выносливость в отношении низких температур меняется у насекомых с сезоном. Например, клопа *Perillus bioculatus* зимою можно переохладить до температуры —17°, а в одном случае удалось даже до —26° без замерзания, а в марте и позднее уже при температуре —10° наступает замерзание и смерть. Интересные данные по этому вопросу и другим вопросам, связанным с охлаждением насекомых, приводит в ряде работ Н е л л и П а й н. Она исследовала температуру переохлаждения и температуру замерзания у различных насекомых в разные сезоны. П а й н (P a y n e, 1926) установила, что у насекомых, сверлящих дубы (*Synchroa punctata*, *Dendroides canadensis*, Cerambycidae) и зимою подвергающихся низким температурам, точка замерзания понижается зимою и повышается весною, и что закаленность или холодостойкость изменяется периодически в разные сезоны, но может быть создана или прервана искусственно действием некоторых температур или влажности.

Подвергая насекомое некоторое время действию пониженной температуры, П а й н понижала как точку переохлаждения, так и точку замерзания и обратно: содержание при более высокой температуре повышало эти точки, делало насекомое менее морозостойким.

Описанное явление вполне соответствует тому, каким воздействиям подвергается насекомое в природных условиях. В связи с последними П а й н (1927) выделяет две группы насекомых: у одной развита способность противостоять долгим периодам низкой температуры, у другой — сильным понижениям температуры. Водные насекомые, не обнаруживающие периодических колебаний стойкости, представляют первую группу. Сверлильщики дуба и почвенные насекомые составляют другую группу. Насекомые, живущие в складах зерна, повидимому, происходя из тропиков или субтропиков, как группа неспособны противостоять низким температурам.

П а й н установила, что холодостойкость можно создать путем не только предварительного действия низкой температуры, но и путем отнятия воды. Средиземноморская мельничная огневка (*Ephestia kühniella*) в стадии личинки очень нестойка к понижению температуры, но, частично обезвоженная действием хлорной извести, может выдерживать температуры до —15° С. Холодостойкость является скорее динамическим состоянием, чем статическим.

К сходным результатам пришел и С а х а р о в (1930), установивший независимо и другими методами, что сопротивляемость холоду возрастает с отнятием воды и с накоплением жира. Насекомые, зимующие в той или иной стадии, приготовляются к зимовке, уменьшая количество свободной легко замерзающей воды в их тканях. Летальной температурой для гусениц — *Euxoa segetum*, подготовившихся зимовать, оказались температуры от —8° до —11° С, для неподготовившихся не ниже —5°,75 С. При нарушении нормальных условий среды насекомое убивается холодом.

На зависимость выносливости насекомых к холоду от «сокового коэффициента», т. е. от отношения воды в теле насекомого к общему весу последнего, указывали еще Б а х м е т ь е в, Л о з и н а - Л о з и н с к и й (1936).

Общая схема зависимости животных от температуры представляется в настоящее время в таком виде.

Для каждого вида существует оптимальная зона температуры, в пределах которой деятельность бывает особенно хорошо выражена; выше этой зоны находится зона временного теплового оцепенения, еще выше — зона продолжительной бездеятельности или летней спячки, граничащая наверху с зоной фатальной температуры.

При понижении температуры, начиная от оптимума, мы имеем зоны холодового оцепенения, зимней спячки и летальной низкой температуры. У разных видов абсолютные пределы каждой зоны разнятся между собой; разнятся они и у разных полов, и у разных стадий развития одного и того же вида; более того, каждый вид деятельности: движение, питание, спаривание, кладка яиц и т. д. — имеет свою более или менее определенную оптимальную зону.

Объясняется это тем, что при повышении температуры окружающей среды ритм дыхания насекомых ускоряется, отчего усиливается испарение воды через трахеи, и

температура тела понижается. Как и у гомотермных животных, это понижение быстрее происходит в сухом воздухе.

Благодаря указанному на предыдущих страницах влиянию высокой и низкой температуры на организм, температура оказывается очень важным экологическим фактором, влияя на целый ряд проявлений жизни животных.

Способ действия. Температура оказывает на организмы прямое влияние и косвенное через всю констелляцию.

Почему температура влияет на реакции организмов? Организм представляет собой находящуюся в постоянном движении систему, состоящую в основе из коллоидов. Вполне понятно, что от скорости и от характера протекания физико-химических процессов в клетках будет зависеть деятельность организмов. А скорость эта, как показывают эксперименты, стоит в зависимости от температуры, увеличиваясь в известных пределах при повышении последней. Как известно, зависимость эта выражается выросшим из формулы Бертло правилом Вант-Гоффа: скорость большинства химических процессов, наблюдаемая при обычной температуре, ускоряется

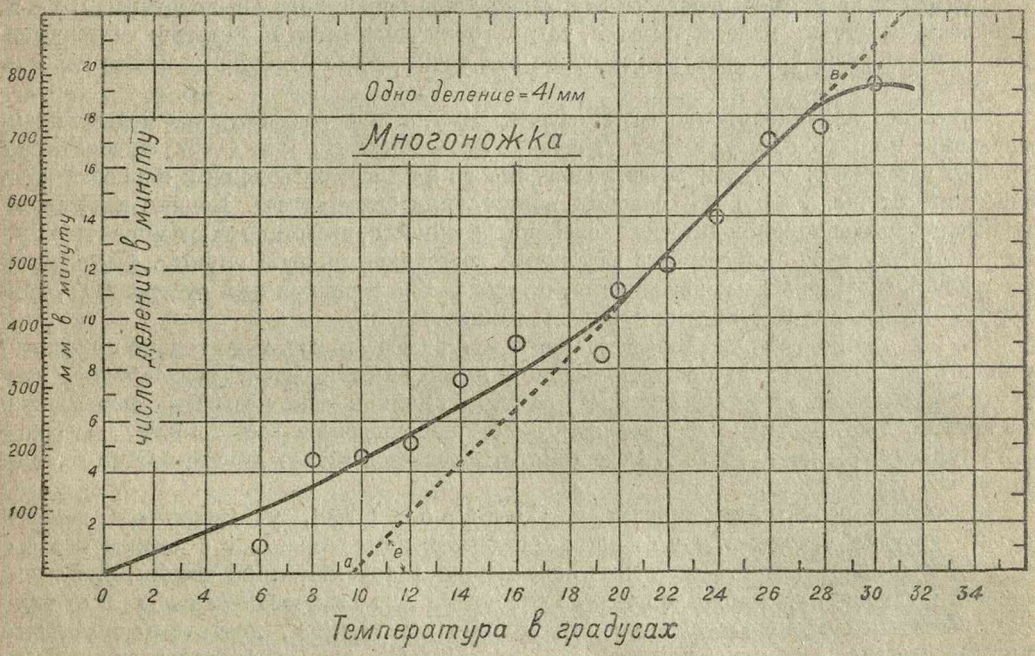


Рис. 5. Скорость движения многоножки при различных температурах. (По Crozier из Shelford.)

в 2—3 раза (температурный коэффициент) при поднятии температуры на 10° С по формуле $\frac{K_{t+10}}{K^t} = Q_{10} = 2—3$ (в среднем). В это правило были внесены поправки в смысле его выражения Аррениусом, так как правило Вант-Гоффа есть упрощение, применимое лишь к небольшим интервалам температуры, к температурам, не слишком близко и не слишком далеко лежащим от оптимума. Для некоторых биологических реакций Q_{10} много ниже 2. В других достигает величины 7,14. Обычно при низких температурах значение Q_{10} быстро возрастает. Формула Аррениуса, ныне обычно применяемая в химии, имеет такой вид: $K_2 = K_1 \cdot e^{\frac{\mu}{2}\left(\frac{1}{T_1} - \frac{1}{T_2}\right)}$. K_1 и K_2 — скорости процессов при температурах T_1 и T_2, выраженных по абсолютной шкале, e — основание логарифма и μ — константа, имеющая значение температурного коэффициента. Формула Аррениуса лучше формулы Вант-Гоффа, но и она имеет недостатки, благодаря, например, непостоянству μ (от 12 000—16 000 для большинства биологических процессов).

Следует иметь в виду, что организм не вещество, а сложнейшая динамическая система, в которой одновременно происходят самые различные реакции, влияющие друг на друга,

и обмен веществ состоит из ряда координированных процессов, влияющих друг на друга, тормозящих один другой при известной температуре.

Стандартный и нормальный метаболизм. В известных пределах скорости биологических процессов возрастают с повышением температуры, но это возрастание не выражается правилом Вант-Гоффа. Как для растения, так и для животных доказано, что правило Вант-Гоффа применимо лишь для столь ограниченной части, например, кривой роста, что биологическое значение его очень невелико.

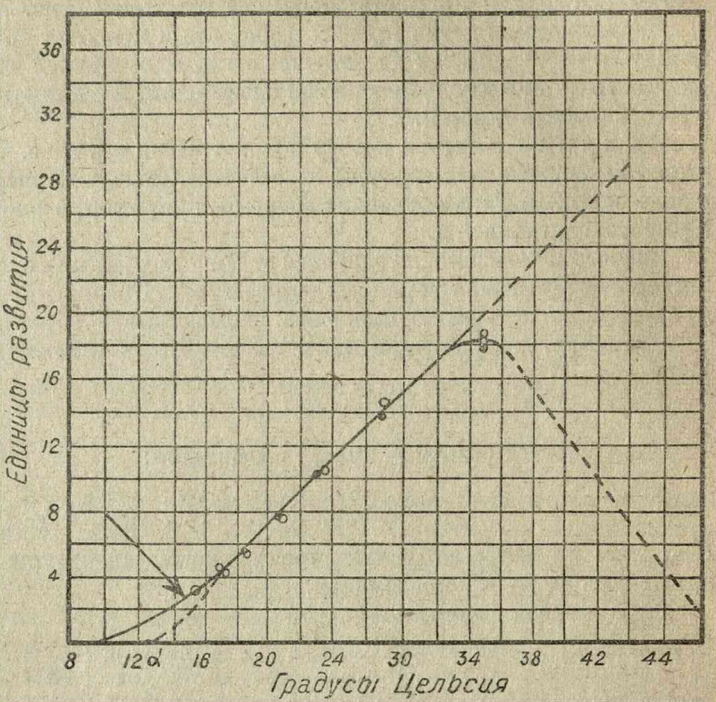


Рис. 6. Кривая развития куколки *Tenebrio*, построенная на основе теории единиц развития. (По Shelford.)

Тем не менее ряд процессов, как стандартный метаболизм (Крог), и такие процессы, как движение, развитие, обнаруживают закономерную зависимость от температуры. Стандартный метаболизм животных, т. е. обмен веществ при полном покое и при отсутствии пищеварения, измеряемый количеством O_2 поглощаемого в час на килограмм веса животного, изменяется при изменении температуры в согласии с правилом Аррениуса и может быть выражен математически. Зная скорость процесса при одной температуре, можно с известным приближением вычислить скорость процесса при другой (Shelford, 1929).

Метод изучения зависимости стандартного метаболизма от температуры хорош в экспериментах с искусственным климатом, когда нам нужно изучить влияние на метаболизм различных температур. Кривая стандартного метаболизма вогнута, но поднимается с температурой.

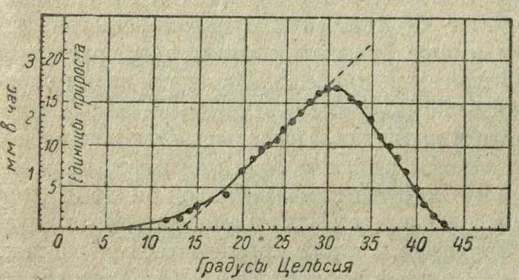


Рис. 7. Кривая прироста индийской кукурузы, подвергавшейся двенадцатичасовому воздействию постоянной температуры. (По Lebenbauer из Shelford.)

Нормальным жизненным метаболизмом называется метаболизм при том или ином виде деятельности, включающем в себя мускульную деятельность, принятие и поглощение пищи. Ряд авторов показал, что возбудимость, движение, выживание в необычных средах, размножение, рост, развитие животных и растений протекают различно при различной температуре.

На рис. 5 мы видим кривую изменения скорости движения многоножки при различных температурах. Предполагаемая точка, при которой движение должно прекратиться, равна 0°. Прямолинейная часть кривой лежит между 21° и 28°. В этих пределах быстрота движения многоножки, умноженная на температуру выше a, постоянна, именно равна 144 градусоминутам. Совпадения с кривой Аррениуса не имеется в верхней части кривой, где кривая поворачивает вниз. То же самое — совпадение с кривой Аррениуса лишь на определенном отрезке кривой — отмечено и при изучении зависимости от температуры движения муравья. Число звуков, издаваемых сверчком,

также зависит от температуры, что на кривой выражается прямою между 17° и 26°. Число звуков при данной t° может быть вычислено по формуле. Кривая развития куколки жука мучного хрущака (*Tenebrio*, рис. 6) также является прямою лишь на отрезке между 17° и 31°, уклоняясь на обоих концах в противоположных направлениях. Такова же кривая прироста индийской кукурузы (рис. 7).

Из рассмотрения этих кривых видно, что в пределах средних температур, примерно между 15°—30° имеется достаточное совпадение кривой зависимости данного явления от температуры с двусимметричной гиперболой, и линия возрастания скоростей достаточно близка к прямой.

Влияние температуры на развитие. Особенный интерес представляет влияние температуры на развитие, ввиду важности последнего в ряде встающих перед нами практических вопросов, например, в вопросе о борьбе с вредителями, в рыборазведении и т. д.

Вопросами зависимости развития от температуры много интересовались для определения сроков развития при разных температурах. Обычно при более высоких температурах продолжительность развития короче, температура — обратно пропорциональна времени.

Например, для развития икры трески *(Gadus callarias)* требуется:

при t°	1°	3°	4°	5°	6°	8°	10°	12°	14°
число дней	42	23	20,5	17,5	15,5	12,7	10,3	9,7	5,8

Икра морской сельди *(Clupea)* развивается:

при t°	0,5°	16°
дней	40—50	6—8

При этом в некоторых случаях произведение температуры на продолжительность развития есть величина постоянная.

Икра форели развивается:

при t° 2° . . . . . в 205 дней (205 × 2 = 410)
t° 5° . . . . . » 82 дня (82 × 5 = 410)
t° 10° . . . . . » 41 день (41 × 10 = 410)

Наилучше изучено влияние температуры на развитие насекомых. При этом надо сразу оговориться, что развитие, обнимающее период от начала формирования зародыша до наступления половой зрелости, состоит из ряда совершенно различных процессов: образование эмбриона, рост личинки, процессы, происходящие в куколке, половое развитие. На каждый из этих процессов температура, как и другие внешние факторы, действует различно.

Развитие возможно лишь при температуре выше определенного для каждого вида пункта. Этот пункт лучше всего называть «порогом развития» (Uvarov, 1931, Schelford, 1927), хотя иногда его называют «критическим пунктом», иногда «физиологическим нулем». Но последним именем лучше называть нижний температурный предел, когда не имеют места никакие метаболические процессы. Порог развития определить трудно, так как едва ли возможно каким-нибудь методом отметить те малые изменения, которые происходят при очень медленном развитии. Порог развития различен у разных видов и для разных стадий. Так, для злаковой тли *(Toxoptera graminum)* он равен 1°,6 С, для яиц и личинки яблочной плодожорки *(Carpocapsa pomonella)* он около 10°, для куколок последней 11°,1. Кроме того по Шелфорду (1927), порог развития изменяется в зависимости от влажности и других факторов, а также в различных генерациях. Например, для яиц яблоневой плодожорки он колеблется от 6°,7 до 9°,4. Хотя мы не знаем физиологических факторов, определяющих порог развития, мы можем быть уверенными в том, что для каждого вида он сложился исторически в связи со всеми условиями его жизненного цикла. Верхний температурный предел развития, видимо, совпадает с верхним температурным пределом, при котором возможна жизнь вида.

Не все температуры между нижним и верхним пределами одинаково благоприятны для развития: имеется optimum, но не тот, при котором скорость развития является наивысшей, так как при этом значительно увеличивается процент смертности, а та температура, при которой относительно наибольший процент особей проделывают развитие в относительно кратчайший период. Само собою разумеется, что optimum для данного вида и для данной стадии не есть величина абсолютно постоянная, но варьирует в зависимости как от ряда других факторов, так и от данного индивида. Практическое зна-

чение optimum'а, как и нижнего и верхнего предела, весьма велико, его необходимо знать для каждой стадии развития важнейших вредителей.

Интересную в этом отношении таблицу приводит К о ж а н ч и к о в (1937). Из таблицы видно, что фазы развития лугового мотылька и озимой совки неравноценны, что как оптимумы, так и пределы температуры для них различны.

Фазы развития	Луговой мотылек			Озимая совка		
	Оптимум	Пределы		Оптимум	Пределы	
		верхний	нижний		верхний	нижний
Яйцо	28°	30°	26,0°	25,3°	30,0°	20,0°
Гусеница						
1 стад.	25	26,9	23,3	25,6	28,8	21,1
2 »	32,7	36,0	20,0	24,5	25,6	21,1
3 »	32,7	36,0	20,0	21,0	30,0	11,7
4 »	32,7	36,0	23,0	21,0	30,0	11,7
5 »	32,7	33,0	25,0	21,0	30,0	11,7
6 »	—	—	—	21,0	28,8	11,6
Пронимфа	32,7	33,0	25,0	22,7	24,5	21,1
Куколка	28,1	32,0	24,0	19,0	29,0	18,0

Т е р м а л ь н а я к о н с т а н т а. Чрезвычайно большое значение имеет определение того, что называется термальной константой. Прохождение определенной стадии развития требует определенного количества тепловой энергии, выраженной в калориях. Но последнюю трудно учитывать, а потому принят метод учета температур, действующих в течение дня или «градусы-дни». При этом суммировать следует, конечно, не все температуры, а те, которые лежат выше порога развития для данного вида и стадии, или так называемые *эффективные температуры*.

Рис. 8. Гипербола Блунка, выражающая зависимость от температуры продолжительности развития зерновой моли *Sitotroga cerealella*.

По оси ординат отложена температура, а по оси абсцисс — продолжительность развития в днях. Обратная гипербола прямая означает скорость развития при различных температурах. (По Б л у н к у из П о с п е л о в а.)

Учение об эффективных температурах применили в изучении развития насекомых К р о г, С а н д е р с о н и Б л у н к. Согласно этим исследователям, произведение эффективной температуры, т. е. разности между температурой, при которой наблюдается развитие, и температурой холодового порога (развития), на продолжительность развития есть величина постоянная. Это выражается формулой $(T - t_0) D = C$ (const), в которой T — температура развития, t_0 — температура порога развития, D — время развития. Эта формула может быть выражена графически, если мы на оси ординат нанесем температуры, начиная от нуля, а на оси абсцисс продолжительность развития (рис. 8).

Если нам известны T и t_0, можно вычислить продолжительность развития насекомого по формуле: $D = \frac{C}{T - t_0}$. Для того чтобы определить холодовой порог, следует наблюдать продолжительность развития при двух разных температурах (T и T_1), и так как произведение эффективной температуры на продолжительность развития является величиной постоянной, то холодовой порог температуры можно вычислить из уравнения

$$(T - t_0) D = (T_1 - t_0) D_1,$$

а именно

$$t_0 = \frac{TD - T_1D_1}{D - D_1}.$$

Вычислив температуру по формуле $(T—t_0)D = C$ (const), можно определить константу, а затем, зная t_0 и C_0 — сроки развития при всякой температуре.

В прилагаемой гиперболе Блунка (рис. 8) порог развития находится на 13°,5, следовательно, развитие здесь останавливается. В качестве примера, иллюстрирующего сказанное, можно привести данные о развитии средиземноморской плодовой мухи. Ее развитие продолжается 20 дней при 26°,0 и 41,7 дней при 19°,5. Отсюда можно вычислить ее порог развития по формуле: $(26 — t_0) \cdot 20 = (19{,}5 — t_0) \cdot 41{,}7 = 13{,}5$. Теперь, подставляя эту величину в формулу $(26 — t_0) \cdot 20 = \text{const}$, получаем $C = 250$. Зная величины T и t_0, можно вычислить координаты для любой точки гиперболы по формуле:

$$D = \frac{C}{T—t_0}.$$

Деля единицу на цифру, показывающую продолжительность развития, мы получаем скорость развития. Последняя графически будет изображаться прямой линией, обратной гиперболе. Строится кривая таким образом, что на оси ординат откладываются температуры, а на оси абсцисс части развития, выраженные в десятичных дробях. Точки пересечения линий, соответственных температурам и скоростям развития, располагаются по прямой, обратной гиперболе.

Приводимая таблица показывает продолжительность развития плодовой мухи при разных температурах и соответственную скорость развития (по Боденхеймеру из Уварова).

Температура		Продолжительность развития в днях	Индекс развития
наблюдавшаяся	эффективная		
43,5	30	8,3	0,120
38,5	25	10	0,100
33,5	20	12,5	0,080
28,5	15	16,6	0,060
23,5	10	25	0,040

Совершенно очевидно, что знание зависимости от температуры скорости и продолжительности развития интересующих нас животных, например, вредителей и их паразитов, весьма важно.

Впрочем гипербола Блунка не вполне соответствует тому, что имеется в действительности, так как, если нижний конец ее действительно уходит в бесконечность параллельно оси абсцисс, то верхний конец получает вид параболы, а не уходит вверх параллельно оси ординат, так как по достижении оптимальной температуры, при дальнейшем ее повышении, наблюдается уже не ускорение, а замедление развития.

Уже выше указывалось, что на разные стадии развития факторы, в том числе и температура, действуют различно. Также и продолжительность развития разных стадий, выражаемая в днях-градусах, у разных стадий будет различна.

Шелфордом и Яншем (Janisch, 1927) были предложены формулы и кривые для обозначения влияния температуры и при повышении ее за пределы оптимума и при понижении. Кривая Яниша позволяет определить продолжительность развития в любом пункте кривой.

Исходя из «сумм тепла», возможно вычислять число поколений насекомого для данной местности. Например, для вредящего сосне лубоеда — большого стригуна *(Blastophagus piniperda)* было вычислено, что для всего развития жука, начиная с яиц, требуется общая сумма тепла 1218°. Если в данной местности средняя месячная температура равна 20°, то за летний период с мая по август сумма тепла в данной местности будет равна 2440°. Если мы эту сумму разделим на 1218°, то окажется, что лубоед может иметь здесь две генерации. Понятно, что в разных географических зонах, или в различные годы, отличающиеся температурными показателями, количество генераций у вида может изменяться. Так, например, у совки гаммы *(Phytometra gamma)* в нечерноземной полосе европейской части СССР до границы лесостепи и степи имеются две полных генерации, в северных же районах одна. В степных районах, а частично в южных районах лесостепи совка эта дает три полных генерации. Точно так же температурными условиями определяется в основном и число генераций у озимой совки *(Euxoa segetum)* в различных географических зонах: в северных районах своего ареала распро-

странения она дает одну генерацию, в южных — две, а на юге Украины и в жарких частях Средней Азии — даже три. То, что здесь играют роль именно температурные условия, подтверждается экспериментальными исследованиями. Число поколений в южных районах ее распространения в СССР больше и у гессенской мухи *(Mayetiola destructor)*. В годы массового размножения какого-либо вида, т. е. при благоприятных для него условиях, может увеличиваться количество генераций.

Однако не всегда наблюдается такое увеличение числа генераций в зависимости от температуры; например, у тех видов, у которых термальная константа очень велика, оно ни при каких условиях не может удвоиться. Кроме того самый метод суммирования температур недостаточно хорош, ибо от этого метода ускользают замедления развития весною и ускорения его летом. Приходится прибегать к особым приемам, чтобы эти изменения уловить.

Развитие при переменной температуре. Весьма интересен и приводит к ряду соображений тот факт, что развитие при переменной температуре, какую мы обычно наблюдаем в природных условиях, протекает быстрее, нежели при температуре постоянной, конечно, при колебаниях в определенных пределах; иначе будет снижаться плодовитость, появятся уродливые особи и т. д. Кук (1927) показал, что совка *Porosagrotis orthogonia* развивается значительно быстрее при колебаниях температуры. Шелфорд (1927, 1929) показал то же самое на яблоневой плодожорке *(Carpocapsa pomonella)*, а именно, что нормальные дневные колебания температуры дают для яиц ускорение развития на 7%, для гусениц на 8% и для куколок на 7%. Очень резкие колебания задерживают развитие. Замечательные данные приводит Паркер (1929, 1930) о влиянии колебаний температуры на развитие саранчёвых. Из яиц, собранных в поле и содержавшихся при 32°, личинки вышли через 5 дней, а из тех, которые выдерживались каждый день в течение 16 часов при 12° (не эффективная t°, ниже порога развития) и 8 часов при 32°, они вышли через 3 дня. Здесь ускорение равнялось 66%. Такие же результаты получил он и с личинками (рис. 9). В тех случаях, когда обе альтернирующие температуры были эффективными, ускорение развития было меньшим. Особенно интересно здесь отметить стимулирующее влияние низкой температуры на развитие яиц саранчёвых. Если только что отложенные яйца подвергались действию температуры в 0°, а затем подвергались действию благоприятной для развития температуры, то развитие шло быстрее. Яйца, не подвергшиеся действию t° в 0°, развивались при разных температурах (27°—37°) в течение 26—46 дней. Яйца же, подвергнутые воздействию нолевой температуры в течение 24 дней, развивались в срок от 11 до 16 дней. При дальнейшем охлаждении ускорение было очень слабым. Подобного рода факты представляют большой интерес для углубленного исследования. Оно даст нам возможность понять приспособительный смысл этих явлений, их зависимость от динамики климатических факторов в настоящем или в прошлом. Аналогия с яровизацией сама напрашивается.

Влияние переменной температуры благотворно должно сказываться не только на развитии насекомых, но и на позвоночных животных. Ольник (1939), изучавшая температурный режим естественной инкубации яиц нанду, показала, что «отсутствие динамичности температуры воздуха в инкубаторе является причиной неудач инкубации страусиных яиц в Аскании-Нова».

Влияние температуры на размножение. Момент этот очень важен в ряде практических вопросов. Так, например, от температуры воды зависят сроки нереста рыб. При этом не только для каждого вида, но, повидимому, и для более мелких таксономических единиц, на которые распадается вид, имеется свой температурный оптимум, минимум и максимум для нерестового периода. Ихтиологами твердо установлено, что основным фактором, которым определяется время икрометания рыб, является температура воды и та сумма тепла, которая потребна рыбе на окончательное созревание половых продуктов (Мейснер, 1933). Этим объясняется то обстоятельство, что один и тот же вид рыб в разных широтах достигает половозрелости на разном году своей жизни. В Волго-Каспийском районе лещ достигает половозрелости на третьем году жизни, в средней и северной Германии на пятом-шестом, а в Финляндии на десятом. Чудской сиг *(Coregonus maraena)* и сиг лудога *(C. ludoga)*, пересаженные в озеро Севан в Армении, достигают там зрелости на три года скорее, нежели на родине. Разные виды рыб (сазан, судак, густера, лещ, тарань, вобла, линь, сельдь) мечут икру почти в одни и те же числа в дельте Днепра, в низовьях Дона, в низовьях Волги, лежа-

щих на одной широте сходных по температурным условиям. Если же мы сделаем такое же сравнение сроков нереста для ряда видов рыб в Среднем Днепре и в озере Ильмень, то увидим, что в последнем случае сроки нереста запаздывают в среднем на полмесяца.

Весьма интересно, что в наших широтах нерестятся зимою и осенью рыбы безусловно северного происхождения — налим, лососевые. Здесь этот ритм закреплен отбором.

Влияние температурных условий сказывается и на размножении птиц и млекопитающих, сезонность размножения которых общеизвестна. Сезонность может обусловливаться и другими факторами, например светом (см. ниже). Но и температура не может не играть значительной роли. Относительно птиц известно, что с возрастанием температуры и продолжительности дневного освещения половые железы сильно увеличиваются в размерах, усиливается спермогенез. Но здесь, повидимому, большую

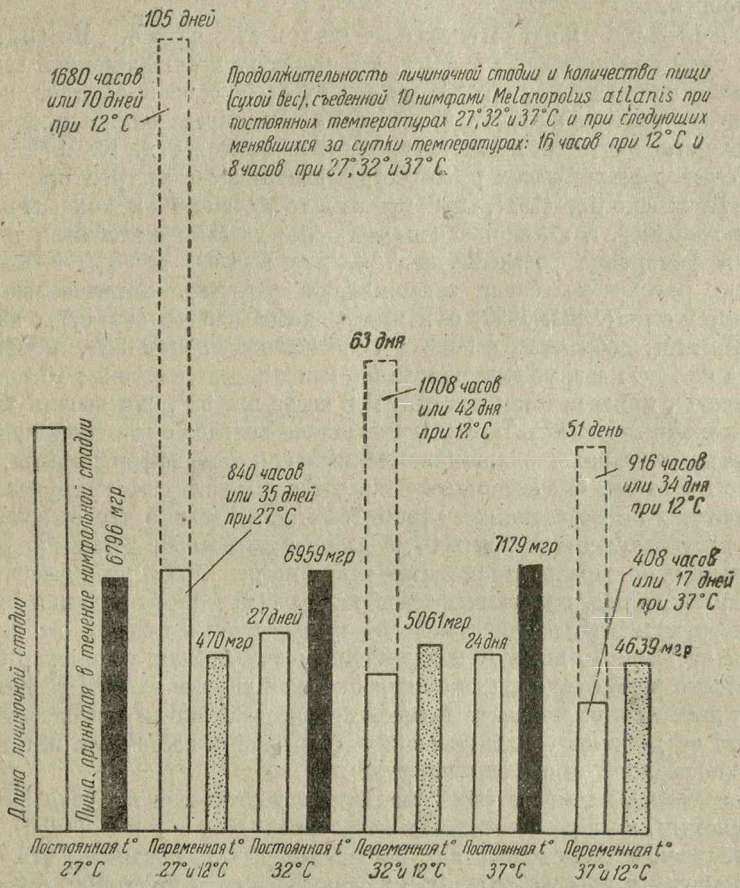


Рис. 9. Продолжительность развития саранчи *Melanoplus atlanis* при постоянной и переменной (пунктирные столбики) температурах. (По Parker из Uvarov.)

роль играет свет (см. ниже раздел о свете). Зато на яйца птиц температура несомненно действует. Хотя яйца и способны выносить очень значительные охлаждения, все же общеизвестно, что для развития эмбрионов требуется тепло. Размножение куриных близ северной границы их распространения контролируется по мнению П. А. Мантейфеля (приводим по Семенову-Тян-Шанскому, 1939) температурой весны. Семенов-Тян-Шанский установил на основании семилетних наблюдений связь «урожая» глухаря и кривых средних температур июня. Хороший «урожай» глухаря наблюдался в те годы, когда средняя температура первой декады июня была от +8° до +10°, а средний минимум от +3° до +5°. «Неурожай» глухаря имел место в годы, когда средняя температура первой декады июня была ниже +5°, а средний минимум ниже +1°. Птенцы гибли от холода в то время, когда глухарка покидала гнездо для кормежки. Чистых, вполне убедительных опытов с влиянием температуры на гонады птиц, как это ни странно, мы не имеем, хотя это очень важно практически.

Больше сведений известно о млекопитающих. Ряд наблюдений устанавливает зависимость течки от температурных условий. Наумов (1934) указывает на то, что у наблюдавшихся им белок течка в бурной форме наступала после оттепели в конце декабря и начале января, а «наступившее затем похолодание весьма резко сказалось на сокращении активности, приведя к почти полному приостановлению процессов гона». Автор отмечает, что течка белок начинается раньше в мягком климате западных и южных районов и запаздывает в наиболее суровых климатических районах Восточной Сибири, что в разные годы поздняя весна и морозы затягивают течку, благоприятные условия ее ускоряют. Ряд экспериментов с обогреванием семенников у домашних животных показал, что при повышенной против нормы температуре происходит дегенерация семенников (Moore, C., 1926). Знание закономерности в этой области может дать нам возможность увеличивать производительность стада, вызывать искусственную течку. Бекер и Ренсон (Baker and Ranson, 1932, см. ниже главу о периодических колебаниях численности) получили в контрольной группе мышей, содержавшихся при температуре выше +10°, значительно большее число беременностей, число родов и число детенышей, нежели в зимней группе, содержавшейся при t° +2°,2—+6°,6.

Влияние температуры на плодовитость имеет большое значение в прикладной энтомологии. Относительно ряда насекомых известно, что процесс размножения — копуляция и яйцекладка — связан у них с определенными температурами. Температура влияет на развитие гонад и на откладку яиц. Так, например, Пятницкий (1936) указывает, что для нормального протекания копуляции у лугового мотылька необходимым условием является температура воздуха в травяном покрове не выше 15° и не ниже 10° С, наименьшей температурой воздуха, при которой удалось наблюдать яйцекладку у лугового мотылька, является температура в 14°, а при температуре на высоте 10 см в 25° яйцекладка идет беспрепятственно и весьма интенсивно. Температура кладки яиц, повидимому, является вполне определенной для каждого вида. Так, например, относительно мухи цеце *(Glossina palpalis)* известно, что откладывание личинок, созревающих в теле матери, возможно лишь в узких пределах между 25° и 30°, а у подур (Collembola) откладка яиц может иметь место и при 0°. Малярийный комар *Anopheles quadrimaculatus*, по Мейн (Mayne, 1926), откладывает яйца при температуре в 12,8—16°,7, но не делает этого при t° комнаты в 4,°4—12°,2. В эксперименте партия в 10 штук при 17,2—25°,5 дала 384 яйца и 100% плодовитость, а другая, содержавшаяся в течение 17 дней при 7°,4—12°,2, а затем выставленная в комнатную температуру, дала 292 яйца при 35% плодовитости.

Влияние температуры на продолжительность жизни. Из того, что было сказано выше о дозировке факторов, об оптимуме и летальных пределах, а также о роли продолжительности действия фактора, должно быть ясно, что температура может служить фактором, ограничивающим продолжительность жизни. В работе Кенди (1934) мы находим интересные данные о времени выживания воробья *(Passer domesticus domesticus)* без пищи в темноте при изменчивой температуре (см. таблицу).

Число птиц	Средняя температура воздуха по С	Колебания температуры	Время выживания (в часах)
4	— 9°,9	9°,0	11,4
8	—10°,3	не было	10,0
3	19°,9	9°,0	34,2
18	19°,8	не было	35,8
16	25°,1	9°,0	39,0
	25°,0	не было	40,3
16	33°,4	—	47,9
16	36°,2	—	32,6
12	39°,1	—	13,6

Из таблицы видно, что изменения во времени выживания совершенно пропорциональны изменениям средней температуры, будет ли она постоянной или переменной. Есть оптимум температуры (33°,4), при котором выживание наиболее продолжительно, но по обе стороны оптимума продолжительность последнего падает.

Зависимость продолжительности жизни от температуры видим мы и у насекомых. Непарный шелкопряд *(Porthetria dispar)* живет нормально во взрослом состоянии 9—10 дней, но при температурах от 4° до 22° выживает до 51 дня. Баумбергер (Baumberger, 1914) дал таблицу, из которой видно, что при различных температурах жизнь насекомых имеет разную продолжительность, являясь более долгой при низкой

температуре (5°,5), нежели при средней (16°,6) и высокой (22°,2). Но в этой таблице объединены в одни группы жуки, перепончатокрылые и двукрылые. Это вряд ли правильно, так как отношение к температуре различно у разных видов, в зависимости от их экологической истории жизни, и, суммируя результаты, мы их искажаем. Более убедительны данные, относящиеся к одному виду. Из приводимой диаграммы Алпатова и Перля (Alpatov and Pearl, 1929) видно, что продолжительность жизни дрозофилы падает с возрастанием температуры в период развития и стадии имаго, притом продолжительность жизни у самок больше, чем у самцов (рис. 10).

Влияние температуры на морфологические особенности животного. Об этом скажем очень кратко, отсылая читателя к работам по экспериментальной зоологии.

Влияя на скорость развития, температура, как показали экспериментальные работы, влияет на целый ряд признаков развивающегося организма, на величину тела, линьку, развитие крыльев (их длину и структуру), окраску, на определение пола и т. д., не говоря уже о физиологических признаках. Влияние температуры на форму объясняется тем, что температура по-разному влияет на одновременно протекающие процессы развития организма, ускоряя одни и подавляя другие. Отбор поддерживает такие изменения формы, которые являются адаптивными. Но они не всегда являются таковыми при повышении или понижении. Действуя повышенной температурой на развивающийся эмбрион курицы, можно вызвать у него образование spina bifida или расщепление спинного мозга, у головастика лягушки образуется двойной хвост. Низкая температура ведет к увеличению числа позвонков у рыб, к увеличению числа чешуй у форели, к увеличению числа фасеток у дрозофилы, различному у разных рас: на 21,5%, 59%, 62%. Эти изменения, конечно, не поддерживаются отбором и не имеют, сами по себе во всяком случае, адаптивного значения. Эколога же интересуют как раз адаптивные признаки.

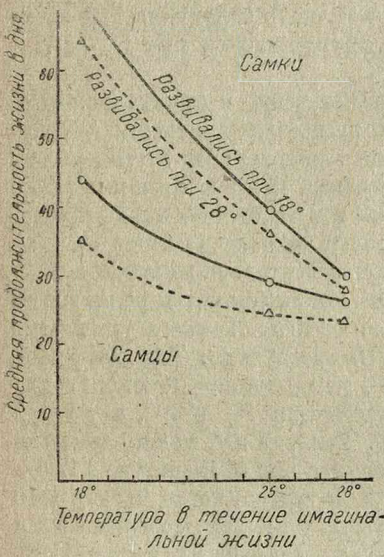


Рис. 10. Продолжительность жизни *Drosophila* в зависимости от температуры развития в течение имагинальной жизни. (По Alpatov и Pearl.)

Широко известно правило Бергмана (Bergmann, 1847). Согласно этому правилу, расы млекопитающих и птиц, принадлежащие к одному виду, или близкие виды, имеют более крупные размеры на севере, нежели на юге. Наоборот, животные пойкилотермные — как амфибии и рептилии — крупнее на юге. Смысл этого явления заключается в том, что от объема тела зависит количество образующегося в теле тепла, а от поверхности — потеря его животным. Крупные размеры на севере полезны гомотермным и усиливают противоречия с климатом у пойкилотермных. Тут — явная адаптация. Ясен и механизм ее возникновения; низкие температуры задерживают рост, тем самым создавая более благоприятные отношения объема и поверхности. Примеров можно привести много. Одним из ярких можно назвать изменения размеров тела у пингвинов, у которых самый южный (к югу от 61° ю. ш.), ближайший к полюсу южного полушария, вид *(Aptenodytes forsteri)* имеет длину тела в 1000—1200 мм при весе 34,4 кг, а самый северный, живущий под экватором *(Spheniscus mendiculus)*, имеет в длину всего 445 мм и вес 4,5—5 кг. Остальные виды располагаются между этими крайними величинами. Рогатый жаворонок Америки *(Otocoris alpestris)*, распространенный от Ледовитого океана до южной Калифорнии и Техаса, образует ряд форм, самые северные из которых имеют длину крыльев в 111,5 мм, а самые южные 97,1 мм. То же самое наблюдается у млекопитающих, у которых размеры тела увеличиваются по мере движения на северо-восток. Там, например, средняя основная длина черепа у зайца беляка *(Lepus timidus)* из Шотландии и Ирландии равна 70 и 73 мм, из северной части СССР — 77,8, а из северной Сибири и Аляски — 87,5.

Закавказская степная лисица *(Vulpes vulpes alpherakyi)* имеет общую длину черепа 132—138,9 мм, лиса степная (*V. v. stephensi*) — 143—151,5 мм, среднерусская лиса

(*V. v. subspec.*) — 146—158, тобольская лисица (*V. v. tobolica*) — 156,8—159,1, тундровая лисица (*V. v. beringiana*) — 155—160,3 м. То же самое можно заметить и на других млекопитающих и даже на целых фаунах. Закономерность в отношении между t° и размерами тела (правило Бергмана), если она подтвердится дальнейшими исследованиями, может иметь практическое значение при выборе пород или отродий, например, для жарко-засушливых районов, для севера и т. д.

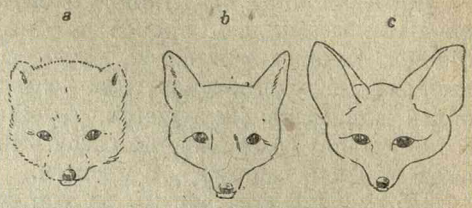


Рис. 11. Иллюстрация правила Аллена.

Голова *a* — песца (*Canis lagopus*), *b* — лисицы (*Vulpes vulpes*) и *c* — фенека (*V. cerdo*). (По Hesse.)

Другое правило, правило Аллена (Allen, 1877), дополняет правило Бергмана. Согласно ему, как у млекопитающих, так и у птиц в более холодных районах наблюдается тенденция к уменьшению размеров и даже редукция таких выдающихся частей тела, как уши, хвост, конечности, шея, так как эти части отдают много тепла. Возможно, что редукция этих частей происходит благодаря задержке роста, редукции сосудистой системы, под воздействием холода. Отбор наследственных отличий усиливает эффект. Наглядным примером являются уши песца, лисицы и фенека африканских пустынь (рис. 11).

Температура по С	Вес в г	Длина в мм		Вес в шерсти в мг
		хвоста	ушей	
26,3	17,0	93,2	16,0	264,6
6,2	17,9	75,9	15,9	294,8

Такое сокращение ушей к северу обнаруживают зайцы, африканские представители которых имеют удивительно большие уши; уши беляка (*Lepus timidus*) значительно короче, нежели уши русака (*L. europaeus*). Семнер указывает на то, что у северных грызунов уши и хвосты более коротки. Он получил тот же результат экспериментально, выращивая при разных температурах генетически одинаковых мышей (см. табличку). Впрочем при оценке подобных явлений нужно соблюдать большую осторожность, так как помимо температуры другие факторы могут быть причиной изменения выдающихся частей тела. Так, например, не одна температура является причиной различия в экстерьере сухой, длинноногой и тонкошейной текинской и более коренастой казахской лошади, хотя и температурные условия несомненно играли роль в выработке породы; равнинный северный олень имеет более короткие ноги, нежели лесной, главным образом потому, что последний, зимуя в лесной полосе, встречается с более глубоким снегом.

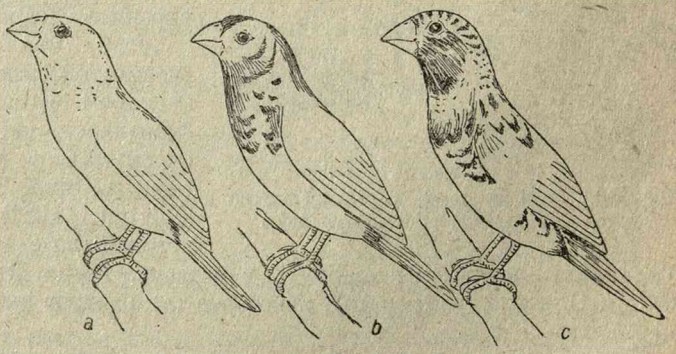


Рис. 12. Иллюстрация правила Глогера.

a — австралийская птичка *Munia flaviprymna*, обитатель пустынь, *b* — тот же вид после трехлетнего содержания во влажном климате, *c* — *Munia castaneithorax*, не живущий в пустыне вид. (По Hesse.)

Третье правило — Глогера (Gloger, 1833) говорит об изменении окраски с изменением температуры и влажности (рис. 12). Сухая жаркая погода, способствуя образованию феомеланинов, ведет к образованию желтой пустынной окраски, а настоящие меланины при этом исчезают. Наоборот, низкие температуры подавляют развитие феомеланинов и настоящих меланинов, в результате чего получается белая окраска полярных животных. Как желтая пустынная, так и белая полярная окраска имеют адаптивное значение. Такое же адаптивное значение имеет и более сильный рост шерсти и перьев, который мы наблюдаем в более холодных странах, причем низкие температуры стимулируют рост того и другого. К этому сходству наследственных генотипических и фенотипических изменений мы еще вернемся в главе об эволюции.

Очень большое количество фактов имеется о влиянии температуры на ряд процессов у насекомых. Тичак (Titschak, 1925) экспериментально показал, что платяная моль, воспитываемая при низких температурах, получается более крупной и весит более. А за ним целый ряд авторов показал это на различных насекомых.

Особенно интересно влияние температуры на окраску насекомых, которая, являясь внешним выражением процессов обмена веществ, может быть адаптивной. Черный пигмент меланин отлагается, например, в теле при более низких температурах, при высоких же температурах, при более интенсивном обмене веществ, черный пигмент более или менее расходуется, вероятно — окисляется, во всяком случае исчезает, и получаются более бледные особи. Это физиологическое явление может явиться приспособлением, например, в пустыне.

По влиянию температуры на цвет существует очень большая литература. Но механизм влияния далеко не всегда ясен. Интересные данные получил Найт (Knight, 1924). Клоп *Perillus bioculatus* встречается в природе в двух двуцветных формах: летом черно-белый, зимой красно-черный. В это время появляется больше черного, и белые места замещаются желтым и красным. Выращивая личинок в соответственных условиях, Найт получил тот же результат. Взрослые в холоде желтеют и краснеют. Пигмент, вызывающий эту окраску у клопа, — каротин. Каротином насыщена кровь личинок картофельного жука, являющихся пищей *Perillus* и получающих этот пигмент из картофеля. Таким образом *Perillus* получает каротин из пищи. Но в организме его каротин при высокой температуре окисляется, при низкой — часть оседает в гиподерме. Черный пигмент — меланин — тоже отлагается в теле при низких температурах. Таков механизм. А далее — дело отбора — укрепить окраску, если она адаптивна.

Рис. 13. Степная агама, спасающаяся на кусте от перегрева. (Рис. Коровина.)

Ясно, что при наличии указанных зависимостей температура является мощным фактором отсеивания видов и образования биоценозов, так как разница температурных оптимумов у разных видов может быть очень велика. Так, например, Бёкстон (Buxton, 1924) указывает, что некоторые прямокрылые обнаруживают в пустынях Палестины полную деятельность в полдень, когда температура поднимается выше 60° С. С другой же стороны, некоторые тли бывают активны и копулируют при температуре —7°,2 С.

Температура и поведение. Очень сильно влияние температурного фактора на поведение животных и ряд физиологических явлений (испарение воды, усиление дыхания, замедление продукции тепла и т. д.), которые свойственны не только гомотермным, но и пойкилотермным животным. Интересны способы, которыми животные избегают возможности перегрева. Чэпман (Chapman, Michel etc., 1926) с сотрудниками показал, что насекомые дюн способны выносить высокую температуру, погибая однако, если последняя достигает известного предела (выше 50° С), или же они обладают уменьем избегать высоких температур, выбирая для своей деятельности соответственное место и время. Так, например, когда песок нагреется выше 50° С, осы рода *Bembex* начинают закапываться, то роя короткое время, то летая над песком на высоте нескольких дюймов, где температура воздуха значительно ниже, причем тело осы благодаря быстрым движениям и усиленной радиации охлаждается. По мере того как оса углубляется в песок, где температура ниже, продолжительность полетов становится меньше, а время копания — дольше. Осы с отрезанными крыльями погибали быстро, так как тело быстро достигало летальной температуры. Поднимается в воздух через

короткие промежутки времени для охлаждения живущая в щебнистой пустыне саранча *Sphingonotus obscuratus latissimus* (К а ш к а р о в, 1935).

Другие насекомые поднимаются в самое жаркое время на кусты и деревья. То же самое делают и ящерицы пустынь: степная агама влезает на кусты, где на высоте 1,5 м температура бывает на 20° С ниже температуры почвы (К а ш к а р о в и К у р б а т о в, 1929, рис. 13). Ушастая круглоголовка поднимается на гребень бархана, где стоит, высоко поднявшись на ногах, то скручивая, то раскручивая хвост (рис. 14). Маленькая песочная круглоголовка зарывается в песок. Большая песчанка, тушканчики вовсе не показываются в жаркое время дня, сидя во влажном слое песка. Овцы в горах Средней Азии избирают различные склоны в зависимости от температуры воздуха в различную погоду. При этом разные расы овец ведут себя различно. Жаворонки в пустынной степи, в районе станций Джилга, Дарваза и т. д. вдоль железной дороги Чкалов—Ташкент, сидят в полдень целыми группами в тени телеграфных столбов, передвигаясь вместе с тенью. Грызуны, например тушканчики, зарываются в землю, закрывая вход «пробкою»; кормятся грызуны в пустыне в прохладные часы суток и т. д. Таких примеров можно привести много.

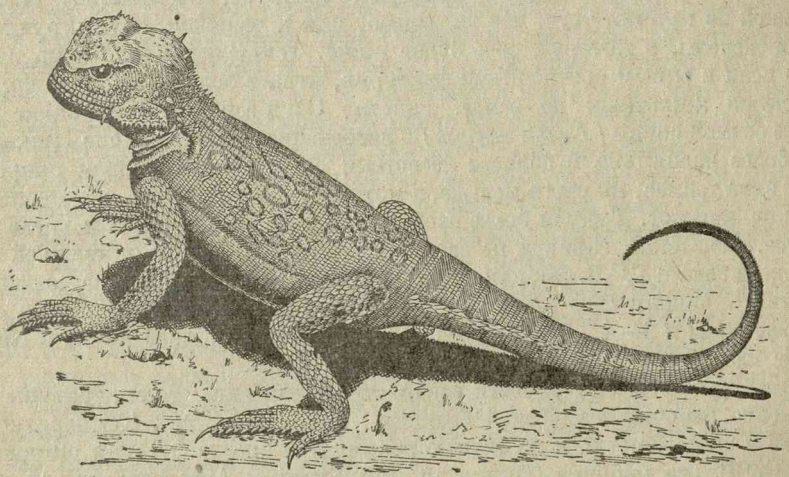


Рис. 14. Ушастая круглоголовка на бархане. (Рис. Коровина.)

Как температура влияет на жизнь и распределение животных, можно видеть из работы Д р е й е р а и П а р к а (Dreyer and Park) о муравьях в окрестностях Чикаго. Названные авторы обследовали 435 муравейников в окрестностях Чикаго. 48,7% оказались на краю леса, вне групп деревьев, 34,3% — на полянах, 17% — на опушках между деревьями. Фотометром Макбета была измерена сила освещения в футо-свечах. Она оказалась равной: на краю леса 1750—2400; на полянах 1665—2260; между деревьями 18—24. Температура муравейника зависит от инсоляции. Активность муравьев возрастает с температурой. Отсюда и расположение муравейников: их больше на краю и на полянах; играет роль, конечно, и уменьшение влажности, но это связано здесь опять-таки с температурой.

Чрезвычайно интересные данные о поведении муравьев, направленном к тому, чтобы иметь в гнездах надлежащую температуру, приводит Г р и н ф е л ь д (1939). Некоторые муравьи строят земляные холмики. Холмики эти нагреваются сильнее окружающей почвы, так как они меньше покрыты травою, чем почва, возвышаются над почвой, обычно суше почвы, а потому нагреваются легче; на холмики падают в некоторые часы вертикальные лучи. Температурный оптимум муравьев, строящих земляные холмики, лежит обычно выше температуры почвы тех биотопов, в которых они находятся. Это делает понятным постройку холмиков: благодаря им муравьи находят для себя оптимальные условия в данных биотопах, температура которых ниже оптимальной. *Lasius niger niger* в открытых, хорошо прогреваемых солнцем местах живет в земле, не устраивая надземных сооружений; там же, где почва частично затенена, строит земляные холмики, причем высота последних зависит от степени затенения и от высоты травяного покрова. В густом лесу, где солнечные лучи не достигают поверхности,

холмики не строятся вовсе, а гнездится *Lasius niger niger* в гнилой древесине, которая теплее почвы.

Из приведенных примеров ясно, что высокая температура того или иного биотопа является отсеивающим фактором. Ведь ни насекомые, ни ящерицы, ни грызуны, не обладающие вышеуказанными приспособительными реакциями, не могли бы занимать пустынных биотопов, в которых они живут.

Кроме того, как указано выше, температурный оптимум у различных видов различен. Уже в указанной работе Чэпмана как наблюдениями в поле, так и тщательно поставленным экспериментом установлено, что насекомые, держащиеся на дюнах в течение жаркого времени дня, обладают более высоким минимумом температуры. Самый низкий минимум эффективной температуры имеют ночные насекомые (например *Geopinus*). *Bembex* и *Microbembex* имеют высокий минимум и низкий максимум, будучи деятельными днем, но в узких пределах температуры. Это различие оптимумов различных видов — чрезвычайно важный факт в образовании природных группировок. О нем будет речь ниже.

Температура и географическое распространение животных. Уже из приведенных примеров явствует, что температурный фактор является одной из причин того, что животные, как и растения, группируются в комплексы — биоценозы, о которых речь будет ниже. Температура уже сама по себе, не говоря о ее роли в общем соотношении факторов, играет большую роль в определении распространения животных по земле. Работа Сахарова объясняет различие в количестве озимой совки *(Euxoa segetum)* в лесостепи и степи в районе Нижней Волги. Совка эта более изобильна в области лесостепи с глубоким снежным покровом, чем в степи, где зима теплее, но снега меньше, а потому гусеницы совки, зимующие в почве, зимою здесь вымерзают. Будучи более изобильной в степи, эта совка и вреда приносит здесь больше. Азиатская саранча не распространяется к северу от средней изотермы теплого периода года в 13°,6, так как к северу от этой линии саранча не достигает половой зрелости. Кровяная тля *(Eriosoma lanigerum)* не распространяется к северу от январской изотермы в 3—4°, будучи вредителем яблонь в Средней Азии, в Крыму и на Кавказе. Не идет она и в горы, где температура ниже.

Наглядным примером зависимости распространения вида от температуры является распространение бабочки капустной белянки *(Pieris brassicae)*. Температура оказывает влияние и на северную, и на южную границу ее ареала. Будучи широко распространена в СССР, эта бабочка (доходя до Лапландии и Архангельска) не проникает в Сибирь, так как проникновению ее в Западную Сибирь восточнее Семипалатинска препятствуют зимние холода и весенняя стужа, вызывающие гибель куколок, которые зимуют открыто на отвесных предметах, прикрепляясь к стенам построек, деревьям и т. д. На юг бабочка идет далеко, проникая по горам даже в Среднюю Азию и Индию, но не спускаясь там в жаркие равнины.

По Боденхеймеру (Bodenheimer, 1928) этот вид имеет южным пределом своего распространения Палестину, так как он может жить здесь лишь в зимние месяцы, летняя же жара оказывается для него ограничивающим фактором, ибо убивает 100% яиц и личинок в молодом возрасте. Залеты этой бабочки в Палестину являются ежегодными, но оканчиваются неудачно: проникнув в эту страну, в благоприятное время года в сентябре—октябре, бабочки размножаются, дают до 5 генераций, а в июле, когда температура поднимается выше 26° С, все погибают. Так случается ежегодно, благодаря чему создается впечатление, что белянки совершают сезонные миграции (Bodenheimer, 1936). Хоуард (Howard) указывает, что опасный вид саранчи *Schistocerca americana* ограничен в своем распространении температурой, так как вид этот может перезимовывать только при определенной температуре.

Другой пример влияния температуры на распространение вида, роли ее как ограничивающего фактора, видим мы в работе Дайса (Dice, 1922). Для крупной полевки *Microtus ochrogaster* летальной является температура в 36°. Хотя эта полевка и роется в земле, но кормиться она должна на поверхности, где бывает очень жарко. Летом даже ночью бывает высокая температура. Этим обстоятельством определяется граница распространения вида. Вблизи последней бывает много дней, когда температура поднимается до опасного для этой полевки предела. Другие границы этого зверька определяются другими факторами. Повидимому, температура в значительной мере определяет области гнездования птиц в различных «зонах жизни» и в различных

биотопах горных областей, например в Средней Азии, а именно потому, что виды, а тем более птенцы, очень консервативны в отношении климата.

В этом отношении очень интересна работа Кэнди (Kendeigh, 1934) о роли среды в жизни птиц. Этот автор на основе изучения вместе с Болдвином физиологии температуры птиц пришел к заключению, что температура взрослых птиц, а тем более птенцов, а также яиц в гнезде в значительной мере зависит от температуры окружающего воздуха. Она зависит у взрослых птиц также от их деятельности и от приема пищи. Температура тела воробьиных птиц колеблется от 38,9 до 44°,6, обычно она выше 40°. Понижение температуры тела ниже 32°,8 вызывает смерть.

Ночью птицы теряют в весе. При наличии достаточной пищи и движения птицы могут выносить довольно большие понижения температуры. Так, восточный крапивник выдерживал при обилии пищи понижение температуры до — 13°,9 С, *Iunco hiemalis* в Манитобе выживал при температуре в — 46°,7. Кэнди помещал птичек, после того как у них освобождался от пищи кишечник, в маленьких клетках в рефрижератор и, содержа их в темноте, наблюдал связь между температурой, потерей в весе и продолжительностью выживания в часах. Самое большое число часов наблюдалось при температуре 33°,4. При этом оказалось, что как между видами (крапивник и воробей), так и между особями одного вида существуют значительные отличия. Эти отличия дают материал для отбора, о чем будет сказано ниже. Исходя из температурной характеристики крапивника, Кэнди разбирается в причинах, определяющих северную и южную границы ареала распространения восточного подвида крапивника. Северная определяется одним критическим моментом: минимальными ночными температурами; южная — другим: максимальными дневными температурами. Миграция или перелеты крапивника определяются также в значительной мере (не целиком) изменением температур: при весенней миграции к северу возрастанием дневных температур, при осенней миграции к югу — падением ночных температур.

Значение температурного фактора в миграциях рыб находится вне сомнения. Укажем в качестве примера на работу Гальцова (Galtsoff, 1924) о сезонных миграциях макрели в Черном море. Гальцов показал, что макрель очень чувствительна к температуре, внезапное падение температуры заставляет ее двигаться к берегу, где она ловится в большом количестве. Когда температура падает до 10—12°, вся макрель, кроме некоторых косячков в южной части моря, оставляет Черное море, следуя пути, которым она пришла весной из Босфора.

В литературе имеется немало данных относительно изменения мест икрометания тем или иным видом рыб в связи с изменением температуры воды. Так, например, у северных и северо-восточных берегов Исландии с 1924 г. появились большие стаи половозрелой трески. С 1928 г. мойва, пища трески, оказалась не у южного, как раньше, а у северного берега Исландии, благодаря чему треска у южных берегов острова голодала и была необычайно тощей. Передвинулось на север в связи с тем же потеплением воды икрометание сельди, продвинулся туда ряд тепловодных рыб, даже таких как тунец (*Thynnus thynnus*) и макрель (*Scomber scomber*). На строгую зависимость от температуры воды появления и отхода тихоокеанской сардины иваси (*Sardinops melanosticta*) указывает Кагановский (1939). Размеры уловов зависят от глубины прогрева моря (рис. 15). Оптимальными температурами для этого вида являются температуры от 10° до 20°. Когда температура поднимается выше 15—20°, иваси сходит в более холодные районы и более глубокие слои, а при падении температуры до 8° она переходит в районы с более теплой водой. Появляются иваси в наших водах при температуре от 8°, главный же ход ее начинается при температуре 10°. Вполне понятна большая важность для промыслов знания этой зависимости хода и уловов иваси от температуры воды. Миграции лосося в Аляске контролируются прежде всего температурой. Примеров зависимости миграции рыб от температуры воды можно было бы привести очень много.

Вертикальные миграции насекомых в травяном покрове также в значительной мере определяются изменениями температурного фактора. Значительное влияние приписывается температуре и в явлении миграций саранчи — *Locusta migratoria* и *Schistocerca gregaria*. Ночью саранча скопляется большими массами, что, видимо, имеет известное тепловое значение. При определенной температуре утром саранча сходит с растений и становится более подвижной, в результате чего скопления саранчи, так называемые

кулиги, становятся не столь плотными. Когда температура почвы достигает 31—35°, начинается странствование саранчи и увеличивается быстрота движения по мере возрастания температуры. Когда вечером почва охладится, саранча снова взбирается на растения, где теплее (З и м и н, 1931).

Температура оказывает влияние и на внутренних паразитов. Так, например, она влияет на развитие паразитов малярии внутри комара, а именно: низкая температура подавляет развитие плазмодия, не влияя на комара. Этим фактом определяются области и сезоны, опасные и безопасные в смысле заражения малярией.

Основа этого явления заключается в том, что для паразита и для его хозяина смертельные температуры могут быть различны. Этот важный факт был известен еще очень давно, когда было установлено, что яйца наездников, отложенные в куколок бабочки кленовой стрельчатки (*Acronycta aceris*), погибают при перенесении куколок в комнатную температуру, а куколки продолжают жить. В настоящее время имеется ряд наблюдений, показывающих, что порог развития для паразитирующего насекомого и для его хозяина может быть иной, что скорости развития их различны, что паразит может отмирать, но хозяин еще продолжает развиваться. Даже незначительные различия в этих отношениях могут быть решительными факторами в контроле над изобилием насекомых.

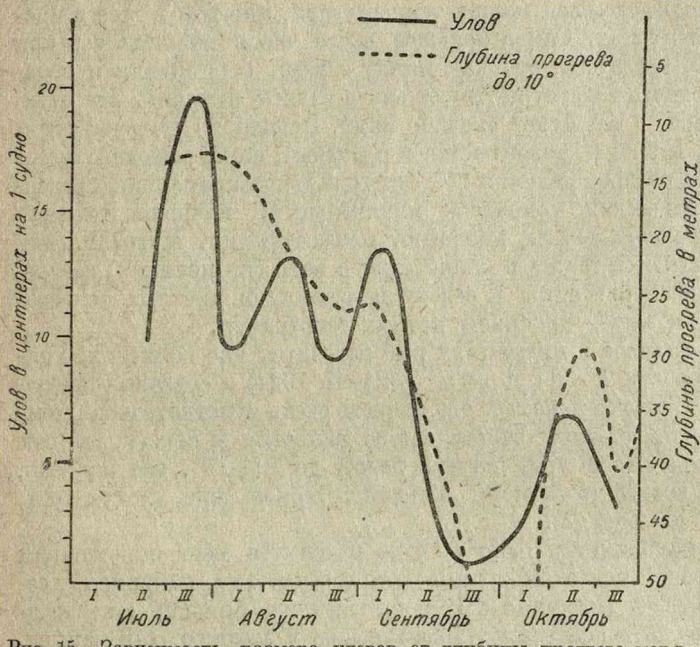


Рис. 15. Зависимость размера уловов от глубины прогрева моря в районе залива Рынды в 1938 г. (По К а г а н о в с к о м у.)

В значительной мере температурой определяется распределение организмов по разным слоям в воде и по ярусам на растительности. Конечно, здесь привходят еще и другие моменты, как, например, освещение; но и температура играет роль. В качестве примера действия только температуры как отбирающего фактора можно привести работы М е н д е л ь с о н а над термотропизмами. Он помещал парамеций в длинный сосуд, концы которого помещались на трубах. По трубам текла вода, в одной имевшая t° 38° С, в другой 26° С. Парамеции собирались к трубе с t° 26°. Когда вода пускалась обратно: у первого конца t° 26°, у второго t° 38°, парамеции переходили на другой конец и опять собирались в воде с t° 26°. При пропускании воды в 10° и в 25° парамеции собирались у последнего конца. Каков бы ни был механизм этого «тропического» движения, факт отсеивающего влияния температуры налицо. Как и по отношению к другим факторам, различные виды животных разно относятся к изменениям температуры. Одни требуют строго определенных температур. Это животные стенотермные. Другие — менее чувствительны и могут жить в зонах с различной температурой: это животные эйритермные.

Мы рассмотрели селективное действие температуры на организмы. Мы видим, что температура может оказывать весьма разнообразное влияние на организм, на его морфологию, на окраску, на поведение, выживание и т. д. Огромное значение имеет еще один вид действия температуры: влияние ее на появление новых наследственных форм, из которых затем отбор черпает формы, соответствующие данному биотопу; иначе говоря, велика роль температуры в процессе так называемых автономных миграций (см. ниже), в процессе видообразования и завоевания видом новых местообитаний. Рядом работ доказано, что воздействием на организм в период созревания половых продуктов и конъюгации хромозом в стадии синапсиса можно вызвать образо-

вание явлений так называемого перекреста. Плаф (Plugh, 1917) показал, что появление последних у дрозофилы возрастает при высокой и низкой температуре, но действие фактора может быть и более поздним. У стеклокрылой моли огневки (*Ephestia*), у которой части крыльев утрачивают покрывающие их чешуи, процент стеклокрылости увеличивается при высоких температурах. Но это независимо от того, в начале или в конце развития действуют последние.

Эти примеры ясно показывают, что температура может влиять на появление новых форм, которые далее подвергаются отсеивающему влиянию среды как по другим признакам, так и по отношению к температуре. Температура в данном случае является не только фактором отбора и образования биоценозов, но и творческим фактором эволюции.

Пойкилотермные и гомотермные животные. Как известно, мы имеем в отношении к температуре две группы животных: пойкилотермных, или животных с непостоянной температурой тела, зависящей от температуры среды, и гомотермных, с собственной постоянной температурой тела. Первых весьма неточно называют иногда животными холоднокровными, вторых — теплокровными. Поведение тех и других в отношении температуры среды весьма различно.

Внутренним источником тепла в теле животных является обмен веществ, химические реакции экзотермического характера. У низших животных этот источник очень слаб, а потому температура их тела лишь ничтожно превышает температуру среды, именно:

У полипов на	0,21°	у моллюсков на	0,46°
» медуз »	0,27°	» головоногих »	0,57°
» иглокожих »	0,40°	» ракообразных »	0,60°

У насекомых, находящихся в покое, превышение достигает нескольких десятых градуса. При движении и мышечных сокращениях температура поднимается на несколько градусов. Так, например, у бабочки винного бражника (*Deilephila elpenor*) температура тела с 19°,6 за 11 мин. усиленного махания крыльями поднялась до 30°,3 (Бахметьев). По Стрельникову (1935, 1936, 1939), у крупных и сильных бабочек, как, например, у бражников, температура тела под влиянием мышечной работы при летательных движениях крыльев в течение 3 мин. поднимается на 18—20° С по сравнению с температурой тела в покое. У лугового мотылька подъем меньше: от 2 до 5° по сравнению с температурой бабочки в покое. «Температура тела летных насекомых», по Стрельникову (1939), «днем в период их покоя приближается к температуре воздуха. Вечером, при условиях малой освещенности, температура тела сразу вскакивает до 36—40 градусов». Это имеет огромное значение для бабочек, так как во время лета при низкой температуре внешней среды они делаются менее зависимыми от температуры среды, подобно теплокровным. По сообщению того же автора, шмели на Эльбрусе на высоте 2300 м при температуре в 4—8° имеют температуру тела 38—40°, а днем до 42—44°. В Арктике при температуре в 2°, в метель, температура тела летающих шмелей достигает 36° и больше. В улье пчел зимой, когда пчелы мало подвижны, температура бывает 31,5—34°, летом, когда подвижность сильно увеличивается, — 38°,5.

Подобного рода факты дают нам очень много для понимания распространения и поведения насекомых.

У рыб имеется превышение температуры тела над температурой среды на 0°,008—0°,7, движение же также повышает температуру тела. Так, у тунца (*Th. thynnus*) наблюдалась температура тела в 37°,2 при температуре воды в 27°,2.

Температура тела лягушек, по Рюмину (1939), в некоторых случаях не отличалась от температуры воздуха (во влажных тихих местах). В сухих местах разница между температурой среды и лягушки доходила до 3°,5. Жабы в Крыму в теплые летние вечера в середине августа имели температуру на 2—3° ниже температуры воздуха. Невелико превышение и у рептилий.

Птенцы птиц до 10-дневного возраста, по Болдвину и Кэнди (Baldwin and Kendeigh, 1932), являются пойкилотермными. Терморегулирующий аппарат у них не развит в это время. Еще Лихтентриттом (Lichtentritt, 1919) было указано несовершенство терморегуляции у птенцов. И у взрослых птиц температура тела еще не постоянна и колеблется в довольно значительных пределах под влиянием воз-

действия внешних факторов: температуры воздуха, солнечной радиации, пищи, движения и т. д.

У млекопитающих производство тепла сильно понижается во время спячки, когда они становятся почти пойкилотермными животными. А у низших млекопитающих — Monotremata температура тела вообще сильно колеблется, например у ехидны. Почти пойкилотермными являются недавно рожденные грызуны. Да и у взрослых грызунов терморегуляция еще весьма несовершенна. Нижний температурный предел жизнеспособности повышается у полевок с возрастом.

Приведенные данные, быть может, можно понимать, как проявление биогенетического закона: птенцы и новорожденные млекопитающие унаследовали свою пойкилотермность от рептилий. Это, наверное, так и есть. Но с другой стороны пойкилотермность их может иногда иметь и адаптивное значение, например, у птенцов некоторых полярных птиц, которым иначе грозила бы гибель при долгом отсутствии матери (В. Рольник), у грызунов то же самое может иметь место, когда родители уходят от норы за пищей (А. И. Щеглова in verbis). Возможно, что в природных условиях угнетение физиологических функций организма птиц при низкой температуре имеет то же значение (физиологическое сохранение птенцов при низших температурах тела), которое Рюмин (1939) предлагает для практических целей. Вопрос о гомотермности, несомненно прогрессивном свойстве, должен быть изучен с экологической точки зрения. Гомотермные животные избегают не только охлаждения, но и перегрева.

У гомотермных животных для избежания перегрева служит главным образом испарение с поверхности тела через посредство потовых желез. При недоразвитии последних испарение в целях охлаждения может происходить с поверхности слизистых оболочек рта и, главным образом, с поверхности легких при учащенном дыхании, что наблюдается, например, в очень ясной форме у овец, где число дыханий может вместо 16 быть свыше 200. Обмен веществ при этом не затрагивается или почти не затрагивается (Миропольский, 1939).

Но способность регулировать таким образом температуру наблюдается лишь в определенных пределах; при слишком большом уклонении от нормы терморегулирующий аппарат у теплокровных начинает сдавать.

С другой стороны и пойкилотермные животные до известной степени могут регулировать температуру тела. И у них температура тела бывает иногда ниже температуры окружающей среды. Это было доказано Бёкстоном (Buxton, 1924) по отношению к насекомым; у живых, находящихся на солнце, температура тела всегда ниже, нежели у мертвых насекомых, выставленных на солнце.

Влажность воздуха

Вода является совершенно необходимой организму уже по одному тому, что в организме содержится много воды: в коже человека 70%, в почках 83,5%. С перемещением и распределением воды в организме связана динамика жизненных явлений. Без воды не может происходить обмен веществ между тканями и кровью, не может совершаться кровообращение, необходимое для процессов дыхания, питания и выделения. Вода необходима как растворитель для циркуляции веществ в теле, как каталитический гидролизирующий и ионизирующий элемент для правильного протекания химических процессов в тканях; необходима и для регулирования температуры.

Потеря воды ведет, понятно, к понижению жизненных функций, к сокращению окислительных процессов и т. д.

В целом ряде процессов организм животного расходует, теряет воду (дыхание, выделение, питание, экскреция). Эту убыль он возмещает питьем и пищей. Кроме того в самом организме образуется вода благодаря сгоранию тканей в процессе обмена веществ, так называемая метаболическая вода, которая у человека, например, образуется в количестве 200 г в день.

Необходимо, чтобы между поступлением и расходованием воды в организме существовал определенный баланс, равновесие. Но и поступление воды и ее расходование зависят от характера среды. Наличие воды как таковой, содержание воды в пище, с одной стороны, а с другой — влажность среды, воздуха или почвы — вот два момента, которые должны быть сбалансированы с потерей воды организмом, зависящей от целого ряда особенностей организма, особенностей морфологических и изиологических.

Отсюда ясно, что влажность среды играет большую роль в жизни организмов, что должен существовать оптимум влажности для каждого вида и нижний летальный предел, при котором данный вид уже не может существовать. Влияние влажности на животных изучено меньше, нежели влияние температуры. Но все же можно сказать, что, подобно температуре, влажность воздуха влияет на целый ряд явлений в жизни животных. Лучше мы знаем ее влияние на насекомых. Влажность влияет на окраску, на плодовитость, на выживаемость, на продолжительность периода развития, на продолжительность жизни взрослых насекомых. В качестве примера можно взять гессенскую муху (*Mayetiola destructor*). Для ее развития нужна соответственная влажность. Поэтому в южных районах ее распространения (Украина, Сев. Кавказ, Закавказье) продолжительные засушливые периоды задерживают развитие мухи, когда она находится в стадии ложнококонов; личинки впадают в состояние длительной диапаузы и не превращаются в куколку — летние генерации выпадают. Засуха, в особенности если она сопровождается ветрами, ведет к гибели значительной части отложенных на листьях яиц.

Влажность является селективным, отбирающим, фактором как в смысле создания определенных приспособительных типов, в разной мере способных противостоять потере воды, так и в смысле определения границ распространения и поведения животных.

Влажность воздуха, конечно, действует не изолированно, а как часть комплекса в общей констелляции с температурой, с ветрами и т. д. Но все же и здесь можно установить роль фактора влажности как такового. Влияя благоприятно или неблагоприятно на животное, влажность заставляет его избегать одних мест и оставаться в других.

Подобно тому, как в отношении температуры, для каждого вида существуют некоторые пределы влажности, в которых жизнь возможна; вероятно, что влажность оказывает влияние на развитие, хотя данные в этом отношении противоречивы и скудны.

Некоторые животные во всяком случае оказываются очень чувствительными к содержанию влажности. Так, например, амбарный долгоносик (*Calandra granaria*), являющийся одним из самых опасных и распространенных вредителей зерна, крупы и макарон, хорошо развивается в сырых, плохо вентилируемых помещениях. Его развитие приостанавливается, если зерно содержит меньше 12% влаги. Рисовый долгоносик (*Calandra oryzae*) требует для своего развития 10% влажности в зерне (D e n d y and E l k i n g t n o n, 1920). Кукурузный мотылек (*Pyrausta nubilalis*) чрезвычайно сильно зависит от влажности, поселяясь в наибольшем количестве в районах и местах влажных и оказываясь в силу этого наиболее вредным в лесной и в северной части степной зоны, затем во влажных районах Северного Кавказа и Закавказья, а также на Дальневосточном крае. В сухих частях Украины, Крыма и Северного Кавказа вред от кукурузного мотылька в два раза меньше, чем во влажных. Такая плотность, а потому и вредоносность зависят от влияния влажности на половую продукцию. Последнее доказано экспериментально. Время выживания блохи *Xenopsylla cheopis* приблизительно обратно пропорционально недостатку насыщения воздуха парами (рис. 16). Этим определяется невозможность развития чумной эпидемии в определенное время года. Кроме влажности здесь важна и температура.

П а р к е р (P a r k e r, 1915) изучал влияние влажности почвы на развитие корневой вши сахарной свеклы. Влажность оказалась важным фактором для развития яиц, для линьки, для общего развития. Но излишком влаги (поливом) можно убить насекомое. П а р к е р разделил в эксперименте насекомых на три группы, по 200 штук в каждой. Одна содержалась в сухой почве, другая — в поливной, третья в почве, которая была сделана влажной путем дождевания. Содержались насекомые 2 месяца. За это время популяция возросла в сухой почве до 11 581 особи, в поливной до 750, во влажной до 405. Вторая серия опытов дала такие же результаты.

Факты эти говорят о значении влажности среды для организма. Однако пределы допустимой для вида влажности шире, нежели для температуры. Злаковая тля (*Toxoptera graminum*) требует шесть дней для своего развития до взрослого состояния при постоянной температуре в 26°,7 С и относительной влажности от 37—100%. Яйца некоторых насекомых развиваются одинаково при относительной влажности от 1—100%. Такой широкий диапазон объясняется различными обстоятельствами: одни организмы, как злаковая тля, питаются соками растений, что делает их независимыми от атмосферной влажности, в других случаях яйца изолированы от атмосферных влияний оболоч-

кой. Имеет большое значение концентрация жидкостей в тканях на различных стадиях развития животного, различие в строении кожных покровов. Например у рептилий, обитающих главным образом в сухих местах, нет потовых желез; кожные покровы грызунов пустыни отличаются большим развитием эпидермиса и меньшим развитием соединительнотканной части кожи, что служит в качестве предохранения от излишней потери воды. Особенности дыхания также могут играть роль в определении выносливости животного к тому или иному содержанию влаги в воздухе.

Некоторые животные обладают способностью при недостатке влажности впадать в так называемое *анабиотическое* состояние, когда организм сохраняет способность к жизни, но не обнаруживает ее никакой деятельностью; жизненные процессы, повидимому, не совершенно прекращаются, но сводятся почти к нулю. Это, конечно, расширяет ареал их распространения. Другие организмы, наоборот, очень требовательны к влажности, а потому не идут в места сухие, а при высыхании гибнут. Это обычно те животные, которые живут во влажных биотопах, например во влажной

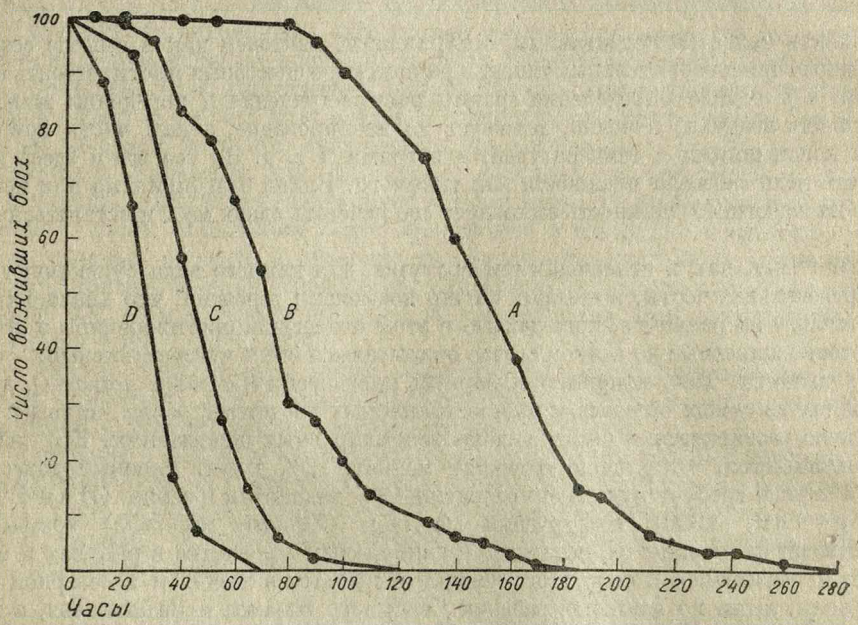


Рис. 16. Влияние недостатка насыщения на продолжительность жизни блох при t° 32° С.

A — относительная влажность 89%, недостаток насыщения 4 мм; *B* — относительная влажность 72%, недостаток насыщения 10 мм; *C* — относительная влажность 55%, недостаток насыщения 16 мм; *D* — относительная влажность 27%, недостаток насыщения 26 мм. (По Bacott и Martin.)

почве, в сыром подстиле леса. Таковы, например, слизни, молодь и яйца которых массами погибают в сухую погоду. Таковы различные насекомые, живущие в лесном подстиле.

Одна и та же влажность может иметь различное значение в зависимости от содержания воды в организме, она может быть и оптимальной и летальной.

Очень трудно вычленить действие одной влажности: она действует всегда вместе с температурой (об этом см. ниже).

Подобно температуре, влажность влияет и на морфологию. Мы имеем (хотя вопрос этот мало изучен) типы животных из влажных биотопов. Это понятно ввиду существования корреляций между дыханием и испарением. Вряд ли подлежит сомнению, что рептилии развились под влиянием сухости, сменившей влажный климат эпохи стегоцефал в пермскую эпоху, быть может в конце каменноугольной. Отсутствие у рептилий кожных желез, выделение ими мочевой кислоты, требующей для растворения менее воды, нежели мочевина, благодаря чему из организма уходит меньше воды, являются приспособлениями к малой влажности. Далее, в разделе об испаряющей силе воздуха мы остановимся на работах Шелфорда, говорящих о существовании типов, адаптивных в отношении влажности, и о роли влажности как фактора отсеивающего.

Температура и влажность, вместе взятые. В параграфе, говорящем об общем влиянии факторов, мы видели, что изолированного действия одного фактора не бывает, что факторы влияют друг на друга, действуют совместно. Температура и влажность являются каждая сама по себе важнейшими факторами. Как действуют они вместе? Ведь в природе они сопряжены друг с другом, эффект одного изменяется другим. Для получения данных о совместном действии двух факторов мы располагаем двумя методами: экспериментом и биометрической (в широком смысле слова) обработкой фактов природы, добытых наблюдением.

И температура, и влажность действуют на физические процессы. А из физики мы знаем, что константы в физике лишь тогда константны, если все вовлеченные факторы постоянны. И точка кипения, и точка замерзания, например, зависят не только от температуры, но и от концентрации растворов, и от давления. Если содержание воды в растворе меняет точку кипения и замерзания, то отнятие воды от организма должно изменять поведение последнего в отношении к температуре, так как клетки содержат в себе водные растворы. Уже на человеке мы видим (по Хиллу 1908), что в холодной и влажной атмосфере остывание происходит быстро, так как влажный воздух обладает лучшей теплопроводностью. В такой атмосфере у пойкилотермных животных замедляется метаболизм, у гомотермных он, наоборот, усиливается. В холодной и сухой атмосфере остывание происходит медленнее, ибо теплопроводимость сухого воздуха меньше. В сухой и жаркой атмосфере испарение идет сильнее, т. е. сильнее идет охлаждение тела. В этой атмосфере возможна терморегуляция. В атмосфере влажной и жаркой происходит перегрев до температуры воздуха.

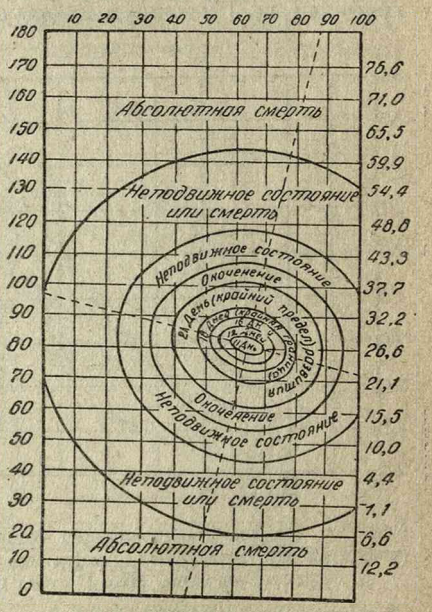


Рис. 17. Графическое изображение отношения хлопкового коробочного долгоносика (*Antonomus grandis*) к различным комбинациям температуры (цифры справа) и влажности (цифры наверху).

Линии соединяют точки, комбинации температуры и влажности которых оказывают одинаковое действие на долгоносика. С изменением температуры изменяются требования к влажности. (По Pierce из Friederichs.)

Совместное действие температуры и влажности на насекомых не раз подвергалось изучению. Изучалась скорость развития при разных комбинациях этих факторов и границы жизни при них.

В качестве образца работ по изучению совместного действия температуры и влажности можно привести работу Пирса (Pierce, 1916) над хлопковым долгоносиком (*Antonomus grandis*) и — Шелфорда над плодожоркой (Shelford, 1927).

Пирс изучал поведение и продолжительность развития долгоносика. Работа велась в приборах, в которых можно было отдельно изменять температуру и влажность. В одних опытах при постоянной влажности изучалось влияние разных температур (от —6,5 до + 60°). В следующем опыте влажность бралась другая, и опять-таки изменялась температура и изучалось их совместное влияние. Влажность была взята в пределах от 10 до 100%. Результаты работы выражены на диаграмме (рис. 17); на ней — на ординатах показаны температуры, на абсциссах относительная влажность в процентах. Концентрические линии соединяют точки пересечения температур и влажностей, при которых развитие продолжается одинаковое время и жук обнаруживает одно и то же поведение, или точки t° и влажности, при которых наступает оцепенение и смерть.

Самый внутренний эллипс охватывает комбинацию температуры и влажности, при которых развитие жука продолжается наиболее короткий период — 11 дней. Это оптимальная комбинация температуры в 26—28°,5 и влажности в 60—70%. При поднятии температуры до 30° или при понижении до 23° развитие замедляется до 16 дней, но и влажность при этом может быть другая, именно 52—76%. При дальнейшем поднятии температуры развитие замедляется все более, и границы влажности раздвигаются. При температуре в 13° или 43°,5 наступает оцепенение, границы влажности в это время равны

35—95% (при 13° происходит зимовка насекомого). Если температура повышается или понижается еще больше, наступает неподвижное состояние и смерть. Однако при температуре в 13° или в 43°,5 оцепенение вызывает уже влажность в 60—70%, а при влажности в 35% оцепенение наступает даже при оптимальной температуре в 27°.

Из опытов П и р с а вытекает с совершенной очевидностью, что если один из сопряженных факторов находится в таком удалении от оптимума, что его можно считать находящимся на критической точке, то, если бы даже другой фактор находился в оптимуме, насекомое может впасть в спячку. Но все же имеет действие не изолированный фактор, а их комбинация. Кроме того надо иметь в виду, что в различные моменты жизненного цикла вида действие указанных факторов будет изменяться.

Другой пример графического изображения совместного действия температуры и влажности мы имеем в работе П а р к е р а. Последний изучал взаимоотношения между температурой, влажностью и вылуплением прямокрылых из яйца. На приводимом графике (рис. 18) точки и цифры обозначают процент вылупившихся насекомых. Зоны, обозначенные пунктирными линиями, интерполированы. Из графика видно, что оптимальная влажность — около 90% и оптимальная температура — 27°. Процент вылуплений из яйца при температуре 27° варьирует в зависимости от влажности от 6 до 72. При постоянной же влажности в 90% процент вылуплений варьирует от 48—72.

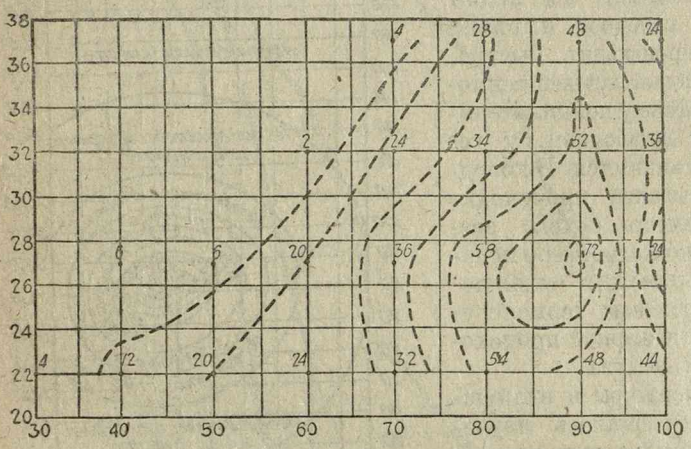


Рис. 18. График, изображающий отношение между температурой (цифры слева), влажностью (цифры внизу) и вылуплением прямокрылых из яйца. (По P a r k e r из C h a p m a n.)

В жизни всех животных, в частности насекомых и ряда других беспозвоночных, соотношение температур и влажности играет большую роль. Их комбинация в наименьшей мере среди других климатических факторов влияет на смертность животных. Почти каждое животное имеет в своей жизни один или более чувствительный период, в котором смертность от неблагоприятных внешних условий очень высока.

У многих животных под влиянием воздействия комбинаций теплового фактора и влажности наступает период оцепенения (диапауза, спячка). Во время диапаузы понижаются окислительные процессы, прекращается рост, питание, развитие, созревание половых продуктов, понижается возбудимость. Наступает этот период и при наступлении зимних холодов и высоких летних температур, а также при наличии других неблагоприятных моментов. Диапауза бывает на разных стадиях развития. Знание этих комбинаций очень полезно для прогноза явлений массового появления вредителей.

Однако — и это весьма интересно с точки зрения понимания адаптаций — не всегда наступление периода оцепенения (диапаузы) совпадает с наступлением критических моментов в атмосфере. Например, многоцветница (*Vanessa polychloros*) выходит из куколки в первой половине лета, но затем, несмотря на обилие корма, впадает во вторую диапаузу до весны. Тут мы имеем дело, видимо, с историей вида. У ряда насекомых прекращение активной жизни и наступление диапаузы наблюдается в период, когда температура и влажность находятся в оптимальном состоянии. В таких случаях мы имеем результат ранее сложившегося цикла развития под влиянием бывших ранее условий. Аналогию этому можно видеть в упомянутой работе Ш о у (Show, 1921, 1925). Последний переносил суслика *Cetellus columbianus*, имеющего определенный годичный цикл жизни и впадающего в летнюю спячку в определенные сроки, в более верхние зоны гор. Суслик сохранял свой цикл, выработанный долгим отбором, несмотря на то, что условия окружающей среды этому циклу не соответствовали. С таким явле-

нием мы можем встретиться в практике акклиматизации животных, перенесенных из одного полушария в другое или из зоны в зону.

Колебаниями в соотношении температуры и влажности, наряду с другими факторами, объясняются периодические колебания численности у некоторых насекомых.

Влажность и температура воздуха оказывают большое влияние на температуру и влажность почвы (гидротермический режим последней). В связи с этим они оказывают влияние и на поведение организмов в почве (об этом см. ниже в главе об эдафических факторах).

Чрезвычайно интересно было бы точно знать влияние совокупного действия температуры и влажности на человека. В этом отношении сделана попытка Хентингтоном (Huntington, 1920, 1923, 1924). Названный автор изучал статистически на большом материале отношение смертности людей к средней дневной температуре и влажности. На графике (рис. 19) на абсциссах дана относительная влажность в процентах, на ординатах температура в градусах Фаренгейта слева и Цельсия справа. График построен на данных о 71 000 смертей. Линии соединяют точки, обозначающие температуру и влажность с одинаковой смертностью. Цифра 0 обозначает среднюю для данной области смертность, цифры со знаком минус — процент, на который смертность ниже, и знак плюс — процент превышения над нормальной смертностью. В общем и здесь температура и влажность действуют в обратном направлении. Смертность у человека зависит, конечно, от социальных факторов, но и температура и влажность имеют известное значение, что на большом числе случаев и выявляется.

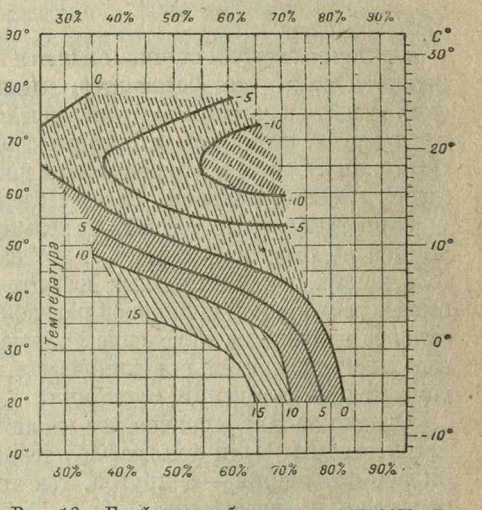


Рис. 19. График изображает смертность в сухих центральных районах США в дни с различной средней влажностью и температурой.

Смертность выражена в процентах выше нормальной (+) и ниже нормальной (—). Линии проведены через точки с одинаковой смертностью. (По Huntington из Shelford.)

Другую интересную попытку характеризовать климат различных стран по комбинации температуры и влажности дал Тэйлор, при помощи метода, о котором речь будет ниже. Этот автор показал, какую зону климатического комфорта для человека представляют различные страны. Не следует только думать, что для человека температура и влажность климата имеют то же значение, что для животных. Животные (и растения) подвержены естественному отбору со стороны климатических факторов. Человек стоит вне его, над ним; может изменять неблагоприятные для него условия среды в сторону для него желательную, но, поскольку температура и влажность действуют на его физиологическое состояние, он должен с ними считаться, действие их учитывать и направлять. Это будет уже не экология, а социальная гигиена.

Влияние температуры и влажности на распространение. Температура и влажность вместе во многих случаях являются селективным фактором, определяющим распространение вида и степень его процветания. Однако редко бывает, чтобы вид равномерно занимал всю площадь своего ареала. Обычно популяции вида занимают в пределах его географического ареала места с подходящими для него условиями (экологический ареал). Но так как эти условия опять-таки не везде одинаковы, то в разных частях ареала вида мы видим различную плотность населения последнего. Если вид является вредителем, то, в зависимости от условий, он будет вредить в разной мере в разных пунктах ареала. Область, где вредное действие вида имеет место, называется ареалом вредности. В пределах последнего будут различные зоны вредности.

В качестве примера можно привести шведскую муху (*Oscinosoma frit*). Эта мушка имеет в СССР широкое распространение: ею занята вся область произрастания злаков. Однако серьезным вредителем эта мушка является лишь в северных частях ареала обитания, имеющих умеренный климат. На юге, в районах степных она менее много-

численна по причине высокой температуры, достигающей здесь выше 35°, и низкой влажности. Эти факторы действуют угнетающе на способность шведской мушки к размножению. Но в годы с прохладным и дождливым летом мушка находит благоприятные условия для массового размножения и в эти годы становится серьезным вредителем.

То, что было сказано о насекомых, относится и к наземным позвоночным, которые, к сожалению, в этом отношении изучены значительно слабее.

Приведем один интересный пример. Как известно, котики (*Arctocephalus ursinus*), обитая в Тихом океане, строго придерживаются холодных течений. Это холодолюбивые формы. Для размножения они приплывают на Командорские и Прибыловы острова, где пребывают на суше в течение трех месяцев. Но здесь, будучи на суше, котики находятся в условиях, соответствующих условиям их водного обитания. «Воздух островов, посещаемых котиками в период размножения, настолько насыщен водяными парами, что создается впечатление постоянного водяного душа при очень ровной средней температуре (5—7°,5 С). Описанные выше климатические условия являются, повидимому, основным фактором, определяющим характер мест размножения котиков» (Б о й ц о в, 1934).

Свет

Лучистая энергия солнца является источником всей жизни на земле. Общеизвестным является факт, что фотосинтез, расщепление углекислоты и образование органических веществ в растениях происходит под влиянием солнечной энергии; таким образом, вся энергия, связанная в органических соединениях, есть в конечном итоге, — энергия солнца. Также и нагрев земной поверхности, и всего, на ней находящегося, происходит, главным образом, за счет энергии солнца.

Животные зависят от света не только косвенно, через растения, но и непосредственно. Многие руководятся зрением в поисках пищи и при избегании врагов. Температура тела живых пойкилотермных испытывает быстрые поднятия и опускания вследствие воздействия прямой солнечной радиации, и эти колебания температуры тела оказывают сильное влияние на поведение животных. Кроме того свет частью своих лучей оказывает иногда значительное химическое воздействие на организм, что также сильно отражается на поведении животных.

Однако на физиологическое влияние света обращено было внимание лишь недавно, когда открыты были ультрафиолетовые лучи и их влияние, с одной стороны, и развилась фотометрия — с другой, так что стало возможным выражать дозы света количественно и качественно.

Свет, как температура и влажность, является экологическим фактором потому, что он действует на физиологические процессы. Растениям свет необходим для ассимиляции, он действует на скорость роста и образование органов растений, определяет в известной мере и форму органов и анатомическое строение; вызывает движения, искривление листьев и побегов (W a r r e n, 1936).

Ф и з и о л о г и ч е с к о е д е й с т в и е с в е т а. Чтобы подействовать на животных, свет должен поглощаться телом последних. Тело животных способно к поглощению лучистой энергии, производящей и тепловое и фотохимическое действие в организме. При этом короткие лучи оказывают химическое действие. Действию света подвергаются окислительные ферменты; под влиянием ультрафиолетового света происходит образование витамина D; в зеленых кормах под влиянием света образуется витамин С; слабый свет уменьшает проницаемость клеточных мембран; уменьшает ее и сильный свет, умеренный увеличивает. Изменение же проницаемости клеточных и внутриклеточных мембран изменяет характер протекания физиологических процессов в клетке. Следовательно, влияние света на биологические явления и отсеивающее его влияние должно быть очень велико. Он должен оказывать глубокое влияние на поведение видов, а также служить одним из факторов формирования биоценозов, являясь препятствием для проникновения в них одних видов и способствуя расцвету других. Роль света в этом отношении изучена еще недостаточно хорошо.

С в е т к а к э к о л о г и ч е с к и й ф а к т о р. Свет влияет на обмен веществ и на благосостояние животных; это явствует из того, что он влияет на развитие и рост многих животных. Впрочем данные о влиянии света на развитие животных скудны и противоречивы. Так, яйца некоторых животных не развиваются на свету или развитие их замедляется (например у улиток). Х е р т е л ь установил, что световые лучи с любой

длиной волны оказывают влияние на процессы деления яиц морских ежей. Ультрафиолетовый свет в большой дозе подавляет деление; в известной мере делают это и другие лучи. Стевенс, Дюркен и Чахотин установили это для яиц других животных. В малой дозе ультрафиолетовый свет стимулирует деление. Влияет свет и на более поздние стадии развития. В этом направлении имеется ряд работ (Dürken, 1932).

Норсроп (Northrop, 1925) показал, что личиночный период у дрозофилы слегка укорачивался при интенсивности освещения около 2500 метро-свечей, но удлинялся при более сильном освещении. Имеются данные, правда не вполне достаточные, о том, что свет влияет на выход насекомых из куколок, так как многие из них проделывают это в определенное время суток. Юнг (Jung, 1878) показал, что в темноте рост головастиков происходит хуже, нежели на свету.

Есть работы, указывающие на то, что свет влияет на продолжительность жизни и на то, что солнечная радиация в некоторых случаях может иметь летальное значение. Так, например, яйца мексиканского бобового жука (*Epilachna corrupta*) гибнут, будучи выставлены на солнечный свет, в течение трех часов (Howard, 1924). Личинки дрозофилы, по исследованиям Норсроп, полученные в темноте, гибли при освещении в 7000—10 000 метро-свечей, куколки — при освещении в 5000 метро-свечей. Продолжительность жизни imago значительно сокращалась при освещении в 1000 метро-свечей (Uvarov, 1931).

Губительное действие оказывает солнечная радиация при избытке ее и на пойкилотермных позвоночных; это показал Стрельников (1934). Температура тела ящерицы *Eremias (Scapteira) grammica* в пустыне Кара-Кумы в течение 8 минут освещения солнцем поднялась с 39° до 55°,7 С, и ящерица умерла; температура ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*) в течение 10 мин. поднялась до 50° С, и ящерица эта также умерла. В наших опытах в долине р. Чу с быстрыми ящерками (*Eremias velox*), подвергнутыми действию прямых лучей солнца на земле, последние гибли в течение 1,5—4 мин. По Дэви (Davey, 1919), малая доза х-лучей увеличивает продолжительность жизни массовых культур мучного жука (*Tribolium*), сильная же доза опять понижает и ведет к смерти. Паккард нашел, что большой эффект дают короткие лучи, притом эффект различен у разных насекомых и на разных стадиях развития. Вероятно это последнее обстоятельство, а также и то, что не все виды одинаково относятся к свету, является причиной того, что опыты ряда исследователей привели их к выводам, что свет не играет роли в определении роста, развития, поведения насекомых. Опыты могли ставиться не над теми стадиями, на которых свет играет роль фактора, или с такими видами, которые в силу своей экологии, условий жизни, должны быть индифферентны к свету, так как они являются животными, нормально живущими и на свету и в сумраке.

Несомненно, что у разных видов будет разное отношение к свету. Например, Кругери и Дуспива (Kruger и Duspiva, 1933) показали, что насекомые, живущие нормально на солнце, нагреваются на солнце меньше, чем живущие в местах тенистых. Они, как например, жук *Burrhus*, живущий в сухих местах, способны регулировать температуру тела при солнечном освещении. На эту способность указывает и Бёкстон (Buxton, 1924): жук чернотелка рода *Adesmia*, выставленный на солнце, имеет в живом состоянии температуру на 2—9° ниже, нежели в мертвом, благодаря транспирации. Здесь вековой отбор выработал у вида приспособление, выводящее его из противоречия со средой обитания, богатой радиацией. Наоборот, те насекомые, которые нормально развиваются при почти полном отсутствии света, как например — в почве, в дереве, в трупах и т. д., будут весьма чувствительны к солнечной радиации и гибнут на свету.

Свет влияет на активность, на поведение. У одних свет стимулирует, у других подавляет деятельность. Мы различаем животных дневных, сумеречных, ночных. Существует много ночных насекомых, птиц (совы), млекопитающих (летучие мыши, многие грызуны, лемуры и т. д.). Майские жуки летают в сумерках. Налимы (*Lota lota*) деятельны ночью, но проявляют деятельность и при сильной облачности. Малярийный комар *Anopheles maculipennis* деятелен при наступлении сумерек.

У пойкилотермных животных свет действует на активность и на ряд других проявлений жизни через температуру их тела. Влияние радиации на последнюю установлено целым рядом исследований. Первым указал на необходимость изучения температуры тела, обусловленной радиацией, и зависимости от нее поведения насекомых Уваров

(Uvarov, 1928). Франц (Franz, 1930) показал это на рептилиях и на насекомых. Боденхеймер (Bodenheimer, 1930) указывает, что у пустынной саранчи (*Schistocerca gregaria*) утром под влиянием радиации солнца быстро повышается температура тела, доходя более, чем до 40° С. Днем она колеблется от 40—45°, причем в моменты, когда скрывается солнце, она быстро падает. В работе 1935 г. Боденхеймер указывает, что холоднокровные животные или имеют температуру среды, или температура их тела поднимается под влиянием солнечной радиации до 35—45° С, и они становятся активными лишь достигнув этой температуры. Такие «потребители солнца», как он их называет, мало подвижны утром и подставляют свою наибольшую поверхность первым лучам солнца, как это делают саранчевые, бабочки, ящерицы и другие, пока температура их тела не станет достаточно высокой. Когда же лучи солнца становятся слишком сильными, они, если данный вид не прячется в убежище, подставляют солнцу наименьшую поверхность тела, понижая температуру тела на 4—8° С простым изменением положения. Мы наблюдали в альпийской зоне центрального Тянь-Шаня, что дневные бабочки, при отсутствии ветра, садясь, складывают крылья не вместе, а наоборот — расправляют их, поворачивают плоскость крыльев к солнцу и прижимают к субстрату. Такое поведение способствует, видимо, согреванию бабочки. Мелкие двукрылые, во множестве живущие здесь по берегам озер, вовсе незаметны, если погода пасмурная; но стоит засиять солнцу и прекратиться ветру, как поднимаются тучи этих насекомых.

Зависимость активности насекомых от солнечной радиации хорошо иллюстрируется приводимой Боденхеймером в его работе о фауне Палестины таблицей сезонной и суточной активности муравья.

Сезон	Время наивысшей активности	Продолжительность суточной активности	Время отсутствия активности
Зима	полдень	6 часов	Утро, ночь
Весна	вечер	12 »	Утром и вскоре после 12 час.
Лето	ночь	16 »	Полдень
Осень	начало ночи	12 »	»

Из таблицы ясно, что названный муравей избегает усилейной радиации летом и проявляет наибольшую активность в часы наибольшей радиации зимою.

Наблюдения Стрельникова (1934) показали, что под влиянием солнечной радиации быстро повышается температура тела животного, повышается интенсивность физиологических процессов и изменяется поведение. Поглощение лучей зависит от угла их падения, от адсорбционной способности организма по отношению к лучистой энергии, от температуры среды и тела животного. Облачность, ветер, запыленность атмосферы, время суток должны отражаться на поведении пойкилотермных, так как все это изменяет напряжение солнечной радиации.

Исследования Кругер и Дуспива (Kruger и Duspiva, 1933) над ящерицами, жуками, бабочками, шмелями и двукрылыми также ясно показали зависимость температуры тела пойкилотермных животных от радиации. Эти авторы, как и Стрельников, отмечают значение окраски в этом явлении. Последний считает, что светлая окраска животных пустыни связана с отражением большого количества солнечных лучей. Некоторые животные, как ящерица *Phrynocephalus mystaceus*, меняют свою окраску в течение суток. Темноокрашенные нагреваются под действием солнечной радиации быстрее, нежели светлые, отражающие значительное количество лучистой энергии. Таким образом окраска имеет значение в тепловом балансе животного, в явлениях теплообмена между организмом и средою.

В физиологическом значении окраски в деле абсорбции лучистой энергии быть может следует искать объяснение для целого ряда случаев окраски, считающейся обычно покровительственной. Такое значение может иметь меланистическая окраска Lepidoptera в Арктике, а также темная окраска большинства насекомых в Холодной пустыне Центрального Тянь-Шаня, на что указывал Кашкаров, и в снежной зоне Альпики (Handschin, 1919, 1925).

Ленгеркен (Lengerken, 1927) высказал мысль, что металлическая окраска жуков, держащихся на ярком солнечном свете, может служить для отражения этих лучей.

Влияние света на размножение. В работах о действии солнечной радиации на температуру тела и поведение личинок саранчи и о солнечной радиации и микроклимате в экологии лугового мотылька Стрельников (1935, 1936) показал, что радиация влияет на активность, питание, вертикальные миграции, перелеты и на размножение. Однако в отношении влияния радиации на плодовитость лугового мотылька автор этот считает, что сама по себе солнечная радиация не вызывает бесплодия, так как бабочки в степи все время подвергаются ее действию, и не могли бы в этом случае жить здесь. Влияние радиации не прямое. Солнечная радиация повышает температуру тела бабочек, обмен веществ и трата организмом бабочки воды, необходимой для созревания половых продуктов, усиливаются. Если климатические условия и условия питания при этом нехороши, цветов и нектара немного, то бабочки теряют в весе, развитие половых продуктов задерживается и бабочки остаются бесплодными.

Работы о влиянии солнечной радиации на плодовитость и на миграции позвоночных дали несколько противоречивые результаты, но в виду важности вопросов приведем здесь некоторые из них. В 1920 г. появились работы Гарнера и Аллярда (Garner and Allard, 1920) о фотопериодизме растений. Эти работы вызвали не только ряд работ о влиянии света на растения, но многие исследователи стали думать о влиянии света на периодические явления у насекомых и птиц, думать о свете, как стимулирующем миграции факторе.

Например, у тлей появление крылатых особей связано с определенной продолжительностью дня и ночи, что является соответствующим их жизненным условиям, а именно: Шёлл (Shull, 1927 и 1929) нашел, что у *Macrosiphum* больше крылатых особей получается при смене света и тьмы, чем на непрерывном свету. Значительное увеличение числа крылатых особей получается при увеличении продолжительности темноты с 10 до 12 часов, максимум при 12—14 часах темноты, а при дальнейшем увеличении последней снова идет уменьшение числа крылатых. Голодный режим при содержании в темноте не дает увеличения числа крылатых особей, голод при 8 часах дня и 16 часах тьмы дает их максимум. Важна при этом еще температура. Свет, как и влажность, может интерферировать в своем действии с температурой. В данном случае температура выше 20° С дает мало крылатых особей при всех условиях. Больше их получается при низкой температуре. В природе крылатые особи появляются осенью, когда мало пищи, холоднее, дни короче, и начинаются миграции с одного растения-хозяина на другое. Указанные выше реакции, в том числе и реакция на продолжительность дня и ночи выработались под действием естественного отбора как приспособление к циклическим явлениям в окружающей среде.

Сходные с Шеллом результаты получил несколько раньше Маркович (Marcovitch, 1924), эксперименты которого показали, что у тлей половые особи появляются при менее продолжительном освещении, что имеет место в природе к концу лета в осенние дни. Более продолжительная световая экспозиция задерживала появление половых особей.

Другой пример фотопериодизма у животных представляют птицы (см. ниже), в жизни которых наблюдается цикличность как в суточной деятельности, так и в сезонной, в особенности в грандиозном явлении перелетов.

Высказанную еще в 1907 г. Шеффером (Schäffer, 1907) мысль, что свет оказывает влияние не сам по себе, но имеет значение длина дня, обусловливающая возможность добывания пищи, стал защищать Эйфриг (Eifrig, 1924), поддержали Томсон (Thomson, 1926), Гребельс (Groebbels, 1931), в известной мере и Кэнди (1934). С другой стороны, стал широко известным факт, что в птицеводческих хозяйствах американцы получили путем дополнительного освещения при обильной пище значительное увеличение яйценоскости.

Роуэн (Rowan, 1926—1932) касается вопроса о влиянии света на половые железы в ряде работ. Воспитывая птиц (*Junco hyaemalis*, *Corvus brachyrhynchus brachyrhynchus*) при искусственно удлиненном дне, он получил значительное увеличение размеров гонад; при уменьшении продолжительности освещения размеры гонад уменьшались. Роуэн пришел сперва к выводу, что изменения гонад обусловливались тем, что продолжительное освещение способствовало усиленной активности мышечной деятель-

ности, а последняя явилась причиной развития гонад, гормон же, образующийся в последних, стимулировал миграции. Работа 1932 г., в которой в освещенной и неосвещенной группах были кастрированные вороны, что не помешало им мигрировать к югу, привела его к выводу, что по крайней мере миграция к югу не зависит от гонад и необходимо пересмотреть первоначальную гипотезу.

Наоборот Биссонетт (Bissonette, 1930, 1932, 1933) считает, что свет сам по себе является фактором, вызывающим миграцию, что от продолжительности дня, от интенсивности света и от качества его зависит состояние половых желез. Этот автор показал, что у самцов семенники к осени деградируют, а с наступлением более длинного дня они вновь начинают развиваться. Первоначальное предположение Роуэна он считает неправильным, так как в поставленном им эксперименте усиленная мышечная деятельность скворцов, помещенных в особом приборе в темноту, не вызвала развития желез, а даже, наоборот, получилась депрессия; но развитие желез имело место в другой группе скворцов, ежедневно в течение 6—7 часов освещавшихся электрической лампой в 60 W. Согласно Биссонетт, наибольший эффект получался при освещении красным светом.

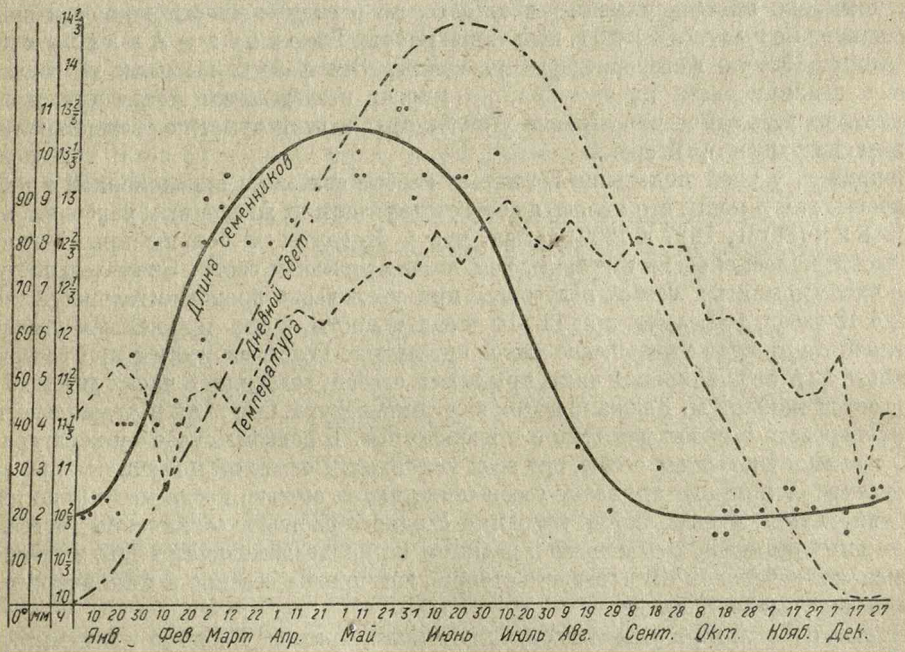


Рис. 20. Сезонные изменения длины левого семенника (черная линия), изменения продолжительности дня (линии и точки) и средней температуры дня за год (прерывистая линия). (По Allender.)

Такой же результат дала работа этого автора с хорьками. Последние размножаются в период с марта по август; зимой никогда не наблюдается ни течки, ни нормального сперматогенеза. Биссонетт освещал группу хорьков (6 особей) дополнительно к дневному свету еще в течение 6—6½ часов электрической лампой в 200 W. Шесть хорьков освещались только дневным светом. В результате у самок была получена овуляция, и они спаривались с подпущенными к ним самцами. У самцов сперматогенез начинался, доходил до стадии сперматид, но спермии не образовывались, а имело место только разрастание интерстициальной ткани семенника и увеличение придатка и penis.

На значение освещения для размножения млекопитающих указывают Бэкер и Рэнсон (Bäker and Renson, 1932), эксперимент которых (о нем будет сказано в другой главе) показал, что более продолжительное освещение самок приводит к большей плодовитости. На самцов разница в освещении не оказала влияния.

Влияние света на половые железы в природных условиях изучал Оллендер (Allender, 1936). Он исследовал изменения половых желез у воробьев в природе в зависимости от изменений продолжительности дня и температуры в течение года. Сопоставляя кривые изменения половых желез с кривыми температуры и продолжительности дня, Оллендер пришел к заключению, что «период роста семенников совпадает

с периодом увеличения дневного освещения, а период регрессии — с периодом убывания часов дневного освещения» (рис. 20).

Вопросом о влиянии света на суточную деятельность различных животных занимался ряд авторов.

Много данных было собрано относительно активности ночных животных и неактивности дневных — ночью, как относительно беспозвоночных животных, так и позвоночных. Работы эти показали, что изменение активности очень часто совпадает с изменениями освещения.

Свет, конечно, действует не изолированно, он связан с другими факторами. Например, личинки жука *Tenebrio* при красном свете ползут вверх, при свете же в 132 метросвечи и волне длиною в 535 μμ падают. Здесь имеет место соотношение с осязательным стимулом, со стереотропизмом. Объяснение этому различию — в условиях жизни, путем отбора выработавших такую адаптивную реакцию.

Влияние света на морфологию и наследственные изменения. Влияет свет и на окраску, форму и структуру. По этому поводу имеется большая литература, приводимая в курсах экспериментальной зоологии. Большое экологическое значение имеет общеизвестная способность многих животных изменять свою окраску приспособительно к изменениям окраски окружающего фона (об этом см. ниже в главе об адаптациях).

Свет может являться не только отбирающим определенные изменения фактором, но и создающим изменчивость. Наследственные черты развивающегося из половой клетки организма в первую очередь определяются тончайшей структурой последней и обусловленным ею характером обмена веществ. Воздействием светового фактора изменяется характер обмена в родительском организме, что не может не отозваться и на обмене в половых клетках. Возможно, что свет, проникающий глубоко в тело организма, действует на половые клетки и непосредственно. Следовательно свет может изменять наследственную основу организма, создавать изменчивость, дающую материал для отбора. Эту роль света в образовании наследственных изменений следует особо отметить.

Так как наследственная изменчивость есть основной момент в образовании приспособлений к изменяющейся среде, то эта роль света является весьма важной для экологов. Среда, ее факторы являются моментом не только отбирающим, но и моментом создающим материал для отбора. Мёллер первый получил мутации действием на мушку *Drosophila melanogaster* рентгеновскими, или х-лучами. Он установил, что х-лучи весьма сильно стимулируют мутационный процесс у дрозофилы, что разнообразные мутации этой мушки, получаемые в культурах, обнаруживают в общем тот же характер, что и в культурах, неподвергавшихся облучению, но при облучении мутации гораздо чаще. При достаточной дозе х-лучей мутировало 70% всех зародышевых клеток. Как над самой дрозофилой, так и над рядом других насекомых и над различными культурными растениями были поставлены подобные опыты, и они подтвердили результаты Мёллера.

То обстоятельство, что Мёллер и другие имели преимущественно так называемые «летальные мутации», не изменяет принципиальной стороны дела. Это могло зависеть от характера примененных лучей, от их дозы, от продолжительности действия. Важно то, что лучи света вызывают изменчивость.

Отсеивающая роль света. Свет несомненно является экологическим фактором, влияющим на распространение видов и на формирование биоценозов, отсеивая одни виды и способствуя расцвету других. Роль света в жизни растительных компонентов сообщества исключительно велика и общеизвестна. Роль же растительности в образовании тех или иных группировок животных также очевидна.

От физиологического значения фактора зависит его отсеивающее влияние. Последнее тем более, чем больше фактор влияет на физиологию вида и чем больше различия видов в отношении чувствительности к этому фактору. Отсеивающее влияние фактора тем сильнее, чем менее он универсален, чем более вариирует в связи с различными биотопами, зонами и т. д. Последнее как раз относится к фактору света. Интенсивность и качество последнего очень колеблются с высотою над уровнем моря, с широтою, в различные сезоны, в различные часы суток, в зависимости от погоды, содержания паров или пыли в воздухе, в зависимости от биотопа.

Приведем несколько примеров.

При поднятии над уровнем моря происходит увеличение интенсивности общего освещения на 45% на каждые 1000 метров. В Давосе (в Альпах), например, зимою освещение в 6 раз больше, нежели на равнине, летом — в 1,8. Это при прямом освещении. Рассеянный свет при безоблачном небе сходен в Давосе и на равнине, а при слегка облачном небе больше света в равнине. Этим обусловливается то, что тенелюбивые растения и связанные с ними животные находят для себя лучшие условия в равнине, в альпийской же зоне — солнцелюбивые виды, приспособленные к бо́льшей интенсивности света. В пустыне также мало рассеянного света вследствие наличия в воздухе пыли. Наоборот в арктических и субарктических странах рассеянный свет силен и тогда, когда солнце находится за горизонтом. Летом здесь длинный день и света намного больше, чем в более южных областях, чем объясняется отчасти быстрое развитие растительности. Например, в западной Гренландии (69° с. ш.) в период от 22 до 2 часов наблюдается та же интенсивность света, что в густом буковом лесу Дании в июле около 12 часов.

В горах на южном склоне освещение в 5,5 раз сильнее, чем на северном. Это одна из причин различия границ леса на этих склонах. Чем выше над уровнем моря, тем разница в освещении больше. Разной освещенностью склонов, разной экспозицией объясняется резкое различие на них растительности, с чем связано и различие животных группировок. Иногда небольшой холм на северном склоне несет тенелюбивые растения (ель, пихта) с соответственными животными, а на южном мы видим светолюбивую яблоню, клен, *Prangos pabularia* и другие виды со своим набором животных.

Мы имеем работы, хотя их и немного, иллюстрирующие колебания света в лесу. Визе (Weese, 1924) исследовал эти колебания в лиственном лесу умеренной зоны и установил, что в лесу из вяза и клена в штате Иллинойс свет у земли равняется всего $^1/_{400}$ полного солнечного освещения. Олли (Allee, 1926) определил силу света в тропическом лесу в Панаме в $^1/_{442}$ солнечного света. От земли кверху сила света постепенно возрастает. По Мак Лину (Mak Lean, 1919), в лесах южной Бразилии сила света в солнечных бликах равнялась $^1/_8$ общей силы света на открытых местах. Пятна солнечного света, проникающего сквозь полог леса, на земле в тропическом лесу представляют поэтому совершенно иные условия, нежели окружающая тень и могут быть смертельными для некоторых видов.

Адамс и его сотрудники (Adams etc., 1920) изучали солнечную радиацию на различной высоте. Принимая солнечную радиацию над верхней границей леса за 100%, эти авторы получили у нижней границы елового леса 51%, и под ползучими зарослями 4%. Подобные резкие различия являются и результатом и одной из причин ярусного расположения как растительных, так и животных компонентов биоценозов.

В щелях, в пещерах освещение бывает равно $^1/_{600}$ и даже $^1/_{2500}$ дневного освещения. Тем не менее в пещерах наблюдались водоросли и мхи, и даже некоторые папоротники, располагавшиеся вокруг лампочек накаливания, зажигаемых лишь при посещении пещер людьми.

Различная сила освещения является одним из факторов отсева и образования группировок в воде. Региональное распределение организмов в море — зоны литоральная, пелагическая, абиссальная — образуется в значительной мере под влиянием различий в силе освещения (освещение на глубине 10 см равно 0,549 световой силы над водой на глубине одного метра — 0,358 ее и на 100 метров — всего 0,014 световой силы). Водоемы кроме того очень сильно отличаются один от другого по степени прозрачности воды.

Место откладывания яиц обычно находится в соответствии с тем, как относятся они к влиянию света. В интересной работе о происхождении фауны рыб Черного моря Водяницкий (1930) показал, что «в Черном море натурализовались лишь такие средиземноморские рыбы, которые на всех стадиях развития сохраняют свое местопребывание в верхних слоях воды (или у берегов). Из числа средиземноморских родов рыб, обладающих фаопланктонной икрой, в Черном море представлены почти все роды». Отсеивающим моментом здесь являлось, конечно, состояние глубин Черного моря, но также и способность икры тех или иных видов развиваться на свету определяла возможность проникновения их в Черное море.

Рыбы, откладывающие икру на дно в более глубоких водах, или такие, личинки которых мигрируют в глубину, естественно не могли найти себе в Черном море благоприятных условий существования, хотя, конечно, проникали сюда через Босфор. В некоторых случаях яйца развиваются на полном свету, например у лягушки, и для пол-

нейшего использования света имеется специальное приспособление в виде стекловидной оболочки. Такие виды, быть может, не смогли бы развиваться без света, свет здесь является положительно отсеивающим фактором. Как показал в упомянутой выше работе Кэнди, некоторые птицы нуждаются для своего существования в определенной длине дня, так как лишь при этом условии они могут достаточно наесться за день. Таким образом свет является здесь фактором, определяющим, например, северную границу распространения некоторых птиц.

Многие животные, не обладая структурными приспособительными признаками, обладают приспособительными реакциями, приводящими их в область с освещением, наиболее благоприятным для их жизненных процессов. Оптимальная сила света обычно свойственна нормальному местообитанию вида. Эббот (Abbot, 1923) показал, например, что некоторые наземные изоподы обнаруживают в условиях эксперимента отрицательный гелиотропизм, живя нормально под упавшими деревьями и камнями. На усиление света они реагируют очень быстро. Это несомненно приспособительная реакция, так как дает им возможность при переворачивании камней и стволов быстро скрываться. Леб и его последователи в целом ряде работ показали, что фототропизм положительный может быть обращен в отрицательный и обратно. И это явление может иметь биологический смысл. Так Миннич (Minnich, 1919), например, показал, что пчела положительно фототропична, но, когда температура воздуха становится низкой, пчела становится отрицательно фототропичной: в это время она сидит в улье. Такие реакции, хорошо известные у многих низших организмов под названием вынужденных движений, или тропизмов, могут, однако, и не иметь полезного значения для животного. Хорошо известны гелиотропические движения у планктона, периодические миграции которого в морях и озерах в значительной, хотя и не в полной, мере зависят от света. Различные виды совершают эти миграции в различные часы, имеют свой суточный ритм. Это ведет, конечно, к образованию различных биоценозов. Также и о насекомых, о многих рыбах и о птицах известно, что они привлекаются светом. Другие, наоборот, избегают света, и свои странствования совершают ночью.

Таким образом свет может влиять и на качественный состав биоценоза и на количественный, на массу живого вещества в биоценозе. К сожалению, свет как экологический фактор еще мало изучен. Здесь предстоит сделать многое.

При изучении экологического влияния света имеют значение: продолжительность солнечного сияния (возможная и действительная), напряжение солнечной энергии, выражаемое в малых калориях, сила рассеянного света, сила отраженного света, качество света, изучаемые при помощи особых приборов.

Осадки

Осадки являются одним из самых мощных факторов среды. Значение их для животных может быть и прямым, и косвенным. Прямое влияние сказывается в наличии или отсутствии воды для питья, в прямом затоплении среды обитания и т. д. При этом имеет значение не только среднее, но и крайнее количество осадков в некоторые годы. Формирование фауны пустынь определяется прежде всего отсутствием или недостатком воды, которая является здесь фактором в минимуме, фактором ограничивающим. В пустыне могут существовать лишь такие организмы, которые имеют минимальную потребность в воде или обходятся так называемой метаболической водой (Babcock, 1912). Годы с малым количеством осадков, или даже с полным их отсутствием, что наблюдается во многих пустынях, являются катастрофическими, вызывая гибель растительности и связанных с нею животных. Отсутствие осадков является часто причиной массовых миграций животных, например антилоп.

Катастрофические последствия сильной засухи описаны в интересной статье Мари (Marais, 1914). Цветущая, полная плодов область Вотерберг в Южной Африке в результате нескольких лет засухи превратилась почти в пустыню. Апельсиновые рощи с деревьями 50-летнего возраста погибли, реки превратились в полосы песчаных дюн, где, лишь выкопав глубокую яму в песке, можно было добыть воды для питья. Травы, кроме *Aristida*, погибли. Деревья стояли голыми, без листьев, как зимою на севере. Человек и большинство животных, которые могли, удалились из области. Не видно стало ни птиц, ни насекомых. Звери большею частью исчезли. У оставшихся изменились привычки в связи с необходимостью добывать пищу и воду (рис. 21). И обратно: вы-

падение большого количества осадков там, где их обычно выпадает мало, способно превратить пустынную страну во временный оазис. Такое явление описывает Мерфи (Murphy, 1925). В результате смещения теплого течения El Nino у берегов Перу изменилось количество осадков, и в соответствии с этим совершенно изменилась картина растительного и животного мира в сторону обогащения, появления новых форм и т. д.

Периодические засухи являются причиной развития летоспящих форм. Желтый бухарский суслик (*Citellus fulvus oxianus*) впадает в спячку, когда вследствие отсутствия осадков в летнее время растительность, которая для него является единственным источником воды, начинает высыхать. Спячка является своего рода защитным приспособлением (Kashkarov and Lein, 1927). Летняя спячка переходит в зимнюю, и желтый суслик почти 9 месяцев проводит под землей. Сходное поведение описывает Шоу. Что здесь играет роль именно недостаток воды, подтвердили экспериментальные исследования Калабухова (1926, 1929).

Осадки играют очень большую роль в определении обилия и распространения животных. Выше был приведен пример *Euxoa*, распространение которой в лесостепной зоне является возможным, несмотря на низкие зимние температуры, благодаря глубокому снеговому покрову. Численность этой совки резко уменьшается, если в июле, когда отрождаются гусеницы, выпадают сильные осадки. Наоборот, при сокращении июльских осадков до 50 мм и при наличии благоприятной температуры (выше 18°) количество озимой совки увеличивается.

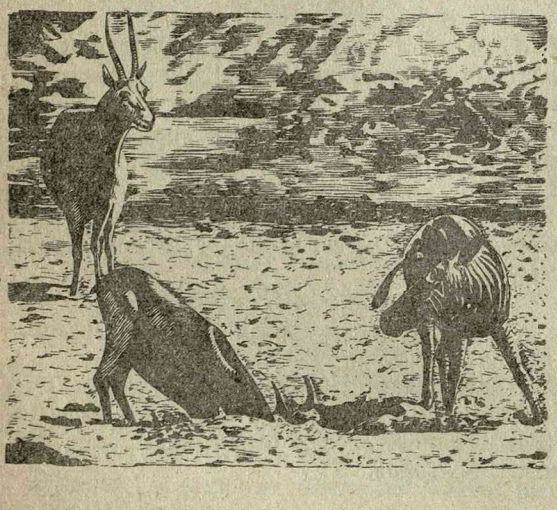


Рис. 21. Антилопы и зебры копают землю, чтобы достать воду. (Из Böker.)

Гусеницы лугового мотылька, как известно, уходят в почву. В последней они строят кокон и в нем превращаются в куколку. Сильные ливни, размывая верхний слой почвы, обнажают верхушки коконов, которые при жаркой погоде подсыхают и не дают бабочкам мотылька возможности выбраться из коконов. В результате получается значительная гибель бабочек.

Роль снегового покрова весьма значительна в жизни многих насекомых и позвоночных животных.

Хохлатый жаворонок (Станчинский, 1926) является в РСФСР типичной оседлой птицей, почти не кочующей. Поэтому условия зимнего существования являются той причиной, которая удерживает эту птицу от распространения к северу от ареала его обитания. Северная же граница последнего совпадает с линией продолжительности снежного покрова в 140 дней, выведенной из многолетних наблюдений. За пределами этой линии условия зимнего существования для хохлатого жаворонка благодаря снегу слишком неблагоприятны.

Насимович (1939) описывает роль снегового покрова в жизни копытных Западного Кавказа. Область глубоких снегов, часто области перемежающейся снежности, места надува и снегосброса покрываются зимой мощным снеговым покровом. Благодаря этому делаются недоступными для копытных кормовые ресурсы, имеющиеся в этих районах. Снег затрудняет передвижения животных. Иногда после оттепелей он смерзается в наст, образуется ледяная кора. Копытные передвигаются туда, где имеются выгревы, выдувы, и в нижние части гор, поскольку они не заняты человеком. А так как таковых мало, они сосредоточиваются в области перемежающейся снежности, заходя более или менее высоко в зависимости от приспособленности к условиям снежности.

В Казахстанском заповеднике Джебаглы-Ак-Су дикие бараны (*Ovis polii*) зимою уходят из-за снега на западные склоны Джебаглинских гор, за пределы заповедника, где становятся добычей волков и охотников. Козлы (*Capra sibirica*) в значительном количестве спускаются на солнцепеки в каньон Ак-Су. Большое значение имеет снег

в жизни северного оленя. Колоссальное значение имели в свое время при кочевом хозяйстве снегопады и в особенности гололедица в жизни домашних животных, вызывая «джут» — массовую гибель от бескормицы.

Снеговой покров может иметь большое значение для выживания грызунов в зимнее время, так как под снегом значительно теплее.

Очень большое значение придает роли снегового покрова в жизни птиц и млекопитающих Ф о р м о з о в (1939). Он считает, что, имея в виду разнообразное и значительное влияние снегового покрова как элемента среды, следует считать его особым фактором, занимающим среднее положение между климатическими и эдафическими факторами. Снежный покров, по Формозову, является препятствием для движения животных, для добывания корма, обусловливает временные симбиотические отношения между млекопитающими и птицами (серые куропатки и зайцы, черный жаворонок и табуны лошадей в Казахстане, уллар — *Tetraogallus caucasicus* и стада туров на Кавказе); обусловливает миграции млекопитающих. Необычно глубокий снежный покров или образование на нем снежной корки вызывает гибель животных как млекопитающих, так и птиц (*Phasianus*, *Perdix*, *Caccabis*, *Otis*, *Tetrax*, и др.), снег создает возможность переживания зимы мелкими млекопитающими благодаря слабой теплопроводности снежного покрова, он ограничивает распространение некоторых млекопитающих и птиц; например, северная граница ареала рода *Cervus* не переходит линии снегового покрова в 40—50 см, марал особенно многочислен в местах, где снег зимою не толще 20—30 см, как в Забайкалье, Уссурийском крае, в Северной Монголии и т. д. Низкую температуру тающего фирнового снега в летнее время используют олени, козлы и зайцы, спасаясь от кровососущих двукрылых; снег служит зимою источником питьевой воды (это имеет место и в отношении домашних животных); наконец, белый цвет снега сыграл известную роль в отборе белой зимней окраски у ряда видов северных животных.

Вспышки эпидемий многих вредных насекомых, а также и так называемой «мышиной напасти», часто стоят в зависимости от количества осадков.

Важно не только количество осадков, но и их распределение в течение года. Это один из главных, если не главнейший, фактор в создании пустынь, степи, лесной зоны и т. д. А растительность в значительной мере определяет состав и характер животных компонентов сообщества.

Роль распределения осадков в течение года отчетливо видна из сравнения северных пустынь Туркестана, пустынь монгольского типа, с пустынями южными, типа средиземноморского. И тут и там выпадает, можно сказать, одинаковое количество осадков, но они распределяются в первом случае равномерно в течение года, во втором случае осадки выпадают, главным образом, весной и зимой (см. ниже климограммы в главе о пустынях). В результате получается иная растительность, иной тип ее развития, иной годичный цикл. А в связи с различиями растительности и годового климатического цикла стоят различия и в животном мире. То же самое следует сказать и о степях Средней Азии, степях южных — типа саванн, и степях северных — типа ковыльных.

В связи с распределением осадков в течение года в пустынях имеет свои особенности и ведущееся там животноводческое хозяйство (см. ниже главу об экологии домашних животных). Например, время окота в каракулеводческом хозяйстве регулируется в связи с погодой и изменениями растительности, что стоит в прямой связи с распределением осадков в году. Интересно, что аналогичное явление мы наблюдаем у дико живущих видов. Ф л о у э р (Flower, 1932) показал, что время размножения у различных антилоп Африки строго фиксировано в соответствии с временем выпадения осадков и вегетации. В зоосаду в Каире время рождения не смещается, несмотря на равномерное в году снабжение антилоп пищей. Наблюдается соответствие между месячным процентом рождаемости некоторых газелей в Каирском зоосаду (при оптимальном и равномерном питании в течение года) и распределением осадков в их естественных местообитаниях (рис. 22).

Яйца саранчи *Schistocerca gregaria* не развиваются, если они отложены в сухую почву, так что успешное развитие этого вредителя всецело зависит от достаточного количества осадков в надлежащее время. Весьма вероятно, что эта причина убила яйца шистоцерки, в огромном количестве прилетевшей в 1929 г. в Среднюю Азию из Месопотамии.

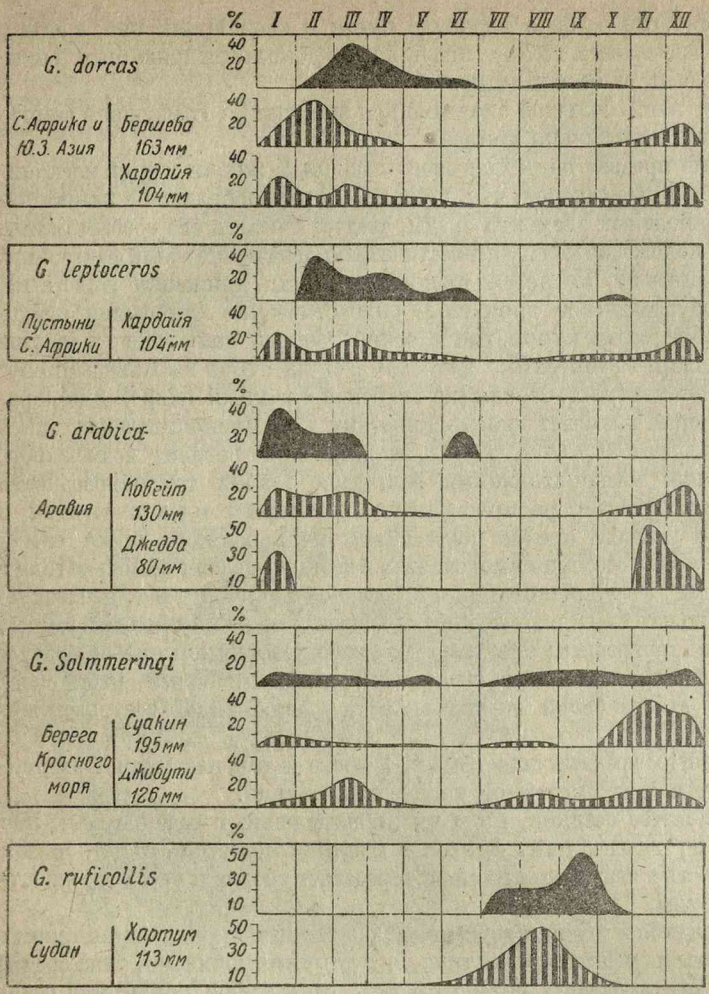


Рис. 22. Соотношение между ритмом размножения некоторых газелей в зоосаду Каира и годовым ходом осадков на их родине.

Черное — процент рождений. Заштрихованное — осадки. (По Hann из Bodenheimer.)

Значение росы как фактора в жизни животных слишком мало исследовано. Роса может иметь значение в пустыне, где нет другой воды, а росы могут бывать сильные.

Климографический метод

Раз температура и влажность, температура и осадки играют столь большую роль в явлениях жизни, то весьма желательно иметь графический способ изображения этих двух пар факторов одновременно в их взаимной зависимости, притом так, чтобы получались легко сравнимые изображения. Обычный метод изображения элементов климата в виде кривых для этой цели не годится. Мало пригоден также метод Бремера (рис. 23), в котором на абсциссе откладываются месяцы, на левой ординате температура и на правой осадки. Широкое применение получил так называемый климографический метод, получивший уже широкое применение в прикладной зоологии (например в защите растений от вредителей), проникающий в животноводство, применяемый в курортном деле, в решении вопроса о зонах комфорта для человека и т. д.

Рис. 23. Климограмма по Бремеру.

Показаны среднемесячные температуры (кривой линией) и осадки (столбиками). (По Bremer из Frederichs.)

Применение этого метода, введенного впервые Боллом (Ball, 1910), разработанного Куком (Cook, 1924—1929) на насекомых и испробованного Джонсоном (Johnson, 1924) на овцах и Стеггерда (Steggerda, 1929) на курах, с чрезвычайной убедительностью показывает огромное значение климатических факторов в

распределении животных, а по Тэйлору (Taylor, 1916) даже и человека на земле.

Сущность метода заключается в том, что на сетку наносятся одновременно средние месячные температуры (на ординатах) и средние месячные величины осадков или относительной влажности (на абсциссах). Можно брать и другие факторы. Точки для каждого месяца соединяются линиями в последовательности месяцев. Получающаяся фигура — климограмма (температура и влажность) или хайтерограмма (температура и осадки) дает ясное изображение как величины каждого из этих двух факторов, так и их распределения в году, годовых амплитуд и взаимоотношения обоих факторов. Климограммы очень легко сравнивать между собою (рис. 24). Мы будем тот и другой вид называть климограммой или климографом.

Кук применил метод климограмм к изучению совки *Porosagrotis ortogonia*. Эта совка, причиняющая огромный вред, имеет в штате Монтана лёт один раз в году, в июле и августе, когда откладывает яйца. Зимует в виде яиц, если же осень теплая и сырая — в виде личинок. Личинки вредят посевам, принося последним огромный ущерб. В обоих случаях лёт наступает в одно и то же время. Состояние погоды в мае, июне и июле предыдущего года оказывается очень важным для развития совки: осадки влияют на влажность почвы; чем меньше влаги (и осадков), тем больше вредителя отрождается в будущем году. Причина — в неблагоприятном влиянии влаги на личинку и куколку. Быть может, в сырые годы развивается еще больше грибов и бактерий.

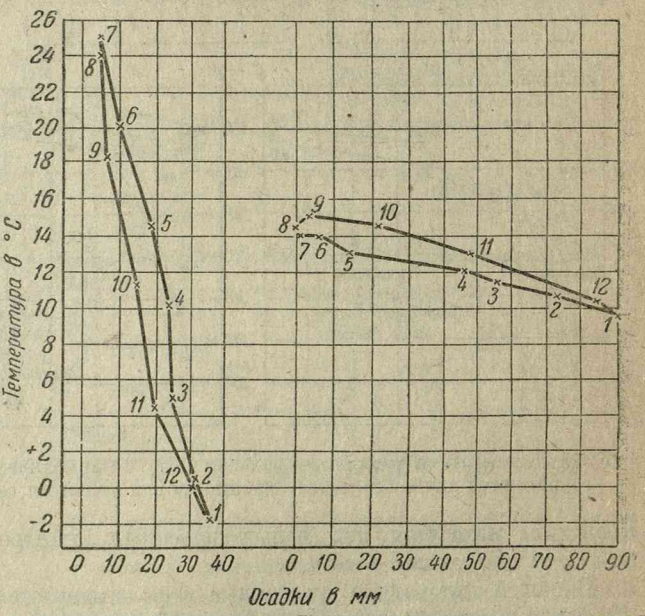


Рис. 24. Климограмма по Куку, построенная по средним месячным температурам и осадкам. Слева — Юта, справа — Калифорния. (По Friederichs.)

Вычертив климограммы для штата Монтана, где *Porosagrotis* вредит ежегодно, и для ряда смежных штатов, а также для штата Монтана в различные годы, с разным обилием вредителя, в различных его пунктах, Кук пришел к убеждению, что климограмма района определяет, возможно ли и в какой мере возможно массовое размножение здесь вредителя. Он вычислил для ряда точек, обозначающих на климограмме оптимальных условий для *Porosagrotis* точки месяцев, логарифмическую кривую. Степень уклонения климограммы от этой кривой обозначает степень уклонения данных конкретных климатических условий от условий оптимальных (рис. 25).

Пользуясь этим методом, Кук показал, что внутри области экономического (имеющего экономическое значение) распространения вида можно установить три градации изобилия и разрушительной деятельности вредителя, причем эти градации могут быть поставлены в связь с климатическими условиями. Это делает возможным определить три биоклиматические зоны для вида (рис. 26). В некоторых областях насекомое хорошо приспособлено к нормальному климату и ежегодно давало бы вспышки, если бы этому не мешали уклонения от нормального климата. Климатических крайностей, которые могли бы уничтожить насекомое, здесь или вовсе не бывает или они очень редки и локальны. Это *зоны нормального распространения вида*.

В областях, прилегающих к зоне нормального распространения, насекомое не приспособлено к нормальному климату, но лишь к уклонениям от нормального, и вспышки массового размножения вредителя следуют за этими уклонениями. Суровые крайности климата, почти уничтожающие население, встречаются через частые промежутки, но все же остается перманентное население, которое может быть ядром для вспышки массового появления, когда условия окажутся более благоприятными. Это *зона случайных*

вспышек. В областях с еще более удаленными от нормальных условиями для насекомого постоянное ядро не сохраняется, но вспышки обусловливаются миграциями, которые могут последовать за сильным размножением вредителя во внутренних зонах. Эти

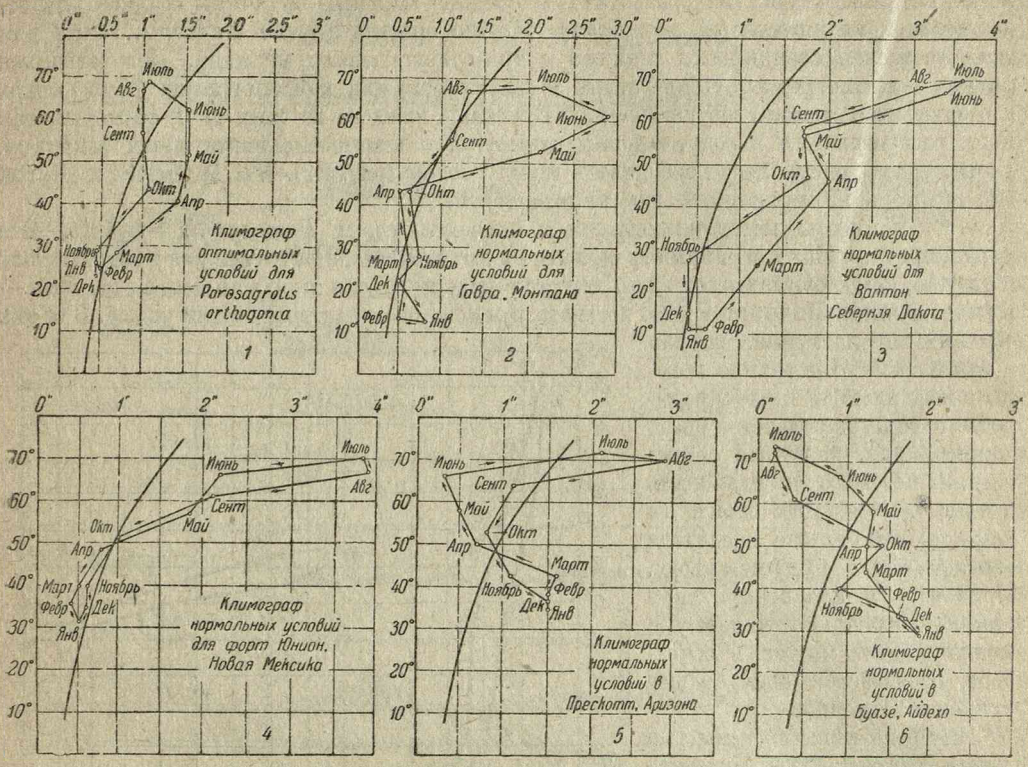


Рис. 25. Климограммы различных районов США с климатическими условиями, более или менее благоприятными или вовсе неблагоприятными для развития совки *Porosagrotis*. (По Cook.)

последние находятся под непосредственным контролем климатических крайностей. Эта *зона возможных вспышек*.

В нашей литературе указанные зоны именуются: 1) зоной постоянного вреда 2) зоной неустойчивого вреда; 3) зоной незначительного вреда.

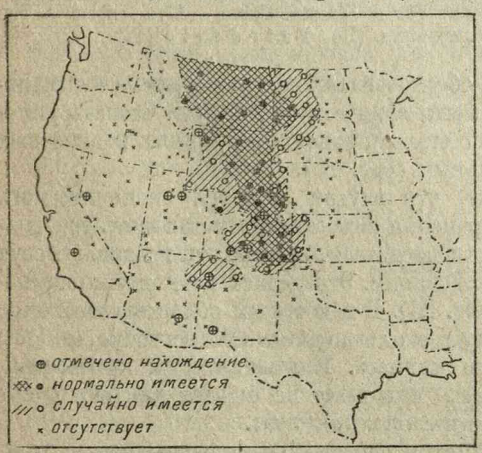


Рис. 26. Карта распространения совки *Porosagrotis*, основанная на климограммах 1—6, рис. 25. (По Cook.)

Все эти три зоны находятся в тесной корреляции с климатическими условиями. Знание этих зон и климатических условий дает возможность предвидеть вспышки массового размножения вредителя и правильно организовать мероприятия для его ликвидации.

Гьюлин (Gjulin, 1931), пользуясь климографическим методом, показал, что занесенная из Средиземья в США плодовая муха (*Ceratitis capitata*) не имеет шансов для распространения в качестве вредителя в одних районах страны и имеет в других. Мушка эта кладет яйца под кожу фруктов. Выходящие через 2—6 дней личинки питаются пульпой последних, из которой выходят через 6—10 дней, после чего зарываются для окукливания на 20—28 дней. Взрослые живут 60—70 дней. Развитие идет лучше всего при 23,9—24°,4 С. Ниже этой температуры развитие замедляется, и при температуре ниже 10° появляется смертность. Ни яйца, ни личинки, ни куколки при температуре 0—0°,5 С не выживают больше двух недель. Яйца кладутся при 16°,1. Личинки

погибают во фруктах, находящихся на солнце. Из приведенных данных понятно, что холодные сырые зимы являются ограничивающим фактором для куколки. Сухие теплые зимы, например южной Африки, благоприятны. Ограничивающим фактором являются: средние температуры ниже 1°,7 С и осадки не менее 50,8 мм в месяц. Большое количество осадков в течение зимы равносильно низким температурам. Благоприятно влияет температура от 21,1 до 26°,7 в комбинации с количеством осадков в месяц от 76,2 до 177,8 мм. Зная эти данные и пользуясь климограммами, автор делает предсказание о том, где может оказаться в США зона нормального распространения вида, зона случайных вспышек и зона возможных вспышек.

Однако при подобного рода предсказаниях на основе климограмм необходимо принимать во внимание существование так называемого микроклимата, возможность для животного проникнуть в район, пользуясь тем, что оно в силу своего образа жизни подвержено не столько действию общего среднего климата, сколько особым условиям микроклимата (см. ниже) своей среды обитания.

У в а р о в (Uvarov, 1932) внес в климографический метод изображения ценное дополнение. В работе о мароккской кобылке в Малой Азии он предложил при вычерчивании климограмм применять вместо сплошных линий, соединяющих месячные точки, линии точечные, прерывистые и сплошные для разных стадий развития насекомого. Такое изображение имеет то преимущество, что «биоклиматограф», как называет его Уваров, дает возможность судить о том, как температура и влажность действуют на каждую стадию. Уваров для каждой стадии строит квадрат таким образом, чтобы его стороны проходили через крайние точки: верхняя и нижняя через точки, обозначающие крайние температуры, левая и правая через точки максимума и минимума осадков в месяц (рис. 27). Условия на высоких плато, в резервациях, где кобылка всегда имеется в достаточном количестве, он считает нормальными, близкими к оптимуму. Из сравнения рис. 1 и 2 видно, что прямоугольник резерваций не покрывает биоклиматографа долин: лето (июль и август) оказывается в последних слишком сухим и жарким, осень и зима (октябрь, декабрь — февраль) слишком богаты осадками. Это и сказывается на развитии кобылки в долинах.

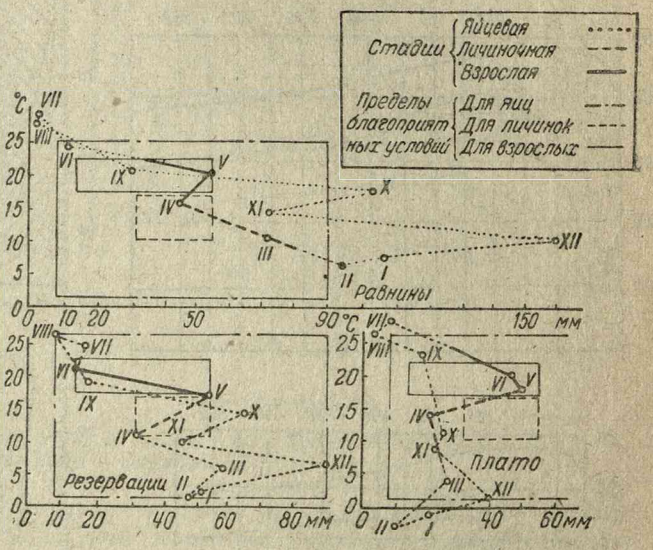


Рис. 27. Биоклиммограммы, представляющие историю жизни мароккской кобылки в отношении ее к климату в постоянных очагах (резерватах), на плато и в равнинах.

Время существования различных стадий обозначено: пунктиром для яиц, прерывистой линией для личинок, сплошной линией для взрослых. Большой со сплошной линией для взрослых квадрат заключает в себе условия, нормальные для яиц, прерывистый — для личинок. (По U v a r o v.)

Способ изображения, предлагаемый Уваровым, обещает быть очень плодотворным.

Исследование автором этой книги распределения птиц в Средней Азии по зонам жизни показало, что они чрезвычайно консервативны в выборе места для гнездования, выбирая для этого зоны, а в пределах последних и биотопы, с климатом лета, соответствующим климату родины вида. Стеггерда указал, что тот же самый климатический консерватизм свойственен домашним курам, в США наилучше процветающим в округе Петалума (Калифорния), где климат гнездового периода (носки яиц) приближается к климату родины дикой банкивской курицы (рис. 28).

Д ж о н с о н показал, что то же самое имеет силу и для домашних овец. Овцеводство в мировом масштабе ограничено определенными климатическими условиями, и климатические условия в наиболее крупных овцеводческих центрах сходны (рис. 29).

Кроме того, в этих общих климатических пределах одни породы оказываются более подходящими к одним климатическим условиям, чем к другим; в периоды течки и

ягнения овцы особенно чувствительны к климатическим факторам. Климатические факторы, особо важные для овцеводства, — это температура, осадки и относительная влажность. Действуют они и непосредственно и через растительность, создавая те или иные пастбища. Годы, климограммы и хайтерограммы которых уклоняются от нормальных, являются неблагоприятными для овцеводства. Рост ягнят происходит, при прочих равных условиях, различно, в зависимости от климатических условий данного года (рис. 30). Наши наблюдения по экологии овец в Средней Азии подтверждают мысли Джонсона.

Климограммы Болла — Тэйлора — Кука имеют то неоспоримое преимуще-

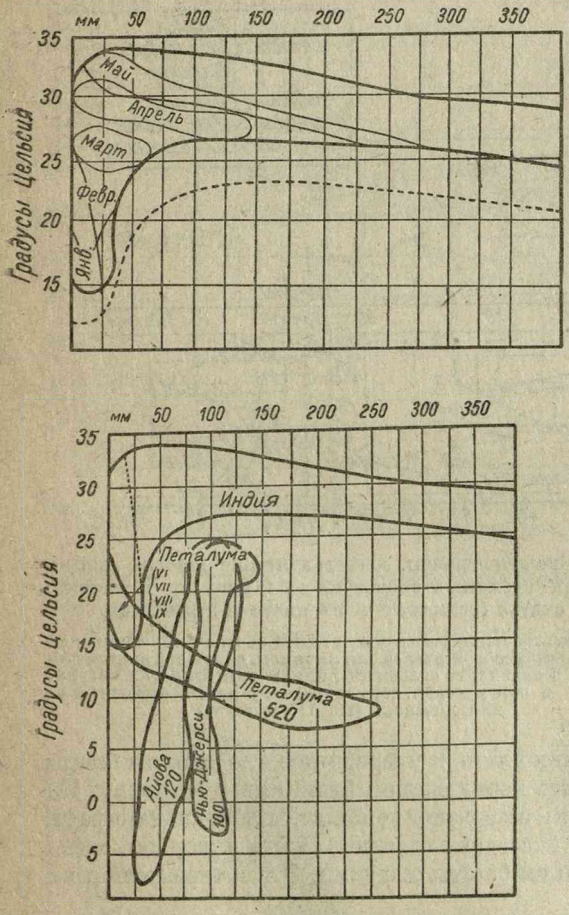


Рис. 28. Климограмма, показывающая пределы средней месячной температуры и осадков в Индии и в трех крупных куроводческих районах США.

Цифры обозначают количество цыплят, приходящихся в среднем на одну ферму. Округ Петалума в Калифорнии сходен с Индией в сезон размножения (июнь — сентябрь). Во всех трех указанных на рисунке округах США необходимо содержание кур зимой в помещениях (сравни разницу температур зимой в этих округах и в Индии). (По Steggerda.)

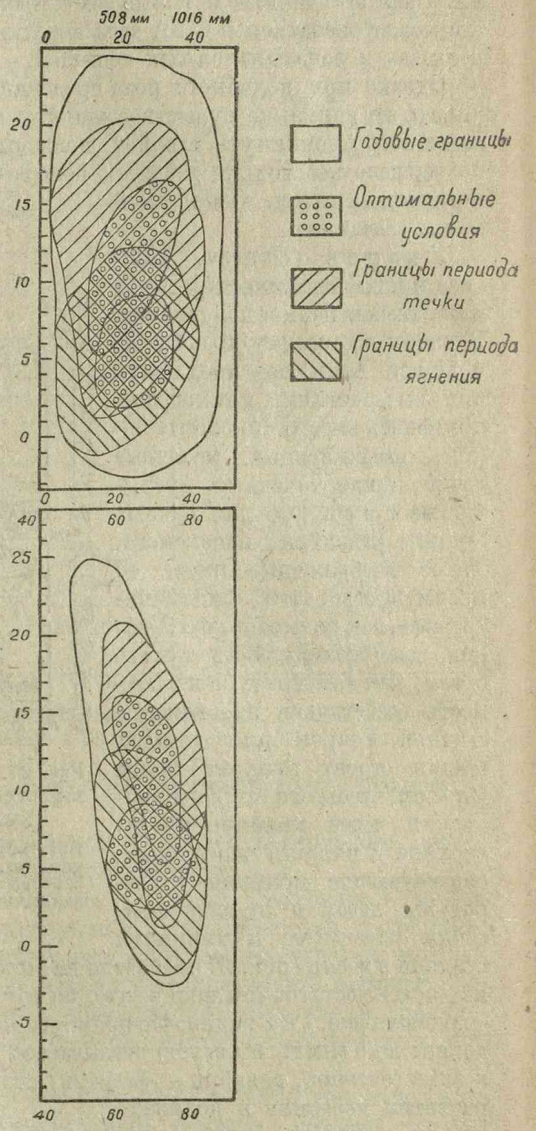


Рис. 29. Объединенные климограммы (хайтерограмма наверху и климограмма внизу) мировых центров овцеводства.

Контур белой фигуры — годовые пределы; контуры фигур со штрихом вправо — пределы в период течки, со штрихом горизонтальным — пределы периода ягнения; контуры фигур с кружками — пределы оптимальных условий для двух последних периодов. (По Johnson.)

ство, что они позволяют легко сравнивать основные элементы климатов различных стран, дают возможность легко и наглядно объединять и расчленять различные климаты, т. е. производить климатическое районирование, а также дают для любого месяца абсолютные показатели для тех двух факторов, которые взяты для их построения.

Формозовым (1934) предложен другой тип климограмм, не имеющий того универсального значения, которое имеют климограммы Болла—Тэйлора—Кука, но пригодные для целей некоторых экологических исследований. Климограммы Формозова показывают месячные изменения температуры и осадков. Температура изображается сплошной линией, осадки — пунктирной. Изображение того и

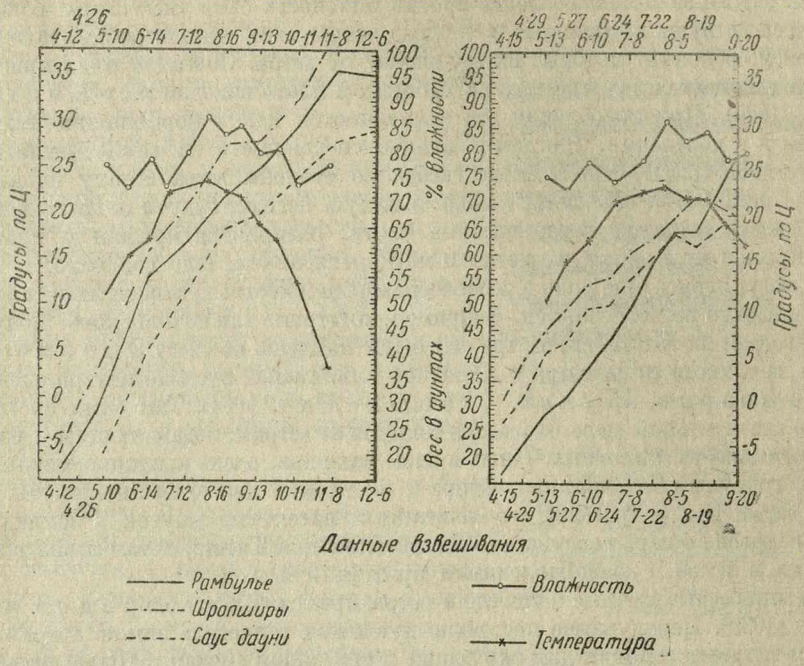


Рис. 30. Рост ягнят различных пород в Урбана (США, Иллинойс) в годы с различными температурами и осадками. (По Johnson.)

другого фактора начинается не с января, а с первого в году месяца, имеющего среднюю температуру выше 0°. Месяцы откладываются на абсциссе. Положительные температуры откладываются по ординате вверх, а отрицательные, начиная с первого месяца с температурой ниже 0° — вниз от оси абсцисс, но в том же масштабе. В результате температурная кривая разбивается нулевой линией на два отрезка: левая часть кривой

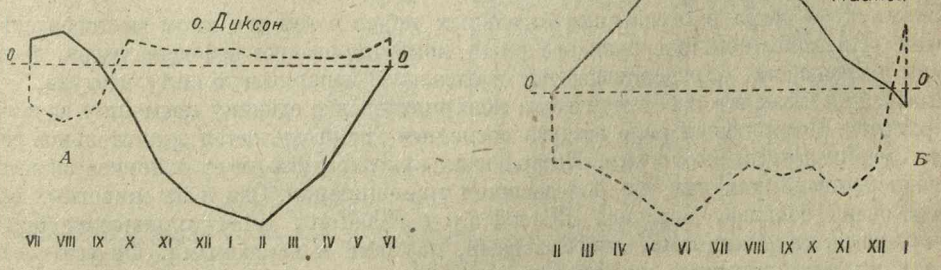


Рис. 31. *А* и *Б* — климограммы островов Диксон и Майкопа.
Пунктир — осадки, черта — температура. (По Формозову.)

соответствует теплой части года, правая — холодной. Осадки для теплой половины года откладываются для соответственных месяцев вниз по ординатам, осадки холодной — вверх. Такое изображение имеет свое основание в том, что осадки теплого периода года имеют для жизни животных и растений совсем иное значение, нежели осадки холодного времени (снег). Сравнение климограмм о-ва Диксона и Майкопа, первого — с коротким холодным летом и длинной суровой малоснежной зимой, второго — с очень короткой зимой и длинным теплым периодом с большим количеством осадков в течение всего года, хорошо иллюстрирует особенности климограмм Формозова (рис. 31).

Ветер и испаряющаяся сила воздуха

Ветер играет в жизни многих животных большую роль, давно уже отмеченную в литературе. Именно ветер является причиной того, что как на океанических островах, так и в альпийской зоне мы имеем много бескрылых форм. Здесь бескрылость развилась как защитное приспособление против опасности быть унесенным и погибнуть. Там, где господствуют постоянные и сильные ветры, животные вырабатывают еще ряд других приспособлений, которые их защищают от ветра. Описание ряда приспособлений против действия сильного ветра на Тибетском плато находим мы у Хингстона (Hingston, 1925). Приспособления эти заключаются как в морфологических особенностях, так и в поведении. Например, птицы, гнездящиеся на земле, делают гнездо позади кустиков травы, строят около гнезда со стороны ветра стенку из камешков. Бабочки из рода *Parnassius* летают лишь в тихую погоду; будучи потревожены, перелетают недалеко, садятся в защищенные места, расправляя крылья и прижимаясь к земле. Крылья их крепки и плотны и не перегибаются, тело волосато.

Ветры могут играть еще роль в распространении животных, занося их в такие места, где они нормально не встречаются. Например, пихтовые тли с Кольского полуострова заносятся ветром на Шпицберген, где они были найдены на снегу Элтоном (Elton, 1925). Мы наблюдали роль ветра в Холодной альпийской пустыне центрального Тянь-Шаня (Кашкаров, Жуков, Станюкович, 1934). Там сама пустыня развивается в значительной мере благодаря холодным ветрам, подавляющим и растительность и деятельность животных. Лишь в часы затишья, очень кратковременные, утром и вечером, грызуны (*Stenocranius*), птицы и насекомые являются активными, прячась во время ветра. Это сокращает время питания, насекомые жмутся к земле, бабочки ведут себя подобно тому, как указано Хингстоном для Тибета, летая лишь в затишье, прижимаясь к земле, с расправленными крыльями и т. д.

Весьма интересные данные о значении ветра приводят Виноградов и Аргиропуло (1939). Передувание постоянно дующими в пустыне зимою ветрами барханов создает трудные условия для зимующих в состоянии спячки в толще песка животных, так как последние могут при этом или оказаться на поверхности, или быть засыпанными на значительную глубину. В связи с этим «единственный залегающий в зимнюю спячку тушканчик — *Eremodipus lichtensteini* селится не на открытых барханах, а среди кустарников, где он устраивает постоянные норы на небольших открытых площадках, в значительной мере защищенных от передувания, а временные норы — даже под кустами в сцементированной солями толще песка. На незалегающих в спячку мохноногого и гребнепалого тушканчиков, роющих норы на открытых барханах, передувание барханов не оказывает вредного влияния, так как при постепенном ходе этого процесса названные зверьки имеют возможность производства постоянного ремонта или углубления своих нор».

Важна роль ветра в отсеивании отдельных видов в том или ином местообитании. В этом отношении большое значение имеет комбинированное действие ветра, температуры и влажности, определяющее так называемую испаряющую силу воздуха.

Последняя измеряется объемом воды, испаряющейся в единицу времени с единицы поверхности. Испаряющей силе воздуха последнее время уделяется значительное внимание американскими экологами. Испаряющая сила воздуха имеет основное значение в жизни растений, так как ею определяется транспирация. Она и на животных оказывает очень большое влияние. Шелфорд (Shelford, 1913) производил опыты с лягушками, саламандрами, многоножками, пауками и насекомыми. Он установил, что его опытные животные распадались на две группы: одни умирали при испарении от 0,07 до 5,4 см³, будучи подвержены действию этого воздуха на срок 5—165 минут; другие умирали при испарении 31—42 см³ после 1300—2200 минут. К первой группе принадлежали животные с мягкой и нежной кожей (амфибии), к другой — покрытые хитином (членистоногие). Среди той и другой группы в свою очередь были животные, лучше или хуже выносившие сухость воздуха. Оказалось при этом, что более выносливые к сухости, в условиях опыта, пауки и осы являлись обитателями самых сухих открытых мест; саламандры, многоножки и некоторые жуки, наименее способные сопротивляться действию воздуха с большой испаряющей силой, являлись жителями леса, держась под листьями на земле. Животные с одинаковыми покровами, взятые из разных биотопов, оказались различно выносливыми, в соответствии с различием

влажности в их местообитаниях. Животные, взятые из одного местообитания, обнаруживали одинаковый способ реакции на воздействие сухого воздуха, хотя погибали в течение неодинакового времени.

В другой работе Шелфорд (Shelford, 1914) изучает возбудимость разных животных, их способность реагировать на различную сухость воздуха и приходит к выводу (лишь частично верному), что возбудимость есть главный механизм в переживании, что естественный отбор отбирает не столько морфологические структуры, сколько возбудимость, способность быстро и верно реагировать.

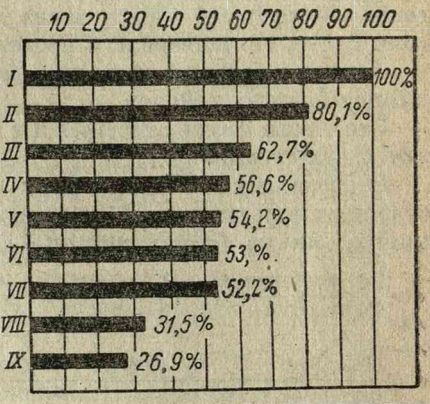


Рис. 32. Диаграмма относительного испарения в различных биотопах.

Сверху вниз: *I* — открытый сад, *II* — прерия и молодой лес, *III* — травянистая площадь с *Panicum*, *IV* — то же с *Euphorbia*, *V* — светлое насаждение, *VI* — *Silphium* на черной почве, *VII* — *S. laundatum*, *VIII* — овраг с деревьями, *IX* — густой покров в лесу. (По Adams.)

Из приведенной работы видно, во-первых, что наряду с другими климатическими факторами испаряющая сила воздуха может и должна контролировать распределение животных, влиять на их географическое распределение. Испаряющая сила воздуха путем отнятия воды влияет на метаболизм (Chenowith, 1917).

Ряд работ устанавливает соответствие в распределении различных группировок животных с различиями в испаряющей силе воздуха в различных биотопах и в различных ярусах в лесу (рис. 32 и 33).

Приводимые диаграммы, взятые из работы Адамса (Adams, 1915), показывают различия в испаряющей силе воздуха в различных степных и лесных биотопах, а также в различных ярусах степи и леса. Испаряющая сила воздуха зависит от ряда факторов: температуры, влажности, ветра. Каждый из этих факторов действует на организм, но мера его действия зависит не только от самого фактора и особенностей организма, но и от других факторов, действующих одновременно.

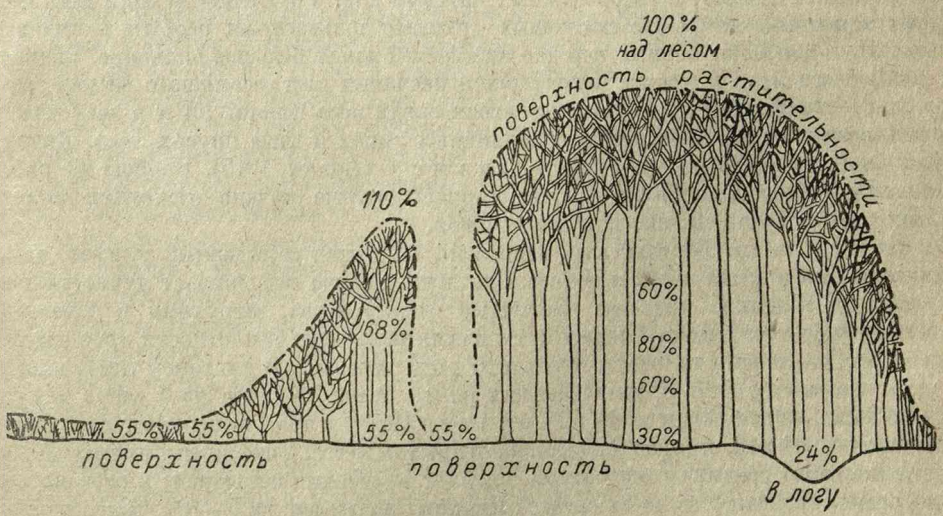


Рис. 33. Диаграмма, показывающая изменения испаряющей силы воздуха под влиянием растительности леса и прерий. (По Adams.)

Испарению и испаряющей силе воздуха должно быть уделено гораздо большее внимание, нежели им уделяется в работах советских экологов до сих пор.

ЭКОКЛИМАТ И МИКРОКЛИМАТ

Таким образом климатические факторы играют в жизни животных вообще, в частности же в их распространении и распределении внутри ареала обитания, а следова-

тельно, и в создании определенных группировок, огромную роль. К сожалению, данных, которые дают метеорологи, далеко не достаточно для разрешения многих биологических вопросов. Средний климат (средние месячные, средние годовые) далеко не всегда имеет значение. Приведение полученных данных к уровню моря, практикуемое метеорологами, для биолога в значительной мере неприемлемо, так как последнему нужно знание реального климата. Для животного важен реальный климат того биотопа, в котором оно живет, важна температура почвы и т. д., а не климат в английской будке, где метеорологи производят свои измерения.

Климат небольших обитаемых видами районов часто важнее для них, чем средний климат больших районов.

Это в равной мере относится и к животным, и к растениям как свободно живущим, так и культурным.

В зооэкологии Уваровым (Uvarov, 1931) был предложен для обозначения суммы метеорологических факторов, характеризующих такие места обитания насекомых, как лес, болото, песчаные дюны и т. д. термин *экоклимат*.

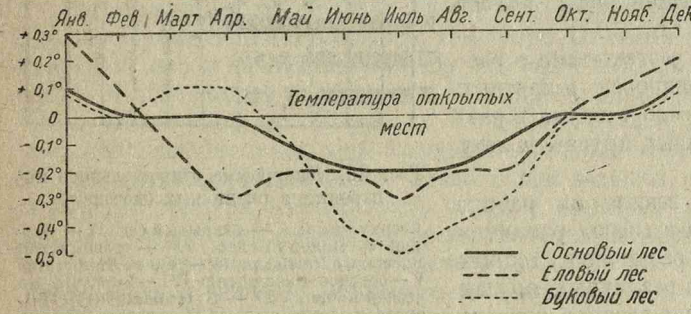


Рис. 34. Различие средних месячных температур воздуха в лесу в сравнении с температурой вне леса. (По Schubert из Dengler.)

Понятие экоклимата играет в экологии большую роль. Даже виды с широким распространением встречаются внутри своего ареала далеко не везде, но бывают обычно связаны с определенными условиями экоклимата. Нередко бывает, что два вида живут бок-о-бок друг с другом, как будто в совершенно идентичных климатических условиях, судя по данным метеорологических станций, на самом же деле в совершенно иных условиях температуры и влажности. Этот климат ограниченных местообитаний вида, т. е. тот реальный климат, в котором живет каждый вид, в особенности если речь идет о мелких животных, например насекомых, должен пользоваться особым вниманием экологов. Но и для позвоночных нередко экоклимат имеет большое значение. Экоклиматы пойменного луга и тут же находящихся песчаных дюн несомненно весьма различны, как и экоклиматы леса и находящегося среди леса болота. Да и в лесу можно различать неодинаковые экоклиматы в различных типах и даже ярусах леса. Данные по этому вопросу можно найти в работе Адамса (Adams, 1915). Вообще же работ по экоклимату у зооэкологов очень мало. Гораздо больше сделано экологами ботаниками. Их данные очень важны для зооэкологов.

Влияние леса. Внутри леса, например, создается собственный климат, отличающийся от климата над лесом и вне его. Сомкнутая крона задерживает лучистую теплоту, отделяет лежащие под нею воздушные пространства, затрудняя в известной мере обмен воздухом и теплом. Степень этого влияния зависит от плотности крон отдельных деревьев, от степени их сомкнутости и от рода деревьев. В пихтовом лесу, например, имеющем высоту в 20 м, интенсивность лучей равна 0,01 кал. на 1 см² в минуту против 0,99 кал. на открытом месте (Dengler, 1930), и даже в сосновом лесу лишь в 15 м высотою 0,04 кал. против 0,99 кал. на открытом месте. Задерживая лучистую теплоту, лес понижает средние температуры, умеряет колебания последней, в особенности летом. Средняя годовая t° в лесах средней Европы, например, на 5—10° ниже, нежели вне леса. В средине июля температура в сосновых лесах Германии на 2°,1, в пихтовых на 2°,8, в буковых на 3°,5 ниже, чем вне леса. Температура почвы в лесу летом ниже, чем в окружающей прерии, и выше зимою. А именно, по наблюдениям, в Германии в сосновом лесу температура почвы на глубине 60 см летом на 2°,7 ниже, чем на открытых местах, в пихтовом — на 3°, в буковом на 3°,2. Вблизи поверхности (1 см глубины) эта разница увеличивается еще на 1°. Зимою разница меньше, достигая в большинстве случаев 0°,5. (рис. 34).

Значительно больше сказывается влияние леса на крайних температурах. Так, в самые жаркие дни наблюдались следующие температуры в лесу и на открытых местах.

Год 1920	В жаркие дни					В облачные дни		
	17 февраля 14—00 t° C	4 мая 9—30 t° C	11 мая 11—00 t° C	14 мая 9—30 t° C	18 августа 12—15 t° C	9 марта 12—30 t° C	28 апреля 9—00 t° C	10 мая 9—30 t° C
На открытом месте	11,5	23,2	41,0	30,5	45,0	11,0	13,5	14,0
Под дубами	7,3	17,6	18,3	19,0	28,4	10,5	10,4	12·1

Из приводимой таблицы температур в дубовом лесу и вне его, наблюдавшихся в Германии, видно это смягчающее влияние леса. Так же умеряется влияние крайних температур и в почве леса.

Лесная почва на глубине 15—30 см (основная корневая зона) на 4—5° холоднее, а в самые холодные дни на 1—2° теплее, чем на открытых местах. Промерзает почва в лесу значительно труднее, чем вне леса. Здесь следует еще отметить, что благодаря подстилу, в котором идут процессы разложения, и при температуре в —7 —10° на воздухе температура под листьями бывает +2—3°, и жизнь зимой здесь богаче, чем вне леса. Лесной подстил служит убежищем для многих насекомых, переселяющихся в лес зимою.

Лес не только задерживает инсоляцию: он уменьшает и излучение. Поэтому на открытых местах в лесу, на полянах в вечерние и ночные часы, в особенности на полянах, благодаря сильному излучению легче образуются росы и «утренники» (заморозки). Так как указанные различия, хотя они и не очень велики, действуют весьма продолжительное время, то они имеют очень большое значение в жизни и растений ютящихся под пологом леса, и для множества животных, особенно беспозвоночных.

Воздействует лес на температуру воздуха и почвы, задерживая ветры. Так, например, в Пруссии получены такие данные:

Высота положения анемометра	Сила ветра в поле	Скорость ветра на прогалине в лесу	В %% к силе ветра в поле
3,5 м	4,04 м/сек	1,94 м/сек	48 %
1,0 »	2,77 »	1,09 »	39 »

Это влияние будет различным в летнее и в зимнее время. Многие животные укрываются в лес от ветра, в особенности зимою: насекомые, олени и т. д. Воздушные волны врываются в лес на 40—60 м и более, а далее они стихают.

Оказывает лес большое влияние и на влажность воздуха и почвы. Хотя и незначительно, но все же лес увеличивает количество выпадающих осадков: на лесных полянах их выпадает, по наблюдениям в Германии, на 1—2% больше, нежели на открытых местах. С другой стороны, часть выпадающих осадков задерживается кронами деревьев; в среднем, в лесу осадков меньше на 25%. Зато снежный покров ложится в лесу ровнее, толщина снегового покрова бывает больше, в особенности на полянах; под пологом она, естественно, меньше. Снег лежит в Бузулукском бору (Куйбышевская область) на 6—7 дней дольше, а в лесах возле Старой Руссы (Ленингр. область) до 37 дней. Это имеет огромное значение для гидрологического режима, для растительности и для многих животных, находящих, с одной стороны, под снегом зимнее убежище (грызуны), с другой — страдающих от слишком глубокого снегового покрова (копытные).

Различия в абсолютной влажности под пологом леса и на открытых местах не очень значительны, различия во влажности относительной больше, в особенности летом, но тоже не очень велики. В лесу влажность выше на 3—5%. Зато, благодаря меньшей инсоляции и защите от ветров, испарение в лесу составляет не более 40—50% испарения вне леса. Таким образом экономия влаги благодаря замедленному испарению на 15—25% превышает потерю осадков вследствие их задержки кронами. Баланс влаги в лесу благоприятный. Впрочем, сюда надо внести поправку на потерю влаги испарением растениями леса (200—250 мм), которое, впрочем, не следует автоматически физическим законам испарения, так как растения обладают выработанной в борьбе за существование способностью регулировать транспирацию в зависимости от наличного запаса воды, т. е. в соответствии с потребностями жизни.

Баланс осадков и испарения в лесу сказываются на влажности почвы и на состоянии грунтовых вод. Испаряя большое количество влаги, лес не является расточителем

последней. Наблюдающееся просыхание почвы в равнинных лесах имеет место только летом, а с осени и до весны запасы влаги в почве восстанавливаются. В южных степных районах почва леса бывает влажнее, нежели вне его; в северных, более влажных, — суше. Конечно, здесь играет роль состав древесных пород и степень разреженности леса. В горных лесах, где осадков больше и температуры ниже, почва является более влажной, питает родники, ключи. Изменяя влажность, лес оказывает влияние и на уровень стояния грунтовых вод. Лес на границе наших степей, испаряя много влаги, понижает уровень грунтовых вод. В других случаях этого не наблюдается. Зависит указанное явление от климата данной страны, от геологических и гидрологических условий. Иногда под влиянием леса создается заболоченность. Подстил обычно бывает более влажным.

Само собою разумеется, что разные типы леса будут иметь различный экоклимат, в зависимости от различного характера древесных пород, возраста, сомкнутости крон и т. д. Они будут отличаться по освещенности, по температуре воздуха, по температуре почвы, по количеству осадков, достигающих почвы, по запасам талой воды, по степени задержки ветра и т. д. Понятно, что и животное население в разных типах леса будет различно в зависимости также и от климата. Особенно важен последний для таких

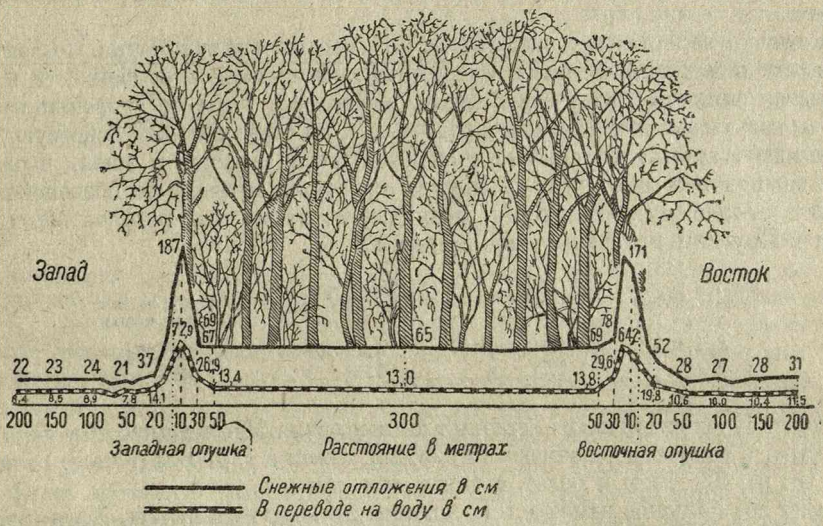


Рис. 35. Снежный покров у полезащитной полосы леса шириной 600 м.

животных, как насекомые. Чрезвычайно большой экологический интерес представляет экоклимат *полезащитных полос* в засушливых районах юга и юго-востока Европейской части СССР (Бодров, 1937, Мальчевский, рукопись-диссертация, Волчанецкий, Шевченко, 1940, рис. 35).

Влияние орошения. Четко обособленными экоклиматическими условиями отличаются орошенные оазисы среди пустынного ландшафта, благодаря увлажнению верхних горизонтов почвы и наличию богатой транспирирующей растительности. Находясь рядом, в условиях одного и того же среднего макроклимата, поливные и неполивные участки пара глинистой степи обладают весьма различным экоклиматом. Поливные поля отражают значительно меньше солнечной энергии (10—23%), нежели участки глинистой пустыни (30%). В последней поглощаемая энергия идет, главным образом, на нагревание поверхностных слоев почвы и воздуха, в оазисе от 30 до 60% поглощаемой энергии идет на испарение и транспирацию в зависимости от того, доходит ли она до поверхности земли или зеленых растений. Испарение понижает температуру листьев и почвы, а потому воздух среди растений является более прохладным, нежели вне оазиса, где температура у поверхности в дневные часы может превышать температуру вне оазиса на 14—15° (Скворцов, 1931).

В последние годы изучался экоклимат оазисов в сухой степи в Заволжье в связи с орошением. Здесь также оказалось, что орошение создает особый термический режим воздуха, создает значительную насыщенность его влагой, при условии достаточной загруженности участков транспирирующей растительностью.

Влияние рельефа. Не только наличием леса или орошением создаются экоклиматические различия. Они зависят и от ряда других причин. Очень большое значение имеет рельеф местности. Охлаждаемый соприкосновением с остывающей в безветренные и безоблачные ночи землею воздух не поднимается вверх, а растекается, как более тяжелый, в понижениях рельефа. На возвышенных же местах скопляется воздух теплый. В маленьком масштабе это можно наблюдать, идя ночью по лугу с пересеченным рельефом и окунаясь то в теплый (на гребнях), то в холодный воздух (в западинах). В более крупном масштабе это наблюдается в горных долинах, где на дне долин бывают по ночам наиболее низкие ночные минимумы, также и на плато над долинами, а на склонах несколько выше ночного «озера холода» имеется более теплая зона. Благодаря такому распределению экоклимата растительность гольцового (альпийского) климата (например, *Rhododendron chrysanthum*, *Ledum palustre* и т. д.) занимает многие места побережья Байкала (453 м над у. м.) и гольцовую зону (с 1300 м над у. м.). В промежуточной же зоне произрастает лес, нуждающийся в более высокой температуре лета (рис. 36).

Рис. 36. Распределение ночных минимумов температуры в долинах. (По Гейгеру из Гольцберга.)

Влияет, как видно из сказанного выше о действии радиации и температуры, на экоклимат и экспозиция. В любой горной местности можно найти в верхних зонах такие

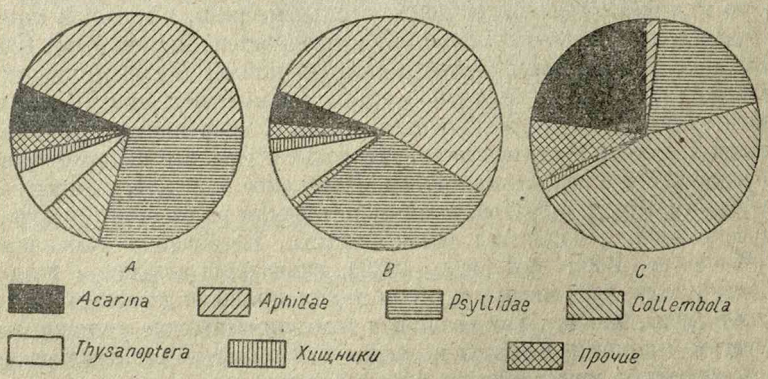


Рис. 37. Насекомые растений *Urtica*, растущих на открытом месте и в тени.

A — средний вывод из всех проб. *B* — *Urtica* открытых мест, *C* — *Urtica* затененных мест. (По Владимирскому.)

места, где благодаря особым условиям рельефа создается экоклимат, который создает возможность существования здесь южных растений и южных видов животных. Нам пришлось видеть в «Канадской зоне» Иоземитского национального парка, среди огромного массива хвойного леса обширный склон, покрытый зарослями кустарника «Manzanita» (*Arctostaphylus patula*), характерного для лежащей внизу жаркой «сонорской зоны», и другими растениями последней. С этими растениями связан ряд животных (насекомых, птиц). Важна также защищенность места.

Экспозиция на юг в северной полосе Союза дает лучшие урожаи хлебов. Южные склоны в горах являются нередко местом зимнего выпаса.

Так как животные значительно зависят от климатических факторов и теснейшим образом связаны с растительностью, то существование экоклимата создает мозаичное распределение видов внутри ареала их распространения. Одни виды избирают более теплые, солнечные, сухие места обитания, другие живут в более холодных, тенистых

и влажных местах и т. д. В качестве примера можно привести ряд данных о распространении насекомых и других беспозвоночных. Но и позвоночные, как увидим дальше, в значительной мере зависят от экоклимата, придерживаются в горах определенных высот, держатся в различные сезоны на разных склонах и т. д.

Экоклимат играет определенную роль в создании группировок животных в природе. Владимирский (1926) показал, что население крапивы в тени и на открытом месте различно и по общей плотности популяции клещей и насекомых, и по процентам, в которых входят в эту популяцию различные группы их (рис. 37).

Население растений (*Urtica*), растущих на открытом месте и в тени, в %:

	Acarina	Aphidae	Psyllidae	Collembola	Thysanoptera	Хищные	Прочие
Открытые места . .	4,2	53,2	30,3	0,6	7,3	2,2	2,2
Тень	22,4	1,4	19,6	46,0	1,1	0,7	8,8

Муха це-це (*Glossina morsitans*) широко распространена в Африке между 18° с. ш. и 31° ю. ш. Однако она встречается в этом ареале не везде, а, кроме прочих условий, в местах, имеющих определенный экоклимат, в так называемых «районах мухи» (fly-belts). Вне этих районов существуют, видимо, факторы, враждебные це-це. Одним из этих факторов является влажность, другим — отсутствие тени, так как солнечные лучи губительны для нее. Наряду с этим ей нужен для закукливания личинки сухой рыхлый песок. Такие условия находит це-це на покрытых растительностью берегах рек и озер в саваннах и областях парковых лесов, где и жертвы ее, копытные, встречаются в изобилии (Wardle, 1920).

Иногда и знание экоклимата не объясняет нам фактов распределения вида. Например, для личинки жука, живущей внутри дерева, экоклимат леса еще не означает всего, так как внутри дерева, стоящего на солнце или в тени, климат будет преломляться различно. Для насекомого, держащегося на нижней стороне листа, важны условия именно этой нижней стороны, а не экоклимат леса и даже не экоклимат данного яруса. Поэтому во многих случаях климатическое изучение должно пополняться не только изучением коклимата, но и *микроклимата*, той действительной среды, в которой живет животное. Трудно сказать, где кончается экоклимат и начинается микроклимат. Как правило, можно считать, что экоклиматом следует называть климат так называемых биотопов (см. ниже, глава IV), а микроклиматом — климат таких мест, как дупла, норы, внутренности гнезд, внутренности ствола дерева и т. д. К микроклимату можно отнести и климат различных ярусов растительности. Мы видели уже, что испаряющая сила воздуха сильно изменяется в различных ярусах. Насекомое или другое животное, перемещающееся из одного яруса в другой, например, с земли на вершину дерева, попадает в среду с троекратной испаряющей силой воздуха. Необычайно изменяется и сила освещения (Weese, 1924; Adams, 1920), изменяется движение воздуха.

Микроклимат может быть иным под двумя рядом стоящими деревьями. Люди, бывавшие в Средней Азии, знают, как различны там климатические условия под одиноко растущим деревом «карагач» и вокруг последнего. На стороне ствола дерева, обращенной на юг, температура может быть на 15—20° выше, чем на северной. Зимою (20/II) на северо-восточной стороне дерева Микс наблюдал температуру +2°, а на юго-западной +33°. При такой разнице время развития и выхода из куколки насекомых на южной и северной стороне дерева может отличаться на 26—28 дней, что Петерсон и Хэусслер (Peterson and Haeussler, 1928) наблюдали на восточной персиковой моли (*Laspeyresia molesta*), завезенной из Японии в США и вредящей ряду фруктовых деревьев. Нами установлены различия в температуре на подветренной и наветренной сторонах подушковидного растения *Sibbaldia* в «холодной пустыне» центрального Тянь-Шаня.

Большое значение имеет влажность внутри бревен, от которой зависит скорость развития в них насекомых (см. ниже в главе о сукцессии работу Грээм, 1925).

Можно указать работы ряда авторов по изучению микроклимата пещер и нор, гнезд птиц и дупел, мест обитания насекомых, микроклимата тела хозяина для паразитов.

Пещеры, в которые не проникает солнечный свет, где нет движения воздуха, испарение замедленно, имеют, конечно, свой микроклимат. Рядом авторов высокая влажность в пещерах считается за основной фактор в жизни пещерных насекомых. Имеются указания на очень большую чувствительность многих пещерных жуков к самым ничтож-

ным движениям воздуха, не улавливаемым даже чувствительнейшими анемометрами. Микроклимат пещер бегло изучал в пустынях Египта Вильямс (Williams, 1923), показавший, что у входа в пещеру максимальная и минимальная температуры колеблются в тех же пределах, что и вне пещеры в тени (15°, 3), а в двенадцати метрах от входа колебания равны всего 1°, 4. Внутри пещеры температура летом приближается к минимуму наружной среды, а зимой к максимуму. В течение года здесь температура вероятно близка к постоянной. Влажность также больше вблизи входа и меньше в глубине пещеры: 74% у входа и 18% на расстоянии 12 метров. Животное, которое держится в пещере днем и выходит ночью, живет при более низкой температуре, при более высокой влажности, низкой испаряющей силе воздуха и слабости движения воздуха, избегая, таким образом, крайних условий жизни в пустыне.

Климатом пещер и подобных мест в Палестине занимался Бёкстон (Buxton, 1932), также установивший резкие отличия климата пещер от климата открытых мест как в отношении температуры, так и относительной влажности и недостатка насыщения — основного климатического фактора в пустыне. На открытом воздухе этот недостаток достигал 10,7—22,6 мм давления ртутного столба, а в пещерах он колебался в пределах всего от 0 до 5,3 мм. По вечерам разница и в температуре, и во влажности,

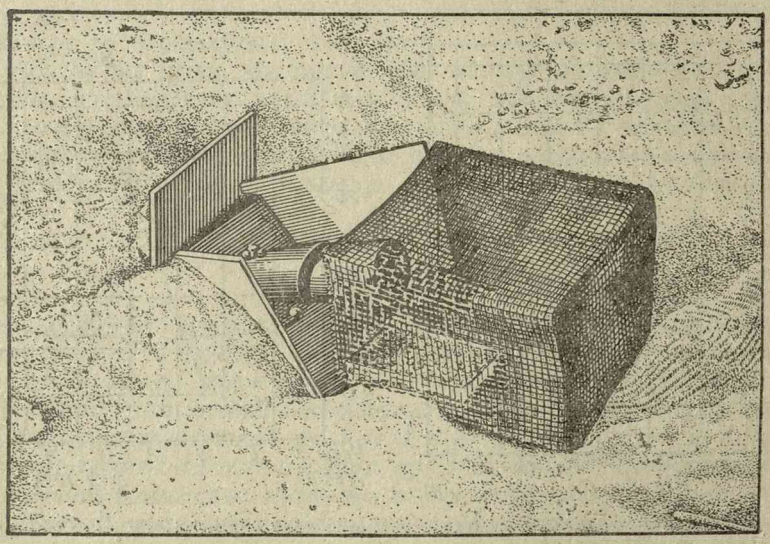


Рис. 38. Вход в искусственную нору. (По Раллъ.)

и недостатке насыщения выравнивалась. Даже такие места, как отверстия в каменной ограде сада, имеют, согласно Бёкстону, свой микроклимат, позволяющий насекомым, укрывающимся здесь днем, переживать жаркое и засушливое лето. В пустыне Бетпак Дала, где в 1933 г. в августе температура почти ежедневно доходила в тени до 42—43° С, автор книги видел гнезда пустынных геканов в отверстиях земляных оград вокруг кладбищ.

Тот же Бёкстон (1932) изучал в Палестине микроклимат нор, а также зданий и строений, в которых живут крысиные блохи, передающие чуму от крыс человеку. Эти исследования имеют большое значение в эпидемиологии. У нас пещеры мало изучались, хотя мы имеем очень интересные пещеры с богатой фауной. Микроклиматом нор грызунов систематически занимался Раллъ (1932—1939) в районах эндемичной чумы и Стрельников (1933). В последнее время Раллъ изучает микроклимат нор методом создания искусственных нор для грызунов (рис. 38). В работе 1939 г. он показал, что температура в норе без зверьков соответствует температуре почвы на той же глубине, т. е. она ниже средних суточных температур на поверхности песка и значительно ниже средних суточных максимумов на поверхности песка. При заселении норы зверьками повышение температуры в камере протекает прямо пропорционально числу зверьков и равно в среднем 0°,7 для каждого нового зверька. Эти данные дают ключ к пониманию условий зимнего переживания многих грызунов.

Кузякин (1938) изучал изменения температуры воздуха в дуплах деревьев. Последние являются в лесной полосе столь же распространенным видом убежищ, как норы в условиях степи или пустыни. В них гнездятся многие птицы, живут белки, сони, мыши, соболь, куница, рукокрылые и целый сонм беспозвоночных. Кузякин установил, что в весенне-летнее время дупла являются хорошим укрытием от действия высокой температуры в течение дня для целого ряда ночных животных, подобно норам и пещерам в пустыне, так как в весенне-летнее время температура колеблется в дупле значительно меньше, чем на открытом воздухе. Зимой же температура воздуха в дуплах значительно понижается, и они являются непригодными для целого ряда форм, обычно живущих там летом. Поэтому, например, летучие мыши в пределах средней и северной полосы СССР не могут зимовать в дуплах (рис. 39 *A* и *B*).

Брандт (Brandt, 1934) также изучал микроклимат дупл, исследуя микроводоемы в дуплах бука. Он показал, что микроклимат здесь иной, нежели в лужах и в сухих дуплах. Вода, находящаяся в последних, понижает температуру воздуха в дуплах. Так, например, 29—30/X 1933 при температуре воздуха от +12 до +19°,7, температура дупл была от 0°,9 до + 2°,1.

Пользование микроклиматом дает животным возможность ускользать от неблагоприятных условий, разрешать противоречия с климатом. Миграции многих животных

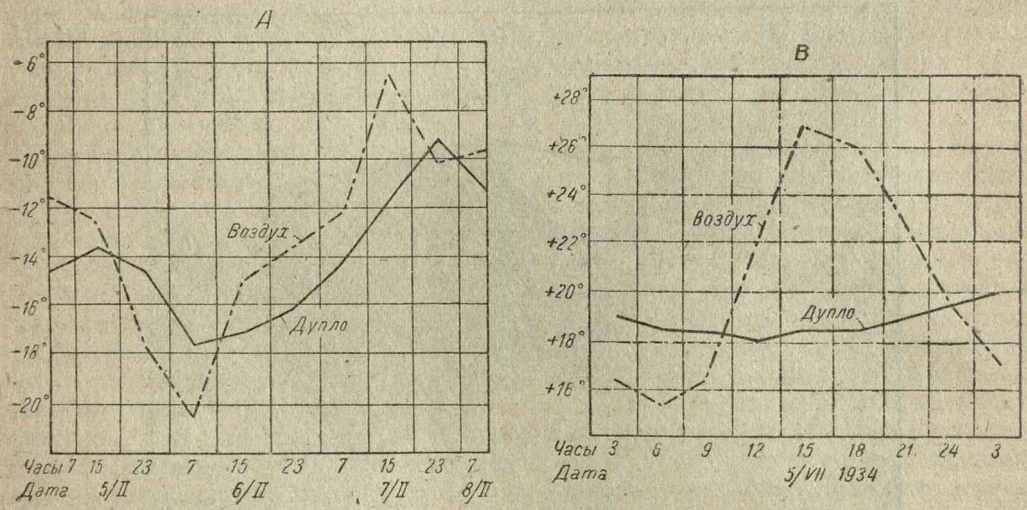


Рис. 39. *A* и *B* температура воздуха в дупле и на воздухе. (По Кузякину.)

в лесу в течение суток происходят в связи с микроклиматом различных ярусов. Сезонные миграции насекомых в лесу также связаны с микроклиматом. Микроклиматические условия в почве, весьма отличные от климата поверхности, играют важную роль в жизни многих насекомых, в особенности важна температура и влажность почвы для тех насекомых, которые хотя бы одну стадию своего развития проходят в почве. Предтеченский (1928) указывает, что странствующая саранча *(Locusta migratoria)* встречается в центральной части СССР, лежащей вне ареала непрерывного распространения этой саранчи, но встречается лишь спорадически в тех местах, где почва песчаная и является наиболее теплой и сухой в этом районе. Домашний сверчок *(Gryllus domesticus)*, насекомое пустыни Сахары и Ирана, будучи занесен во многие страны, живет везде в теплых частях домов. В Англии и во Франции его находили в кучах отбросов вблизи городов. Здесь возможность жить дает ему полуискусственный климат куч, где развивается тепло от брожения.

Обыкновенная платяная вошь *(Pediculus vestimenti)* не может выжить более 3 дней при комнатной температуре в 16—22°. В экспериментах она выбирала предпочтительно температуры от 24 до 32°. Таким образом вошь зависит от температуры и влажности тела своего хозяина. То же самое следует сказать и относительно других паразитов теплокровных животных (Matini).

Совершенно замечательны данные относительно значения температуры различных участков тела рогатого скота для передающих пироплазмов клещей *Hyalomma*, установленные работами школы академика Е. Н. Павловского. Оказалось, что не

все точки поверхности тела коров имеют одинаковую температуру. На одних местах (спина, бока) она колеблется весьма сильно в различные сезоны, на других местах (паха́) остается постоянной, где клещи и укрепляются.

Как было указано, понятие экологии и микроклимата может иметь большое практическое значение. Оно имеет огромное значение в агрономии. Эко- и микроклиматические условия могут влиять на границы культур, так как условия эти несомненно должны оказывать влияние на сроки вегетационного периода. Поэтому при агроклиматическом районировании необходимо считаться с эко- и микроклиматом. Например, в субтропической зоне Закавказья части долин до высоты 50—80 м над уровнем дна долины и приморские низины признаны негодными для культуры цитрусовых, так как на дне долины Черноморского побережья вероятность опасных морозов увеличивается на 50%. Места для плодовых культур выбираются в горных районах, считаясь с экспозицией, направлением склона, ибо это создает иные условия инсоляции, температуры почвы и воздуха. В агрономии сплошь и рядом стремятся искусственно создать благоприятные микроклиматические условия. Напомним здесь об упомянутых выше полезащитных полосах в сухо-степных, полупустынных и пустынных районах.

Огромное значение имеет микроклимат в животноводстве, о чем см. в гл. «Экология домашних животных». Даже такие мероприятия, как борьба с вредителями зерна, например с амбарным долгоносиком, могут производиться путем нагрева зерна в сушильной камере до определенных температур.

Таким образом мы видим, что для эколога обычные климатические данные далеко не достаточны, что получить данные о реальном для каждого вида климате гораздо труднее, и что должна развиться *биоклиматология*, которая учитывала бы все моменты, важные в жизни животного, подлинный климат местообитания, в котором живет данный вид. Отсеивающая роль экоклимата и даже микроклимата ясна сама собой.

ФЕНОЛОГИЯ

Так как различные явления в жизни животных и растений зависят от факторов окружающей среды, то сезонные изменения последней должны отражаться на сезонных явлениях в жизни видов. Учение о зависимости сезонных явлений живой и неживой природы от циклических изменений физической среды носит название фенологии. Для ряда хозяйственных процессов чрезвычайно важно знать сроки наступления многих сезонных явлений в жизни природы, так как различные проявления в жизни и растений и животных являются показателями, индикаторами состояния всего комплекса условий погоды, ибо возникают они под влиянием не отдельных факторов погоды, а всего этого комплекса. Поэтому наблюдение над фенологическими явлениями дает указание на состояние комплекса природных условий и может оказаться очень важным для определения, например, сроков начала полевых работ, момента выпуска домашних животных на пастбища, сроков вынесения ульев наружу, сроков начала охоты на тот или иной вид, момента выхода в море для рыбной ловли и т. д.

Предметом фенологических наблюдений могут быть циклические (повторяющиеся) явления как в неживой природе (вскрытие рек, первая гроза в году, появление первых кучевых облаков весною и т. д.), так и явлений в растительном и в животном мире (появление всходов, появление второго листа у некоторых растений, кущение, выход в трубку, начало цветения как культурных, так и дико растущих растений, время полного их цветения, осенний листопад и т. д.; наступление различных фаз в развитии насекомых, начало лета пчел, прилет некоторых птиц и т. д.). Такого рода наблюдения важны в сельском хозяйстве, в борьбе с вредителями, с сорняками, с болезнями в животноводстве, в пчеловодстве, в рыболовстве, в охото-промысловом деле и т. д. Особенно важны наблюдения над растениями как неподвижными организмами, но большое значение имеют и наблюдения над сроками циклических изменений у животных, находящимися под большим воздействием климата.

Так как фенология изучает связь поведения организмов с климатом и погодой, изучает закономерности в ходе периодических явлений, то она является частью экологии, хотя практически ею пользуется и разрабатывает преимущественно сельскохозяйственная метеорология. Разработка эта ведется пока на основе чистой эмпирии, в ней еще мало науки.

Основные понятия фенологии. Фенодаты, или даты появления того или иного феноявления или фенофазы (например, даты зацветания ивы, распускания почек березы, появления первых бабочек, прилета ласточек и т. д.), должны быть сравнимы между собою. Поэтому фенологические наблюдения должны вестись над одними и теми же или равноценными экологически объектами, производиться в одних и тех же условиях обитания, ибо ясно, что на склонах с различной экспозицией, на местах низких и высоких и т. д. фенодаты будут неодинаковые. Фенофазы должны отличаться по одним и тем же признакам. Если признаки выбраны неудачно, нечетко определимы, не тожественны, то теряют свою и научную и практическую ценность.

Фенодаты, накопленные в каком-либо месте за долгий период лет, образуют *фенологический ряд*. Если мы, определив фенодаты какого-либо феноявления или фенофазы для данного места за целый ряд лет, вычислим их среднюю величину, мы получим тогда среднюю многолетнюю фенодату, подобно тому как получаются средние многолетние температуры, среднее количество осадков, средняя влажность и т. д. Из таких средних многолетних фенодат, расположив их в порядке сроков их начала, мы можем составить календарь природы для данного географического пункта (пример — Календарь русской природы, изд. журн. «Природа», 1916 г.).

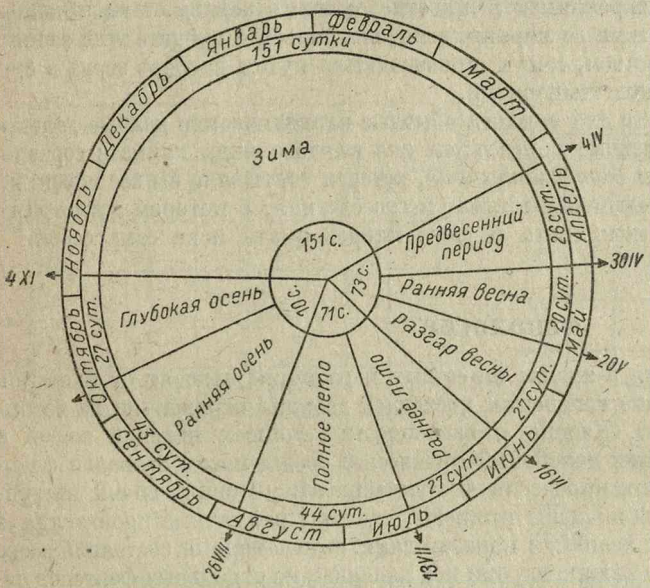


Рис. 40. Годичный круг развития природы (Московская область). (По Шульцу.)

Такие календари чрезвычайно полезны для каждого, кому по тем или иным соображениям необходимо знание и приспособление своей деятельности к периодическому характеру явлений природы: они полезны для натуралистов, ведущих в данном районе те или иные исследования, они важны и практическим деятелям для определения сроков различных мероприятий. Подобные календари должны быть составлены для разных мест СССР.

Фенологические времена года. Если разбить год на некоторые отрезки, границы которых определяются наступлением особо характерных сезонных явлений, то мы получим так называемые фенологические времена года. Эти этапы сезонного развития природы не вполне совпадают с обычными календарными данными. Если положить в основу периодические явления из жизни растений, то весна, например, распадается на предвесенний период, раннюю весну, разгар весны; лето распадается на раннее и полное лето; осень — на раннюю и глубокую; вместе с зимою получается восемь фенологических времен года, неодинаковых по своей продолжительности.

В качестве иллюстрации можно привести диаграмму, изображающую годичный круг развития природы (рис. 40).

Фенологические времена года, устанавливаемые по развитию растительности, несомненно гораздо ближе соответствуют периодическим явлениям в жизни животных, теснейшим образом зависящих от растительности, нежели календарные четыре времени года.

Продолжительность фенологических времен года несомненно подвержена колебаниям в различные годы, в зависимости от условий погоды в данном году. Кроме того, она будет иной в разных географических пунктах и для каждого из последних будет являться его климатической характеристикой, выраженной в явлениях биологического порядка. Однако, последовательность наступления различных фенологических явлений будет постоянной, неизменной на больших пространствах. Например, в умеренном

поясе она постоянна, не только в различных географических точках, но и в различные годы. Сроки между различными сезонными явлениями колеблются в известных пределах; конечно, очень многое зависит здесь от удачного выбора объекта фенологического наблюдения; надлежит выбирать такие фенодаты, которые являются наиболее устойчивыми.

Зоофенология и фитофенология. Выше было сказано, что зоофенологические данные должны в целом совпадать с фитофенологическими. Это вполне понятно для таких животных, как например, насекомые, питающиеся различными частями растений (цветы, плоды, листья), в той или иной стадии их развития. А поэтому, например, для насекомоядных птиц фенодаты будут согласованы с развитием растительности через развитие насекомых, служащих этим птицам пищей. Но так как развитие насекомых связано не только с фазами развития кормовых растений, но зависит и от таких физических факторов, как температура, осадки и т. д., то ясно, что могут иметь место и расхождения в сроках развития растительности и питающихся ими животных.

Значение фенологических данных для сельского хозяйства и животноводства. Сельское хозяйство теснейшим образом связано с циклическими явлениями в природе. Поэтому для сельского хозяйства очень важны фенодаты, указывающие на наступление определенных периодов развития природы. Те фенологические явления, которые сигнализируют наступление оптимальных условий для производства тех или иных сельскохозяйственных работ, носят название фенологических индикаторов (сигналов).

В качестве примера можно привести химическую борьбу с яблоневой плодожоркой *(Carpocapsa)*. Этим методом, если применять его в определенные сроки, можно снизить поврежденность плодов на 70—80%. Легче всего отравить кишечными ядами только что отродившихся гусениц первой генерации перед внедрением их в плод. Поэтому необходимо производить опрыскивание плодовых деревьев сейчас же после цветения, пока чашелистики еще не сомкнулись, повторяя затем опрыскивание через 8—10 дней в южных и через 12—15 в северных районах, а позднее — перед началом отрождения гусениц второго и третьего поколений, что примерно соответствует времени массового лета бабочек. Точно так же лишь своевременное применение механических и химических мер борьбы с яблоневым цветоедом *(Anthonomus pomorum)* дает резкое снижение количества долгоносиков. Сигналами для начала применения мер борьбы могут служить фитофенологические явления. Цветение яблонь совпадает с началом лета гессенской мушки *(Mayetiola destructor)*. В это время происходит заражение пшеницы и ячменя. Молодые всходы поздних посевов заражаются больше, более крепкие распустившиеся растения страдают меньше. Поэтому надо стремиться путем разных мероприятий, чтобы ко времени цветения яблонь указанные выше злаки уже окрепли и распустились.

То же самое можно сказать и о животноводстве, где те или иные мероприятия связаны с определенным состоянием среды, например, сроки выпуска на пастбище, сроки посезонного использования пастбищ.

Биоклиматический закон Хопкинса. Фенодаты одного и того же явления меняются в зависимости от широты, долготы и высоты над уровнем моря. Как в направлении к северу и востоку, так и при поднятии над уровнем моря фенодаты запаздывают весной и, наоборот, наступают раньше осенью. Это изменение сроков вполне закономерно и формулировано в виде особого биоклиматического закона Хопкинса (Hopkins, 1918). Согласно последнему, в умеренном поясе Северного полушария (точнее, северной Америки) при прочих равных условиях различия во времени появления данного сезонного явления живой природы, в среднем, равняются 4 дням на каждый градус широты, на каждые 5 градусов долготы и на 100 метров высоты; запаздывание и опережение фенодат весной и осенью происходит, как указано выше. Однако под влиянием местных условий (рельеф, удаление от моря и т. д.) обычно наблюдается уклонение от закономерных теоретических сроков, так что закон имеет силу лишь «при равных прочих условиях».

Закон Хопкинса дает возможность, хотя и ориентировочно, определять сроки сезонных явлений в природе для различных географических пунктов, а потому он имеет большое практическое значение.

Фенологические карты. Нанесение на карту фенодат какого-либо сезонного явления, наблюдавшегося в достаточно густой сети наблюдательных пунктов, дает возможность получить изофены, т. е. линии, соединяющие точки, где

данное явление наступает одновременно. Нанеся изофены на карту, мы получим биоклиматическую карту, на которой в терминах биологических явлений нанесен результат действия не отдельных метеорологических элементов, а результат действия всего комплекса внешних условий на ход развития живой природы. Бесспорно, что такие карты должны иметь большое значение в практике сельского хозяйства (включая сюда и борьбу с вредителями), в животноводстве, в охотопромысловом деле, в мероприятиях по акклиматизации и т. д. и для теоретических работ в области экологии.

ЭДАФИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Эдафические факторы определяются почвой: ее физическим строением, химическим составом, содержанием воды, аэрацией и т. д. Происходит это слово от греческого слова ἔδαφος, означающего почву, грунт.

С точки зрения почвоведа, почвой называется часть коры выветривания, те поверхностные слои основной породы, которые переработаны жизнедеятельностью населяющих почву животных и растений и которые биохимически видоизменены.

Фитоэколог обозначает именем «почва» те части земной коры, которые несут растительность: и скалы с лишаями, и лесной рыхлый гумус, и ил на дне водоема. Признаком почвы является взаимоотношение с растением, извлекающим из него необходимые для питания вещества.

С этой точки зрения барханные пески, как не несущие растительности, не являются почвой, а лишь субстратом.

Рассматривая роль почвы как фактора в жизни животных, придется иногда говорить о субстрате, так как провести резкую границу между почвой собственно и подпочвой, с точки зрения зооэколога, очень трудно.

Между влиянием климатических и эдафических факторов большей частью легко провести границу, хотя надо помнить, что характер почвы в значительной мере зависит от климата. Почвы пустыни, например, сильно отличаются от почв районов с большим количеством осадков даже в том случае, если они образуются из одних и тех же горных пород. Количество питательных веществ в почвах в значительной мере определяется количеством осадков и испарением. Эти два фактора определяют: останутся ли питательные вещества в почве или будут из нее вымыты. Накопление гумуса стоит в прямой зависимости от климата: в более холодных сырых областях скорость разложения замедлена, в результате чего накапливается гумус, и почва становится кислой, в сухих — гумус не образуется. Действие климата на почву может быть и прямым и косвенным через растительность. Климат есть общая предпосылка образования подзола. Конечно, и свойства материнской породы, и рельеф, и растительность, и животные играют роль в образовании почвы, но поскольку и рельеф часто зависит от климата (от характера осадков, например), а растительность тем более, и животные связаны с климатом, — мы имеем строгую закономерность в пространственном распределении почв, соответствующую распределению климатов.

В качестве экологического фактора почва играет очень большую роль. Почти каждое наземное животное пользуется поверхностью почвы как субстратом для передвижения и для отыскивания пищи (например, звери, многие птицы). Кроме того, в почве живет огромная масса животных, одни постоянно, другие временно. Особо следует отметить, что в почве проводит ту или иную часть своей жизни большая часть вредителей из мира насекомых. Одни откладывают в почву яйца, другие проходят в почве стадию личинки, являясь вредителями именно в этой стадии (подгрызающие совки, личинки щелкунов, пластинчатоусых и т. д.), третьи в почве зимуют, четвертые переживают в ней сухое и жаркое время. Грызуны — вредители сельского хозяйства также в большинстве случаев живут в почве, временно выходя на поверхность.

Почва, подобно климату, представляет чрезвычайно сложный комплекс факторов, так переплетающихся, что выделить отдельные факторы иногда чрезвычайно трудно, как трудно выделять и отдельные климатические факторы, но все же приходится это делать для понимания роли почвы в целом.

Физические свойства почвы. Прежде всего следует отметить, что почвы различаются по механическому составу и структуре. *Механический состав* определяется тем, из каких механических элементов состоит почва. Этими элементами могут являться: камни, хрящ, песок, пыль, ил, т. е. элементы от величины обломков до микрона и меньше.

Под *структурностью почвы* разумеют ее способность давать в силу тех или иных причин оформленные аггрегаты. Это очень важное в агрономии свойство, в создании которого кроме других факторов участвуют растения (корнями) и животные землерои. Различают комковатые, ореховатые, крупнозернистые, мелкозернистые, пороховатые, пылеватые, пластинчатые, чешуйчатые и т. д. почвы, отличающиеся по величине и характеру составляющих их аггрегатов. В почве различают кроме того различные горизонты, идя сверху вниз: А — перегнойно-аккумулятивный, В — элювиальный, обедненный вымыванием, С — иллювиальный, обогащенный веществами, вымытыми из А и В, Д — материнскую породу, или подпочву. Мощность и характер этих горизонтов сильно отличаются в различных почвах, что сильно влияет на растительность, завися в то же время от последней и от деятельности животных.

От механического состава и физической структуры почвы зависит, помимо других свойств, порозность или скважность, весьма различная в разных почвах. Она колеблется от 40% в крупном песке до 52,7% в глинах. Для животных важен характер скважин.

Физические свойства почвы имеют нередко первостепенное значение для обитающих в ней и на ней животных. Физический характер почвы зависит в большинстве случаев от основной породы, из которой она происходит. Почва, происходящая из песчаника, состоит преимущественно из сравнительно грубых частиц, главным образом кремневых, глины же дают начало тонкозернистым почвам, очень мелкие частицы которых состоят из силикатов алюминия. Однако большей частью мы имеем дело с почвами смешанного строения, где в различной пропорции смешаны частицы различной величины. [1] Такие почвы возникают из нечистых песчаников, из сланцев, гранита и других изверженных и метаморфизированных пород. В зависимости от физической структуры и химического состава получаются почвы различной плотности.

Прежде всего, характер поверхности почвы определяет наличие одних видов и отсутствие других. Например, жаворонки связаны с открытыми ровными поверхностями, с плоским рельефом, а бараны с холмистым, но это не есть еще влияние почвы.

Многие животные, обитающие на поверхности земли, избирают твердый, каменистый грунт. Иногда такое предпочтение понятно: копытные, например антилопы, из птиц — страусы, дрофы, живущие на открытых местах и спасающиеся бегством, нуждаются в твердом грунте для усиления толчка при беге; тоже и козлы — для скачка.

У копытных, живущих на твердом грунте, например, у сибирского козла, у антилоп Африки, обитающих в странах с твердыми латеритовыми почвами, при содержании их в неволе (например, антилоп на черноземах Аскании-Нова), безобразно отрастают копыта, искривляясь и мешая ходьбе, ибо им не обо что стираться, как в родных местообитаниях.

Стрижи и ласточки лепят на скалах свои гнезда. Существует около 4000 видов жуков, обитающих на твердых каменных породах или почве, недавно образовавшейся после их разрушения (H o l d h a u s, 1911).

Тот или иной характер почвы и грунта накладывает на их обитателей свою печать, создавая, вернее отсеивая, те или иные приспособительные признаки, создавая ту или иную «жизненную форму». Всем хорошо известны, например, изменения лап у рептилий, бегающих по песку: в разных семействах ящериц, обитающих в разных частях света, края пальцев бывают окаймлены роговыми гребешками из измененных чешуй. Это мы видим у родов: *Phrynocephalus* (Agamidae — Азия), *Eremias* и *Acanthodactylus* (Lacertidae — Азия, Африка), *Callisaurus* (Iguanidae — Америка), *Stenodactylus*, *Ceramodactylus*, *Teratoscincus* (Geckonidae — Азия, Африка). Такое же по значению приспособление видим мы у тонкопалого суслика *(Spermophilopsis)*, мохноногого *(Dipodipus)* и гребнепалого *(Eremodipus)* тушканчика (рис. 41).

Плотность почвы в известной мере определяет ее населенность или ненаселенность животными, а также характер населяющих ее форм. Ясно, что в скалах роющие животные не могут делать нор. Плотные глинистые почвы также неблагоприятны для животных, так как представляют слишком большое сопротивление для рытья. Личинки жуков и гусеницы бабочек редко встречаются в глинистой почве. Но зато многие насекомые и позвоночные могут устраивать в глинистой почве гнезда, которые долго сохра-

[1] Диаметр частиц: крупный песок (хрящ) более 2,0 мм, песок 2,0—0,2 мм, тонкий песок 0,2—0,06 мм, тончайший песок 0,06—0,02 мм, грубый суглинок 0,02—0,006 мм, мелкий суглинок 0,006—0,002 мм, глина — меньше 0,002 мм.

няются благодаря плотности почвы. Таковы, например, одиночные пчелы. Пчелы и осы нередко буравят свои норы в отвесных глинистых обрывах. Точно так же и некоторые птицы: щурки, сизоворонки, зимородки, береговые ласточки, удоды, воробьи. Из млекопитающих более плотной почвы придерживается бухарский желтый суслик *(Citellus fulvus oxianus)*, отчасти слепушонка, которая встречается даже на такыре. Прус *(Calliptamus)* никогда не закладывает кубышек с яйцами в пахотную землю (Л е п е ш и н и и З и м и н, 1931).

Другие насекомые, а также и позвоночные животные избирают для своего обитания, наоборот, более рыхлые песчаные почвы. Так, например, европейский мраморный хрущ *(Polyphylla fullo)* распространен в южных частях Европейской части Союза преимущественно на песчаных почвах. Озимая совка *(Euxoa segetum)* в северных частях ее ареала наблюдается обычно в районах с легкими, супесчаными, подзолистыми почвами, где она находит для своего развития более благоприятный гидротермический режим. В песке строят свои норы личинки скакунов (р. *Cicindella)*, очень разборчивые при выборе песка для откладывания яиц (S h e l f o r d, 1908, 1911).

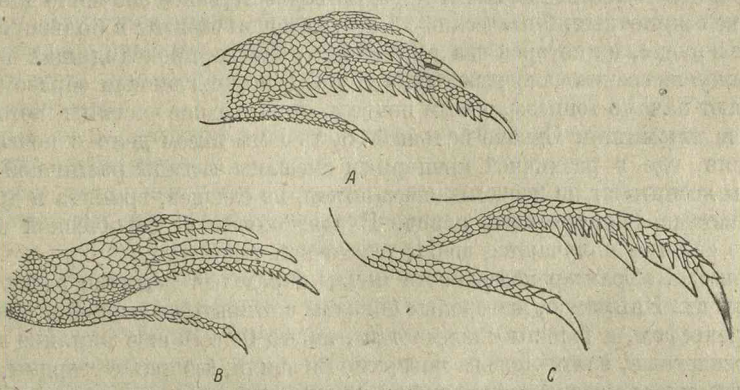


Рис. 41. Ступни задних конечностей.

A — Phrynocephalus mystaceus, B — Eremias grammica, C — Callisaurus scoparius. (По B u x t o n.)

В песке строят свои норы многие перепончатокрылые *(Cerceris, Bembex, Ammophila)*. В песке и песчаной почве строит воронки муравьиный лев *(Myrmecoleo)*, встречаются пауки. Рыхлая песчаная почва дает возможность зарываться многим рептилиям (степной удав, некоторые круглоголовки, сцинки и другие ящерицы). Мы знаем, как чутко реагируют последние на изменения в характере почвы, что ведет к определенным группировкам животных. Наконец, целый ряд грызунов охотно зарывается в песчаную почву. Взять хотя бы тонкопалого суслика *(Spermophilopsis)*, мохноногого тушканчика *(Dipodipus)* и др. Даже некоторые птицы роют норы в песчаных дюнах морского берега. Для нематод, для дождевых червей, для личинок майского жука, для крота почва должна быть достаточно рыхлой и богатой гумусом.

Личинки различных родов и видов щелкунов, очень важные вредители, связаны в своем распространении в пределах СССР с различными почвами: одни живут на легких подзолистых, другие на черноземах, одни на влажных, другие на сухих.

Т е м п е р а т у р а п о ч в ы зависит, с одной стороны, от ряда климатических моментов и, в частности, от солнечной радиации, с другой стороны — от свойств самой почвы. От состава, цвета и механического строения почвы зависит ее способность поглощать лучи. От физических свойств почвы зависит также проводимость. Важна также продукция тепла, зависящая от разложения в почве органических веществ. Зависит температура почвы и от расхода тепла путем лучеиспускания, зависящего также от ее окраски и механического состава. Темные гумусовые почвы лучеиспускают тепла больше, чем светлые; мелкозернистые, почвы с гладкой поверхностью излучают меньше, чем шероховатые крупнозернистые. Нагревание и охлаждение почвы зависят и от влажности ее. Сухая гумусовая почва быстро нагревается и быстро охлаждается, влажная нагревается очень медленно. Песок, наоборот, медленнее нагревается, будучи сухим.

Температура почвы обнаруживает сильные колебания, бо́льшие, чем температура воздуха. Дневные колебания распространяются на глубину одного метра, годовые

на 25 м. На этих глубинах температура относительно и абсолютно постоянна. В некоторых почвах дневные и годовые колебания температуры почвы особенно велики. В пустыне, например, колебания температуры почвы представляют самые большие колебания температуры среды, какие только наблюдаются.

По наблюдениям Вильямса (Williams, 1923), в Каире при температуре воздуха в 30° на поверхности почвы температура равнялась 55° и 27° на глубине 7,5 см. В Ташкенте средняя температура почвы в июле бывает 62°,4, падая в 9 ч. вечера до 23°,5; разница между температурой воздуха и температурой почвы в июле 28°,5. В центральных Кара-Кумах в мае наблюдалась температура почвы в 64°, а на глубине 2 м — 33°,5. В Сахаре наблюдалась температура песка в 78°. В пустыне Бетпак Дала, при колебаниях температуры поверхности в разные часы суток от 20 до 52°,2, температура на глубине метра оставалась равной 28°. Прогревание песка на солнце и в тени, по Вильямсу, показано на рис. 42. В холодной альпийской пустыне центрального Тянь-Шаня, на высоте 3600 м, в августе температура поверхности достигала максимума в 43°, а минимума к утру в — 9°,1, на глубине же 1 м и днем была ниже 0°; средняя же температура воздуха в августе 6°,3. Из приведенных данных понятно, какое огромное значение может иметь в жизни животных температура почвы, в частности, температура ее поверхности.

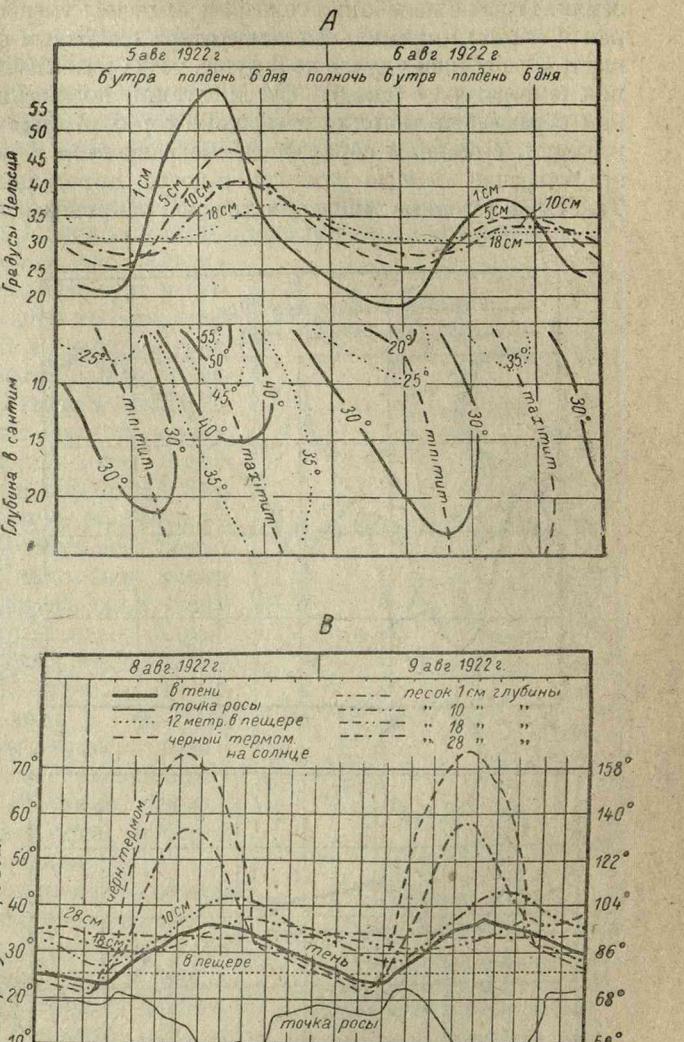


Рис. 42. *A* — проникновение нагревания в песок на солнце и в тени: 5 августа день солнечный, 6 — пасмурный. *B* — иллюстрация реальных климатических условий, в которых живут животные пустыни.

Температуры песка на разной глубине. Температура по термометру с зачерненным шариком на солнце, на воздухе, в тени, в пещере. (По Williams.)

В одних случаях высокий нагрев поверхности почвы является моментом неблагоприятным для развития жизни (в жаркой пустыне летом), в других — благоприятным (в холодной пустыне).

Понятно и то, какое значение может иметь в пустыне более умеренная температура в глубине почвы, дающая возможность животным избежать перегрева на поверхности, а в странах северных, наоборот, избежать слишком низких температур в глубине почвы. Некоторые животные проводят зиму в гниющих материалах, например в подстиле леса.

В умеренных областях весною и осенью наблюдается и «обращение» температуры почвы. Коллог и Хэйс (Collogh and Hayes, 1923) показали, что в течение

года в Канзасе наблюдается дважды полное обращение температуры почвы: первое (весеннее) — в марте, второе (осеннее) — в октябре. Личинки жука *Scitalia pruinosa* из Scarabaeidae проводят всю свою жизнь, от одного года до 3 лет, под поверхностью земли. Годовые колебания температуры почвы уменьшаются с глубиною; между октябрем и мартом минимальная температура с каждым футом в глубину постепенно повышается, во всяком случае до 6 футов, тогда как в период между мартом и октябрем средняя температура с каждым футом глубины постепенно падает. В соответствии с весенним обращением личинки и взрослые формы этого жука поднимаются кверху за линию вспашки, с осенним обращением возвращаются в подпочву. Авторы доказывают, что эти миграции *Scitalia pruinosa* в почве определяются температурным градиентом. Таковы и сезонные миграции личинок закавказского мраморного хруща *(Polyphylla olivieri)* в почве. Личинки 1-го, 2-го и 3-го возрастов зимуют на глубине от 25 до 50 см. В апреле месяце температура на глубине 20 см поднимается до + 10, до + 12°. Иногда личинки поднимаются в верхние (10—20 см) более теплые слои почвы, где личинки 2-го и 3-го возрастов приносят значительный вред, объедая корни виноградной лозы (рис. 43).

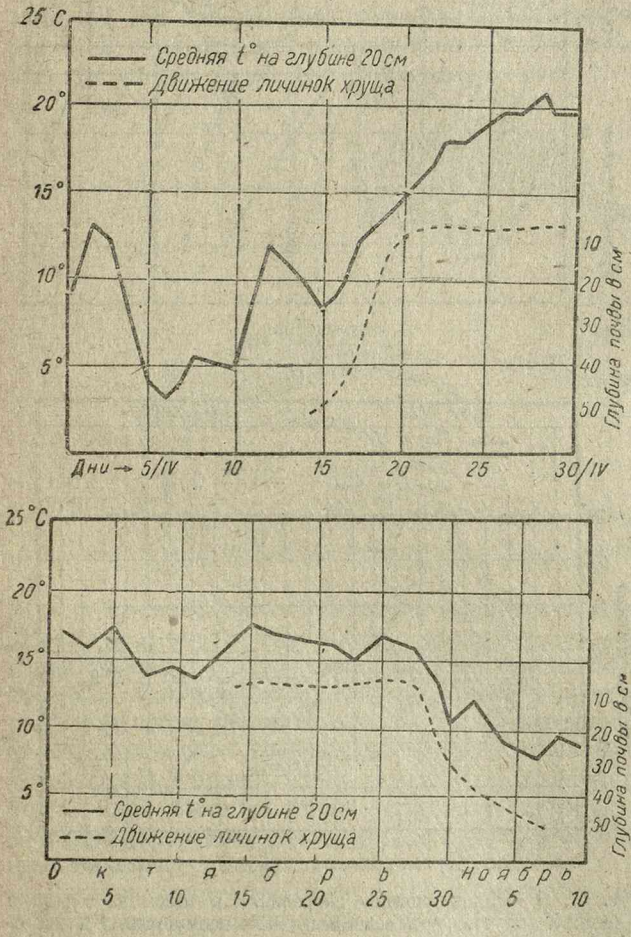


Рис. 43. Движение личинок закавказского мраморного хруща в зависимости от почвенной температуры весной (вверху) и осенью (внизу). (По Принцу.)

На указанные вертикальные миграции хруща кроме температуры оказывает влияние и влажность. Точно также в связи с изменениями температуры и влажности почвы в различные сезоны совершают вертикальные миграции и последней и личинки щелкунов. Весной они поднимаются к поверхности, на культурных участках в пахотном слое, наносят здесь существенный вред. С наступлением засухи уходят на глубину 20—30 см и даже до 1 м. Для мероприятий по борьбе с этими вредителями очень важно знание их вертикальных миграций. В Средней Азии многочисленные на поверхности почвы беспозвоночные в жаркое засушливое время лета уходят на глубину около 60 см, благодаря чему весь этот слой почвы пронизан массою различных ходов.

Влияние температуры почвы на поведение животных ясно видно из упомянутой выше работы Чэпмана над насекомыми дюн. Из позвоночных чутко реагируют на температуру почвы ящерицы, прежде всего степная агама и ушастая круглоголовка, как это описано Кашкаровым и Курбатовым (1927) для Кара-Кумов, а также песчанки и суслики в разное время дня.

В связи с разной проводимостью и теплоемкостью различных почв они заселяются различно. Известковые скалы и склоны, сильнее прогреваемые, избираются обычно теплолюбивыми формами. Здесь создаются очаги южной фауны. Так в Германии средиземноморские формы моллюсков распределяются исключительно на известковых грунтах, где держатся также и ксеротермные, теплолюбивые насекомые (Hesse, 1924). Выше было указано на связь озимой совки на севере с легкими прогреваемыми почвами.

Ареал обитания азиатской саранчи, формы южной, приурочен на севере к песчаным почвам. При этом важен не механический состав почвы, а создаваемый здесь гидротермический режим (Предтеченский, 1930).

Содержание воды в почве. Этот фактор важен прежде всего по его косвенному влиянию на животных компонентов сообщества, через растительность, для которой он имеет первостепенное значение.

Количество воды в почве зависит от разнообразных причин, как внешних (осадки, ветры, влажность воздуха и т. д.), так и от внутренних, именно от характера самой почвы (механический состав ее, структура), вида поверхности, наклона к горизонту, экспозиции, характера покрова.

Механическим составом почвы, ее структурой, а также химическим составом определяется целый ряд очень важных в экологическом отношении так называемых функциональных свойств почвы: *влагоемкость*, *водопроницаемость*, *водоподъемная сила*, *испаряющая способность*. Этими свойствами определяется то, как почва утилизирует воду, как проводит ее в глубокие горизонты, сохраняет, сберегает, как быстро подает ее снизу вверх и т. д. Вода поднимается выше и медленнее в мелкоземе; быстрее, но останавливается на некоторой высоте (висит) в крупнозернистой почве; уплотнение способствует поднятию воды; повышение температуры усиливает поднятие; наличие растворимых солей понижает поднятие. Испарение сильнее в почвах из мелких частиц, уплотнение его усиливает, усиливает и волнистый рельеф; растворимые соли уменьшают испарение, темная окраска усиливает. Характер живого покрова, экспозиция, угол падения, температура воздуха, его влажность, ветер, — все это влияет на водные свойства почвы.

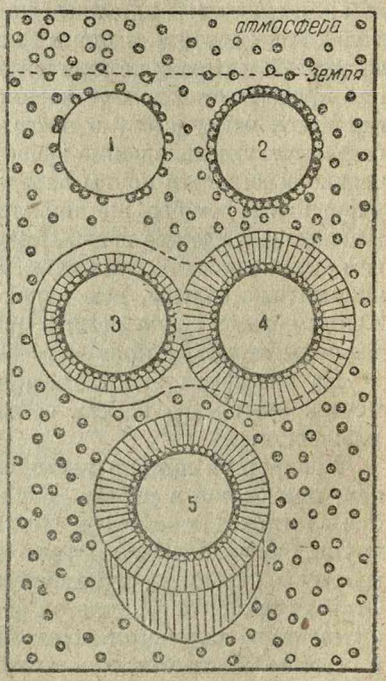


Рис. 44. Схема форм почвенной влаги. Мелкими кружочками обозначены молекулы воды в форме пара:

1 — частицы почвы с неполной гигроскопичностью, *2* — частицы почвы с максимальной гигроскопичностью, *3* и *4* — частицы почвы с пленочной водой, *5* — частица почвы, у которой происходит образование гравитационной воды. (По Лебедеву из Соколова.)

Таким образом влажность почвы является равнодействующей разнообразных внешних условий и внутренних свойств самой почвы. Мыслимо, что при большом количестве осадков будет сухая почва, и при малом количестве осадков влажная.

Все указанные свойства почвы отражаются прежде всего на растительности, а через нее на животных.

Здесь надлежит указать, что содержание в ней воздуха или других газов, а также растворенных веществ, теснейшим образом связано друг с другом. Изменение каждого из указанных моментов ведет за собою изменение других. Например, от содержания воды в почве зависит содержание в порах последней газов и количество растворенных веществ.

Вода в почве может иметь различное происхождение: а) она может получиться благодаря просачиванию атмосферных осадков с поверхности в силу тяжести, б) благодаря поглощению воды частицами почвы в силу их гигроскопичности, в) благодаря конденсации в порах почвы водяных паров (термическая конденсация), г) благодаря поднятию в почву грунтовой воды.

По степени связанности в почве вода в последней может быть разделена на связанную и гравитационную. Гравитационная, которая может быть капиллярной, подвешенной или опускающейся, получается благодаря просачиванию и зависит от осадков, структуры почвы и т. д. Она занимает более крупные пространства между грубыми частицами почвы. Связанная вода может быть связана гигроскопически, сильным (до 10 000 атмосфер) притяжением поверхности почвенных частиц, которые вода одевает тонким молекулярным слоем, и количество ее находится в зависимости от температуры и упругости водяных паров воздуха; или же вода пленкой наслаивается на частицы почвы и может передвигаться с частицы на частицу, причем эта способность зависит от структуры и капиллярности почвы (гигроскопическая и пленочная влага, рис. 44).

Для растений наиболее важна пленочная вода; гигроскопическую воду они использовать не могут, гравитационная проходит через почву нередко чересчур быстро, чтобы они могли ее использовать. Для растений и для животных нередко очень важна конденсационная вода, делающая влажным слой, лежащий на некоторой глубине, и имеющая источником водяные пары атмосферного воздуха.

Значение почвенной воды для живущих в почве животных компонентов сообщества мало изучалось. У Кэмерона (Cameron, 1913) мы читаем по этому вопросу следующее: «Из этих трех видов воды гравитационная встречается в наибольшем изобилии и оказывает наиболее разрушительное действие на насекомых в период их жизни в земле. Капиллярная вода, с другой стороны, поддерживает почвы в состоянии, благоприятном для ее фауны, тогда как гигроскопическая вода благодаря ее ничтожному количеству не имеет практического значения для животных. Наиболее ненадежным временем для существования последних является зима и весна, когда, благодаря длительным и обильным дождям, в почве бывает избыток гравитационной воды, промежутки между частицами вполне заполняются ею, и весь воздух оттуда вытесняется. Если это состояние продолжается долгое время, то личинки и куколки жуков и двукрылых, подвергающиеся метаморфозу в почве, гибнут от удушья, а кроме того, влажные условия благоприятствуют нападению грибов, споры которых присутствуют во всех почвах. Физические особенности почвы определяют объем гравитационной воды, который она может удерживать; чем больше пористое пространство, чем мельче частицы, тем больше удерживаемое количество воды. Поэтому фильтрующая способность глинистых почв меньше, чем рыхлой песчанистой почвы, а это в связи с тем, что капиллярная способность глины значительно больше, чем какой-либо другой почвы, делает первую обычно влажной. Таким образом легко понять, почему глинистая почва обычно избегается более активными насекомыми: кроме своей плотности она содержит слишком много воды».

На указанных экологических данных базируется один из способов стерилизации почвы: затопление почвы, создающее для ее энтомофауны неблагоприятные условия влажности.

Конкретный пример влияния влажности почвы на насекомых, живущих в последней, приводится в работе Кука (Cook, 1923, 1924, 1926). Совки семейства Noctuidae в штатах Миннезота и Монтана могут быть разделены на несколько экологических групп, определяемых тем фактом, что каждый вид имеет свой очень определенный оптимум и свой крайний, ограничивающий предел влажности почвы для личиночной стадии. Этим пределом определяется распространение каждой группы. Потребность вида (его оптимум) во влажности может быть выражена математически в величинах температуры и осадков. Местности, в которых температура и осадки приближаются к оптимуму вида, являются областью его нормального распространения; они всегда могут подвергнуться «напасти» со стороны этого вида; для этого необходимы некоторые благоприятные метеорологические условия в зимние и осенние месяцы, в течение которых определяется процент гибели личинок, следовательно и количество вредителей в следующем году.

Некоторые грызуны пустыни (*Rhombomys*, *Gerbillus Spermophilopsis* и др.) проводят жаркое время дня или даже весь день в земле во влажном слое с конденсационной водой (50 см глубины), избегая тем самым палящего зноя и очень малой (падающей до 13—7% и ниже) относительной влажности воздуха.

Влажность почвы нередко является определяющим моментом в образовании той или иной группировки видов. Известно, какое изменение в растительных и животных компонентах биоценоза наблюдается, например, в понижениях среди холмов в гипсовой бесплодной пустыне, когда появляется благодаря близким грунтовым водам *Tamarix* и сопровождающие его животные: сорокопуты, славки, зайцы, орлы и т. д. Дренаж почвы имеет значение, например, и для распространения желтого суслика, стремящегося постоянно занять возвышенные места, бугры, особенно на зиму. Большое значение для жизни имеет кривая распределения влажности почвы в течение года, зависящая от сезонного распределения осадков.

Для многих живущих в почве насекомых и других животных влажность последней имеет значение не сама по себе, а как условие, благоприятное для развития различных грибных и бактериальных заболеваний, губительно действующих на популяции.

Аэрация почвы. Организмы, живущие в почве, нуждаются для дыхания в воздухе. Это обеспечивается тем, что в почве всегда имеются ходы, заполненные воздухом или проникающей в почву водою. Количество воздуха и отдельных газов в почве

бывает различно в зависимости от характера почвы, от ее структуры, от соотношения между объемом твердой части почвы и объемом воздушных ходов. Это соотношение, называемое *порозностью* или *скважностью* почвы, характеризует каждую почву. Повидимому в почве имеется воздух в двух состояниях. Свободный воздух находится в промежутках между частицами верхнего слоя почвы, примерно сантиметров до 15. Глубже газы растворены в поверхностной пленке воды и в коллоидах почвенных частиц. Воздух поверхностных слоев почвы близок к воздуху атмосферному, но обычно беднее кислородом и богаче углекислотой, чем последний. Он обнаруживает суточные и сезонные колебания состава. В более глубоких слоях почвы кислорода меньше, условия более анаэробны. Но как для большинства растений, так и для животных, роющихся в земле, необходимо иметь достаточное снабжение воздухом. Поэтому пористость почвы благоприятна как для растений, так и для животных. Впрочем требования разных растений весьма различны в отношении содержания кислорода в почве. У некоторых растений при отсутствии последнего уже в течение нескольких часов наступает прекращение восприятия воды корнями, другие же, как ива (*Salix nigra*), совершенно не реаги-

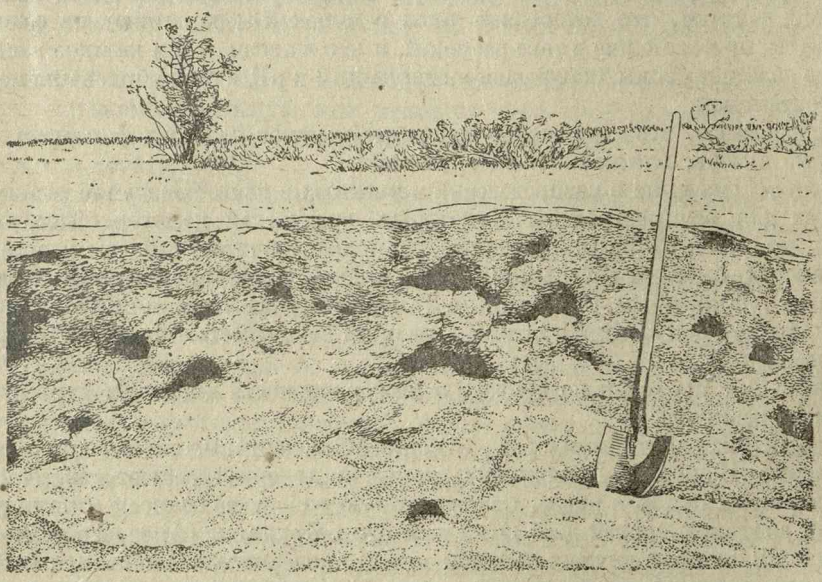


Рис. 45. Ходы, прорытые *Dipodomys*, усиливающие аэрацию почвы. (По Taylor и Vorhies.)

руют на это. Содержание воздуха в почве отсеивает некоторые растения, а через последние конечно и животных.

Потребностью в кислороде объясняется то обстоятельство, что обычно подземные животные держатся близко к поверхности. Проникновение многих животных как позвоночных, так и беспозвоночных, в более глубокие слои почвы оказывается возможным благодаря тому, что сами растения своими корнями и животные, особенно млекопитающие, и насекомые открывают почву для воздуха и тем самым создают условия для своего процветания (рис. 45). Корни же растений и ходы животных проникают вглубь иногда до 10 м. Интересно то обстоятельство, что различные виды животных располагаются на различной глубине. Так, например, различные виды дождевых червей связаны с различными слоями почвы (Pearse 1926, ссылка на Bretscher, 1901).

Вполне понятны те трудности, которые часто возникают при воспитании живущих в почве личинок насекомых в неволе: они погибают от недостатка воздуха. При этом скорее погибают как раз более активные личинки, потребность которых в кислороде больше.

Химическая реакция почвы, содержание водородных ионов. Относительно химической реакции почвы как фактора отсева и распределения животных нужно сказать следующее: работ еще очень мало и окончательного суждения пока нельзя сделать.

Повидимому это важный фактор в смысле отсева форм и создания группировок организмов.

Как известно, каждый электролитический раствор полностью или частично расщепляется на электрически заряженные атомы или атомные группы, называемые ионами. Кислотность раствора зависит от содержания в нем положительно заряженных водородных ионов (H^+). В кислых растворах преобладают эти положительные ионы. В щелочных растворах преобладают электро-отрицательные гидроксильные ионы (OH^-). Если H^+ и OH^- присутствуют в растворах в одинаковом числе, раствор будет нейтральным. Степень кислотности или щелочности раствора можно выражать количеством H^+ ионов на литр раствора. В чистой воде содержится при 18° в литре: 0,0000001 г или 10^{-7} г H^+ ионов и 0,0000001 г или 10^{-7} г OH^- ионов.

В кислых растворах H^+ будет больше: $H^+ = 10^{-1} - 10^{-7}$.

В щелочных, наоборот, OH^- будет преобладать: $H^+ = 10^{-7} - 10^{-14}$.

Принято изображать степень кислотности отрицательным логарифмом концентрации H^+-ионов с приставкой знака pH. Таким образом pH от 1 до 7 обозначают высокую концентрацию, pH от 7 до 14 — низкую концентрацию водородных ионов.

Ботаники считают, что водородные ионы в высокой мере влияют на физиологические процессы, протекающие в теле растений, и что в связи с этим каждое растительное сообщество обладает своим диапазоном в отношении к pH и своим более или менее выраженным оптимумом.

Мы видели выше, что содержание водородных ионов является фактором в распределении рыб в море, влияя на процесс дыхания.

Имеет ли pH значение в распределении животных в почве? Значение реакции почвы установлено для распространения некоторых вредителей культур. Так, например, личинки долгоножек (Tipulidae), которые наносят значительный вред посевам льна в ряде районов (вызывают гибель до 10—20% стеблей льна), приурочены главным образом к почвам торфянистым, т. е. кислым. Такого же рода указания на приуроченность большей плотности популяций к почвам с высокой кислотностью имеются и относительно личинок щелкунов.

Ряд работ был проведен по вопросу о приуроченности дождевых червей к почвам с различной реакцией.

Результаты этих работ противоречивы: черви были найдены в почвах, где pH равнялся 4,7 и в почвах с pH около 8. Повидимому, разные виды червей требуют различного содержания водородных ионов в почве. Обстоятельную работу по вопросу о роли pH в распределении дождевых червей дает О л л и и его сотрудники (Allee, Torvik etc. 1930). Они подошли к вопросу двумя методами: путем эксперимента и полевых наблюдений. Лабораторные эксперименты были двух родов: 1) эксперименты с переживанием в почвах с различными pH и 2) эксперименты с выбором червями почвы с разной концентрацией водородных ионов. Авторы устанавливают пределы pH для дождевых червей от 5,6 до 8,3. Само pH мало влияет на распространение дождевых червей, а действует через посредство физического состояния почвы и почвенной флоры, каковые факторы контролируют численность дождевых червей. Строение почвы, количество органического вещества, влажность, аэрация, рыхлость и pH определяют наличие червей и микроорганизмов в почве.

До сих пор говорилось о прямом влиянии почвенных факторов. Но неменьшее значение почвенные факторы оказывают косвенно, через растительность. Зависимость последней от почвы огромна. Растительность же является для животных тем, чем почва является для растений. Иначе говоря, почва имеет огромное значение для животных. Изучать животные компоненты биоценоза независимо от растительных экологу нельзя, так как растения составляют часть биоценоза. Поэтому без рассмотрения эдафических факторов, определяющих растительную часть биоценоза, не может быть экологического изучения.

Изменения почвы под влиянием живущих в ней организмов. В почве живет масса организмов. Организмы эти (как растительные, так и животные) находятся в постоянном взаимодействии не только друг с другом, но и с почвой, с ее неорганическими и органическими частями. Завися от почвы, они в свою очередь изменяют ее. Это взаимодействие существует и у тех животных, которые живут не в почве, а на ее поверхности.

Степень взаимной зависимости животных от рода почвы и почвы от животных весьма различна. Многие животные проводят всю свою жизнь в почве, служащей для них и

средою обитания и местом добывания пищи. Другие животные проводят в почве значительную часть своего времени. Третьи живут на поверхности почвы. Особенно велико значение первой группы животных. Продукты обмена, отбросы всех животных обогащают почву азотистыми веществами, влияя на растительность. Некоторые животные особенно сильно влияют на растительность, изменяя почву. О роли простейших в этом отношении мы еще мало знаем. Больше знаем о роли других беспозвоночных.

Дарвин (1881) первый указал на огромную роль дождевых червей в механическом изменении почвы и обогащении ее гумусом. Они образуют на поверхности почвы 0,5 см мелкозема в год. При обилии червей мы видим органический слой во всей толще почвы, при отсутствии их — накопление органического слоя на поверхности в виде кислой торфяной массы.

Последующие за Дарвином исследования этого вопроса показали, что почвы, заселенные червями, содержат больше углекислоты; что влияние червей повышает растворимость некоторых минеральных веществ почвы; что благодаря ходам червей облегчается доступ в почву воды и воздуха; что почва благодаря червям обогащается азотистыми веществами; что благодаря дождевым червям происходят крупные перемещения почвы.

Кроме червей большую роль в изменениях почвы играют и другие беспозвоночные. $^{9}/_{10}$ всех насекомых большую или меньшую часть своей жизни проводят в почве. Их роль в почве как вредная, так и полезная чрезвычайно велика, как справедливо замечает Бёкл (Buckle, 1923).

Отношение почвенных насекомых к их среде — особенно привлекательный объект для исследователя. Отсюда ясна экономическая и экологическая важность этого вопроса.

Ролью насекомых в изменениях почвы занимался ряд исследователей. Различные стороны этого вопроса разбирают Коллог и Хейс (Collogh and Hayes, 1932). *Thysanura*, *Collembola*, *Orthoptera*, *Thysanoptera*, *Hemiptera*, *Lepidoptera*, *Diptera*, *Coleoptera*, *Hymenoptera* — одни во взрослом состоянии, другие в личиночных стадиях живут в почве. Здесь они находят убежище, защиту, материал для гнезд, пищу, влагу, воздух, тепло, арену для движения. Многие насекомые не живут в почве, но пользуются ею для создания своих гнезд. Обитание в почве вызывает в них те или иные изменения в поведении и морфологическом строении. В свою очередь они оказывают разнообразное влияние на почву. Они играют роль в образовании, обновлении и сохранении почвы; производят нередко физико-химические изменения в почве. Личинки многих насекомых играют роль, подобную роли дождевых червей. Благодетельное воздействие насекомых на почву выражается в перемешивании почвы, разрыхлении, которое способствует аэрации, в дренаже и обогащении ее органическими веществами. Режущие листья муравьи, живущие большими колониями, способны в течение немногих часов лишить дерево листвы и перенести этот материал в свое гнездо. По Шелеру (Schaler, 1892), пара жуков прибавляет в год несколько кубических дюймов к почве.

На значение роющей деятельности муравьев указывал уже Дарвин. Бранне р (Branner, 1896) наблюдал ее в Бразилии и указывает, что в некоторых скотоводческих районах долины Амазонки почва выглядит так, как если бы она была вывернута наизнанку земляной работой этих насекомых. Холмы, нарытые одним из видов муравьев, достигают почти 30 м длины, почти 6 м в поперечнике и более $^{1}/_{2}$ м высоты. Норы муравьев достигают 13 футов (почти 4 метров) глубины. Браннер считает, что муравьи являются важным геологическим фактором. Димо (1903) полагает, что муравьи могут перевернуть почвенный слой до 15 см в течение 8—10 лет.

Роль термитов в изменении почвы, а через нее и растительности, обрисовал Димо (1916). Он указывает, что на образованных термитами холмиках в сухие годы ранее всего погибает весенняя растительность, а в засоленных частях Голодной степи эти холмики весною выделяются густыми пушисто-зелеными всходами *Halocharis hispida* с примесью серебристых *Salsola lanata* и *S. crassa*. Димо указывает на колебание азота в перегное Голодной степи, зависящее от сброшенных термитами крыльев после лёта. Он указывает на аэрацию почвы, на производимый ими дренаж, на вынос термитами наверх грунтов и растворов в них, на изменение благодаря деятельности термитов капиллярности, температуры почвы, на роль их в образовании солончаков, с чем и связано упомянутое появление солянок.

Кроме насекомых в почве живет богатая фауна нематод, именно в слое, пронизанном корневой системой. Многоножки, улитки также играют роль. В общей сложности почва оказывается населенной громадным количеством беспозвоночных.

По данным Мориса (Morris, 1925), на 1 га неудобренной почвы приходится 12 232 800, а на 1 га удобренной — 36 259 000 беспозвоночных: насекомых, нематод, многоножек, олигохет, паукообразных, ракообразных, моллюсков.

То же, что сказано о роли в изменении почвы беспозвоночными, следует сказать и о ряде позвоночных.

Гринелл (Grinell, 1923) указывает, что в Калифорнии роющие грызуны составляют $^1/_4$ часть всех видов и $^1/_2$ всех особей среди млекопитающих пустыни. Живя в земле, они играют значительную роль в изменениях почвы: 1) способствуют выветриванию, облегчая доступ воздуха и воды в почву; 2) способствуют «созреванию» почвы, выбрасывая подпочву на поверхность, где она подвергается выветриванию; 3) выбрасывая на поверхность рыхлую землю, способствуют ее переносу и отложению в других местах;

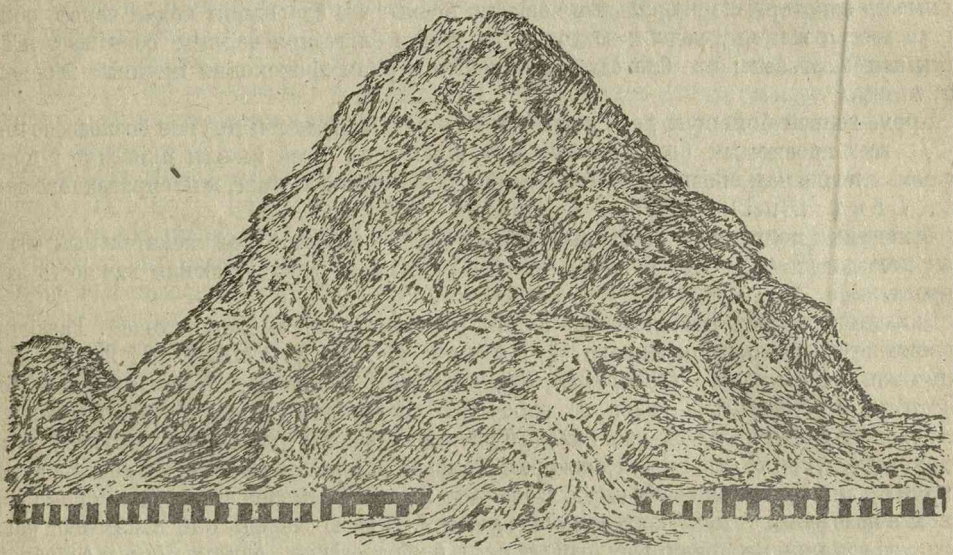


Рис. 46. Содержимое норы *Dipodomys*. (Из Taylor и Vorhies.)

4) способствуют сохранению влажности почвы, так как рыхлая почва сохраняет ее дольше; 5) делают почву более плодородной, изменяя химически, занося в почву большое количество растительных материалов (рис. 46). То же самое проделывают кроты (Hisaw, 1923; Hauchecorne, 1927). Такую же роль слепушонки *(Ellobius talpinus)* установил Угрюмый (1932), показавший, что от деятельности слепушонки увеличивается содержание азота, гумуса, CO_2 и уменьшается кислотность почвы, помимо удобрения. Его данные подтверждаются наблюдениями автора и Н. Н. Бабушкиной над ролью слепушонки в жизни «тау-сагыза» в Каратау (не опубликованы). Достаточно раз взглянуть на степь где-нибудь возле станции Сары-Агач Ташкентской железной дороги после степного пожара и увидеть поверхность почвы, усеянную холмиками земли, выброшенной слепушонкой, чтобы согласиться с тем, что слепушонка является таким же компонентом биоценоза степи, как и доминирующие растительные виды последней. На эту же роль грызунов указывает Формозов (1928). В Монголии сурки *(Marmota bobac)* вызывают омоложение почвы, задерживают естественный ход изменения степи, мелиорируют почву, замещая соду кальцием, благодаря чему здесь развивается растительность и солончак превращается в чернозем. О размерах их деятельности говорят указания Формозова, что в Монголии ежегодно убивается около 2 000 000 сурков, и это количество составляет лишь незначительную часть всего числа сурков в Монголии. А по данным Джеттмара (Jettmar), холм над норой сурка *(Marmota bobac sibirica)* имеет в длину 18,9 м, в ширину 14,7 м и высоту около 1 м; бывает и больше.

В Алайской долине сурки занимают местами до 6% поверхности почвы (Андрушко А. М., 1939). Такую же картину представляет местами равнина к северу от желез-

ной дороги между Аулиэата и Мерке в Казахстане. Здесь холмики образованы слепушонкой. На роль сурков указывает Силантьев (1894). В прериях Сев. Америки такую же роль играют луговые собачки *(Cynomys)*.

Далеко не так велика роль песчанок и сусликов, как землекопов, но так как они количественно несомненно преобладают в наших пустынях, то роль их в изменениях почвы оказывается очень большой. По данным тщательного исследования Андрушко (1939), песчанки в пустыне Кзыл-Кум, живущие в колониях или большими группами, играют немаловажную роль в процессах почвообразования. Они разрыхляют и перемешивают почвенные и подпочвенные горизонты, образуют в них трубчатые ходы и полости, измельчают почвенные частицы. Нарытые грызунами холмики являются очагами дефляции в песках, способствуя движению последних. Грызуны обогащают почву водно-растворимыми солями, главным образом сернокислой, и хлоридами, благодаря чему перерытые участки почвы превращаются в солончаки.

Влияние грызунов, а именно степной пеструшки *(Lagurus lagurus)*, серого суслика *(Citellus pygmaeus)* и рыжеватого *(Cit. rufescens)* тщательно обследовали Формозов А. П. и Воронов А. Г. (1939). Степная пеструшка вызывает засоление и увеличение щелочности верхнего слоя почвы, происходящее от мочи этих зверьков. Суслики, напротив, рассолоняют почву, понижают горизонт вскипания.

Шэлер считает роль млекопитающих большей, чем всех беспозвоночных, вместе взятых: рытье нор, собирание запасов, отложение экскрементов, собственных мертвых тел мешетчатыми крысами (pocket gopher), сусликами, луговыми собачками, кенгуровыми крысами *(Dipodomys)* — делают эту роль колоссальной. «Если бы все скелеты позвоночных, погребенные в почве со времени ледникового времени, оставались на поверхности, говорит он, то костяной слой был бы толщиной в несколько футов». Колоссальное значение имеет такое количество погребенных трупов для растений.

Грин и Рейнард (Greene and Reynard, 1932) изучали влияние грызунов *(Dipodomys* и *Neotoma)* на почву. Они отмечают, что почва, взятая из ходов грызунов, всегда богаче растворимыми солями — углекислыми, магниевыми, кальциевыми — и нитратами. Последние происходят от экскрементов грызунов и от затаскивания в норы органического материала. CO_2 является одной из причин увеличения бикарбонатов почвы. В присутствии влажности из CO_2, выдыхаемого грызунами, образуется угольная кислота, действующая на карбонат кальция; в результате образуется бикарбонат, более растворимый. Зона большей активности в почве грызунов богаче бикарбонатами. Чем больше сеть ходов, тем больше солей в зоне.

Еще больше влияние грызунов на фосфор почвы. Сухие пустынные почвы обычно бедны растворимым фосфором. Они богаты известью, pH в них от 7,5—8,4 (7,8 — средн.). При этих условиях растворимые фосфаты быстро обращаются в нерастворимые, главным образом трикальциумфосфат $[Ca_3(PO_4)_2]$. Углекислота способствует доступности фосфора в почве. Однако, влияние указанных изменений почвы на растения велико.

Кроме того, деятельность грызунов увеличивает водопоглощающую способность почвы (благодаря выброшенному мелкозему) и эквивалент влажности. Грин и Рейнард считают даже, что общее влияние грызунов на почвы полупустынных пастбищ скорее благоприятное, чем неблагоприятное.

Весьма обстоятельный обзор отношения между почвенной фауной и жизнью почвы дает Гиляров (1939), указывающий, что «микробиологический процесс распада органических веществ в почве усложняется и ускоряется под влиянием деятельности почвенной фауны». Результаты этой деятельности очень сложны. Помимо прямого ускорения разложения и минерализации органических веществ в почве почвенные организмы размельчают остатки других организмов, повышают скважность почвы, инокулируют почву микробами. Мелкие почвенные беспозвоночные способствуют перемешиванию органических остатков с минеральными частицами почвы, разнося органические вещества в своем кишечнике; их деятельность «предопределяет в значительной степени характер отложения гумуса»;... способствует образованию структуры почвы (через экскременты, через разрушение отмерших корешков), в результате чего «почва оказывается пронизанной многочисленными переплетающимися тончайшими туннелями и ходами, образующимися на месте отмерших корней растений. Склеившиеся под воздействием выделений корешков частицы почвы распадаются на структурные зернистые отдельности».

В результате аэробные процессы начинают преобладать над анаэробными, и разложение идет быстрее. Скважность почвы увеличивается чрезвычайно. Так, в годы массового размножения лугового мотылька наблюдалось, что в почву уходит для окукливания до 200—300 гусениц на 1 м², таким образом гусеницы на 1 га делали до 2—3 млн. ходов. Велико увеличение скважности почвы от деятельности общественной полевки *(Microtus socialis)*; в годы ее массового размножения число нор доходило до 100 000 на 1 га.

Велика роль почвенной фауны и в перемешивании почвы. Слепушонка *(Ellobius)* транспортирует в окрестностях Ташкента вглубь и на поверхность ежегодно 3 тонны на 1 га почвы (по Большакову), муравьи в Массачузете (Северная Америка) — 76,2 тонны.

БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Под биотическим фактором следует разуметь воздействие на жизнь и эволюцию данной группы со стороны других организмов, растительных и животных, воздействие прямое и косвенное. Все организмы в биоценозе так или иначе, прямо или косвенно, воздействуют друг на друга. Нельзя конечно под биотическим фактором разуметь воздействие лишь тех организмов, которые не могут рассматриваться как члены природного комплекса (биоценоза), как это делает Тэнсли (Tansley, 1923).

Нельзя, ибо таких организмов, которые не являются членами биоценоза, а все же воздействуют на последний, нет. Они всегда являются его членами, хотя бы и временными. Вид может войти в биоценоз только в результате наличия в нем тех или иных растительных и животных видов. Все члены биоценоза, одни в большей, другие в меньшей степени, связаны друг с другом. Возьмем лес: деревья, кустарники, травы, зайцы, мыши, птицы, черви и насекомые являются его членами. Лесная мышь или жук-дровосек являются такими же частями леса, как деревья, только роль их иная.

Для каждого члена биоценоза все остальные, с которыми он находится в каком-либо взаимодействии, растительные и животные являются биотическими факторами. Биотическим фактором, но действующим спорадически, случайно, будут являться и те организмы, которые в данный биоценоз нормально не входят, а входят временно и действуют на вид лишь иногда, входя с ним в соприкосновение, как например треска, приходящая на Мурман кормиться. Иногда связь бывает отдаленная через посредство ряда промежуточных членов.

Совершенно нецелесообразно проводить принципиальное различие между ценотическими связями и экологическими. Растение является, конечно, фактором в жизни грызуна (пищевым), хищник — фактор, держащий грызунов под контролем, дятлы — фактор в жизни деревьев, шмель — фактор в жизни клевера, цапли, кваквы и т. д., гнездящиеся колониями вместе — факторы в отношении друг к другу, и каждая кайра на птичьем базаре, могущая занять место другой, является фактором в жизни последней. Противоположение «связей экологических» и «ценотических», как принципиально отличных, составляющих предмет особых наук, неверно уже потому, что оно совершенно непрактично. Каждый организм является фактором среды для тех, с кем он связан.

Связь и взаимодействие организмов может быть двух типов: или они являются взаимодействием между различными видами, родами, между животными и растениями и т. д., или мы имеем дело со связью между особями одного вида. Таким образом связь может быть межвидовой и внутривидовой.

Возникают связи на почве необходимости находить и добывать себе пищу, растительную или животную (фактор питания), избегать внешних врагов, чтобы не стать их добычей (взаимоотношения хищника и добычи, взаимопомощь), иметь убежище, место для размножения, отдыха, зимовки (отношения к растениям) и т. д.

Фактор питания. Его значение в экологии видов. При формировании биоценозов мы сталкиваемся со всеми этими взаимоотношениями. Наибольшее значение имеет связь с другими организмами через процесс питания. Питание является наиболее основным видом деятельности животных, оно — источник всей его энергии и необходимо для поддержания жизнедеятельности животного. Пищевые взаимоотношения являются главнейшим типом взаимоотношений.

Как известно, по различиям в питании можно установить три группы организмов. Первая группа — аутотрофные фотосинтезирующие зеленые растения, создающие в своих тканях белки, жиры и полисахариды или углеводы из минеральных солей

воды и углекислоты при помощи энергии солнечного света. Растения — первоисточник всей жизни на земле. Далее идут микроорганизмы, которые могут строить белки своего тела из солей аммония и простых аминокислот, а некоторые могут даже улавливать азот из воздуха и накоплять его в себе в таком виде, что он может быть использован другими высшими организмами. Третью группу составляют животные. Они гетеротрофны, то есть, не могут синтезировать в своем теле белков из простых веществ: они должны получать углеводы в виде сахара или крахмала и азот по крайней мере в виде аминокислот. Кроме того, животные, например птицы и млекопитающие, нуждаются в витаминах, синтезируемых опять-таки зелеными растениями и микроорганизмами. Таким образом животные находятся в полной зависимости от растений. Растения — созидатели, продуценты, животные — потребители, консументы. Среди животных в свою очередь мы видим большие различия в способах питания. Одни питаются гниющими веществами, распадающейся органической материей, как, например, многие насекомые, другие зелеными или иными частями растений, третьи являются хищниками или паразитами и питаются за счет других животных, у четвертых питание смешанное. Одни из животных ограничены в своем питании определенным родом пищи — стенофаги, другие менее разборчивы, их пища разнообразна — эйрифаги.

Примером крайнего стенофага, ограниченного поэтому в своем распространении вполне определенным биотопом, является, например, арчевый дубонос *(Mycerobas carnipes)*, связанный исключительно с арчей, ягодами которой он питается. Лишь в зимнее время он может спускаться в зоны, где нет арчи, переходя на другое питание. В качестве эйрифагов можно привести некоторых насекомых. Например, кукурузный мотылек *(Pyrausta nubilalis)* повреждает более 160 растений, также и луговой мотылек *(Loxostege sticticalis)* развивается на многочисленных сорных растениях, что осложняет борьбу с ним.

Таким образом для существования всех животных, даже и для эйрифагов, необходимо наличие определенных растений. Последние очень часто являются ограничивающим фактором, определяющим наличие тех или иных фитофагов. При этом важна не только качественная сторона, но и количественная: наличие определенного запаса пищи, необходимого для пропитания данного вида. То же самое нужно сказать и о зоофагах.

Селективная роль пищи совершенно очевидна, и можно целиком подписаться под следующими словами Ф о р б с а (1888): «Без сомнения из всех свойств среды, окружающей индивид, ни одно не влияет на него в одно и то же время столь сильно, разнообразно и так глубоко, как элементы его пищи. Даже климат, сезон, почва и неорганическая среда влияют обычно на животное через его пищу в той же степени, как и непосредственно. По линии питания животные соприкасаются друг с другом и с окружающим миром в наибольшем количестве пунктов; по этой линии они сталкиваются наиболее тесно, по этой линии борьба за существование становится наиболее острой и наиболее смертельной, и, наконец, по этой линии почти все животные вступают в контакт с материальными интересами человека».

Пища действует своим качеством и количеством. К у з н е ц о в (1930) показал, что представители семейства Asciidae, имеющего повсеместное распространение, питающиеся на различных растениях из семейства крестоцветных, связаны с распространением последних. Здесь явно играет роль качество пищи. С другой стороны, в блестящей работе Р. Ч э п м а н (Chapman, 1924) показал, что количеством грамм муки определяется совершенно точно, при прочих равных условиях, количество мучных червей *(Tribolium confusum)* в культуре. Поставленные им эксперименты привели к заключению, что количество особей возрастало, пока число их не оказывалось равным 43,97 особей на 1 г муки. Хотя бы тысячи яиц откладывались ежедневно, число особей оставалось стандартным: 43,97 на 1 г муки с квадратическим уклонением $= \pm 4{,}27$ и вероятной ошибкой $= \pm 2{,}88$.

В качестве примера влияния качества пищи на позвоночных можно привести калифорнийского желудевого дятла *(Melanerpes formicivorus bairdi)*, который запасает жолуди, втыкая их в кору или в древесину сосны (рис. 47). С распространением этих видов деревьев связан и ареал этого дятла, хотя жолуди и не являются единственной его пищей, а летом он питается и насекомыми (H a l l, 1921; G r i n e l l and S t o r e r, 1924). Слепушонка *(Ellobius talpinus)* добывает пищу, роясь под землей и поедая подземные части растений, встречающиеся по пути ее ходов. В пустыню, где растительность

очень бедна и расстояния от одного растения до другого велики, слепушонка не проникает. По данным У г р ю м о г о (1934), в пустынном урочище Бардынг-Кур (по Сыр-Дарье) в понижениях, где слепушонка роет свои ходы, количество корневой системы измеряется в среднем весом в 1500 г на 1 м²; на более высоких местах, где слепушонки нет, количество корневой системы до той же глубины 8 см измеряется весом в 400—480 г.

Примером влияния количества пищи можно взять влияние кормов на размножение. Например, число двоен у каракульской овцы, равное при кочевом хозяйстве в пустыне 5%, а в наиболее благоприятные по кормовой базе годы — 20%, при лучшем кормлении овец доходит до 43%. Вспышки мышиных напастей и их конец нередко связываются с обилием или недостатком корма. Недоедание может вызывать даже бесплодие. Влияние пищи на плодовитость насекомых установлено рядом исследователей на мухах, жуках, наездниках, бабочках. У мух установлено тесное соотношение между степенью голодания личинок и плодовитостью насекомых. С к о б л о (1935) обстоятельно изучил влияние питания на плодовитость лугового мотылька. Его общий вывод таков, что «созревание и плодовитость бабочек определяются количеством и качеством получаемой ими пищи». Питание влияет и на продолжительность жизни, которая, в свою очередь, отражается на плодовитости, а следовательно, и на численности популяций последующих поколений. Продолжительность развития также зависит от питания. Платяная моль при питании ее личинок на шерсти оканчивает развитие в течение $3^1/_2$—4 месяцев, а на шерстяном материале — в 10 месяцев.

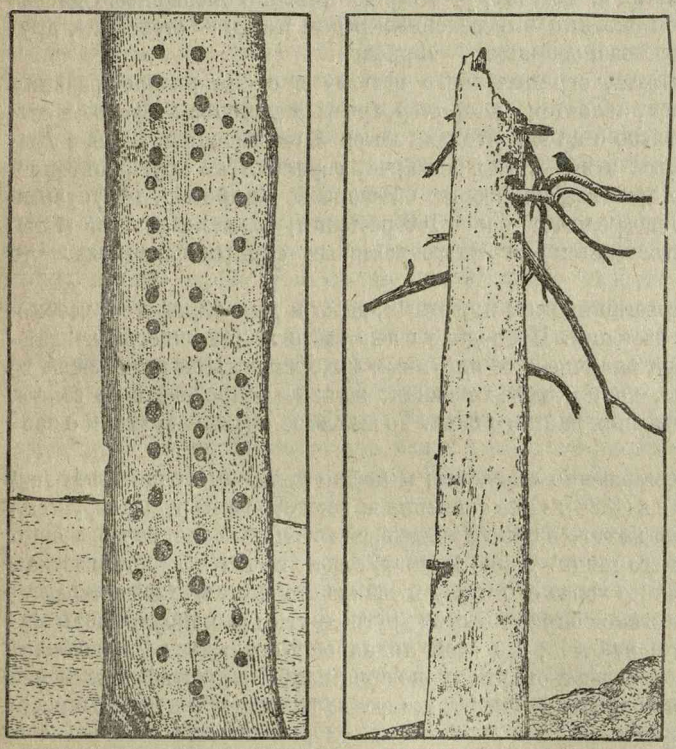


Рис. 47. Жолуди дуба, запасаемые калифорнийским дятлом в древесине сосны. (По H a l l.)

Развитие крысы может быть приостановлено как качественным, так и количественным изменением питания. Темп роста рыб в значительной мере зависит от условий питания. А раз так, то качество озер в отношении рыбного хозяйства определяется качеством и количеством их пищевых ресурсов. Сезонные колебания изобилия жизни в озерах также сводятся в конце концов к большему количеству растительной пищи летом благодаря фотосинтезу (и теплу). Отношение между количеством пищи и между числом всех особей на данной площади (плотность населения) при прочих равных условиях постоянно. Будет ли это население представлено многими особями одного вида, как это имеет место в северных морях, или меньшим числом особей разных видов, как в тропиках, это зависит уже от многих других факторов.

Содержание воды в пище также влияет на развитие. Личинки усачей развиваются в мебели гораздо медленнее, чем в природных условиях, листовая форма филлоксеры развивается быстрее на молодых, чем на старых листьях. То и другое можно поставить в связь с содержанием в пище воды. Воду вообще можно рассматривать как пищу. Она часто является ограничивающим фактором, например в пустыне. Вполне понятно, что у всех активно питающихся животных развиваются органы вкуса, способность выбирать пищу. Это имеет огромное экологическое и эволюционное значение.

Примером разборчивости в пище могут служить личинки златогузки (*Euproctis chrysorrhoea*), которые осенью питаются довольно разнообразной пищей, а весною избирают растения, содержащие таннин. Это установлено и наблюдением и экспериментом. Это тем более интересно, что сам по себе питательным таннин не является. Рыбы, питанием которых по весьма понятным причинам занимались более, также обнаруживают большую разборчивость в пище. Работы Форбса, давшего в трудах Иллинойской лаборатории целую серию статей по питанию пресноводных рыб (Forbes, 1880, 1883, 1888, 1913), делают эпоху в экологии питания. По Форбсу (1888), пресноводные рыбы могут быть разделены на пять групп соответственно с преобладанием в их диэте той или иной пищи: 1) питающиеся насекомыми, 2) пожиратели ракообразных, 3) пожиратели моллюсков, 4) кормящиеся рыбами и 5) питающиеся растениями и илом. И опять-таки в пределах каждой группы различные виды предпочитают ту или иную пищу. Например, рыбы озера Онейда (штат Нью-Йорк), кормящиеся моллюсками, предпочитают те или иные виды последних (Baner, 1916; Adams, 1928). Данные о предпочтении в качестве пищи тех или иных насекомых форелями находим мы в работе Гильдебранда и Тауэрса (Hildebrand and Towers, 1927) и в других. Мы знаем о различиях в выборе пищи сигами (донщики и планктонщики), сельдями и т. д. Часто у близких видов бывает разная пища. По изучению питания рыб в СССР много сделано нашими ихтиологами (Мейснер, 1933; Суворов, 1940).

Далее, род пищи накладывает резкую печать на облик и на детали строения животного. Достаточно вспомнить строение зубов, по которым мы с уверенностью можем говорить о характере пищи животного.

Питание как экологический фактор мало изучено. Необходимо наряду с более глубоким качественным и количественное изучение этого фактора в жизни вида, как количественно изучается роль температуры, влажности и т. д.

Изучение питания с физиологической и с химической стороны начато и в этом направлении сделано уже многое. Достаточно вспомнить полученные физиологами данные о белковом, углеводном, жировом обмене, данные о витаминах. Но экологи еще не применяют этих данных в своих исследованиях. Экологические исследования пока не идут далее вопросов о том, что ест данный вид, сколько он ест. При этом еще следует указать, что методика изучения этих вопросов очень плоха и примитивна. Стоит, например, взять почти любую работу по питанию птиц: выводы делаются чаще всего на основе анализа содержимого очень ограниченного числа желудков, взятых притом не в течение круглого года (Henderson, 1927). Но почему данный вид ест это, а не другое, почему в течение года пища его меняется, что́ в поедаемой пище важно, — этими вопросами экологи пока вовсе или почти не занимаются. А в то же время лишь ответ на эти вопросы даст возможность понять роль той или иной пищи как экологического фактора.

Мы знаем больше по этому вопросу в отношении домашних животных, но и то очень мало. Примером может служить все еще спорный, но крайне важный для правильной постановки оленеводческого хозяйства вопрос, какой корм является для северного оленя основным: зеленый корм или олений мох (*Cladonia*). Для правильного использования пастбищ, для решения вопросов акклиматизации и для установления правильного режима для животных совершенно необходимо знать не только то, что ест овца, но и как она ест, почему ест в данный период, что́ в данном растении для овцы важно и т. д.

Еще меньше знаем мы о пищевых взаимоотношениях у дико живущих животных. Здесь необходимо не только тщательное изучение вопроса в природе, но и широкий эксперимент и широкое приложение химии пищевых веществ.

Прежнее представление о питании, когда энергетический баланс оценивался на основе процессов окисления жиров, белков и углеводов, и на пищевые потребности животного смотрели как на потребность в определенном количестве калорий, теперь значительно усложнилось введением понятия о витаминах. Вопрос о питании оказался гораздо сложнее. Существует, как известно, по меньшей мере пять витаминов, каждый из которых имеет свое действие и содержится в определенных растениях, в определенных их частях, в определенных органах некоторых животных.

Витамин А, например, образуется только в растениях. Отсутствие его в пище вызывает целый ряд некротических и других расстройств питания, расстройства роста. Образуясь только в растениях, он имеется в печени трески. Объясняется это тем, что

треска питается мелкими ракообразными и рыбами, оба же последние питаются планктоном, планктон — диатомовой водорослью *(Nitzschia closterium)*, а последняя является источником витамина А. Самцы трески богаче самок витамином А. Объясняется это тем, что самец держится дальше от берегов, где упомянутой водоросли больше.

Все это, как видим, очень сложно, и детальное знание роли витаминов чрезвычайно важно и для понимания природных взаимоотношений видов и для управления ими. Лишь при понимании химизма питания мы сумеем понять, почему то или иное животное связано с тем или иным растением, с той или иной добычей. Лишь при этом понимании химизма питания мы на самом деле поймем так называемые цепи питания. Лишь при этом условии мы сумеем правильно решать многие вопросы акклиматизации, звероводства, рыборазведения, животноводства и т. д.

Здесь, в вопросе о питании, физические и биотические факторы переплетаются. Группировки животных, входящих в так называемые биоценозы, в значительной мере (но не в основном) зависят от наличия той или иной пищи.

В качестве примера отсеивающей роли пищевого фактора можно привести следующее. На больших высотах в горах Тянь-Шаня нет, например, сов, стрижей, летучих мышей. Это объясняется отсутствием на некоторых больших высотах ночных грызунов (пища сов) и летающих насекомых (пища стрижей, летучих мышей) в достаточном количестве (Кашкаров, Жуков, Станюкович, 1934).

Впрочем не следует придавать фактору питания роль бо́льшую, чем та, которую он играет. Большинство животных в случае необходимости может переходить на иную пищу, нежели та, которой они нормально питаются. У рыб, например, различают пищу основную, или главную, и случайную и вынужденную. Многие рыбы легко переключаются с одного питания на другое: «мирная» рыба, как красноперка *(Scardinius erythrophthalmus)* иногда становится хищником; хищный окунь *(Perca fluviatilis)* в озерах, где кроме него нет никаких рыб (например оз. Белое в Кузнецком округе Средневолжской области), питается случайно попадающими в воду «воздушными» насекомыми: ночными бабочками, жуками, мухами, крылатыми муравьями (Дик сон и Келлер, 1921). Упомянутый выше арчевый дубонос в Алма-атинском заповеднике не остается зимою в горах, а спускается в степь, где кормится совсем по-иному. Волки летом питаются мелкими млекопитающими, птицами, яйцами, насекомыми; зимой они собираются в стаи и питаются крупными млекопитающими.

Временем появления пищевого растения или животного определяется и время появления, и место пребывания животных, которые ими питаются. Так, божьи коровки пробуждаются от зимней спячки на холмах и горах лишь тогда, когда их пища — тли успеют развиться в достаточном количестве в равнинах (Радзивиловская, 1939). Миграции животных, а следовательно, вхождение их последовательно в качестве временных членов в те или иные биоценозы, тоже нередко объясняются последовательностью в созревании трав, семян, плодов, как, например, показал это Минин для вертикальных миграций каменной куропатки — кэклика (Минин, 1939). Стерлядь приходит кормиться личинками мошки *Simulia* в определенные места реки, когда эти личинки появляются здесь в массовом масштабе.

Стремление к пище вызывает миграции трески к Мурманскому побережью, хамсы в Черном море, сигов в озерах Швейцарии. Кочевья птиц также в значительной мере контролируются пищей.

Растительность как фактор в жизни животных. Во всяком природном комплексе аутотрофные растительные компоненты являются базой для существования животных компонентов. Растительность стоит посредине между животными и неживой природой. Но в отношении к растительной пище между животными наблюдаются большие различия, имеющие очень большое экологическое значение. Уже среди насекомых, из которых 50% растительноядных, можно различать разнообразные типы по питанию. Одни питаются корнями (хрущи), другие подгрызают корневища (проволочники), третьи — стебли (озимая совка); листьями кормятся гусеницы бабочек, блестянки — соцветиями и пыльцой, плодовые мухи являются вредителями мякоти плодов, усачи точат древесину, кору — короеды и т. д. Также и позвоночные используют различные части растений, притом разных видов. Растительная пища играет известную роль в питании даже амфибий (головастики, например, питаются первое время одноклетными водорослями) и рептилий, некоторые из которых целиком являются растительноядными.

Среди птиц и млекопитающих громадное число питается растительной пищей. Преимущественно зерноядными являются, например, овсянки, вьюрки, голуби, куриные; среди млекопитающих — грызуны. Но даже и такая птица, как ворон, как нам приходилось наблюдать в Тянь-Шане, имеет нередко желудок, набитый одною травою.

Растительные кормовые ресурсы имеют большое значение для охотничьей промысловой фауны. В качестве примера можно сослаться на работы Семенова Тян-Шанского (1938, 1939), Фолитарека (1939), Формозова (1934, 1935), Минина (1939).

В питании белки, по Формозову, основную роль играют деревья и кустарники обитаемых ею лесов, дающие зимой семена ели, пихты, лиственницы, сосны, кедровые орешки и орехи лещины, жолуди; а все то, что белка получает в нижних ярусах, — ягоды полукустарников и семена травянистых растений, грибы и т. д., играет роль второстепенную, являясь обычно лишь дополнением к основной пище, а в голодные годы мало удовлетворительным суррогатом. Урожай белки связан с урожаем растительных кормов, в частности кедра.

Удельный вес зеленого травянистого и ягельного корма в питании северного оленя (Сдобникова) — вопрос очень важный в оленеводстве. Представители боровой дичи имеют разнообразную растительную диэту, причем диэта эта зависит от условий, в которых в данном районе находится тот или иной вид, а также и от самого вида. Так, например, по Семенову Тян-Шанскому (1938), в Лапландском заповеднике «под давлением суровых условий зимы куриные специализировались в разных направлениях: глухарь питается на 85% сосновой хвоей и на 15% можжевелевыми побегами, куропатка на 65% березовыми и на 35% ивовыми побегами, рябчик на 50% березовыми сережками и побегами и на 50% ольховыми. Тетерев, повидимому, ест смешанную пищу, заимствуя из рациона глухаря сосновую хвою, а от рябчика — березовые сережки и побеги». Тундряная куропатка, по тому же автору (1939), зимою ест ягоды вероники, «гром-ягоды», толокнянки, а также их почки и зеленые части, нередко поедая почки и концы побегов карликовой и простой березы.

Основательное знание кормовой базы в разные сезоны охотничье-промысловых видов, с точки ли зрения их сохранения в пределах их ареала, с точки ли зрения перенесения их в новые районы в целях акклиматизации, совершенно необходимо, не говоря уже о необходимости тщательного знакомства с кормовой базой, с растениями, предпочитаемыми домашними животными (см. ниже: Экология каракульской овцы). Необходимо детальное знакомство с кормовой базой вредителей из позвоночных и насекомых.

Растительность как убежище, место и материал для гнездования, место отдыха. Необходимость иметь убежище и место для гнездования чаще всего создает связь животных с тем или иным типом растительности. Они бывают связаны с определенными формациями: степью, кустарниковыми зарослями, лесом, лугом. Весьма интересный пример мы имеем в неопубликованной работе Соболевой «Биоценозы острова «Середыш». Остров долго остается залитым водою во время разлива Волги, лишь крупные осокори поднимаются над водой. Поэтому на острове гнездятся преимущественно дуплогнездники, во-время находящие места для гнездования. Другие примеры: желчная овсянка (*Emberiza bruniceps*) прочно связана с наличием открытых мест с зарослями кустарников, жаворонки с травянистыми равнинами, скворцы, синицы, дятлы с наличием дуплистых деревьев. В пустынях Аризоны ряд птиц — совы, дятлы, хохлатые мухоловки — связан с «ассоциацией гигантского кактуса», в котором они делают свои гнезда (рис. 48 и 49) (Swarth, 1920). Однако связь с определенным видом растения, как в последнем примере, явление редкое; как правило, связь бывает не между видом растения и видом животного, а с определенной растительной формацией, с типом леса и т. д. Поэтому изменение типа растительности всегда сопровождается почти полным изменением видов животных, а также изменением экологического типа их. Распределение животных леса по ярусам растительности также в значительной мере диктуется необходимостью иметь убежище и место для гнездования, а также и пищу. Для птиц этот момент имеет первенствующее значение: птицы, когда гнездовой период оканчивается, распределяются по разным ярусам. Впрочем, здесь играет роль несомненно и температурный фактор, заставляющий птицу строить гнездо в условиях, близких к условиям климата ее родины.

В этом отношении интересные данные приводит Новиков относительно птиц Лапландского заповедника. Половина всех птиц гнездится здесь в нижних ярусах, жизнь жмется к земле, ища защиту от неблагоприятных климатических условий, от холодного ветра и дождя, которые в связи с недостаточной высотой температуры могут губительно отозваться на судьбе птенцов. Чрезвычайно интересен приводимый Новиковым (рукопись) факт ориентировки гнезд и дупел в отношении стран света. Из осмотренных в заповеднике 57 гнезд 16 видов птиц 70% оказались ориентированными на юг, юго-восток и юго-запад. Из 7 гнезд, обращенных к северной половине горизонта, 3 принадлежали пеночке-весничке и были устроены на земле, а 3 являлись дуплами дятлов. Новиков считает, что «птицы используют даже тонкие экоклиматические нюансы и таким образом обеспечивают своему потомству более благоприятные условия, пока оно находится в гнезде и неспособно самостоятельно активно противодействовать неблагоприятной жизненной обстановке».

Чрезвычайно важно для птиц наличие строительного материала для

Рис. 48. Гигантский кактус *Cereus giganteus* с вертикальными ветвями из пустынь Аризоны, с гнездом коршуна. (По Mac. Dougall.)

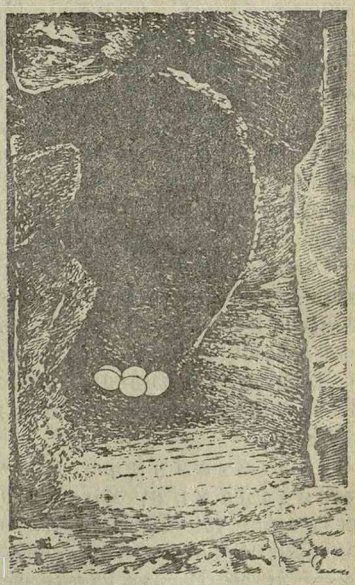


Рис. 49. Яйца в гнезде совы в кактусе. (По Swartz.)

постройки гнезда. Материал этот чаще всего бывает растительного происхождения. Важна и архитектоника, т. е. характер ветвления деревьев и кустарников, так как птицы делают гнезда по инстинкту, и у многих из них в этом отношении выработалась узкая специализация, так что в других условиях они неспособны построить гнезда (Доппельмайер, 1939). Это необходимо иметь в виду, когда мы думаем о привлечении тех или иных видов птиц путем зеленых насаждений. Стоит напомнить об устройстве гнезда ремеза, гнезда крапивника, иволги, коршуна и т. д.

Важен характер растительности и для млекопитающих, создавая для них, помимо кормовой базы, условия защиты для взрослых и для молодняка. Здесь опять каждый вид, притом в разные моменты своей жизни, предъявляет различные требования в отношении характера растительности. Так, например, в Западной области медведи особенно многочисленны в еловых лесах (Юргенсон, 1937). То же самое, по свидетельству Наумова (1934), и в Тунгузском округе в Сибири. Еловый комплекс наиболее удобен для медведя в качестве убежища и защиты. Но в различные части года мед-

ведь меняет свое местопребывание внутри своего ареала обитания. Весной он жирует на пригреваемых солнцем местах, где раньше всего стаивает снег и появляется молодая растительность. Летом он держится в участках леса с обильным и высокотравным покровом, на местах старых гарей и лесосек и т. д. В особенности посещает последние в период плодоношения ягод. Когда поспеет клюква, медведь появляется на сфагновых болотах и т. д. В особых типах леса встречается лесная куница (Юргенсон, 1939).

От характера растительности зависит обилие того или иного вида. В этом отношении опять-таки очень интересные данные находим мы в упомянутой выше работе Новикова. В южных ельниках имеется сомкнутый покров. В Лапландском заповеднике этого нет: на высоте 5—6 м расстояние между крайними концами ветвей деревьев равно 5—10 м. Между тем длина прыжка белки и куницы равна 3—4 м. Отсюда ясно, что в Лапландском заповеднике ни белка, ни куница передвигаться «верхом» не могут и становятся наземными обитателями.

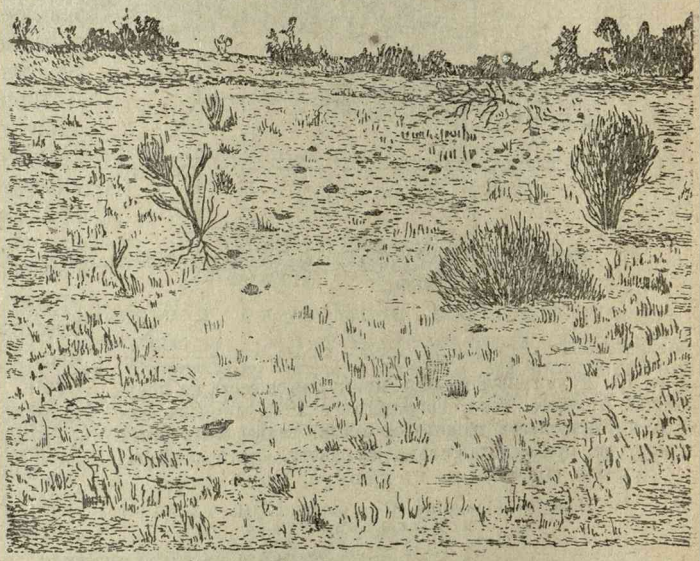


Рис. 50. Норы большой песчанки *Rhombomys opimus* в Центральных Каракумах. Растительность *(Carex physodes)* вокруг нор объедена, кустарники чахнут. (По фото автора.)

Животные как фактор в жизни растений. Растения и животные с тех пор, как появились те и другие, жили бок о бок. Они не могли развиваться, эволюционировать независимо одни от других. Эволюция животных зависела от изменений растительности, и последняя изменялась под влиянием животных, для которых она служила кормовой базой. Растения выработали ряд приспособлений, защищающих их от животных. Шипы и колючки множества растений, иглы кактусов, нередко не позволяющие к ним приближаться, ножеобразные листья со щетинками, горечь, эфирные масла, глюкозиды, алкалоиды, восковой налет, смола, волоски цветов, щетинки или липкие кольца на стебле, защищающие от бескрылых насекомых, рост густыми зарослями, вода в междоузлиях,—вот средства, защищающие растения от животных. Конечно, защита эта не всегда действительна, она условна и относительна. Верблюд прекрасно ест колючие растения (например *Alchagi camelorum)*, слизняки едят ядовитые для нас мухоморы. Но все же иногда целый растительный покров образуется из растений, не поедаемых животными. Аконит *(Aconitum napellus)* в горах Киргизии, луки *(Allium)*, растение *Peganum harmala* во многих местах пустынь Средней Азии не поедаются скотом и образуют сплошные заросли, так как съедобная растительность подавлена постоянно производившимся перевыпасом домашних животных.

И дикие виды оказывают огромное влияние на растительность пастбищ.

Влияние грызунов. Влияние на пастбища грызунов стало известно в недавнее время.

На серьезном значении в изменении растительности кенгуровой крысы *(Dipodomys spectabilis)*, делающей запасы, главным образом семян и верхушек важных кормовых злаков, останавливаются подробно Форхиз и Тейлор, Тэйлор и Мак Джинни (Vorhies and Taylor, 1922; Taylor, 1925; Taylor, and Mc Ginnies, 1928).

Из некоторых нор этого грызуна было извлечено по 4127 или 3615 г сухого растительного материала, собранного крысой. Насколько деятелен этот грызун, показывают 680 000 отдельных откушенных растительных кусочков. Растительность бывает

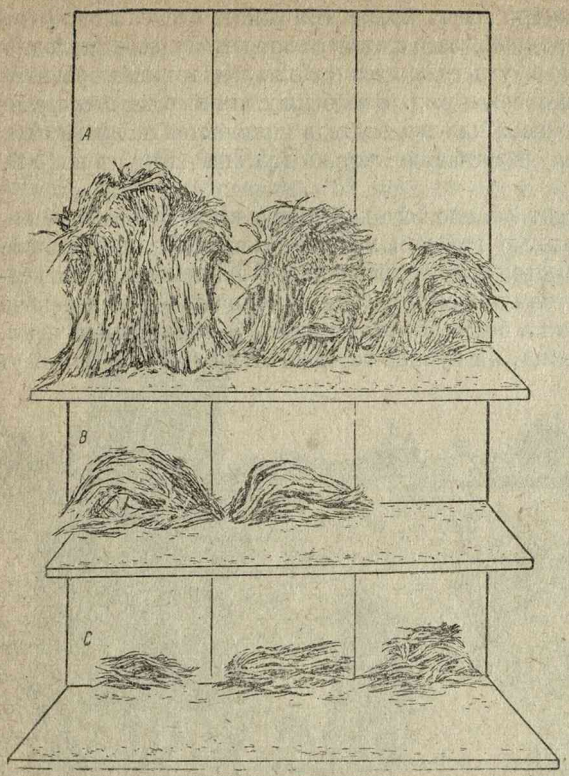


Рис. 51. Роль грызунов как конкурентов скота на пастбищах Аризоны. Сено, собранное с 1 кв. м (слева направо): при полной защите от скота, зайцев и крупных грызунов, при защите только от скота, без всякой защиты. (По фото из Taylor и Vorhies.)

A — Bouteloua, B — Aristida, C — сорняки. (Из Taylor и Vorhies.)

съедена на 4,5—6,0 м вокруг норы. В сухие годы грызун этот может оказаться роковым для пастбищ. То же самое отметили мы в совместной с Курбатовым работе относительно большой песчанки (1929), собирающей в среднем до 3000 г сухого сена в нору (рис. 50).

Клементс и Гольдсмит (1924) экспериментально показали роль грызунов и пастьбы в прерии. Эти авторы в течение трех лет взвешивали растительность с пробных площадок определенной величины: 1) совершенно не подвергавшихся выпасу и защищенных от грызунов, 2) подвергавшихся атакам со стороны луговой собачки *(Cynomys gunnisoni zuniensis)*, 3) со стороны последней и выпасавшегося скота. Оказалось, что различные растения совершенно иначе относятся к потраве: одни выдерживают натиск благодаря подземным корневищам, другие нацело исчезают. Сбор сена уменьшается благодаря луговой собачке до $^1/_3$—$^1/_4$, а благодаря ей и выпасу — до $^1/_{20}$ сбора на охраняемой площадке (рис. 51).

Влияние пастьбы на укос

(годичный укос в граммах на 1 м²)

	Agropyrum glaucum			*Sporobolus cryptandrus*			Весь укос		
	1919	1920	1921	1919	1920	1921	1919	1920	1921
При полной защите	100	117	139	165	33	12	265	150	221
» потраве грызунами . . .	37	24	23	следы	0	0	37	24	23
» » скотом и грызунами	7	9	7	4	0	6	11	9	13

По другим данным, где укос выражен в граммах на 1 кв. м и в процентах, мы имеем следующие цифры:

	Граммы	Проценты
Весь укос	751,9	100
Укос при полной защите	635,2	84
При потраве со стороны *Cynomys*	83,7	11
» » со стороны скота	33	4

Таким образом грызуны снимают огромную часть урожая трав. Отношение между укосом при полной защите и укосом при потраве *Cynomys* равно 7,6, а отношение при потраве *Cynomys* и потраве скотом — всего 2,7.

На хребте Santa Rita в Аризоне, путем закладки в 1918 г. специальных квадратов, было установлено, что 28,7% всей растительности и 38,8% наиболее ценных злаков было уничтожено грызунами.

Роль насекомых и грызунов в уничтожении растительности хорошо известна. Вот некоторые количественные данные: ежегодно в США грызуны уничтожают посевов не менее чем на 500 000 000 долларов. На открытых пастбищах потеря в год более 150 000 000 долларов (Bell, 1920). По Хоуарду (Howard), население получает с полей лишь то, что оставят насекомые. Так же и на многих пастбищах скот получает лишь то, что

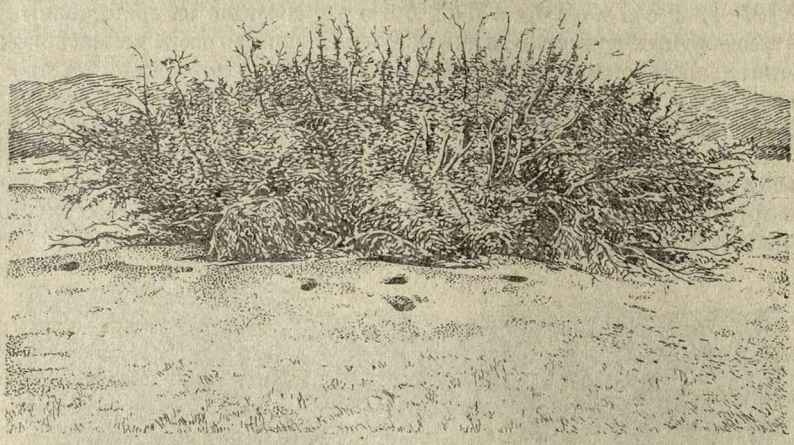


Рис. 52. Местность, обитаемая грызунами *Dipodomys*. (По Taylor и Vorhies.)

оставляют грызуны. В недавней работе В. Тэйлор (Taylor, 1930) останавливается на том же моменте и приходит к заключению, что грызуны являются важным компонентом на пастбищах (рис. 52 и 53). При определении емкости пастбищ для скота необходимо прежде всего определять, сколько кормовых запасов может быть здесь уничтожено грызунами, так как последние могут снимать до 80% таковых, особенно в годы засухи. 13 зайцев в Аризоне съедают столько, сколько съедает одна овца, а 74 столько, сколько

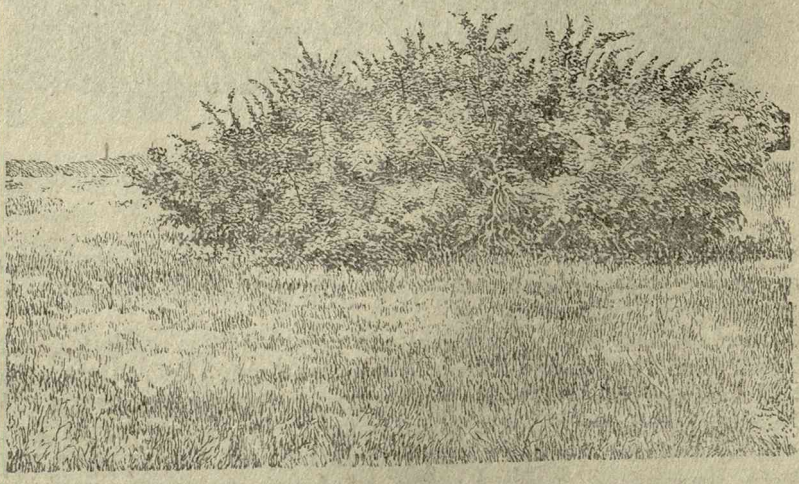


Рис. 53. Та же местность по истреблении грызунов. (По Taylor и Vorhies.)

одна корова (Taylor, 1931). В то же время подсчет экскрементов, произведенный Тэйлором, показал, что никакой концентрации грызунов в данном месте не было.

Но грызуны не только поедают значительную часть растительности на пастбищах. Они, как показывает первая из только что приведенных таблиц, поедают ее с выбором, чем изменяют состав растительного покрова. Это видно из следующих данных, взятых из работы Клементса и Гольдсмита.

Bouteloua rothrockii дал на 20% меньше укоса, нежели при защите от зайцев и *Dipodomys*. *Aristida californica* — ценный, почти вечнозеленый вид, вовсе исчезал там, где

были грызуны. *Aristida bramoides* — менее ценный злак, был лишь на квадратах с грызунами. *Bouteloua aristidoides* — малоценный злак, тоже был только там, где были грызуны. Сорняки таким образом увеличились в количестве на незащищенных участках.

Выключить грызунов из рассмотрения пастбищ, не считаться с их присутствием, не считать их фактором на пастбищах можно лишь при формальном описании ассоциаций, составляющих данное пастбище, но не при изучении «жизни пастбища».

В работе 1939 г. Формозов и Воронов указывают на грандиозный масштаб воздействия мышевидных грызунов на дикую растительность после их массовых размножений. «Растительность оказывается иногда полностью уничтоженной на пространстве многих сотен и тысяч квадратных километров». Эти авторы также отмечают, что грызуны, например степная пеструшка, «не только количественно уменьшают травяную массу обитаемых стадий, но и вносят существенные и длительные качественные изменения в растительный покров, уничтожая одни виды растений и вызывая этим увеличение численности других». Пеструшки превращают степь во вторичную полупустыню; последняя возникает как следствие перевыпаса.

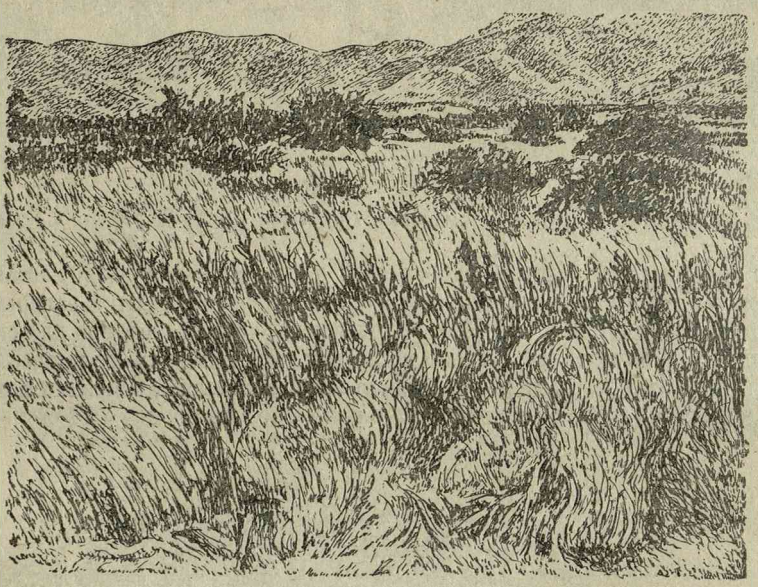


Рис. 54. Ассоциация Aristida-Bouteloua в 1917 г. Заповедник Santa-Rita, Аризона. (По фотографии Clements.)

Роль копытных на пастбищах. Из других позвоночных на пастбищах огромную и не только отрицательную, но и положительную роль играют копытные. На это указывал еще Пачосский.

Там, где нет пастьбы коров, размножается ковыль (*Stipa capillata*), вытесняющий типец (*Festuca ovina*), келерию (*Koeleria gracilis*), мятлик (*Poa bulbosa*). Далее, когда *St. capillata* завладеет пространством, происходит отмирание дерновин и гибель растительного покрова; остается сухой мертвый покров. Там же, где имеет место пастьба, эти явления отсутствуют; коровы поедают часть покрова, вытаптывают прошлогодние сухие побеги, втаптывают семена в землю, удобряют последнюю, при пастьбе скота степь меньше высыхает. Таким образом растительность и животные (как и в других биоценозах) взаимно обусловливают друг друга. Подобную картину нам пришлось наблюдать в заповеднике Джебаглы-Ак-Су, где спустя несколько лет после заповедания и прекращения пастьбы злаковые пастбища в степных частях заповедника превратились местами в сплошной мертвый покров.

При чрезмерном выпасе получается отрицательный эффект. В высокогорной зоне Средней Азии нередко можно видеть большие площади зарослей дикого лука (*Allium*), а иногда огромные пространства заняты мало съедобной осокой. Виновниками этого являлись выпасавшиеся здесь летом стада кочевников. В Аризоне «коровы съели прерию» и превратили ее в «пустыню» (рис. 54 и 55). Скот уничтожает большую массу

растительности, механически ее повреждает вытаптыванием и обгрызыванием; изменяет видовой состав, выбирая один и не трогая другие виды, которые начинают доминировать; сильно удобряя землю на стоянках, способствует процветанию здесь нитрофильных сообществ; способствует механическому изменению почвы, что, конечно, влияет и на растительность (например, раздувание песков в пустыне благодаря скоту). Но все это проделывает не только домашний скот. То же самое отрицательное и положительное влияние, быть может еще в бо́льшем масштабе, должны были оказывать миллионные стада бизонов, полчища северного оленя, африканские антилопы; известную роль играют в этом отношении джейраны в юго-восточных Кара-Кумах и т. д. Бизоны держали прерии в определенном состоянии (short grass prairie).

На эту роль еще до сих пор тысячных стад зебр, антилоп и т. д. в саваннах восточной Африки указывает Филипс (Philips, 1931).

Эти животные также удаляют старую растительность, выборочно поедают некоторые травы, способствуя развитию других, вызывают ветвление, обгрызая ветви, изменяют почву, утаптывая и удобряя ее, распространяют акации, *Tamarix*, *Strychnus*, *Ficus* и др.

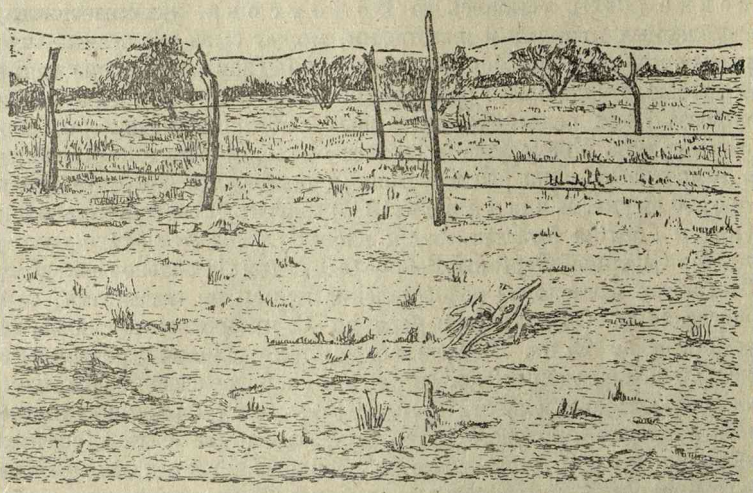


Рис. 55. Та же самая область в 1918 г. после сильной засухи, перевыпаса скота и деятельности грызунов.

В последнее время многие авторы обращают внимание на присутствие в моче многих млекопитающих гормонов, стимулирующих рост многих растений. Раньше на это не обращали внимание (Carpenter, 1940).

Из сказанного видно, что копытные являются мощным фактором в жизни растительности на пастбищах.

Сюда надо прибавить еще насекомых, роль которых на пастбищах далеко недооценивается и которые снимают огромную часть урожая трав (Wolcott, 1937).

Животные как фактор в жизни леса. Об этом можно было бы сказать очень много. Ограничимся перечнем тех воздействий, которые животные оказывают на лесную растительность. Огромное значение имеет уничтожение семенного фонда древесных и кустарниковых пород. Но наряду с уничтожением семян птицы и млекопитающие являются переносчиками семян (это имеет место и в других ландшафтах), способствуя расширению ареала растительных видов.

Интересные данные о значении мышевидных грызунов в возобновлении леса находятся в статье Свириденко (1940), основанной на изучении большого материала, а потому дающей не случайную картину. Главнейшим кормом для лесных мышевидных грызунов служат семена деревьев и кустарников и зеленые части. При большом количестве пищи, потребном для нормальной жизнедеятельности грызунов (серая полевка за сутки съедает зеленого корма столько, сколько весит ее собственное тело), и при большой плотности их в лесу в некоторые годы (в 1938 г. в Старолесье Тульских засек в среднем на 1 га обитало 320 экз. рыжей полевки, 56 экз. желтогорлой мыши и 24 экз. лесной мыши) влияние их на лесовозобновление путем самосева и даже на соотношение

отдельных компонентов леса должно быть очень большим. В годы малого урожая орехов лещины урожай быстро уничтожается грызунами. Весной 1930 г. в Тульских засеках в течение нескольких дней мышевидные грызуны растащили все жолуди, высеянные лесничеством на площади 15,2 га. На плантациях пробкового дуба в Сочинском районе из числа желудей, посеянных на площади 30 га в 3000 посевных гнезд, получено было только 225 всходов, а из посеянных в 1936 и 1937 гг. в 2596 посевных гнездах уцелело только 110 всходов, остальные все были уничтожены мышевидными грызунами. То, что наблюдается на посевах, должно иметь место и при самосеве. При большом количестве грызунов, какое имелось в 1938 г., семена ильма, созревающие весною, к началу лета были уже уничтожены. Приведя вышеуказанную плотность грызунов в 1938 г. в Старолесье, Свириденко полагает, что, питаясь только семенами клена, зверьки уничтожают их за сутки 46 тыс. экземпляров, а питаясь семенами липы или дуба, съедают в сутки 80 500 семян липы или 800 желудей. А за зиму (X—III) на гектар им необходимо иметь 8280 летучек клена, или 144 000 полноценных желудей, или 14 500 000 семян липы.

Вилли с (Willis, 1914) показал, что одна мышь может съесть в день 300 семян дугласовой пихты.

Ткаченко (1939), ссылаясь на Белоусова, указывает, что «количество семян, истребляемых птицами и животными, может быть так велико, что часто нарушаются планы организации побочных пользований (например, сбора кедровых орехов), наносится серьезный ущерб всей организации лесокультурного дела. Население, задержавшись иногда из-за сельскохозяйственных работ с выходом для сбора кедровых орехов в Сибири и на Урале, уже не застает орехов в лесу, которые успевают собрать кедровки. Кедровка за один раз в состоянии переносить в зобу огромное количество орехов — до 200 штук». Кашкаров (1934) указал на отрицательное значение туркестанской крысы *(Rattus turkestanicus)* и кабана *(Sus scropha)* в самовозобновлении ореховых лесов Северной Ферганы. Вопрос был затем тщательно исследован Прутенским. Этот автор исследовал распределение крысы по типам леса, ее размножение, питание, численность. Он находил в норе до 12 кг орехов; по словам местных работников, их бывает до 25 кг. В отдельных дуплах ореховых деревьев указанный автор находил до 2000 поврежденных крысой орехов (неповрежденные они весили бы 16 кг). На основе подсчета численности крысы Прутенский приходит к выводу, что в отдельных участках орехового леса дань, взимаемая крысой, составляет не менее 25% урожая. Хотя автор считает, что на лесовозобновлении это существенно не отражается, ущерб, наносимый хозяйству крысой, все же исключительно велик. Грызунами уничтожаются семена фисташки; жолуди, семена сосны уничтожаются грызунами и дятлами и т. д. Нередко насекомые, уничтожая семена, наносят вред лесоводству. Но наряду с этим животные нередко способствуют распространению семян.

Древесная белка на северо-западе США играет большую роль в размножении дугласовой пихты *(Pseudotsuga taxifolia)*. Так, Гофман (Hoffmann, 1920) нашел в 1919 г. после большого пожара 1891 г. 40 000 сеянцев на акр. Эти сеянцы выросли из семян, закопанных белками в землю и переживших пожар. Воспроизведение западной желтой сосны *(Pinus ponderosa)* из семян, закопанных грызунами, наблюдалось в Орегоне.

Ореховка *(Nucifraga)* разносит семена кедра, являясь важным, если не главным фактором в его расселении. Кроме нее в этом участвуют белка и бурундук.

Известно значение и многих других птиц в расширении ареала зарослей, в которых они живут. Форбуш (Forbush, 1921) высказывает мысль, что птицы одни в короткое время могли бы засадить все вырубленные места, если бы не было различных орудий культивирования. Закапывание семян воронами, сойками, поедание фруктов и плодов (в окрестностях Ташкента Угрюмый наблюдал закапывание воронами грецких орехов в кучки земли, выброшенные слепушонкой) и разнесение их семян с экскрементами птиц и млекопитающих, — все это служит для распространения деревьев и кустарников. Роль птиц и грызунов в распространении семян лучших поделочных деревьев, как сосны, бука, дуба и каштана, указывает Мак Ати (Mc Atee, 1925).

Помимо уничтожения семян, ряд животных является серьезным фактором в жизни леса, нанося другие повреждения. Сюда следует отнести ощипывание хвои, например у сосны, глухарями, листьев, почек (щуры — почки ели, и т. п.), окольцовывание стволов деревьев, что делают мышевидные и зайцы, бобры; обдирание коры лентами, производимое оленями и лосями (Кулагин, 1932), объедание последними верхушек на невысоких деревцах; порча деревьев путем устраивания в них дупел, куда заносятся

с выстилкой, взятой из подстила, грибы, способствующие скорейшему разрушению дерева. Подобных примеров вредного действия животных на растения в лесу можно привести очень много, в особенности, если вспомнить о насекомых, среди которых колоссальное количество самых различных вредителей, наносящих огромный урон лесоводству.

Здесь скажем лишь несколько слов о птицах как защитниках леса, роль которых исключительно велика. Недаром сказано, что «Птицы в лесу — все равно, что лейкоциты в крови» (имея в виду защитные свойства последних). Целый ряд лесных птиц является исключительно насекомоядными: поползень *(Sitta)*, пищуха *(Certhia)*, козодой *(Caprimulgus)*; множество птиц являются преимущественно насекомоядными: славки *(Sylvia)*, пеночки *(Phylloscopus)*, синицы *(Parus, Periparus, Regulus, Cyanystes, Poecile)*, крапивник *(Troglodytes)*, дрозды *(Turdus, Merula)*, мухоловки *(Muscicapa)*, кукушки *(Cuculus)*, иволги *(Oriolus)* и многие другие. Зерноядные птицы, как зяблики *(Fringilla coelebs)*, овсянки *(Emberiza)* и многие другие, или всеядные, как галки *(Coloeus monedula)*, грачи *(Corvus frugilegus)*, кормят птенцов насекомыми. Куриные *(Galli)* едят и растительную пищу и насекомых. Из млекопитающих — барсуки, куницы, ежи, кроты, землеройки — также поедают насекомых в лесу. И среди насекомых хищники и паразиты играют огромную санитарную роль в лесу. Например, муравьи одной большой колонии в один день могут уничтожить по меньшей мере 100 000 насекомых, а за лето 10 миллионов. Имеются наблюдения, что при троекратном сильном размножении монашенки, один раз сопровождавшемся сильным нападением совки «в тех участках, где находились муравьиные кучки, по одной на 1 га, хвоя деревьев ни разу не была объедена вредителями». В западной Европе рекомендуют даже разводить муравьев искусственно.

Рис. 56. «Тау-сагыз», цветочные головки которого с созревшими семенами съедены архаром. (Фото автора.)

Другие связи растений и животных. Сказанное о пастбищах и лесе, конечно, может быть распространено и на другие комплексы. Мы можем привести огромное количество примеров, где животные не только кормятся растениями, но и оказываются для них полезными. На птичьих базарах Арктики мы встречаемся с таким явлением, что образующаяся благодаря гуано почва под скалами дает возможность развития растительности, достаточно богатой, чтобы там имели место укосы. Возле песцовых нор в тундре развиваются так называемые «лисьи сады», разрастание растительности благодаря тому, что на холмиках выброшенной из норы земли любят присаживаться поморники и удобряют эти места.

Целый ряд авторов показал, что суслики поедают гусениц травянок *(Crambus)*, походных шелкопрядов и саранчевых, жуков и муравьев (Bailey, 1893; Bailey and Sperry). Также серьезным контролем над насекомыми является и «саранчевая мышь», хомяки из рода *Onychomys (O. leucogaster)*, поедающие прежде всего саранчу, сверчков, скорпионов, жуков, различных личинок, а также и других грызунов. Известны и другие примеры защиты растений от насекомых грызунами. Роль птиц в защите растений известна.

Тушканчики деятельно уничтожают посевы дынь и арбузов на бахчах, уничтожали посевы «тау-сагыза» на плантациях в Карнаке (Колесников, 1934); зайцы и архары уничтожают его семена в природе, поедая зрелые корзинки и препятствуя таким образом самосеву, и являются быть может одной из причин, почему у этого растения раз-

вилась столь сильно выраженная способность к вегетативному размножению (рис. 56).

Любопытный пример воздействия животных на растения дают Перкинс и Свизи (Perkins and Swezy, 1924). На Гавайские острова было завезено в качестве декоративного растение *Lantana camarus* из Мексики, где оно никого не беспокоило. Одновременно были завезены горлица и индийская майна, охотно поедающие ягоды *Lantana* и распространяющие ее семена. В результате получилось столь сильное размножение *Lantana*, что это растение стало угрожать пастбищам Гавайских островов. Оба вида птиц чрезмерно размножились, а *Lantana* победоносно завладевала новыми и новыми пастбищами, значительно изменяя сообщества последних. Но, с другой стороны, пастбища и сахарные плантации ежегодно опустошались гусеницами *Cirphis unipuncta*. Майна стала уничтожать последних и значительно снизила размеры приносимого ими вреда. Из завезенных на Гавайи для уничтожения *Lantana* 23 видов насекомых, являющихся естественными врагами этого растения на его родине в Мексике, восемь упрочилось здесь (главным образом муха *Agromyra lantana)*, начали быстро возрастать в числе, и количество *Lantana* стало быстро убывать. Благодаря этому стала убывать численно и майна, а гусеницы *Cirphis* опять начали возрастать в числе.

Животные являются подчас настолько важным фактором в жизни растений, что могут влиять на изменение всего растительного покрова, вызывая последовательную смену одних растительных группировок другими.

Фэрроу (Farrow, 1925) показал, как велико может быть влияние кроликов на растительность. Атаки кроликов на лес привели к тому, что тип леса с *Pinus sylvestris* сменился типом *Pteris aquilina*, пройдя фазы *Calluna* и *Carex arenaria*. Он показал, что каждой стенени атаки кроликов соответствует определенный тип растительности, и вокруг колоний кроликов можно видеть определенную зональность в расположении растительности, так как расстояние от колоний соответствует силе атак.

Нельзя не упомянуть здесь о роли животных как опылителей. Эту роль они выполняют везде: и на полях, и в лесу, и в степи, и в горах, и в тундре, и в тропиках. Значение перекрестного опыления общеизвестно. Ясно, что опылитель является важным фактором в жизни опыляемого им вида растений. В Средней Европе 19% растений опыляются при помощи ветра (анемофильные растения). Большая часть растений опыляется насекомыми (энтомофильные растения). К ним относится и большинство полезных, возделываемых человеком сельскохозяйственных растений. В тропических странах насчитывается более 500 видов растений, опыляемых при посредстве мелких птиц (орнитофильные растения). Есть опылители и среди млекопитающих (например среди *Chiroptera*, *Marsupialia*). Все животные, производящие перекрестное опыление, имеют соответственное устройство, равно как и цветы опыляемых ими растений. Имея в виду огромное значение опылителей как фактора урожайности семян кормовых культур и, в частности, клевера, VII съезд Советов СССР вынес соответственное постановление о развитии в совхозах и колхозах мероприятий по поднятию пчеловодства (Веприкова, 1936). Пчелы же содействуют перекрестному опылению и древесных, и кустарниковых пород. Даже такие насекомые, как муравьи, являются опылителями разводимого у нас в Аджарии масличного растения тунг *(Aleurites cordata)*, производя опыление даже в дождливую холодную погоду, что имеет огромное значение в разведении тунга.

Наконец, надо упомянуть, что некоторые насекомые являются переносчиками болезней, вызываемых бактериями и грибами. Короеды, например, переносят синюю гниль (гриб *Cerastomella)*, насекомые переносят вредителя хлопка — гриб *Rhizophus nigricans* и бактерию опунций *(Bacillus actidus)*; для борьбы с опунцией их и используют.

Животные как фактор в жизни других животных. Многие животные в такой мере зависят от других, что не могут без них существовать, или, наоборот, одно животное исключает возможность существования другого. Нередко степень процветания одного вида зависит от присутствия в том же районе другого вида или видов. Таким образом животное может являться по отношению к другому животному фактором. Отношения между животными в этом направлении могут быть четырех родов: отношения конкуренции, отношения между добычей и хищником, отношения паразитизма и отношения, которые могут быть названы общим именем — взаимопомощь.

Конкуренция. Под конкуренцией мы разумеем те случаи, когда две или более особей одного вида или разных видов стремятся получить одни и те же объекты (пищу, пространство). Чем более сходны по своим жизненным требованиям конкурирующие

особи, тем сильнее будет конкуренция, т. е. она будет сильнее между особями одного вида. Общеизвестным является вытеснение в Европе и в Северной Америке черной крысы *(Rattus rattus)* серою *(Rattus norvegicus)*. Первая является формой лазающей, вторая — роющей. После появления серой крысы черная стала уменьшаться в числе и постепенно местами исчезла, местами сохранилась отдельными гнездами, что наблюдается, например, у нас на Валдае, а также в некоторых местах Канады и США. В настоящее время имеются указания, что в Англии, благодаря постройке складов на цементных фундаментах и другим подобным мерам, серая крыса не находит себе благоприятных условий, а черная, проникая в склад благодаря способности лазать, вновь начинает завоевывать положение. Вытеснение черной крысы серою и обратно является примером конкурентных отношений, так как объект стремления у них один и тот же.

Примером «конкуренции» видов могут служить черный и серый медведи в горах запада США, не переносящие друг друга. Также известен антагонизм пумы и ягуара.

Койот распространился во многих местностях США после того, как количество серых волков было уменьшено истребительными мерами и конкуренция его с койотом ослабла.

В дискуссии о проблеме хищных млекопитающих Гольдман (Goldmann) указал следующее: «В районе Канады, называемом telegraph creek, не было койотов *(Canis latrans)* до 1899 г. Следуя за золотоискателями, питаясь их павшими лошадьми, они проникли в Аляску и здесь быстро вытеснили лисиц, причинив этим много неприятностей мехозаготовителям. Во многих случаях семейства или целые колонии лисиц покидали свои норы, а также и убивались койотами, которые использовали их норы.

Волки, как известно, производят такие же опустошения, но они не убивают так много, как койоты. Как ни серьезны опустошения, производимые в большей части Аляски волками, вред, приносимый охотничьим и пушным животным койотами, не только значительно больше, но и быстро возрастает. Хищничество койотов является важным фактором в замедлении увеличения числа белых куропаток и зайцев; последние же являются важной частью пищи пушных зверей, особенно рыси и лисицы».

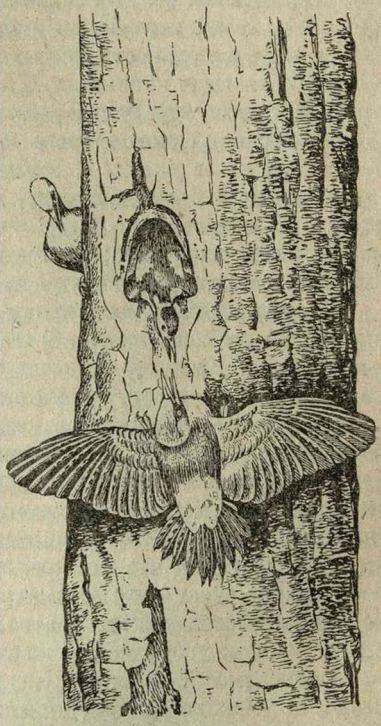


Рис. 57. Борьба между парой зеленых дятлов и пестрым из-за обладания дуплом в дереве (дуб). Иллюстрация борьбы за территорию. (По Howard).

Наличие «конкуренции» между видами является причиной того, что два близких вида редко присутствуют вместе в одном сообществе. Чтобы существовать рядом, они должны, как говорится, занимать разные «ниши», т. е. отличаться по привычкам, пище, образу жизни. К сожалению, мы еще очень мало знаем о животных с этой точки зрения, чтобы понимать механизм конкуренции, и судим о последней лишь по результатам ее. Понимать и учитывать это явление при акклиматизации совершенно необходимо.

Конкуренция может быть *из-за территории*. Пример дает Хауард (Howard, 1920) в своей интересной книге «Территория в жизни птиц». Повинуясь инстинкту размножения, птицы в период размножения стремятся занять определенную по величине для каждого вида территорию, необходимую для того, чтобы пара могла прокормиться и выкормить свое потомство. Все усилия птицы в этот период направляются на то, чтобы «изолироваться», что является первой ступенью в процессе размножения.

В зависимости от вида птиц изоляция в гнездовой период или ограничивается несколькими квадратными футами (у чаек), или несколькими квадратными милями (у крупных хищников).

Достается территория с трудом, борьба за нее сурова (рис. 57). Одним из средств этой борьбы, борьбы в самом прямом, грубом смысле, является пение самцов, так как оно предупреждает других птиц, что данная территория занята.

При этом происходит обычно жестокая борьба между конкурентами за эту территорию. Не только самцы, раньше прилетающие весной на место гнездования, дерутся друг с другом, но и самки дерутся с самками, пара с парой, и, что еще более замечательно, пара атакует одиночного самца или одиночную самку. Возможно, что вся эта процедура, начиная с более раннего прилета самцов, имеет также и тот смысл, что таким образом обеспечивается синхронность полового цикла самца и самки, так как самец изгоняет с территории и самок, находящихся в ином состоянии полового развития, нежели он сам (А л л е н, 1934). Теорией Х а у а р д а очень увлекаются орнитологи, но некоторые считают, что здесь имеет место преувеличение.

Соболь, повидимому, имеет свой определенный участок площади для жизни и охоты. На этом основан предложенный Д у л ь к е й т о м метод его учета (см. ниже). Относительно красной белки *(Sciurus hudsonicus)* Х э т т (Hatt, 1929) говорит, что, наблюдая деятельность этих белок и тщательно разыскивая их гнезда, он пришел к заключению, что их деятельность не выходила за пределы круга с диаметром в 180 м. Немного бо́льшую площадь указывает К л у г (Klugh, 1927), считающий, что, иметь такой ограниченный ареал для белки выгодно, так как здесь она знает каждое дерево и ветку, места скачков с одного дерева на другое, каждую нору на земле и дупло на дереве, что повышает ее шансы в жизни. Однако Г о л ь ц м а й е р (1935) в упомянутой выше работе о белке телеутке, признавая, что телеутки самки ведут оседлый образ жизни, указывает, что «жилой участок не является твердо ограниченной и постоянной по размерам площадью; напротив, границы его чрезвычайно непостоянны, а размер площади меняется в зависимости от активности телеутки».

Несомненно имеет место *конкуренция из-за самок*. Нигде в животном мире столкновения не бывают более часты, более продолжительны и более решительны, чем в половой жизни птиц. Каждому охотнику известна борьба, которая происходит из-за самок, например, у тетеревов, турухтанов. В серьезные схватки вступают самцы кабанов, ожесточенно дерутся горные козлы и так далее. Примеров сколько угодно. Имеются указания, что некоторые млекопитающие, подобно птицам в гнездовом периоде, имеют в период размножения свою территорию, которую они захватывают путем борьбы и охраняют. Так, например, первыми на места размножения (лежбища) котиков на островах прибывают взрослые самцы-секачи. Замечено, что многие из них занимают на лежбищах те же места, что и в предыдущие годы. В расцвет сезона спаривания секачи особенно рьяно охраняют маток в пределах гарема (Б о й ц о в, 1934). Самки уплывают для кормежки и приплывают обратно, но самцы не кормятся в это время, так что борьба между самцами идет здесь не из-за пищи, а из-за гаремной территории самок.

Необходимость избегать «конкуренции» накладывает на животных свою печать, вызывает у них целый ряд приспособлений как структурных, так и физиологических. Подземный образ жизни, который, конечно, значительно освобождает животное от «конкуренции», накладывает на него резкую печать. Моль, которая питается кератином, негодным как пища для других видов, тем самым избегает «конкуренции». Разделение животных на дневных и ночных приводит к такой же изоляции одних видов от других, создает особые группировки. Конкуренция избегается и разделением некоторых видов рыб на сезонные расы (см. ниже).

О т н о ш е н и я м е ж д у д о б ы ч е й и х и щ н и к о м. К взаимоотношениям на основе питания следует отнести отношения между добычей и хищником, понимание которых очень важно и в теоретическом и в практическом отношениях. Хищники держат свою добычу в определенных рамках численности. Уничтожение волков может привести к чрезмерному размножению копытных и к оскудению пастбищ. Можно думать, что хищники поддерживают здоровье расы, служащей им добычей, на некоторой высоте. Вопрос этот имеет большой практический интерес и недавно был предметом большой дискуссии среди экологов в США (Symposium, 1930).

О различии мнений в этом отношении можно судить по словам открывшего эту дискуссию американского биолога Г о л ь д м а н а. «Как поступать с крупными хищными млекопитающими — терпеть ли производимые ими опустошения, или контролировать их количество в известной мере по всему ареалу их обитания, или истреблять их в некоторых районах или всюду — этот вопрос вызывает различие во мнениях. В самом деле мнения эти колеблются от взгляда, что природный баланс восстановится, если только мы воздержимся от убийства кого бы то ни было, до взгляда, что все хищники должны быть истреблены, как вредители». К последним следует отнести волков.

В качестве примера полезной роли хищников можно привести роль хищных птиц, а также и мелких хищников из млекопитающих, в контроле над размножением грызунов. Роль эта изучалась целым рядом исследователей, и в настоящее время можно считать установленным, что пернатые и непернатые хищники, главным образом мелкие, являются одним из главнейших, если не самым основным фактором, сдерживающим массовое размножение грызунов (Калабухов, 1935).

Нередко тот или иной вид, нормально встречающийся в незначительном количестве, чрезвычайно размножается, если уничтожают его врагов. Такой случай описан Дэвисом (Davis, 1919). Он утверждает, что увеличение во многих местностях количества вредителя из насекомых *Scitalia pruinosa* произошло вследствие истребления скунса (сем. Mephitidae), естественного врага этого насекомого. Истребление лис и хорьков вызывает увеличение грызунов, становящихся угрозой хозяйству. Шиперович (1939) показал, что «полное удаление мертвого леса (в особенности ветровала) в некоторых случаях может даже оказаться ненужным, поскольку этим устраняются резерваты конкурентов и сопровождающих паразитов и хищников».

У видов, служащих добычей, развиваются разнообразные приспособления для защиты (избегания врагов) как структурного характера, так и в поведении, например, ночной образ жизни, привычка рыть норы, стадность и т. д.

Способность к быстрому и обильному воспроизведению является также мощным биотическим фактором, дающим преимущества как в конкуренции, так и в прямой борьбе за существование при угрозе со стороны хищников.

Чтобы вид мог укрепиться в новом месте, необходимо известное соотношение между числом особей и скоростью размножения вида. Для каждого вида существует оптимальная плотность, при которой он может преодолевать своих врагов. Известны примеры, когда выпуск какого-либо вида в новое место не давал положительных результатов благодаря тому, что численность выпущенных животных была невелика.

Завезенные на остров Тристан-да-Кунья крысы так размножились, что стали бедствием. Тогда были ввезены туда кошки для борьбы с крысами, но последних было так много, что они умертвили кошек, которых, очевидно, было слишком мало. На острове Берленга, близ Португалии, где стоял маяк, дикие кролики не давали сторожу вести огород. Были ввезены кошки, которые столь успешно размножались и ловили кроликов, что вскоре съели их всех до одного, и сами погибли от голода за неимением другого корма. Кошек было слишком много (Elton, 1927). Акклиматизация пород домашнего скота, которая может иметь место лишь при наличии селективного процесса, не осуществляется, если завоз был незначительный (Браунер, 1928).

Паразиты. Контролирующим фактором, определяющим степень процветания или даже наличие или отсутствие вида в данной группировке, являются не только внешние враги, но и паразиты.

Отношения между паразитом и хозяином бесконечно разнообразны. Но во всех случаях паразит, живя на организме или внутри его и питаясь за счет хозяина, в большей или меньшей степени вредит ему. Хозяина паразит использует не только как источник питания, но и как убежище и средство для перемещения в пространстве. Приносимый же паразитом вред заключается в разрушении тканей, лишении хозяина питательных веществ, в выделении ядовитых веществ. Вред для хозяина от его паразитов может варьировать от едва заметного, до полной гибели хозяина. Нередко паразитарные заболевания являются причиной гибели целых популяций и даже видов. Так, например, пироплазмоз делает некоторые местности совершенно недоступными для привозных культурных пород рогатого скота. Культурный рогатый скот, содержимый без особых мер предосторожности, гибнет от пироплазмоза в Узбекистане и ряде других районов СССР. В Африке такую же роль играет муха це-це (*Glossina palpalis*), являющаяся передатчиком трипаносомиазиса. Есть данные, заставляющие думать, что вымирание лошадей в Америке в плейстоцене имело своей причиной развитие благодаря наступившему влажному периоду паразитарных болезней типа африканской болезни «нагана» (Osborn, 1910). На среднем течении реки Чу в Средней Азии летом невозможно содержание верблюдов и лошадей, так как водящиеся там в колоссальном количестве слепни не только мучают скот до того, что он совершенно перестает кормиться и гибнет от истощения, но и заражают его трипаносомами, что неизбежно губит животных. Поэтому летом оттуда уходило все население со скотом, а, в случае необходимости пересекать местность верхом, лошадей кормили ночью, а днем прятали в подземные убежища.

Наличие улиток в сырых низких местностях делает нередко эти места недоступными для овцеводства, так как улитки являются промежуточным хозяином в цикле развития плоских червей. Ниже, в разделе о периодических колебаниях численности животных, будут приведены данные о значении паразитов в определении численности зайцев. О том же говорит Баутон (Boughton, 1932) в отношении зайца беляка в Западной Канаде. Чрезвычайно большой экологический интерес представляет гнездовой паразитизм птиц, связанный с целым рядом адаптаций (Промптов, 1941).

Большое влияние на количество особей вида оказывают грибные и бактериальные заболевания. Последние нередко являются причиной ликвидации массовых размножений вредителей. Известно, например, что вспышки размножения совки гаммы, приносящей огромный вред льну, конопле, свекловице, ряду технических, лекарственных и текстильных культур, нередко прекращаются благодаря вирусному заболеванию типа «фляшерия». Знание отношений животных с паразитами и животных-передатчиков заболеваний и имеет важнейшее практическое значение.

Взаимопомощь. Взаимоотношения, которые называют этим именем, известны между многими видами и между особями одного вида. Сюда относятся отношения между муравьями и тлями, между раком-отшельником и актинией, поселяющейся на раковине и т. д. Принято думать, что взаимопомощь такого рода должна существовать между видами, которые постоянно встречаются в природе вместе. Исходя из такого предположения некоторые представляют себе биоценозы как комплексы видов, находящихся в значительной мере в отношениях взаимопомощи. В таком представлении имеется, однако, много умозрительного, оно никогда не было проверено на опыте. Тем не менее есть много случаев, когда связь двух видов столь тесна и очевидна, что сомневаться в обоюдной пользе этой связи не приходится. Так, например, то обстоятельство, что страусы, обладающие прекрасным зрением, и антилопы — с хорошо развитым чувством обоняния пасутся в Южной Америке вместе, не может быть бесполезным для тех и других, так как дает возможность лучше и более заблаговременно обнаруживать врага. Скворцы в стаде коров оказывают последним известную помощь, освобождая их от насекомых, сами получая нужную им пищу. Такие взаимоотношения описаны Сдобниковым между северным оленем и рядом птиц тундры.

Интересный пример взаимоотношений, которые могут быть отнесены к категории взаимопомощи, дают нам наблюдения Герке (1932). Этот автор наблюдал неравномерное распределение птичьего населения в лесу во вторую половину лета, что в это время обусловлено концентрацией различных видов (дятлов, пищух, поползней, мухоловок, пеночек, зябликов) около синичьих стай. Большую часть населения мелких воробьиных и дятлов как бы стягивает к последним. Поздней осенью и зимою концентрация происходит за счет стай отдельных видов кочующих птиц. Каков смысл концентраций? В пользе от совместной охоты. Каждый вид в стае обследует свой участок: кроны хвойных деревьев, кроны лиственных, тонкие веточки по периферии крон, стволы, воздух у крон, воздух под кроной части леса, нижние ветки деревьев, землю и т. д. Лес обследуется полно и всесторонне, ничего не оставляется без внимания. Синицы, стаями обшаривающие кроны, сгоняют, спугивают, сбрасывают множество насекомых, подхватываемых другими видами. Получается настоящая кооперация (сотрудничество, без аналогии с человеком!).

Интересен, приводимый Формозовым пример сотрудничества клеста еловика *(Loxia curvirostra)* и белок (см. ниже).

Таким образом уже из немногих приведенных примеров мы видим, что *биотические факторы влияют на процветание вида, вызывают расселение вида и распределение особей*, т. е. *влияют на плотность, вызывают развитие разнообразных приспособлений и изменений, контролируют числовое соотношение и роль каждого вида в природе.*

Антропический фактор. Из биотических факторов особенно выделяется так называемый антропический фактор, т. е. воздействие человека на биоценоз. Строго говоря, так называемый антропический фактор не является фактором в настоящем смысле этого слова, так как человек действует на животных не сам, не непосредственно, а изменяя среду их обитания, изменяя окружающие организмы физические и биотические факторы, например, высушивая болота, орошая или распахивая землю, вырубая леса, создавая убежища, вводя новые растения, перевозя животных из одной страны в другую, т. е. меняя условия их обитания и создавая в местности новый биотический фактор в виде конкурентов. Влияние антропического фактора на изменение животного мира

крайне велико и разнообразно. Человек изменяет не только почву и растительность, но и климат, в особенности микроклимат. Он распахивает степь, вырубает леса. Но, с другой стороны, орошает пустыню, создает оазисы с их отличным от пустыни климатом и иным растительным и животным миром. Осушение болот, мелиорация плавней в Закавказье и в южной части СССР ликвидировала очаги малярии, очаги саранчи. В южной части нечерноземной полосы, где вырублены были сосновые леса и оголены песчаные бугры, создались благоприятные экоклиматические условия для развития здесь местных очагов азиатской саранчи. Посевы на этих местах в настоящее время некоторых трав тормозят здесь ее развитие. Отдельные виды животных подвергаются особо сильному нажиму со стороны человека: он истребляет нацело или значительно уменьшает количество грызунов, вредителей сельского хозяйства, также и тех животных, которые дают мех или другие продукты, используемые человеком. В других случаях человек вводит в природные комплексы новых членов, завозимых им из других стран. Масса вредителей сельского хозяйства из мира насекомых завезены были из одной страны в другую (Wardle, 1929). С другой стороны, нередко ввозится из одной страны в другую насекомое, которое держит под контролем того или иного паразита, не давая ему размножаться.

Также и среди позвоночных мы имеем ряд видов, которые, будучи завезены в страну, где их раньше не было, значительно влияли на комплексы, здесь до того существовавшие, как на растительные их компоненты, так и на животные. Иногда это служило на пользу, иногда во вред. Подробные описания многих случаев такой натурализации в Новой Зеландии имеем мы у ряда авторов (Thomson, 1922, Ritchie, 1920; Hew, 1921).

Потенциал размножения животных и среда. На основе своих и литературных данных Калабухов (1935) устанавливает следующие положения и выводы о мышевидных грызунах. Находясь в оптимальных условиях, грызуны размножаются беспрерывно в течение всего года. Половая зрелость у них наступает очень рано, молодежь начинает размножаться, имея 2—3 месяца от роду. Жизнь довольно продолжительна, в среднем 4 года при нормальных условиях. Число рождаемых детенышей значительно. Отсюда вывод, подтверждаемый наблюдениями в неволе, что при нормальных условиях число грызунов должно очень быстро возрастать, должно иметь место беспрерывное массовое размножение.

Однако в природе этого нет. Почему так? Какие внешние условия удерживают численность на низком уровне?

Для мышевидных грызунов установлен сезонный ритм размножения. Темп его падает с декабря до февраля месяца и возрастает с марта по август. Эксперименты показали, что длительность суточного освещения играет большую роль как фактор, влияющий на размножение: уменьшение освещения понижает число родов. Экспериментами же установлено, что низкая температура также сокращает размножение. Отсутствие зимой достаточного количества света и низкая температура действуют совместно. Неурожай сорняков, семена которых содержат витамин Е, также сокращает плодовитость.

Но дело не только в сокращении плодовитости, а также и в увеличении смертности зимой. Калабухов считает установленным, что смертность в это время сильно увеличивается. Отсюда следует, что поддержание численности популяции мышевидных грызунов на определенной высоте возможно, лишь при интенсивном размножении грызунов. Что же вызывает смертность? Анализ результатов кольцевания сусликов показал, что гибнут грызуны в природе главным образом в молодости, на первом году жизни. Это было установлено другими авторами в отношении других грызунов. Чем вызывается отход? Низкие температуры, избыток влажности и осадков, сильные ветры, избыточное освещение, вообще губительные для зверьков, в природе мало действуют на последних, ибо зимой они держатся под снегом, в утепленных норах, в гнездах, где укрываются и от осадков, и от ветров, от света их спасает ночная жизнь, кустарники и трава. Особенности поведения спасают грызунов от гибели их в природных условиях зимой. Одним из важнейших факторов, уменьшающих численность мышевидных грызунов, является, согласно ряду авторов и Калабухову, деятельность хищных птиц, а также мелких хищников из млекопитающих. Играют известную роль и эпизоотии, но только в периоды массового размножения грызунов, обычно же «норма состояния здоровья мышевидного населения чрезвычайно высока», так что основным

фактором контроля над грызунами являются хищники. Для деятельности последних оказываются благоприятными незначительные и кратковременные передвижения грызунов на расстояние 200—500 м от нор. В это время они и ловят грызунов. Это установлено рядом работ. Чем более грызуны подвижны, тем больше вероятности их гибели от хищников.

Обилие пищи, создающее неподвижность грызунов, так как в этом случае им незачем бегать далеко, спасает их от хищников, а потому вызывает подъем размножения. Это бывает в том случае, если хлеб с поля остается неубранным, и если имеет место урожай сорняков, содержащих витамин Е. «Массовые размножения» (т. е. нормальное размножение без препятствий извне) связаны не с усиленным размножением, а с резким уменьшением смертности грызунов. Уменьшение пищи заставляет грызунов выходить из нор и передвигаться дальше, подвергает их опасности от хищников и ведет к уменьшению численности. Увеличение числа хищников ведет к уменьшению числа грызунов. Отсюда вытекает для нас ряд возможностей контролировать численность грызунов и предупреждать наступление «мышиной напасти», их массового размножения. Необходимо: убирать с поля и обмолачивать весь хлеб, изолировать остающиеся в поле скирды, уничтожать сорняки, покровительствовать хищникам.

Периодика размножения и многоплодие как шанс в борьбе за жизнь. Грызуны в оптимальных условиях беспрерывно размножаются. У птиц этого нет: они размножаются весной; овца также ягнится весной (в природе, в условиях Средней Азии и в других). Почему так? Птица должна сидеть на яйцах, известное время идет на рост и выкорм птенцов, при наступающем затем изменении условий у большинства наших птиц происходит отлет. Здесь отбор создал периодичность размножения в соответствии с периодичностью изменения среды. У разных видов и в разных районах время кладки и продолжительность развития различаются, в соответствии с различиями среды. Количество яиц определяется возможностями для выкорма, которые представляет среда. То же самое следует сказать и об овце: особенности ее размножения созданы средою, развитие ягнят идет в соответствии с изменениями среды. Треска *(Gadus callarias)* обладает колоссальным количеством икры: от 2,7—9,1 миллиона. Это стоит в связи с тем, что для успешного размножения трески необходимо наличие целого ряда условий. Температура должна быть от 4—9° С, соленость воды менее 3,5%; места нереста должны быть не глубже 20—80 м; икра же трески пелагическая, плавает по воле течений, так же как и личинка, подвергаясь массе опасностей. Кроме того половозрелость у трески наступает поздно, на 4—6 году жизни. Таким образом большое количество яиц является адаптивной чертой, соответствующей тем затруднениям, с которыми связан процесс размножения трески. Колоссальна плодовитость у некоторых насекомых вредителей. Самка лугового мотылька откладывает 300 яиц. За сезон от одной самки должно получаться 9 млн. особей потомства. Хлопковая совка, или коробочный червь *(Chloridea obsoleta)*, дает в Закавказье и Средней Азии 3—4 генерации в год. При откладывании ею 1000 яиц это может дать к концу сезона 125 млрд. гусениц. Хлопковая, или бахчевая тля *(Aphis gossypii)* могла бы дать за год 2 463 667 300 915 342 646 455 678 125 потомков. Если мы возьмем паразитических червей, то их колоссальное многоплодие дает им шансы в борьбе за жизнь. Человеческая аскарида, например, выделяет ежедневно 200 000 яиц.

Другое дело у колюшки *(Gasterosteus)* или у тех лососевых и сомовых, у которых так называемая «забота о потомстве» увеличивает шансы сохранения икры и выживания молоди: у них количество икринок, иначе говоря плодовитость значительно меньше. Колюшка, например, откладывает всего 80—100 икринок.

Плодовитость является, таким образом, наследственной чертой, характеризующей каждую группу животных и даже каждый вид. Большая плодовитость грызунов, как мы видели, также связана с трудностями выживания, с наличием сильного контроля и со стороны среды физической, и со стороны биотической. Беспрерывного увеличения грызунов, однако, нет в природе. Что-то тормозит его, препятствует, оказывает сопротивление. Мы видели, что это «что-то» есть низкие температуры, недостаток света зимой, недостаток витамина Е при неурожае сорняков. Все это факторы среды, в которой грызуны находятся, факторы, понижающие плодовитость. Но этого мало: мы видели, что наряду с падением плодовитости (явление физиологического

порядка: ослабление гаметогенеза, резорбция зачатков и т. д.) имеется большая смертность среди грызунов, которая, как и плодовитость, колеблется из года в год. Отчасти причиной этого являются физические факторы, но главным образом хищники и эпизоотии. И те и другие тормозят возрастание популяции грызунов. В результате этого торможения возможная (потенциальная) численность грызунов обычно не достигается, тормозится возможность развития той популяции, которая соответствовала бы выработанной отбором физиологической способности воспроизведения в нормальных для данной среды условиях, тормозится возможность развития до взрослого состояния и возможность выживания всех родившихся особей.

Торможение создается уклонениями элементов среды (физических и биотических) от нормального (оптимального) для данного вида состояния, создается противоречиями, возникающими при этом между исторически сложившейся в данной обстановке физиологией организма, его конституцией и изменившейся средой (физической и биотической).

Многочисленными исследованиями доказано, что фактическая плодовитость наилучше изученных вредных насекомых зависит от целого ряда факторов (см. выше), в которых находились как половозрелые формы, так и личинки. Этими факторами являются температура, влажность, питание, хищники, паразиты и заболевания. Кроме того, выживаемость вредных насекомых зависит от условий, создаваемых агрикультурной деятельностью человека.

Стремясь к сохранению урожая, мы должны разрушать те условия, которые благоприятствуют проявлению естественной плодовитости вредных насекомых и грызунов и их выживанию, и стремиться к созданию условий, тормозящих то и другое. К таким мерам относятся, как мы видели, своевременная уборка и молотьба хлеба, неоставление его на поле, уничтожение сорняков, охрана хищников, питающихся грызунами.

В деле сохранения охотничье-промысловой фауны мероприятиями, изменяющими среду их обитания с положительным эффектом для увеличения популяции, будут: уничтожение крупных хищников, установка стогов сена для копытных, устройство искусственных солонцов, разбрасывание подкормки для фазанов, посадка кормовых кустарников и т. д. При разведении диких животных в неволе, мы должны создать им среду, не оказывающую сопротивления их размножению и развитию, создать, например, соответствующую температуру и влажность в домиках для щенения песцов. Для борьбы с паразитами или вредителями из мира насекомых мы должны создать среду, оказывающую сопротивление их размножению; борьба с амбарным клещом ведется, например, созданием в зернохранилищах температуры и влажности, неблагоприятных для его развития. Борьба с кровяной тлей *(Eriosoma lanigerum)* успешно проводилась при помощи искусственного разведения в пораженных тлею районах наездника *(Aphelinus mali)*. Покровительство многим птицам и охрана их помогают справиться со многими вредителями. Например, розовый скворец *(Pastor roseus)* является мощным фактором, сдерживающим размножение саранчи.

При разведении домашних животных опять-таки следует стремиться к созданию таких условий среды обитания, которые не мешали бы потенциально возможной для данной породы продукции мяса, шерсти, молока и т. д. стать реальной продукцией.

Биотический потенциал по Чэпману. Здесь мы подходим к учению о биотическом потенциале Чэпмана (Chapman, 1928). Учение это еще не является общепринятым. Но нам оно кажется вполне соответствующим тому определению экологии, которое дано нами в первой главе, и помогает более глубоко и образно понимать отношения между организмом и средою.

Чэпман считает, что экология, желая быть точной, должна стремиться свои данные выражать количественно. Пока мы изучаем количественно лишь физические факторы. Надо найти способ количественно выражать и сложные биотические реакции, найти для них единицу меры.

Исходным пунктом учения Чэпмана является мысль, что, прежде чем говорить о биотических факторах среды, надо принять во внимание некоторые основные унаследованные черты животных, которые в этой среде обитают и на нее реагируют. Такой основной чертой он считает прежде всего способность к размножению и к выживанию, т. е. способность вида к увеличению числа особей, его представляющих. Эту черту, различную у разных видов, он называет биотическим потенциалом. Это своего рода

алгебраическая сумма числа потомков, числа воспроизведений в году, отношения полов. Совершенно очевидно, что нельзя оценить количественные взаимоотношения вида, не зная его биотического потенциала, как нельзя изучать количественные взаимоотношения химического элемента, не зная его свойств.

Биотический потенциал вида является количественным выражением динамической силы вида, которая противопоставляется сопротивлению среды в борьбе за существование. Динамическая сила дрозофилы, дающей десятки поколений в году, конечно, больше, чем таковая цикады, у которой развитие из яйца до взрослого состояния длится до 17 лет. Чем сильнее сопротивление среды, тем выше должен быть биотический потенциал вида для того, чтобы вид мог выжить и оставить потомство. Примером могут служить упомянутые выше треска, с одной стороны, и колюшка, с другой, тигр и паразиты. Существование вида указывает, что между его биотическим потенциалом и средой установилось в процессе борьбы за существование известное равновесие. Ослабление потенциала вида или возрастание сопротивления среды ставит существование вида под угрозу. Вид распространяется, пока его потенциал превосходит сопротивление среды. Ослабление сопротивления среды вызывает усиленное размножение вида. Таким ослаблением сопротивления среды вызываются в значительной мере так называемые «напасти», массовые размножения вредителей.

Величину биотического потенциала можно определить для каждого вида. Определить можно по числу откладываемых при оптимальных условиях в известный отрезок времени яиц, по времени, потребному для развития генераций, по времени, необходимому для роста и т. д. По этим данным можно вычислить возможное число особей, развивающихся в определенный период. Максимальным числом молоди и минимальным периодом времени развития определяется максимальная скорость размножения. Этот максимум будет иметь место лишь тогда, когда все условия среды будут оптимальны. Необходимо определить влияние различных факторов среды на уклонения от потенциала; они могут быть, по мнению Чэпмана, выражены в терминах сопротивления среды биотическому потенциалу аналогично тому, как Ом измерял сопротивление среды электрическому потенциалу.

Применение понятия биотического потенциала не решает проблем отношения организмов к факторам среды, но помогает ясно представлять себе эти отношения, выражая последние количественно. Надо добиваться того, чтобы роль факторов выражалась в терминах их действия на организм, стремиться к тому, чтобы получить различные физические коэффициенты и константы для вида. Такие коэффициенты имеются для температуры. Например, температурный коэффициент 2 для домашней мухи означает, что число поколений мухи удваивается в сезон размножения, если температура была на 10° выше нормальной.

Абсолютный и неполный потенциал. Трудность заключается в том, чтобы дать биотическому потенциалу количественное выражение. Определить абсолютный потенциал, т. е. найти потенциал при самых оптимальных условиях, более чем трудно, так как трудно определить оптимальные условия. Но ведь и для измерения температуры, длины и т. д. мы пользуемся не абсолютными величинами, а условными (точка кипения воды при 760 мм давления обозначается как 100°, точка замерзания при тех же условиях как 0°, метр — известная 0,0000001-я часть $^1/_4$ меридиана и т. д.). Поэтому допустимо введение «неполного биотического потенциала», т. е. способности к воспроизведению при определенных условиях. Чэпман принимает для *Tribolium confusum* за биотический потенциал способность вида давать некоторую определенную популяцию при 27° С, 75% относительной влажности и в среде из чистой муки.

К сожалению, данных о биотическом потенциале даже хозяйственно важных видов еще нет. Полезно было бы установить ряд неполных потенциалов по температурной скале, по скале влажности, или питательной среды. Имея такие данные, можно сравнивать, с точки зрения сопротивления среды для данного вида, разные места его обитания, разные годы, разные режимы ухода и т. д. Джонсон (Johnson), сравнивал при помощи климограмм различные годы в Англии и в Иллинойсе (Урбана) и пришел к выводу, что те или иные уклонения элементов климата делали год особенно хорошим или плохим для овцеводства (рис. 58). Сглаженная фигура обозначает благоприятные в отношении температуры, осадков и влажности условия для овец в данном районе. В нее вписаны хайтерограммы и климограммы для дан-

ного года. Данные Джонсона были бы более выразительными, если бы он характеризовал годы не только качественно, как плохие или хорошие, но, зная предварительно биотический потенциал данной породы овец, выразил бы влияние уклонений от нормального климата в цифрах, показав уклонения от нормального потенциала.

Мы можем сравнивать численность популяций в разные периоды жизненного цикла и, таким образом, определять сопротивление среды для разных возрастов. Мы получаем, таким образом, возможность выражать действие условий среды на организм

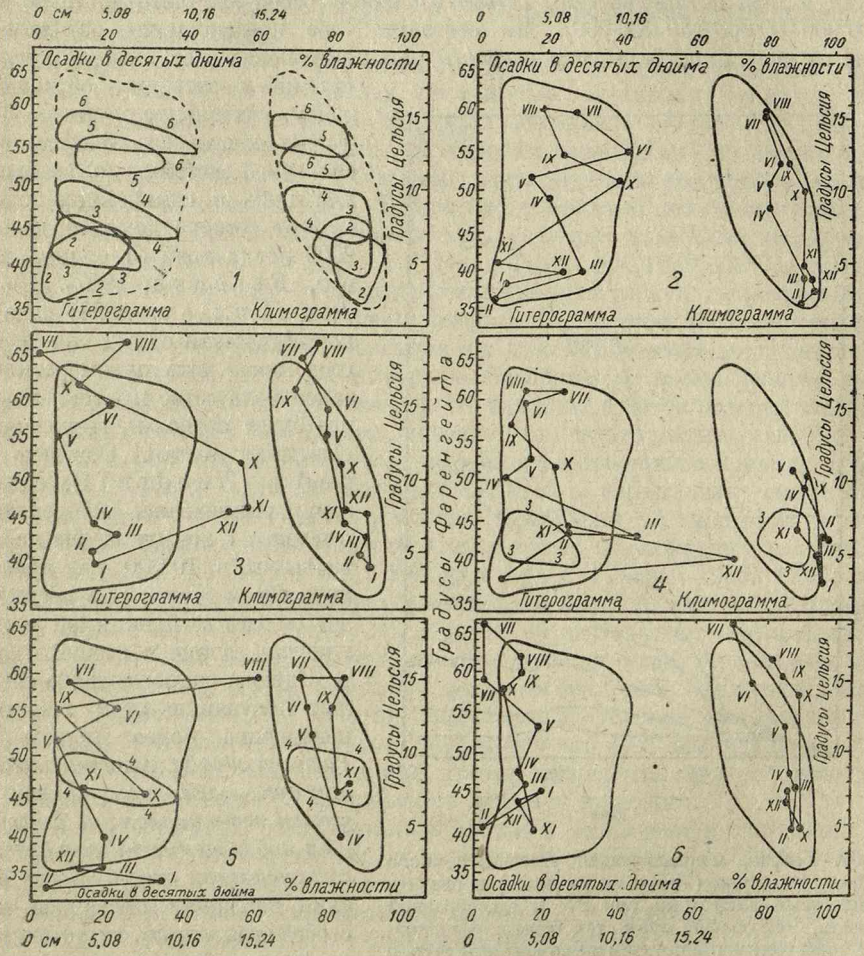


Рис. 58. Климограммы некоторых пунктов Англии в годы благоприятные и неблагоприятные для овцеводства.

1—климатические пределы для февраля, марта, апреля, мая и июня в хорошие для овцеводства годы в Англии; *2*—климограммы хорошего года (1909) в Ридинг (Англия); *3*—климограммы дурного года (1911) в Гастингсе (Англия), благодаря высокой температуре и влажности в течение июля и августа; *4*—климограммы дурного для овцеводства года (1914) в Ридинг (Англия), благодаря влажным марту и декабрю месяцам; *5*—климограммы дурного года (1917) в Раунтон (Англия) вследствие холодного весеннего периода в критические месяцы; *6*—климограммы дурного года (1921) в Кройдон (Англия), благодаря недостатку осадков, высокой температуре и влажности летом. (По Johnson.)

в количественных терминах, а вместе с тем получаем большую возможность воздействовать на те или иные популяции, так или иначе изменяя среду.

Принимая, что биотический потенциал вида, выработанный длительным отбором в соответствии с условиями существования последнего, относительно постоянен, мы будем иметь постоянную популяцию, если среда постоянна. Опыты Чэпмана с *Tribolium confusum* это хорошо иллюстрируют. Им взято было в серии опытов от 4 до 128 г чистой муки, и в каждый сосуд он посадил жуков — одну пару на 4 г муки. Мука ежедневно сменялась свежей, причем яйца, личинки, куколки и жуки предварительно тщательно и полностью выбирались. В результате длительного опыта,

в котором сосчитывались яйца, личинки, куколки и взрослые, получилось в каждом сосуде, конечно, не одинаковое число особей, но, независимо от того, сколько в нем было муки, по 43,97 ± 4,27 с вероятной ошибкой ± 2,88 особей на 1 г муки, при условии неизменных температуры и влажности (рис. 59).

У многих видов потенциал размножения колоссально велик, и лишь крайнее сопротивление среды держит популяцию на низком уровне. Так, хмелевая тля *(Phorodon humuli)* дает в год тринадцать поколений. Среднее число особей, производимых одной самкой, равно ста. Если бы каждая родившаяся особь достигла зрелости и дала потомство, то потомство одной особи за лето достигло бы 10^{22} (10 000 000 000 000 000 000 000). Мы составим себе представление об этом числе, взявши за меру пространство и скорость распространения света. Такое число тлей, ставши в затылок, образовало бы ленту, обходящую землю по экватору и выходящую за пределы земли и солнечной системы до звезды, видимой лишь в сильнейшие телескопы, свет от которой доходит до земли в 2500 лет (доходя от солнца в 8 минут, Forbush, 1907). По Гексли (Huxley, 1858) одна партеногенетическая самка тли в течение года может дать путем размножения такое количество протоплазмы, которое будет равно протоплазме всего населения Китая. Согласно Вудрёфф (Woodruff), одна инфузория, размножаясь беспрепятственно в течение 7 лет, дала бы массу протоплазмы, в 10 000 раз превосходящую объем земли, и в несколько сот лет больше всей видимой вселенной, включая солнце и планеты.

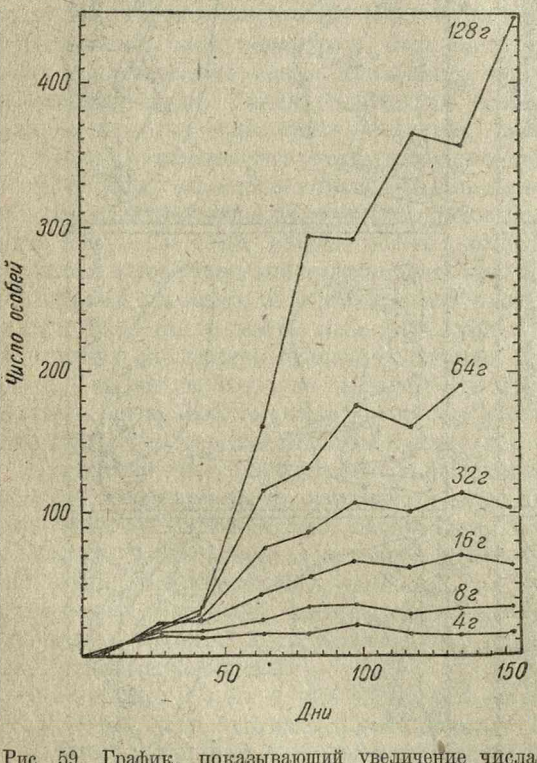


Рис. 59. График, показывающий увеличение числа особей мучного жука (*Tribolium confusum*) в различном количестве белой муки при 27° и однообразной влажности. Чем больше муки, тем больше развивавшаяся в ней популяция при том же самом числе жуков на один грамм муки. (По Chapman.)

Однако, сопротивление среды держит популяцию этих животных на неизмеримо более низком уровне. *Разница между потенциальным числом организмов, выражаемая биотическим потенциалом, и действительным наблюдаемым числом будет мерой сопротивления среды.* Когда биотический потенциал постоянен и число особей вида велико, сопротивление среды должно быть низко, а когда число особей мало, сопротивление должно быть велико.

Примером различия в сопротивлении среды может служить фактическое количество особей английского домашнего воробья в разных частях центральных и других штатов США. Здесь число гнездящихся пар их равно 11 на 100 акров (Cook, 1923). Оно колеблется в разные годы, но в известных пределах. А именно: в северной части центральных штатов число пар на 100 акров было в 1916—1920 гг. от 9 до 13, в северо-восточных штатах — от 3 до 7. Между тем скорость размножения воробья такова, что при свободном размножении одна пара воробьев в десять лет выросла бы до 275 716 983 696 особей (Barrows, 1899). Иначе говоря, на 100 акрах ежегодно должно было бы нарождаться 575 воробьев.

Сопротивление среды складывается из многих факторов, которые могут быть классифицированы как физические и биотические. Чэпман считает, что, рассматривая влияние физических факторов как сопротивление среды, надо найти и для них выражение не в терминах физической системы, а в терминах редукции потенциальных чисел организмов.

Различие биотического сопротивления от физического хорошо выявляется в тех случаях, когда какое-либо животное ввозится в новую страну, где, не встречая сопротивления ни со стороны физической среды, ни со стороны паразитов, начинает усиленно размножаться и становится бедствием. Но впоследствии ввозятся паразиты, и представляемое ими биотическое сопротивление низводит число вредителей до таких размеров, когда оно уже не имеет экономического значения. Таких примеров мы имеем очень много в истории прикладной энтомологии. Под этим углом зрения подходит к вопросам прикладной энтомологии У о р д л. Конкуренция межвидовая и внутривидовая, влияние хищников, паразитов могут рассматриваться как пример биотического сопротивления среды.

Одна из задач экологии — определить биотический потенциал тех видов, которые нас почему-либо интересуют (вредители, промысловые, охотничьи, домашние), а затем выяснить роль различных факторов в редукции потенциальной скорости возрастания этих видов, а также установить факторы, обусловливающие иногда чрезмерное увеличение числа особей вида («напасти»). По мнению одних, причины редукции и возрастания числа особей лежат во внешней среде. В особенности большое внимание уделяется при этом роли климата. «Нельзя более сомневаться, — говорит известный исследователь в области защиты растений Ф р и д е р и х с (F r i e d e r i c h s, 1929, 1930), — что климат или погода во многих случаях определяют появление напасти на большом пространстве, и возможно, что это имеет очень общее значение». А в другом месте: «Из различных эпидемиологических исследований последних лет и из собственных автор вывел заключение, что наибольшая часть насекомых не становится во время напасти жертвой врагов, но погибает по другим причинам, и что малый их остаток большей частью уничтожается потом врагами». «Но нельзя, конечно, все сводить только к внешней среде. Большую роль играет сам организм, величина его потенциального приплода и способность сопротивляться нормальным условиям среды, т. е. нормальная смертность для данного вида. Одни и те же условия различно отражаются на смертности различных видов, и поэтому периодичность падежей или массовых размножений для различных видов неодинакова» (С е в е р ц о в, 1930). Г а у з е (Gause, 1930, 1931), изучая *Orthoptera*, стремится дать математическое выражение соотношению между плотностью популяции вида и факторами среды. На абсциссе он откладывает выраженный количественно экологический фактор, на ординатах — изобилие вида. Кривая дает соотношение (приблизительное) между изобилием и данным фактором. Этим путем, анализируя кривую, можно установить средние экологические условия для каждого вида и степень пластичности вида, что важно для определения его роли как индикатора среды.

Учение о биотическом потенциале еще требует разработки, но оно может быть очень важным и плодотворным в разрешении вопросов практики.

Нам кажется полезным распространить учение о биотическом потенциале и на другие свойства и признаки организма, в особенности в вопросах экологии домашних животных, и говорить о потенциале роста, потенциале оброслости шерстью или шерстности, потенциале молочности, мясности, сальности и т. д. Влияние среды на домашних животных следует выражать в количественных терминах. Это очень важно при решении вопросов интродукции (акклиматизации).

Изучать сопротивление различных факторов среды следует на разных стадиях развития, беря различные признаки в качестве показателей. Выше уже говорилось о том, что разные стадии развития животных, повторяя разные стадии филогенеза, а кроме того обладая специфическими для каждого возраста адаптациями к среде обитания, представляют собой различные системы с различным отношением к факторам среды. Сопротивление среды будет для них различно. Примером может служить упомянутое выше различное отношение к погодным факторам взрослых овец и ягнят.

ГЛАВА ТРЕТЬЯ

АРЕНА ЖИЗНИ И ЕЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЯ

Необходимость подразделений арены жизни. Жизнь находится в теснейшей зависимости от среды, т. е. от факторов: климатических, эдафических и биотических. Влияние оказывают не только отдельные факторы, но и их комбинации, констелляция факторов. Каждый организм требует для своего существования определенной констелляции последних. Обладая некоторой пластичностью, организмы могут переносить колебания факторов, происходящие в известных пределах. Эта способность у разных видов различна, имеет больший или меньший диапазон. Этим определяется в значительной мере распределение животных и растений и их группировка в так называемые биоценозы (см. ниже).

Основные факторы жизни, необходимые для ее существования, имеются налицо повсюду. Поэтому и жизнь распространена всюду. Исключения крайне редки, да и те находятся под сомнением. Лишенным жизни считается Мертвое море, содержащее 23,13% соли, лишены жизни отравленные сероводородом глубины Черного моря. Довольно богатая и разнообразная флора и фауна может жить в горячих ключах (до $t° = 89°$, по Brues, 1927); в казавшихся бесплодными, накаляемых солнцем песках Кара-Кумов обнаружены микроорганизмы, как и в соленых грунтовых водах этой пустыни (Бродский и Янковская, 1929, Бродский, 1929).

Однако как плотность населения, так и состав и характер группировок растений и животных, населяющих те или иные части земной поверхности, далеко не одинаковы. Различия видового состава часто определяются причинами историческими, различия же в плотности населения и различия в экологическом характере составляющих это население организмов возникают благодаря различиям в комбинациях факторов. Комбинации эти бесчисленны, ибо даже количественные отличия одного и того же фактора вызывают уже качественно различные явления. Но в распределении этих бесчисленных комбинаций факторов наблюдаются некоторые определенные закономерности. Возможной оказывается классификация этих комбинаций. А отсюда возможным является подразделение арены жизни по экологическим признакам.

Теоретическая разработка проблемы такого подразделения арены жизни является весьма важной для экологического районирования не только в научных исследованиях, но и в практических целях.

Задача эта нелегкая. Прежде всего не может быть такой системы, которая была бы применима ко всем животным и для всякой цели. Для разных животных и принцип и мера будут различны. В дальнейшем изложении мы имеем в виду, главным образом, позвоночных животных и насекомых, экологическое распространение которых легче увязать с распространением типов растительности, т. е. легче создать экологическое подразделение арены жизни, имея в виду распределение и животных и растений.

Подразделение арены жизни на дробные единицы, носящие свои названия, не есть лишь введение лишней терминологии. Оно имеет практическое значение. Оно нужно для описания и более детального изучения биотического комплекса. Мы стараемся найти факторы, определяющие то или иное явление, выясняем взаимоотношения среды и организмов. Мы стремимся выявить, определить то «сито», через которое просеиваются, отбираются виды, организующиеся в «биоценозы». И чем более дробное деление сумеем мы провести, тем ближе подойдем к установлению факторов, определяющих

состав и экологический характер природных группировок организмов, к пониманию закономерностей в этой области.

За немногими исключениями большинство организмов занимает свой определенный (экологический) участок жизненной арены. Каждый участок занят своей группировкой растений и животных. Ее физиономия зависит от всей суммы условий, господствующих на участке: от климатических, эдафических и биотических факторов. Чем дробнее будет наше деление жизненной арены, чем меньше основная ее единица (не в пространственном, а в экологическом смысле), тем меньшая сумма факторов будет определять здесь формы жизни, тем проще взаимоотношения, тем легче их понять.

Подразделения арены жизни. Создавая ту или иную классификацию, всегда являющуюся в известной мере условной, надлежит стремиться к тому, чтобы эта классификация не имела чисто формального значения, не была бы только лишней терминологией, что всегда лишь засоряет науку. Классификация должна быть практически ценной, рабочей, давать возможность легко и быстро разбираться, ориентироваться в известной категории явлений, легко и четко их описывать, обеспечивая возможность дальнейшей углубленной работы.

Попытку дать такую схему системы делает Гессе (Hesse, 1924). Его система базируется на группировке факторов, климатических и эдафических.[1] Основной единицей арены жизни у него является *биотоп*. Этим названием обозначаются участки арены жизни, сходные по основному характеру жизненных условий и по населяющим их, приспособленным к их условиям «жизненным формам», отличающимся от таковых других мест. В пределах биотопа существуют *фации* (старый геологический термин), модификации биотопа, основанные на второстепенных признаках.

Сходные биотопы объединяются в *биохоры* или в *жизненные округа*. Их можно подразделять на подокруга или объединять последние в главные округа. В качестве примера биотопа Гессе приводит каменистую пустыню, которая с другими близкими биотопами — песчаной пустыней, щебнистой и глинистой — объединяются в биохор, или жизненный округ, — пустыню. Тогда, надо думать, пески бугристые, грядовые, барханные следует рассматривать как фации. Или другой пример: из биотопов — илистый берег, песчаный берег, галечниковый, ракушечный — слагается подобласть: плоский низменный берег. С другой подобластью — скалистый берег — она образует жизненный округ или биохор — морской берег.

Жизненные округа и главные округа объединяются в высшие единицы — *биоциклы*, или жизненные области: море, пресные воды и суша.

В пределах биоциклов существуют различия, которые создают вертикальные пояса и широтные зоны. Биохоры будут отличаться в зависимости от того, в каком поясе и в какой зоне они находятся.

Все эти деления, по Гессе, совершенно независимы от различий, исторически сложившихся, — фаунистических царств и областей. Биотопы и биохоры охватывают области одинаковых комбинаций факторов; их животное население может иметь одинаковое происхождение, но это не обязательно. Одинаковое происхождение имеет место в фаунистических областях.

Схема Гессе имеет весьма существенный недостаток: в ней отсутствует какой-либо принцип деления арены жизни, имеются лишь примеры тех или иных подразделений. Определение, даваемое им биотопу, в равной мере относится и к биохору. Но какой принцип следует класть, деля арену жизни на биохоры, а биохоры на биотопы, — этого Гессе не указывает, а потому его система деления и не вошла в практику, не может быть рабочим приемом.

Система подразделений арены жизни должна быть построена на твердом экологическом принципе, а не на географических координатах, должна быть показателем распределения климатических и эдафических факторов и служить базой для понимания распределения природных комплексов растений и животных и их классификации.

Зоны жизни. Климат прежде всего зависит от географической широты места и высоты последнего над уровнем моря. Климатом же определяются и эдафические факторы. Для позвоночных животных главную группу биотических факторов составляет растительность. А ее характер определяется климатом и почвой. Следовательно,

---

[1] Речь будет итти здесь лишь об экологическом делении суши, так как воды мы намеренно не касаемся.

составляя систему подразделений арены жизни, подразделений, характеризуемых различными констелляциями факторов, надо прежде всего исходить из климата. Для этой цели служит понятие «зоны жизни». Зоны жизни являются основным делением суши. Понятие это введено и развито в ряде работ Мерриэм (Merriam, 1890). Изучая горную область San Francisco в Аризоне и пустыню Малого Колорадо, он показал, что от подножия до вершины можно установить семь зон, каждая из которых характеризуется особыми, ей свойственными организмами, растениями и животными. Свою идею о зонах Мерриэм распространил на всю страну и, пользуясь отчасти уже имевшейся терминологией, частью модифицируя ее, различил и широтные зоны: Арктически-альпийскую, Гудзонову, Канадскую, Переходную, Аустральную верхнюю, Аустральную нижнюю, Тропическую. На западе США для аустральных зон введен иной термин: Верхнесонорская и Нижнесонорская. В работе 1894 г. Мерриэм формулировал законы, согласно которым температура определяет распространение наземных растений и животных к северу и к югу.

Работа Мерриэма являлась первоначально работой фаунистической и была

Рис. 60. Уоллесовское подразделение Неарктической области на 4 подобласти.

Несогласие с этими 4 областями составляет главный предмет обсуждения в первоначальной работе Мерриэма, выдвинувшей схему «зон жизни». (По Wallace из Shelford.)

Рис. 61. Три главных области Мерриэма.

Бореальная область обозначена белым и белыми кружками, Сонорская область — черными и Тропическая — сплошным черным цветом. Бореальная область делится на Арктическую, Гудзонову и Канадскую зоны; Сонорская делится на Переходную, Верхнюю Аустральную и Нижнюю Аустральную; Сонорская и Переходная разделяются на сухую западную и влажную восточную части. (По Anthony из Shelford.)

направлена против Уоллеса, установившего в 1876 г. зоогеографические подобласти для неарктической области. Как можно видеть из рис. 60, Уоллес делил последнюю на 4 подобласти, из которых одна — Канадская идет в широтном направлении, трансконтинентально, а три: Калифорнийская область, область Скалистых гор и Аллеганская — идут в меридиональном направлении. Мерриэм полагал сперва, что основным фактором распределения животных является температура. Позднее он ввел поправку на влажность и разделил переходную, аустральную и тропическую зоны на западную сухую и восточную влажную части. Его зоны идут трансконтинентально в широтном направлении (рис. 61). В работе 1892 г. он показал, что север отличается от юга большим количеством родов птиц и млекопитающих, нежели влажный восток от сухого запада. Следовательно, по его мнению, главным фактором распределения животных является температура.

Мерриэм придавал при этом значение лишь тем факторам климата, которые действуют на животных в течение периода роста и размножения последних, т. е. в летний сезон. Лишь условия этого периода определяют, по мнению Мерриэма, распро-

странение растений и животных, так как в остальные сезоны они или впадают в спячку и недеятельное состояние, или мигрируют. Какие именно температуры являются критическими и определяют распространение, Мерриэм пытался установить по изотермам, наиболее совпадающим на карте с границами его «зон жизни» в период развития, считая, что это совпадение указывает на причинную связь.

Однако Мерриэм полагал, что имеют значение не средние температуры, но так называемая сумма температур. Согласно этой идее, «в любой год достигается та же самая стадия развития растительности, когда сумма средних дневных температур достигает одной и той же величины».

Определив суммы температур для ряда точек на континенте Сев. Америки и соединив линиями точки с одинаковыми суммами температур, Мерриэм получил совпадение этих линий с северными границами зон жизни. На этом основании он формулировал свой *первый температурный закон:* «северная граница распространения животных и растений (каждого вида, *Д. К.*) определяется всей суммой тепла в течение сезона роста и размножения». Для определения южной температурной границы распространения животных и растений Мерриэм нанес на карту средние дневные температуры шестинедельного периода в течение самой жаркой части лета. Полученные таким образом изотермы совпали с южными границами зон жизни. Отсюда Мерриэм вывел *второй температурный закон*: «животные и растения ограничиваются в своем распространении на юг средней температурой короткого периода в самой жаркой части года». В качестве примера он указывает, что северная граница переходной зоны жизни определяется суммой средних дневных температур, равной примерно 10 000°, северная граница Верхней Аустральной зоны — суммой в 11 500°, Нижней Аустральной зоны — в 18 000° и Тропической зоны — в 26 000°. Южная граница Арктической зоны определяется, по мнению Мерриэма, нормальной средней температурой в 10° в течение шести последовательных самых жарких недель, граница Гудзоновой — температурой в 14°, Канадской — в 18°, Переходной зоны — в 22° и Верхней Аустральной в 26° С.

Понятие зоны жизни, несмотря на то, что у Мерриэма оно имело базис более фаунистический, чем экологический, привилось среди экологов США, а не только среди фаунистов (орнитологов и маммологов в особенности). Им широко воспользовалось Биологическое бюро департамента земледелия США. По всей стране был проведен ряд исследований, результатом которых явились детальные карты распределения «зон жизни» в штатах. С определенными зонами жизни, характеризующимися некоторым комплексом факторов, связываются определенные сельскохозяйственные возможности. В работе Мерриэма (1898) выдвинута та точка зрения, что «распространение местных животных и растений может быть координировано с успешным распространением культурных злаков».

Этим понятием стали пользоваться при описании районов и зоологи: Шму (Schmoe, 1925), Бейли (Bailey, 1928, 1936), Гринелл и Сторер (Grinell and Storer, 1924), Франк Чэпман (Chapman Fr., 1917, 1926, 1928), Гольдман (Goldmann, 1920), Антони (Anthony, 1928), Тэйлор (Taylor W., 1924). Особенно следует отметить работы Фр. Чэпмана, давшего блестящее изображение и истолкование распространения птиц в Колумбии и Экуадоре, и работу Гринелла и Сторера, содержащую прекрасные схемы, иллюстрирующие понятие «зоны жизни». Понятие это связывает распределение животной и растительной жизни с характером условий окружающей среды, причем на первое место, как мы видели, Мерриэм выдвигает климатические факторы.

Однако, против мерриэмовского понятия «Зона жизни» появились возражения. Сразу же бросилось в глаза, что взгляды Мерриэма на то, что в определении границ распространения животных повинна почти только температура, слишком упрощены и схематичны. Мы знаем (например, по работе Кенди, 1932), что северная граница и изобилие птиц определяются не только низкой температурой, но и недостатком пищи, света, продолжительностью дня и ночи, южная — дневными максимумами и т. д.

Далее, сезон размножения и роста вовсе не является единственным временем, когда температура может эффективно влиять на распространение животных и растений. Простое совпадение на карте изотерм с границами зон без экологической базы еще не доказывает, что температурный фактор является решающим. Может иметь значение, например, число последовательных часов с температурой ниже нуля.

Кроме того, вычисление сумм температур у Мерриэма было неправильным. Мерриэм считал порогом развития всех растений и животных температуру в 6° С (основываясь на данных де Кандолля 1835 г.). Поэтому он вычитал эту температуру из средних суточных температур за весь период размножения, суммировал остатки и полагал, что получает суммы температур, необходимые для развития. Сделав это для большого количества мест, он думал получить характеристику зон жизни. Но порог развития активности неодинаков для разных животных. Да и для одного и того же вида он различен в связи с различиями во влажности и с другими факторами у разных генераций (см. гл. II).

Против мерриэмовских «зон жизни» высказался ряд авторов в США.

Так мы читаем у Шелфорда: «Какова бы ни была заслуга или отсутствие заслуги у этой работы (речь идет о работе Мерриэма), она дает чисто статистический очерк предлагаемых отношений животных и растений к одной черте климата, именно к температуре. Она не идет дальше, к анализу причины присутствия организмов или их динамических отношений». Эта оценка Шелфорда (Shelford, 1929) совершенно справедлива, как это и было указано выше; мы должны признать, что оба мерриэмовские закона распространения животных и растений не могут быть приняты (Kendeigh, 1932). Мерриэмовские зоны жизни в том их пространственном выражении, как он их нарисовал, не существуют, они не располагаются поперек континента (рис. 62). Наоборот, как указывает Шелфорд (1934), «бизон, вилорогая антилопа, луговая собачка, степная лисица, фактически все более важные животные степи, распространены через три зоны и образуют нашу наиболее известную растительно-животную формацию (биом)».

Рис. 62. Распространение главных растительно-животных сообществ Северной Америки, выраженных растительными климаксами (формациями). (По Weaver и Clements из Shelford.)

Все возражения Шелфорда говорят о том, что Мерриэм неправильно вычертил свои зоны жизни, не совсем правильно обосновал вводимое им понятие, уделяя слишком большое внимание температуре и недостаточное другим климатическим факторам, неправильно строя изотермы; но возражения эти нисколько не колеблют правильность принципа подразделения арены жизни с экологической точки зрения, прежде всего на зоны жизни, отличающиеся одна от другой по основным чертам климата.

Шелфорд делает еще следующие возражения против понятия «зоны жизни»: 1) зоны жизни являются делением, построенным на различии видов, поэтому относятся к области биогеографии, экология же интересуется условиями жизни и физиологическими отношениями. Поэтому употребление понятия зон жизни приводит к тому, что область, экологически цельная, делится, и часть ее относится к разным зонам; 2) в зону входят неравноценные сообщества — и те, которые являются производными климата, и те, которые являются лишь стадиями развития и определяются «местными» условиями — почвой, водой и т. д. Однако и эти возражения Шелфорда относятся к тому, как Мерриэм конкретно представлял себе 3 зоны жизни США, а не к самому понятию. Понятие зоны жизни, как мы его представляем, и как понимает его целый ряд исследователей, является именно экологическим понятием, основанным на различии комплекса условий, прежде всего климатических. Группировки, связанные с различными биотопами, входящими в зону, являются различными стадиями развития. Другим американским экологом, возражающим против деления арены жизни на зоны жизни, является Дайс (Dice).

Адамс (Adams) вводит еще новые термины для обозначения подразделений арены жизни: «Большая среда» (major environment) и «малая среда» (minor environment), возражая против мерриэмовского понятия зон жизни с генетико-зоогеографической точки зрения, справедливо считая, что объяснение современного распространения животных только ныне действующими условиями (климатическими законами Мерриэма) слишком просто: необходимо считаться еще с историей фауны.

Однако самого основного факта, что жизнь растений и животных находится в значительной зависимости от климатических факторов, и от температуры в частности, отрицать нельзя. Первоначальное деление арены жизни должно быть построено на распределении климатических факторов, так как последние являются наиболее важными.

Зона жизни как экологическое понятие. Ввиду всего вышесказанного в представление о «зонах жизни», созданное Мерриэмом, необходимо внести существенную поправку.

Мы считаем понятие зоны жизни чисто экологическим: *«зоной жизни» следует называть пространственно выраженный комплекс факторов, прежде всего климатических; комплекс этот характеризуется преобладанием в области его распространения определенной завершающей* [1] *растительной формации с соответственными груп-*

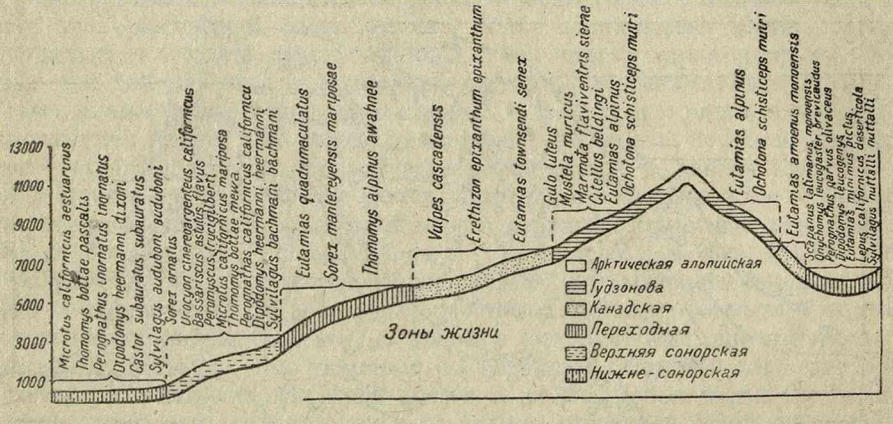


Рис. 63. Поперечное сечение Сиерра Невада в области Иоземита, иллюстрирующее «зоны жизни», характеризуемые млекопитающими. Последние или ограничены той или иной зоной жизни, или наиболее изобилуют в ней. (По Grinell.)

пировками животных. «Зона жизни», в смысле занимаемой ею территории, — это зона с преобладанием того или иного экологического комплекса: альпийских лугов, хвойного леса, лиственного леса, степи, пустыни и т. д. Каждая зона жизни характеризуется определенными группировками и некоторыми видами — индикаторами. Пример можно видеть в работе Гринелла о Йоземитском парке (рис. 63).

В Средней Азии, например, индикаторами зон жизни могут считаться жаворонки. В пустынной зоне распространены: *Galerida cristata, Calandrella minor;* в степной — *Melanocorypha calandra,* в альпийской — *Eremophila.*

Что в распределении по зонам играет роль климат (прямо и косвенно), показывают следующие примеры. Розовый вьюрок *(Leucosticte tephrocotis dawsoni)* живет в Сиерра-Невада в Калифорнии на высоте 3050 м. На склонах Маунт Рэнир, возле Сиэттла, он спускается до 1980 м. На Мак-Кинли, в Аляске, он держится на высоте 1220 м, а в арктической области — на уровне моря. Таким образом он является индикатором арктической, альпийской зоны. В Средней Азии подобный пример дает чекан-попутчик *(Oenanthe oenanthe oenanthe)*, который на севере (в Казахстане, Западной Сибири, в РСФСР) держится в типцовой степи на равнине, а в Средней Азии поднимается с этой степью в альпийскую область.

В нижних зонах мы видим преобладание форм южного происхождения, в верхних — северного. Так как зона есть результат климата, а температура, влажность и осадки меняются от целого ряда локальных причин, то зоны могут смещаться по вертикали и

[1] Завершающая формация, соответствующая господствующему в настоящее время климату.

по горизонтали: верхние зоны струями или пятнами спускаются вниз, нижние зоны поднимаются кверху, северные зоны заходят в южные, южные в северные (например, тундра в область леса, лес в тундру); зоны внедряются одна в другую. Если бы зона была понятием географическим (как это отчасти считал Мерриэм), то это явление было бы непонятно. Но, повторяем, зона жизни есть понятие экологическое (рис. 64).

То обстоятельство, что Мерриэм придавал зонам значение прежде всего фаунистическое, что он ошибочно располагал их в США в широтном направлении, тогда как расположение этой страны между двумя океанами и рельеф ее производят смещение зон и располагают их частью меридионально, что зоны эти не располагаются трансконтинентально, — не должно нас смущать. Если мы говорим «зона», то этим мы вовсе не говорим ничего ни о широтности, ни о трансконтинентальности, а только о зональности. Зоны жизни, создаваемые климатом, большею частью совпадают с широтными границами, но не всегда, так как климат определяется не только широтою. Пример мы видим в меридионально расположенной степной зоне Северной Америки.

Исторический критерий, играющий столь важную роль в делении биогеографическом, при районировании экологическом отступает на задний план.

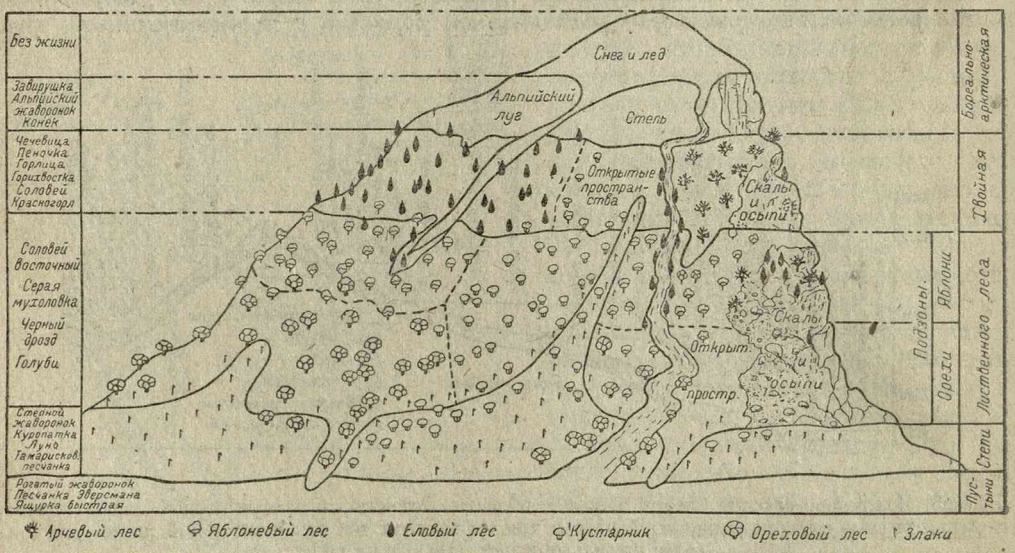


Рис. 64. Схема, иллюстрирующая понятия «зона жизни» и «биотоп».

Налегание зон жизни друг на друга, захождение одной зоны в другую, повторение биотопов в разных зонах (например, биотоп — скалы). (По Кашкарову.)

Биотоп. Подразделения арены жизни на зоны по признакам климатическим, однако, недостаточно.

Растительность и животный мир зависят не только от климатических факторов, но и от эдафических, почва же может быть зональной и зависеть от климата или незональной и меняться в пределах зоны от различных причин, благодаря экспозиции, местным токам воздуха, потокам холодной воды, близости больших водоемов и тому подобным моментам, создающим местный климат. Благодаря этому в пределах каждой зоны создается ряд комплексов условий, характеризуемых своими группировками видов. Эти подчиненные зонам комплексы американские авторы называют местообитаниями (Habitat). Последний термин мы употребляем в другом смысле (см. ниже). А те комплексы, входящие в зону, о которых идет речь, будем называть термином Гессе—«*биотоп*».

«*Биотоп*», *следовательно, является пространственно выраженным комплексом определенных эдафических факторов (по* Станчинскому, *местных, экотопических), плюс еще местные климатические, создаваемые рельефом, экспозицией склона, характером почвы и т. д.* Комплекс, называемый биотопом, занимает лишь часть зоны, но один и тот же биотоп может повторяться (не будучи, конечно, в полном смысле тожественным) в различных зонах. Так, например, скалы и осыпи могут быть и в равнинах («останцы» в пустыне, например), и в горах на различной высоте;

также степь, луга, озера и болота. Конечно, болота равнины, камышевые или тростниковые, не будут тожественны с болотом высокогорным, или «саз ом», и т. д.

В каждой зоне преобладающим является тот или иной биотоп со своей группировкой растений и животных, которая и характеризует биотоп, как соответственная группировка характеризует каждую зону жизни.

Здесь следует отметить, что применение термина «биотоп» к органам или ко всему хозяину тех или иных паразитов совершенно неправильно. Биотоп есть подразделение арены жизни, в частности — подразделение зоны: хозяин по отношению к населяющим его паразитам является лишь звеном в цепи биоценотических взаимоотношений, а вовсе не биотопом. Для живущих на грызунах пустыни и на домашних животных клещей биотопом, как и для их хозяев, является тот или иной вид пустыни, а не животные, которых они сосут. Поэтому предложенный акад. П а в л о в с к и м (1937) термин «гостальный биотоп», которым он обозначает органы хозяина, в которых живет паразит, мы не можем признать правильным (К а ш к а р о в, 1939).

«Большая среда» и «малая среда» А д а м с а ничем по существу не отличаются от понятий «зона жизни» и «биотоп».

Повторяем: «зона жизни» — понятие экологическое; под зоной жизни разумеется определенный пространственно выраженный комплекс факторов, главнейшие из которых — температура и осадки, их количество и распределение. Комплекс имеет определенное пространственное распределение. Такое определение вполне примиримо с идеей развития: область, занятая данной зоной жизни, характеризуется преобладанием в ней той или иной завершающей формации, соответствующей господствующему здесь климату. Зоны меняются с широтой, с высотой и с рядом других условий; характеризуются видами не только завершающей группировки, но и теми видами группировок — стадий развития, которые встречаются только в данной зоне.

Зоны жизни и климатические пояса. «Зоны жизни» совпадают не со школьными климатическими поясами, а в известной мере с реальными климатическими областями, как они изображены по Г е р б е р т с о н у у Т э й л о р а (см. рис. 98), ибо они создаются климатом, всей климатической констелляцией (соотношением факторов), имеется налицо только известное соотношение с широтой. Гораздо определеннее их соответствие с высотой, которая, конечно, меняется в зависимости от широты местности и от ряда других факторов. Так, например, на Кавказе и в Средней Азии одни и те же зоны жизни располагаются на разной высоте, то же и в разных частях Средней Азии. На разной высоте располагаются они и на склонах различной экспозиции. Полного соответствия зон, расположенных на различной широте и на различной высоте, не будет, так как, хотя температура с высотою падает закономерно, полного повторения климатических условий по мере движения к северу и по мере движения кверху над уровнем моря не имеется.

Ввиду этого многими ботаниками предлагается, говоря о вертикальных зонах, обусловленных климатическими влияниями, называть их не зонами, а поясами.

Зоны жизни в нашем понимании лишь отчасти совпадают с введенным еще в 1913 г. Л. С. Б е р г о м (1913 и 1931) в литературу понятием «ландшафтные зоны», «которые имеют в общем приблизительно широтное простирание, что стоит в связи с таким же простиранием климатических и почвенных поясов». В качестве примера ландшафтных зон Б е р г приводит зоны тундр, лесов, степей, пустынь, гор лесной зоны, гор пустынной зоны и т. д.

Разница между нашим пониманием зон жизни и ландшафтными зонами Б е р г а заключается в том, что мы считаем зоны жизни подразделениями арены жизни, характеризуемыми климатическими условиями и дающими приют определенным группировкам растений и животных. У Б е р г а последние входят в состав ландшафта наравне с рельефом, водами, климатом и т. д. Наше понятие «зоны жизни» определенно, так как каждая зона характеризуется определенным типом климата.

Подразделение арены жизни на «зоны жизни», на «биотопы», характеризуемые определенными видами (см. ниже), является в высшей степени целесообразным, так как описание района на основе этих понятий сразу дает представление о климате, эдафических факторах, естественных ресурсах из мира живой природы и хотя бы первую ориентировку в сельскохозяйственных возможностях, связанных с зонами и биотопами того или иного пункта на карте. Понятия эти были перенесены автором настоящей книги на почву Средней Азии, причем понятие зоны жизни у нас

несколько иное, нежели у экологов США: мы подчеркиваем значение зон не как географических или топографических, а как экологических понятий (Кашкаров, 1927, 1928, 1934, 1936; Кашкаров и Курбатов, 1929; Кашкаров и Коровин, 1930).

Американские авторы употребляют для обозначения зон жизни Северной Америки и северной части Южной названия, указывающие области наибольшего распространения данной зоны: Гудзонова, Канадская и т. д. Правильнее называть их по имени завершающей формации: растительной и животной. Мы для Средней Азии, например, принимаем следующие зоны и подзоны: зона жаркой пустыни (представленная южным и северным типом), зона предгорной полупустыни, зона степи (типы: типцово-ковыльная и сухая разнотравная), зона лиственного леса, зона хвойного леса (подзона арчи и подзона ели), зона субальпийская (зона подавленной древесно-кустарниковой растительности), зона альпийская и зона арктически-альпийская (рис. 65). Приведенные названия зон совпадают с названиями и распространением растительных формаций. Имея в виду существующую теснейшую связь климатических факторов, растительных, животных группировок, мы можем это сделать.

Зоны жизни широтные также целесообразнее называть не по местам наибольшего их распространения, а по преобладающим в них растительным формациям, например, для Палеарктики: зона тундры (арктическая), лесотундры, зона хвойных лесов (тайги), зона лиственных лесов, лесостепь, степная зона, зона пустынь.

На основе литературных данных и личного посещения США мы считаем возможным проводить параллели с зонами жизни Северной Америки, принимая, конечно, во внимание бо́льшую континентальность Средней Азии, благодаря чему некоторые зоны подавлены.

Мы называем зонами и широтно расположенные, созданные климатом комплексы и вертикальные, не противополагая широтных зон вертикальным поясам, хотя они, конечно, не являются тожественными. Но ведь и одна и та же широтная зона не является тожественной в разных частях своего пространства; например, западносибирская тайга сильно отличается от средне- и восточносибирской, а все же все они принадлежат к одной зоне. Также сильно разнятся и разные типы лиственного леса в пределах зоны лиственных лесов, степи, пустыни и т. д.

Возникает вопрос, чем считать, например, участки лесные в степной зоне, участки степи в зоне леса: биотопом или примером внедрения одной зоны в другую? Вопрос следует решать особо в каждом конкретном случае, в зависимости от того, чем определяется наличие степи в лесной зоне: климатическими или эдафическими условиями. Например, американские прерии, пересекающие лесную широтную зону, являются степной «зоной жизни», так как определяются климатом, более сухим в западной части США. Но могут быть участки степи в другой зоне, обусловленные наличием эдафических условий. Например, дубравы так называемой «лесостепи» являются биотопом в зоне степи, так как развитие их обусловливается эдафическими факторами, и экоклимат дубрав, отличаясь, конечно, от экоклимата окружающей равнины, все же является климатом степной зоны, а не лесной.

Недостаточность деления арены жизни на зоны и биотопы. Следует отметить, однако, что классификация подразделений арены жизни требует дальнейшей разработки. Она не может быть единой для всей суши. Она должна быть построена по типу менделеевской системы элементов, или по типу гомологических рядов, где будет проведена параллель между экологически гомологичными зонами жизни разных стран и их биотопами, которые в разных странах при всем сходстве типа все же будут иметь иногда значительные различия. В основу классификации следует положить «зоны жизни». Классификации следует дать для каждой области отдельно.

Во многих случаях зону жизни придется дробить на *подзоны*. Так, например, пустынная зона жизни Средней Азии и Казахстана легко делится на два отличающиеся по климату типа: *подзона южных среднеазиатских пустынь и подзона северных пустынь центральноазиатского характера*. Также две подзоны будут в степях Средней Азии и т. д. Зона хвойных и смешанных лесов (тайги) должна быть разбита на подзоны, быть может, надо ввести еще какое-либо подразделение по климату же. Биотопы могут иногда объединяться в *комплексы биотопов*. Крупный оазис среди пустыни состоит из ряда родственных между собою биотопов, которые могут быть объединены под этим именем. Быть может, в некоторых случаях придется выделять единицы меньшего объема,

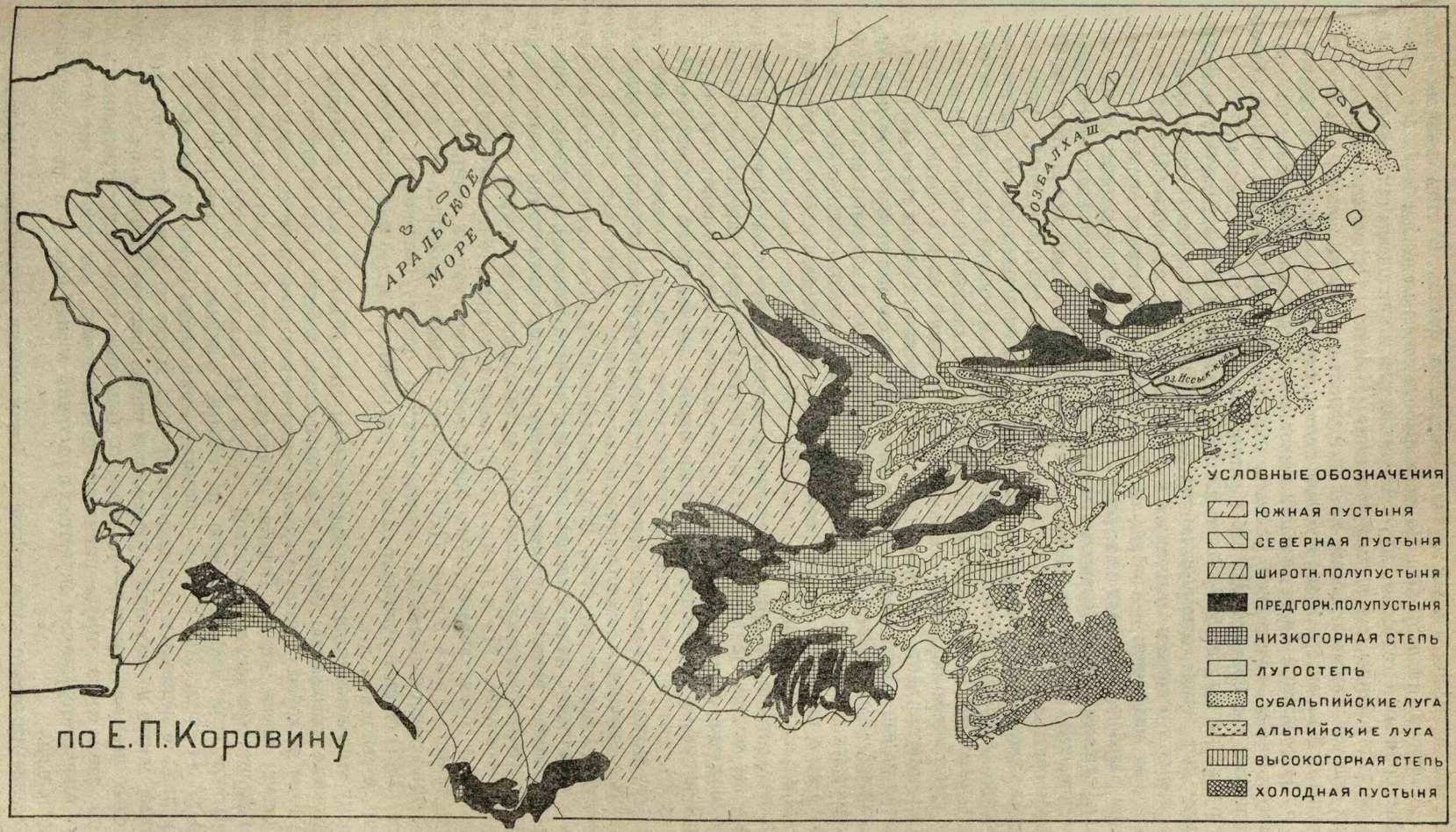


Рис. 65. Зоны жизни Средней Азии. (По К о р о в и н у.)

чем биотоп, применяя особые термины, например фация. В этом вопросе должно быть достигнуто единообразие. Но такая работа еще не сделана.

Местообитание, стация, ярус. Американские и английские экологи вместо слова «биотоп» употребляют слово «местообитание» (Habitat). Однако правильнее и лучше термин «местообитание» относить не к подразделениям арены жизни, а к виду, к его экологической характеристике, а термин биотоп относить к арене жизни; следует говорить о местообитании вида, который может занимать лишь часть биотопа, характеризуемую особым сочетанием условий, или, наоборот, выходить за пределы биотопа, занимая два, три биотопа. На это обратил внимание Фридерикс.

Фридерикс приравнивает понятие Biotope понятию Standort или Statio, понимая под ними «однородные участки жизненной арены, жизненные условия которых в основном отличаются от таковых других участков». Но на этом делении дело не кончается, — говорит он. Различные виды живых существ, обитающие в одном Standort, не всюду находят в нем все необходимые условия жизни; многие из них связаны с определенными местами, которые согласно заимствованному из англо-саксонской литературы термину могут быть обозначены, как Habitat или Wohnort (местообитание). Под последним разумеется место внутри биотопа, где животное нормально встречается, так как это место дает главнейшие необходимые условия жизни. Например, местообитанием соловья в лесу является низкий кустарник поблизости от воды. Было бы неправильно говорить, что местообитанием соловья является лес. То же самое можно сказать о черном дрозде в Средней Азии, о щегле или клинтухе. Все они живут в лесу, но их местообитания различны. Скопа в горах Средней Азии гнездится на ели в зоне хвойного леса, а кормится на мелких протоках и на озерах. Черный аист *(Ciconia nigra)* гнездится высоко на скалах, а кормится на болотах. Местообитания двух последних птиц выходят далеко за пределы биотопа. Идея, высказанная Фридериксом, была затем подробнее разработана и более уточненно развита Мининым (1936).

Мы не употребляем широко распространенного в русской литературе термина *стация* или *станция* (Statio), так как этот термин не имеет определенного общепринятого значения. Одними авторами он употребляется вместо термина биотоп, причем стацией называют определенные участки арены жизни, точнее ландшафта (болото, лес и т. д.), другими слово стация употребляется в смысле термина — местообитание, относя его к виду. «В таком смысле он отражает требования данного отдельно взятого вида к внешней обстановке и его возможности существовать в разнообразном окружении» (Гептнер, 1936, Шульпин, 1939). Тогда стация совпадает в одних случаях с биотопом, даже с отдельными частями его (фациями), в других — с несколькими биотопами, с зоной или зонами. Некоторые употребляют термин стация, не делая различия между тем содержанием, которое заключается в термине биотоп и в термине местообитание. Мензбир (1882) называет станцией «сумму всех тех факторов, которые обусловливают собою жизнь животного», именуя станцией, например, область тайги. Промптов (1937) именует станцией обитания биоценоз («имеют одинаковые станции обитания, принадлежат к одному биоценозу»). Станчинский (1927) стацией называет биотоп, приуроченный к той или иной зоне (болото в степи, в тайге и т. д.).

Ввиду вышеизложенного, мы предпочитаем употреблять термины, имеющие вполне определенное содержание: биотоп и местообитание, избегая слово «стация».

Деление на ярусы (Strata) в смысле ботаническом правильнее не связывать с подразделением арены жизни. Понятие ярусности относится к расчленению растительного покрова: «растения различной высоты (и различных экологических свойств) располагают свои верхние части на разных уровнях, отчасти перекрывая друг друга» (Алехин, 1938). Как о подразделении арены жизни правильно будет говорить лишь о подземном и надземном ярусах. Когда же речь идет о том, что одни животные живут во мху или в травянистой части покрова, другие — на кустарниках и молодых деревьях, третьи — на деревьях (явление очень распространенное и важное), то здесь слово «ярус» принимает другой смысл, так как тут мы имеем дело уже со взаимоотношениями животных и растений между собою, а не с физической средою только.

Описание животного мира района по зонам жизни и биотопам в пределах зоны, в отношении позвоночных по крайней мере, является наиболее практичным. Следует

здесь указать еще, что будет ясно из дальнейшего, что зоны жизни не являются категориями статическими, неподвижными. Они только длительно существуют, но подвержены изменениям.

Отличие экологического районирования от биогеографического. Из вышеизложенного ясно, что экологическое подразделение арены жизни существенно отличается от биогеографического в обычном понимании этого термина. То и другое преследуют разные цели и исходят из разных принципов. Биогеографическое деление исходит всегда из животного и ареала, а не из комплекса условий, выражающегося в различии ландшафтов. Часть Африки, лежащая к югу от Сахары, выделяется в зоогеографическую область (Эфиопскую), хотя в нее входят пустыни, степи, саванны, леса и горы. Зоогеографическое деление исходит из распространения видов, родов, семейств и т. д. и из истории фауны. Экологическое районирование исходит из распределения факторов среды, из условий жизни. Климат, почвы и, как показатель совокупного действия последних, экологический характер растительности и животного мира — вот что служит основой экологического подразделения арены жизни. Иногда зоогеографические деления могут совпадать с экологическим, на что указывал еще М е н з б и р (1882), но не всегда.

Биогеографическое районирование, как это общепринято, имеет задачей установить районы большего или меньшего масштаба, по-разному именуемые и имеющие свою историю фауны. Понять последнюю, восстановить историю сложения фауны, время этого процесса и источники ее образования—вот конечный итог биогеографического районирования. Хозяйственные задачи при этом обычно не ставятся, и биогеографические районы, выделенные на основе различий в составе той или иной группы животных—птиц, млекопитающих, жужелиц, клопов и т. п., ничего и не могут дать для хозяйства. Экологическое районирование имеет задачей выделить районы, природные условия которых различны. Оно имеет прямое значение для хозяйства, т. к. деление страны на природные естественно-исторические комплексы безусловно может быть использовано человеком. В настоящее время биогеографическое районирование старыми методами должно уступить место районированию на новом принципе, на учете всего природного комплекса, включая растения и животных. Такое районирование даст и более глубокое понимание истории фаун, законов их сложения и будет иметь большое значение для хозяйства.

На принятых картах растительности полностью отражается деление на «зоны жизни». Тундры и лесотундры, хвойные и смешанные леса, лиственные леса, степи, полупустыни и пустыни, а также сменяющие друг друга по вертикали типы растительности Туркестана, Кавказа и даже Крыма — есть не что иное, как «зоны жизни». Некоторые зоны делятся на подзоны, например, зона хвойных и смешанных лесов, степей, пустынь Туркестана, в зависимости от климатических же различий в пределах зоны (рис. 65).

ГЛАВА ЧЕТВЕРТАЯ

АДАПТАЦИИ (ПРИСПОСОБЛЕНИЯ) И ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА

ПОНЯТИЕ ОБ АДАПТАЦИЯХ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ И ВИДОВОЙ

Одним из самых поразительных явлений в природе, всегда привлекавшим к себе внимание натуралистов, является «целесообразность» в организации животных.

Вокруг вопроса о целесообразности на протяжении всей истории биологии велось много споров, не прекратились они и по сие время.

По словам Тимирязева (1904), «если б кто-нибудь задал себе труд статистически проверить, какое слово всего чаще за последнюю четверть века встречалось в устах биологов, то, я не сомневаюсь, оказалось бы, что это слово — приспособление, Adaptation, Anpassung».

Одни авторы подчеркивают приспособленность живых существ как изумительное зрелище природы, другие, в том числе и Дарвин, считают ее несовершенной и относительной. Факты замечательной приспособленности видов в их среде обитания неоспоримы. Они не вызывают сомнений. Споры идут о механизме возникновения приспособленности. Задачей эволюционной теории является выяснение этого механизма, что и сделал Дарвин, показавший, что целесообразность является результатом наследственной изменчивости, борьбы за существование и естественного отбора. Однако, до настоящего времени встречаются попытки дать иное объяснение явлениям приспособления или же рассматривать целесообразность как основное, изначальное свойство живого, неразложимое, мало умопостигаемое. Уссэ (Houssay, 1912) полагает, что факты приспособленности формы рыбы к жизни в воде «абсолютно невозможно связать удовлетворительным образом с гипотезой Дарвина об естественном отборе». Он полагает, что форма тела рыбы (и китов) является результатом прямого моделирующего действия воды на пластичный организм рыбы. Миллер (Miller, 1923) также объясняет особенности строения черепа китообразных обратным давлением воды на голову при движении животного вперед, комбинированным с давлением движущегося тела на голову сзади (теория телескопирования). Бразье Хоуэлл (Howell, 1930) в введении к своей книге об адаптациях у водных млекопитающих открыто признает себя сторонником ламарковской теории наследования приобретенных признаков или, как он предпочитает выразиться, наследования, основанного на употреблении или неупотреблении частей. Он считает, что если бы ряд поколений мышей в течение нескольких часов ежедневно копал землю, то в результате получилась бы раса мышей с лапами гораздо более специализированными для рытья. Робсон и Ричардс (Robson and Richards, 1936) считают, что «отбор может быть фактором эволюции, но в пользу его так мало положительных доказательств, так много говорит против него и так много еще неубедительного, что мы не имеем права приписывать ему главную причинную роль в эволюции».

Экология в нашем понимании должна стоять на чисто дарвиновских позициях: приспособления, выводящие вид из противоречия со средою, возникают благодаря отбору индивидуальных наследственных изменений. Проблема адаптаций, основная проблема эволюционного учения, — проблема в значительной части экологическая. Организм, как мы видели в первой главе, является сложной исторически развившейся системой, которая целой сетью взаимодействий входит в окружающую ее другую систему — среду обитания. Между этими двумя системами не должно быть серьез-

ных противоречий. *Соответствие организма с особенностями среды мы и зовем приспособлением, адаптацией.*

Адаптация универсальна, без нее немыслимо себе представить организм (Thomson and Geldes).

Следует отличать *индивидуальное* и *видовое приспособления*. Оба имеют совершенно иное значение в экологии, хотя оба эти вида приспособлений, как увидим дальше, связаны между собою.

Примером индивидуального приспособления может служить реакция теплокровного животного на перегрев или переохлаждение. Гомотермное животное может переносить высокие температуры, увеличивая отдачу тепла и уменьшая его производство, и низкие, уменьшая отдачу и увеличивая производство тепла. Но эта способность приспособления существует у организмов лишь в определенных пределах. Колебания среды оказываются нередко сильнее, нежели способность организма изменяться, приспособляясь. В результате возникают противоречия между средою и организмом, ведущие к гибели последнего. Исследования температурного баланса у птиц, произведенные Болдвином и Кэнди (Bald Win and Kendeigh, 1932), показали, что температура птиц весьма зависит от температуры внешней среды и что последняя, достигая определенного минимума или максимума, является летальной для птицы.

Особи одного вида, как и разные виды, далеко не тождественны между собою в отношении к действию различных факторов. В труде только что упомянутых авторов мы имеем данные относительно индивидуальных отличий в продолжительности выживания у английского воробья при различных температурах без пищи. Различия эти при температурах 35°,1—37°,4 выражались цифрой 17,0 часов. С. Кэнди считает, что основанием для этого служит тот факт, что высокая температура воздуха не одинаково действует на всех птиц. Лишь те особи, которые более обычного способны уменьшать скорость обмена веществ, могут выживать более долгое время. Большинство птиц, однако, не может приспособиться достаточно, так что отмечены очень короткие периоды выживания. Резкие индивидуальные отличия в способности переносить низкую (—14° С) температуру при коротком дне (6 ч. у щегла и 4 ч. у снигиря) показал П. Мальчевский (рукопись).

Наличие столь резких индивидуальных отличий в отношении к действию фактора создает возможность *отбора, выживания особей, наиболее соответствующих данному состоянию среды.* Таким образом создается «приспособление», снимается создавшееся противоречие, вырабатываются новые виды, роды, новые приспособительные типы.

Неподвижные растения и прикрепленные животные, с одной стороны (например гидроидные полипы), и подвижные животные, с другой, хотя и не принципиально, но весьма резко разнятся между собою в характере приспособлений. Растения и в известной мере прикрепленные животные (Shelford, 1915) реагируют на изменения среды изменениями формы, структуры, отчасти физиологии. Способные двигаться животные реагируют не только изменением структуры, но в бо́льшей мере изменениями физиологии, поведения, выбором местообитания, миграциями, изменением в других периодических явлениях. В этих областях у них нередко больше адаптаций, нежели в области морфологии. Но и в области последней этих изменений бывает достаточно.

Ограниченность приспособления. Было бы грубой ошибкой, однако, думать, что все в организации вида является адаптацией. Наряду с органами, имеющими несомненно адаптивное значение, вид может обладать признаками, не имеющими такового. В одних случаях эти признаки имели адаптивное значение в прошлом, как, например, крылья у некоторых перешедших к жизни в воде и нелетающих насекомых (водяные скорпионы: *Nepa cinerea*, *Ranatra linearis* и др.), соски у самцов млекопитающих и т. д. В других случаях признак нам кажется безразличным, мы не видим, чтобы его наличие давало хоть какое-нибудь преимущество его обладателю, например, разнообразная окраска раковины некоторых наземных моллюсков, варьирующая в широких пределах. Необходимо, однако, иметь в виду, что очень часто эта бесполезность является лишь видимостью, основанной на нашем незнании. Так, например, Тененбаум (Tenenbaum, 1933) показал, что у палестинской расы божьей коровки *Epilachna chrysomelina* редукция размеров пятен на элитрах, казалось бы индиферентного признака, идет параллельно с тяжелой депрессией жизне-

способности и плодовитости, являясь, таким образом, легким индикатором далеко идущей физиологической перестройки тела.

Еще Дарвину делались Бронном и Брока в виде возражения против теории естественного отбора указания «на длину ушей и хвостов у различных видов зайцев и мышей, сложные складки эмали на зубах многих животных», которые будто бы «не приносят никакой пользы их обладателям и потому не могли испытать на себе влияния естественного отбора». В настоящее время мы знаем, что размеры ушей могут иметь адаптивное значение как для улавливания звуков в определенной среде, так и для терморегуляции, хвост же имеет значение при беге, прыжках, складки эмали имеют явно приспособительный к роду пищи характер.

Встречаются признаки, которые кажутся нам даже вредными для животного. Таковы, например, огромные и загнутые верхние клыки бабируссы, тяжелый костяной щит стегозавров, колоссально развитые остистые отростки некоторых пеликозавров, колоссальные (30 см) клыки саблезубого тигра, рога гигантского оленя четвертич-

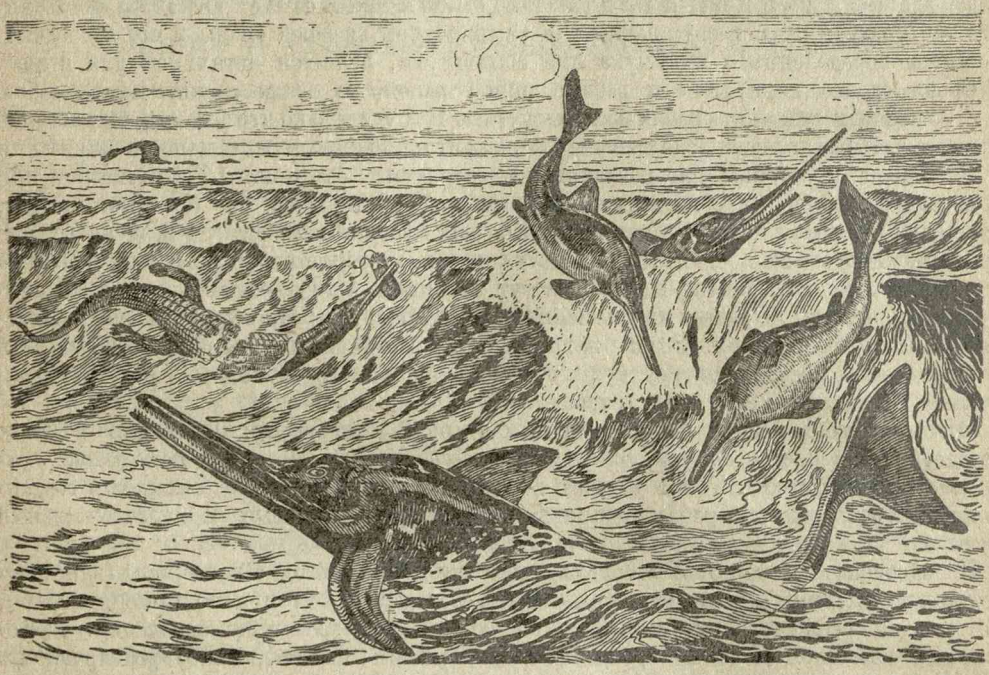


Рис. 66. Ихтиозавры в юрском море. Жизненная форма пловца, сравнимая с формой пелагической рыбы или дельфина. (По Fraas.)

ной эпохи и т.п. Хотя в некоторых случаях и здесь эта гипертрофия органа имела свой смысл, все же для ряда случаев последний найти трудно, как, например, для «украшающих» перьев многих райских птиц (на голове у *Pteridophora alberti;* на хвосте у *Cicinnurus regius* и у других).

Все эти случаи говорят о том, что целесообразность не является изначальным свойством живого, о том, что адаптация вырабатывается, что она ограничена, хотя и универсальна, т. е. имеет самое широкое распространение. Здесь исключения лишь подтверждают правило.

Относительность адаптаций. Адаптации, приспособления, всегда бывают относительными и временными. Соответствие организма с условиями обитания действительны лишь в определенных условиях. Примером может служить изумительно адаптированный к жизни в воде организм ихтиозавра (рис. 66), ластоногого или рыбы, беспомощных на суше, или покровительственная окраска богомолов, оказавшаяся действительной против чеканов, но совершенно недействительной против ворон (Беляев, 1927). Одни и те же признаки у разных форм нередко являются адаптациями к различным условиям и к иному образу жизни, различные признаки являются иногда приспособлением к сходным условиям. Говоря о приспособлении, мы должны иметь перед собой одновременно и организм

и среду, в которой он обитает. Дженнингс (Jennings) таким образом выразил эту мысль: «При одних и тех же условиях различные объекты ведут себя различно; при различных условиях одни и те же объекты ведут себя по-иному. Ни материальная конституция, ни условия, взятые сами по себе, не являются ответственными за какое-либо явление, но всегда следует рассматривать комбинацию того и другого».

«При изменении среды (Парамонов, 1933) значение каждого признака может изменяться; с другой стороны, изменчивость самих организмов дает материал для возникновения новых отношений».

Из такого взгляда на адаптации совершенно ясно, что *проблема адаптаций — проблема экологическая*, притом основная, центральная. Экология в основном (но не исключительно!) изучает адаптации к среде обитания, но также и то, что получается при изменении среды или организма, т. е. возникающие между ними противоречия.

Основной вопрос, проходящий через всю историю биологии со времени Ламарка и Дарвина, это вопрос о том, как возникают адаптации. Выше было указано, что еще до сих пор существуют тенденции к объяснению адаптаций с точки зрения ламаркизма.

Причиной существования таких неправильных тенденций является недостаточная разработанность экологии приспособлений, то обстоятельство, что изучение их до сих пор велось большею частью только с анатомической точки зрения и мало детальных исследований о значении адаптивных признаков в жизни организма.

Разберем несколько примеров адаптаций, значение которых уже известно.

ПРИМЕРЫ АДАПТАЦИЙ

Адаптации водных насекомых. В качестве первого примера возьмем работу Доддс и Хизо (Dodds and Hisaw, 1924, 1925) по экологии водных насекомых. Авторы изучали нимф Perlidae и Ephemeridae и личинок Trichoptera в водоемах с различного рода движением воды. Между различными родами и видами оказались очень существенные различия в строении, причем эти отличия являются строго приспособительными. Насекомые тихих вод ищут пищу, уплывают от врагов, останавливаются где угодно. В водах с быстрым течением, с каменистым дном, с каскадами, с низкой температурой и большим содержанием кислорода поведение указанных личинок иное, и имеется ряд адаптаций к условиям места обитания. Здесь основная проблема для насекомого — удержаться на месте. Это может быть достигнуто или приспособлениями для противостояния силе потока у форм, способных к быстрому плаванию, или приспособлениями к тому, чтобы держаться за дно, или тем, что животное избегает потока, прячась в щелях, под камнями и т. д.

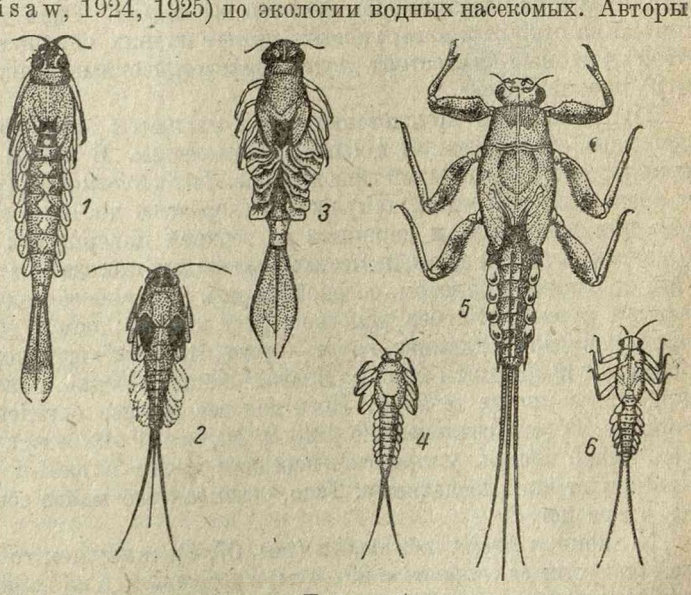


Рис. 67. Личинки эфемерид. Приспособительные типы для жизни в воде с различной быстротой течения. (По Dodds и Hisaw.)

1. Amelotus velox — обитатель озер и спокойных участков потоков; *2. Baëtis tricaudatus* —обитатель в потоках, бегущих со скоростью до 158 см в сек.; *3. Siphlurus occidentalis* — живет на илистом дне озер; *4. Baëtis bicaudatus* — живет в потоках, текущих со скоростью в 316 см в секунду; *5. Ephemerella coloradensis* — живет под камнями в потоках; *6. Baëtis intermedius* — обитатель потоков со скоростью до 252,8 см в секунду.

В первом случае приспособления направлены к тому, чтобы тело было обтекаемо, чтобы тело оказывало меньше сопротивления. Приспособления были изучены у 15 видов эфемерид.

Образцом формы из тихой воды является *Siphlurus occidentalis* (рис. 67, *3*). Эта личинка плавает умеренно хорошо, не имеет резко выраженных адаптаций к плаванию. Она бóльшею частью сидит полузарытой в илистом дне, будучи же обеспокоена, быстро плавает. Бурая с пятнами окраска хорошо укрывает ее, соответствуя окраске дна; заметны лишь движения жабр. Они крупны, передние две пары — двойные. Брюшко толсто, не заострено назади, образует изогнутость выпуклостью книзу. При зарывании в ил грудь и хвост остаются снаружи. Орган плавания представлен тремя хвостовыми выростами — cerci, образующими, благодаря сидящим на них хитиновым волоскам, лопасть, подобную рыбьему хвосту и двигающуюся вверх и вниз. Ноги широко расставлены и всеми частями направлены назад.

Живущая в озерах с каменистым дном и редкой растительной порослью, а также по краям и в более спокойной части водоемов личинка *Amelotus velox* (рис. 67, *1*) представляет тот же общий тип строения, но является в связи с условиями местообитания лучшим пловцом, что ясно видно уже из структуры. Эта личинка может плыть в воде, текущей со скоростью 73,0—94,8 см в секунду.

Адаптации к жизни при такой скорости воды заключаются в том, что тело торпедоподобно, обтекаемо, грудь сильно развита, брюшко длинное и заостренное, на конце сильный плавник; сопротивление току воды меньше еще потому, что жабры меньше, ноги тоже и более обращены назад. Такая форма тела напоминает форму тела форели, макрели, кита, тюленя, торпеды, кузова аэроплана. Длинная коническая форма задней части брюшка и слегка заостренная передняя часть тела способствуют медленному возвращению смещенной воды, без образования водоворота. Этот вид является типом, как бы характеризующим начало вторжения в быстрые потоки; но только начало. Дальнейшее приспособление в этом направлении оказывается для эфемерид невозможным.

Дальнейшее разрешение проблемы внедрения в быстрые потоки идет в направлении отказа от плавания, по пути прикрепления. Одни виды сопротивляются силе потока на открытых поверхностях, причем на них обрушивается вся сила последнего. Этой силе они противостоят двумя морфологическими адаптациями: 1) круглым телом и 2) плоским телом.

Представителем круглотелых видов являются виды рода *Baëtis*, представляющие три вида специализации в одном направлении. В общем, представители этого типа похожи на представителей типа пловцов. *Baëtis tricaudatus* (рис. 67,*2*) обитает в быстрых и очень быстрых водах, текущих со скоростью до 158 см в секунду, но не в каскадах или водопадах, и держится на верхней поверхности омываемых скал, а также в озерах с чистым дном, в местах впадения и выхода потоков, если здесь есть осока. Вид является дериватом озерной формы. Приспособительные признаки вида: обтекаемая форма, cerci без волосков, рост меньше, чем у всех плавающих форм, ноги пропорционально длиннее, грудь — тоже. Имеется явная корреляция строения с местом обитания и с образом жизни. Плавает личинка редко, ползает с места на место, головой всегда против течения. Ноги для нее важнее органов плавания, и они развиты сильнее. Голени сочленены с бедром так, что и они и крючки лапки направлены вперед. Бедра плоски, упираются передним краем в дно и расположены так, что вода прижимает их к последнему. Тело, оказывающее малое сопротивление воде, держится на якоре ног.

У личинок *Baëtis intermedius* (рис. 67, *6*), живущих только в очень быстрых потоках (текущих со скоростью 252,8 см) и держащихся на камнях, головой против течения, жабры меньше, ноги больше, тарзальные крючки длиннее, срединный хвостовой вырост (cercus) значительно короче. Таким образом все служит здесь для усиления укрепления и для уменьшения сопротивления.

У личинок *Baëtis bicaudatus* (рис. 67,*4*), живущих в очень быстрых потоках и стремнинах, бегущих со скоростью 316 см в секунду, ноги относительно еще длиннее, жабры подвергаются дальнейшей редукции, исчезает средний cercus.

Таким образом в пределах трех видов одного рода мы видим: уменьшение величины тела, относительное увеличение груди и ног, уменьшение размеров жабр, редукцию среднего хвостового выроста, благодаря чему уменьшается толчок водою, а два крайних cerci — заостряют тело; эти изменения увеличиваются по мере того, как увеличивается быстрота течения воды, в которой вид обитает.

Дальнейшим развитием способности сопротивляться потоку является развитие плоскотелости. Виды рода *Iron*, например, подобно *Baëtis*, живут на поверхности

скал и камней, омываемых сильным течением. Форма тела тоже обтекаемая, но в особой модификации: тело плоское снизу, прижатое к субстрату.

У личинок *Iron sp.* (рис. 68, *8*, *9*), держащихся на чистой поверхности субстрата в быстрых потоках и стремнинах (текущих со скоростью 190 см в секунду), — плоско-выпуклое тело, жабры наполовину превращаются в присоски, ноги и их положение, как у *Baëtis*; голова плоская, широкая; передний край ее с волосками и располагается под углом к субстрату, благодаря чему вода не течет под насекомое, а прижимает голову к субстрату. Рост в 2—3 раза больше *Baëtis* (здесь размеры не играют той роли, как у последнего).

Мы видим здесь адаптацию к жизни в воде, текущей в одном направлении. Эти адаптации не годятся для жизни в прибойной полосе у берега, не годятся для жизни на неровном дне, так как здесь тело не будет прижато к субстрату и вода будет подходить снизу. Адаптация здесь относительна.

Весьма интересно, что в распределении этих двух родов в потоках существует определенная зональность, а именно: на краях потока, текущих со скоростью не более 190 см в секунду, держатся оба эти рода; к середине количество особей *Iron* уменьшается; на самой середине *Iron* отсутствует, наоборот *Baëtis* много. При еще большей быстроте потока и число *Baëtis* уменьшается.

Другой вид — *Iron longimanus* (рис. 68, *7*), держащийся на поверхности камней, где вода течет со скоростью лишь от 30 до 80 см в сек., а также между и под камнями, обладает приспособлениями для сопротивления току воды в меньшей степени: этот вид крупнее, присоски менее совершенны, между нимфой и субстратом проходит вода благодаря тому, что грудь у нимфы длиннее.

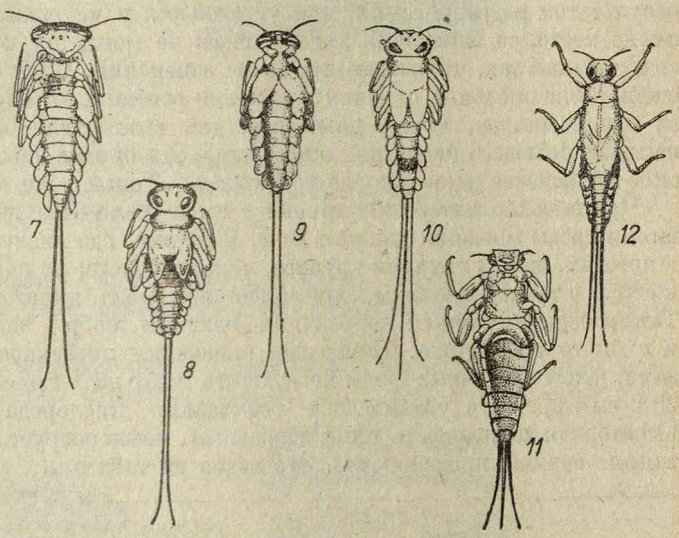


Рис. 68. Личинки эфемерид. (По Dodds и Hisaw.)

7. Iron longimanus — обитатель потоков, бегущих со скоростью до 80,0 см в секунду; *8. Iron sp.* — вид со спины. Живет в потоках со скоростью до 190 см; *9. Ironsp.* — с брюшной стороны; *10. Ecdyurus ramaleyi* — живет в потоках под камнями и на скалистых берегах озер; *11. Drunella grandis* — живет под камнями в быстрых потоках; *12. Ephemerella sp.* — живет в сплетениях корней у берегов быстрых потоков.

Виды, избегающие силы потока тем, что держатся в щелях или под камнями, представляют смесь разных форм. Приведем несколько примеров.

Личинки *Ecdyurus ramaleyi* (рис. 68, *10*) широко распространены во всех частях потока под камнями, а также в озерах; тут и там условия сходны: нет движения воды, количество кислорода одинаково. Тело личинок этого вида уплощено, но меньше, чем у *Iron*, голова более округлена и менее расширена. Волосков на переднем крае нет, и край головы не прижимается ко дну. Голени и лапки почти цилиндричны, бедра более плоски. Сочленение ног с телом более слабое (в коллекциях все особи обычно поломаны). Имеются три cerci.

Личинки *Drunella grandis* (рис. 68, *11*) крупны, своеобразной формы, живут в быстрых потоках, но под камнями. Тело их плоско-выпукло, голова маленькая и срезанная, бедра плоски и у задней пары ног прижимаются водой к телу. На брюхе присоска из семи волосатых стернитов, при помощи которой личинка присасывается очень крепко. Три развитых cerci. *Ephemerella coloradensis* (рис. 67,*5*)—личинки держатся под камнями потока на дне из гравия. Они имеют неуклюжий вид и длинные ноги, грудь большая, ноги сильные с шипами для ходьбы между камнями. Голени с выростами, служащими для копания. Эта форма приспособлена не для быстрых потоков, не для плавания, не для ползания в малых щелях, но для движения между малыми камушками гравия, где она живет.

Наконец последний вид — *Ephemerella sp.* (рис. 68, *12*) живет среди сплетений растений, корней и между массами обломков вдоль берегов потоков. Эти личинки имеют неуклюжий растянутый вид, грудь очень длинна, ноги расставлены (в связи с особенностями субстрата), три cerci. Инстинкта плавания почти нет, в аквариуме тонет.

Рассмотренные примеры показывают адаптации в форме тела и его частей, адаптации к скорости движения воды. С чем мы имеем здесь дело: с моделированием (так называемой телескопией) и наследованием приобретенной формы, или с результатом отбора?

Личинки, о которых шла речь, одеты хитином. О моделировании говорить не приходится, а следовательно, и о наследовании того, чего не могло быть. Но если бы даже обтекаемая форма тела являлась результатом моделирования, то длина коготков, положение переднего края головы, наличие на нем волосков и положение головы наклонно ко дну, также и положение бедер, наличие или отсутствие хитиновых волосков на cerci у плавающих форм, превращение жабр в присоски и т. д. никак не могут являться результатом моделирования, или упражнения и неупражнения. Если бы даже это имело место, то изменения хитина никак не могли бы в потомстве передаться половым клеткам так, чтобы вызвать те же изменения. С другой стороны, ясно, что даже очень незначительные отличия в строении особей дают определенный перевес в борьбе за существование, точнее дают шанс для выживания более приспособленного, при наличии большого риска для животного, если оно не справится с потоком. Дарвиновское объяснение здесь вполне убедительно. Только оно и возможно.

Чрезвычайно интересны данные о связи величины дыхательных органов с условиями среды обитания данного вида. В озерах, где кислорода в воде меньше, нежели в потоках, жабры личинок крупнее, нежели у форм из потоков. У подкаменных форм, в связи с тем же меньшим количеством кислорода, дыхательные органы также больше. Таким образом имеется корреляция величины жабр с содержанием кислорода в воде и с быстротою потока. Измерения отношения поверхности жабр к весу тела показали, что у различных форм поверхность жабр на 1 г веса имеет величину от 9,3 до 28,8 см², притом с увеличением содержания кислорода жабры уменьшаются. Респираторная деятельность нимф исправляет, компенсирует недостаток кислорода. Адаптация снимает противоречие. Это видно из таблицы.

Нимфы	см² жабр на 1 г веса	0_2 на литр	Скорость течения в футосекундах	Местообитание
Ecdyurus ramaleyi	28,8	5,4	0 — до умер. теч.	Под камнями озер
Siphlurus occidentalis	28,4	5,3	0	Илистое дно озера
Calliaetis fuscus	20,4	6,6	0	Растительность озер
Baëtis tricaudatus	17,0	7,1	0—5	Ручьи и берега озер
Iron sp.	24,0	7,3	0—5,7	Поток
Baëtis bicaudatus	10,3	7,3	6—10	Поток
Amelotus velox	9,3	7,28	0—1	Ясное озеро и тихий ручей

Нарушает стройность таблицы респираторная поверхность *Iron* sp, но здесь часть жабр, а именно 12,7 см², превращена в присоску.

Доддс и Хизо останавливаются еще на личинках Trichoptera (ручейников) из водоемов тех же скалистых гор, живущих бок-о-бок с личинками эфемерид. Они также приспособились к жизни и в стоячих и быстро текущих водах. У них приспособления выражаются и в строении тела и домика, одевающего последнее.

У личинок ручейников на теле имеются нитевидные жабры. Число, длина и толщина нитей варьируют в зависимости от потребностей дыхания. Наличие домиков усложняет проблему двумя способами: 1) тонкая кожа видов с домиком служит для дыхания, толстая у неимеющих домика менее годна для этого; 2) у форм с домиком имеет место активный обмен воды в домике при помощи движений брюшка, у бездомных — естественный обмен благодаря движению воды и тела.

Жабры значительно варьируют в обеих группах, так как естественно, что при бо́льшем содержании кислорода в воде требуется меньшая дыхательная поверхность, и обратно. У форм с домиком, если жабр менее 25, вид живет в воде с большим количеством кислорода: у чистых берегов озера, на поверхности камней в быстрых потоках и т. д. Личинки, не имеющие домика, все живут в быстрой воде. При этом у видов

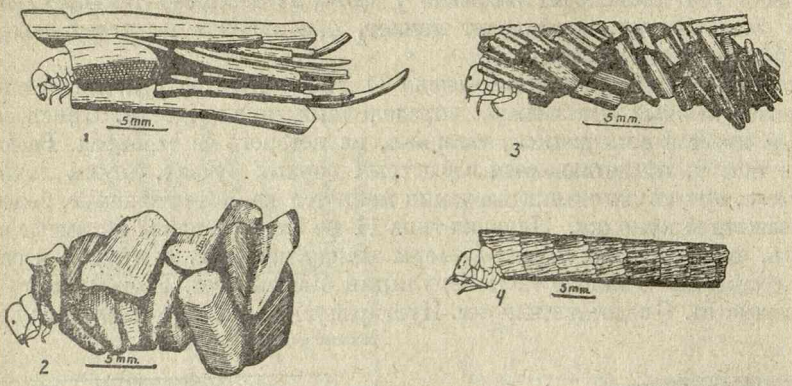


Рис. 69. Домики ручейников.

1. Домик *Anabolia maculata*, тип. 1-ый; *2*. Домик 2-го типа (Limnophilidae); *3*. Домик 3-го типа (Limnophilidae); *4*. Домик *Glyphotaelius hostilis*, 4-й тип. (По D o d d s и H i s a w).

из сем. *Hydropsychidae* жаберная область больше, нежели у живущих в домиках. Это зависит помимо толщины кожи еще от того, что живут они под камнями, где кислорода мало.

Домик Thichoptera также имеет различное приспособительное значение, позволяющее личинкам этих насекомых жить в разных водоемах, от стоячих вод до горных рек.

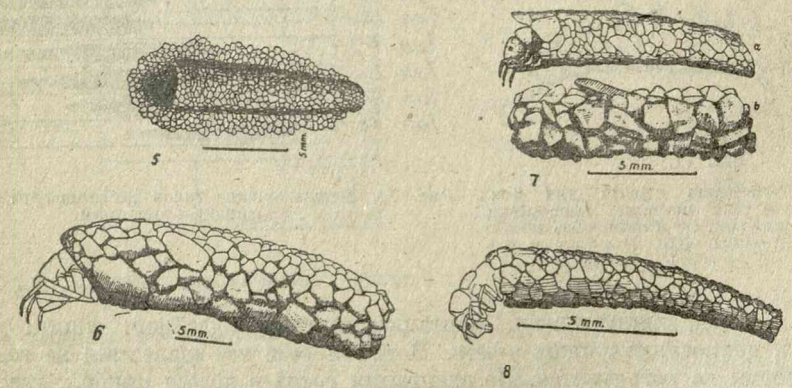


Рис. 70. Домики ручейников.

5. Домик *Molanna flavicornis*, тип 6-й; *6*. Домик *Dicosmaecus gilvipes*, тип 7-й; *7*. *Hesperophylax designatus*, тип 9-й: *a* — домик личинки, *b* — домик куколки; *8*. Тип 9-й. — голова является главной особенностью этого типа. (По D o d d s и H i s a w.)

Величина, материал и форма домика имеют адаптивное значение. Величина домика зависит от величины животного, но виды быстрых вод мелки; в прудах и озерах живут более громоздкие формы (рис. 69), которые не могли бы держаться на месте в быстрой воде. Материал домика у форм из быстро текущих вод редко состоит из легкой субстанции, обломков растений, листьев, хвои и т. д. В стоячих водах он именно таков, в полосе прибоя озер домик более тяжелый (рис. 70, *5* и *6*), в потоках домики построены из обломков камней, что дает защиту и служит тяжестью, способствующей опусканию на дно (рис. 70, *7*).

Форма домика у форм из быстрых вод коническая и изогнутая кверху, благодаря чему при движении меньше трения (рис. 70, *8*).

В способе движения тоже имеются адаптации: мы видели выше, что много плавающих эфемерид имеется среди обитателей тихих вод и их нет в более быстрых водах. У Trichoptera нет плавающих форм среди личинок исследованных водоемов, и вообще они очень редки. Но у куколок имеется одна пара конечностей, превращенных в своего рода весла. При их помощи они плывут к поверхности, где, сбрасывая кожу, превращаются в imago.

Превращение это происходит медленно у форм из медленно текущих или стоячих вод, но очень быстро, почти в тот момент, как куколка достигает поверхности, у видов из быстро текущих вод.

Вышеупомянутыми авторами установлено 11 типов домиков у исследованных Trichoptera, причем каждый тип связан с определенным типом водоема. Приспособительный характер имеет форма домика, материал, из которого он строится. Весьма интересно, что в типе 9, представленном в быстрых горных ручьях, домик личинки построен из песка, при окукливании же домик меняется на более тяжелый, более выгодный для беззащитной куколки. Личинки типа 11 не имеют домика, но имеют инстинкт строительства, вместо домика строят барьеры между камнями. В прудах и озерах их нет, но они составляют важную часть популяции быстрых вод. К этому типу принадлежат два семейства. Представители сем. Hydropsychidae плетут сеть между камнями

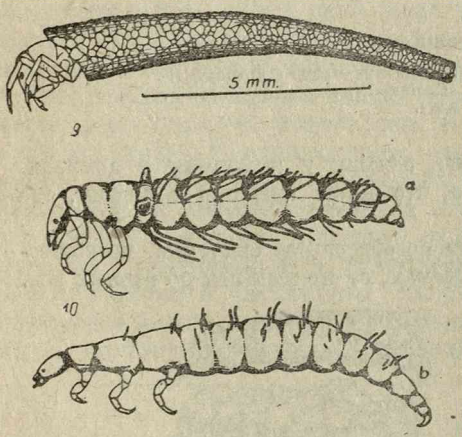


Рис. 71.

9. Домик *Neothremma alicida* тип 9-й; *10.* Изображение тела личинки Trichoptera: *а*—личинка с домиком, *б*—личинка без домика из сем. *Rhyacophylidae.* (По Dodds и Hisaw.)

Рис. 72. Распределение типов домиков ручейников по различным водоемам.

на дне и живут под защитою скал. Адаптация получается двойная: защита от врагов и от потока, приносящего пищу в сеть. В тихой воде эта адаптация не годится, и здесь эти формы не встречаются. Но адаптация годна в полосе прибоя, где Hydropsychidae и живут. Движутся мало. Более активны представители сем. Rhyacophilidae, держащиеся на скалах (но не в самой быстрой воде) при помощи лап с когтями и брюшных крючков (рис. 71).

Весьма любопытно, что каждый вид выбирает нужный ему материал; если несколько видов живут вместе там, где имеется различный материал для всех них, они не пользуются одним и тем же. Некоторые пользуются разным материалом в разное время жизни — в личиночной стадии и в стадии куколки. Выбор происходит больше по величине частиц, но это различие совпадает с различием в качестве материала.

Изложенные выше подробно данные приводят к двоякого рода выводам. Во-первых, если можно еще было бы говорить о создании адаптивной формы личинки путем моделирующего влияния среды, то говорить о таком пути создания домика и выбора материала — совершенно невозможно. *Здесь мыслим только один путь возникновения адаптаций — путь дарвиновского естественного отбора при наличии многочисленных «случайных» различий между особями.* Как и у личинок эфемерид, уже ничтожные отличия в строении или поведении дают преимущество в борьбе за существо-

вание и ведут к созданию особого типа. Во-вторых, и личинки эфемерид и личинки Trichoptera, будучи приспособлены к разного рода условиям, прекрасно характеризуют самые незначительные различия в комплексе факторов, где бы этот комплекс ни встречался. Мы видели, что для них тихие части потока аналогичны озеру, полоса прибоя в озере аналогична потоку.

Общий вывод из изложенного можно сделать такой: среда создает адаптивный тип, среда отбирает, отсеивает неадаптивные типы. Так создаются группировки. Рис. 72 это хорошо иллюстрирует. На нем указана скорость течения воды, обитаемой тем или иным из упомянутых выше типов личинок Trichoptera.

Адаптации у дятлов. Пример связи организации вида с организацией среды дает анализ приспособительных черт в строении дятлов, по Барту (Burt).

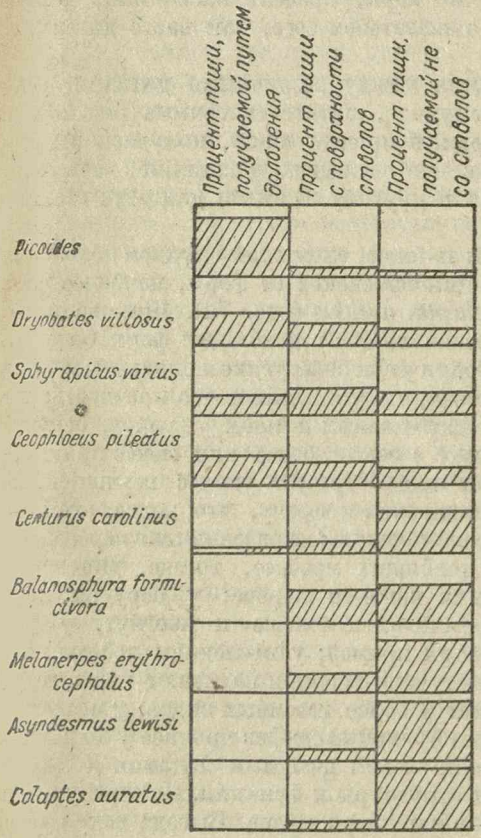


Рис. 73. Диаграмма, показывающая питание девяти родов дятлов.

Показано в процентах количество пищи, добытое при помощи долбления ствола, количество пищи, добытое с поверхности стволов и ветвей, и процент пищи, взятой с маленьких ветвей, из воздуха или с земли. Каждый квадрат изображает все количество съеденной пищи; заштрихованная часть квадрата представляет процент пищи, падающий на категорию пищи данного вертикального столбца. Снизу вверх, от зеленого дятла к трехпалому, процент пищи, указанный заштрихованной частью, возрастает в левом столбце и уменьшается в правом. Сравни с рис. 74. (По Burt.)

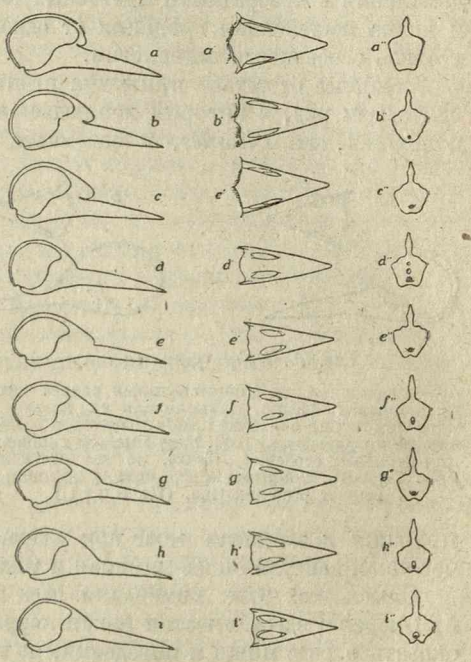


Рис. 74. Изменения в черепе дятлов.

a — *i* — сагиттальные разрезы черепов девяти родов дятлов, расположенных в том же порядке, как роды на рис. 73, приведенные к одной величине для сравнения. Снизу вверх идет уменьшение краниофациального угла, заканчивающееся складкой лобных костей; одновременно возрастает величина мозговой полости; *a'* до *i'* — praemaxillae со спинной стороны у тех же девяти родов, приведенные к одной длине. Идя снизу вверх, мы видим увеличение ширины клюва и перемещение ноздрей со спинной стороны на бока клюва: *a''* до *i''* — вид пигостиля у тех же девяти видов; идет увеличение диска и уменьшение величины выроста. Сравни с рис. 73. (По Burt.)

Дятлы являются группой птиц, давно известных своими приспособлениями к лазанию по стволам деревьев, к добыванию пищи путем долбления стволов деревьев и т. д. Барт пытается сопоставить особенности строения с поведением и средою обитания у различных родов и видов дятлов; он берет для изучения этих корреляций со средою оперение, скелет и мышцы.

Оперение у изученных 10 родов и 23 видов и подвидов представляет большое однообразие, это признак индиферентный. Адаптивные черты имеются в хвостовых перьях. Именно, из 12 рулевых средняя пара является самой большой, и это сильное развитие средних рулевых наиболее выражено у родов *Sphyrapicus*, *Dryobates*, *Xenopicus*,

Picoides, большую часть времени проводящих на деревьях и пользующихся хвостом как подпоркой. Наоборот, у рода *Colaptes* пища находится на земле, и средние перья у него лишь слегка больше соседних.

Из скелетных признаков Б а р т о м взяты череп и пигостиль как признаки, наиболее измененные для древесной жизни. Измерено было 200 скелетов.

Методом оценки деятельности для установления корреляций между адаптивными признаками и деятельностью дятлов служила дневная деятельность, оцениваемая по содержимому желудков. Тот или иной род пищи (живущие в древесине жуки, земляные черви, процент насекомых из дерева и коры, процент насекомых, взятых на ветвях или же с земли и т. д.) является показателем того, как часто дятел долбит дерево, клюет с земли и т. д.

Показателем различий в отношении питания между различными дятлами, основанным на изучении большого количества желудков, служит диаграмма (рис. 73), на которой для разных родов штриховкой изображен процент пищи, получаемой путем долбления с поверхности древесных стволов и вне последних. Различия очень ясны, и видна постепенная градация от одного рода к другому. С этими данными ставятся в связь особенности остеологии.

Наиболее отражает привычки птицы череп и клюв, служащий орудием долбления. Мы имеем ряд, в котором наблюдается градация изменений от форм, наиболее часто долбящих, как *Picoides*, к наземным, как *Colaptes auratus* (рис. 74). Ширина клюва (praemaxillae) у долбящих форм большая; ноздри у них более узкие и сдвинуты к краям клюва, что увеличивает его прочность; шов между клювом и лбом у видов, берущих пищу с земли, более или менее прямой, у долбящих образует угол с вершиной, направленной к черепу, что делает это место более прочным; межглазничная перегородка у долбящих прочнее, толще, дно черепа у них шире и короче; у берущих пищу с земли клюв тоньше и изогнут, у долбящих прямой; у последних лобные кости выступают вперед и нависают над клювом, пружиня и защищая мозг при ударе, чего нет у более наземных видов; у последних черепная капсула более длинная и узкая; мандибулярный симфиз прочнее у долбящих.

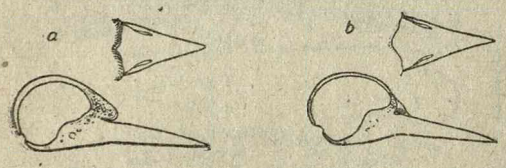


Рис. 75. *Sphyrapicus varius.*

a — дорзальный вид и сагиттальный разрез черепа; показана складка, нависающая над клювом у взрослой птицы; *b*—то же самое у молодой особи, еще не покрытой перьями. Уже имеется типичное для взрослых строение клюва, но нет еще костного выроста, покрывающего сверху срединный вырост praemaxillae. (По B u r t.)

Смысл всех этих изменений ясен из сопоставления диаграмм питания и изменений черепа; здесь имеется явная корреляция структуры и функции. По черепу можно сказать о роде пищи и поведении, по пище — о характере черепа. Выгода всех особенностей черепа у долбящих форм заключается в том, что такой череп крепче, выдерживает большее давление. Замечательной является градация от одного типа к другому в связи с градацией в изменении рода пищи.

Что означают эти приспособления и градации признаков: продукт ли это естественного отбора или моделирования при долблении, т. е. «телескопирования»? Если бы это было так, то мы наблюдали бы, по крайней мере, крайние стадии моделирования лишь после того, как молодые птицы начали бы свою долбящую деятельность. Но наблюдается обратное: птенцы долбящих видов еще до развития у них оперения обнаруживают столь же хорошо «телескопичное» строение черепа, как и взрослые птицы (рис. 75). Другой альтернативой может являться допущение, что структурные изменения, которые мы наблюдаем в крайнем выражении у трехпалого дятла, способствуют переживанию вида при более древесном образе жизни, а потому, благодаря естественному отбору, развиваются виды, заполняющие «ниши», не занятые менее древесными формами.

Рядом работ, например Х а у е л л а (H o w e l l, 1917), установлено, что давление и натяжение вызывает рост кости. Упражнение в постэмбриональном возрасте должно иметь известное значение, но все же всему нам известному более соответствует допущение, что трехпалый дятел долбит потому, что его структура и инстинкты лучше приспособлены к долблению, а не обратно. *Наличие ряда переходов от одного типа к другому говорит за то, что уже незначительные изменения структуры дают известное преимущество в борьбе за существование.*

Адаптивна и хвостовая часть скелета. Скелет хвоста состоит из 5—7 свободных позвонков и пигостиля. Число свободных позвонков меняется с возрастом, у молодых их больше. Пигостиль является опорой мускулов и перьев. Он лучше развит у древесных форм, что стоит в связи с образом жизни.

Остальные признаки мало варьируют. Можно отметить еще длину локтевой кости, которая длиннее у более мигрирующих форм, у летунов с большим ареалом движений.

Б а р т считает, что древняя исходная форма дятлов была близка к наземно-питающимся *Colaptes* и что приспособления к древесному образу жизни являются специализацией, развившейся у ряда форм под влиянием отбора средой. Крайнюю форму представляет *Picoides*, трехпалый дятел.

Покровительственная окраска. Много споров велось и ведется об адаптивном значении окраски животных.

Мы не думаем давать здесь обзор состояния этого вопроса на нынешний день, но приведем лишь ряд мнений и данных, иллюстрирующих мысль, что этот вопрос чисто экологический и разрешен может быть экологическим методом. Надо сознаться, что в этом вопросе имел место некоторый перегиб. Принято считать, что окраска животных под цвет окружающего фона является защитной, покровительственной. Она помогает добыче ускользнуть от врага, хищнику подкрасться к добыче. Таким образом окраска является защитной адаптацией. И мы нередко склонны всякое сходство окраски животного с фоном считать за защитную окраску: белую окраску некоторых полярных животных, полосатость древесных змей, яркую окраску рыб, живущих в тропических морях среди кораллов, и зеленый цвет лягушки, и песчаную окраску пустынного суслика и льва, в зеленоватый цвет многих пеночек, и сходный с глинистой почвой цвет такырной круглоголовки, и зеленую благодаря водорослям окраску ленивца и т. д. К этим частным случаям подходят недостаточно критически, не пытаются разобраться в том, действительно ли в данном конкретном случае окраска является защитной или она имеет, быть может, иное значение, например, в тепловом балансе животного.

Такое некритическое отношение вызвало ряд возражений и создало противоположную тенденцию, совершенно отрицающую покровительственное значение окраски, которая в силу этого будто бы не может быть результатом естественного отбора. Возражения, приводимые против теории защитной окраски, примерно таковы. Мы знаем целый ряд случаев, где так называемая покровительственная окраска не имеет никакой защитной цели. Например, летучие мыши пустыни бывают окрашены в бледнопалевый тон, подобно другим животным пустыни. Между тем они летают в сумерки или ночью. Врагов у них нет. Добыча их — насекомые в воздухе, и способ ловли таков, что покровительственная окраска мышей не может иметь никакого значения. На песок, вообще на землю, летучие мыши не садятся. Днем проводят время в трещинах скал, в пещерах и тому подобных убежищах. Большинство животных пустыни, окрашенных «покровительственно», являются животными ночными, а ночью покровительственная окраска им не нужна. Хищные птицы пустыни и степи также бывают окрашены более бледно, например, копчик в направлении с запада на восток приобретает все более бледную окраску. Но это побледнение окраски имеет место на спине, которую добыча копчика никогда не видит. В некоторых местах копчик питается преимущественно жабами из рода *Pelobates*, выходящими из земли лишь с наступлением сумерек. Здесь уж бледная окраска копчика не может иметь никакого значения. Многие покровительственно окрашенные животные (грызуны) являются подземными, выходящими на поверхность как исключение. Другие, будучи превосходно окрашены под цвет фона, выдают себя своим поведением. Например рябки *(Pterocletes)*, совершенно сливающиеся по окраске с фоном, при приближении опасности начинают двигаться и становятся легко заметными. Ушастая круглоголовка *(Phrynocephalus helioscopus)*, окрашенная под цвет песка как нельзя лучше, в полдневные часы выходит на гребни барханов, и ее в это время видно очень издалека, как силуэт на гребне.

Б ё к с т о н (B u x t o n, 1923) высказал мысль, что бледная окраска пустынных животных является еще не понятым результатом общих физических условий среды в пустыне.

Исследователь Сахары Г е й м д е Б а л ь з а к (H e i m de B a l s a c, 1936) считает, что в учении о покровительственной окраске имеется злоупотребление

обобщением отдельных фактов и что учет экологии «покровительственно» окрашенных видов приводит нередко к сомнению в покровительственном значении гомохромной, соответствующей фону окраски. Рядом рассуждений он хочет доказать, что ни млекопитающие пустыни, охотящиеся ночью при помощи обоняния, ни ночные хищники из птиц не могут служить селективным фактором в создании гомохромной окраски. Им могут быть лишь дневные хищные птицы: беркут, канюк курганник, среднеазиатский балобан и сокол сапсан. Но прямые наблюдения над последними показывают, что гомохромная окраска не защищает от них ни в совершенстве гомохромно окрашенных зайцев *(Lepus whitakeri)*, ни прыгунчиков *(Elephantulus rozeti)*, ни куропаток *(Alectoris graeka)*. Грызуны — *Pachyuromys*, *Jaculus*, *Meriones*, ведущие ночной образ жизни, становятся, однако, легкой добычей филина, сыча, варана, змей и хищных млекопитающих. Зайца, днем лежащего совершенно неподвижно, затаившись, беркут берет легко, и у гнезд его всегда много остатков зайца.

Гейм де Бальзак склоняется к тому, чтобы искать физическую причину гомохромной окраски пустынных животных (из 47 видов птиц она наблюдается у 24, из 50 видов млекопитающих — у 39 видов), сводящейся к явному феомеланогенезу, частичной депигментации и недостаточности каротиноидов.

Мак Ати (Mc Atee, 1932) выступил против защитного значения так называемой покровительственной окраски и роли естественного отбора в ее создании. Изучив содержимое желудков 80 000 птиц, этот автор пришел к выводу, что птицы берут ту пищу, которая имеется в большем изобилии, независимо от того, окрашена ли она в защитный цвет или нет. Поэтому защитная окраска, по его мнению, не имеет адаптивной цены, не служит материалом для отбора, она является мифом.

Гексли (Huxley, 1932) возражал против учения о защитной окраске на том основании, что грубую пропорциональность между числом съеденных защитно-окрашенных особей и между их численностью в природе следовало ожидать, так как ни один вид животных не защищен от всех остальных. Мак Ати упустил из вида, что каждое приспособление частично и относительно. Николсон (Nicholson, 1932) указывал на несовершенство метода, которым пользовался Мак Ати: только по анализу желудков, без наблюдений над пищей, доступной птицам, нельзя судить о пропорциональности имевшегося в распоряжении и съеденного, а потому работа Мак Ати не проливает света на процесс естественного отбора. Критически отнесся к выводам Мак Ати и Пультон (Poulton, 1932).

Барт (Burt, 1932) сделал по поводу взглядов Мак Ати весьма дельные замечания, указав, что этот исследователь искал межвидовой отбор, а не внутривидовую конкуренцию, и что совершенно естественным является факт преимущественного нахождения в желудках особей массовых видов.

Грубое соответствие числа особей вида и поедаемости, конечно, вполне естественно.

К противникам адаптивной роли окраски, соответствующей фону, относятся и некоторые крупные экологи, как Элтон (Elton, 1927). Критически относится к учению о защитной окраске Шелл (1936), высказывающий ряд сомнений о ее значении как фактора выживания и отбора. Он не отрицает возможности этой роли так называемой покровительственной окраски, но полагает, что она доказана лишь в отдельных случаях. Он высказывает сомнения в том, чтобы хищные насекомые, играющие существенную роль в качестве контроля над насекомыми, служащими им добычей, могли играть таковую, так как, благодаря тому что насекомые воспринимают ультрафиолетовые лучи, «животное, которое мы определяем как незаметное, на деле не может быть рассматриваемо как защищенное от нападения со стороны хищных насекомых».

Для решения вопроса о значении окраски необходимо изучать экологию вида, наблюдением над последней решить, в какой мере действительно окраска является для него покровительственной. Для этого надо изучить кроме экологии вида также экологию животных, вместе с ним живущих, отношение изучаемого вида к его врагам или к добыче, не забывая, что абсолютной защиты быть не может, что всякое приспособление относительно.

Такое изучение приводит нередко к положительным выводам о роли защитной окраски.

Хорошим примером экологического изучения окраски, не только устанавливающего наличие приспособления, но и вскрывающего путь возникновения последнего, является работа Бенсона (Benson, 1933) о покровительственной окраске гры-

зунов пустыни. В целом ряде мест пустынного юго-запада США имеются отложения темно окрашенной лавы, и на этих темных лавах развились местные расы млекопитающих, имеющие исключительно темную окраску. Темно окрашенные местные расы были найдены на темно окрашенных скалах и во влажных частях США. Темно окрашенные расы грызунов были описаны с лавовых отложений гор Сан-Франциско в северной Аризоне, с лавовых слоев пустыни Змеиной реки и Айдехо, из пустыни Мохэв в Южной Калифорнии, из Новой Мексики. Бледные расы на очень светлых почвах были описаны из Массачузетса, из Флориды, из Калифорнии.

Бенсон подверг тщательному изучению окраску грызунов в бассейне Тулароза в штате Новая Мексика.

В бассейне Тулароза, представляющем обширную низменность в 13 500 км², северная часть представляет плато до 2000 м над уровнем моря. На плато холмы и гребни из грубой лавы длиною до 60 км. Самые низкие части бассейна постепенно повышаются по краям к горам, круто поднимающимся над равниной. На юге бассейна — обширная песчаная пустыня с мягким рельефом, бесточная. Самые низкие части бассейна заняты благодаря этому солончаками. Климат всего бассейна один и тот же, и на лавовых слоях и на песках. Пески почти белые, из гипса и кварца, покрыты редкой пустынного типа растительностью. В них кроме 16 видов грызунов живут скунс, барсук, лисица, койот. Лавовые слои имеют разный возраст. Более молодые слои черного цвета, резко контрастирующего с окружающей пустыней, видны за несколько километров. Края лавы, покрывающей 180 км², образуют крутой уступ, местами поднимающийся на 14 м над равниной, местами спускающийся полого. Поверхность лавы необычайно груба, покрыта трещинами и хаотическими массами, местами гладкая. Млекопитающие, живущие на лаве, более изолированы, чем живущие на песке, так как контраст между лавой и окружающей пустыней больше, нежели между дюнами и последней. Кроме 11 грызунов здесь живут виды хищных родов *Bassariscus*, *Mephitis*, *Conepatus*, *Urocyon*, *Spilogale*, *Lynx*. Другие (более древние) слои лавы не изолированы так, как молодые.

Как на песках, так и на лаве обнаружен целый ряд видов грызунов, окрашенных в большей или меньшей мере «покровительственно», т. е. под цвет грунта. Вот несколько примеров. *Citellus grammurus tularosae* держится только на лаве позднейшего происхождения; дик и пуглив, по окраске значительно темнее сусликов с окрестных холмов, хотя сходство с цветом лавы неполное, и суслики хорошо видны даже тогда, когда они неподвижны; но все же они часто ускользают от внимания на черной лаве. Потемнение, как и у всех других видов, обусловливается увеличением пигмента в волосах, сужением светлых полос на волосах и расширением области распространения пигментированных волос, а также цветом волос различных типов. Такая же картина наблюдается в первых стадиях потемнения у *Perognathus* и *Peromyscus*.

Geomys arenarius brevirostris — мешетчатая крыса, гофер. Ограничена в своем распространении только «Белыми песками», темнее типичной формы *G. a. arenarius* из El. Paso. Это удивительно, ибо представитель рода *Perognathus* из этих мест имеет белую окраску, а гоферы обычно более варьируют по окраске, нежели *Perognathus*. Объясняется более темная ее окраска тем, что песок, когда он не влажный, является не белым, но желтым, в особенности на низких местах, где гоферы особенно многочисленны. Если бы гоферу надо было иметь покровительственную окраску, то его окраска должна бы соответствовать окраске земли, которую он выбрасывает из нор наружу, как фон, на котором он находится в момент, когда может быть атакован врагами. Это как раз и имеет место в отношении гофера из «Белых песков». Здесь его более темная окраска является покровительственной.

Perognathus apache gypsi — (рис. 76) подвид, строго ограниченный песчаными дюнами и гипсовыми площадями между последними. Встречается наиболее часто среди растительности, но попадается и среди голых дюн. Здесь зверек наиболее нуждается в защитной окраске. Изучение его следов показало, что на открытых местах зверек передвигается с большой поспешностью. Редко останавливаясь, бежит обычно по прямой линии. Наоборот, как показали наблюдения, среди растительности зверек движется столь медленно, что на первый взгляд был принят за ящерицу *Phrynosoma*. Окраска его варьирует от почти белой до нормально желтой, характерной для *P. a. apache*. Большинство особей почти белы и хорошо подходят по окраске к фону грунта Защитное значение окраски, пишет Бенсон, вряд ли станет отрицать кто-либо,

бывший в «Белых песках» в полнолуние. Вариации окраски значительные, но без скачков, так что здесь перед нами не две цветные фазы, не дихроматизм. Молодые особи желтее взрослых (реканитуляция); большинство последних вовсе без желтого пигмента. Объяснение цветных вариаций может быть двоякое: или отбор еще не уничтожил более темных представителей, или мы имеем примесь темных мигрантов со стороны местной белой популяции. Последнее является более вероятным объяснением.

Perognathus intermedius ater. Встречается в большинстве на лаве. Нор не делает, ибо лаву рыть трудно, живет в трещинах. Местообитание изолировано, так что эта раса отрезана от других популяций того же вида. По окраске совершенно подходит к окраске фона. Адаптация настолько совершенна, что даже пойманного в ловушку зверька трудно бывает найти, если он не лежит перевернутый брюшком с белыми местами кверху. Совершенно очевидно, что черная окраска является защитной: для хищника мышь незаметна. Белые пятна на брюхе невидны до тех пор, пока зверек не лежит на спине. На лаве живет только эта раса: из 48 пойманных Бенсоном особей все принадлежат к расе *ater*. Вариации, зависящие от количества пигмента в волосах, имеются, но очень незначительны. От нормальной формы есть отличия и в черепе. Черная окраска сохраняется и на другом фоне, так что ее нельзя считать результатом прямого влияния среды, действующего на особь в течение жизни.

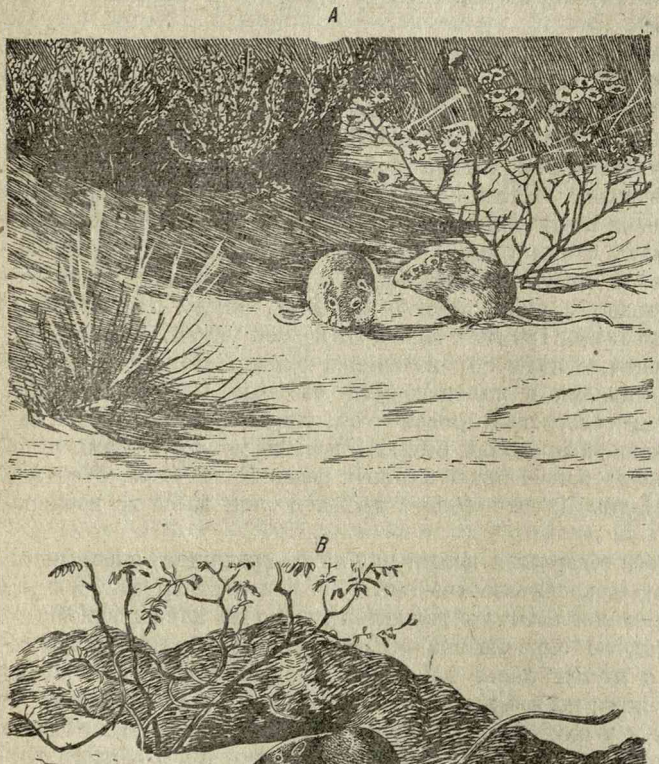


Рис. 76. Две расы *Perognathus* с песка *(A)* и с лавы *(B)*. *Perognathus apache gypsi* и *Perognathus intermedius ater*. (По Benson).

На целом ряде других родов (*Peromyscus*, *Neotoma* и др.) обнаружено: формы, изолированные на лаве или песках, имеют «защитную» окраску; там, где возможна иммиграция из окружающей территории, имеются переходы между крайними формами.

Таким образом грызуны бассейна Туларoза показывают нам следующее.

1. Параллелизм окраски животного и фона, на котором оно живет, имеет место лишь при изоляции.

2. Параллелизм этот существует у разных видов, и на одном и том же фоне наблюдается сходство вариаций.

3. О всех видах можно сказать, что нормальная их окраска—это окраска типа «агути».

4. Все пигментные признаки находятся в корреляции с интенсивностью черного пигмента. То же самое наблюдаем мы у млекопитающих других областей. Это сходство позволяет считать, что пигментные признаки в обоих случаях являются результатом тех же физиологических процессов и управляются тем же механизмом наследственности.

Как же с экологической точки зрения объяснить приведенные выше факты?

Здесь мыслимы две возможности: или непосредственное действие среды или же действие ее через посредство естественного отбора. Объяснение действием климата неверно, так как животные на лаве и на белом песке живут в одном и том же климате, а окраска зверьков тут и там различна. Далее часть грызунов, взятая из смежного более влажного района, оказывается бледнее, нежели из более сухой области распространения лавы. Если взять влажность экоклиматическую, местную, то экоклимат лавы и песка одинаково сух, лава даже более суха, ибо в песке имеется конденсированная влага, а формы на лаве темнее. К тому же мыши держатся в норах и трещинах, и влажность наружного воздуха для них не играет столь существенной роли. Температура воздуха, как показывают климограммы, тут и там та же самая, притом млекопитающие регулируют температуру тела, и не слишком резкие отличия температуры воздуха не могут иметь значения. Адсорбция света на лаве и песке разная и отдача света тоже, конечно, разная. Но грызуны — животные в основном ночные, и свет не может быть причиной различия окраски, как и различие в пище: *Dipodomys* и *Perognathus* питаются одной пищей, но цвет их разный. Почва как источник питания растительности не имеет значения: грызуны, содержимые три года в неволе, сохраняют цвет без перемен.

Только цвет почвы находится в явном соответствии с цветом мыши. Но как это соответствие создается? Гранулы пигмента не находятся под контролем нервной системы и образование его тоже. Следовательно, здесь не может иметь место индивидуальное приспособление, как у камбалы, кваккы или хамелеона, под влиянием зрительного стимула.

Адаптивная окраска в описанном случае зависит не от прямого воздействия среды, она не фенотипична, а наследственна. Она создается естественным отбором. Мы видим перед собой как бы поставленный природою эксперимент.

Элементы для действия отбора таковы: 1) черный и белый цвет, делающий животных на определенном фоне невидимыми; 2) отбирающий момент в виде хищников, роль которых в контроле над грызунами доказана и ясна; 3) несомкнутый, не дающий убежища, травяной покров; 4) изоляция некоторых видов; 5) время.

В результате мы видим темных зверьков на лаве, светлых — на песке. Растительность не скрывает грызунов от глаз хищников, а цвет скрывает: темный *Peromyscus eremicus* на лаве не виден, светлый виден даже ночью при звездах и луне. Особая многочисленность темно окрашенных зверьков на лаве указывает на их процветание здесь. Обилие вариаций дает материал для отбора; изоляция помогает действию отбора, скрещивание мешает, создавая ряд переходов. Весьма убедительным в пользу отбора является то, что бледные особи *Perognathus* на лаве живут на самом деле на островках светло окрашенной почвы, окруженной черной лавой.

Таким образом черные расы на лаве возникли благодаря естественному отбору по признаку защитной окраски и фактору изоляции. К этому заключению мы приходим, изучая окраску экологически, т. е. в естественной обстановке животного. То обстоятельство, что не на всех лавах имеет место темная окраска млекопитающих (Семнер, 1921), не опровергает однако гипотезы о развитии здесь темной окраски путем естественного отбора, так как не всегда могут быть налицо условия для того, чтобы отбор имел место, и не всегда сами организмы могут давать материал для отбора. В природе вовсе не все и не всегда гармонично. Может не быть налицо отбирающего фактора, отсутствие изоляции может сводить почти на-нет работу отбора, в популяции могут не возникнуть нужные для отбора геновариации. С другой стороны, отсутствие в некоторых случаях на слоях лавы покровительственно окрашенных видов говорит за то, что само по себе пребывание на темной лаве (т. е. физические факторы) не вызывает потемнения. Кроме того, Бенсон отмечает, что на лавах гор Сан-Франциско в Аризоне, где Семнер и Сворт не обнаружили темно окрашенных грызунов, характер окраски фона совсем другой, чем в Тулароза: он светлый, лава в значительной мере покрыта светлой почвой и светлой растительностью. Каждая адаптация относительна и временна. И темная окраска животных на лаве также относительна и временна: когда здесь со временем образуются почвы и разовьется растительность, она может исчезнуть под влиянием обратного направления отбора.

Лавы пустыни Мохэв молоды, лишены растительности, здесь нет темно окрашенных млекопитающих. Но фауна этой пустыни вообще много беднее бассейна Тулароза,

здесь меньше и хищных зверей, производящих отбор. Что касается птиц с хищным образом жизни, то в Туларозa совы (horned owls) очень обычны, в пустыне Мохэв за три недели экспедицией Сёмнера была отмечена лишь одна сова.

Дайс и Блоссом (Dice and Blossom, 1937) обстоятельно исследовали вопрос о соответствии окраски млекопитающих юга США с цветом почвы при помощи точного фотометрического метода и пришли к заключению, что корреляция эта несомненна и что весьма вероятно покровительственное значение этой корреляции, что никакой внутренней тенденцией этого совпадения не объяснить. Материал же для отбора (изменчивость) и фактор отбора (хищниками) имеются налицо. Лавовые темные и песчаные светлые расы должны были возникнуть на месте, а не путем «преадаптации» в другом месте.

Иногда покровительственную окраску имеет не столько взрослее животное, сколько молодые, более нуждающиеся в укрытии особи. Например, жираффа, покрытая неправильными коричневыми пятнами на светложелтом фоне, настолько напоминает издали старый обветрившийся ствол зонтикообразной акации, листьями которой она питается, что не только самый острый глаз охотника, но даже и туземцы нередко ошибаются и принимают жираффу за ствол акации и обратно. Кроме того свет, проходя через листву, оставляет на земле такие же пятна, какими покрыта жираффа. Все это несомненно маскирует ее. Но совершенно поразительно маскирует окраска молодых жирафф, находящихся в траве. Чайки вряд ли могут считаться окрашенными покровительственно. Но пуховые птенцы их до такой степени бывают схожи с песчаным или щебнистым грунтом, на котором они держатся, что можно стоять над таким птенцом, смотреть на него и не увидеть. Здесь окраска несомненно может иметь покровительственное значение.

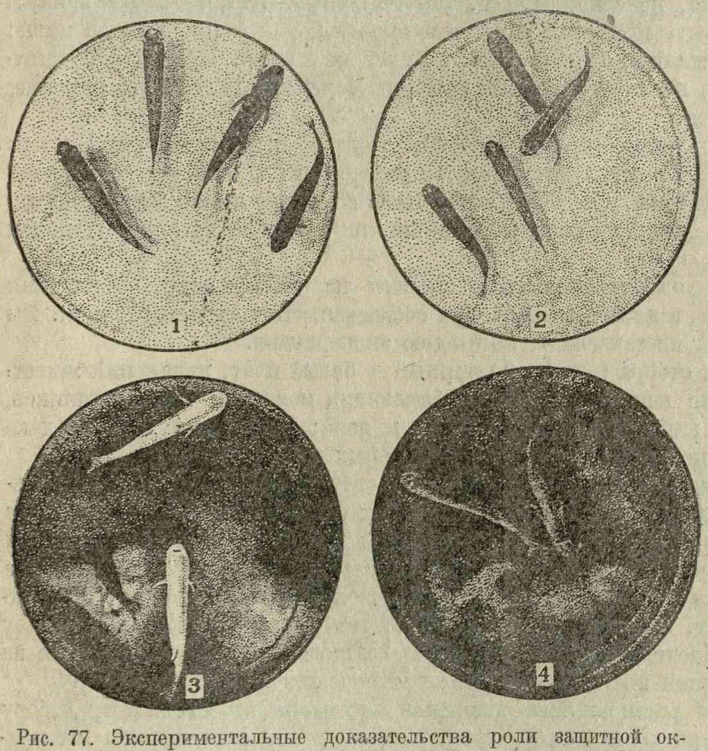


Рис. 77. Экспериментальные доказательства роли защитной окраски. Светлые и темные рыбы на светлом и темном фоне, в неодинаковой мере подвергающиеся нападению хищников. (По Sumner из Shull.)

Сёмнер (Sumner, 1939), выдерживая рыб в течение нескольких недель в темных и белых сосудах, получал временно темные и светлые экземпляры. Ими он кормил пингвинов и цапель и более крупных рыб. Светлые рыбы поедались в большом количестве в темных резервуарах, а в светлосерых — чаще всего схватывались темно окрашенные рыбы (рис. 77).

Чрезвычайно убедительные данные в пользу адаптивного значения так называемой покровительственной окраски приводит Айели (Isely, 1938). Этот автор проделал ряд экологических экспериментов в полуестественных условиях. Роль хищников играли как дико живущие виды птиц в окрестностях лаборатории, так и домашние птицы — куры и индейки. Суть опыта заключалась в том, что экспериментальная площадь под открытым небом в саду, обнесенная оградой, была разделена на 72 квадрата, каждый из которых представлял один из четырех фонов: черная почва, белая почва, красная почва, зеленая трава. Кроме того два ряда, т. е. 24 квадрата, были засажены высокой растительностью: виноградом, злаками и цветущими расте-

ниями. Для экспериментов взяты были саранчевые различной окраски: два белых вида, два красновато-бурых, два черных, один зеленый. Все эти виды в природе держатся на соответственного цвета почвах и растительности. Взят был еще один вид, очень обильный в природе и несоответствующий по окраске среде обитания. Все саранчевые подразделялись в эксперименте на два класса: «защищенные» и «незащищенные». Этими терминами обозначалось соответствие с окраской фона, и один и тот же вид из семи первых мог быть и «защищенным» и «незащищенным», восьмой вид всегда принадлежал к последнему классу (рис. 78).

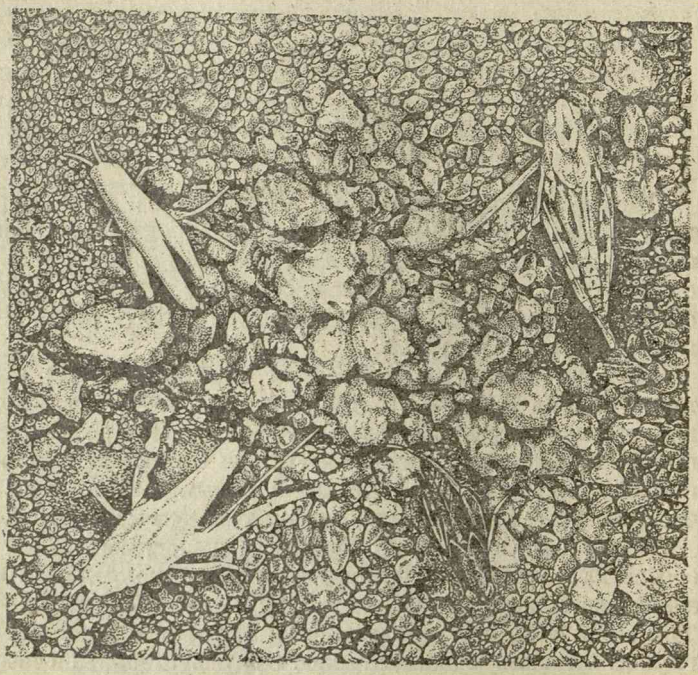


Рис. 78. Эксперимент Айсели с саранчевыми на соответствующем и не соответствующем по окраске фоне. (По I c e l y.)

Насекомые прикреплялись на ниточке того же цвета, что они сами, на том или ином квадрате. Или же они помещались сюда, предварительно наркотизированные. Помещались парами. Наблюдателями отмечались съеденные и несъеденные насекомые, особо отсчитывались экземпляры, которые в течение долгого периода (20 часов, 48 часов, 4 дня) оставались нетронутыми. Кроме этих экспериментов были поставлены другие. Одна группа их была поставлена для выяснения роли высокой растительности (*Andropogon* и виноград) в защите саранчевых. Другая группа экспериментов была поставлена на площадке, разделенной на две половины с разными почвами. Насекомые не привязывались и не анестезировались, могли свободно двигаться, но также относились или к «защищенным» или к «незащищенным».

Результаты эксперимента, видные из таблицы, убедительно говорят за адаптивное значение окраски, соответствующей фону.

Таблица, показывающая конечный результат 33 экспериментов с защитной окраской саранчевых

Методика, саранчевые, хищники	Число экспериментов	Число особей	Из незащищенных		Из защищенных	
			Съедено	Остались целы	Съедено	Остались целы
Разделенная на квадраты площадь, пары — гл. обр. Oedipodinae						
Бентамские куры	11	370	157	28	81	104
Дикие птицы	7	228	96	18	39	75
Индейки	8	180	82	8	44	46
Специальные эксперименты — Oedipodinae и Cyrtacanthacinae						
Бентамские куры и индейки	2	80	40	0	10	30
Открытая клетка Oedipodinae и Cyrthacanthacinae						
Бентамские куры	5	60	30	0	9	21
Всего	33	918	405	54	183	276
В процентах			88,23	11,76	39,85	60,13

Опыты с высокой растительностью показали ее большое значение в качестве защиты насекомых от хищника. Сравнение способности человека и домашней птицы заметить «защищенных» саранчевых показало значительное отставание этой способности у человека, как видно из следующей таблицы.

Наблюдатели	Увидели	Пропустили
1	3	7
2	2	8
3	2	8
	Съели	Пропустили
Индейки	7	3
Куры	4	6

Интересный эксперимент был поставлен Айсли над значением «предупреждающей» окраски. Взято было ярко и пестро окрашенное в черный, красный, желтый, зеленый и бурый цвета саранчевое насекомое *Dactylotum pictum*. Вид этот совсем несъедобен один среди 40 других видов, бывших под наблюдением. Домашние птицы сперва брали его, но сейчас же отбрасывали и спешили чистить клюв. После этого не обнаруживали к нему никакого интереса.

Молодые саранчуки *Oedipodinae* оказались лучше защищенными как окраской, так и малыми размерами. Айсли указывает, что молодь некоторых видов, становясь взрослой, утрачивает свою превосходную покровительственную окраску, но меняет при этом лишенные растительности или с разреженной растительностью местообитания на убежища с более высоким и чистым растительным покровом. Айсли отмечает, что чем совершеннее маскировка вида, тем менее плодовито саранчевое и наоборот.

И еще один интересный факт дают эксперименты Айсли. Среди привязанных особей 22 в течение 20 часов оставались нетронутыми и активными при постоянных атаках со стороны диких видов птиц и — часть времени — со стороны кур и индеек. Три особи оставались привязанными 48 часов и один вид 4 дня. Все 22 особи первой группы являлись «защищенными». С другой стороны, в течение 3 недель непрерывного эксперимента ни один «незащищенный» вид не оказался длительно выжившим из 459 незащищенных насекомых.

Любопытные данные были получены С. Шварцем (in litteris) в Средней Азии. Он подсчитал процентное соотношение защитно и незащитно окрашенных видов в природной обстановке и сравнил его с процентным отношением тех и других в содержимом желудков сизоворонки *(Coracias garrula semenowi)*. Оказалось, что процент защитно окрашенных насекомых в желудках значительно меньше, нежели в природе. Это говорит в пользу теории покровительственного, защитного значения окраски, соответствующей фону.

Морфологические приспособления у прыгающих грызунов. Выше была приведена цитата из Томсона и Реддса, говорящая, что «каждый организм есть клубок приспособлений». Это выражение является слишком образным, грешит некоторой неточностью. Но все же оно право в том, что большая часть признаков вида — адаптивна. Распутывание этого «клубка» представляет для эколога огромный интерес, если брать даже только морфологические приспособления. Но форма и функция не существуют независимо друг от друга. *Нельзя изучать морфологические адаптации, не изучая их функции в связи с условиями местообитания вида, в связи с условиями его образа жизни.* Так и должен подходить эколог к изучению адаптации. Так подходят к изучению приспособлений у скачущих и рикошетирующих грызунов Хауэлл и Хэтт.

Многие грызуны, относящиеся к разным семействам, живущие в разных частях света, независимо друг от друга приспособились к движению прыжками. Хауэлл берет род *Dipodomys* из сем. Heteromyidae, из сверхсемейства Sciuridae, и сравнивает его с тушканчиками — сверхсемейства Dipodidae.

Для понимания организации и функции автор рассматривает привычки и местообитание видов, рассматривает способы рытья, деятельность органов чувств, способы передвижения, избегания врагов, роль хвоста при этом. В результате тщательного изучения Хауэлл приходит к выводу, что жизнь в сходной среде и специализация в способе передвижения привела Heteromyidae и Dipodidae к выработке ряда

общих черт, но тушканчики, жители более древних пустынь, чем Heteromyidae, анатомически ушли в специализации дальше Heteromyidae.

На тушканчиках мы остановимся здесь подробнее, опираясь на работу Хэтта. Мы увидим на них, какой клубок адаптаций представляет на самом деле организм.

Тушканчики травоядны, но, как и другие грызуны, являются добычей хищных зверей, птиц и рептилий (рис. 79). Подвергаясь стольким опасностям, тушканчики защищены особыми приспособлениями, выработавшимися, конечно, путем естественного отбора: они очень плодовиты, ведут ночной образ жизни, обладают большой быстротой движений. Как у всех прыгающих форм, задние ноги сильнее передних, крайние формы двигаются только рикошетирующими прыжками на задних ногах без участия передних; задние ноги бьют одновременно. Такой способ передвижения вызывает ряд глубоких морфологических изменений, прежде всего удлинение задних ног, особенно дистальных частей, благодаря чему повышается сила прыжка вперед и увеличивается способность смягчать последний. Мускулы ног стали шире в поперечном сечении, боковые пальцы редуцировались, metatarsalia слились. Суставы ног — гинглимоиды — допускают только движения сгибания и разгибания. Угол движения увеличился. Задние ноги широко расставлены, отчего получается устойчивость тела. Зверьки являются пальцеходящими, с копытцеподобными когтями; на нижней стороне пальцев находятся мозоли, смягчающие прыжок, или пучки волос, расходящиеся в стороны в виде гребня. Передние ноги редуцированы. Шея сильно укорочена. Голова увеличена. Хвост длинный, с кисточкой или «знаменем». Если хвост не длинный, то широкий.

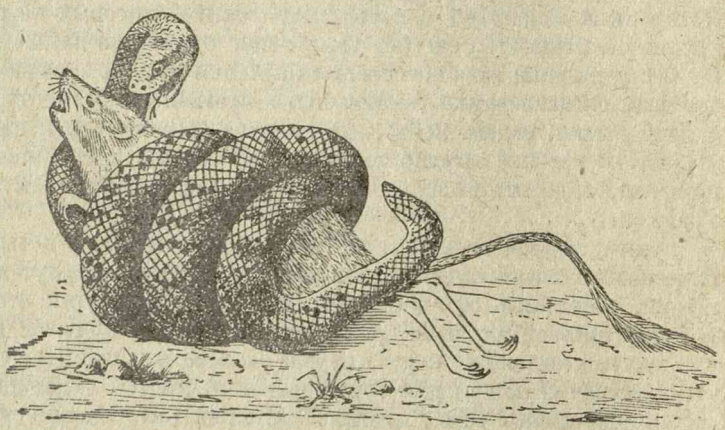


Рис. 79. Степной удав (*Eryx*), душащий тушканчика. (Рис. Коровина.)

Рикошетирующий способ движения не рассчитан на продолжительное движение. *Dipus sagitta nogai*, например, по наблюдениям Бёме и Красовского, скоро истощается, будучи преследуем, и лежит под растительностью, тяжело дыша. Рикошетирующий способ передвижения служит для покрытия максимума дистанции в кратчайшее время и с минимумом усилий при отсутствии преследования.

Хвост рикошетирующих служит им для контрбаланса дополнительным пропульсивным органом, рулем, подпоркой для сидения, знаком для распознавания, средством отвлечения врагов. Для выполнения этих задач в нем имеется ряд адаптивных черт: длина, вес, строение мускулатуры, распределение волос, окраска. Он может быть относительно коротким и тяжелым [у р. *Cardiocranius* и *Pygeretmus;* из других рикошетирующих у сумчатых (кенгуру, *Macropus*); и у *Macroscelididae*; из грызунов у *Pedetes*], очень удлиненным и с кисточкой (у *Alactagulus*, *Dipodomys)*, утончен к концу и без кисточки (у *Salpingotus)*.

Если хвост отрезать, движение нарушается. По G. Miller'у (1894), близкий к тушканчикам *Zapus hudsonius*, если ему отрезали хвост, совсем лишался контроля над прыжками: перевертывался, падал на землю лицом туда, откуда скакал. О роли хвоста имеются хорошие наблюдения Хауэлла над *Dipodomys*. Последний грызун при медленном передвижении движется слабыми прыжками, подняв хвост кверху. При быстром движении скачет подобно птице или кенгуру. Расстояния между следами варьируют от скорости движения. При расстояниях в 57—85 см движения зверька грациозны, хвост служит как эквилибратор, и все отдельные движения находятся в координации. Когда при панике длина скачков возрастает до 200—230 см, скорость превосходит способность животного контролировать движения. Оно, не успев при-

землиться, ударом задних ног летит вперед, более или менее кособочась, и может даже попасть при этом между ветвями кустарника (это наблюдается и с тушканчиками, *Д. К.*). Но от такого расстройства движения получается одна выгода: зигзагообразность движений смущает преследователя. Эта зигзагообразность движений может усиливаться по воле животного при помощи хвоста. Преследуемая собакой (или другим врагом) и сильно теснимая кенгуровая крыса делает ряд зигзагов под прямым углом, столь внезапно изменяя направления, что собака становится беспомощной. Факт, что ни одно млекопитающее не может поймать этого грызуна в открытую, но лишь «скрадом». Совершенно так же ведут себя и тушканчики. Особенно заметна балансирующая роль «знамени» у рода *Alactagulus*. Знамя контролирует траекторию, способствует посадке в желательном месте. У тяжелых рикошетирующих форм *(Pedetes, Macropus)* его нет, так как оно должно было бы быть очень большим.

Хвост тушканчиков служит также третьей ногой при сидении. Кроме тушканчиков опираются на хвост песчанки (Gerbillinae, *Pedetes*, *Dipodomys)*.

Кроме того, хвост является у тушканчиков пропульсаторным органом и одновременно защитным: у быстро скачущего тушканчика хвост все время движется вправо и влево, привлекает внимание врага и отводит последнее от жизненно более важных частей. Черный и белый цвет знамени этому способствует.

Короткие передние ноги являются приспособлением для рытья. Как и у всех роющих форм, наблюдается усиление развития крестца и прикрепления таза, а также ряд соответственных изменений в позвонках, слияние которых нередко наблюдается. Длина хвоста увеличивается за счет увеличения числа или длины позвонков.

Все указанные приспособления являются приспособлением к среде обитания. Наибольшая специализация достигается в пустынных областях, где зверек может видеть далеко вперед, видеть место, где он может опуститься и где растительность этому не мешает. В пустыне трудно укрыться, а в то же время животное должно уходить от норы, чтобы добыть пищу, а потому способность к быстрому движению является необходимой.

Если к морфологическим адаптациям добавить еще повадки, связанные с физиологическими особенностями, а именно, что животные ведут ночной и подземный образ жизни, избавляясь от гибельной для них температуры; что днем они забивают нору изнутри пробкой, чтобы закрыть нору от внимания врагов, но пробкой, столь слабой, что выскакивающий из норы в случае опасности тушканчик одним ударом ее пробивает; что главным питанием для тушканчиков являются луковицы тюльпанов и других растений, находящих себе в пустыне благоприятные условия существования,—то тушканчики представятся нам органической системой, столь соответствующей системе среды их обитания, столь тесно с ней переплетающейся, что мы с полным правом можем говорить о них как о специально адаптированных к жизни в пустыне организмах. И однако противоречия этих двух систем легко возникают. Стоит тушканчику быть застигнутым восходом солнца далеко от норы, и он рискует погибнуть от перегрева, стоит ему в холодную ночь потерять нору или намокнуть под дождем или от росы, и он рискует замерзнуть и так далее.

Совершенно очевидно, что указанные выше адаптивные черты у прыгающих грызунов не могли возникнуть иначе, как благодаря деятельности естественного отбора индивидуальных, «случайных» или возникающих по неизвестным нам причинам особенностей. Фактором отбирающим являются хищники и характер грунта. У обитателей глинистых пустынь из рода *Alactaga*, например, приспособления для рытья развиты лучше, нежели у обитателей из песков из рода *Dipodipus*, а приспособления для прыгания — наоборот; даже разреженность растительного покрова вызывает необходимость дальних фуражировок и т. д. Эти факторы отбора не могли быть одновременно и фактором, вызывающим изменчивость в нужном направлении. Конечно, причины появления более длинного хвоста, «знамени» из волос на его конце, причины укорочения передних ног, укорочения шеи и т. д. заключаются во взаимодействии унаследованного материала (наследственной структуры) и внешних условий, действовавших на последнюю в различных стадиях развития этого материала, т. е. организма. Указанные признаки, являющиеся материалом отбора, сильно варьируют у различных особей, появляясь у одних видов и не появляясь у других.

Можно было бы иллюстрировать это на бесконечном числе примеров эволюции того или иного признака, эволюции той или иной группы животных. В качестве таких можно

было бы взять эволюцию лошадей, эволюцию костного черепа на месте хрящевого у рыб, эволюцию динозавров, эволюцию когтей у ленивцев, эволюцию инстинктов кукушки, и так далее, и так далее. Во всех этих случаях эволюцию невозможно понять иначе, как на основе дарвинистического толкования — естественного отбора случайных уклонений. Ламаркистское объяснение здесь ничего не дает.

Приведенные примеры достаточно иллюстрируют, что такое адаптация с экологической точки зрения. Это отнюдь не изначальное свойство живого, а вырабатывающиеся в процессе борьбы за существование и жесткого отбора со стороны факторов среды особенности строения и поведения вида. Адаптация всегда ограничена и относительна. Адаптация временно разрешает противоречия вида со средой обитания, при изменении же последней она сменяется другими, выводящими вид из новых противоречий. До сих пор речь шла об адаптациях в строении, в окраске, в поведении. Основу их составляют адаптации физиологические. Пример их будет дан в главе об экологии домашних животных и в главе об эволюции.

Изучение адаптаций имеет огромное значение в экологии. Помимо того, что оно помогает нам понять взаимоотношения организма и среды, изучение адаптаций помогает нам в понимании предыдущей истории животных по тем остаткам, которые сохранились в их организации от прошлого до нашего времени, по адаптивным чертам, в них находящимся. Так, например, по коротким передним конечностям современных крокодилов можно сделать заключение о том, что их предками были формы, начинавшие линию двуногих рептилий с укорочением передних конечностей. По скелету ноги типичных прыгающих сумчатых (*Hypsiprimnodon*, *Perameles*, *Peragale*, *Macropus*, *Choeropus*) можно с уверенностью сказать, что эти прыгающие формы были прежде древесными формами, у которых стопа работала, как щипцы. Перейдя от жизни на деревьях к жизни на равнинах и став прыгающими животными, они стали утрачивать прежнее приспособление, но следы последнего еще сохранились, выдавая прошлое его обладателей. Изучение адаптаций дает нам возможность по ископаемым формам восстанавливать, реконструировать обстановку далекого геологического прошлого.

ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА

Отбор создает соответствие двух систем: организма и среды. Речь, конечно, идет не об особях, а о видах.

Тип животного, находящийся в соответствии с окружающими условиями, мы называем «*жизненной формой*», беря этот термин у ботаников. В «жизненной форме», как в зеркале, отражаются главнейшие, доминирующие черты местообитания видов и основные черты климата и среды обитания, почв и биотических взаимоотношений. Можно различить, например, тип нырца, тип землероя, тип древесного лазающего животного, тип хищника.

Возьмем баклана (*Phalacrocorax carbo*, рис. 80) как представителя типа нырца. Форма его тела представляет вытянутый конус с вершиной, направленной вперед; голова и клюв построены по типу перфоратора спермия; перья плотно прилегают к телу и друг к другу; ноги далеко отодвинуты назад, имеют наилучше развитые плавательные перепонки; хвост жесткий, плотный. Все эти признаки адаптивные, находящиеся в гармонии с той средой — водой, в которой баклан, нырнув, движется и добывает пищу. Последней служит рыба, подчас весьма крупная. Ряд черт в строении баклана служит для наилучшего овладения этой добычей. Острый, твердый крючок на конце клюва, зарастание ноздрей, что делает клюв более прочным, развитие сочленения у основания верхней половины клюва и в задней части каждой половины нижней челюсти, благодаря чему рот может широко раскрываться, гибкая шея с таким расположением позвонков и мускулов, что голова может выбрасываться, как стрела (рис. 81), недоразвитый язык, широкий растяжимый пищевод и желудок — все эти особенности помогают схватывать, удерживать и заглатывать рыбу (К о л е с н и к о в, 1934). Такое же соответствие строения условий существования найдем мы и у роющих животных (рис. 82), и у летающих, и у лазающих и т. д.

При установлении экологических типов, или «жизненных форм», необходимо базироваться не на конституциональных, филогенетических признаках, а на признаках адаптивных, приспособительных, между которыми и факторами среды существует определенная зависимость, гармония. Лишь эти признаки характеризуют жизненную

форму, а последняя характеризует биоценозы как некоторые объединения, находящиеся в соответствии с биотопами, т. е. характеризует и последние. *Dipodomys* и *Gerbillus* в одинаковой мере характеризуют пустыню, которая является для них местообитанием. С экологической стороны совершенно не важно, что эти два рода систематически весьма различны и далеки друг от друга. Оба они представляют «жизненную форму», характерную для пустыни.

Северцов (1937) полагает, что «параллельные формы морфологов и жизненная форма

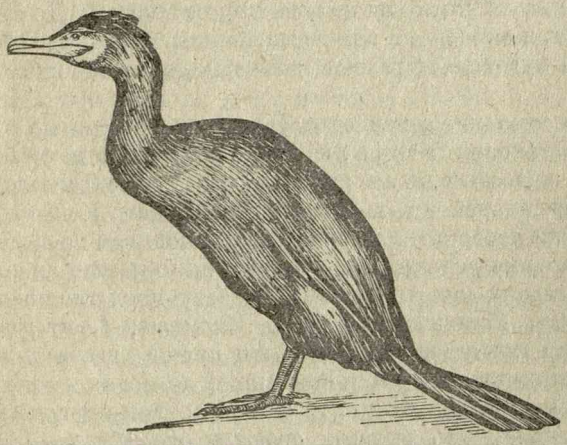


Рис. 80. Баклан — представитель формы нырца. (По Колесникову.)

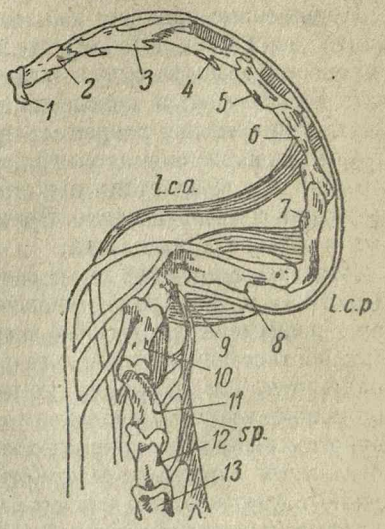


Рис. 81. Шейная мускулатура и позвонки анхинги *(Plotus anchinga.)*

sp. — m. spinalis; l. c. a.—musculus longus colli anterior; l. c. p. — musculus longus colli posterior; 1—13—позвонки. (Из Колесникова.)

экологов обозначают одно и то же явление», и что «экологическая классификация жизненных форм совпадет с естественной системой организмов, которая должна строиться на основе филогенетического развития животных». Однако ихтиозавр, дельфин и рыба принадлежат к одной жизненной форме, филогенетически далеко стоя друг от друга. К одной жизненной форме с прыгающими грызунами пустыни следует относить и бегавших на задних ногах динозавров. Крот и медведка *(Gryllotalpa)* также принадлежат к одной жизненной форме, хотя филогенетически они связаны лишь в самых корнях родословного дерева животных. Совпадение экологической классификации жизненных форм с естественной системой организмов имеет место во многих случаях, но не всегда.

Рис. 82. Слепушонка, тип землероя. (Рис. Коровина.)

Каждое животное, как и каждое растение, обладает определенной филогенетически обусловленной конституцией. Примером может служить грызун северо-американских пустынь — *Dipodomys* (рис. 83), с одной стороны, и азиатско-африканские песчанки (Gerbillinae) и тушканчики (Jaculidae) — с другой. Внешнее сходство и образ жизни их поразительно сходны (рис. 84), но первый род относится к семейству Heteromyidae (сверхсемейство — Sciuroideae), второй к Muridae, третий к Jaculidae, между которыми имеются значительные отличия в строении, являющиеся результатом их филогенеза. Точно так же тип роющего подземного представлен: сумчатым кротом *Notorycles*, златокротом *Chrysochloris* из Insectivora и кротом *Talpa* из них же. Внешне сходные, эти

землерои обнаруживают глубокие отличия во внутреннем строении. Некоторые отличия объясняются отличиями в грунте, в котором они роются, но далеко не все (Abel, 1911).

«Жизненная форма» в ботанике. Понятие жизненной формы родилось у ботаников. Александр Гумбольдт различал «растительные формы»: форму пальм, бананов, мимоз, иглолистных, кактусов, баобабов, вересковых, казуарины, лиан, злаков и т. д. По словам самого Гумбольдта, «это физиономическое деление отличается от того, которое ботаники устанавливают в так называемых естественных

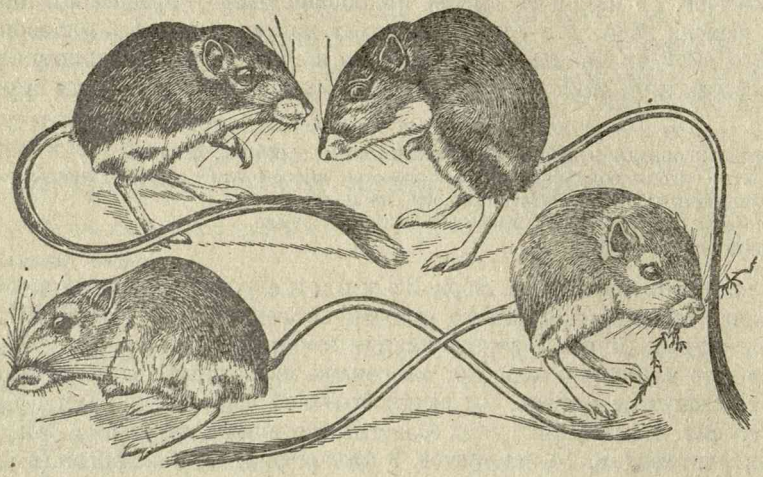


Рис. 83. 4 вида рода *Dipodomys* из Калифорнии, имеющие различную окраску.

системах. Здесь речь идет лишь об общих контурах, лишь о том, что определяет характер растительности... Между тем, собственно ботанические классификации основываются на мельчайших, обычно совершенно не бросающихся в глаза, но постоянных и важных частях растений, связанных с оплодотворением». Например, растения, принадлежащие к отряду бобовых *(Leguminosae)*, характеризуются плодом — бобом. Но в зависимости от условий, в которых они живут, они могут принадлежать к типу (или жизненной форме) деревьев (белая акация *Robinia pseudoacacia*), или кустарников (желтая акация — *Caragana arborescens* и другие виды), или трав (клевер *Trifolium*) и даже лиан *(Entada scandens)*.

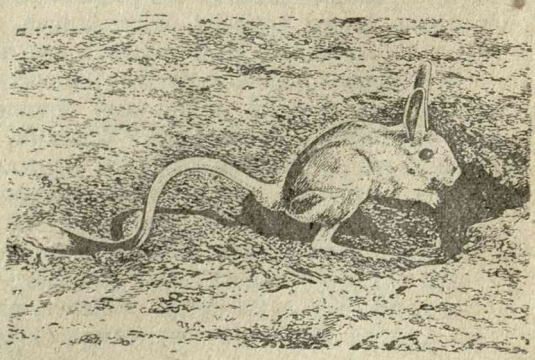


Рис. 84. Большой тушканчик. (По Серебренникову.)

Каждая жизненная форма характерна для особых условий. Каждая естественная область характеризуется особыми жизненными формами. Поэтому необходимо иметь систему жизненных форм. Система должна строиться на экологическом принципе. Ряд исследователей пытался создать классификацию жизненных форм на экологической основе, пользуясь различными признаками.

Клементс (Clements, 1928) считает, что следует различать растительные «жизненные формы» (Life form), создаваемые в основном климатом, как однолетники, двулетники, травянистые многолетники и древесные многолетники, и «формы местообитания» (Habitat form), несущие ясный отпечаток последнего, отражающие ограничивающий фактор, индикатором которого он и служит.

Классификация форм местообитания была дана впервые Вармингом (Warming, 1896, русский перевод 1901). Клементс несколько модифицировал систему Варминга. По его схеме, следующие три основных класса форм местообитания — 1) гидрофиты, 2) мезофиты, 3) ксерофиты — характеризуют отношение

растения к степени влажности почвы, характеру почвы, климату. Каждый класс подразделяется на ряд более мелких типов в зависимости от комбинации этих факторов. Главный фактор — содержание воды.

Система К л е м е н т с а, как и ряд других систем, является физиономической.

Р а у н к и е р, классификация жизненных форм которого пользуется наибольшим признанием, считает невозможным располагать в порядок громадное разнообразие форм по различным экологически важным принципам. Он избирает для первого подразделения одно единственное, но наиболее важное приспособление — приспособление к неблагоприятному времени года. Р а у н к и е р делит растения на пять классов жизненных форм в зависимости от положения и способов защиты в неблагоприятное время года органов возобновления. Каждый класс делится дальше на подчиненные группы жизненных форм.

I. Фанерофиты: органы возобновления находятся на воздухе, открыто.
II. Хамефиты: органы возобновления защищаются снегом или упавшими листьями.
III. Гемикриптофиты: органы возобновления на поверхности.
IV. Криптофиты (геофиты): органы возобновления в земле.
V. Терофиты: однолетники.

Своими классами жизненных форм Р а у н к и е р думал характеризовать области с точки зрения их так называемого растительного климата. Для этой цели служат «спектры жизненных форм». Каждый климат имеет свой спектр. Например на Шпицбергене, где лето настолько коротко, что семена не каждый год созревают и молодые всходы часто гибнут от мороза, мы видим большей частью гемикриптофиты, 20 хамефитов и 1 терофит. А в жарких сухих областях, например на севере Африки, 50 терофитов, 19 гемикриптофитов, 14 хамефитов, 9 фанерофитов и 8 геофитов (с органами воспроизведения, переживающими неблагоприятное время под землей). Области с одинаковыми «спектрами жизненных форм» могут быть соединены линией — «изобиохор».

Система эта ценнее других, так как она может служить практическим целям, а именно может служить климатическим индексом, а другие — лишь классифицируют массу растений обычным статическим образом.

Жизненная форма в зооэкологии. Мы привели здесь данные о «жизненной форме» у ботаников, ибо у них впервые развилось это понятие. У зооэкологов учение о «жизненной форме» совершенно не разрабатывалось. Нам неизвестно ни одной работы, специально этому вопросу посвященной. Нужно ли вводить понятие о жизненной форме в зооэкологию? Нам кажется, что нужно. Раз существует соответствие организмов со средою, раз существуют различные типы приспособлений к последней, раз каждая среда, каждый природный комплекс характеризуется своими приспособительными типами — жизненными формами, то нужно в последних разобраться и классифицировать их. Задача эта очень трудная, и мы, не имея возможности в данной работе ее разрешить, хотим лишь поставить первую веху для дальнейшей разработки.

Первое затруднение заключается в том, на основании какого принципа или каких принципов устанавливать жизненные формы? Чего мы добиваемся, их устанавливая?

Виды находятся в некоторых взаимоотношениях с физическими (климатическими и почвенными) факторами среды обитания, а также с другими организмами (с биотическими факторами). Этими основными категориями факторов и определяется жизненная форма.

В мире растений жизненная форма прежде всего определяется климатом. *Климатические факторы* важны и для животных, но в гораздо меньшей степени влияют на организацию, так как животное обладает рядом физиологических приспособлений и экологических (поведение), регулирующих влияние климата. В этом заключается главная трудность в установлении классов жизненной формы. Больше сказывается на организации животного среда обитания: вода, почва, поверхность земли, травы, кустарники, деревья, воздух. *Способ передвижения* животного в той или иной среде прежде всего накладывает печать на его организацию; далее, местообитание важно для животного как место *для размножения*. Третьим моментом, определяющим организацию и поведение животного, является *род его пищи*. Последняя всегда накладывает на животное резкую печать. По этим признакам, нам кажется, и должны быть устанавливаемы жизненные формы и произведена их классификация. Тогда, имея в своих руках три спектра жизненных форм, установленных на основе адаптаций к климату, к эдафическим факторам и к другим организмам, мы сумеем понимать группировки

организмов, называемые биоценозами и сравнивать их между собою с точки зрения их экологии.

На климатические различия животное может отвечать и структурными изменениями (густота меха, оперения), но всегда отвечает выбором для размножения и обитания той или иной зоны жизни и биотопа с соответственным экоклиматом. Далеко, конечно, не всегда, но в известной мере, теплокровность определяет распространение.

Далеко на север холоднокровные позвоночные не идут, не идут они и высоко в горы, в альпийскую зону. Преобладание амфибий и рептилий наблюдается в жарких странах, их почти нет за полярным кругом, куда идут недалеко и лишь немногие виды. Далее, отношением к климату определяется продолжительность пребывания животного в зоне живет ли оно оседло, весь год, или только часть года, являясь сезонной формой. При этом вид может или вовсе удаляться из зоны или пребывать в недеятельном состоянии, в летней или в зимней спячке. Таким образом мы имеем следующие классы жизненных форм, устанавливаемые по отношению к климату:

I. Холоднокровные животные.

1. Деятельные весь год.
2. Недеятельные часть года:
   а) летоспящие, б) зимоспящие.

II. Теплокровные животные.

А. Оседлые.

1. Деятельные весь год.
2. Недеятельные часть года:
   а) летоспящие, б) зимоспящие.

Б. Сезонные формы.

1. Гнездящиеся.
2. Зимние формы.
3. Летние формы.
4. Пролетные.

Формы местообитания характеризуются и структурными особенностями и поведением. Здесь классификация может итти по приспособлениям для передвижения:

I. Плавающие формы.

1. Чисто водные:
   а) нектон, б) планктон, в) бентос.
2. Полуводные:
   а) ныряющие, б) неныряющие и т. д., в) лишь добывающие из воды пищу.

II. Роющие формы.

1. Абсолютные землерои (всю жизнь проводящие под землей).
2. Относительные землерои (выходящие на поверхность).

III. Наземные формы.

1. Не делающие нор:
   а) бегающие, б) прыгающие, в) ползающие.
2. Делающие норы:
   а) бегающие, б) прыгающие, в) ползающие.
3. Животные скал.

V. Древесные, лазающие формы:

а) несходящие с деревьев, б) лишь лазающие на деревьях.

V. Воздушные формы:

а) добывающие пищу в воздухе;
б) высматривающие её с воздуха.

Так как различия во влажности воздуха и влажности почвы играют определенную роль в жизни многих наземных животных, то следует выделить жизненные формы и по этим признакам:

I. Влаголюбивые, гигрофильные формы.
II. Сухолюбивые, ксерофильные формы.

Выделить здесь роль влажности субстрата и влажности воздуха трудно, почему мы и не разделяем здесь эти два фактора.

Далее по роду пищи животные могут быть разделены на:

I. Растительноядных: а) травоядных, б) зерноядных, в) плодоядных и т. п.
II. Всеядных.
III. Хищных: а) насекомоядных, б) плотоядных.
IV. Могильщиков, трупоедов.

Далее можно повести деление по тому, где животное добывает свою пищу.

Наконец по месту размножения могут быть выделены:

I. Размножающиеся под землей.
II. Размножающиеся на поверхности земли.
III. Размножающиеся в ярусе трав.
IV. Размножающиеся в кустарниках.
V. Размножающиеся на деревьях (на ветвях).
VI. Размножающиеся в трещинах и дуплах.

Можно принять во внимание еще общественность и т. д.

Не давая здесь классификации жизненных форм, мы сделали лишь наметку, и уже из нее видно, что классификация жизненных форм отвечает различиям климатов и эдафических условий. Это и естественно, ибо комбинированным действием различных факторов определяется и то и другое: и деление арены жизни и жизненная форма.

Разработка вопроса о жизненных формах животных компонентов, их характеристика, классификация — одна из очередных задач экологии. Попытку дать систему жизненных форм для птиц мы находим у Шульпина (1939, 1940). В первой работе он группирует адаптивные типы в пять крупных разделов, руководствуясь основным характером пищи: преимущественно насекомоядные птицы; преимущественно зерноядные птицы; птицы, питающиеся различными беспозвоночными; птицы, питающиеся преимущественно позвоночными животными; птицы всеядные. Далее Шульпин различает птиц по месту, где они разыскивают корм: кормящиеся среди крон, на кустарниках, на земле, в воздухе (воздухореи) и т. д. Во второй работе указанный автор устанавливает адаптивные типы птиц, исходя из среды обитания: водоплавающие, бродные-полуводные, бегающие наземные, скачущие наземно-кустарные, шественно-наземно-древесные, лазящие-кустарно-древесные, охотящиеся на лету. Несомненно, что установление подобных типов, характеризующихся рядом приспособительных признаков, может быть полезно при анализе той или иной фауны, характерной для тех или иных условий.

ГЛАВА ПЯТАЯ

АККЛИМАТИЗАЦИЯ И ЭКОЛОГИЯ ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ

АККЛИМАТИЗАЦИЯ

Акклиматизация и экология. Понятие акклиматизации связано с представлением о введении в страну новых, несвойственных ей видов животных и растений, а также с размещением в стране уже имеющихся видов, переносимых из одного района в другой. Мероприятие это проводится в СССР в широком масштабе.

Причина этого заключается в следующем. Необычайное разнообразие экологических условий на огромной территории Союза и история развития жизни на этой территории создали большое разнообразие растительного и животного мира, среди которого было немало ценных охото-промысловых животных. Хищническая добыча последних в дореволюционное время, а также широкое развитие эксплоатации природных богатств, распашка целинных степей, вырубка лесов, развитие ирригации в засушливых областях и, наоборот, борьба с болотами, их осушение в других, проникновение хозяйства в тундры, в таежные области, в пустыни и горы — все это не могло не оказать разрушительного влияния на охото-промысловую фауну. Началось ее быстрое уменьшение. Некоторые виды исчезли вовсе (тарпан), другие же находятся на грани истребления, как сайга *(Saiga saiga)*, степной сурок *(Marmota boback)*, третьи значительно уменьшились в числе: бобр *(Castor fiber)*, морская выдра *(Enhydra lutris)*, соболь *(Martes zibellina)*, котик *(Callorhinus ursinus)*, выхухоль *(Desmana moschata)*, белая цапля *(Egretta alba)* и др. Уменьшились запасы белки, зайца, корсака *(Vulpes corsak)*, боровой дичи, водоплавающей птицы, сравнительно немногочисленной стала дрофа, стрепет и т. д. Также и рыбные запасы во многих водоемах значительно уменьшились.

После Октябрьской социалистической революции в корне изменилось отношение к производительным силам страны. Использование их было подчинено плану. Началось проведение ряда мероприятий, направленных к сохранению основных запасов животного сырья и к рациональному его использованию. А наряду с этим встал вопрос об увеличении имеющихся животных ресурсов страны, о восстановлении исчезнувших или почти исчезнувших видов и об обогащении нашей фауны новыми ценными видами путем так называемой *акклиматизации*. Большие площади, неиспользуемые пока ни под земледелие, ни для животноводства, используются для разведения пушного зверя: ондатры, нутрии, енотовидной собаки, американской норки, речного бобра.

В Советском Союзе проводится реконструкция домашнего стада в связи с требованиями рационального социалистического хозяйства; по-новому, более рационально, размещаются имеющиеся у нас породы домашних животных, крупного рогатого скота, овец, лошадей, птицы и т. д. Породы, не удовлетворяющие потребности страны в мясе, жире, шерсти, яйцах и т. д., заменяются новыми, ввозимыми из других стран; породы эти разводятся в чистом виде или скрещиваются с местными породами.

В данной главе речь будет итти об акклиматизации главным образом дикоживущих форм, так как домашним животным посвящен следующий раздел главы.

Опыт показал, что мероприятия по акклиматизации далеко не всегда бывают удачными. Нам известны такие случаи, как гибель кроликов, выпущенных в разных районах СССР в большом количестве на свободу в целях их акклиматизации, некоторые неудачи с разведением в Средней Азии нутрии или аргентинского бобра (*Myopotamus coypus*), алтайского сурка *(Marmota baibacina)* на Кавказе, неудачи разведения в Германии американской индейки *(Meleagris gallopavo)*, английских граусов *(Lagopus scoticus)*,

ряда видов сумчатых, которых пытались акклиматизировать на Новой Зеландии, неудачный завоз севрюги *(Acipenser stellatus)* из Каспийского моря в Аральское, и так далее.

С другой стороны, мы имеем примеры блестящих успехов с интродукцией иноземных пород, например, с разведением ондатры *(Fiber zibethicus,* Новиков, 1936) во многих местах Союза, удовлетворительные успехи с интродукцией в различные места последнего енотовидной собаки *(Nyctereutes procyonoides,* Шапошников и Верещагин, 1932, Верещагин, 1936), с разведением на о-ве Барса-Кельмес (Шапошников, 1938, 1940) суслика песчаника *(Citellus fulvus,* Слудский, 1938), пятнистого оленя *(Cervus hortulorum)*, белки-телеутки *(Sciurus vulgaris escalbidus)*, в Казахстане, много удачных примеров акклиматизации мы имеем в зарубежных странах. В книге Томсона (Thomson, 1922) приводятся данные о натурализации животных и растений в Новой Зеландии, где из 44 видов завезенных туда млекопитающих 20 видов в разной мере прижились и размножаются. Из многих завезенных туда же птиц прижилось 24 вида. В Северной Америке хорошо укрепился европейский заяц русак *(Lepus europaeus)*, прекрасно прижились различные виды фазанов, северный олень. В Австралии исключительно хорошо прижился кролик. Ряд удачных интродукций имеем мы и в Европе.

В особенности много примеров удачной интродукции дает нам растениеводство (успехи разведения некоторых видов и сортов картофеля из экваториальных стран за полярным кругом, успехи с полевыми культурами в Хибинах, блестящие опыты акад. Лысенко с продвижением картофеля на юг и другие, а также разведение тропических — индийских и абиссинских — ячменей в холодной пустыне восточного Памира).

Чем объясняется неуспех в одних случаях и успех в других? Ключ к разгадке находится в экологии. *Акклиматизация является не чем иным, как прямым приложением экологии к задачам практики.*

Если организм есть исторически сложившаяся система, многими сторонами соприкасающаяся с другой исторически сложившейся системой — со средой обитания, и если для того, чтобы вид процветал, между этими двумя системами не должно быть резких противоречий, то ясно, что для успеха акклиматизации вида, перенесенного из другой страны, необходимо, чтобы между ним с его «условиями существования» и новой средою обитания не было таких противоречий, которых бы вид не мог преодолеть. *Преодоление возникающих при перенесении вида в новую среду противоречий, приспособление вида к новой среде обитания, выработка в нем способности в этой среде приживаться и носит название акклиматизации.* Непременная черта последней — активное вмешательство человека. Название это, как увидим, весьма неудачно, но оно прочно вошло в употребление и пока нового, лучшего термина не предложено, мы будем придерживаться термина «акклиматизация».

Необходимость теории акклиматизации. Совершенно очевидно, что мы не можем ограничиваться в акклиматизационной работе грубо эмпирическими приемами, которыми человек руководился с древнейших времен, уже с неолита, когда, как показали раскопки, в различных местах имелись домашние животные, с которыми человек мигрировал из одной страны в другую. В исторические времена человек часто перевозил животных и растения из одной страны в другую, в зверинцах и в садах содержались различные виды, среди которых, несомненно, находились и виды, завезенные из других стран. Особенно много стали завозить животных и растений после эпохи великих открытий, а попытки научного подхода к акклиматизации начались еще в половине прошлого столетия. Тогда в Париже было организовано «Общество для изучения способности животных и растений к акклиматизации» (Société d'acclimatation), издававшее с 1854 г. журнал Bulletin de la Société zoologique d'acclimatation. Почти с того же времени издавался журнал, посвященный акклиматизации, в Берлине, 87 лет назад (1857 г.) организовано было «Русское общество акклиматизации животных и растений» в Москве, и здесь же издавался ежемесячник, посвященный акклиматизации.

Целый ряд учреждений еще с дореволюционного времени ведет планомерно поставленные опыты по акклиматизации, главным образом, растений. Но до самого последнего времени не только не было теоретического понимания этого процесса, но и стремления к такому пониманию не намечалось. Между практикой и теорией существовал разрыв, точнее практика хоть и плохо, но кое-что делала, а теории этой практики не было. Такое положение в настоящее время недопустимо. Мы должны понимать процесс

акклиматизации, чтобы быть в состоянии им управлять. Нам необходима теория акклиматизации.

Лишь недавно вышли работы Малеева (1933), Станчинского (1933), Житкова (1934), Кашкарова (1938, гл. IV), трактующие о вопросе с теоретической точки зрения, и некоторые работы по конкретным вопросам акклиматизации, дающие материал. Теоретические вопросы акклиматизации затрагиваются в ряде трудов, выпускаемых Всесоюзным Институтом растениеводства.

Так как акклиматизация по самому существу вопроса является процессом экологическим, то теория акклиматизации должна покоиться на принципах экологии.

Что такое акклиматизация? Термин этот в его ходячем употреблении весьма неопределенен. Обычно под ним разумеется постепенное приспособление животного или растительного вида к чужому климату, причем для этого приспособления необходимо несколько поколений. Но что разуметь под приспособлением? Каков его механизм? И каковы возможности такого привыкания? Тут мыслимо понимание ламарковское и дарвиновское.

На основе всей совокупности данных о наследственности *мы должны отвергнуть ламарковское толкование*: приобретение индивидуальной привычки и передача ее по наследству потомству, причем в последующих поколениях эта привычка усиливается. Конечно, индивидуальное приспособление имеет место. Дэвенпорт и Кэстл (Davenport and Castle, 1895), выдерживая головастиков в течение 4 недель при температуре 24°5 С, сделали их способными переносить температуру в 43°, которой нормально головастики перенести не могут, погибая при 40°, и объясняли это явление тем, что содержание воды в тканях головастиков при подготовке их уменьшалось, и обезвоженные ткани становились более выносливыми к температуре. Нэлли Пайн (Payne, N., 1926) сообщила об экспериментах, показывающих, что сопротивляемость насекомых холоду, холодостойкость, находится в связи с содержанием воды в тканях, и что она может быть изменяема предварительным выдерживанием насекомого при низкой температуре в сторону большей выносливости к последней.

Хэсвей (Hathway, 1927) показал, что если подвергать рыб высокой температуре с перерывами или продолжительное время, то они становятся способными переносить еще более высокие температуры. Ельцина (1939) утверждает, что ей удалось получить без отбора, путем постепенного привыкания, дафний, которые могли жить в соленой воде, перейдя при этом даже летальные границы (2,5%). В 4% растворе они нормально росли и размножались. Однако опыты эти требуют проверки, так как возможность отбора с элиминацией если не родительских особей, то половых клеток, т. е. понижение воспроизводительной способности, в опытах Ельциной не исключена.

Привыкание особи к новым условиям американские экологи называют Acclimation в отличие от акклиматизации вида — Acclimatization. Первая происходит у особи в пределах генотипа, и результаты ее не передаются по наследству. Термин акклиматизация (Acclimatization) обычно применяется не только там, где несколько поколений необходимо для того, чтобы получить изменения приспособительного характера, но где участвует отбор последнего. Акклиматизация заключается *прежде всего* в образовании нового для данной местности генотипа (генотипическая акклиматизация), более соответствующего новой среде, чем первоначально введенная раса, генотипа, между организацией и физиологическими особенностями которого не будет тех противоречий, которые имели место у интродуцированной расы. Генотип этот образуется с участием отбора, при условии, что среди массы завезенных или родившихся от них животных найдутся особи, которые будут обладать особенностями, соответствующими новым условиям обитания, сумеют здесь выжить и оставить здоровое потомство.

Аналоги акклиматизации в природе. Из данного выше определения акклиматизации вытекает определение тех путей, которыми мы должны итти в разрешении конкретных вопросов акклиматизации.

Пути эти подсказывает нам процесс, аналогичный акклиматизации, происходящий в природе как при изменении природных условий в местах обитания тех или иных видов, так и при расселении видов в новые районы. Мы видели, что каждый вид требует для себя определенных условий среды, нередко различных в разные моменты его жизни, в разном возрасте и т. д. Ясно, что при изменении условий среды, к которой вид был приспособлен, он должен так измениться, чтобы между новой средою обитания и экологическими требованиями вида не было противоречий. Точно так же расселение видов

в места с новыми условиями может происходить лишь при условии изменения самого вида. Это видно из рассмотрения распределения и миграций видов диких животных (и растений), например в Средней Азии.

В составе фауны позвоночных этой страны мы имеем пришельцев из Средиземья, т. е. из стран, лежащих к северу от Средиземного моря, далее — пришельцев с севера и из стран Центральной Азии; очень небольшое количество среднеазиатских видов имеет родиной индо-гималайские страны, и некоторая часть происходит из Тибета.

Если мы посмотрим, как распределяются эти *фаунистические элементы* в Средней Азии, то увидим следующее. Они распределяются по вертикальным зонам или по так называемым «зонам жизни», которые характеризуются различным климатом и прежде всего различными температурами, распределением и количеством осадков. Так, например, виды южного, средиземноморского происхождения распространены прежде всего в «зоне пустыни», где наиболее высоки летние температуры и осадки отсутствуют в течение летних месяцев, как в средиземноморских странах.

Обратную картину мы имеем в верхней или альпийской зоне, где климатические условия соответствуют условиям севера и центрально-азиатского нагорья. Здесь значительно преобладают виды северные (бореальные) и нагорно-азиатские. В промежуточных зонах, в зоне степи, лиственного и хвойного леса, мы видим смешение тех и других элементов, причем, чем ниже зона, чем ближе ее климатические условия к условиям «зоны пустыни», тем более в ней процент видов средиземноморского происхождения; наоборот, в зонах верхних, в зонах хвойного леса и субальпийской, преобладают виды северные и нагорно-азиатские.

Мало того, в пределах каждой зоны виды распределяются соответственно микроклиматическим условиям, существующим в различных биотопах зоны.

Виды северного происхождения избирают биотопы с микроклиматом, более приближающимся к климату бореальному, например, северные и теневые склоны, сазы и берега речек, текущих с ледников.

Наоборот, виды южные, средиземноморские, попадая в более высокие зоны, избирают для гнездовья солнечные, прогреваемые, сухие биотопы.

Таким образом, изучение распределения дикой фауны показывает чрезвычайно *большую консервативность видов в отношении климата*. Вид всегда стремится, по крайней мере в период гнездования, занять местообитание с климатом или микроклиматом, соответствующим климату его родины, страны, где этот вид возник.

Отсюда понятно, как может итти распространение видов, или, как говорят, *миграции видов и целых фаун*. Они могут совершаться только по определенным путям, по «экологическим руслам», условия в которых, и прежде всего климатические, определяющие все остальные, соответствуют условиям родины вида. Как правило, вид пустынный распространяется только через пустыни или через участки с пустынным характером (дюны, пустоши и т. д.), вид степной мигрирует только по «экологическому руслу» степи с ее климатом (количество и распределение осадков, температура и характер растительности играют при этом выдающуюся роль). Если вид бореальный, северный распространяется к югу, то прежде всего по альпийской и лесной зонам, а спускаясь вниз, придерживается биотопов затененных, увлажненных, с северной экспозицией, или же, водоемов, возле которых микроклимат всегда имеет более бореальный характер.

Если же происходит миграция целых фаун, то она всегда происходит в связи с «миграциями среды», в связи со смещением климата. Северные формы в свое время широко распространялись к югу, следуя за надвигавшимся ледником, т. е. за сдвигом северного климата к югу. Виды африканских средиземноморских пустынь продвигались на восток, в Среднюю Азию, по мере того, как на их пути возникали пустыни вследствие тех или иных причин.

Такое представление об экологическом консерватизме видов и о распространении их по экологическим руслам мы считаем твердо установленным. Оно легко будет принято каждым, кто изучает фауну страны в поле, на месте, вооруженный фотокамерой, термометром и психрометром, кто считается с ролью окружающей среды, а не работает в кабинете, никогда не видав этой страны.

Но при таком представлении нам остается непонятным, каким образом могут виды преодолевать границы того или иного «экологического русла», переходить из одного климата в другой, из одной среды обитания в другую. Такой переход, такая миграция

однако существует. Она независима от миграций среды, она *автономна* (Коровин и Кашкаров, 1931). В чем же дело? Дело в том, что не только организм, но и вид может изменяться.

Мы можем теперь считать доказанным, что воздействие внешних факторов, как радий, рентген, температура, химические вещества, на половые клетки вызывает изменения в возникающих из этих клеток организмах, изменения, имеющие наследственный характер. Эти изменения при своем возникновении не имеют приспособительного характера, они весьма разнообразны, могут носить даже летальный (ведущий к смерти) характер (например, могут родиться животные без головы, как это наблюдалось у морских свинок), но некоторые из них могут иметь и положительный характер. Этот процесс образования мутации не всегда ведет к образованию новых форм, но иногда может к этому вести. Что для этого надо? Надо, чтобы для той или иной из массы получившихся новых форм мутаций нашлась соответствующая, подходящая среда, в которой эта новая форма могла бы развиться и укрепиться.

Это наблюдается там, где сталкиваются различные типы среды, особенно же в горных областях, где условия климатические и эдафические меняются на каждом шагу, благодаря различиям в высоте, в экспозиции, в характере пород и почвы и т. д. Горы — кузница, где выковываются новые формы, новые виды. Организму здесь очень легко попасть в новое местообитание, и, если он представляет новую мутацию с изменениями, позволяющими ему существовать в новых условиях, то он укрепится здесь, размножится и будет существовать как новый вид. Кроме того в горах условия часто и резко меняются, что, вызывая изменения в родительском организме, вызывает изменения и в половых клетках, т. е. создается изменчивость, материал для отбора.

Таким образом мы видим, что организмы, несмотря на значительную пластичность, очень консервативны в отношении климата и других экологических условий, что вид, возникший в каком-либо климате, в большинстве случаев продолжает требовать для себя тех же или, во всяком случае, близких климатических условий. И это имеет место, как правило, даже в том случае, если вид дает в новой области обитания подвид, расу. Во многих случаях климатические требования вида сохраняются в его производных. Но вид может и выйти за границы своего «экологического русла» путем «автономной миграции», обусловленной отщеплением от вида новой формы.

Такой консерватизм организмов в отношении климата вполне понятен, ибо организм может существовать только в определенных условиях, обычно (но не всегда) лучше всего в тех, в которых он возник и уже существовал, к которым приспособился.

Пока среда неизменна вид сохраняет свое наследственное лицо. В этом отношении прав Боденхеймер (Bodenheimer, 1938), когда он пишет: «Селекция в комбинации с консервативными силами наследственности стремится поддержать популяцию генетически стойкой в каждом данном местообитании, пока факторы среды остаются более или менее постоянными». Это верно, ибо всякая новая форма окажется, оставаясь в том же местообитании, уже не в нормальных для нее условиях, и естественный отбор сейчас же начнет действовать.

Мигрируя, вид никогда не попадает в условия, вполне тожественные с теми, из которых он мигрирует. Поэтому, в случае миграции, обусловленной изменениями климата, и тем более в случае миграции автономной, происходит процесс, аналогичный акклиматизации, процесс утверждения вида в несколько новых для него условиях, происходит при условии отсева, отбора более приспособленных к новым условиям, путем наследственной перестройки организма, позволяющей им выходить из привычных условий в условия несколько иные.

Указанный процесс автономной миграции аналогичен, но не тожествен процессу акклиматизации, так как акклиматизация обозначает внедрение в страну новых, несвойственных последней видов растений и животных при активном содействии человека. Активное вмешательство человека является характерной чертой акклиматизации; процессы расселения растений и животных, наблюдаемые в природе, акклиматизацией не являются, и для этих процессов существуют особые термины: миграция, эцезис, инвазия. Если считать за акклиматизацию процессы приспособления животных к новым условиям в результате миграции или изменения ландшафта, то весь эволюционный процесс пришлось бы назвать акклиматизацией. Понятие потеряло бы свою специфику.

«Акклиматизация» в ламарковском смысле, как привыкание к чужому климату и передача этой привычки потомству, без участия отбора, является экологическим абсурдом, ее нет в природе.

Передачи «приобретенных признаков» мы до сих пор не знаем. Но изменившаяся среда не только отбирает, но стимулирует изменчивость в определенном направлении, увеличивая материал для естественного отбора, и тем ускоряя эволюцию.

Рис. 85. Интродукция и распространение глухаря в Шотландии.

Двойной кружок — главное место выпуска. Простые кружки — другие пункты эффективной интродукции. Прямоугольники — места неудачной интродукции. Стрелки — направления распространения. Цифры — годы появления в указанных местах. Изолированные данные обозначают случайное появление. (По Ritchie.)

На примере дикой фауны мы видим, что животные чрезвычайно консервативны в отношении климата, в котором они возникли, что распространяются они по «экологическим руслам», следуя прежде всего по местам распространения родственного климата и других условий (рис. 85), и что, если вид выходит из экологического жолоба и укрепляется в климате чуждом, то это происходит благодаря большой экологической валентности

вида, с одной стороны, появлению разнообразнейших наследственных изменений и действию естественного отбора — с другой. Вот этот путь — путь *дарвинозской селекции* — и есть тот путь, которым чаще всего происходят те явления, которые называют явлениями акклиматизации. Ш е л ф о р д прав, говоря, что *акклиматизация не может пройти без участия отбора.*

Термин «акклиматизация». Надо сказать, однако, что термин «акклиматизация» неудачен. Если селекционер, получив семена какого-либо чужеземного, происходящего из чужого климата растения, высеивает их десятками тысяч, и они у него вымерзают за исключением лишь одного куста, семена которого дадут более морозостойкие растения, то этот процесс можно назвать акклиматизацией путем отбора и создания новой формы, физиологической, а может быть и морфологической расы, приспособленной к новым климатическим условиям. Но если идет речь о выработке приспособлений к иным почвам, рельефу, питанию и т. д., тут уже слово акклиматизация совершенно не подходит. Приспособляться в новой местности виду приходится не только к климату. Даже тогда, когда нам кажется, что суть приспособления заключается в приспособлении к климату, на самом деле речь идет не об одном климате; да и климат действует не только прямо, но и косвенно (через почву, растительность, рельеф и т. д.). Например, при перенесении животного в высокогорную местность на него будет действовать: 1) климат высокой зоны, 2) измененное питание, вследствие изменения растительности под контролем климата, 3) рельеф, заставляющий совершать многочисленные и многообразные движения, 4) изменившиеся почвы с выступающими породами и т. д. Одни из этих воздействий могут влиять на вид благоприятно, другие неблагоприятно, например, крутизна склонов, вызывающая переутомление. При акклиматизации все это имеет большое значение. Все характерные черты данного вида, все его экологические особенности должны учитываться, как и особенности среды.

В качестве примера, иллюстрирующего то, что успех или неуспех акклиматизации может зависеть от самых различных причин, можно привести попытки разведения кролика на воле в естественных условиях в различных частях Союза. Выпущенные на Яйле в Крыму кролики погибли, не «акклиматизировались» из-за того, что грунт на Яйле слишком твердый и кролики не могли копать надлежащим образом нор, становясь добычей хищников, а также из-за бескормицы. На Кинбурнской косе, где слишком близки грунтовые воды, кролики не могли рыть глубоко, постоянные норы взрослых скоро превращались в открытые траншеи, становившиеся негодными к использованию, а выводковые норы легко раскапывались лисицами и собаками, благодаря ровному рельефу и ничтожной вследствие этого глубине залегания гнезда. В Узбекистане значительное количество кроликов было выпущено в Зааминском ущелье Туркестанского хребта на высоте около 2500 м, в поясе древовидного можжевельника (*Juniperus*). Они погибли вследствие суровых экологических условий, высокого снегового покрова и бескормицы. В Туркменистане молодняк кроликов погибал от жары и инсоляции. (В е р е щ а г и н, 1936). Выпущенные на островах Сыр-Дарьи возле Беговата кролики вскоре поели скудную растительность островов, стали голодать, а главное — они стали предметом охоты хищных птиц и лис, специально переплывающих на остров с берега. Попытки развести кроликов в ущельях предгорий Тянь-Шаня, где условия климатические, кормовые, почвенные и т. д. являются весьма благоприятными, тоже оказались в большинстве случаев неудачными, ибо все хищники: лисы, барсуки, ласки, горностаи, дневные хищные птицы, совы — собирались в эти ущелья и быстро истребляли кроликов, которых не спасала даже обильная растительность ущелий.

Конечно, совсем не годится термин «акклиматизация» в тех случаях, когда мы интродуцируем в какой-либо водоем новый для него вид рыбы, находящий здесь и нужные ему для жизни и нереста температуры, и соответственную пищу, но не могущий прижиться благодаря отсутствию соответственных условий для нерестования, например требуемого грунта. Не годится он и в тех случаях, когда введение в страну нового вида встречает препятствие в факторах биотических, в наличии, например, врагов или конкурентов.

Прекрасным примером последнего является неудача с «акклиматизацией» известного каучуконоса «тау-сагыз», растущего в горах Каратау, в некоторых пунктах СССР. Тау-сагыз занимает в Каратау северные и северовосточные склоны. Растение это находится в явно неблагоприятных климатических условиях. Здесь снег задерживается дольше, чем на склонах южных, вегетация тау-сагыза начинается на 15—20 дней позже

других мест; в июне же наступает жара, засуха, и тау-сагыз прекращает вегетацию, рост. Его млечники закрываются пробкой, соки превращаются в каучук. Осенью на конце корневища выгоняется почка для следующего лета. Поэтому тау-сагыз растет крайне медленно.

Вынесенный из Каратау в лучшие климатические условия, в культурные условия тау-сагыз развивается быстро, вместо одной почки выгоняет их десять, цветет уже на втором году, но больше двух лет не растет. Здесь, в лучших климатических условиях, млечники его не закрываются пробкой, соки его привлекают нематод, нападающих на корни тау-сагыза, и через два года, взяв растеньице пальцами, его легко вытащить из земли, так как корневая шейка загнивает.

На этом примере видно не только то, что не все при акклиматизации заключается в климате, но более благоприятный климат может в конечном итоге оказаться неблагоприятным для вида. Несмотря на лучший климат, лучший рост, плодоношение — тау-сагыз в упомянутых пунктах акклиматизироваться не может без особых мероприятий.

Такую же мысль высказывает и Станчинский (1933): «Акклиматизацией животных мы называем такое производимое человеком переселение диких или домашних животных из областей их естественного распространения в другие страны, при котором эти животные не теряют своей жизнеспособности и способности давать плодовитое потомство. При этом нами подразумевается приспособление не только к климатическим условиям новых мест обитания, но вообще приспособление ко всяким другим условиям существования. Так, помимо климата, большое значение имеет среда обитания или экотопические условия существования, т. е. рельеф, распределение воды и суши, особенности почвы, отсутствие или наличие деревянистой растительности и т. п. Животные, приспособленные к жизни на открытых пространствах, например в степи, при акклиматизации в лесу оказываются стесненными в своих движениях, легко разбиваются о деревья, в горах скатываются и калечат себя о камни; наоборот, горные животные обычно легко акклиматизируются на открытых пространствах; животные, привыкшие к жизни у воды, при акклиматизации без воды чувствуют себя плохо и т. д.»

Как выше сказано при определении акклиматизации необходимо подчеркивать активную роль человека в процессе акклиматизации. Роль эта может выразиться в двух направлениях: в изменении среды обитания животного, в приспособлении ее к экологическим требованиям животного (или растения), в создании соответственных естественных или искусственных условий, нужных для существования данного вида, или же в изменении самого организма, в таком изменении его качеств, чтобы между организмом и средою не было резких противоречий, чтобы он нашел в новой среде обитания все необходимые для него «условия существования» и не встретил противоречащих условий.

Однако термин «акклиматизация» настолько внедрился, что вряд ли удастся заменить его другим, несмотря на его несоответствие с тем, чем по сути дела является определяемый им процесс. Гораздо важнее, чем спор о терминах, разрешение основного вопроса: каков механизм акклиматизации, а потому — каковы пределы и возможности акклиматизации.

«Вопрос об акклиматизации переходит сейчас в новую фазу развития, когда прежние концепции уже не могут удовлетворить нас. В значительной своей части он переходит, по крайней мере для ботаника, в область закономерностей развития растения, — управления его онтогенезом. Источник построения новой теории акклиматизации находится как раз в работах Мичурина и Лысенко. Проблема акклиматизации в свете достижений названных деятелей далеко не исчерпывается приложением только экологии». С этими словами Коровина (1939) нельзя не согласиться. Но так как достижения, о которых говорит этот автор, касаются пока только растений и в отношении животного мира мы таких достижений, например, как изменение природы растения при помощи ментора или яровизации не имеем, то говорить об этом здесь не будем.

Акклиматизация в СССР. Самой важной для нас является акклиматизация животноводческая, акклиматизация пород домашних животных, новых для данной области или района. Обычно это бывает акклиматизация пород домашних животных, ввозимых или взамен местных пород, или в качестве улучшателей последних.

Большое значение имеет и акклиматизация дико живущих видов животных. В дореволюционное время ряд лиц занимался акклиматизацией тех или иных видов

ради интереса, ради любви к экзотике — теперь акклиматизация служит удовлетворению государственных интересов, государственных потребностей. Здесь на первом месте стоят интересы пушного промысла и потребности в мясе.

Ряд диких животных удачно акклиматизируется в Аскании-Нова: различные виды антилоп, зебу, зубро-бизоны, зебры, бантенги, лошадь Пржевальского, олени, муфлоны, страусы и др. в целях одомашнения и в целях получения от некоторых из них гибридов с местными животными. В ряде заповедников акклиматизируется пятнистый олень как животное, доставляющее ценные панты; по всему Союзу в широком масштабе с 1927 г. проводится акклиматизация пушных зверей: акклиматизируется ондатра *(Fiber zibethicus)* как в северных, так и в южных районах Союза и уже заготовляется; на юге ведутся опыты акклиматизации нутрии *(Myopotamus coypus)*, относительно успешности которой еще нельзя сделать окончательных выводов за краткостью срока (Верещагин, 1936). Но в Грузии зверь этот, видимо, акклиматизировался, размножился и расселился. В 1932 г. было выпущено 48 зверей, в 1936 г. живьем отловлено для звероовхозов и искусственного расселения 300 животных, а в марте 1938 г. был открыт промысел и добыто уже около 1000 шкурок (Шапошников, 1938).

Во многих местах СССР акклиматизируется енотовидная собака *(Nyctereutes procyonoides*, Степанов, 1939, Спангенберг, 1941). Этот зверь был выпущен в областях и республиках Союза в количестве не менее 3050 экземпляров. В ряде мест акклиматизируется речной бобр *(Castor fiber*, Семенов-Тяншанский, 1938, Хлебович, 1938, Федосов, 1939, Шапошников, 1941). Уже упомянуто было выше о суслике песчанике на Аральском море. Послужил объектом акклиматизации еще ряд других пушных зверей, результаты выпуска которых еще не вполне ясны. Повидимому удалась акклиматизация американского енота *(Procyon)* в Северной Фергане.

В целях увеличения рыбных запасов в водоемах у нас делаются попытки акклиматизировать ряд видов рыб. Так, например, удачно акклиматизировались сиги на Урале и в озерах других мест СССР. Огромную продукцию дает кефаль, завезенная в Каспийское море.

Другой задачей акклиматизационной работы является акклиматизация хищных паразитических насекомых в целях биологической борьбы с вредителями сельского хозяйства, садоводства и лесоводства. Выше были упомянуты примеры: акклиматизация наездника афелинус (*Aphelinus*) для борьбы с кровяной тлей в садовом хозяйстве Крыма, Кавказа, Таджикистана, акклиматизация жука ведалии для борьбы с вредителями мандаринов — ицерией в Союзе, разведение ряда паразитов и хищников в США.

Акклиматизация может преследовать также декоративные и научно-просветительные цели (в зоопарках). Не говоря о массе декоративных растений, взятых из разных частей света, с декоративными целями акклиматизируют ряд млекопитающих, как лани, олени — в садах и парках, а также красиво окрашенных птиц (павлины, фазаны и т. д.).

Известно много случаев, когда переселенцы в новые страны акклиматизировали те или иные виды птиц, привезенные со своей родины. Так попал английский воробей в США, где одно время начал было сильно вредить, так попали скворцы в Новую Зеландию, майна на Гавайские острова, распространившая там семена сорняка *Lantana* и т. д.

Но основной задачей акклиматизации является акклиматизация пород домашних животных и промысловых млекопитающих и птиц. В других случаях имеют место работы, задачей которых является не внедрение в страну новых видов, а восстановление видов, некогда здесь живших, иногда процветавших, но впоследствии исчезнувших. В этих случаях говорят не об акклиматизации, а о реакклиматизации. Так, например, в ряде местностей бобр не акклиматизируется, так как он здесь уже существовал раньше, а реакклиматизируется.

Методы акклиматизации. Какими же методами осуществляется акклиматизация? Во всех случаях нам необходимо изучить с экологической точки зрения как интересующее нас животное, так и район его акклиматизации, понять соответствия и противоречия между ними. Это необходимо не только для того, чтобы правильно выбрать, разместить вид или породу, но и для того, чтобы принять те или иные меры для облегчения внедрения животного в избираемый для него район.

При выборе объекта интродукции мы должны считаться со следующим обстоятельством. Вид представляет собою не однородную единицу, а комплекс более мелких единиц. Одни из последних, подвиды, географические расы, имеют различные географиче-

ские ареалы распространения; другие, называемые экотипами или иначе, могут встречаться в одном географическом ареале, занимая различные экологические ареалы, т. е. места с различным комплексом экологических условий. Ниже (в главе об экологии и эволюции) мы увидим, что даже самые мелкие систематические единицы, входящие в состав вида, отличаются одна от другой экологическими особенностями, в основе которых лежат отличия физиологические. Сказанное относится и к различиям между различными породами видов домашних животных и даже между отродьями, на которые распадается порода. Подвиды и экотипы, как и породы и отродья, часто живут в весьма различных экологических условиях, к которым и обнаруживают известную степень приспособленности.

Раз нам необходимо провести акклиматизацию наиболее быстро и успешно, нам надо выбирать, остановившись на том или ином виде, такой подвид или даже экотип, такую породу или отродье, которое обнаружит наименьшее противоречие с новой для него экологической обстановкой. Это совершенно необходимое условие, к сожалению, слишком часто забывается практиками.

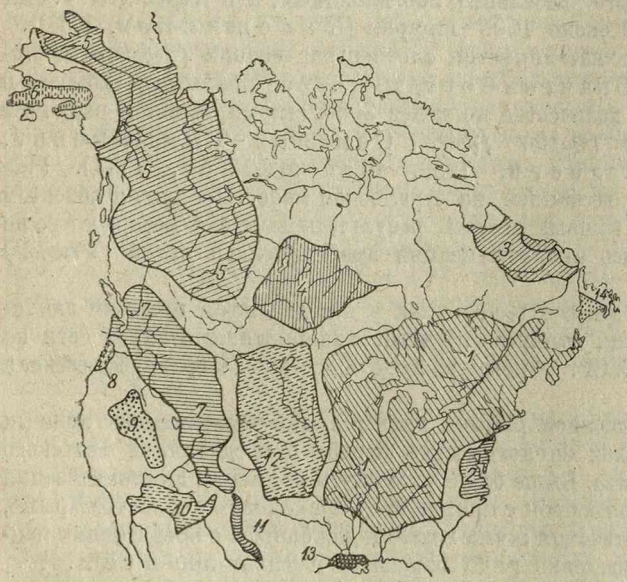


Рис. 86. Распространение видов и подвидов рода *Fiber*.
1 — *Fiber zibethicus*, *2* — *F. z. macrodon*, *3* — *F. z. aquilonia*, *4* — *F. z. alba*, *5* — *F. z. spatulata*, *6* — *F. z. zalopha*, *7* — *F. z. osoyosensis*, *8* — *F. z. occipitalis*, *9* — *F. z. mergens*, *10* — *F. z. pallida*, *11* — *F. z. ripensis*, *12* — *F. z. cinnammomina*, *13* — *F. rivalensis*, *14*. *F. obscura*. (По Anthony.)

Ондатра была впервые завезена в наш Союз из Финляндии, и впоследствии отсюда уже шла главная масса этого вида. Завезено было порядочное количество зверьков из Канады и меньше из Англии. Впоследствии завоза больше не было, а в разные районы давались для акклиматизации животные, размножившиеся уже в Союзе. Хотя ондатра является животным водным, а вода нивелирует, уравнивает условия обитания, тем не менее все же было бы правильнее с экологической точки зрения для различных районов СССР (а ондатра завозилась в районы от Кольского полуострова до Южного Казахстана) взять не только Канадский материал (пригодный для Сибири), но и финский (для Кольского полуострова), а, быть может, и некоторые подвиды из сухих районов США (для Южного Казахстана). На прилагаемой карте (рис. 86) показано распространение 14 подвидов ондатры в Северной Америке. Возможно, что подвиды 10, 11, 12 дали бы лучшие результате в Южном Казахстане.

При акклиматизации американского енота *(Procyon lotor)* в северной Фергане, давшей, повидимому, благоприятные результаты, вовсе не было известно происхождение материала. Между тем енот образует 7 подвидов, распространенных в таких различных местах, как Онтарио, Флорида, пустынные зоны Калифорнии и т. д. Акклиматизация американского страуса или нанду в Аскание Нова прошла бы, видимо, более удачно, если бы было принято во внимание, что нанду живет и в Средней и Южной Бразилии, в Боливии, в Аргентине и Патагонии, распадаясь на подвиды, и что *Rhea darwini*, живущий в Патагонии по условиям своего существования, является наиболее подходящим к условиям Асканийских степей.

При акклиматизации белки в некоторых частях Советского Союза далеко не безразлично, откуда взять исходный материал, так как помимо различного отношения к климатическим условиям между различными «кряжами» или пушными «подвидами» белки могут оказаться весьма важные различия и в отношении к другим факторам внешней среды, например, к объектам питания.

Суслик песчаник *(Cittelus fulvus)* представлен двумя «кряжами»: киргизским (Ка-

захстан) и бухарским (Узбекистан). Они живут в весьма различных условиях по характеру климата, и годичный цикл жизни каждого приспособлен к условиям климата его ареала. При акклиматизации одного в районе другого могли бы возникнуть серьезные противоречия в связи с периодами залегания в спячку и пробуждения (сравни данные Show). То же самое нужно сказать и в отношении выбора материала для акклиматизации других видов пушного зверя.

При выборе кряжа для акклиматизации необходимо считаться не только с коммерческими достоинствами кряжа, но и с экологическими его свойствами. Удачный выбор подвидов может иметь решающее значение в успехе акклиматизации. Выше сказанное в полной мере относится и к домашним животным, отродья которых являются аналогами кряжей. Точно так же относится это и к процессу реакклиматизации, когда вид восстанавливается в пределах его прежнего ареала, так как если восстановление вида в северных частях его прежнего ареала будет осуществляться за счет особей, сохранившихся в южных частях ареала, то переносимые в новый район животные будут в таком же положении, как если б они переносились из другой страны, т. е. имела бы место акклиматизация, а не реакклиматизация.

Растениеводами, не только интродуцирующими в Союз культурные растения из других стран, но и вводящими в культуру дико живущие формы растений, все вышесказанное принимается во внимание. Естественно, что, подбирая виды и сорта для СССР, необходимо считаться с климатическими условиями произрастания и, по возможности, брать сорта из районов, более или менее сходных с нашей страной. Знание климата страны, откуда собирается исходный селекционный материал, имеет существенное значение.

Второе, что следует помнить при опытах акклиматизации, это отмеченное выше в главе о биотических факторах значение для утверждения вида в новой местности численности завозимых животных. Мы никогда не можем быть уверенными в тожественности условий родины и нового места разведения вида. Чаще бывает наоборот: новое место будет отличаться рядом особенностей, с которыми вид вступит в противоречия, хотя бы не очень значительные, и тогда начнет действовать естественный отбор. Фенотипическая акклиматизация перейдет в генотипическую путем образования местных экотипов, подвидов. Здесь, конечно, численность популяции будет иметь большое значение. Вряд ли правильно производить запуск немногих животных и ждать от этого хороших результатов (см. ниже о причинах неудачи с интродукцией домашнего скота в причерноморские степи, по Браунеру).

Экологические и климатические аналоги. При выборе объекта акклиматизации и района последней мы, как выше было указано, должны принимать во внимание не только климат, играющий, конечно, очень важную роль, но всю совокупность экологических условий, отыскивать не только климатические аналоги, но аналоги экологические, ибо «условия существования» у животных не ограничиваются только климатическими, но и целым рядом других факторов.

На первый взгляд может показаться, что отыскание экологических аналогов легко. На деле же оно весьма трудно. Мы не можем и не должны довольствоваться общим сходством районов на-глаз, сходством ландшафтным. Необходим анализ таких аналогов с точки зрения тех факторов, которые являются ведущими для данного вида или породы животных, являются для него действительно необходимыми «условиями существования». Лишь при сходстве условий существования мы будем иметь действительные аналоги. Но для того, чтобы узнать условия существования, нужна тщательная работа с животными. Чтобы подойти к ней, можно в первом приближении пользоваться ландшафтными аналогами (например, тайга сибирская и канадская, прерии США и степи СССР), экотопическими аналогами (различными по климату, как например, камышевые заросли в Аргентине и в СССР при акклиматизации нутрии), климатическими аналогами (климат Восточного Китая и климат наших влажных субтропиков, например, Батуми).

Должны мы учитывать и биотические факторы, как, например, возможную конкуренцию со стороны близкого вида. По поводу последнего совершенно правильно замечает Шапошников (1938) в отношении акклиматизации американской норки, что совершенно неясен вопрос, какие взаимоотношения устанавливаются между выпущенной американской норкой и норкой обыкновенной, «а это может быть важно для оценки перспективы акклиматизации американского вида в Европейской части Союза».

По мнению Шапошникова, «американскую норку следовало бы акклиматизировать лишь восточнее ареала обыкновенной». Также при выпуске скунса (*Mephitis mephitis*) в одних районах с енотовидной собакой «легко предвидеть вероятное столкновение их «интересов».

Необходимо учитывать и другие биотические отношения. Нередко внедрение нового вида в страну может вызвать катастрофические явления. Так, например, попытка (неудачная) перенести севрюгу в Аральское море сопровождалась переносом в последнее паразита осетровых — червя *Nitschia*, который, найдя здесь более благоприятные условия в смысле солености, а в лице шипа (*Acipenser nudiventris*) — вид, не обладающий иммунитетом, вызвал массовую гибель шипа, этой ценной промысловой рыбы.

Вопрос о климатических аналогах заслуживает особо внимательного рассмотрения, так как еще в недавнем прошлом он решался в упрощенном и совершенно неправильном смысле.

Маир и Павари (Mayr, 1925, Pavari, 1916) полагали возможной интродукцию растений лишь в страны, обладающие близким, почти тождественным комплексом естественно-исторических условий, называя это натурализацией. Акклиматизацию же, интродукцию растения в отличный от его родины естественноисторический комплекс, где оно должно приспособиться к иным климатическим условиям, Маир считал совсем невозможной, а Павари — практически почти невозможной.

Разделение понятий «акклиматизации» и «натурализации» в смысле Маира и Павари не имеет практической цены, так как, принимая эти термины так, как их понимают указанные авторы, мы не в состоянии провести между ними границу и определить, когда климатические различия настолько велики, что мы имеем дело с акклиматизацией, и когда они недостаточно резки и следует говорить о натурализации.

Ненужным является применение термина натурализация и в смысле высшего положительного этапа процесса акклиматизации, как это «вслед за де-Кандолем» делает Шапошников (1938), ибо опять-таки как определить, что акклиматизация достигла высшего положительного этапа? Точно так же незачем сохранять этот термин для обозначения явлений интродукции в естественных условиях. Тогда всю акклиматизацию дико живущих видов животных и растений мы должны были бы называть натурализацией, а термин акклиматизация сохранить лишь для домашних животных и растений.

Виды растений и животных приспособлены к условиям их среды обитания на родине, где они возникли, иначе они не могли бы и существовать. Они создавались в процессе эволюции под контролем этих условий, отсева менее приспособленного и выживания более приспособленного. Но приспособленность эта относительна, отнюдь не абсолютна. На это указывал еще Дарвин, говоря в «Происхождении видов»: «Естественно, что каждый вид приспособлен к климату своей родины: виды из полярных стран или даже умеренных стран не могут выносить тропического климата. Но степень приспособления видов к разным климатам, в которых они живут, часто преувеличивалась. Мы можем вывести это из нашей частой неспособности предсказать, выдержит ли какое-либо привозное растение наш климат, а также от того, что многие растения и животные, привезенные из разных стран, пользуются у нас отличным здоровьем».

Нет надобности доказывать справедливость приведенных выше слов Дарвина. Практика переноса видов растений и животных из одного климата в другой, широко проводимая в Советском Союзе, лучше всяких рассуждений подтверждает возможность акклиматизации.

Таких примеров из области растениеводства можно привести очень много. Есть культуры и сорта, являющиеся универсальными. К ним принадлежат многие кормовые травы и овощные культуры. Например, датские семена овощей дают превосходные результаты за полярным кругом и в других местах Союза. По всему миру экспортируются семена кормовых трав из южной Швеции. Происходящие из тропиков и субтропиков декоративные растения, как петунья, фуксия, ноготки, лобелия, резеда, львиный зев, настурция, георгины, астры, левкои, туберозы, разводятся по всему Союзу, до Ледовитого океана на севере. Разводимая в Саратове, в условиях засушливого континентального климата, пшеница «Лютесценс 062» также неожиданно пошла хорошо в условиях влажного климата Приморья на Дальнем Востоке, как тропические ячмени в холодной пустыне Восточного Памира. Ячмени горной Абиссинии превосходно пошли в условиях

Ленинграда, несмотря на длинный летний световой день на севере и короткий день в Абиссинии.

Приведенные и подобные им примеры убедительно говорят о том, что маировская концепция климатических аналогов не может быть применима в вопросах «акклиматизации». Против нее говорит решительно и то значение, которое может в расселении животных и растений иметь эко- и микроклимат, дающий видам лазейки для проникновения из одной зоны в другую.

Однако вышесказанное о климатических аналогах, по Маиру и Павари, вовсе не означает того, что мы совсем не должны при интродукции считаться с климатом, что мы можем производить перенос любого вида, породы или сорта из одной страны в другую с любым климатом. Никому не придет в голову сажать пальмы на бульварах Москвы или ели в пустынях Средней Азии. Игнорирование климата совершенно противоречило бы тому, что в главе II было сказано о роли климатических факторов и климата в целом, противоречило бы тому основному понятию экологии, что организм и среда являются двумя историческими системами, взаимно проникающими друг друга системами, между которыми — для того чтобы вид процветал — не должно быть резких и длительных противоречий.

Наоборот, отыскивая экологические аналогии, мы должны уделить климату внимание в первую очередь, как комплексу факторов, наиболее значимому. Но мы не должны считать климатические противоречия непреодолимыми, а должны искать экологических или других путей преодоления этих противоречий. Мичуринские плоды, переделанные из южных в северные, или стелющиеся яблоки для Сибири являются лучшей иллюстрацией сказанного. Мы должны помнить об «условиях существования» видов.

Наперед можно сказать, что интродукция, при которой растение или животное не найдет необходимых ему «условий существования», окончится неудачей. В числе этих условий существования для одних видов могут быть и климатические факторы. Для других видов не только отдельные климатические факторы, но и климат в целом, может не играть роли условий существования, благодаря большой «экологической валентности» данных видов в отношении климата, их широкой фенотипической приспособляемости в этом отношении. Но зато другие факторы могут играть для них решающую роль. Мы слишком мало знаем физиологию и экологию видов, чтобы на-глаз, только на основе нахождения вида в той или иной климатической зоне решать, что для этих видов необходимо и что в окружающей их среде не только не является условием существования, но даже и фактором, оставаясь безразличным элементом среды. Кроме того, самые климатические условия анализируются нами недостаточно детально и тщательно. Вполне возможно, что «условия существования» ячменей горной Абиссинии окажутся в наличии и в обстановке Ленинградской области, а разница в длине дня на известных стадиях развития окажется для них просто тем элементом среды, к которому ячмени на данной стадии развития безразличны.

Во всяком случае совершенно очевидно, что в вопросах «акклиматизации», если мы не хотим оставаться чистыми эмпириками, а хотим с большей или меньшей долей вероятности предвидеть результаты наших мероприятий, планировать и направлять их, работать сознательно, мы должны стремиться к тому, чтобы познать условия существования предположенных к интродукции видов и особенности предназначенной для них среды обитания. Надо размещать виды, породы, сорта так, чтобы они нашли в отведенных им районах необходимые условия существования, чтобы между ними не возникало противоречий, если же таковые наметятся, то воздействием как на интродуцируемый вид, так и на новую для него среду обитания, необходимо снять или смягчить возникшие противоречия.

При разрешении вопроса о реконструкции донной фауны Каспийского моря путем акклиматизации в Каспии беспозвоночных средиземноморского происхождения возникла необходимость просмотреть осморегуляторные способности каспийских и средиземноморских (по происхождению) форм. Соответствующий анализ привел к ряду выводов практического значения, например, о том, что «каспийские беспозвоночные в целом по своим осморегуляторным способностям принципиально не отличаются от азовских, и потому фауна Азовского моря является фондом, из которого можно черпать материал для дальнейшей акклиматизации беспозвоночных в Каспии» (Беляев и Биршштейн, 1940).

При установлении экологических аналогов необходимо быть очень осторожными, базируя внимание на тех элементах среды, которые являются наиболее существенными для данного вида животных (или растений).

Например, для хлопка (возьмем пример из растительного мира) при отыскании аналогов важно установить сходство в температуре и солнечном сиянии, но не важны осадки, ибо хлопок в основном культура поливная; тоже и для нутрии и ондатры не столь важно количество осадков, ибо они обитатели водных бассейнов. Для них важна температура и растительность.

Подойти к пониманию условий существования вида мы можем, анализируя границу его распространения.

Анализируя, например, ареал распространения ламы (*Lama glama*) в Южной Америке, где она распространена от Огненной Земли через Патагонию до высоких плоскогорий Экуадора, мы приходим к заключению, что одним из «условий существования» ламы являются относительно низкие средние температуры года и лета, а количество осадков не играет роли, ибо лама отлично существует и в областях с большим количеством осадков и с ничтожным. Притом и там, где осадков много (Пуна), по другим причинам существует пустынный ландшафт со скудной растительностью (Кашкаров и Коровин, 1933).

Нередко, пока мы не знаем условий существования вида, нам может казаться, что перенести данное животное в другой район нельзя, ибо ареал его распространения имеет специфический характер, нигде не повторяющийся. В то же время, перенося животное в другой район, мы видим, что оно процветает здесь еще лучше, чем на родине, где оно очевидно имело не наилучшие, не оптимальные условия, а существовало там в силу исторических причин. В большинстве случаев существующие ареалы обитания большинства животных могут быть расширены, *потенциальный ареал бывает больше действительного*. Мы должны быть поэтому смелее в опытах акклиматизации.

«Акклиматизация» в настоящее время, в современном понимании слова, является процессом активного вмешательства человека, связанного с переделкой вида и переделкой среды. В теоретическом понимании процесса акклиматизации мы можем исходить из того процесса, который имеет место в природе при расселении видов, при миграциях фаун — обусловленной и автономной. В практике мы должны проявлять максимальную активность, исходя из экологического изучения каждого конкретного случая, смело изменяя среду и природу вида.

О так называемой «акклиматизации человека». В последнее время и в зарубежной литературе и у нас говорят об «акклиматизации человека». Здесь уместно остановиться на этом вопросе, хотя «акклиматизация человека» выходит из области экологии и является одной из проблем гигиены.

Успехи биоклиматологии, возможность применения экологии к объяснению целого ряда явлений в поведении, распространении и эволюции животных, — сделали очень соблазнительной для некоторых зарубежных ученых (Huntington, Griffit Taylor, Olbricht, Nowakowsky, Hoxmark, Babcock и др.) попытку применить к человеку экологические принципы, не считаясь с качественным отличием человека от животных в его отношениях с природою.

Указанный подход к вопросу об акклиматизации человека у зарубежных и некоторых из наших ученых, рассматривающих человека как зоологическую категорию, не учитывающих социального фактора, конечно, не может быть нами принят.

С другой стороны, некоторая зависимость и человека от климата несомненна. Но она условна, преодолима. При этом, конечно, существуют разные степени и средства преодоления. Не всякий климат одинаково благоприятен для человека. Но противоречия природы человека со всяким климатом можно в той или иной степени преодолеть. Необходимо тщательно изучать физиологические реакции человека на различные климатические и погодные воздействия, изучать климаты, и в искусственном климате и в создании соответственных условий для жизни и труда искать разрешения противоречий природы человека и естественного климата района. Физиология, медицина, в частности гигиена, должны совместно работать над разработкой проблемы «акклиматизации» человека, т. е. над созданием для него таких условий в быту и на работе, в жилище и одежде, в распорядке дня и т. д., чтобы человек мог комфортабельно жить, жить достаточно долго и работать, не разрушая своего здоровья. Не следует переоценивать влияния климата, ибо человек может побеждать его, но нельзя и недооценивать, ибо совсем устра-

нить влияние климата пока невозможно. Какие условия следует создавать в жилищах и в рабочих помещениях, какую поддерживать температуру, какую влажность, поддерживать ли ровную температуру или заставлять ее колебаться, подобно погоде, изо дня в день — эти вопросы имеют существенное значение для социалистического строительства. Особенно, если иметь в виду развернувшееся у нас широко строительство больших домов-коммун, фабрик и заводов в районах с неблагоприятным климатом, больших учебных заведений и т. д.

ЭКОЛОГИЯ ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ

Необходимость экологии домашних животных. Мы видели выше, что экологическое изучение животных, изучение взаимоотношений со средою, изучение условий существования, приспособлений и противоречий, возникающих между видами и окружающими их условиями, давно стало необходимым в рыбном хозяйстве, в защите растений, в пушном деле, в лесоводстве, необходимо оно и эпидемиологу.

Но только ли дикоживущие животные подлежат экологическому изучению, или же объектом его могут являться и культурные домашние животные? Вопрос этот очень важен, от решения его будет зависеть степень и характер нашей активности в животноводстве. В отношении культурных растений вопрос не вызывает сомнений. Агрономия является в основном не чем иным, как применением экологии к культурным растениям. Все агрикультурные мероприятия сводятся к уничтожению противоречий между растениями и средой или путем изменения среды в благоприятном для растения направлении, или путем изменения самого растения. А ц ц и (1932) так определяет задачи сельскохозяйственной экологии: «Сельскохозяйственная экология ставит своими главными задачами: 1) выяснить возможности среды в отношении атмосферы и почвы, 2) определить степень продуктивности и степень противостойкости отдельным неблагоприятным факторам среды для каждой разновидности или формы культурного растения, 3) регулировать отбор или создание типов так, чтобы получить сочетание признаков продуктивности и устойчивости, обеспечивающих (в отношении к ресурсам среды или особенным условиям физической обстановки) возможно лучшие урожаи. Харшбергер (Harshberger, 1923) посвящает особую статью вопросу о применении принципов экологии в полеводстве, садоводстве и цветоводстве в парках. Он называет эту ветвь экологии «хэмерэкологией» от греческого слова «hemeros» — культурный, одомашненный, и считает, что принципы ее те же, что были разработаны и применяются экологами при изучении естественной растительности.

Возможна ли экология домашних животных?

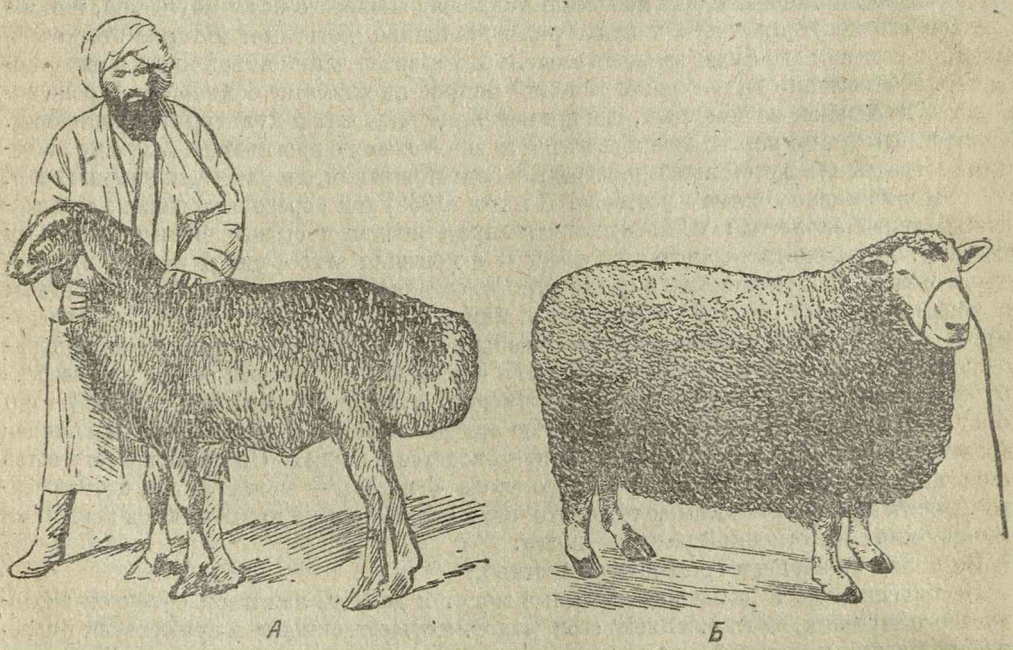
Несомненно, что и домашние животные могут и должны являться объектом экологического изучения, ибо и они имеют свои «условия существования» и существуют в определенной среде, к которой они приспособляются, с которой могут вступать в противоречия, причем противоречия эти могут смягчаться или сниматься нами при помощи воздействия на среду или на самих животных. Подобно дикоживущим видам домашние животные представляют собой различные приспособительные типы.

Стоит только сравнить хотя бы верблюда, приспособленного к жизни в условиях сухой пустыни, с буйволом, который является почти земноводным животным. Устройство стопы верблюда, длина его конечностей, устройство рта, наличие жира в горбе, источника питания во время голодовки и источника образования метаболической воды, — все это несомненно адаптивные признаки, характеризующие верблюда как особый приспособительный тип, находящийся в соответствии с условиями, в которых верблюд существует, вероятно, со времени своего возникновения в процессе эволюции. Совершенно другой тип представляет северный олень, с его длинными копытами, строением волосяного покрова, и т. д., или овца — тип сухих степей и предгорий.

Приспособления эти развивались отчасти путем того же естественного отбора, при помощи которого создавались и дикоживущие виды, начиная с тех далеких времен, когда ныне домашние животные жили еще на воле, отчасти же — благодаря искусственному отбору со стороны человека, при котором приспособление животного к условиям среды создавалось сознательным, а иногда и бессознательным отбором желательных человеку качеств; но и искусственный подбор происходил под контролем условий окружающего природного комплекса. Отложения жира в курдюке киргизской овцы или в жирном хвосте у жирнохвостых овец пустынных и сухостепных районов Азии, Аф-

рики и Европы является строго адаптивным признаком, появившимся, повидимому, еще во времена свободного существования диких предков этих овец, а затем усиленно развившимся под влиянием сначала бессознательного отбора со стороны человека, в связи и под контролем условий внешней среды: цикличности климата и цикличности в жизни растительности тех пустынных и сухо-степных областей, где эти овцы возникли и существуют поныне. Запас жира спасает животное от голодной гибели в сухое бескормное лето, когда, вследствие отсутствия осадков, прекращается вегетация, и растительность высыхает или даже исчезает, а также в зимнее время, когда остающийся на корню корм выщелачивается осенне-зимними осадками и теряет свою питательность. В то же время отложение жира в корне хвоста или в тазу не создает того противоречия с высокой температурой, которое создавалось бы, если бы жир отлагался равномерно во всем теле, увеличивая возможность перегрева, всегда возможного в южных широтах, ибо температуры выше 24° уже неблагоприятны для овцы.

Эта адаптивная особенность, как сказано, должна была вырабатываться у овец, обитавших в засушливых областях, еще до одомашнения. Затем человек усилил дей-



А Б

Рис. 87, *А*. Гиссарский курдючный баран $2^1/_2$ лет. Живой вес 164 кг. Высота в холке 95 см. Взрослый человек, сидя верхом на баране, не достигает ногами до земли. (По Азарову.)
Рис. 87, *Б*. Баран породы Ромни-Марш. Для породы характерно длинное тело и тяжелый костяк. (По Coffye.)

ствие естественного подбора искусственным, создав такие формы, как гиссарская овца с курдюком, доходящим до 80 кг веса (рис. 87, *А*). Овцы, не имеющие жирного хвоста или курдюка, не могли бы существовать без особых мероприятий со стороны человека в условиях пустыни, они были бы обречены на голодную смерть в летнюю засуху и зимнюю бескормицу.

Не только в морфологических особенностях, в физиологии, но и в поведении домашних животных, так же как и диких, сказывается приспособленность к определенным условиям, принадлежность их к различным адаптивным типам, созданным той средой, в которой они возникали и продолжают развиваться. При сравнении, например, поведения овец и коров в стаде мы видим, что овца тщательно избегает низких болотистых мест и лишь в случае необходимости идет через болото; корова охотно лезет в воду, в грязь и кормится осокой, от которой овца отказывается, выбирая мелкое разнотравие из злаков, бобовых и т. д. В полдень, когда засветит солнце, овцы спешат забиться в кусты, прячутся в тень. А корова реагирует совсем иначе, нисколько не страдает при этом от высокой температуры. Происхождение крупного рогатого скота совсем иное, чем овец. В числе предков его числятся дикие быки Индии, страны жаркой и влажной

в местах их распространения. И даже тур, один из ближайших родичей многих пород рогатого скота, являлся животным болот и леса.

Доказательства большой роли экологических условий для овец (и других домашних животных) дает нам и изучение критических периодов в их жизни в связи с изменением погоды. Наиболее критическими моментами в жизни овец являются периоды ягнения, беременности, течки и первые месяцы жизни ягнят. Все эти критические моменты протекают наиболее благоприятно в определенных условиях температуры, осадков и влажности, в пределах более узких, нежели пределы общего благосостояния овец. Уклонения погоды от нормы всегда вызывают те или иные ненормальности в указанных критических явлениях. Непригодность данного климата для овцы сказывается в критический период с особой силой. Вопрос этот, как мы видели, разбирает Джонсон (Johnson). Течка у овец, как известно, появляется с падением температуры в конце лета, в начале осени, с наступлением прохладных ночей. Наступление течки зависит также от степени упитанности овец. Засушливое лето с недородом трав, вызывая недостаточную упитанность овец, может вызвать ненормальности в созревании и отделении яиц у маток, нарушить течку со всеми последствиями этого.

Время окота чрезвычайно важно в овцеводстве, и сдвиг его в ту или иную сторону, как запоздание, так упреждение, может повести к гибели ягнят. Мы видели это на примере каракульской овцы. Также и окот гиссарских овец на их родине нормально происходит в марте и апреле; ягнята, появившиеся зимой или ранней весной гибнут. Случка происходит в первой половине октября. Начало случки строго регулируется (Азаров, 1928). Зимняя случка дает большой процент яловых маток, так как зимою отделение яиц и течка идут плохо. Хорошо известно, что беременность протекает нормально лишь при определенных условиях. Неблагоприятные условия: чрезмерные дожди или холода зимой, снег, гололедица, недостаток корма во время джута (массовая гибель) вызывают появление выкидышей и атрофию зародышей. Значение погоды в период ягнения также хорошо известно. Точно также вполне понятно и значение погоды весною и летом для роста ягнят, ибо от погоды зависит развитие растительного покрова.

К экологии в животноводстве нам приходится прибегать в трех случаях:

1) Когда нам необходимо районировать страну для животноводства, провести породное районирование.

Экономика может продиктовать нам необходимость развития животноводства в районах, где его до сих пор не было. Тогда нам предстоит, считаясь с характером социалистического заказа на ту или иную продукцию, выбрать из бесчисленного множества пород такие, которые не только были бы хороши, но которые наиболее подошли бы к данному району, могли бы там процветать и давать в максимальном количестве нужную нам продукцию (молоко, шерсть, мясо, жир, кожу, яйца, перо, пух). При этом необходимо установить границы районов для различных избранных нами пород.

2) В другом случае наше внимание центрируется на какой-либо желательной нам породе, или на каком-либо виде нужной нам продукции, и надо найти для этой породы место, где бы она процветала.

3) Наконец, перед нами может стать необходимость во что бы то ни стало внедрить в какой-либо заранее определенный район определенную породу или вид продукции. Тогда придется искать пути, как это сделать, если она не может быть разводима или получена нормальными способами. Во всех трех случаях вопрос не может быть разрешен без экологии.

Нам известны (см. ниже) примеры попыток разведения на Украине белой свиньи, не нашедшей здесь подходящих климатических условий, неудача с кроликами, с английскими мясошерстными породами овец в сухих степях юга и юго-востока. С другой стороны, в степях юга были удачно акклиматизированы в свое время мериносы, вывезенные из Испании и Саксонии; в быв. губерниях Ярославской и Архангельской был удачно акклиматизирован голландский рогатый скот. Целый ряд культурных пород скота успешно акклиматизируется в настоящее время в различных частях СССР. Во всех этих случаях акклиматизированные животные нашли себе на новом месте подходящие жизненные условия.

Породное районирование и экология. Для рентабельного хозяйства необходимо так размещать виды домашних животных и породы их, чтобы было соответствие экологических условий среды с условиями существования данного вида, породы, расы,

т. е. чтобы не было слишком больших неустранимых противоречий между средою и организмом данного животного, противоречий, которых нельзя преодолеть теми или иными мерами вмешательства в естественные взаимоотношения организма и среды. При наличии же устранимых противоречий они должны быть ликвидированы установлением особого режима на основе знания условий существования данного животного и условий среды обитания, т. е. на основе знания экологии данного вида или породы. Отсюда вытекает необходимость породного районирования на экологической основе, а также знания экологии домашних животных для установления рационального режима.

При этом необходимо считаться не только с общим благополучием животного в данной среде, но и со степенью развития у него тех признаков, которые в данной породе являются для нас наиболее важными, как молочность, шерстность, мясность, и т. д. Ясно, например, что прекрасные мясные качества какой-либо скороспелой породы, например, шортгорна, не смогут развиться в районах, где засушливый климат не допускает развития хороших пастбищ и где создание искусственных пастбищ и подкорм концентрированными кормами является слишком дорого стоящим и не рентабельным. Также бесполезен завоз молочного скота в районы засушливые и бескормные. Прекрасные качества мериносовой шерсти оказываются неблагоприятным признаком как в слишком жарких и засушливых областях, где жиропот засыхает, руно становится

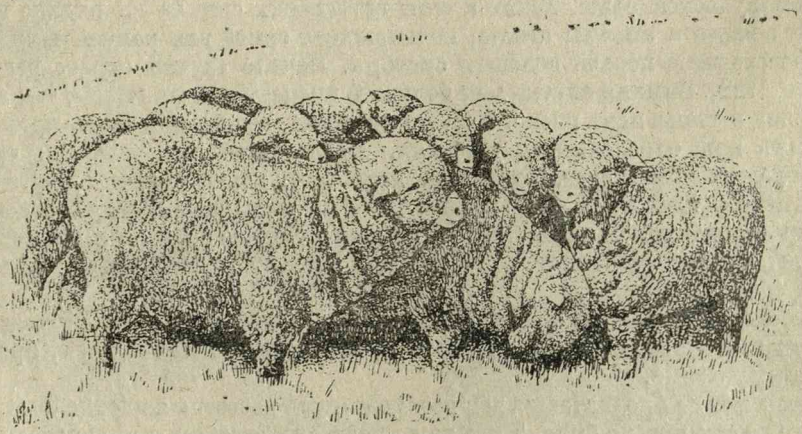


Рис. 88. Мериносы в Аскания-Нова. (Оригинал.)

твердой корой, склеивается, разделяясь на участки, между которыми оголяется кожа легко подвергающаяся травмам, так и в северных холодных областях, где шерсть, намокая, смерзается.

Каждая из пород имеет свои условия существования. Наша первая задача — познать эти условия существования.

Экологические различия между видами домашних животных, например, между ксерофилом верблюдом и мезофильной коровой или гидрофилом буйволом, — ясны и несомненны, но значительные различия существуют и между породами и даже отродьями (на которые распадается в различных местах порода) одного вида. Так, например, очень велики экологические различия между породами овец, среди которых можно различить следующие основные экологические типы:

1) Английские мясные и мясошерстные овцы—тяжелые, мало подвижные, с костяком, сильно измененным культурой, с трудом совершающие переходы, требовательные к кормам, не боящиеся влажного климата, сильно плодовитые. Родина их — северо-западная Европа; районы наилучшего их процветания находятся там, где климатические и пастбищные условия близки к таковым на их родине (рис. 87, *Б*). 2) Камвольные мериносовые — более подвижные, более способные к переходам, менее требовательные к кормам, но все же требующие хорошего питания овцы умеренно сухого средиземно-морского климата. Их родина — Средиземноморье; районы наилучшего процветания — страны с климатом, близким к средиземноморскому, с пастбищами степного характера (рис. 88). 3) Курдючные и жирнохвостые мясо-сальные — овцы сухих степей и пустынь, наиболее подвижные, легко совершающие большие переходы, легко лазающие по горам (кроме каракульских), с мало измененным в сравнении

с дикими родичами костяком, мало требовательные к кормам, выносливые к климатическим условиям, но еще более боящиеся излишней сырости, менее плодовитые. Родина и районы их распространения — сухие степи, полупустыни и пустыни Азии, Европы и Африки. 4) Короткохвостые овцы севера, шубные, малокультурные, мелкие, неприхотливые породы, распространенные в лесной зоне Евразии и далее на север до океана.

Среди названных групп овец опять-таки различные породы отличаются разными экологическими чертами. Такие различия имеются между различными породами английских овец, многие из которых строго локальны, т. е. ограничены в распространении небольшим районом; весьма отличаются между собою породы мериносовых овец — рамбулье, прекосы, вюртемберги и т. д.; сильно отличается курдючная овца от каракульской; значительные различия в экологических требованиях существуют между отродьями курдючной овцы, свойственными разным районам засушливой области. И отличия эти, как правило, находятся в соответствии с различиями их среды обитания.

По К р э г у (C r a i g, 1920), например, овцы горных местностей имеют тенденцию приближаться в контурах тела к форме клина с очень сильной поясницей и длинной задней четвертью тела, отличаясь от большинства даунских отродий, живущих ближе к уровню моря и имеющих округленную форму, в свою очередь совершенно отличную от более прямоугольной, тяжелой формы крупных обитателей равнины.

Еще большее значение имеют основанные на различиях в физиологии особенности поведения домашних животных. Такие особенности, как способность «тебеневать», или откапывать корм из-под снега, способность довольствоваться скудными пустынными кормами (полынью) и т. д., все эти особенности создались в условиях примитивного хозяйства, быть может с участием бессознательного искусственного отбора, каковым является, например, убой животных, заболевающих и отстающих при переходах, гибель части их зимой. Физиологические признаки имеют первостепенное значение; способность выносить высокие и низкие температуры, довольствоваться скудными кормами, способность к длинным переходам, к переходам в горах и т. д.

К сожалению, этой стороной характеристики рас домашних животных мало или вовсе не занимались: мы еще очень мало знаем, например, об оптимальной среде для разных пород овец и т. д. А иногда то, что кажется мелочью, может иметь решающее значение в успехе разведения. Например, старо-мусульманские «рисаля» (руководства для ремесленников) рекомендовали гнать овец перед зимовкой на полынные пастбища. Это правило существует в выработавшейся веками практике киргиз. Недавно в белой полыни был найден сантонин, противоглистный алкалоид, до сих пор известный лишь из цитварной полыни. Отсюда понятно, почему курдючная овца, выработавшаяся в условиях пастбищ с полынью, так в ней нуждается и без полыни страдает.

Очень наглядную картину экологических различий между породами овец, находящихся в различных условиях природного комплекса, дают овца восточного Памира, «памирская овца», и «гядик» — овца Западного Памира. Восточный Памир — сухая холодная пустыня. Здесь овца круглый год на воле. Корма скудные, требуется большая подвижность для их добывания, для совершения переходов в поисках сезонных пастбищ. Нередко бывает сильная бескормица, особенно в зимнее время при выпадении большого количества снега. Крупная, сильная, весьма подвижная, нетребовательная к кормам, обладающая способностью тебеневать и, наконец, обладающая развитым курдюком памирская овца прекрасно приспособлена к этим условиям. «Гядик» — обитатель кишлаков, расположенных в глубоких ущельях западного Памира. Здесь — долгая зима с большим снегопадом. Даже курдючная овца не может жить там, где снег слишком глубок, чтобы можно было тебеневать. Дарвазская овца живет зимой в жилище человека, в хлеву. Ее кормят запасаемым сеном, поят теплой водой. С этим режимом, конечно, связан малый рост «гядика»: до 30 ф. живого веса. Летом «гядик» пасется на крутых каменистых склонах ущелий. У него выработалась способность хорошо лазать, собирая скудный растущий здесь корм. Гядик вынослив, подвижен, задыхается при подъемах меньше других овец.

Из этих различий ясно видно, как тщательно должно проводиться районирование, как тщательно и в каком соответствии с условиями среды и условиями существования данной породы должен устанавливаться режим для животного.

Как при акклиматизации диких животных, так и при акклиматизации животных домашних много неудач возникало из-за неучета их экологии. Такова неудача с интродукцией английских мясошерстных овец в ряде районов, с белой английской свиньей

на Украине, которая, по свидетельству М. Ф. Иванова (1933), «несмотря на все свои отличные качества и хорошую способность к акклиматизации, все же в степной полосе чувствует себя подавленно, так как сильная жара и сухость летом и резкие перемены погоды осенью, зимой и весною угнетают животных и неблагоприятно отражаются на здоровье свиней, особенно молодняка. Повидимому, климатические условия являются главной причиной невозможности получения очень высоких показателей в отношении веса взрослых и развития поросят крупной белой английской породы сравнительно с Англией».

Способность изменяться и приспособляться не у всех домашних животных одинакова.

«Почти все расы сельскохозяйственных домашних животных, происходящие из богатых кормами береговых ландшафтов и речных долин Европы и ее островов (Ирландия, ю. Англия, сев. Франция, Голландия, Дания, с.-зап. Германия), акклиматизируются в среднеевропейских областях с континентальным климатом, в особенности в горных областях, лишь неполно или вовсе никак. Они перерождаются, уменьшаются в росте, даже вырождаются. Горные расы решительно более способны к приспособлению» (Keller, 1926).

Примером трудности акклиматизации некоторых рас являются тяжелые бельгийские и нижнерейнские лошади, а также ей и тяжелые лошади северозападной Европы. Перенесенные в высокие области средней Европы, они теряют обычно крепость костей и красоту формы. Они становятся слишком «рыхлыми».

Из рогатого скота скороспелые мясные породы Англии не способны приспособляться к континентальному климату внутренней Европы. Шортгорны, например, нигде в Германии не могли быть воспитаны в надлежащем виде, кроме Шлезвиг-Голштинии. Также и высоко культурный рогатый скот низменностей Германии и Голландии столь сильно зависит от климата и почвы родины, что не может развиваться надлежащим образом ни в континентальном климате средней и восточной Европы, ни в горном климате Альп. Если даже при очень хорошем удое и питании он настолько сохраняет форму и качество, что превосходит местный скот, то потомство его большею частью не в состоянии сохранять эти качества на должной высоте. Обычно же дальнейшее его разведение ставится под вопрос благодаря высокой чувствительности к туберкулезу. При содержании в условиях средней Европы скот этот уменьшается в росте и вырождается. Относительно лучше выдерживают культурные альпийские расы перенос их в предгорья и равнины.

Три принципа экологии домашних животных. Таким образом мы получаем *первый* принцип экологии домашних животных: *каждый вид, порода, отродье создавались в районе их обитания при помощи естественного, а затем искусственного отбора, контролировавшегося, однако, условиями среды обитания, а потому являются приспособленными к условиям своей родины.*

Это, конечно, бесспорно: организм не может длительно существовать в среде, находящейся в противоречии с его условиями существования. Однако было бы неправильно преувеличивать значение указанного принципа: нередко те или иные виды обладают такой организацией, такими особенностями, которые дают им возможность существовать и в иных условиях, и нередко более благополучно, нежели на родине. Хорошо известно, что кролик нашел себе лучшие условия существования в Австралии, нежели на родине, и быстро размножился до небывалых размеров, став бедствием; домашний северный олень, перевезенный в Аляску, процветает там и множится.

Отсюда вытекает *второе правило*, которым мы должны руководиться в экологии домашних животных: *хотя между видом и средою его обитания существует, как правило, соответствие, возможности вида нередко являются гораздо более широкими, и во многих случаях он может существовать, и даже процветать там, где этого трудно ожидать a priori.* Мы должны смело подходить к переносу вида из одного места в другое, помня, что суть не в «среде», а в «условиях существования», и что мы еще слишком мало знаем последние, чтобы на-глаз безапелляционно решать вопрос о возможности переноса вида в новую обстановку. Исходя из соответствия или несоответствия климата, почв, рельефа, кормовых и других условий родины вида и тех мест, куда мы хотим перенести последний, мы чаще всего не сделаем ошибки, но можем и ошибиться. Поэтому абсолютных утверждений быть в подобных случаях не должно, и там, где успех нам кажется мало вероятным, мы все же должны попробовать. При этом не следует забывать того положения, что не только каждый вид или порода имеет свое экологическое лицо,

но и разные стадии развития организма отличаются по своим экологическим требованиям. Еще Джонсон показал, что температурный оптимум влажности различен для взрослой овцы и ягнят, различен для маток в обычное время и во время ягнения, во время течки и т. д.

Наконец, в экологии домашних животных необходимо помнить и *следующее основное правило экологии: ни организм, исторически сложившаяся система, ни среда — другая историческая система — не являются неизменными и могут быть перестроены вмешательством человека.* Путем гибридизации мы можем придать породе новые качества, которые выведут ее из противоречия со средою. Если чистая английская или мериносовая овца не идет в засушливые районы Средней Азии, то метизируя баранами этих пород местных курдючных или жирнохвостых овец, выносливых к здешним условиям, мы можем продвинуть нужное нам качество культурной овцы туда, куда нельзя продвинуть самую породу. Примером удачной перестройки организма является «горный меринос», выведенный покойным Ивановым в Асканиа-Нова, или выведенная им же для Украины белая свинья, или новые породы овец, выводимые для засушливых мест Казахстана (Бальмонт, Ермаков, Маллицкий, 1939).

Искусственные пастбища, подсев трав на пастбищах, подкорм концентратами, устройство помещений и загонов на зиму и от дождя, отгон овец на горные пастбища летом, осушение районов и так далее, — вот примеры того, как можно ослабить или уничтожить определенные противоречия между организмом домашнего животного и средою путем воздействия на последнюю.

Экология каракульской овцы. Ярким примером, иллюстрирующим возможность и необходимость экологии домашних животных, является экология каракульской овцы в Средней Азии (Кашкаров, 1937). Мы еще недостаточно с нею знакомы, недостаточно знаем ее условия существования, потому недостаточно понимаем, почему ареал ее распространения столь ограничен. Однако то, что нам уже известно, показывает, что конституция каракульской овцы, ее особенности в отношении к высоким и низким температурам, осадкам, ветрам, к воде, к обширным пространствам, на которых она должна отыскивать свой корм, к почвам, к растительности на различных типах почв и в различные сезоны находятся в соответствии с условиями ее среды обитания. Жизненный ритм каракульской овцы находится в соответствии с циклическими изменениями климата обитаемых ею южных среднеазиатских пустынь по сезонам и с циклом развития растительности (см. климограммы в главе о пустыне). Сроки окота связаны со сроками появления весенней растительности. Сроки эти определяются тем, что, во-первых, ягненок очень чувствителен к весенним холодам, а во-вторых, необходимо, чтобы у матери было после окота достаточное количество молока; а это последнее зависит от того, в каком состоянии находится в это время эфемеровая растительность пустыни. Окот не должен быть слишком ранним, когда еще холодно и мало корма; не должен быть и слишком поздним, ибо тогда ягненок не успевает достаточно окрепнуть до наступления летней засухи. Так как развитие эфемеров зависит от ряда экологических причин (склона, экспозиции, почвы), то, имея в виду вышесказанное, у хозяйства есть известное поле для маневрирования, для устранения противоречий, возникающих ранней весною между овцою и состоянием пастбищ.

Темп роста каракульских ягнят имеет явно приспособительный характер. Он наиболее интенсивен в первый месяц. Кривая роста быстро поднимается кверху в отличие от более пологой и равномерно поднимающейся кривой роста культурных овец (рис. 89). Смысл этого явления в том, что ягненку в пустыне надо быть готовым к рано наступающему засушливому лету, к поеданию летом сухих жестких трав, надо успеть нагулять достаточный запас жира. С наступлением жары, по достижении ягненком возраста в несколько месяцев, рост ягнят приостанавливается, благодаря скудости пищи.

Летний период для каракульской овцы — тяжелый, так как в это время господствуют высокие температуры, иссякают весенние водопои и в сухих кормах содержится недостаточно воды. С повышением температуры, усиливающим к тому же жажду, овца борется учащением дыхания с 30 (норма — 18 дыханий в минуту — в пустыне никогда летом не наблюдается днем, а лишь ночью) до 100—180 в минуту. Повышение дыхания сопровождается обычно отказом от движения; овцы в жару не пасутся и лежат до спада жары, выходя пастись ночью (рис. 90). Повышение числа дыханий, как показал Мирополь-ский (1939), ведет к охлаждению благодаря усилению испарения воды с влажной поверхности дыхательных путей. Такой способ теплоотдачи стоит в связи с недостачей

потовых желез в коже. Кроме того все тело овцы покрыто значительным слоем шерсти, образующим как бы камеру вокруг всего тела. Овцы культурные при повышении тем-

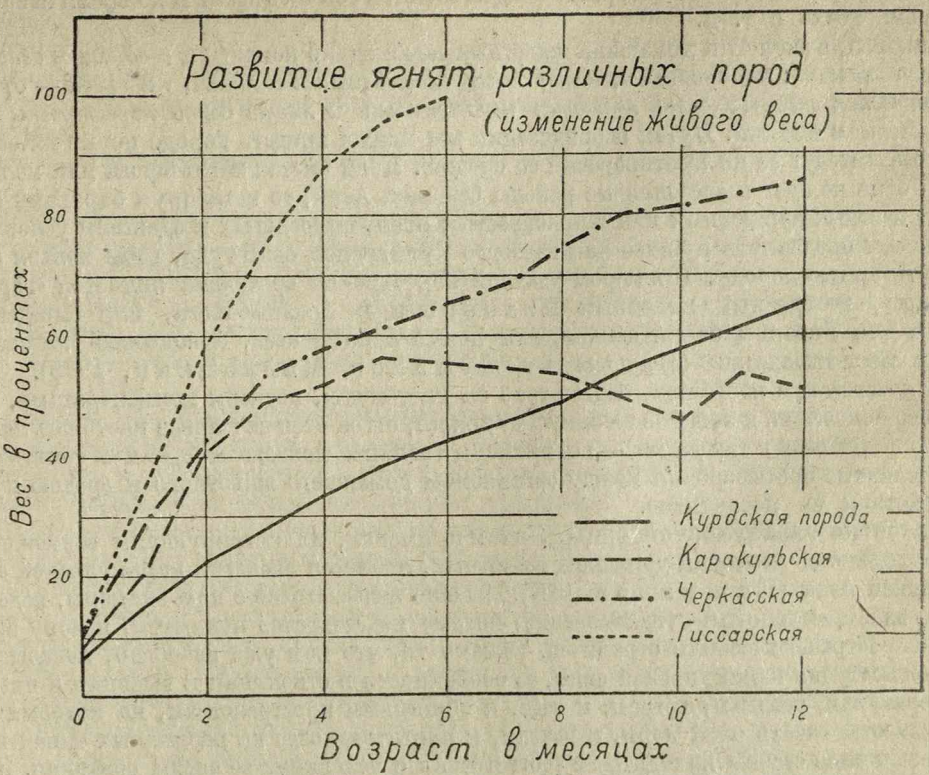


Рис. 89. Кривая роста каракульских и некоторых других пород овец. (Оригинал Петрова.)

пературы учащают дыхание настолько, что состояние их становится патологическим. Задача хозяйства смягчить эти противоречия организацией большего числа водопоев-

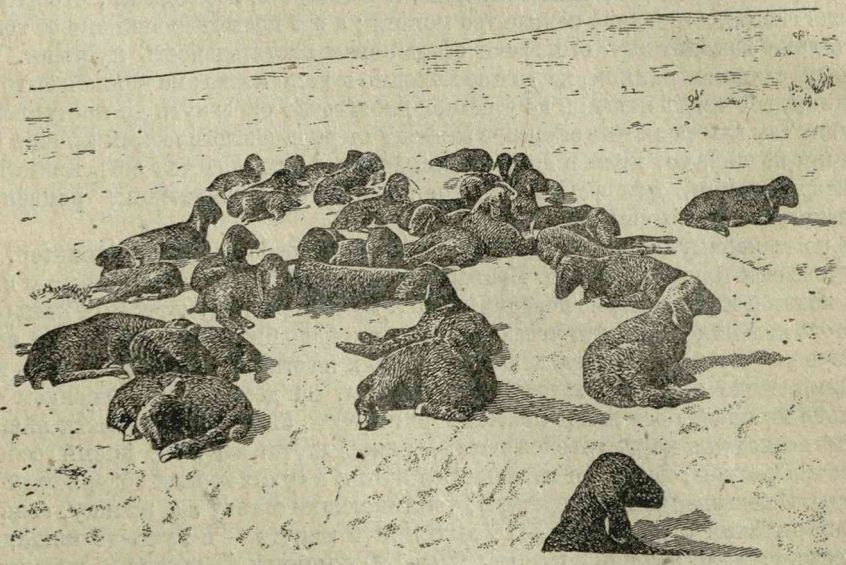


Рис. 90. Каракульские ягнята на отдыхе. (Фото Петрова.)

колодцев. Недостаток воды лишь в незначительной мере смягчается тем, что овцы в сильную жару пасутся только ночью. Лишь в сентябре жара спадает, становится прохлад-

нее, и овцы пьют на 25—30% меньше. Некоторые противоречия таким образом снимаются, но осенью начинают возникать новые, усиливающиеся зимою. Эти противоречия создаются по линии кормовой базы.

Наступающие заморозки убивают наиболее длительно вегетирующие растения, как солянки, верблюжья колючка, полынь. На пастбищах не остается живых растений. Эфемеры прибиваются к земле начавшими выпадать осадками, стручки и другие плоды семенных растений опадают и тоже смешиваются с землей. Осадки выщелачивают сухие растения, лишают их питательности. Дальше к зиме это выщелачивание и обеднение кормов питательными веществами все усиливается, и зимою противоречие между кормовой базой и потребностями овцы достигает наивысшей силы. К тому же сами дожди с холодным ветром, сильные снегопады, закрывающие «сено на корню», бураны, гололедицы, — все это очень вредно отражается на овце зимою. Потеря живого веса зимой доходит, по Балабану и Ибрагимову (1938), до 20%, а так как в это

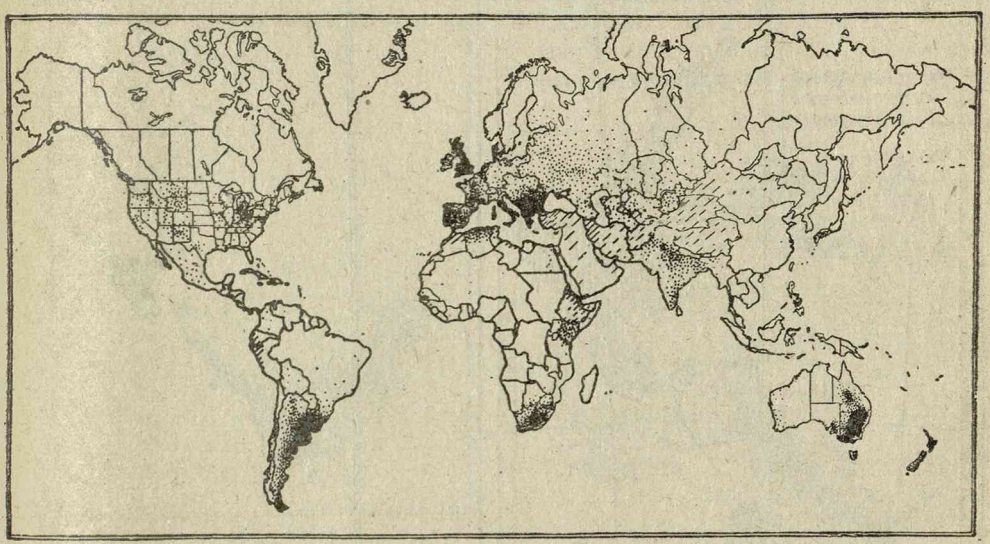


Рис. 91. Распространение овцеводства в капиталистических странах.

Можно видеть, что имеются шесть центров овцеводства: Южноамериканские страны, Южная Африка, Австралия и Новая Зеландия — в южном полушарии; Балканские страны и Великобритания — в северном. Развито овцеводство также в других средиземноморских странах, в США и Индии. Каждая точка представляет 200 000 овец. (По Finch и Backer.)

время у маток развивается плод, весящий в среднем 4,4 кг, то потеря веса получается еще больше, около 30%, или 13—14,4 кг. Спасает овцу запас жира в хвосте и во внутренностях. Запас этот, весящий 10—11 кг, эквивалентен 25 кг крахмала или 30 кг зерна.

Таковы основные черты зависимости каракульской овцы от окружающих условий. Их можно было бы добавить очень много.

Мировое распределение овец и экологические условия. Значение экологических условий для домашних животных ясно видно из распространения последних. Если взять для примера распространение овец, то мировые центры овцеводства (рис. 91) связаны со специальным типом климата, распространение различных пород овец — также. Выше, в главе о роли факторов, было сказано о тех требованиях к климату, которые предъявляет овца (см. климограммы Джонсона). Во всех шести мировых центрах, — части Южной Америки (Уругвай и северо-восточная Аргентина), части Южной Африки, Австралии, Новая Зеландия, Великобритания и Средиземноморские страны, — климат удовлетворяет требованиям овцы, температура здесь колеблется между +24° и — 2°, влажность от 50—80%, осадки от 300—1000 мм и т. д.

Более интересные данные получаются, если взять некоторые отдельные страны и посмотреть, в какой связи с внешними условиями находится в них распределение овцеводства. Новая Зеландия, один из мировых центров овцеводства, имеет климат, сравнимый с климатом Великобритании, но еще более ровный и мягкий. (Kendrew, 1927). Однако, благодаря топографии (быстрое увеличение высоты на западе) и поло-

жению, в отношении приносящих влагу ветров, климат в западной и восточной половине южного острова неодинаков (рис. 92); восток более сухой и солнечный, западный берег и широкая полоса в горах получает осадков более 2540 мм в год, а значительная часть высоких областей в два и три раза больше (главным образом, в виде снега зимой). К востоку от гор осадки быстро убывают. Большая часть восточной половины Южного острова имеет осадков менее 1000 мм в год, часть восточного Отаго менее 500, а в Кляйде, расположенном сейчас же к востоку от гор в середине острова — всего 355,6 мм осадков. Климат здесь более континентален, бывают даже засухи; северный остров имеет более равномерное распределение осадков в году. В горах выпадает в среднем 2159, а местами даже 2540 мм. Меньше всего осадков в южной и восточной части острова. Из рис. 93 видно, что наименьшую плотность овечьего населения имеет влажный западный берег и жаркое влажное плато северного острова. Интенсивное овцеводство находит

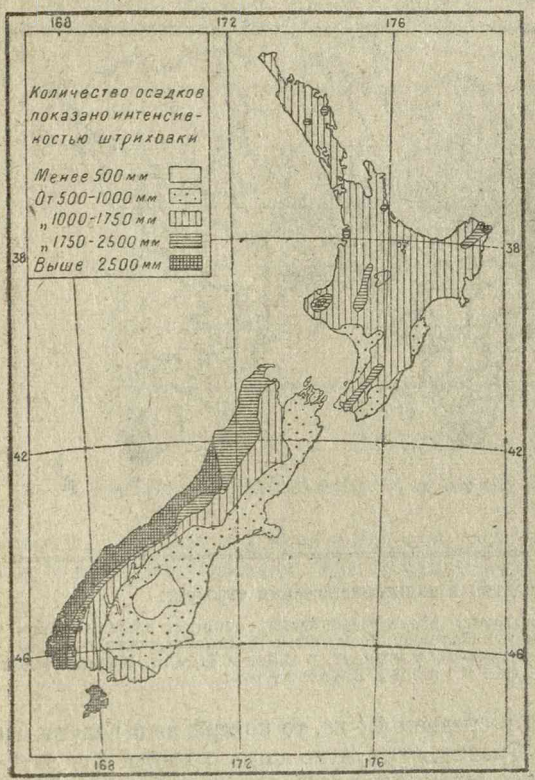


Рис. 92. Карта, показывающая среднее годовое количество осадков в Новой Зеландии.

Осадки убывают на Южном острове с запада на восток. (По Thomson.)

Рис. 93. Распределение овец в Новой Зеландии.

Относительно мало овец находится на влажном западном берегу и в жаркой и влажной северной области. Они находят более подходящие условия в более сухих равнинах на восточной части Южного острова и вблизи гор к северу от Виллингтона на Северном. Сравни с рис. 92 — распределение осадков в Новой Зеландии. (По Finch и Backer.)

себе место на более сухом восточном берегу южного острова к северу от Веллингтона и в восточной части северного (Belshaw, 1927, Finch and Backer, 1917).

Прекрасную иллюстрацию зависимости распространения овец от климата представляет Австралия. На рис. 94 видно, что область интенсивного овцеводства расположена в Австралии в виде полулуния на западных склонах Австралийских Альп и Голубых гор, причем плотность заселения овцами убывает к северу, к тропикам, и к западу по направлению к пустынным частям Австралии. Виктория, Новый Южный Уэльс, Квинсленд в его югозападной части — вот места наибольшей плотности овец в Австралии. Очень немного овец в южной и в западной Австралии. Сравнение с картой распределения осадков (Taylor, Griff, 1920) (рис. 95) показывает, что область развитого овцеводства совпадает с зоной выпадения осадков в количестве от 250 до 500 мм в год. Однако, не вся зона с такими осадками занята овцеводством: на севере высокая температура препятствует развитию овцеводства. Сперва, во время первых поселений евро-

пейцев в Австралии, овцы (мериносовые) были завезены на юго-восточную береговую зону, более влажную (760 мм и выше). Здесь мериносы *не процветали*. Лишь при распространении поселений и овцеводства на запад через горы, оно стало процветать в относительно сухой (250—500 мм) и волнистой местности, несмотря на периоды или годы крайней засухи. Наилучшие для овцеводства места имеют 575 мм годовых осадков. Они совпадают с областью возделывания пшеницы.

О-в Тасмания имеет развитое овцеводство в восточной более сухой части острова, защищенной от влажных западных ветров горами.

В южной Африке овцы разводятся, как и в Австралии, главным образом в сухих и холмистых областях между западной пустыней и влажными земледельческими странами вдоль восточного берега.

Следующим мировым центром овцеводства является Южная Америка. Здесь главная масса овец приходится на Уругвай и Аргентину, причем главным центром овцеводства в последней является Буэнос-Айрес. В Патагонии овцеводство развито слабее в направлении на запад к Кордильерам и Чили. Другой мощный центр овцеводства

Рис. 94. Распространение овцеводства в Австралии.

На карте видна приуроченность овец к полупустынным районам. Изогнутая в виде подковы область распространения овцеводства лежит на западных склонах гор, за пределами дождливого побережья и к востоку от Великой Центральной пустыни. На острове Тасмания овцеводство концентрируется на сухой стороне острова. Каждая точка представляет 10 000 овец. Сравни рис. 95 — распределение осадков в Австралии. (По Finch и Backer.)

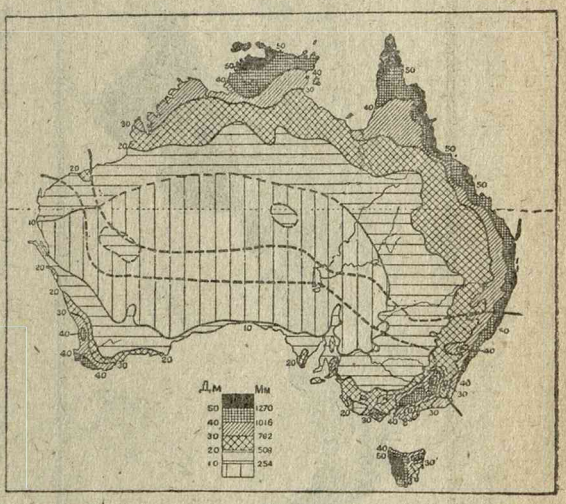


Рис. 95. Среднее годовое количество осадков в Австралии.

Сравни карту распространения овцеводства. (По Кендрью.)

в Южной Америке — Огненная Земля и Фальклавдские острова. Экваториальные страны Южной Америки и Бразилии не имеют сколько-нибудь развитого овцеводства.

Сравнение карты распространения овцеводства в Южной Америке (рис. 96) с картой распределения годовых осадков там же по Кэндрью (рис. 97) поясняет, в чем дело. В Бразилии и в экваториальных странах мы имеем осадков от 1000 до 2000 мм и выше; в районе Буэнос-Айрес 760—1010 мм; в прилежащих частях Аргентины 500—760 мм; в полосе далее к югу и западу 250—500 мм и, наконец, в большей части Патагонии и Чили 0—250 мм; на юге Патагонии и Чили количество осадков опять возрастает до 250—500 мм (Davis, 1902). Уменьшение осадков, а следовательно, и ухудшение растительности к югу и к западу не позволяет содержать столь большое число овец на квадратный километр, как в районе Буэнос-Айрес.

Из европейских стран овцеводство наиболее развито в Англии, Франции, Испании, Италии и на Балканах.

Конечно, сложные причины экономического характера играют большую роль в распространении овцеводства. Но все же и роль климатических условий здесь весьма значительна. Это видно из рассмотрения распространения отдельных пород овец, в котором роль факторов климатических и обусловленного климатом пастбищного фактора выступает весьма наглядно.

Распространение различных секций овец. Если мы посмотрим *на распространение различных секций овец в мире* и сличим это распространение с распространением различных типов климата на карте Гриффит Тэйлора, то увидим их значительное совпадение (рис. 98).

Мясошерстные английские овцы, которых при колонизации во всех частях света выходцы из Англии завозили всюду, акклиматизировались, оказали и продолжают оказывать влияние на овцеводство тех стран, которые являются гомоклимами [1] Западной Европы, т. е. стран с так называемым *западноевропейским типом климата*, а именно: южного острова Новой Зеландии, южного Чили, южной Аргентины, южного побережья Южной Африки, Фальклавдских островов, западного побережья Канады. Ровный климат с малой годовой амплитудой, большое количество осадков, выпадающих круглый год, богатые в силу этого пастбища — вот условия, характеризующие эти страны.

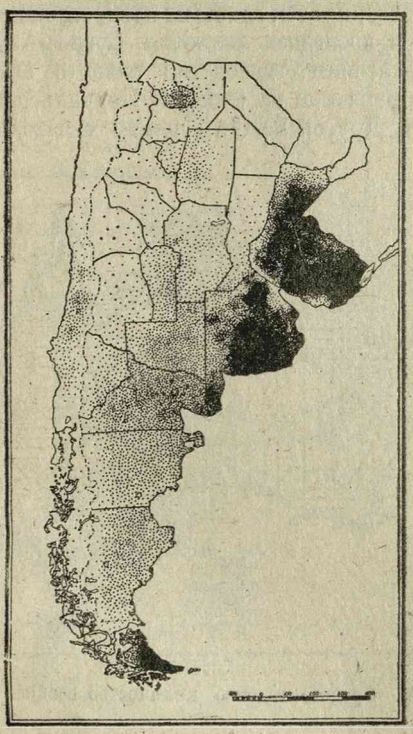


Рис. 96. Распространение овец в Уругвае, Чили и Аргентине.

В Аргентинском штате Буэнос-Айрес и в Уругвае, где обильные осадки благоприятствуют развитию богатых пастбищ, развивающееся земледелие имеет тенденцию вытеснить овцеводство В западных и южных областях, где осадков меньше, число овец, приходящихся на 1 кв. милю, меньше. Сравни рис. 97 — распределение осадков в году в Аргентине. (По Finch и Backer.)

В южной Африке на сухих пастбищах разводятся главным образом мериносы. Лишь на самых богатых пастбищах к югу от гор находится сравнительно небольшое количество овец английских пород, главным образом даунских пород. Овцы Фальклавдских островов, района Пунта-Арена и южных частей Чили — английские, главным образом, по-

Рис. 97. Среднее количество осадков в Южной Америке. (По Kendrew.)

роды шевиот, ромни-марш, некоторые длинношерстные и даунские породы. Английские длинношерстные овцы, которых начали было разводить в средней и центральной части западного района США, оказались мало приспособленными для местных климатических условий. Наоборот, в штате Оригон «на запад от Каскадных гор почти все овцеводство чисто мясного направления, и большинство овец имеет значительную примесь крови длинношерстных английских пород. Местные условия этому вполне благоприятствуют, благодаря изобилию осадков и хорошему произрастанию трав»; «центральная и юго-восточная часть штата имеют более засушливые пастбища, чтобы там можно было бы перейти на мясошерстные породы» (Konnor, 1924). Здесь разводятся исключительно мериносы.

[1] Имеют одинаковый климат.

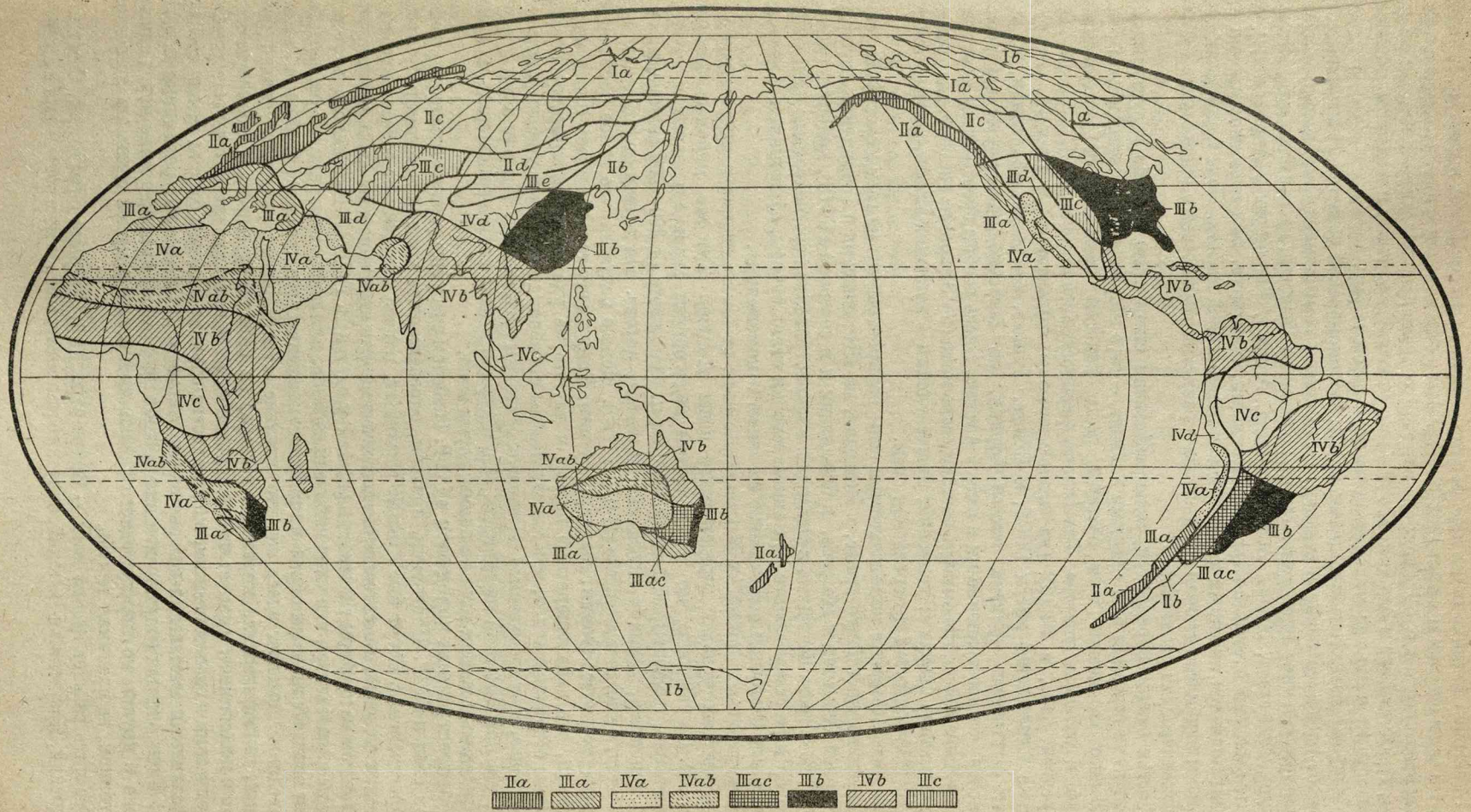


Рис. 98. Схема распространения климатов по Гриффит Тейлор. (Из Griffit Taylor.)

В Северной Америке овцы породы ромни-марш распространены в штатах, граничащих с Тихим океаном и в западной Канаде. Здесь они находят для себя климат с малой годовой амплитудой и бо́льшим количеством осадков, напоминающий климат их родины, графства Кент в Англии. И тут и там, благодаря мягкому и влажному климату, они могут круглый год находиться на подножном корму.

Мериносы являются выходцами из Средиземноморской области. И мы видим их массовое распространение в странах, являющихся гомоклимами Средиземья, включая Калифорнию и штат Викторию. Таковы: восточная Испания, южная Франция, Италия, Греция, Палестина, Малая Азия, Марокко, Алжир, Калифорния, Аргентина, часть Чили, западная Австралия, южная Австралия, Виктория. Как известно, именно эти страны являются главными поставщиками мериносовой шерсти. Но и в пределах этих стран мы видим значительные колебания в развитии мериносового овцеводства в связи с климатическими различиями.

Третья секция пород овец, приспособленная специально к особо засушливому и с большими годовыми амплитудами климату, — это жирнохво́стые и курдючные овцы, созданные несомненно при большой доли участия беспощадного естественного отбора в условиях «джута». Где область распространения этих овец? Прежде всего в Средней Азии, в Индии (на плато), далее в Афганистане и Персии, на юго-востоке Европейской части СССР, в Египте, Тунисе, в Аравии, Абиссинии, в некоторых пустынных пунктах южной Африки, на восточно-африканском побережье. Интересно распространение их в южной Африке. Здесь вообще преобладают мериносы, но в пустыне Карро, где емкость пастбищ очень мала (2—8 акров на голову), где условия существования близки к условиям, существующим в пустынях Ирана, разводятся туземная жирнохвостая и персидская овцы.

Наконец, северные короткохвостые овцы распространены по всему северу Европы: на Скандинавском полуострове, в Исландии, на Шотландских и Гебридских островах, в северной Германии и Польше, в Финляндии и в северной РСФСР, доходя до самого севера, до острова Кильдина в Исландии. Распространение короткохвостых овец далеко на север и на северо-восток, где зимою условия столь суровы, объясняется и делается возможным благодаря содержанию их зимою в помещениях.

Замечательный пример зависимости рас овец от экологических и прежде всего от климатических условий представляют овцы Англии. Тут все породы локальны (рис. 99). На равнинах, до 300 м высоты над уровнем моря, мы находим породы: ромни-марш, линкольн, лейчестер, котсвольд. На высоте от 300—600 м породы: оксфорд, шропшир, хэмпшир, суффольк, саусдаун, дорзет. На холмах от 900 м: шевиот, блэкфэсед, белш, шотландские (К р э г, 1920). Можно подумать, что такое распределение есть результат истории, традиции, рутины. Вряд ли это так. Мы имеем в литературе указания, что длинношерстные породы и даунов не удавалось «акклиматизировать» в районе обитания шевиот, так как эти породы погибали раньше, чем успевали дать новое отродье, приспособленное к условиям обитания расы шевиот. М а р ш а л л указывает, что при смешении шевиотских овец и даунов в одно стадо происходило их самораспределение: шевиот шли на холмы, дауны вниз.

Распространение пород овец в СССР. Разберем здесь еще распространение разных типов овец в СССР. Повторяем, причины, определяющие каждый конкретный случай распространения, могут быть весьма сложными, подчас далекими от естественно-исторических условий, но естественно-исторический фон явственно дает себя чувствовать.

Наглядные примеры мы имеем в работе Г у с е в а Н. Г. (1931). Хотя автор и говорит (вполне справедливо), что «при выборе признаков, для построения районов овцеводства имеют значение главным образом признаки экономического порядка», однако он, также справедливо, признает здесь же, что «влияние естественно-исторических условий (почвенных, климатических, характера рельефа) на экономику сельского хозяйства очевидно и несомненно», и далее: «границы районов, выделенных по признакам естественно-историческим и экономическим, в большинстве случаев довольно близки между собою». С различными естественно-историческими районами СССР связаны различные породы овец. Лишь в местах соприкосновения районов происходит проникновение пород одного района в другой, но породы одного района проникают в чужой лишь на известном расстоянии, не проникая вглубь.

Все пять районов *лесной зоны* — Северо-западный, Северный Уральский, Северный Сибирский, Иркутский и Вятский, будучи то малоовечными, то многоовечными и с устой-

чивым овцеводством, — являются местом распространения отродий *северной коротко-хвостой* овцы. Лишь в южных частях северо-западного района встречаются русские длинно-тощехвостые овцы. Насаждение английских овец проводилось в западном районе, но не имело успеха, за исключением западных и юго-западных районов Ленобласти, причем оказало лишь небольшое влияние на крестьянское хозяйство. Причины последнего, конечно, не в одних естественно-исторических условиях, но и в экономических; но естественно-исторические — в первую очередь климатические — несомненно играют роль в указанном распределении. Лесная зона хорошо характеризуется климатически, климатом созданы ее природные особенности. [1]

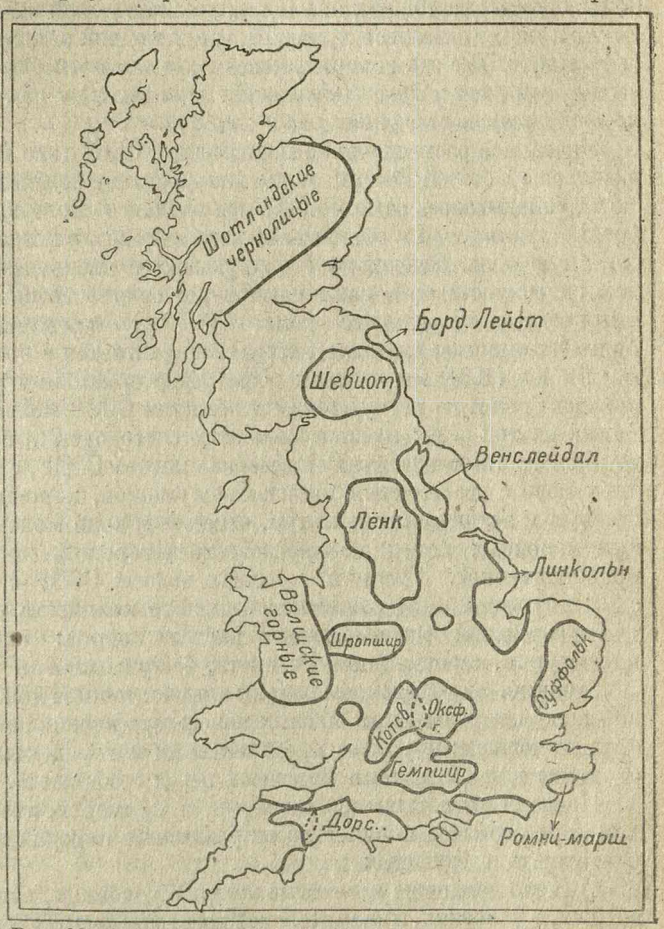


Рис. 99. Ареалы различных пород английских овец на родине. Породы имеют строго локальное распространение, процветая наилучшим образом внутри родного ареала.
1 — Шропшир, *2* — Велш, *3* — Оксфорд даун, *4* — Котсвольд, *5* — Дорсет, *6* — Хэмпшир, *7* — Ромни-Марш, *8*—Суффольк, *9* — Линкольн, *10* — Лонк, *11* — Шевиот, *12* — Борлер Лейчестер, *13* — Шотландские чернолицые. (По Coffey.)

Следующая зона — *лесостепная*, характеризующаяся своим климатом, осадками, температурными условиями и т. д., а также почвами, отличными от зоны лесной, имеет иные породы овец. Здесь в лесостепной Украине, в северной черноземной зоне, в лесостепной части Сибири и др. распространена и преобладает *простая длинно-тощехвостая овца*. С севера проникают сюда короткохвостые, с запада смушковомолочная «*чушка*», кое где *волошские* овцы, завезенные из Воронежской губернии. Попытки разводить тонкорунных овец, мериносов и английских не дали, по крайней мере в прошлом, положительных результатов.

В степной зоне, — и чем дальше к югу, тем больше, начинает преобладать жирнохвостая овца, а далее на юго-восток, с возрастанием континентальности и пустынности и *курдючные* отродья. На юге и в южной степной Сибири—также тонкорунные овцы. В более северных районах зоны, например в центральном черноземном, преобладает еще длинно-тощехвостая овца. Ряд районов характеризуется своими собственными породами; например, Крым имеет породу малич, Казахстан и Средняя Азия характеризуются преобладанием курдючных пород и каракуля. Горные районы Кавказа имеют свои породы.

О чем говорят все эти факты? Конечно, о том, что естественно-исторические факторы и прежде всего климат, определяющий кормовые возможности, пастбищные условия, играют огромную роль в распределении пород овец, что различные породы предъявляют различные требования к условиям среды. Подчас эти требования довольно парадоксальны на первый взгляд: порода требует к себе как будто худших условий, страдая от лучших. Но это может быть лишь кажущимся явлением, ибо понятия о пользе и вреде, о лучших

[1] Последние годы в Ленобласть завозились английские и степные цыгейские бараны как улучшители породы. Пока опыт удачен. Окончательно судить будем потом. Сам опыт исключительно интересен.

и худших условиях относительны. Мы слишком еще мало знаем «условия существования» животных, т. е. то, что в сумме факторов называемой среды обитания для них важно и что безразлично. Полынные пастбища для некоторых пород (курдючные) могут оказаться лучшими, нежели тучные, ибо полынь для них не только питательна, но вызывает дегельминтизацию. Каракульская овца живет в относительно дурных условиях в смысле пастбищ и водопоев, почему-то не проникая в близлежащие районы с гораздо лучшими условиями: например в Фергану, в ее предгорные районы. Кроме того, на более богатых пастбищах она может увеличить свой вес, число двоен и т. д., но качество смушка может оказаться хуже. То, что для одной овцы (расы) хорошо, для другой может быть плохо. Все это говорит, конечно, *за возможность и необходимость развития экологии овцы (как и других домашних животных) в целях целесообразного распределения по территории различных рас и отродий.*

Указанное распределение пород овец в СССР, это прежнее распределение, сложившееся еще в старой России, когда планирование не имело места, и районирование пород скота складывалось само по себе под влиянием столкновения различных моментов как хозяйственных, так и естественно-исторических, и когда последние играли весьма существенную роль. Благодаря этому указанное распределение может являться показателем зависимости овец различных пород от естественно-исторических условий. Однако и проводимое в настоящее время в СССР районирование, когда мы вмешиваемся в природный комплекс, улучшаем его, все же считается с последним. Так, в книге О в с я н н и к о в а (1934) мы читаем: «При территориальном районировании пород крупного рогатого скота по республикам и областям СССР исходили из примерного разделения Союза на три зоны: а) зона молочного скотоводства, б) мясо молочного скотоводства, в) мясного скотоводства. Вся северная полоса СССР, с преобладанием дерновоподзолистых почв с достаточным количеством осадков, хорошим ростом кормовых трав, пропашных и технических культур, отнесена к зоне молочного скотоводства для разведения молочных пород: остфризов, холмогорской, ярославской, красногорбатовской, краснонемецкой. Средняя и южная полосы СССР с меньшим количеством осадков с преимущественным развитием зернового хозяйства отнесены к мясо-молочной зоне для разведения мясо-молочных рабочих пород: симменталов, швицев, молочных шортгорнов, сероукраинского скота, бестужевского.

Степные, юго-восточные районы с недостаточным количеством осадков отнесены к мясной зоне для разведения мясных пород: герефордов, калмыкских, киргизских. Районы, примыкающие к крупным промышленным и городским центрам, независимо от зоны, отведены для разведения молочных пород остфризов».

Подводя итог вышеизложенному, а примеров, аналогичных приведенным, можно привести огромное количество на различных породах домашних животных, мы можем утверждать следующее:

1) Хотя домашние животные живут в условиях, отличных от таковых у диких животных, в условиях, в значительной мере создаваемых человеком, тем не менее они имеют свою «среду обитания» и свои «условия существования» и обладают рядом приспособительных признаков как структурных, так и физиологических, и в особенностях поведения, создавшихся главным образом в отдаленные времена, когда хозяйство велось более примитивно и животные в большей мере были предоставлены себе и действию естественного отбора, нередко действующего и теперь.

2) Существует оптимум различных условий для развития наследственных свойств; вне этих условий признак не развивается или развивается не в полной мере. Это обстоятельство делает возможной и необходимой экологию домашних животных. Мы должны изучать не только наследственные зачатки, но и те условия, которые способствуют (оптимальные) или подавляют развитие обусловленных наследственностью признаков, должны изучать «норму реакции» пород домашних животных, чтобы выбрать или создать для породы наилучшую среду, наиболее соответствующую ее условиям существования.

3) Лишь при этом условии и при изучении естественно-исторических условий районов мы сумеем правильно районировать, правильно распределять те или иные породы, с уверенностью в том, что избранный район не послужит могилою для интродуцируемых в него животных, и что признаки, ради которых раса нами намечается к разведению, разовьются у нее в надлежащей мере.

Лишь этим путем правильно подойдем мы к вопросам акклиматизации домашних

животных, сумеем с помощью интродукции чужеземных пород улучшить наше домашнее стадо.

Методы работ по экологии домашних животных. С экологией домашних животных нам приходится сталкиваться в тех случаях, когда мы районируем тот или иной вид животноводства, когда поднимается речь об улучшении стада путем интродукции пород иноземного происхождения, когда встает вопрос об установлении режима содержания, пастьбы, разведения и т. д. (Кашкаров, 1937).

Когда поднимается вопрос об интродукции, необходимо прежде всего четко и ясно определить ее задачи: что нам нужно, что мы хотим получить; хотим ли мы получить больше мяса, притом мяса лучшего качества, или нам нужна шерсть, или — в зависимости от района — молоко, жиры, кожа и т. д. Например, из Средней Азии нам может быть желательно получать не грубую шерсть, как это было раньше, а более тонкую и уравненную. С другой стороны, желательно получить возможно максимальную продукцию каракульских шкурок и т. д.

В таком случае, установив свою цель, мы должны выбрать соответственный объект для интродукции. Тонкорунных овец, например, очень много. Они отличаются не только качеством шерсти и количеством ее, но и целым рядом особенностей, которые могут быть названы экологическими. Овцы по-разному относятся к высоким температурам, по-разному переносят холод, требуют разного кормления, обладают различной плодовитостью, различной степенью подвижности, в разной степени противостоят заболеваниям. Все эти свойства могут быть объединены одним термином — выносливость. С другой стороны, различные породы обладают различной пластичностью, различной способностью распадаться, приспособляясь к новым условиям, на отродья. А обе эти способности весьма важны для успеха интродукции, и от них в значительной мере зависит успех последней.

Выбирая объект интродукции для разведения ли в чистоте, или для метизации, мы должны считаться не только с продуктивностью породы, но и с экологическим типом последней и с условиями новой среды.

При современном состоянии наших знаний по экологии было бы совершенно неправильно (хотя это еще делается) завозить в намеченные районы, не считаясь со специфичностью условий последних, желательных нам животных, в надежде, что эти животные сумеют приспособиться к новым условиям, хотя бы в течение ряда поколений, причем это приспособление будет аналогично автономной миграции у дико живущих, что какая-либо из возникающих мутаций будет подлежать отбору и даст местное отродье, приспособленное к данным условиям. Такой способ требует, во-первых. массового завоза животных, должен учитывать большой отход и, во-вторых,требует длительного времени. Наконец, он и сам по себе не надежен, ибо совсем нельзя поручиться, что желательная нам мутация непременно получится. Многие попытки интродукции культурных пород на юге России, по словам Браунера (1928), оказались неудачными по причине импорта слишком малого количества ввезенного скота.

Но как познать экологический тип породы? Путь для познания экологического типа животного может быть трояким.

Первый путь — это экологический анализ данных географического распространения видов и пород домашних животных, исходя из принципа соответствия между ходом видообразования и условиями среды. Вид (а также и порода) развивается под контролем среды, в соответствии с нею. Иначе он не мог бы образоваться и существовать. Поэтому ареал максимальной плотности данного вида должен соответствовать его экологическому облику, его экологическим особенностям, хотя, как указано было выше (второй принцип экологии домашних животных), он может и не соответствовать экологическому оптимуму вида или породы, и могут быть места на земном шаре, более соответствующие последнему.

Но все же сколько-нибудь резких противоречий между видом и средой там, где вид возник, или там, где он имеет наибольшую плотность популяции, быть не может. Поэтому, анализируя ареал вида и его границу с точки зрения характеризующих их факторов среды, мы можем, применяя при этом сравнительный эколого-географический метод, уяснить себе до известной степени, какие именно факторы являются здесь ограничивающими, какие являются условиями существования для данного вида. Это, конечно, будет первое приближение, наведение, но и оно иногда подведет нас к кардинальному вопросу о роли отдельных факторов. Достаточно, например, проанализировать ареалы

распространения домашнего верблюда, буйвола, яка, чтобы составить себе приближающиеся к истине представления о роли того или иного фактора в жизни данного вида.

Анализ условий, конечно, должен быть проведен самым тщательным образом, с учетом всех мыслимых здесь факторов. Фактор, корреляция которого с распространением и процветанием вида будет наиболее значительной, имеет более всего шансов оказаться ведущим, ограничивающим фактором. Здесь вполне уместна математическая обработка данных. Но не следует забывать при этой работе, что каждый ареал слагался исторически и является выражением различного рода моментов и развития вида или породы, а не только экологического соответствия последних со средой. Это — во-первых, а, во-вторых, не следует увлекаться слепо корреляциями: необходимо проверять их экологическую сущность.

Способы изображения ареала и плотности вида могут быть различны, но во всяком случае на карте должно быть дано комбинированное изображение того и другого: и ареала породы, и плотности ее популяции, и изменений качественной характеристики (например молочности).

Имея перед собой такие ареалы, мы можем поставить вопросы: а) какие особенности являются общими для тех районов, в которых распространен и процветает данный вид животного или раса, или то или иное качество: молочность, мясность, рабочие качества или комбинация их; б) какими свойствами отличаются домашние животные областей, в которых тот или иной фактор находится в данном объеме. Получив ответы на эти вопросы, мы ставим перед собой ряд вытекающих из них вопросов: в) каковы границы внешних факторов, в пределах которых данное явление встречается развитым в той или иной степени, и так или иначе часто; г) при наличии каких внешних факторов определенное явление выражено наиболее сильно и встречается наиболее часто. Далее путем сопоставления и сравнения мы можем установить бросающиеся в глаза соответствия или различия, в основе которых должна лежать некая закономерность, каковую мы и можем попытаться выяснить. Установив, например, что все расы курдючной и жирнохвостой овцы привязаны к пустыне и степным районам, тощехвостые к лесостепной и лесной полосе, мы можем попытаться найти основания для этого явления в распространении того или иного фактора или факторов.

Дать рецепты для конкретного применения указанных методов нельзя. Здесь огромное поле для остроумия и находчивости исследователя.

Распространение и плотность популяции являются одним из видов реакции организма животного на условия среды. Но существует еще целый ряд других реакций, носящих чисто экологический характер, например, количество отделяемого молока, рост животного, рост шерсти, потребность в воде и т. д. Эти реакции меняются во времени у одной и той же породы в зависимости от изменений среды, окружающей животное, меняются в пространстве, вследствие изменения условий существования. Потенциал каждого признака изменяется в зависимости от сопротивления среды в пространстве и времени.

Отсюда вытекает другой метод работы в области экологии домашних животных: наблюдения за указанными колебаниями реакций у данной породы в сравнении с другими породами и колебаниями среды. Наблюдения эти могут итти в различных направлениях, касаться различных сторон деятельности организма. В качестве примеров можно привести программу наблюдений над влиянием климата на овец.

Наблюдению подлежат:

а) зависимость между климатом и погодой и временем наступления течки, охоты и окота,

б) зависимость между погодой и протеканием беременности (также зависимость последней от ряда других факторов экологического порядка),

в) зависимость появления выкидышей от погоды,

г) отношение породы или отродья к дождю, ветрам, холодным и теплым почвам,

д) подвижность и способность овец разных пород к переходам в различных климатических условиях,

е) влияние климата на овец через пастбища; отношение овец к кормам в различное время года; поедаемость различных трав различными породами овец в различное время года и в различном возрасте,

ж) способность к перенесению зимы в зависимости от нагула курдюка,

з) степень процветания породы в различные годы (плохие и хорошие годы для овцеводства),

и) заболевания овец, обусловленность их климатом и другими экологическими условиями,

к) водопои и роль их в различные сезоны для разных пород овец в различных климатических районах,

л) зависимость между климатом, кормами и потребностью в соли у овец,

м) зависимость между климатом, погодой и лактацией у овец разных пород; количество молока и содержание в нем жира и твердого остатка,

н) зависимость между климатом, состоянием пастбищ и плодовитостью овец,

о) влияние погоды на шерсть, на настриг шерсти в различные годы у одной породы и в разных климатических районах в один год,

п) связь климата, погоды и роста ягнят и т. д.

Все перечисленные вопросы должно изучать на разных животных и на различных породах одного вида. Такое изучение, подтверждая или опровергая данные о зависимостях, полученные путем экологического анализа фактов географического распространения, дает нам в руки веские основания для выбора пород и их размещения, т. е. для породного районирования.

Однако одними наблюдениями удовлетворяться нельзя. Необходимо не только установить наличие связей между процессами во внешнем мире, изменением среды и процессами в животном организме, в его поведении, но и выяснить сущность этих связей, чтобы иметь уверенность в том, что здесь существует действительно причинная связь, а не простое сопутствование.

Для этого необходимы эксперимент и применение физиологической методики. Исследования этого рода должны проводиться лицами, тренированными в применении физиологической методики под руководством эколога, ибо задача их — дать опору для разрешения экологических вопросов, имеющих значение для практического животноводства.

Программа такого рода исследований в применении к овце может быть примерно следующей.

а) Экспериментальное и физиологическое изучение в поле влияния температуры, влажности и давления воздуха на процесс дыхания по методу Гольдана-Шейдина. Дыхание изучается в различных условиях (время суток, погода, кормление, водопой). Исследуется объем пропускаемого через дыхательные пути воздуха, его состав, глубина и частота дыхания, определяется дыхательный коэфициент, утилизация кислорода, потеря тепла за счет дыхания. В этом отношении различные породы различаются очень резко, и этот метод дает возможность определить, как приспособляется животное к данным температурным условиям и влажности, нарушается ли у него обмен, пригодна ли порода к данному климату.

б) Изучение газов и резервной щелочности крови по методу Ван-Слайка при разных температурах и при одной и той же температуре у разных пород.

в) Изучение изменения крови: количества гемоглобина, дыхательной поверхности крови по сухому остатку, картины крови (количество эритроцитов и лейкоцитарная формула), оседания эритроцитов и т. д. при изменении внешних условий. Это исследование также производится у животных одной и той же породы при разных условиях и у различных пород при одних и тех же условиях.

г) Изучение изменения обмена веществ при изменении внешних условий (при изменении температуры, при работе). Показателями могут служить: молочная кислота в крови, содержание сахара, содержание азота в моче и т. д. Точно так же исследование производится сравнительным методом.

д) Изучение изменений в отделении молока при изменении условий в эксперименте и физиологическая подкладка этих изменений при изменении условий в поле.

е) Изучение изменения плодовитости при изменении внешних условий, например, температуры, кормления и т. п. в условиях эксперимента. Гистологический анализ процессов спермогенеза и овогенеза при разных условиях.

ж) Изучение роста молодняка при разных условиях.

Все эти исследования дадут объективные показатели и подтвердят и углубят результаты, полученные методом сопоставления изменений факторов среды и внешних реакций и поведения.

Перечисленные физиологические наблюдения, проведенные сравнительным методом на разных породах в различных условиях и их комбинациях для разных возрастов, дадут возможность установить зоны комфорта или нормативы для содержания тех или иных пород, для выращивания молодняка с наибольшей эффективностью.

Наконец, четвертый путь познания домашних животных — это изучение той искусственной среды, в которой домашние животные живут, среды, созданной человеком: овчарен, кошар, конюшен, курятников и т. д. Это изучение необходимо для того, чтобы привести их экоклимат в соответствие с экологическими требованиями данного вида животных. В то же время реакции тех или иных видов пород и отродий домашних животных на содержание в помещениях могут дать многое для понимания экологического лица данного домашнего животного.

Стремясь найти наилучшие условия температуры и влажности для поросят, Алексеева (1939) получила не только в лабораторных условиях, но и в совхозе рекорд-

ные результаты по увеличению абсолютного привеса, увеличению живого веса поросят, величине выхода поросят, отсутствию заболеваемости.

Наконец, для решения вопроса по экологии домашних животных необходимо изучение среды, природного комплекса интересующих нас районов. Но изучение это не должно быть схематичным, обезличенным. Оно должно вестись под определенным углом зрения, имея в каждом конкретном случае условия существования данного вида, породы. Странно и совершенно бесполезно было бы, изучая природу, например Ленобласти, в целях изыскания мер для развития животноводства, не иметь в виду того, что здесь может итти речь о культурном овцеводстве и, главным образом, о крупном рогатом скоте, но не о верблюде, не о яке и т. д. Имея в виду, например, овцу, мы должны интересоваться, зная требования этого животного, температурой и осадками, ветрами, продолжительностью зимы, глубиной снегового покрова, далее — пастбищами, имея в виду растительность, поедаемую и непоедаемую данным видом, и другие свойства пастбищ, имеющие для него значение. Мы должны смотреть на пастбища не столько глазами ботаника, сколько, если можно так выразиться, с точки зрения вкусов и способности к перевариванию у животных, которые нас интересуют. В таком случае совсем непригодными могут оказаться разработанные ботаниками многие методы изучения пастбищ, проведенные без учета потребностей данного вида домашнего животного.

Нас должны интересовать: а) продолжительность вегетации, или сезонность кормового угодия, б) динамика растительности с точки зрения изменения ее кормовых качеств во времени, в) общие суммарные кормовые свойства растительности и отдельных наиболее важных кормовых трав и кустарников с точки зрения вкусов и потребностей данного животного, г) кормовая емкость единицы площади отдельных кормовых угодий, пастбищ и сенокосов, учитывая при этом роль таких животных, как насекомые, грызуны, дикие копытные животные, д) поедаемость разных трав данным видом домашних животных, е) кормовые качества отдельных растений и динамика их изменений, исследуемая физиологически.

Такого рода исследования пастбищ стали проводиться у нас лишь после революции.

Мероприятия по внедрению породы. Зная экологические требования, условия существования данного вида или породы и особенности данной среды, мы можем, при наличии некоторых противоречий между ними, смягчить эти противоречия или даже уничтожить путем культурно-хозяйственных мероприятий, путем мелиорации среды, и тем самым сделать акклиматизацию данного вида или породы возможной.

При этом, конечно, мероприятия в отношении домашних животных будут иметь свои особенности в сравнении с мероприятиями при акклиматизации диких животных в естественной обстановке, хотя и в последнем случае может иметь место подкорм, увеличение кормности угодий, создание убежищ для животных и т. д. При акклиматизации домашних животных слишком суровую зиму мы можем исправить постройкой овчарен, конюшен, скотных дворов и т. д., причем в последних необходимо создавать такие условия, которые бы соответствовали требованиям данного животного и находились бы в соответствии с климатом района. Недостаток осадков и вызываемый ими недостаток кормов мы можем компенсировать культурой кормовых растений при искусственном орошении, или завозом концентратов из соседних районов. Слишком высокие температуры летом можем ослабить отгоном стада на эти месяцы в горы, где прохладнее, постройкой на пастбищах навесов, или посадкой деревьев для получения тени и т. д.

При выборе породы для разведения в чистом виде, или даже метизации в целях улучшения местной породы, мы должны считаться с возможностью или невозможностью (или нерентабельностью) мелиорации среды. Дарвазская овца — очень мелкая, «болонка среди овец», и потому малошерстная, создана особыми условиями среды обитания. Конечно, очень просто метизировать ее с какой-либо ценной культурной крупной породой и получить более крупную породу. Но тогда возникает вопрос: а как сможет метис существовать в тех условиях, в которых существует дарвазская овца, и можно ли в условия горного Таджикистана провести мелиорацию пастбищ в целях их обогащения, запасания кормов и т. д., что необходимо для существования более крупной породы? Или для метизации надо взять породу культурную и ценную, но не крупную, например шевиот?

Во всяком случае, в мелиорации среды мы имеем мощное средство достичь успеха там, где он невозможен путем простой интродукции или даже путем гибридизации.

Более быстро нужные нам результаты может дать скрещивание, когда мы желательный нам генотипический признак придаем уже существующей в данном районе местной расе, приспособленной к имеющимся здесь условиям. К качествам расы, приспособленной к условиям района, мы прибавляем качества расы, обладающей нужными нам качествами, но к данным условиям неприспособленной. При расщеплении во втором поколении мы при помощи отбора выделим те комбинации, которые нам нужны: приспособленность к среде и желательные внешние признаки. Например, при покрытии жирнохвостых степных или курдючных овец тонкорунными линкольнами мы получаем великолепное отродье: жирнохвостое или курдючное, но с руном уравненным и тонким (рис. 100). Это, быть может, наиболее перспективный вид акклиматизации. При помощи этого метода можно перенести нужное нам животное из одной среды в другую, как, например, скрещиванием со степной овцой были перенесены в степи Аскании-Нова горные животные — муфлоны (*Ovis musimon*), или скрещиванием с зубром — бизоны. Так получились в Узбекистане карабаиры скрещиванием казахской и туркменской лошади, прямо перенести которую в Узбекистан трудно, ибо условия здесь иные. Тем же путем, скрещиванием английской скаковой с казахской лошадью, переносятся в Казахстан прекрасные свойства первой породы, в чистом виде непригодной для жизни в условиях казахстанских степей. Этим же путем Иванов перенес в засушливые районы Украины ценные свойства английской белой свиньи, выведя «на основе местной примитивной и малопродуктивной аборигенной свиньи, с помощью гибридизации с крупной английской белой, улучшенную метисную породу», в которой выносливость местной породы сочетается со скороспелостью, хорошей оплатой корма и высокими качествами сала и мяса.

Рис. 100. Гибрид жирнохвостой овцы с линкольном, полученный в Асканиа-Нова проф. Ивановым (с фото автора.)

Этим путем продвинуты нужные нам качества мериносовых пород, прежде всего их тонкорунность, в Киргизию, в Казахстан, свойства английских мясошерстных овец в Ленобласть, молочность и мясность голландского скота в такую, казалось бы, неподходящую для них страну, как Узбекистан, и т. д. Животноводческая практика Советского Союза дает массу примеров успешности метизации.

Но и при метизации необходимо учитывать экологические условия районов и экологический облик улучшающей породы, аналогично тому, как поступает акад. Лысенко при подборе пар при гибридизации пшениц. Кроме того нужно тщательно смотреть за гибридами, за их отношением к среде обитания, ибо не всегда и не обязательно выносливость местной породы передается потомству целиком.

Ботаниками растениеводами все вышеуказанное тщательно учитывается. В животноводстве же учитывается слишком мало.

При интродукции домашних пород необходимо учитывать различного рода паразитов. Экологию последних нужно тщательно изучать, чтобы на основе знания предпринимать профилактические или истребительные меры.

Нередко район, сам по себе подходящий для интродукции, может оказаться непригодным, благодаря наличию паразитов. Так, например, пироплазмоз в Узбекистане делает пока более чем затруднительной акклиматизацию культурных пород рогатого скота; тот же пироплазмоз затрудняет акклиматизацию в Грузии гемпширов (Джандиери, 1931), очень чувствительных к пироплазмозу. Ясно, что если эта чувствительность передается по наследству, то улучшать гемпширами местную породу можно только там, где пироплазмоз не развит.

Особое внимание, как выше было сказано, должно быть обращено при завозе иноземных домашних животных на пастбища. Последние представляют собой не просто растительную массу, которую можно оценивать, беря пробные площадки, взвешивая

с них укосы и перечисляя результаты взвешивания на всю площадь, определяя таким образом «кормовую емкость». Одно и то же пастбище будет представлять различную *кормовую* емкость для различных животных, в зависимости от того, что ест данное животное, притом в какое время года, как ест, как усваивает и т. д. Поэтому вопрос о пастбищах надо решать для каждого вида животных особо, в зависимости от их экологии.

Песчаная пустыня Моюн-Кумы или другая, расположенная севернее, — Сары-Ишик-Отрау по своим кормовым запасам летом, осенью и зимою и по эдафическим условиям вполне пригодны для акклиматизации там каракульской овцы. Однако эти пустыни, принадлежащие к типу северных пустынь, не имеют достаточного запаса эфемеров весною, благодаря равномерному выпадению осадков в течение круглого года, а не весною, как это наблюдается в пустынях южного средиземноморского типа. Поэтому весна для каракульской овцы явилась бы там критическим моментом.

ГЛАВА ШЕСТАЯ

УЧЕНИЕ О БИОЦЕНОЗЕ

ПОНЯТИЕ БИОЦЕНОЗА, ЕГО СОДЕРЖАНИЕ И ЗНАЧЕНИЕ

Понятие «*биоценоз*» есть одно из важнейших понятий в экологии. Оно важно не только в теоретическом отношении, ибо им определяется наше понимание картины сложения мира организмов и картины взаимоотношений между последними; важно оно и в практике, ибо при всяком нашем вмешательстве в природный комплекс, хотя бы нас интересовал отдельный вид в этом комплексе, мы сталкиваемся всегда с биоценозами, и нередко наше невнимание к последним бывает чревато нежелательными последствиями. Дальше мы увидим достаточно примеров этого. В то же время, несмотря на огромную теоретическую важность понятия «биоценоз», несмотря на практическую значимость понимания биоценозов, в науке еще слишком мало разработано это понятие, слишком мало вскрыто его реальное, конкретное содержание.

В главах о факторах и об адаптациях мы видели, что существование организмов находится под контролем определенных факторов. Для всякого вида растений или животных существует оптимум каждого фактора, при котором при прочих равных условиях данный вид лучше всего процветает и потому является наиболее многочисленным. Факторы, более всего уклоняющиеся от оптимума, оказываются наиболее важными в определении числа особей и границ распространения вида, являются ограничивающими факторами. Чем более уклоняется какой-либо фактор от оптимума, тем сильнее бывает его тормозящее влияние на организм, тем больше сопротивление среды биотическому потенциалу вида.

С другой стороны, каждый биотоп характеризуется комплексом определенных факторов. Каждый фактор имеет особое значение для различных видов. Будучи оптимальным для одних видов, тот же фактор данного биотопа является ограничивающим для других, даже для видов, обладающих высоким биотическим потенциалом. Например, содержание водородных ионов в воде имеет различное значение для разных видов рыб. Кроме того, как мы видели выше, огромное значение имеет комбинация, сочетание факторов. Поэтому далеко не все виды, попадая в определенный биотоп, найдут в нем одинаково благоприятные условия. Одни найдут в нем условия оптимальные или близкие к оптимуму, у других со средою биотопа возникнут противоречия, в результате которых может произойти гибель, отсев этих видов. Этот отсев прекрасно иллюстрируется приведенными выше примерами личинок эфемерид, ручейников. Отсев может происходить или по признакам морфологическим (*Ephemeridae*), или по признакам физиологическим (рыбы и pH), или по признакам поведения (рыбы Черного моря и откладывание икры у поверхности, отсутствие миграций в глубину и т. д).

Значение отсева физическими факторами в создании биоценоза очень наглядно иллюстрируется нижеприведенной схемой (рис. 101, схема приводится из Сукачева, 1934, 1939) по Высоцкому и Морозову. Из схемы видно, что основные растительно-животные группировки — тундра, криволесье, тайга, смешанный хвойно-лиственный лес, дубравы, лесостепь, степь и пустыня — связаны с закономерно изменяющимися факторами: температурой, осадками, испаряемостью, положением грунтовых вод, почвами. Экологическим анализом можно показать, почему та или иная группировка связана с тем или иным комплексом факторов.

Таким образом, среда, представляемая биотопом, будучи благоприятной для одних видов, которые здесь множатся и процветают, оказывает большее или меньшее сопро-

тивление для других, а так как виды обладают еще и различным биотическим потенциалом, то это неодинаковое сопротивление среды, при наличии конкуренции, приводит к тому, что каждый биотоп бывает занят определенным комплексом видов.

Этот комплекс видов, связанный с определенным комплеском факторов, характеризующим данный биотоп, комплекс видов, определяемый в конечном итоге конституцией самих видов и ограничивающими факторами, действующими в данном биотопе, притом не только теми, что действуют в настоящий момент, но и теми, что действовали на протяжении истории тех видов, которые входят в комплекс, составляет биоценоз данного биотопа. Под ограничивающими факторами разумеются здесь, конечно, не только физические факторы, но и другие организмы как растительные, так и животные, входящие в биоценоз и населяющие данный биотоп. Между членами биоценоза, занимающего какой-либо биотоп, естественно должны устанавливаться известные взаимоотношения, положительные или отрицательные, и эти взаимоотношения могут

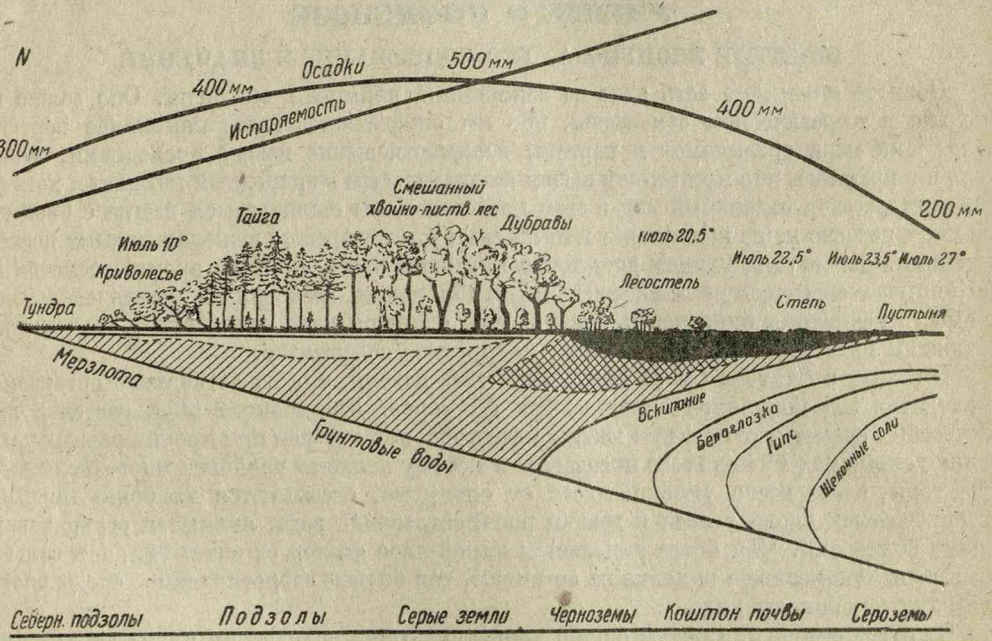


Рис. 101. Схематический профиль через растительный покров и почвы с севера на юг в Европейской части СССР.

Ясна связь растительных формаций с изменениями летней температуры, осадков, испарением и почвами. (По Высоцкому и Морозову из Сукачева; несколько изменено.)

представлять для развития вида то или иное сопротивление так же, как физические факторы определяют численность вида и пределы его распространения.

Имея в виду указанные взаимоотношения видов, и был предложен термин «*биоценоз*» (Biocenosis).

Термин этот был предложен в 1877 г. немецким натуралистом Мёбиусом (Möbius, 1877). Описывая устричные банки Немецкого моря, Мёбиус «не только собирал живущие там друг возле друга виды, но принимал во внимание также характер грунта, на котором они жили, и установил, какие температуры и какую соленость имеет окружающая их вода в течение разных времен года». Он установил, что устрицы могут жить лишь при определенных условиях, и что с ними вместе живет целый комплекс видов рыб, молюсков, ракообразных, асцидий, червей, мшанок, иглокожих, кишечнополостных, губок, простейших. На основе этого изучения Мёбиус пришел к убеждению в существовании группировок (Lebensgemeinschaften), о которых говорит следующее: «Таким образом каждая устричная банка является сообществом живых существ, собранием видов и скоплением особей, которые находят здесь все необходимое для их роста и существования, т. е. соответственный грунт, достаточно пищи, надлежащую соленость и благоприятную для их развития температуру. Всякий живущий здесь вид представлен наибольшим количеством особей, которое может развиться до взрослого состояния в окружающих его условиях, так как у всех видов число особей, достигающих

зрелости в каждом периоде размножения, значительно меньше числа зародышей, появившихся на свет за это время. Общее число зрелых особей всех видов, живущих вместе в какой-либо области, является итогом выживания зародышей, появлявшихся на свет во все прошлые периоды. Наука, однако, не имеет слова, которым такое сообщество живых существ могло бы быть обозначено; нет слова для обозначения сообщества, в котором сумма видов и особей, постоянно ограничиваемая и подвергающаяся отбору под влиянием внешних условий жизни благодаря размножению, непрерывно владеет некоторой определенной территорией. Я предлагаю слово «Biocenosis» для такого сообщества. [1] Всякое изменение в каком-либо из факторов биоценоза вызывает изменения в других факторах последнего. Если бы в некоторый момент внешние условия жизни на продолжительное время уклонились бы от их обычной средней, то весь биоценоз, или сообщество, изменился бы. Он изменился бы и в том случае, если бы число особей отдельных видов увеличилось или уменьшилось благодаря вмешательству человека, или если бы один вид нацело исчез, или новый вид вошел бы сообщество».

В этом определении дано все основное, что составляет содержание понятия биоценоз.

Биоценоз определен как комплекс организмов, занимающий определенный участок арены жизни (в данном случае устричная банка). Отмечено соответствие составляющих биоценоз организмов с внешними условиями среды («находят здесь все необходимое для роста и существования»). Указывается связь составляющих биоценоз организмов друг с другом («он изменился бы... если бы один вид нацело исчез, или новый вид вошел в сообщество»). М ё б и у с подчеркивает *историчность биоценоза* («общее число особей всех видов, живших вместе в какой-либо области, является числом выживших зародышей, явившихся на свет во все прошлые периоды» и т. д.). Указывается и *значение естественного отбора* в выработке биоценозов («...сумма видов и особей, постоянно ограничиваемая и подвергающаяся отбору под влиянием внешних условий жизни»). В другой работе М ё б и у с (1904) приводит в качестве примера изменения биоценоза при изменении внешних условий — изменение ценозов Европы в геологическое время. Об устричных биоценозах он пишет в этой же работе: «Если благодаря хорошей погоде необычно увеличивается количество пищи и производство зародышей чрезмерно возрастает, то молоди возникает больше, чем обычно. Но так как для всех нехватает ни пространства, ни пищи, то количество особей всех видов естественного сообщества скоро опять падает до прежнего размера». Здесь имеется указание на ту черту устойчивости биоценозов при наличии в них изменений, которая была названа последующими авторами *подвижным равновесием* в биоценозе.

Очень ценным является то, что М ё б и у с делает практические выводы из понимания биоценоза. «Если желательно увеличить число животных и растений против того, что имеется в естественных сообществах, то следует защитить яйца и молодь от врагов, дать им необходимую пищу и достаточное пространство. Это имеет место при искусственном разведении устриц и в рыбоводстве, в лесном, полевом и садовом хозяйстве. В них мы имеем дело с искусственными жизненными сообществами, в которых важным фактором является работа человеческой мысли и работа рук. Последние должны быть деятельными непрерывно, если желательно длительное время получать от естественных сообществ средний доход и если желательно воспрепятствовать тому, чтобы природа везде и в скором времени восстановила свои собственные сообщества».

Работа Мёбиуса об устричных банках вышла в 1877 г., и влияние на нее Д а р в и н а несомненно.

Таким образом, если следовать М ё б и у с у, под биоценозом разумеется комплекс организмов, сложившийся в процессе заселения определенного участка жизненной арены, характеризуемого особым комплексом факторов, с которыми составляющие биоценоз организмы находятся в соответствии, как и друг с другом, причем то и другое соответствие сложилось путем естественного отбора, отсева со стороны среды, и путем межвидовой и внутривидовой конкуренции. В результате составляющие биоценоз виды экологически неравноценны. Члены биоценоза, находясь в прямой или косвенной зависимости друг от друга, образуют систему взаимоотношений, в которой изменения, касающиеся числа или благополучия одних членов, вызывают соответственные изменения в жизни других членов. Благодаря этому саморегулированию система эта колеблется

[1] От греческих слов: βίος — жизнь и Κοινοσιν — знать, быть знакомым.

около некоторого среднего положения. (Дальше мы увидим, что кроме того биоценоз обнаруживает и поступательное движение. *Д. К.*). Биоценоз создается главным образом путем отсеивающего действия условий, т. е. путем естественного отбора, или же, если понимать выражение «борьба за существование» в широком смысле, путем борьбы за существование. Отсюда вытекает, что ключ к овладению ценозами заключается в понимании не только связей между его членами, но прежде всего в понимании отношения ведущих организмов биоценоза к физическим условиям среды.

К сожалению, нужно отметить, что слово биоценоз постоянно применяется к самым различным группировкам организмов, без малейшей попытки понять связи между последними, понять внутренние взаимоотношения в биоценозе и даже отношения к внешним факторам. Гидробиологи, например, всякое обособленное скопление тех или иных организмов нередко объявляют биоценозом, не пытаясь разобраться в тех связях, которые существуют между организмами указываемых ими ценозов. Получается чисто формальное, без вникания в их сущность, а потому в значительной мере и бесплодное описание явлений.

Основной признак биоценоза, в отличие от различных случайных группировок и так называемых аггрегаций (A l l e e, 1931), это тесная зависимость членов его от внешних условий и связь организмов между собою. Связь, конечно, биологическая, а не топографическая. Саранча в камыше еще не образует биоценоза, это — аггрегация. Не биоценозом будет и стаяграчей, кормящаяся или ночующая, или на перелете. Скопление мокриц в некоторых местах Средней Азии также не биоценоз. Баланусы, покрывающие на огромном протяжении скалы, тоже еще не могут быть признаны за биоценоз, пока не доказана их связь между собою и с другими организмами, здесь живущими.

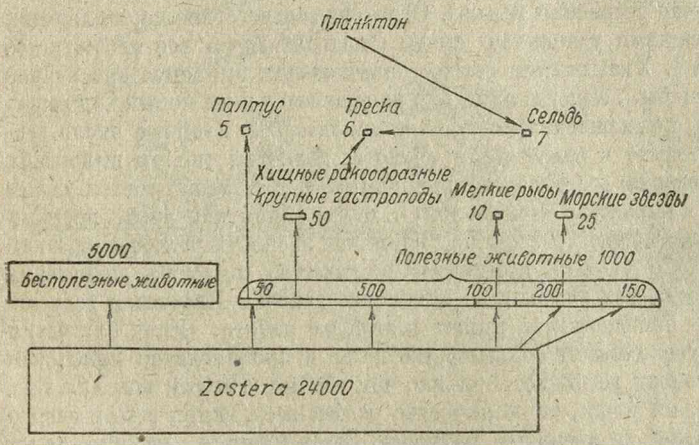


Рис. 102. Некоторые из наиболее важных цепей питания в биоценозах Каттегата. (По M a r t i n из L o t k a.)

У американских авторов вместо слова биоценоз употребляется слово «сообщество» (community).

Состав биоценоза из растений и животных. Кто входит в биоценоз или сообщество? В него входят все организмы, обитающие в данном биотопе: растения и животные. Невозможно говорить о «фитоценозах» или о «зооценозах», ибо ни в одном местообитании не может быть динамической системы, которая состояла бы только из растений или только из животных (T a y l o r, 1925, 1927, S h e l f o r d, 1931). Тем более нельзя говорить о биоценозах, состоящих из насекомых (энтомоценозах), или биоценозах из птиц (орнитоценозах). Такая терминология свидетельствует о полном непонимании сущности биоценоза как естественного комплекса, состоящего из самых разнородных организмов, находящихся между собою в ценотической связи. Животные не могут существовать изолированно от растений. Они не могут быть источником энергии. Они лишь трансформаторы энергии, в известном смысле химические машины для превращения вещества и энергии из одного вида в другой. Зеленые же растения создают органическое вещество, трансформируя простую неорганическую материю в более сложные соединения. Далее мы увидим, что в основании всех «цепей» и «циклов» питания, из которых слагается каждый биоценоз, находятся растения. «Животное сообщество» (зооценоз) как и «растительное сообщество» (фитоценоз) — экологические абсурды. Животное не может существовать без растений. Растения служат им пищей, убежищем, средой, где для многих протекает весь жизненный цикл.

Что останется от биоценозов Каттегата (L o t k a, 1925), если мы выбросим из них заросли *Zostera* (рис. 102), основной фундамент существования всех организмов, кроме

тех, что питаются планктоном? Мыслимо ли было бы говорить о зооценозах прерии, куда входят прямокрылые, луговые собачки, бизоны и т. д., обходя растительность, которой они питаются? Можно ли говорить о зооценозах батибентоса, забыв, что источником его существования являются прежде всего растения, населяющие поверхностные слои воды? Также, конечно, нельзя говорить об «орнитоценозе» или даже «зооценозе» побережья Перу, забыв, что базой для существования такового является растительный планктон, приносимый Гумбольдтовым течением с юга. Неправильно говорить и о паразитах, живущих в каком-либо организме, как о паразитоценозе, как это делает Павловский (1937). Паразит входит в тот же биоценоз, в который входит его хозяин (Кашкаров, 1939). Животные в основном являются только потребителями, консументами, тогда как продуцентами являются растения. Зависимость растений от животных в биоценозе также гораздо больше, чем обычно думают. Этот вопрос разобран в разделе о типах биотических связей. Здесь мы рассмотрим вопрос о возможности существования растений без животных с общей точки зрения данных о круговороте веществ в природе.

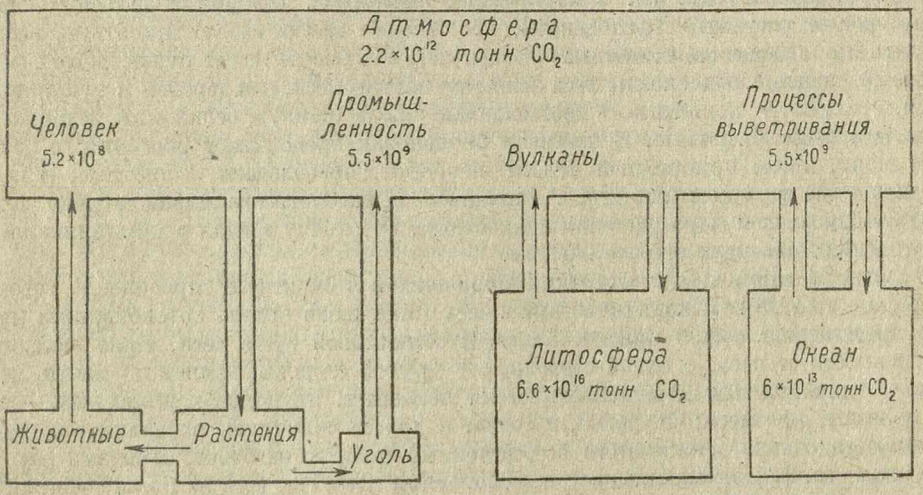


Рис. 103. Общий круговорот CO_2 в природе; цифры со словами «тонн» указывают наличное количество CO_2; цифры без этого слова — годовое количество. (Из Зернова, по Lotka.)

Животные и круговорот веществ, необходимых растениям. Имея в конечном итоге источником своего существования растения, животные сами оказывают на растительный мир огромное влияние, являясь иногда причиной глубоких изменений в растительном покрове. Связь между растениями и животными не односторонняя. Достаточно взглянуть для этого на круговорот веществ в природе. Если в круговороте углекислоты животные принимают малое участие (рис. 103), так как главным поставщиком необходимой для растений углекислоты является вулканизм (один вулкан Котопахи дает 2 000 000 тонн CO_2 в год; по мнению Аррениуса, «прекращение вулканизма означает конец жизни на земле», по мнению Шухарта, «обилие жизни находится в корреляции с количеством CO_2 в атмосфере»), то иначе обстоит дело с азотом. Хотя в атмосфере его очень много (над квадратным футом земной поверхности находится 559,5 кг азота и 0,9 кг углерода в виде CO_2), но азот усвояем растениями только в определенных химических комбинациях, а их не так много. Этот «блуждающий» азот (обращающийся в органическом цикле) составляет, по T. H. Norton, 0,000002 всего азота атмосферы. Азот является одним из главных органических факторов, определяющих экспансию живой материи на земле. Улавливают азот из воздуха: бактерии в почве и в клубеньках некоторых мотыльковых растений, возможно, еще и некоторые другие. Но большинство растений получает азот из солей аммония, нитритов и нитратов. Большое участие в их накоплении принимают животные, их экскременты, трупы. Если не весь, то значительная часть азота животных возвращается в органический цикл. Какое количество азота возвращается земле, об этом можно судить по отложениям гуано на перуанском побережье; из гуано образуются слои селитры, селитра в почве усваивается растением.

То же самое следует сказать и о фосфоре. Растения получают его из почвы, а почва обогащается им через животных и человека. Фосфора в почве немало. В черноземе на глубине 30 см его содержится 0,1%; глубже (до 1 метра) — 0,025%; на 1 га в метровом слое приходится 6 т фосфора. Но не весь фосфор усваивается растениями, а лишь фосфорно-натриевая, фосфорно-калиевая, одно- и двухкальциевая соли. Значительная часть в виде солей Fe, Al, Ca (трехкальциевая соль) и т. д. не извлекается растениями. В почве за 55 лет культуры (в Огайо, Иллинойсе и Висконсине) наблюдалась потеря 36% фосфора. А ведь в естественных условиях он не исчезает, возвращаясь в почву в виде трупов животных. Выше приведены случаи, когда деятельность животных (грызунов) способствует переходу соединений фосфора из нерастворимого состояния в растворимое (усвояемое растениями).

Можно ли говорить о самостоятельном, независимом от животных существовании фитоценозов? Только что приведенные данные говорят за то, что растительный мир также находится в зависимости от животного, что растительность известного участка арены жизни и его животный мир составляют одно целое, что связь здесь двусторонняя (см. гл. о биотических факторах). Поэтому и нельзя говорить о «сообществе растений» (фитоценозе), ибо в него всегда входят животные, нельзя говорить и о «сообществе животных» (зооценозе), ибо оно не может существовать независимо от растений. Насекомые леса являются частью леса, как деревья и кустарники, сурки, суслики и копытные — неотъемлемая часть степи, а белка или кедровка — часть леса известного типа. В наземных биоценозах преобладают растения; в биоценозах моря, кроме прибрежной полосы, наоборот, преобладают, животные, если не говорить о растительном планктоне. Динамическое рассмотрение жизни должно захватывать в одинаковой мере растения и животных. Эту точку зрения в принципиальных рассуждениях проводят многие экологи.

О связи растительных и животных компонентов в биоценозе определенно говорил Морозов (1926): «Жизнь животных в лесу тоже тесно спаяна со свойствами леса, тоже представляет собою приспособление к социальной среде леса, тоже находится в зависимости от леса, с одной стороны, а с другой стороны, влияет на жизнь леса. В лесу стихийном или девственном нет ни полезных, ни вредных животных, — там все полезны для леса; и белка, и сойка, и другие животные, поедающие желуди, не являются, однако, в силу этого истребителями дуба, а, наоборот, агентами распространения его, факторами жизни и возобновления леса. Лес есть не только общежитие древесных растений, он представляет собою общежитие более широкого порядка; в нем не только растения приспособлены друг к другу, но и животные к растениям и растения к животным; все это взаимно приспособлено друг к другу, и все это находится под влиянием внешней среды».

Морозов считает удачным название такого рода общежитий — *биоценозами*.

Такой же точки зрения держатся американские ботаники Тэйлор (Taylor W., 1927, и другие статьи) и Купер (Cooper, 1926), говорящие в статье об основных чертах изменения растительности: «Становится все более и более очевидным, что растения и животные вместе составляют наши «сообщества», что различие между чисто растительными и животными сообществами чисто искусственное».

Изучение биоценоза по самому существу дела не может быть ни ботаническим, ни зоологическим, а должно быть экологическим, т. е. должно рассматривать всех членов его в их взаимоотношениях. Лишь в целях разделения труда, в целях методико-технических, можно выделять изучение растительных или животных компонентов биоценоза. Но тогда мы изучаем уже не биоценоз, а растительные компоненты (ассоциации растений) и животные компоненты биоценоза, ибо термин «биоценоз» относится лишь ко всему комплексу.

В этом смысле определенно высказывается Джон Филиппс (Phillips, 1931): «Рассмотрение растительных и животных сообществ как отдельных единиц (отдельного целого) является насилием над фактами, представляемыми природой, и даже более того — оно затемняет основное отношение между растениями и животными». «Биом или растительно-животное сообщество есть основная единица, и нет отдельного растительного и отдельного животного сообщества в одном и том же месте». Свое убеждение он обосновывает помимо литературных данных наблюдениями и экспериментом в лесах Капской земли и в степях Великого Восточно-Африканского плато, в частности наблюдением взаимоотношений растений и животных в экологии мухи

це-це *(Glossina morsitans)*. Обозрение биотических взаимоотношений в лесу он заканчивает словами: «Через весь данный мною обзор... взаимоотношений растений и животных в лесах Knysna красной нитью проходит тезис, что все сообщество жизни является прекрасной интегрированной серией факторов, реакций и взаимодействий. Удаление животных, вероятно, тяжело отразилось бы на растениях, и невключение их в понятие сообщества шло бы вразрез с логикой».

Различные типы растительности (ассоциация) являются благоприятными или неблагоприятными для животных; мухи це-це в свою очередь связаны с определенными типами растительности и тем самым с животными. Изменение в физических факторах среды изменяет инстинкты це-це, точно так же и изменения в количестве животных ведут к тому же. Временами и человек входит в биом. Приближение трипаносомиазиса, передаваемого це-це, выгоняет человека из его поселений. В результате в его садах и на пастбищах развивается растительность, приближаются звери, а с ними и це-це. С другой стороны, человек довольно долго может жить в лишенной растительности местности, не беспокоемый мухой, но последняя может помешать ему пасти увеличивающийся в числе скот в соседней лесистой области. В результате получится перевыпас с последующими явлениями образования оврагов, эрозией. Этот процесс дает начало новым рядам последовательной смены растений и животных. Наконец, человек может удалить дающую приют це-це растительность, изгнать диких животных и нарушить таким образом условия, необходимые для существования це-це.

Ботаники слишком мало уделяют внимания животным, изучая растительность так, как если бы она существовала сама по себе.

Между тем, как справедливо замечают Клементс и Шелфорд (Clements and Shelford, 1939), «с момента возникновения жизни организмы жили совместно в какой-то группировке. После дифференциации растений и животных сообщества, в которых находились и взаимодействовали те и другие, несомненно характеризовали расположение живых существ по лицу земли. Мы знаем, что нет местообитаний (habitat), в которых могли бы жить животные и растения и в которых бы не встречались и не влияли друг на друга растения и животные».

Общий характер растительности нередко, и может быть в гораздо большей мере, чем это принято думать, определяется животными. Сплошные заросли дикого лука *(Allium)*, или несъедобных осок в субальпийской и альпийской зонах Средней Азии обязаны своим существованием скоту кочевников; то же самое — огромное распространение в равнинах Средней Азии *Peganum harmala* или *Aconitum napellus* в горах Киргизии. Все это растения несъедобные или ядовитые, которых скот (а раньше стада диких животных) не трогает, выедая и подавляя другую растительность. В прериях Аризоны перевыпас создал кактусово-агавовую пустыню.

Не следует забывать роли грызунов, роли копытных в степи, роли птиц, как защитников растительности, о чем мы уже говорили выше. Пастбище, например, как это доказано теперь рядом работ американских и советских, является понятием не ботаническим, а комплексным, экологическим; оно является биоценозом, но не фитоценозом. Конечно, растительный покров существует, в его строении и жизни есть свои закономерности, его можно с некоторых точек зрения изучать и отдельно от животных компонентов биоценоза, но термин «фитоценоз» незаконен, ибо он заставляет думать о самостоятельной единице природного комплекса, существующей независимо от животной части биоценоза. Гораздо правильнее говорить о растительном покрове, состоящем из единиц различного порядка — формаций, ассоциаций и т. д., но не о фитоценозах. А слово «ценоз» употреблять лишь в связи со словом «био» — биоценоз. И, конечно, комплексное экологическое изучение пастбища дает и для теории, и для практики гораздо больше, нежели изучение одного растительного покрова, являющееся притом чаще всего формальным. К сожалению, мы еще очень мало изучали и мало знаем роль животных компонентов в жизни растительного покрова. Исследования этого рода начаты недавно. А здесь неожиданно вскрываются интересные взаимоотношения, как, например, взаимоотношения дятлов и клестов с размножением хвойных растений; роль жуков усачей, как конкурентов короедов; роль безвредных гусениц как подкорма наездников в период отсутствия другого корма, роль кедровки в распространении кедра и т. д.

Тип связей в биоценозе. Выше было указано, что американские авторы употребляют вместо слова «биоценоз» термин «сообщество» (community). Употребляется

этот последний термин и у нас. От этого термина лучше отказаться, так как он таит в себе дух антропоморфизма, и, употребляя термин «сообщество», мы невольно думаем о «социальных отношениях» между его членами, которых на самом деле не существует и не может существовать ни в растительном, ни в животном мире. «Связи», которые характеризуют биоценоз, совершенно иного типа, нежели связи в человеческом обществе. Какие это связи?

Прежде всего связь со средою физической. Связь эта может быть непосредственной, например со средой обитания (одним нужна вода, другим песок, глина, скалы, лёсс и т. д.) или с климатом (так как для каждого вида имеется свой оптимум температуры, осадков, и т. д.). Или же связь с физическими факторами косвенная — через растительность, которая является уже фактором биотическим, равно как и другие животные. Растительность может являться убежищем, средою обитания, местом размножения и т. д., или пищей. Эта связь одна из важнейших. Взаимоотношения между животными также прежде всего основываются на питании. *Все эти типы связей — связи экологические.* Нет решительно никаких принципиальных оснований для того, чтобы различать факторы экологические и ценотические, ибо ценотические факторы — это часть экологических. Между тем иногда приходится слышать мнение о том, что животное, так или иначе влияющее на растительность, находится с ней в экологической связи, а растения, составляющие различные ярусы в лесу, — в ценотической. Разберем несколько примеров, из которых видна будет искусственность такого разделения типов связей.

Упомянутое выше растение — *Impatiens noli tangere* («не тронь меня») в Средней Азии живет в тени под пологом орехового леса. Это растение составляет нижний ярус в ореховом лесу, который дает ему тень и влажность. Повидимому, здесь связь ценотическая. Но что здесь важно: орех или влажность и тень? Мы думаем, что тень. «Не тронь меня» растет и под пологом дубового леса, и под пологом пихтового и березового. Вероятно, если бы была постоянная тень от облака, при прочих равных условиях *Impatiens noli tangere* росла бы и на открытых местах, и никто не признал бы эту связь ценотической. Плющ, дикий виноград, хмель, растущие в лесу, обвиваются вокруг деревьев, с которыми у них согласно «фитоценологам» связь ценотическая. А если мы дадим им подпорку в виде стены дома или забора, или просто шест, как это делается при культуре хмеля, будет ли это ценотическая связь? Существующие в тропических лесах так называемые растения лже-паразиты, душители деревьев, или наша повилика *(Cuscuta)*, присосками высасывающая соки из растения, по которому вьется, — какая у них связь с растениями-хозяевами: экологическая или ценотическая? И, если (как, конечно, ответят фитоценологи) ценотическая, то почему не ценотической будет связь с растением у гессенской мухи, личинка которой в нем живет и высасывает соки; если ценотическая связь с растениями-хозяевами существует у ржавчинного гриба *(Puccinium graminis)*, или у головни *(Ustilago)*, то почему не ценотической будет связь с березой у грача, поселяющегося на ее ветвях и мало-помалу портящего дерево. Если взять зоологический пример: связь между хищником и добычей, например волком и зайцем, несомненно ценотическая; на таких связях питания плюс общие связи с физическими факторами строится биоценоз. Но тогда и отношения между росянкой и поедаемыми ею мухами, между кувшинчиком *(Nepenthes)* и ее добычей и дафниями — тоже ценотические; и между травоядным млекопитающим и поедаемыми им растениями — тоже ценотическая связь. Если связь между орхидными растениями или бромелиевыми и теми деревьями, на которых они поселяются, ценотическая, то какая будет связь между деревьями и живущим на них ленивцем? Если ценотически связаны с деревом эпифиты, то как связаны с ним гнездящиеся на дереве птицы? Какая разница в связи дерева с чужеядным грибом и с короедом, в нем поселяющимся, с птицами, являющимися переносчиками этого гриба (дятлы, например)?

Все это, конечно, связи ценотические, т. е. те, которые существуют между организмами, входящими в биоценоз, и в то же время все они экологические, определяющие положение вида в его борьбе за существование.

Приходится иногда слышать о «сопряженности» видов. С формальной стороны сопряженность, конечно, существует. Многие виды постоянно сопровождают один другой. Но какова биологическая причина этой сопряженности? Она кроется в экологии вида. Возьмем, например, рыжик *(Camelina)* и лён. Они сопряжены. Но почему? Потому, что и тот и другой требуют сходных условий для своего существования, и потому, что

отбором выработались адаптации, дающие возможность семенам рыжика не быть отсеянными от семян льна, а растениям избежать уничтожения при прополке льна благодаря сходству с последним. Черный дрозд и соловей сопряжены, ибо оба требуют одинаковых условий и находят их в одних и тех же местах. Надо раз навсегда отказаться от мифических «социальных свойств» растений и животных, и тогда не будет никакой потребности проводить несуществующее различие между экологическими и ценотическими связями, делить биоценоз на фито- и зооценоз и экологию — на экологию и биоценологию.

Существуют факторы физические (абиотические) и биотические. Те и другие являются факторами экологическими, и всякая связь организма с тем или иным фактором, с физическим, или с другим растением или животным будет связью экологической. Понятие ценотической связи как принципиально отличной от связей экологических совершенно излишне, за ним кроется неверное в корне представление о «социальных» отношениях между организмами в биоценозе.

Биоценоз состоит из растений и животных. Мы должны говорить о растительных и животных компонентах биоценозов. Если мы по характеру задачи, стоящей перед данным конкретным исследованием, ограничиваемся изучением тех или иных компонентов, мы можем рассматривать другую половину как биотические факторы, не забывая, что это — лишь условно. Также, изучая экологию какого-либо вида, мы можем рассматривать другие виды, вступающие с ним в те или иные взаимоотношения, как биотические факторы, не забывая, что на самом деле мы имеем одну целую систему.

Устойчивость биоценоза. Насколько прочна система, называемая биоценозом? В какой мере сильна зависимость отдельных его членов друг от друга? В какой мере биоценоз представляет обособленную индивидуальность? В ответе на эти вопросы мы встречаемся с рядом больших затруднений.

Некоторые считают биоценоз настолько прочной системой, что уподобляют его организму. И действительно, несмотря на постоянную изменчивость биоценозов, последние обладают устойчивостью и при всех изменениях сохраняют свое существование, свой облик; однако сохранение этого облика, как увидим далее, не абсолютно, а временно, хотя иногда в течение очень долгого времени.

Иллюстрацией может служить изучение биоценоза любого биотопа в течение нескольких лет подряд. Ведя такие наблюдения, мы увидим колебание в числе особей отдельных видов; быть может, некоторые виды вовсе будут отсутствовать в тот или иной год, но основной состав, оседлое ядро и сезонные виды будут оставаться те же самые. Это хорошо знает каждый полевой работник. Степь остается степью на протяжении многих тысячелетий, хотя ряд видов в ней не только изменился численно, но и исчез вовсе.

Клементс, наиболее настойчиво проводящий сравнение биоценоза с организмом, начинает свою книгу о сукцессии в растительном мире словами: «изучение растительности с точки зрения развития основывается на допущении, что завершающаяся формация есть органическое целое. Как организм формация нарождается, растет, созревает и умирает».

В недавно вышедшем труде Клементса и Шелфорда «Bioecology» (1939) красной нитью проходит эта же мысль. Эти авторы рассматривают «биом» (биоценоз, *Д.К.*) как социальный организм: «Понятие биома является логическим результатом понимания растительно-животного сообщества как комплексного организма или сверхорганизма с характерным развитием и структурой». Этот «комплексный организм стоит в таком же отношении к отдельному растению или животному, в каком каждое из них стоит к одноклеточному протофиту или простейшему». Упомянутые авторы приводят для укрепления своей точки зрения слова Чайльда (Child, 1924): «Определение организма, к которому привела нас в предыдущих главах строго физиологическая точка зрения, почти одинаково хорошо служит для определения общества»... «Организм есть динамический порядок, интеграция живых систем или единиц. Социальная организованность — в точности то же самое. Основное различие между организмом и социальными интеграциями среди людей — лишь количественное». Клементс и Шелфорд считают, что понятие сверхорганизма «для смотрящего вперед биолога несомненно является магическим ключом («Сезам откройся» сказок), magna carta — для будущего прогресса».

Изложенная точка зрения является в корне неправильной, т. к. в ней выявляется самая крайняя биологизация человека, согласно которой (Адамс) «от простейших до

человеческого общества господствуют одни и те же законы». Сравнивая биом с человеческим обществом, американские авторы забывают о классовой структуре человеческого общества, о распределении орудий производства и продукции труда. Разве есть это в биоме? разве это есть в организме? Учение о сообществе как сверхорганизме — это попытка биологического обоснования господства одних над другими. Так можно договориться (некоторые и договариваются) до того, что и в человеческом обществе должны быть продуценты и консументы, что это оправдывается самой природой. Однако, даже и со стороны ряда зарубежных экологов сравнение биоценоза с организмом встречает возражения. К таковым следует отнести Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1928), Купера (Cooper, 1926), Глисона (Gleason, 1927), Тэнсли (Tansley, 1920, 1935), Боденхеймера (Bodenheimer, 1938). Общий смысл их возражений заключается в том, что наличие в животно-растительном сообществе столь высокой интеграции, чтобы в нем можно было признать структуру, подобную структуре организма, ничем не доказано; что развитие растительно-животного сообщества может начинаться с совершенно различных исходных точек, а организм всегда развивается из яйца; что в растительно-животном сообществе нет селекции материи, необходимой для поддержания организма, извне, нет ассимиляции, диссимиляции, транспорта и распределения веществ; зависимость целого от частей в сообществе неизмеримо меньшая, чем в организме; что рост и смерть в организме и в сообществе — совсем разные явления, и т. д.

Биоценоз — понятие диалектическое. Поэтому нельзя его называть и эмпирическим понятием, так как эмпиризм берет явления вне их связи, в отрыве одно от другого, просто как факты, понятие же биоценоза прежде всего имеет тот смысл, что оно заставляет смотреть на природу, как на сложный комплекс, в котором организмы и их группировки являются адаптированными в результате борьбы и отбора, находятся в тесной зависимости от физических условий и друг от друга, хотя последняя связь далеко не между всеми компонентами одинакова. В этом теоретическая и практическая сила понятия о биоценозе. Биоценоз — понятие историческое. Биоценоз изменяется прежде всего качественно. Число не является существенным определением биоценоза, хотя является одной из характеристик каждого из них. Определение биоценоза Боденхеймером как понятия статистического и эмпирического, пожалуй, не менее неправильно, чем определение его как организма или сверхорганизма.

Границы биоценоза. Тем обстоятельством, что биоценоз не является индивидуальностью типа организма, а лишь совокупностью адаптированных к некоторым условиям организмов, объясняются трудности установления границ биоценоза. Что же такое биоценоз в его реальном существовании, где его границы, какие же эмпирически или статистически устанавливаемые группировки считать за биоценоз? Население земли (Геомерида Баклемишева), население зоны, биотопа, ствола дерева, растения, листа?

Биоценоз далеко не всегда представляет одинаковую степень замкнутости и никогда не представляет той степени замкнутости, которую мы наблюдаем в организме. Биосфера земного шара является системой замкнутой; океан или озеро почти замкнуты, так как часть животных временами выходит на сушу; оазис в пустыне в известной мере, казалось бы, тоже замкнут, но часть видов птиц, например на зиму, улетает отсюда, т. е. настоящей замкнутости нет. А тем более нет ее в биоценозах биотопов, менее ограниченных от окружающей арены жизни.

В качестве примера приведем биоценоз птичьих островов Перу (Murphy, 1925). Холодное Гумбольдтово течение, идущее с юга вдоль берегов Перу с 14,4—17,8°, несет массу планктона, содержащего много диатомей. Планктон служит пищей рыбам, в том числе несметному количеству анчоусов. Рыбы служат пищей морским львам *(Otaria jubata)* и бесчисленным птицам, производящим гуано. Сухой климат и обилие островов создают благоприятные условия для сохранения и накопления растворимого удобрения, которое во влажном климате было бы выщелочено дождями. Птицы, производящие гуано: олуша *(Sula)*, пеликан *(Pelecanus)* и баклан *(Phalacrocorax)*. Число их колеблется, но нигде в мире нет столь богатого птичьего населения: количество птиц исчисляется многими миллионами. Тысячи тонн анчоусов поглощаются ежедневно морскими птицами, перерабатывающими их в ценнейшее удобрение. Баклан является, быть может, наиболее полезной птицей в мире. Часть гуано попадает непосредственно в воду, служит удобрением для диатомей и других растений. Последних, впрочем, очень

немного. Это биоценоз — с относительно очень малым числом видов растений и животных, но с большим числом особей.

Биоценоз этот несомненно существует. Он представляет особое «хозяйство» (Haushalt). Но где его границы? Течение приносит планктон, рыбы приходят и уходят, птицы прилетают (например, на зиму из далеких стран), члены биоценоза сменяются, а взаимоотношения остаются.

Вопрос о границах биоценозов еще мало разработан. Что считать границей биоценоза? Обычно принято считать такой границей смену доминирования, т. е. преобладания в биоценозе тех или иных видов. Как будто это и просто, но на самом деле нередко встают большие трудности, и нелегко бывает отнести организм к тому или иному биоценозу. Черный аист *(Ciconia nigra)* гнездится в Средней Азии высоко в горах, в лесной или субальпийской зоне, а кормится на водоемах, расположенных гораздо ниже. К какому биоценозу его отнести? То же можно сказать о скопе *(Pandion haliaetus)*. В реках живут личинки поденки. Они занимают определенный биотоп, находятся в связи с рядом организмов, которыми питаются, и с теми, которые ими питаются. Одним словом, они входят в определенный биоценоз. Но в определенное время лета из куколок поденок выходят взрослые формы, и начинается их лет над водой. В течение 2—3 дней все рыбы, не исключая и донных (лещ) и хищных (жерех), питаются попадающей в воду поденкой. Очень трудно решить, к какому биоценозу следует отнести взрослую поденку. В личиночном состоянии это ясно, но взрослая поденка может быть отнесена к наземному биоценозу и к водному (связь с рыбами).

На Волге местами отмечены огромные количества личинок мухи *Simulia*, питающихся фитопланктоном. В определенное время сюда приходит стерлядь, которая недели две питается личинками *Simulia* [1]. К какому биоценозу причислить стерлядь? Также и треску, которая, нерестясь у Лофоденских островов, приходит на Мурман откармливаться и производит глубокие изменения в местных биоценозах. Ни стерлядь, ни треска не занимают определенного биотопа во все времена года. Также и белуха, [2] распространенная циркумполярно, мигрирует на очень далекие дистанции, Однако ее миграции, вызываемые факторами питания и факторами гидрометеорологическими, определенно связаны с миграциями некоторых пород рыб. С миграциями этих рыб связаны передвижения и некоторых других животных. Можно ли сказать, что все эти животные образуют биоценоз, может быть непрерывно передвигающийся в пространстве и не прикрепленный к определенному биотопу в узком смысле этого понятия? Также и дельфин *(Delphinus delphis)* связан в своих миграциях с хамсой, хамса связана с передвижением планктона.

Приведу в пример еще северного оленя (С д о б н и к о в, 1935). Это животное связано с целым рядом хищников (волк, медведь, росомаха, рысь, лисица, песец, соболь, ворон, орлан белохвост, белая сова), с группой паразитов (личинки кожного овода, личинки носового овода, личинки мух, чесоточные клещи, целый ряд паразитических червей и простейших, слепни, комары и мошки), с группой потребителей насекомых, сопутствующих стаду (трясогузка, овсянка-крошка, клуша, поморник, варакушка и др.), с группой животных, поедаемых оленем (лемминги, птенцы и яйца разных птиц). Целый ряд птиц (серая ворона, сорока, кукушка, поморник, клуша, хохотунья сибирская) кормится трупами и экскрементами северного оленя и различными остатками после убоя оленей. Наконец у оленя имеются конкуренты в потреблении пастбищ. Получается своеобразный биоценоз, но биоценоз в значительной части своей бродячий, ибо многие животные передвигаются вместе с оленем. Как расценить это явление? Считать ли, что существуют странствующие биоценозы, или считать всю тундру биоценозом, в котором отдельные его члены могут передвигаться?

Многие склонны считать за биоценоз каждую группировку организмов, говорят о биоценозе ствола дерева, о биоценозе дуба, листа, предметного стеклышка, опускаемого в водоем для изучения обрастания, и т. д. Если биоценоз не организм и не обладает его индивидуальностью, а является группировкой, создаваемой условиями среды, то биоценозов может быть очень много, целая иерархия, крупные или мелкие. Однако нам кажется, что в вопросе о том, что нам на практике изучать как биоце-

[1] Эти данные были сообщены нам сотрудниками Всесоюзного института рыбного и озерного хозяйства.

[2] Данные о белухе приводятся по письму С. К. К л у м о в а, обратившего наше внимание на этот вопрос.

ноз, мы должны исходить из практических задач, стоящих перед нами при освоении природных комплексов; мы должны говорить о биоценозах тундры, тайги, лиственного леса, степи, пустыни и т. д. Такие биоценозы не только несомненно существуют, но и имеют для нас практическую ценность. Это — биомы американцев. Их характеристика является очень определенной и четкой, хозяйственное значение тоже. Быть может следует различать биоценозы песчаной, каменистой, эфемеровой и солончаковой пустыни, можно говорить о биоценозах различных типов леса (дубовый, березовый). Говорить же о биоценозе листа не приходится. Лист есть часть организма — дерева или кустарника, или травянистого растения, но не часть арены жизни. Его население — часть того биоценоза, в который данное растение входит, но не самостоятельный биоценоз. И практические задачи, перед нами стоящие, не заставляют нас изучать население листа как биоценоз.

Можно провести аналогию (только аналогию, но не знак равенства) между понятием биоценоза и понятием о населении. Несомненно реально существует и может быть предметом изучения население земного шара и население СССР, и население Африки, и население тундры, степей и т. д., и население городов, и даже население дома... Огромное число различных видов населения несомненно существует вполне реально, но изучаем мы то или иное население как население тогда, когда в этом есть надобность. Также и биоценозов существует огромное количество. Биоценоз — это население того или иного участка арены жизни, более или менее резко отличного по условиям существования от других соседних участков по слагающим его факторам, а потому отличное от населения этих участков. Слагающие биоценоз организмы, растительные и животные, отличаются как по видовому составу, так и по характеру приспособлений от компонентов других биоценозов. Между собою они бывают в различной степени связаны, иногда очень тесно, иногда связи эти весьма рыхлые и почти или вовсе неощутимые. Некоторые биоценозы представляют для нас практический интерес как объекты освоения, как место внедрения в них новых интересующих нас членов, или как место обитания вредных для нас или нашего хозяйства организмов. Такие природные комплексы подлежат экологическому изучению как биоценозы (тундра, пустыня, степь, водоемы для рыборазведения и т. д.).

При экологическом изучении и освоении отдельного вида границей подлежащего изучению биоценоза является граница связей вида. При изучении экологии норки (Lutreola) мы будем говорить о биоценозе и водоемов и леса. При изучении какого-либо паразита или передатчика болезни мы будем иметь дело с тем биоценозом, в который данный организм входит на той или иной стадии своего развития.

Изменения, происходящие в биоценозе. Подвижное равновесие. Кроме устойчивости, подавшей повод к созданию учения о биоценозе как организме, биоценоз обладает и большой изменчивостью. Изменения в биоценозе происходят благодаря внешним и внутренним причинам. Здесь скажем лишь об изменениях первого рода.

Изменения растительных компонентов происходят благодаря изменениям метеорологических условий вегетационных периодов. У растений изменяется высота травостоя и густота его, и эти изменения имеют регуляторное значение. «Растительный покров не является для каждого сообщества чем-то определенным, вполне устойчивым и постоянным, а наоборот, он беспрерывно меняется, обнаруживая резко выраженную подвижность, хотя видовой состав сообщества остается неизменным» (А л е х и н, 1928). То же самое видим мы и у животных. Так называемые «волны жизни», т. е. количественные возрастания и уменьшения из года в год числа особей некоторых видов, и сезонные аспекты являются примером.

Эта постоянная изменчивость при сохранении целостности привела к учению о «подвижном равновесии» как характерном признаке биоценоза.

Количество особей любого вида может колебаться, увеличиваться или уменьшаться, некоторые новые виды могут временно входить в биоценоз. Нарушенная система, как правило, восстанавливается. Уменьшение числа лисиц вызывает увеличение числа грызунов, их пищи. Благодаря этому оставшиеся в живых лисы, усиленно питаясь, усиленно размножаются, и соотношение восстанавливается. Точно то же, только в обратном порядке, произойдет и при увеличении числа лисиц. Колебания в числе рысей и зайцев, а также и других пушных зверей, описанные в книгах С е т о н а (S e t o n, 1912) и Х ь ю и т т (H e w i t t, 1921), являются выражением того же самого взаимоотношения, существующего между хищником и добычей. Дубовый походный шелкопряд

(Cnethocampa processiona) стоит в таком же отношении к кукушкам, пищу которых он составляет.

Баррет (Barret, 1882) предположил, что если мы видим в холодные зимы бо́льший процент выживания зимующих насекомых, чем в умеренные, то объяснение этому можно искать в том, что в более теплые зимы хищники проявляют бо́льшую де́ятельность. Однако, как ни очевидна необходимость зависимости числа добычи и числа хищников друг от друга, не следует понимать эту зависимость слишком схематично и безусловно.

Это можно пояснить простым примером. Американские прерии, находившиеся под влиянием пасшихся на них огромных стад бизонов, приобрели особый характер (short grass prairie), но растительность не могла быть уничтожена бизонами потому, что значительное уменьшение кормовых запасов неизбежно должно было вызывать понижение плодовитости бизонов, редуцировать число последних, и обратно. Уменьшение массы травяного покрова под влиянием, например, засухи также уменьшало число бизонов, а обильные осадки вели к их увеличению. Вековые медленные изменения прерии должны были также влиять на число бизонов. Но при всей изменчивости травяного покрова и бизоньего стада в течение долгого отрезка времени и бизоны и прерии продолжали существовать. Существовала известная устойчивость. Другим примером может служить выше изложенная работа Фридерикса с кофейным жуком *(Stephanoderes hampei)*. Последний показал, что при значительном перенаселении возникало значительно меньшее количество потомства, чем в контрольных опытах.

Банка	Число кофейн. бобов	Исход. число жуков	Число жуков спустя 1 месяц			Всего потомства	Жуков
			яиц	личинок	куколок		
А	30	60	3	208	95	306	195
Б	30	450	4	98	95	157	109

Во всяком случае, не будь в биоценозах саморегулирования, они не могли бы существовать даже короткое время как таковые. Поэтому, хотя термин «подвижное равновесие» сам по себе логически противоречив и его следует избегать, ибо применение его может вызвать представление, что биоценозы вечны, в основном неизменны, не следует забывать, что и известная устойчивость при непрерывном изменении является характерной чертой биоценоза. Устойчивость эта, конечно, относительна.

Прежде всего увеличение и уменьшение числа хищников или паразитов и животных, служащих добычей первых или хозяевами вторых, происходят не только в результате их взаимодействия. Целый ряд других причин, среди которых виднейшую роль играют причины климатические, может вызвать увеличение или уменьшение того или иного вида. Например, невозможно допустить, чтобы массовые вспышки саранчевой напасти происходили только в результате уменьшения числа паразитов и других врагов саранчи. В главе о влиянии климатических факторов мы видели немало примеров влияния температуры и влажности на колебания численности насекомых.

Таким образом устойчивость при наличии подвижности в биоценозах было бы совершенно неправильным сравнивать с качанием маятника, ибо, как справедливо замечает Уваров, размах «в ту и другую сторону далеко не всегда одинаков, во-первых; точка прикрепления маятника не неподвижна, во-вторых». Схема динамики в биоценозах далеко не проста. Необходимо принимать во внимание и все другие факторы увеличения или уменьшения числа компонентов сообщества, а не только увеличение или уменьшение врагов или паразитов. Последнее играет, конечно, большую роль, но не действует независимо от других факторов.

Изменение биоценоза изнутри и извне. Нарушенная система биоценоза быстро восстанавливается. Конечно, не надо думать, что биоценоз есть нечто постоянное, застывшее, хотя бы и колеблющееся около некоторой средней. Он совершает и некоторое поступательное движение, развивается, так сказать, изнутри: естественный прирост одних видов может преобладать над другими, некоторые виды могут дойти в процессе своего развития до такого состояния, когда они лишь с трудом могут существовать и обречены на гибель; некоторые виды могут изменить свое поведение и т. д. Биоценозы могут оказывать модифицирующее влияние на внешнюю среду, изменять

ее, т. е. условия своего собственного существования. Все эти изменения происходят под контролем среды, ибо то, что не находится в том или ином соответствии с последней, не может существовать. Но в результате их динамическая система, называемая биоценозом, может измениться, возникнет новая система. Примером развития новых биоценозов изнутри могут служить так называемые сукцессионные процессы в песчаной пустыне в настоящее время, т. е. при неизменном климате (см. ниже главу о пустыне), а также явления смены типов леса после выруба, пожарища или явления развития болота, как травяного, так и мохового типа. Растительные компоненты биоценоза, воздействуя на среду, в которой данный биоценоз находится, изменяют ее в конце концов в неблагоприятную для себя сторону. Изменения эти становятся, наконец, столь значительными, что количество переходит в качество, и растительный покров сменяется другим. А параллельно с изменением растительного покрова изменяются и животные компоненты биоценоза (Сукачев, 1938).

Состояние биоценоза при нормальном нарушении быстро восстанавливается. Иначе дело обстоит в том случае, если старый и влиятельный (influent, по Шелфорду) член биоценоза на продолжительное время выходит из него, или если новый член вступает в биоценоз. Такие нарушения чаще всего происходят под влиянием человека. Приведенный выше пример с завозом на Гавайские острова *Lantana* и горлицы с майной является другим примером нарушения биоценотической системы. Ввоз в страну нового животного, даже безвредного на родине, может оказаться роковым для местных биоценозов.

Состояние биоценоза может быть нарушено и с другой стороны: изменением внешних физических факторов, абиотических условий биотопа. Это понятно: если меняется среда, то с нею должны измениться и формы жизни. Многие члены выпадают, другие развиваются лучше, начинают преобладать, третьи изменяются; новые виды, для которых раньше биотоп был закрыт экологическими барьерами, получают доступ извне. Тогда мы имеем то, что носит название «*сукцессии*»: смену одного биоценоза другим. Представим себе, что в Ферганской долине наступит некоторое понижение средней годовой температуры и увеличение количества осадков. Тогда произойдут глубокие изменения в биоценозах этой долины. Прилеты райской мухоловки и индийской иволги, персидской щурки и ряда других южных птиц прекратятся, еловые и пихтовые заросли спустятся ниже и южнее, вытеснят орех; спустятся с гор ниже щеврицы, горные вьюрки, альпийские жаворонки, а из млекопитающих — сурки; с севера прикочуют кедровки, трехпалый дятел и другие птицы. Такое изменение несомненно имело место в ледниковое время. В Западной Европе наступание и отступание ледника сопровождалось наступлением так называемой «Primigenius fauna» и отступанием и частичным исчезновением третичной «Antiquus fauna» (Осборн, 1921, 1924).

Способ возникновения биоценозов. Как создаются биоценозы? Почему они отграничены друг от друга иногда очень резко?

Для ответа на этот вопрос мы должны провести наблюдение над образованием биоценоза. Онтогенез можно в некоторых случаях наблюдать непосредственно (в образовавшейся луже, в искусственно созданном микроводоеме — в стакане воды с сеном) или судить о нем, сравнивая разные стадии развития данного биоценоза, существующие одновременно. Возьмем последний случай. Бугристые пески в пустыне Кара-Кумы, например, представляют несомненный биоценоз. Сами пески являются определенным биотопом, характерным комплексом физических факторов; заселены пески комплексом растительных и животных видов, характерным именно для песков и отличным от других соседних комплексов; виды, входящие в этот комплекс, приспособлены к условиям их среды обитания и находятся в сложных взаимоотношениях друг с другом. Как же этот биоценоз образовался? Мы видим в Кара-Кумах барханные пески, совершенно лишенные растительности и животных (рис. 104); мы видим затем, как на таких песках поселяется злак *Aristida*, которому ряд приспособлений позволяет поселиться и на таких подвижных песках. *Aristida* уже является пищей некоторых насекомых, которые в свою очередь дают возможность пока немногим ящерицам, главным образом рода *Eremias (Scapteira)*, забегать на эти пески. *Aristida* несколько скрепляет подвижные пески и дает возможность поселиться на них другим растениям, в первую очередь песчаной осоке — *Carex physodes* (рис. 105). Осока поселяется здесь потому, что она может существовать в данных условиях. Покров из осоки не достигает большой плотности, ибо влаги в песках пустыни недостаточно: развивающийся покров достигает

такой плотности, которую допускает выпадающее здесь количество осадков. За осокой, еще более скрепляющей пески, идет ряд видов трав и кустарников — саксаул, каллигонум и другие (рис. 106 и 107), каждый из которых обладает специфическими приспособлениями, допускающими существование в этих условиях. За растительностью идут связанные с нею насекомые, птицы, песчанки, суслики; за насекомыми — ящерицы,

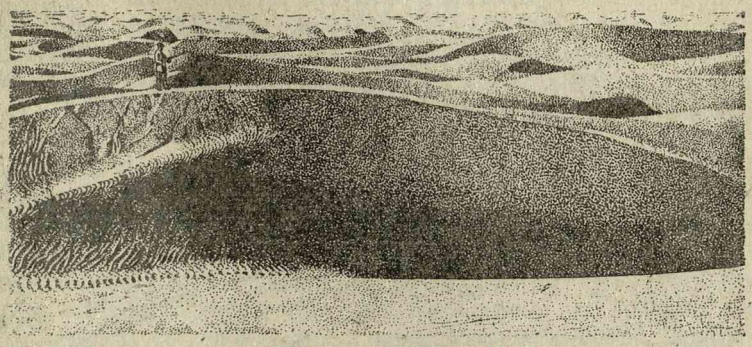


Рис. 104. Подвижные пески у станции Репетек. (Фото Петрова.)

насекомоядные птицы; за песчанками и сусликами — хищники и т. д. Каждый из этих видов животных, помимо того, что находит здесь пищу, приспособлен так или иначе и к жизни при наличии определенных физических факторов. Таким образом процесс заселения происходит под непрерывным контролем среды, ее факторов — как физических, так и биотических.

Рис. 105. Песчаная осока *(Carex physodes)* в пустыне. (По фото автора.)

Так слагается биоценоз песчаной пустыни. То же самое, конечно, но с более сложными биотическими взаимоотношениями происходит и при образовании биоценоза степи и леса. Основным моментом в образовании биоценоза является отбор со стороны факторов, слагающих биотоп, — факторов физических и биотических. Для животных особое значение имеет растительность, ее характер, способность данного типа растительности давать тем или иным видам убежище, место для гнездования, движения, отдыха, а также служить кормовой базой. В этом легко убедиться, прослеживая изменения орнитофауны в посадках различного возраста (Рудинский, 1939). Никитин (1934) ясно показал, что к основным условиям образования устричного ракушечника надо прежде всего отнести: наличие относительно твердого грунта и отсутствие

сколько-нибудь значительного механического действия волнения, соответствующие условия температуры и солености, приток питательных веществ и возможность прикрепления для личинок устриц. Границы устричного биоценоза связаны с наличием здесь благоприятных условий для развития этого биоценоза.

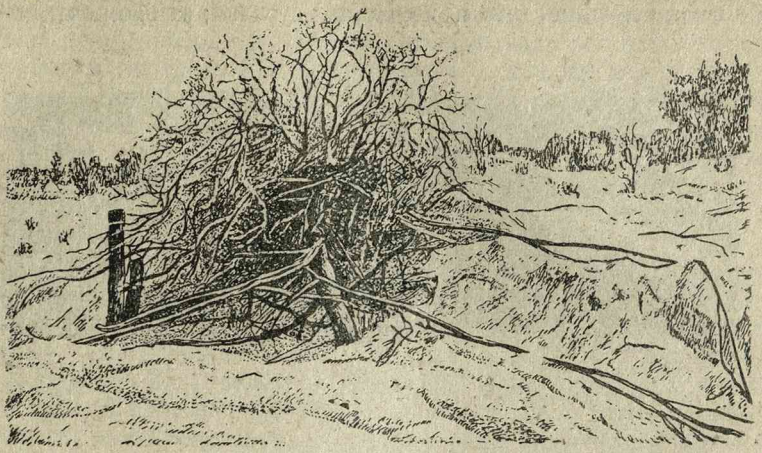


Рис. 106. Корневая система *Calligonum* в пустыне Кара-Кумы. (По фото Петрова.)

Растения занимают определенный биотоп и группируются определенным образом благодаря их потребности в месте, свете, влажности, солях, органических веществах, а также благодаря существованию оптимума и крайних пределов для каждого фактора и для каждого вида.

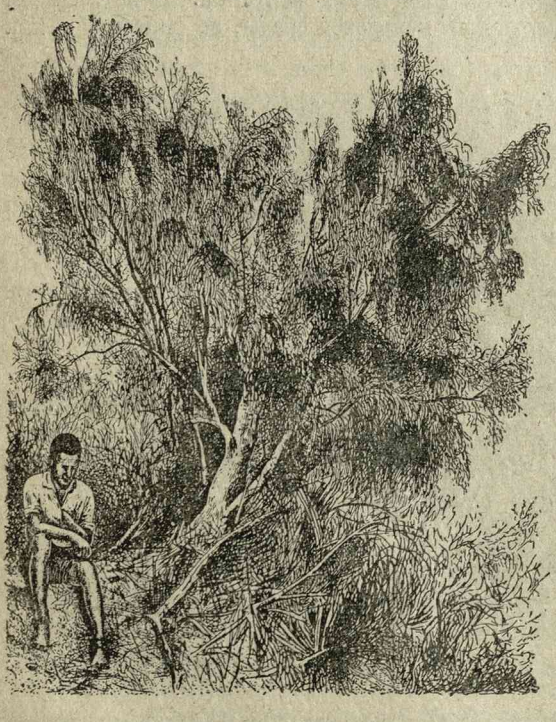


Рис. 107. Безлистное дерево солончакового саксаула в песчаной пустыне. (По фото Петрова.)

Это в одинаковой мере относится и к животным. При непрерывной борьбе против внешних условий победителем явится, конечно, тот вид, который окажется наилучше «приспособленным» к условиям данного места по строению и функциям, т. е. тот вид, к оптимуму которого наиболее близки условия данного места. Понятие приспособления относится не столько к морфологическим свойствам, сколько к физиологическим. Тогда этот вид всецело овладевает ареной, преуспевая в сравнении со своими конкурентами. Факторы изменяются в пространстве постепенно, но вид существует лишь до тех пор, пока фактор находится в должном количестве, чтобы вид процветал и преобладал. При ослаблении действия фактора, равно и при его чрезмерном усилении, вид уступает место другому, оптимум которого ближе к данным условиям. Поэтому растительные группировки (ассоциации) обычно резко разграничены. А так как для животных растительность составляет существенную часть среды, то и животные компоненты каждого биоценоза более или менее, а иногда и резко, ограничены от животных компонентов соседних биоценозов. Благодаря подвижности животных такого полного ограничения, конечно, не наблюдается: животное нередко временно переходит из одного биоценоза в другой. По месту гнездования (размножения) и кормежки определяется принадлежность вида к тому или иному биоценозу.

Таким образом, резюмируя сказанное выше, мы можем сказать: биоценоз создается путем естественного отбора (отсева), причем определяющим моментом являются факторы физической среды и взаимоотношения видов, входящих в данный биоценоз. При изменении внешней среды, а также и путем изменения самого биоценоза изнутри, может произойти смена одного биоценоза другим, и исторический фактор играет большую роль в создании каждого биоценоза.

Названия биоценозам даются по доминирующим растениям и животным. Каждый биоценоз связан с обособленным участком арены жизни. Например, для биоценоза прерии в Манитобе Берд дает названия: Agropyrum-Microtus Associes, для биоценоза ивняков там же — Salix-Chrysomelida Associes, для степной формации Великой Равнины — Stipa-Bouteloua-Antilocarpa-Bison. Этот способ наименования не общепринят.

Представление о существовании биоценозов вносит много стройности в наше понимание природного комплекса. Флора и фауна оказываются разбитыми на отдельности, в различной степени обособленные, живущие в известной мере «своим хозяйством» (немецкое выражение Haushalt). Эти отдельности — биоценозы — распределены и построены не хаотически. Каждый биоценоз связан с определенным комплексом факторов; организмы, его составляющие, находят здесь необходимые им условия существования как в виде физических факторов, так и в виде других организмов. Внутри самих биоценозов, как увидим дальше, также господствуют известные закономерности. Органический мир приобретает в наших глазах стройность, становится более доступным изучению и пониманию: вместо хаоса мы видим порядок и закономерности. Такое понимание облегчает нам не только экологическое изучение природного комплекса, изучение взаимоотношений в нем в целях его освоения, планового регулирования его жизни и перестройки, но помогает нам подойти более правильно также и к зоогеографическому анализу фауны, так как различные генетические элементы фауны бывают связаны с различными биоценозами, вернее, с характеризующими тот или иной биоценоз факторами.

ЭКОЛОГИЯ БИОЦЕНОЗА

Биоценоз и жизненная форма. Биоценозы создаются отсеивающим влиянием среды и борьбой за существование между видами, входящими в сообщество. Входящие в биоценоз виды должны находиться в гармонии с факторами среды. Поэтому вполне понятно, что в различных, иногда очень удаленных странах, но в сходных экологических условиях развиваются сходные биоценозы, при совершенно ином систематическом составе. В пустынях и прериях Северной Америки, в пустынях Африки, Австралии и Европы мы видим в составе биоценозов преобладание грызущих форм, прыгающих, роющих, но представлены они в одном случае сумчатыми (в Австралии), в другом дикообразоподобными (*Pedetes* в Африке), в третьем мышеподобными (*Gerbillinae* в Евразии), в четвертых белкоподобными (*Dipodomys* в Северной Америке).

В каждом биоценозе преобладают формы, имеющие некоторый определенный внешний образ, адаптивный тип, разумея для животных компонентов под последним не только структурные особенности, но и поведение. Так, например, еловый лес будет населен прежде всего такими видами, организация и привычки которых соответствуют физическим и биотическим условиям существования в еловом лесу: условиям климатическим, условиям передвижения, гнездостроения, питания и т. д. Синицы, пищухи, пеночки, дятлы, клесты, кедровки, белки, бурундуки, лесные куницы характеризуются целым рядом общих признаков, адаптивных в условиях елового леса. Роль среды (леса) сказывается в том, что эти признаки будут свойственны животным компонентам биоценозов елового леса во всех странах: и в Сибири и в Северной Америке (рис. 108). Другим примером являются животные степи: жаворонки, перепелки, куропатки, дрофы, пустельги, луни, орлы, хорьки, лисы. Здесь опять животные несут определенную общую печать: зерноядные птицы все одного типа, насекомоядные тоже; хищные птицы степи отличаются по типу от хищных птиц леса и т. д. Животные северо-американских прерий по своему экологическому типу сходны с животными южно-русских или центрально-азиатских степей, хотя виды, населяющие американские прерии, иные, нежели в последних двух.

На рис. 109, изображающем птиц открытых равнин США, мы видим воробьиного сокола, краснохвостого канюка, лазоревую птицу, напоминающую по внешнему виду

варакушку, так называемого «лугового жаворонка», из группы, замещающей европейских скворцов, напоминающего нашего степного жаворонка, пустынного рогатого жаворонка, напоминающего нашего *Otocoris brandti* из степей Казахстана, грауса Ричардсона, замещающего куропатку.

На птицах свойственных водным местообитаниям, лежит особая печать: утки, гуси, поганки, лысухи, гагары, пеликаны, бакланы, с одной стороны, чайки, крачки, скопа —

Рис. 108. Птицы лесов Йеллоустонского парка.

Следует отметить сходство экологического типа обитателей хвойных лесов Евразии с сойкой (*1*), клестом (*2*), дятлами (*3* и *4*), синичкой (*5*), кедровкой (*6*), поползнем (*7*). (По Milton Skinner.)

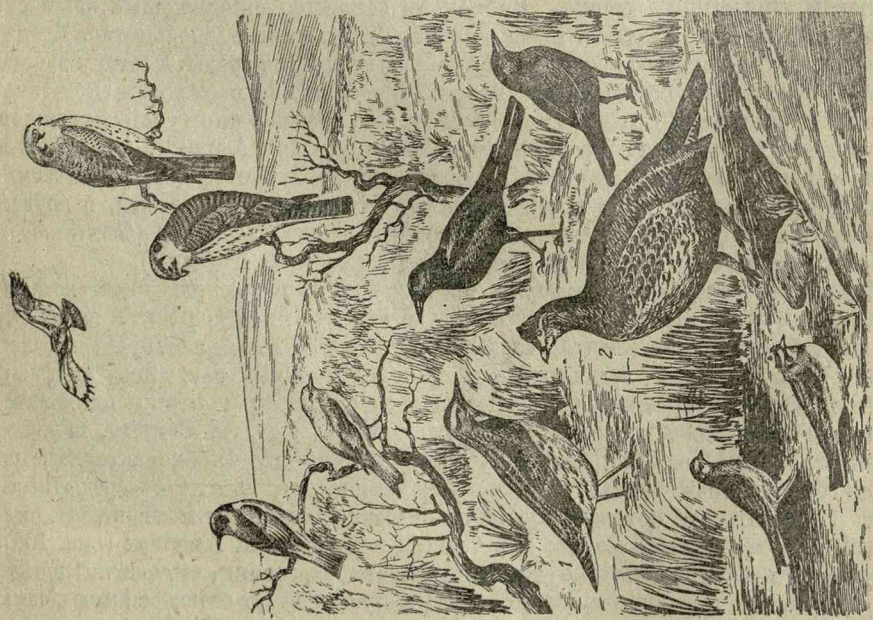


Рис. 109. Птицы открытых равнин США.

Бросается в глаза сходство с птицами открытых равнин Евразии, хотя виды и даже роды здесь другие. Например, степного жаворонка Евразии заменяет в США так называемый луговой жаворонок (*1*), более близкий к скворцам. Куропатку Евразии заменяет грауз (*2*). (По Milton Skinner.)

с другой, имеют общие черты строения и поведения, несмотря на различное систематическое положение. И на птицах этого биоценоза мы видим сходство между Северной Америкой и Евразией (рис. 110).

Конечно, если мы возьмем еловый лес в целом, то не все животные будут в нем одного типа: наряду с перечисленными птицами мы увидим рыжую полевку, лесную мышь. Это зависит от того, что условия существования в разных ярусах и других дробных

подразделениях леса неоднородны и создают (отбирают) неоднородный тип животного. Но одна группа условий в каждом биотопе преобладает, а отсюда вытекает преобладание здесь того или иного типа животных.

В работе Сетона (Seton, 1909) сравниваются три основных ландшафта (биохоры, зоны жизни, по современной терминологии) и соответствующие им ценозы: ценозы хвойного леса, ценозы лесостепи с лиственными деревьями, ценозы степи. Между животным населением хвойного леса и степи существует резкая разница. Лесостепь занимает промежуточное положение. Приводимая таблица это наглядно иллюстрирует.

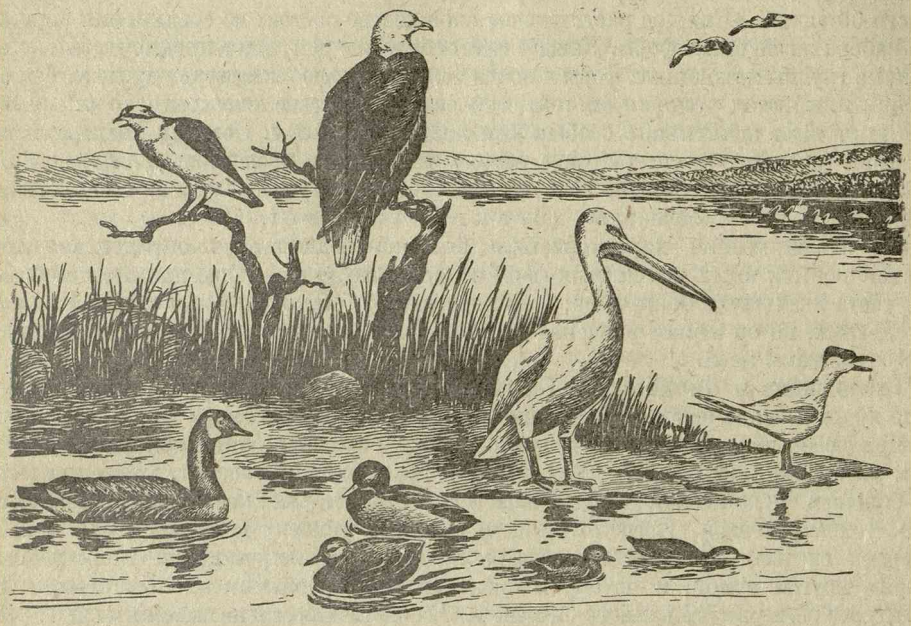


Рис. 110. Птицы Йеллоустонского озера.

Бросается в глаза сходство приспособительных типов изображенных птиц с таковыми озер Евразии. (По Milton Skimner.)

Деятельность	Ярус и другие признаки	Лесные виды в %	Виды лесостепи в %	Виды степи в %
Размножение	на деревьях	26	10	0
	на земле	32	20	30
	под землей	42	70	70
Образ жизни	древесный	26	10	0
	наземный	68	40	53
	подземный	6	50	47
Питание	травоядное	53	20	34
	всеядное	21	40	32
	хищное	26	40	34
Общественность	общественны	16	30	47
	слегка общественны	26	20	12
	не общественны	58	50	41

В степи, в сравнении с лесом, преобладают формы, размножающиеся под землей, очевидно в целях укрытия и защиты потомства: 70% против 42%. По той же причине 47% степных животных живет под землей (проводит здесь значительную часть времени), а в лесу, где хорошее укрытие дает древесная растительность, их всего 6%. В степи мы насчитываем 47% общественных форм, что имеет место, видимо, в целях самозащиты, а в лесу всего 16%; общественность видов здесь менее необходима. Наконец в степи, где много грызунов (роющие формы), соотношение травоядных, всеядных

и хищных более или менее равномерно; в лесу и в лесостепи грызунов меньше, а потому — здесь меньше хищников. Если бы мы рассмотрели животных леса и степи по типу их строения, мы увидели бы еще более резкое различие.

Когда мы характеризуем какой-либо биоценоз, то весьма важно решить, к какой жизненной форме принадлежат те или иные составляющие последний виды. Преобладание тех или иных находится в соответствии с экологическим характером условий обитания биоценоза (Шульпин, 1939). *Не видовой состав, а преобладание и соотношение тех или иных жизненных форм характеризуют биоценоз.*

Понятием «жизненной формы» широко пользуются для характеристики сообществ экологи ботаники: «Каждое растительное сообщество состоит из соединения определенного набора жизненных форм. Каждое местообитание допускает предпочтительно определенные группы жизненных форм и почти или полностью исключает другие. Чем более крайними являются условия биотопа, тем острее действие естественного отбора и тем резче выступают адаптивные особенности жизненных форм. Поэтому спектры жизненных форм (процентное соотношение различных форм в биоценозе, *Д. К.*) сообществ, крайних в отношении борьбы за существование, наилучше выражают экологические отношения к месту обитания». (Braun Blanquet, 1928).

Для экологической характеристики биотопа недостаточно определения только наличия тех или иных жизненных форм в биоценозе. Важны еще данные количественного учета индивидов. Например, в спектре может быть лишь один степной вид среди ряда лесных, но он может численно доминировать, например в степи с вкрапленными в нее участками леса.

Число видов в биоценозах. Одной из форм реакции на среду обитания является число видов в биоценозах. Совершенно очевидно, что обилие видов в биоценозах тропиков при небольшом числе особей каждого вида обусловливается общими благоприятными условиями жизни здесь для большого числа видов; наоборот, малое число видов при большом числе особей каждого вида в северных морях имеет своей причиной суровость условий севера, представляющего нужные условия существования лишь для немногих специфически приспособленных видов, не встречающих конкуренции со стороны других видов, а потому и представленных большим числом особей. Кроме того играет роль размер данного биоценоза. К сожалению, мы не имеем ни одной работы, в которой тот или иной конкретный биоценоз был бы изучен исчерпывающе и точно известно было бы число входящих в него видов. Элтон (1934), беря имеющиеся описания биоценозов, считает, что даже в крупных биоценозах, как лес, заросли вереска, коралловые рифы или реки, число видов, входящих в биоценоз, сравнительно невелико, колеблется от 30 до 173, и что обычно мы можем ожидать не более 200 видов животных (беря формы, видимые без микроскопа). Следует сказать, однако, что числа эти явно преуменьшены и не соответствуют действительности благодаря неполноте сборов. Беря, например, работу Визе (Weese, 1924), мы видим, что он одних беспозвоночных — насекомых, пауков, многоножек, моллюсков — насчитывает в лесу для наземного яруса 155 видов, общих для яруса наземного и травяного 23, общих для предыдущих ярусов и яруса кустарников 42, для травяного яруса 115, для травяного и кустарникового яруса 37, для листьев и кустарников 4, для кустарникового яруса 50. Итого 426 видов. Сюда не вошли еще позвоночные, которых нужно считать не меньше 150 видов (вероятно больше). Следовательно число видов в биоценозе леса равно уже 576. Кроме того, совершенно неправильно не принимать в расчет мелких форм, ускользающих от наблюдателя при пересчете, так как они являются пищей более крупных беспозвоночных, а последние — позвоночных. Возможно, что они являются базисом для целого ряда пищевых взаимоотношений (цепи питания, см. ниже) в биоценозе.

Кроме того в биоценоз входят растения, число видов которых очень велико, в особенности если не забывать, что в биоценозе играют большую роль не только высшие, но и низшие растения. Правда, здесь взят биоценоз крупный и богатый формами, биоценоз леса. Элтон и сам указывает, что «в некоторых богатых морских местообитаниях, а равным образом и в лесу и даже в тропических лесах, мы можем найти значительно большее количество видов». Другие биоценозы много беднее видами. Например, биоценозы пустыни. Число растений в биоценозе может превосходить число животных, например в высших широтах Арктики, по Семмергейс и Элтон (Summerhayes and Elton, 1928) в тропическом же лесу число видов животных превосходит число видов растений.

Большое количество видов, входящих в биоценоз, делает, конечно, совершенно невозможным изучение всех взаимосвязей, существующих в биоценозе. Если считать в биоценозе 1000 видов (а их на самом деле бывает и значительно больше), то количество сочетаний этих видов поистине колоссально, и думать, что изучение биоценоза должно начинаться после изучения аутэкологии всех составляющих его видов (Дементьев, 1939), совершенно нереально. Об этом будет речь ниже.

Из того обстоятельства, что число видов обычно бывает сходно в сходных биоценозах разных мест, можно сделать заключение, что «*количество различного рода животных, могущих жить вместе в области однородного типа, быстро достигает точки насыщения*» (Элтон).

Этот вывод является очень важным как для теоретического понимания биоценоза, так и для практики нашего вмешательства в биоценоз; ясно, что в случае внедрения в биоценоз какого-либо нового вида он во многих случаях сможет существовать лишь за счет какого-то другого, сходного с ним по пищевым стремлениям. Пример можно видеть в попытках внедрить американскую норку в Карелии, где она не смогла занять место европейской, и акклиматизация, видимо, не прошла успешно.

Производительные возможности каждого природного комплекса ограничены, пока мы не начнем их обогащать в наших целях. Поэтому мы должны решительно и в большом масштабе вмешиваться в природу в целях увеличения ее производительных сил.

Цепи и циклы питания. Следующим моментом в экологии биоценозов являются взаимоотношения между компонентами биоценозов. В основе этих взаимоотношений лежат отношения питания. Отношениями питания в значительной (но не в полной!) мере определяется структура биоценоза и числовые соотношения его компонентов. Для понимания биоценоза необходимо изучить эти взаимоотношения.

Элтон, в упомянутой уже не раз книге, вводит с этой целью два понятия: «цепи и циклы питания» и «пирамида чисел». Питание — главное занятие животного, первое стремление каждого животного — найти соответствующую пищу. Последняя у разных видов различна. Одни виды с разнообразной диэтой (эйрифаги), другие очень ограничены в выборе пищи (стенофаги), но для всех видов животных первоисточником пищи является растительность. Растительноядными животными питаются плотоядные, этими в свою очередь нередко кормятся другие хищники. Третья группа животных может быть названа мусорщиками, так как они поедают трупы и другие отбросы животного и растительного происхождения. Плотоядные в свою очередь делятся на хищных и паразитов. Серия видов, начинающаяся растительностью и растительноядными видами и заканчивающаяся обычно крупным хищником, составляет так называемую «цепь питания». В биоценозе обычно имеется целый ряд таких цепей питания. Между ними существует в свою очередь взаимодействие, так как отдельные звенья цепей или постоянно или временно, например, в случае недостатка пищи, питаются звеньями других цепей. Все вместе они составляют «цикл или круг питания», представляющий иногда сложную сеть.

По Мёбиусу, сеть эта так плотно сплетена, что, потянув за одну ячею, мы невольно потянем за собой и другие. Выяснение при помощи детального изучения какого-либо конкретного биоценоза вопроса о том, в какой мере мнение Мёбиуса, воспринятое затем многими без проверки, отвечает действительности, составляет одну из самых первых очередных задач экологии и имеет для нас большое практическое значение.

В основе всех цепей питания лежат растительные, аутотрофные, накопляющие энергию и строящие органическое вещество растения. От обилия растительности будет зависеть обилие животных, от характера растительности и составляющих ее видов в значительной мере зависит подбор животных, если не видов, то основанных на пищевых адаптациях жизненных форм. Подбор этот зависит не только от массы и общего характера растительности, но и от химизма отдельных растений.

В качестве примера пищевых взаимоотношений, существующих в биоценозах, можно привести биоценоз прерии в изображении Шелфорда (Shelford, 1937, рис. 111).

Круги и эллипсы в диаграмме биоценотических отношений заключают животных, служащих пищей одним и тем же хищникам, и группы видов, питающиеся одинаковой пищей. Стрелки ведут от животных, служащих пищей, к тем, чьей добычей они являются. В схеме биоценоза прерии мы видим ряд цепей питания. Например: 1) растительность → мелкие насекомые → другие насекомые, питающиеся на растениях и первой группой

насекомых, пауки и фаланги → жабы → полосатые ужи и гремучие змеи; 2) растения → мыши → гремучие змеи → или волки, койоты, барсуки; 3) растительность →

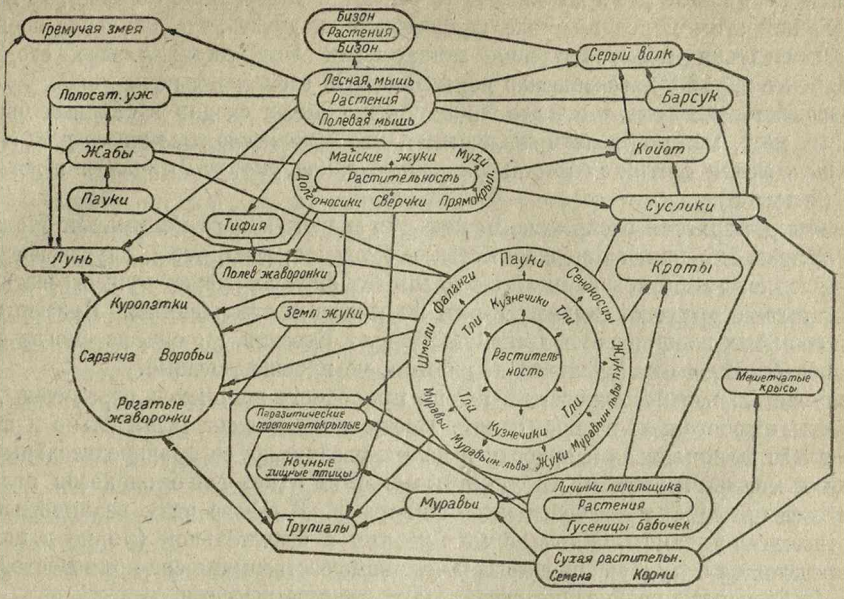


Рис. 111. Схема пищевых связей биоценоза прерии.

Стрелки идут от добычи к хищнику, от пищи к ее потребителю. (По Shelford.)

насекомые → жаворонки, воробьи, куропатки → луни; 4) растительность → насекомые → суслики → койоты, барсуки, волки и т. д. Между различными цепями существует связь. Волки, например, уничтожают бизона; если почему-либо волки возрастают в числе, число бизонов становится меньше. Волки начинают усиленно поедать мышей. Уничтожение мышей может заставить койота, или лугового волка, поедать больше сусликов, благодаря чему увеличивается число насекомых. Это несомненно окажет влияние на значительную часть других компонентов биоценоза.

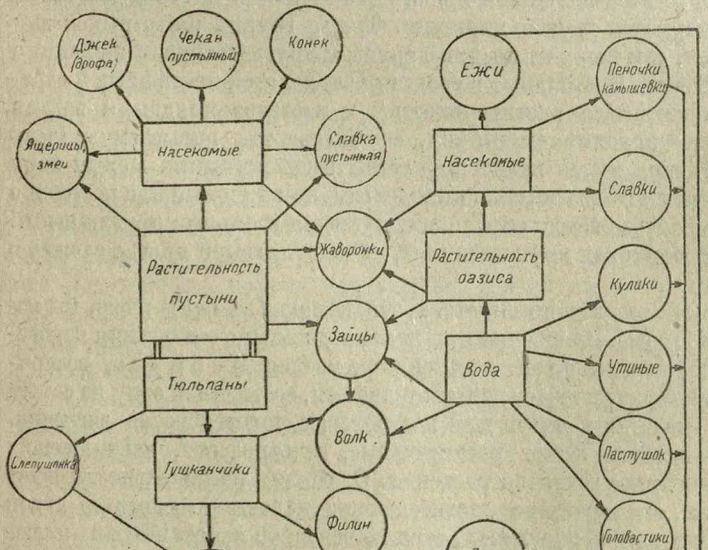


Рис. 112. Схема пищевых взаимоотношений в пустынном биоценозе Бетпак-Дала. (По Кашкарову.)

Другой цикл питания, менее сложный, чем в прерии, имеем мы в пустыне, например в Бетпак-Дала (Кашкаров, 1935, рис. 112).

Скудная растительность, размножающаяся главным образом вегетативно, несмотря на свою значительную, благодаря пространству, массу, не в состоянии прокормить зерноядных птиц, а потому их нет. Насекомые, живущие здесь за счет растительности, крайне ограничены, как в числе видов, так и количественно, и представлены главным

образом чернотелками (*Tenebrionidae*), питающимися преимущественно разлагающейся растительной массой. За счет этого незначительного количества насекомых существуют немногочисленные насекомоядные птицы и немногочисленные же ящерицы и редко встречающиеся змеи. На этом и кончаются эти две трехчленные «цепи питания». Здесь нет даже хищных птиц. Другой базой для животных компонентов являются в Бетпак-Дала луковицы тюльпанов, быть может, и другие луковичные. Они дают возможность жить бесчисленным тушканчикам и некоторому количеству слепушонки. Тушканчики и слепушонка служат пищей совам и филину. Тушканчиков же, вероятно, ловит при случае и волк. Таким образом и здесь цепь питания не более, как трехчленная. В оазисах цепей питания больше. Такие птицы, как утки и кулики, связаны с водой, мелкие птицы связаны с насекомыми, служа добычей совам; песчанки и тушканчики, живущие за счет растительных ресурсов, служат добычей сов и филина, быть может — волка; зайцы, связанные с растительностью оазиса, кормят волка и филина. Еж, питающийся насекомыми и выходящий в ночное время, уничтожается совами.

Биоценоз каменистой равнины и биоценоз оазисов настолько тесно переплетаются между собою, что можно говорить об одном биоценозе пустыни. Также группировки дня и ночи столь тесно сплетены между собою в отношении питания, что их нельзя рассматривать как отдельные биоценозы. В биоценозе одни члены связаны между собою непосредственно, другие — через посредство третьих звеньев. Некоторые виды, как, например, рябки (*Pterocletes*), прилетающие временно в пустыню к ключам на водопой, а тем более пролетные птицы (например гуси) связаны с биоценозом более рыхлой связью, чем остальные.

Знание основных циклов питания является безусловно важным для понимания биоценоза. Однако по этому вопросу сделано еще слишком мало. Мы имеем всего несколько примеров, иллюстрирующих с этой точки зрения биоценозы: прерии (Шелфорд), тундры (Хэвиленд), пустыни (Кашкаров и Курбатов, работа Кашкарова о пустыне Бетпак-Дала), соснового леса в верещатниках Англии (Richards, 1926), Медвежьих островов (Summerhayes and Elton, 1923), парковой страны осин и прерий Манитобы (Bird, 1930), Хибинской горной страны (Фридолин, 1936), несколько примеров биоценозов моря, и еще нескольких биоценозов.

Помимо своего теоретического значения для понимания биоценоза, как явления природы, *изучение циклов питания имеет огромное практическое значение, так как на нем должен базироваться целый ряд мероприятий в области рыбного хозяйства, борьбы с вредителями, охраны природы и т. д.*

Следует сказать, к сожалению, что как приведенные схемы цепей и циклов питания, так и все остальные далеко недостаточно детальны и являются в значительной мере теоретическими, основанными не на длительном стационарном изучении данного биоценоза, а на анализе ограниченного количества желудков, добытых во время маршрута, и на основе имеющихся данных о питании того или иного вида. А данные эти, как было указано в главе о факторах, за единичными исключениями, весьма недостаточны. Схемы пищевых взаимоотношений в биоценозе, подобные вышеуказанным, имеют лишь общее ориентировочное значение. В практике нам важнее бывает детальное изучение отдельных цепей питания, пищевых связей видов, почему-либо нас интересующих, например, промысловых животных, животных акклиматизируемых и т. д.

Элтон указывает на одну очень важную черту цепей питания: на *размеры различных звеньев*. Для каждого вида имеется оптимум величины пищи, каждый вид ест пищу, величина которой заключена в определенных пределах. Также важно и количество пищи, находящееся в определенном соотношении с величиной ее. Как правило, каждое звено в цепи питания превращает пищу меньшего размера в более крупную. Так как величина животных имеет свои пределы, то в каждой цепи обычно бывает не более пяти членов.

В море большинство цепей питания начинается с мелких организмов растительного планктона, оканчиваясь крупными хищными рыбами и млекопитающими. Например: диатомовые водоросли → веслоногие раки из рода *Pseudocalanus* → рыбка песчанка (*Ammodytes*) → сельдь, треска, чайки и другие птицы, акулы.

Ограниченность числа звеньев объясняется двумя причинами. Первая заключается в том, что каждое последующее звено должно быть крупнее предыдущего, чтобы быть в состоянии его одолеть и им питаться. При этом в размерах хищников и их добычи

обычно существует значительная разница, почему уже через несколько звеньев в цепи питания достигается предельная величина. Если бы существовали еще более высоко стоящие звенья, размеры хищника были бы столь велики, что ему для питания надо было бы очень много добычи, а для этого у него должен был бы быть очень большой охотничий ареал, обегать или облетать который было бы весьма затруднительно.

Животные из звеньев, ближайших к началу цепи питания, занимают меньшие, иногда ничтожные ареалы, животные с противоположного конца цепи питания — большие ареалы обитания, так как им нужно больше пищи. Песчанки в пустыне живут большими колониями, тесно друг около друга, а канюк-курганник имеет очень большой охотничий ареал. Еще большие охотничьи ареалы имеют орлы. Животное, которое могло бы питаться последними, должно было бы иметь столь большой охотничий ареал, что не смогло бы облетать или обежать его в поисках добычи. Возможно, что такого рода противоречие было причиной вымирания многих гигантских форм исчезнувших животных.

«Пирамида чисел». Следующая закономерность в отношении цепей питания, связанная с первой, т. е. с увеличением размеров последующего звена, является уменьшением живой массы в каждом последующем звене. Получается это потому, что далеко не вся масса первого звена превращается во второе, служа в качестве пищи второго звена. Значительная часть вещества тратится на производство энергии во время жизнедеятельности организмов. Кроме того каждое животное должно производить достаточно потомства для того, чтобы вид не исчез в борьбе с невзгодами физическими и служа пищей хищников.

Вес растительного планктона больше веса коловраток и ракообразных, питающихся им, а вес последних больше веса рыб, для которых они служат питанием. Обычно, чем больше масса начального звена, тем, при прочих равных условиях, больше масса последующих звеньев. В конечном итоге количеством растительного планктона в море определяется, например у побережья Чили, количество веслоногих птиц и морских львов (Murphy, 1925). Но каждое правило имеет свои исключения. Так и увеличение размеров в каждом звене не всегда имеет место. Недостаток величины может компенсироваться различными свойствами: большой активностью, приспособлениями для нападения, стадностью и т. д. Но, как правило, в каждой цепи питания наблюдается постепенное увеличение размеров и уменьшение числа особей в звеньях. Элтон называет это «пирамидой чисел».

Наличие «пирамиды чисел» является характерной чертой каждого биоценоза.

Ниши. Биоценозы весьма различны, но общий план всякого биоценоза везде тот же самый. Место, которое животное занимает в нем, место, определяемое прежде всего его величиною и привычками питания, Элтон называет *«нишею»*, а Гринелл (Grinell, 1928) *«экологической нишею»*. «Ниша» определяет то, что животное делает в биоценозе — место, занимаемое им в жизни последнего. Отличие экологического рассмотрения животного от систематического заключается в том, что систематик рассматривает, что представляет собой животное, а эколог интересуется тем, что животное делает в биоценозе, интересуется его «нишею». Часто совершенно различные по своему систематическому положению животные занимают одинаковые ниши: слепушонка *(Ellobius)* в Азии и *Thomomys* в Северной Америке занимают одну нишу. Степной удав в Евразии и гремучая змея в Северной Америке занимают примерно одну нишу; одну нишу в сообществе пустыни занимает кенгуровая крыса *(Dipodomys)* в США и *Gerbillus* в Средней Азии, вилорогая антилопа *(Antilocarpa americana)* в Северной Америке и джейран *(Gazella subgutturosa)* в Азии и т. д.

Тщательное изучение «ниш» отдельных компонентов биоценоза необходимо для понимания последнего, для понимания взаимоотношений его членов. А понимание это нужно в целом ряде практических вопросов, касающихся биоценозов различных типов природного комплекса.

В области изучения пищевых взаимоотношений внутри биоценозов мы наталкиваемся на целый ряд интереснейших явлений, как например «конкуренция» некоторых видов, питающихся одним кормом; помощь, оказываемая одними видами другим, например сбрасывание клестами еловых шишек вниз на землю, где ими питается белка, и ряд других. Интересны, в практическом отношении, связи между насекомыми и другими насекомыми, которые паразитируют на них. Обитая в стадии личинок в своем хозяине, они разрушают организм последнего, выходя из него как свободно живущие насекомые. Их используют для борьбы с вредителями.

СТРУКТУРА, ИЛИ МОРФОЛОГИЯ, БИОЦЕНОЗОВ И ИХ СИСТЕМАТИКА

Структура биоценозов. Выражением экологических отношений членов биоценоза к внешним физическим факторам и взаимоотношений компонентов биоценоза между собою является *структура* биоценоза, его *морфология*. Последняя отнюдь не является чем-то самодовлеющим: она есть выражение прежде всего отношений членов биоценоза к среде, а также и друг к другу; структура биоценоза есть интегрированная реакция его компонентов на экологические (физические и биотические) факторы. Всякий биоценоз так или иначе организован, и организация эта зависит от того, как связаны компоненты со средой и между собою.

Ядро биоценоза и сезонные аспекты. В каждом биоценозе стран с умеренным климатом существует постоянное *ядро* из форм оседлых, наилучше приспособленных к данным климатическим условиям, переносящих все крайности последних, и группы членов, появляющихся в составе биоценоза лишь в определенные сезоны или представляющих значительные колебания численности в различные сезоны. Эти изменения, или *сезонные аспекты*, зависят от того, что некоторые группы организмов находят для себя в данном месте подходящие условия лишь в определенные сезоны: например, лемминг, песец, белая сова могут жить и находить пищу в тундре в течение всего года, а многочисленные кулики, гусиные и т. д. находят там свои условия существования лишь в летнее время. Популяция биоценоза варьирует прежде всего в зависимости от колебаний внешних факторов, действующих или непосредственно на организм животных, или через посредство пищи. Зимой, например, в лесу должны исчезать группы видов, питающихся листьями, а также большинство насекомоядных, например, те виды птиц, которые добывают насекомых в «подстиле» леса; остаются зерноядные, а из насекомоядных те, что добывают пищу в древесном ярусе.

Колебания численности некоторых видов и даже появление их целиком в одно время и исчезновение в другое зависят у многих видов от внутренних причин, от установившегося у них ритма в жизненном цикле; но этот ритм выработался у них, как реакция на ритмы среды внешней. Роль отдельных компонентов биоценоза, преобладание их в числе и влияние на остальных членов биоценоза также зависят от экологических свойств этих доминирующих членов и экологических свойств остальных компонентов. От тех же свойств зависит и распределение отдельных компонентов по занимаемой биоценозом территории.

Подчиненные группировки. Кроме сезонных аспектов биоценозы могут распадаться и на подчиненные группировки иного порядка и значения. Так, например, в зависимости от экологических особенностей и отношения к суточному ритму, составляющие биоценоз животные могут быть разделены на деятельных днем и деятельных ночью. Если взять в качестве примера дубовый лес или ореховый, то целый ряд насекомых (жуки, клопы, бабочки, мухи и т. д.), большое количество птиц (зерноядных, насекомоядных и хищных и других позвоночных) ведут в лесу дневной образ жизни. По ночам появляются другие насекомые, например жуки, летают ночные бабочки, начинают активную жизнь мыши, крысы (в ореховом лесу), сони, барсуки, за насекомыми охотятся в сумерках козодой и летучие мыши, за грызунами и птицами — совы. Получается впечатление, что существуют как бы два хорошо разграниченных биоценоза, дневной и ночной. Они, однако, тесно связаны между собою, ибо многие дневные животные кормятся ночными, добывая их из убежищ, где они укрываются днем, и наоборот, некоторые ночные нападают на дневных в местах их ночевок, как болотная сова нападает на ночующих на камышах скворцов; мыши и крысы, деятельные ночью, проявляют некоторую деятельность и днем и т. д.

Различия между дневными и ночными группировками наблюдаются также в биоценозах водной среды.

К этой группе явлений относятся общеизвестные вертикальные миграции планктона и питающихся им нектонных организмов. Благодаря этим миграциям мы имеем значительные *отличия в составе биоценоза днем и ночью*, как бы разделение его на два подчиненных биоценоза.

Исходя, однако, из вышеприведенного определения биоценоза, нет никакой нужды рассматривать указанные дневную и ночную группировки как отдельные биоценозы. Гораздо правильнее и практичнее рассматривать эти группировки лишь как суточные аспекты одного биоценоза.

Имеется ряд работ, посвященных вопросу об активности ночных животных и неактивности дневных ночью. Исследования эти показали, что многие факторы являются ответственными за суточный ритм указанных групп животных. У некоторых грызунов ночная активность вызывается голодом (лесная мышь, Microtus). В других случаях голод не играл роли, а вызывалась активность изменением освещенности, увеличением относительной влажности, падением температуры и скорости испарения. (Park, 1931, 1932, 1935, 1936, 1937). В области «ночной» экологии еще многое остается сделать и прежде всего надлежит разрешить вопрос о причинах ночного образа жизни отдельных видов.

Существуют различия в составе биоценозов и в более короткие периоды, нежели день и ночь. Эти различия связаны с перекочевкой многих компонентов биоценоза в известные часы из одной части территории, занятой биоценозом, в другую, или из одного биоценоза — в другой. Целый ряд видов проявляет в некоторых биоценозах активность два раза в день, утром и перед вечером. Это наблюдается, как правило, в биоценозах пустынь. Конечно, для того чтобы составить себе вполне ясное представление о биоценозе, о его *структуре*, *как реакции на определенные условия среды*, необходимо ясно себе представлять указанную двойственность большинства биоценозов, состоящих из двух различных групп животных, из которых одна как бы сменяет другую, и они работают поочередно. «Ниши», не занятые дневными компонентами, заполняются ночными и обратно.

Кроме указанных дневных и ночных группировок, биоценоз уже при беглом обзоре нередко распадается на *ряд подчиненных группировок, которые однако вряд ли целесообразно изучать как подчиненные биоценозы*. Эти группировки зависят от того, что в различных частях территории, занятой определенным биоценозом, существуют все же некоторые различия в физических условиях. В связи с этими различиями наблюдаются прежде всего различия в растительности, а за ними — и в животных компонентах биоценоза. Например, в степи имеются более возвышенные места (плакорная степь) и пониженные места, заливаемые весеннею водою (поды). Те и другие являются степью, но животное население подов несколько отличается от животного населения плакорной степи. Существование различных группировок налицо. Точно так же, например, существуют известные различия в населении различных ярусов леса — подземного, наземного, травяного, кустарного, древесного. Более сомнительно, однако, чтобы ярусы в лесу можно было рассматривать как биоценозы, также нет надобности изучать как биоценозы плакорную степь и поды. Нас может интересовать лес как целое, степь как целое. Их мы и должны рассматривать как биоценоз, учитывая и дневной и ночной аспекты, учитывая жизнь ярусов, жизнь пода и плакорной степи в их связи между собой. Такое изучение будет более плодотворно, а следовательно, ближе к истине.

Население ярусов составляет не отдельные биоценозы, но ярусы являются органической частью биоценоза леса, элементом его структуры.

Стадии развития биоценоза. Выше было указано на те трудности, которые существуют при определении границ и объема биоценозов. Трудности эти, однако, исчезают, если принять данное выше определение биоценоза. Если считать, что понятие *биоценоз* должно быть приложимо к крупным объединениям, как тундра, тайга, лиственный лес, степь, пустыня, тропический лес, со стороны их растительной части соответствующим экстенсивным формациям (Шелфорд) и отвечающим в их территориальном выражении «зонам жизни», которые мы признали основными подразделениями арены жизни (суши), то эти объединения распадаются на ряд меньших объединений. Последние не все равноценны. Одни из них являются стадиями развития других. Например, в песчаной пустыне за стадией барханных голых песков следует стадия появления первых пионеров, заселяющих эти пески и кладущих начало их закреплению; за нею идет стадия закрепленных барханных песков, представляющих максимум развития жизни в песчаной пустыне; далее, благодаря самой растительности и деятельности грызунов, происходит иссушение почвы и гибель растительности; пески раздуваются, снова становятся подвижными, и весь процесс может повторяться. Наличие указанных стадий развития также определяет структуру биоценоза, и для понимания биоценоза, для понимания как его внешних отношений к среде, так и отношений внутри него следует ясно представлять себе стадии развития биоценоза.

Вопросы терминологии. Все это делает необходимым создание терминологии для описания биоценозов. Без такой терминологии нельзя описывать биоценоза, нельзя дать точного описания конкретных структур, нельзя сравнивать между

собою различные биоценозы, а главное — трудно дать описание динамики биоценоза, его жизни, или же описание это будет бессистемным, переходящим от одной связи к другой, и не даст нам представления о биоценозе как целом. Последнее же совершенно необходимо и для понимания частей. Недостаток терминологии делает затруднительным описание животных компонентов биоценоза в ясных, простых и понятных выражениях.

У ботаников для описания растительной части биоценоза, называемой некоторыми из них «фитоценозом», существует ряд терминов: формация, ассоциация, синузия и т. д. Применение целиком ботанической номенклатуры к изучению животных компонентов не годится, ибо многие ботанические термины не применимы к подвижным и активным животным. В то же время терминология, относящаяся к животным компонентам, должна согласоваться с таковой для растительных компонентов. Имея это в виду, Смит (Smith, 1928), Шелфорд (Shackleford, 1929), Бёрд (Bird, 1930) и другие американские авторы, в согласии с Шелфордом (Shelford and Towler, 1926) и следуя Клементсу (Clements, 1928), употребляют особую номенклатуру для описания, как они выражаются, «сообществ», т. е. биоценозов, номенклатуру, основанную на подвижности и деятельности животных.

Основной единицей при описании растительности у ботаников является «ассоциация». Термин «plantes associées», введенный Гумбольдтом, употреблялся разными авторами (ботаниками) в различных смыслах. Брюссельский конгресс 1910 г. остановился на следующем определении (относящемся к растительной части сообщества, а не ко всему сообществу, куда входят и животные компоненты): «Ассоциация есть растительное сообщество определенного флористического состава, представляющее однородную физиогномию и растущее в однообразных условиях местообитания. Ассоциация есть основная единица синэкологии».

Клементс строит свою классификацию растительных «сообществ» на базисе развития.

Сообщество, по мнению Клементса, создается не сразу. Оно развивается в процессе постепенной смены одного сообщества другим или в процессе «*сукцессии*». Единица сукцессии, охватывающая развитие ассоциации от «начальной стадии» (initial) до «завершающей» (climax) называется «*рядом*» (sere). Наиболее крупной единицей растительности является *формация*, являющаяся продуктом климата области, ею занимаемой, и климатом контролируемая. Примером формации являются тундра, тайга, степь и др. Каждая формация является завершающим типом растительности для данной климатической области. Каждая формация состоит из нескольких ассоциаций. Например, формация травянистых равнин состоит в США из настоящей прерии в более увлажненных районах, из смешанной прерии в областях с умеренными осадками, из низкотравных равнин в более сухой западной части и из пустынных равнин в засушливом юго-западе. Все это, по Клементсу (1929), ассоциации (см. также Carpenter, 1940).

В рядах развития ассоциации соответствует *ассоциес*. Формация и части ее, ассоциации, изменяются столь медленно, что мы этого не замечаем. Ассоциес, наоборот, имеет более ограниченное существование во времени, уступая место другой ассоциес, и в конце концов переходя в завершающую ассоциацию. Так, например, сообщества, состоящие из рогоза (*Typha*), камыша (*Scirpus*) и тростника (*Phragmites*), являются, лишь временно существующими, уступающими место другим сообществам по мере обмеления водоема, т. е. они представляют собой ассоциес. Ассоциация, состоящая не из нескольких доминантов, господствующих видов, но из одного, носит название *консоциации*, например, чистые заросли житняка (*Agropyrum*), или ковыля (*Stipa*), или гумая (*Andropogon*) в степи образуют консоциацию. В ряду развития последней соответствует консоциес, например, чистые заросли тростника или рогоза. Внутри ассоциации или консоциации, характеризуемых определенными доминантами, могут встречаться сообщества локализированные или временные (сезонные), характеризуемые своими субдоминантами, их американцы называют *обществом* (Society), а соответствующие им стадии — *социес*. Далее следуют подразделения последних.

Указанные соотношения видны из сопоставления:

Формация (Formation)

Единицы завершающие (Climax)	*Единицы ряда* (Sere)
Ассоциация (Association)	Ассоциес (Associes)
Консоциация (Consociation)	Консоциес (Consocies)
Общество (Society)	Социес (Socies).

На основе этой классификации растительных группировок упомянутые выше авторы дают терминологию применительно к животным компонентам «сообщества» (биоценоза, *Д. К.*).

Американские авторы различают и для животных компонентов сообщества (биоценоза) завершающую стадию и ряды развития. Животные входят в то или иное сообщество, соответствующее одному из вышеуказанных подразделений формации, ассоциации или ассоциес. При этом для животных компонентов каждого из них предлагается свой термин.

Применение идеи развития всегда является благотворным. Поэтому предлагаемый Клементсом принцип описания сообществ с учетом их развития мы считаем правильным, хотя о предлагаемой им терминологии могут быть разные мнения.

Кроме того, указанные выше авторы предлагают при описании сообществ применять еще следующие термины, которые, как нам кажется, помогают расчленить сложное явление, именуемое биоценозом, и лучше понять жизнь живой природы, если только, конечно, не останавливаться на этой стадии изучения, что, к сожалению, делают американские авторы, а, пользуясь данными понятиями как канвой, стремиться понять сложный узор экологических взаимоотношений между конституентами биоценоза.

Конституенты — все животные формы сообщества

А. *Первичная классификация для описания структуры сообщества*, основанная на продолжительности периода деятельности.

а) Предоминанты — конституенты, выдающиеся своей численностью или влиянием в сообществе, встречающиеся в течение всего года или всего деятельного или активного сезона.

б) Сезонные формы — те многочисленные или влиятельные конституенты, которые присутствуют или активны только в течение части года.

в) Флюктуирующие предоминанты — предоминанты в течение периода, когда они преимущественно важны вследствие сильного возрастания в числе или усиления деятельности.

Б. *Вторичная классификация, основанная на влиянии вида в сообществе.*

а) Инфлюенты (influent) — конституенты, которые явно важны в балансе сообщества благодаря их изобилию, скоплению или характеру и интенсивной деятельности.

б) Субинфлюенты (subinfluent) — конституенты, влияющие на жизнь сообщества, но менее важные, нежели предыдущая категория.

Приведенная терминология дает возможность очень детально и в количественных терминах описывать животную часть биоценоза, причем это описание захватывает все сезоны и отмечает относительную роль каждого конституента. Она же дает возможность наметить линии, ведущие к развитию завершающей группировки. Известная аналогия может быть проведена между влиятельными предоминантами и доминантами у ботаников, между влиятельными сезонными формами и субдоминантами, ибо те и другие важны лишь в определенный сезон.

Термин «флюктуирующие предоминанты» не имеет аналогии в растительной экологии.

План строения животной части биоценоза. Основной план животной части биоценоза, выражаемый в приведенной номенклатуре, будет таков: в биоценозах имеется ядро из влиятельных предоминантов (оседлых форм), и вокруг этого ядра группируются различные сезонные группы и еще многие конституенты меньшего значения, чем субдоминанты.

Каждый биоценоз благодаря сезонному ритму делится на сезонные фракции, известные как societies в завершающей (climax) стадии и как socies — в стадиях развития. Эти группы делят год на *биотические сезоны*. Биотические сезоны определяются ритмами жизненного процесса и не совпадают с сезонами в обычном смысле слова.

Попытку графически изобразить схему структуры сообщества (биоценоза) мы находим у Смита (рис. 113).

Приведенная классификация «категорий» сообществ требует проверки в поле. Ее достоинством является и то, что она увязывается с классификацией, применяемой ботаниками, является простой и исходит из идеи развития. Вряд ли целесообразно при описании биоценозов применять еще более дробные понятия, встречающиеся иногда в литературе.

Здесь надо оговориться. Мы не должны ограничиваться, как это делают американцы, описанием структуры биоценоза. Это было бы чисто формальным подходом. Указанная схема структуры — лишь канва, по которой мы должны изучать экологию биоценоза и его компонентов.

Систематика биоценозов. Биоценозы весьма разнообразны, как разнообразны условия, их создающие. Чтобы в биоценозах разобраться, плодотворно их изучать, необходимо их именовать и классифицировать.

Вопрос в основном сводится к тому, чтобы установить, какие именно растительно-животные группировки мы считаем нужным изучать как биоценозы, ибо, установив это, мы легко сможем их сгруппировать по тем или иным признакам.

Любые явления можно классифицировать различно, по разным признакам, в зависимости от назначения классификации. Поэтому прежде всего надо установить принцип классификации и дать схему, которая имела бы практическую рабочую ценность и была бы достаточно эластична, чтобы ее можно было применять в различных конкретных слу-

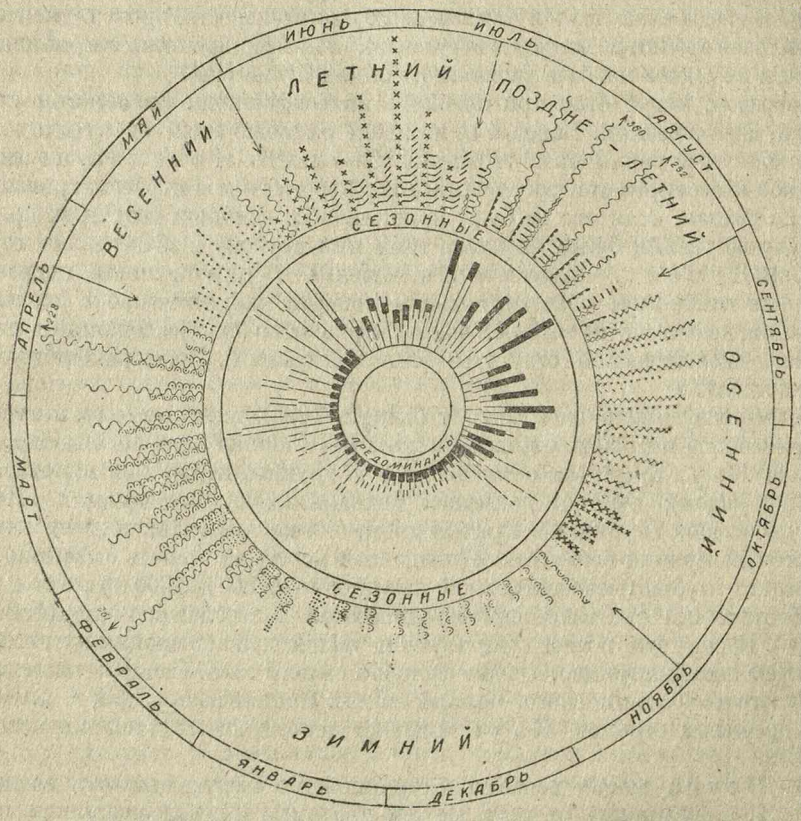


Рис. 113. Графическое изображение структуры сообщества *Peromyscus — Erythroneura — Dicyphus — Carychium presociety* кленово-дубово-вязового леса.

Внутренний круг показывает колебания численности трех беспозвоночных, по имени которых названо сообщество. Наружный круг изображает сукцессию сезонных сообществ, прибавляющихся к ядру предоминантов в течение годичного цикла. Каждая единица легенды представляет три особи. Единица площади равна 1 кв. м для беспозвоночных и 40 акров леса для птиц. Численность каждого вида показана длиной его символического изображения. (По S m i t h.)

чаях. Кроме того, само собою разумеется, желательна такая классификация, которую можно было бы применять одновременно и к растительным компонентам биоценоза и к животным, ибо биоценоз состоит из тех и других в равной мере.

В ботанической литературе имеется много попыток дать классификацию «растительных сообществ»; единомыслия в этом вопросе нет. Но во всяком случае у ботаников должны мы искать отправную точку.

Вопрос о рабочем базисе для экологической классификации растительных сообществ разбирает Н и к о л с (N i c o l s, 1923). С точки зрения синэкологии, говорит он, основным принципом классификации должны быть отношения к среде. Классификация должна объединить биоценозы, сходные по отношению к среде, сходные и по внутренним взаимоотношениям. Последние хотя не целиком, но в значительной мере, также обусловли-

ваются характером среды. Среда — наиболее важный момент. Существуют три пути, которыми может быть выражено влияние среды на растительность.

1) Оно может быть выражено прежде всего характером самой растительности. Поэтому ассоциации могут быть классифицированы по их физиономии, т. е. по внешнему виду, который определяется экологической природой наиболее выдающихся растений ассоциации, природой и изобилием доминирующих видов.

2) Влияние среды выражается в распределении растительных ассоциаций по земле в зависимости от климата и почвы, причем под влиянием климата растительность становится однообразной, а почвенные условия мешают развитию однообразия. Таким образом в классификации надо различать климатические формации (формации мезофильного лиственного леса, ксерофитной прерии, формация пустыни) и физиографические (формация болот, скалистых нагорий и т. д.).

3) Влияние среды сказывается в изменениях растительности, происходящих во времени. С этой точки зрения ассоциации могут быть классифицированы по принципу последовательности их смены на базе развития (в рядах сукцессии).

Таким образом, могут быть три принципа классификации: физиономический, географический, динамический. Каждый из них дает рациональную основу для классификации и используется различными экологами. По мнению Николса, ни одна схема экологической классификации растительных сообществ не может рассматриваться, как экологически полная, если она не будет принимать во внимание всех трех принципов, в каждом случае уделяя более внимания тому или другому в зависимости от обстоятельств. Сам Николс, характеризуя отношение к среде крупных подразделений растительности какой-либо области, выдвигает сперва климатические и физиографические формации, подчиняя их затем отношениям развития (сукцессиональные ряды) или физиономии и экологической структуре (тип ассоциации). Итти, рекомендует он, от общего к частному.

Другой американский эколог, Клуг (Klugh, 1923), ищет систему, которая могла бы быть применимой и к растительным и к животным компонентам сообщества.

В системе Клуга ценозы объединяются в группы, которые он называет *систазис* (стоящий рядом); группы последних объединяются в ассоциации. Например, ценозы на небольших глубинах с илистым дном, песчано-галечниковым и скалистым, объединяются в верхний бентический (придонный) систазис. Вместе с такими же ценозами со средних глубин (мезобентический систазис — от 200 до 1000 м) и с больших глубин (гипобентический систазис) они объединяются в ассоциацию дна (бентическую ассоциацию). Кроме того, в море существуют пелагическая ассоциация и литторальная. В ассоциацию леса, например, входит систазис сырого леса, систазис влажного леса, систазис сухого и субальпийского. Каждый из них состоит из ярусов и т. д. И в пределах яруса древесных стволов Клуг выделяет ценозы живых стволов и ценозы стволов мертвых.

Система Клуга может показаться стройной, но следует отметить ее известную формальность, оторванность от потребностей практики и невыдержанность принципа (ценозы ярусов, ствола дерева и т. д.). Поэтому на систему Клуга следует смотреть лишь как на попытку, требующую дальнейшей разработки.

Определенным подразделениям арены жизни: зонам, биотопам и т. д. соответствуют определенные биоценозы. Надо установить, какие ценозы представляют для нас интерес.

Зооэколог должен пользоваться в своей работе какой-то системой биоценозов. Пока в зооэкологии ее нет. Ее следует разработать. Установить правильную систему биоценозов мы сможем лишь тогда, когда будем хорошо знать биоценозы, их состав, экологию, степень обособленности их «хозяйства» (Haushalt Мёбиуса). Пока же при конкретной работе в каком-либо районе можно рекомендовать описание биоценозов по «зонам жизни» (климатические формации), а в пределах их по биотопам, определяя последние по доминирующим формам; затем — выяснить генетические отношения ценозов (сукцессионные ряды) и при описании применить метод описания рядов развития, сходящихся к завершающей формации.

Но суть изучения биоценозов заключается не в их классификации, а в изучении их экологии, т. е. конкретных отношений компонентов биоценоза к физическим факторам среды и между собою. Структура и система биоценозов нужны лишь как канва для изучения их экологии, формальное направление в изучении биоценозов, наблюдаемое у американских экологов, не заслуживает подражания.

ЖИЗНЬ БИОЦЕНОЗА ВО ВРЕМЕНИ (ДИНАМИКА БИОЦЕНОЗОВ)

Регулярные и нерегулярные колебания чисел. Количественная сторона жизни биоценозов является одним из важнейших вопросов экологии последних и экологии некоторых их компонентов. Лишь постоянно учитывая изменения численности животных, можно составить правильное представление о жизни биоценоза, о его динамике.

«Периодические» массовые колебания числа особей. Как и все в природе, биоценозы непостоянны, они изменяются. Изменяется в них число особей, так как последние умирают и вновь нарождаются; различные особи выходят за пределы биоценоза и снова входят в него; входят сюда особи и из других биоценозов. Это чисто количественные изменения биоценоза, лишь при переступании определенных границ, когда изменяется роль его отдельных членов, переходящие в качественные. Но биоценозы могут изменяться и качественно: одни виды могут выключаться, другие входить в них. Такого рода изменения могут несколько глубже нарушать ту динамическую систему, которую представляет биоценоз, но последний еще не прекращает своего существования. Наконец, количественные и качественные изменения могут быть настолько глубоки, что существовавшая динамическая система нарушается, доминирование прежних видов сменяется доминированием других, физиономия и экология биоценоза изменяется. Иначе говоря, мы видим смену одного биоценоза другим. Тогда мы говорим о так называемой *сукцессии*.

Следует ли здесь говорить только о смене или о развитии биоценозов — об этом уже было сказано выше, в главе о понятии биоценоза, и будет еще сказано ниже.

Изменения численности в биоценозах могут иметь нерегулярный, более или менее случайный характер или быть строго регулярными, периодическими (суточные, сезонные изменения). Наконец, есть такие колебания численности животных в биоценозе, которые многими принимаются за периодические колебания, другими же их периодичность отрицается. Так как эти колебания носят массовый характер и имеют большое значение для хозяйства, мы с них и начнем рассмотрение колебаний численности в биоценозах. Факты массовых колебаний численности различных животных известны были очень давно. Уже в средние века в ряде европейских стран известны были случаи массового размножения грызунов, носившие характер стихийного бедствия. В литературе можно найти (Elton, 1931, Формозов 1937) указания на годы этих вспышек. Такие массовые размножения описываются и в русских летописях.

В настоящее время имеется масса работ, посвященных колебаниям численности мышевидных и других грызунов, или так называемым «мышиным напастям».

О характере этих вспышек можно судить по следующему описанию вспышки «мышиной напасти» в 1923 г. на юго-востоке РСФСР, даваемому Свириденко (1923).

«В этом году во многих местах юго-востока России «полевые мыши», вернее различные виды мелких грызунов, размножились в таком громадном количестве и принесли урожаю полевых культур такой большой урон, что многие крестьяне, не собрав даже семян на своих пашнях, не решались засевать озимые, боясь, что до весны мыши уничтожат все всходы. Полевые мыши к осени не только не уменьшились, но, наоборот, продолжали размножаться и расселяться, занимая все большую и большую площадь земель, как пахотных, так и целинных... Площадь, пораженная мышами, достигла нескольких сот тысяч десятин. Плотность нор на наиболее зараженных участках доходила до 30 000 на десятину; из них после забивки открылось около 10 000 жилых нор... Более тщательное изучение распространения грызунов и собранные коллекции говорят за то, что эти полевые грызуны местного происхождения, что они были здесь и раньше, но в незначительном количестве, а за последний год, благодаря некоторым благоприятным для них условиям, размножились и стали быстро расселяться». Таких эпидемий грызунов-вредителей в литературе описано много. Исторические данные о массовых размножениях мышевидных грызунов в СССР приводит Виноградов (1934).

Значительные колебания численности обнаруживают промысловые (пушные) млекопитающие.

Сетон Томсон (Seton, 1912) описывает колебания числа зайцев в долине реки Макензи: их были «миллионы в 1904 г., вовсе не было в 1907 г.». То же самое относительно 1903—1904 гг. подтверждает Прибл (Preble, 1908). В 1901 г. было отмечено начало увеличения зайцев после периода почти полного их исчезновения. В 1903 г. увеличение достигло максимума, и зайцы причиняли огромный вред. «Во

многих местах густые заросли ивы и других кустарников были съедены почти до основания... Многочисленные следы зимних западней и тысячи шкурок белого зайца усеивали окрестности брошенного индейского лагеря, указывая, что это место было излюбленным местом как для зайцев, так и для индейцев в течение истекшей зимы».

Мы находим интересные примеры колебания числа пушных зверей, измеряемого по сборам шкур «Компанией Гудзонова залива», с 1821 по 1910 г. у Сетон Томсона и по 1914 г. у Хьюитт (рис. 114).

Конечно, число добытых заготовителями шкурок вовсе не является безусловным показателем числа животных в природе, так как размеры добычи могут зависеть от целого ряда других причин, среди которых огромную роль играют причины экономического и хозяйственного порядка. У Сетона и Хьюитт дакные приводятся за очень большой период времени. Кроме того, Компания Гудзонова залива — главная добывающая меха организация Канады, особенно северной, где условия сохранились

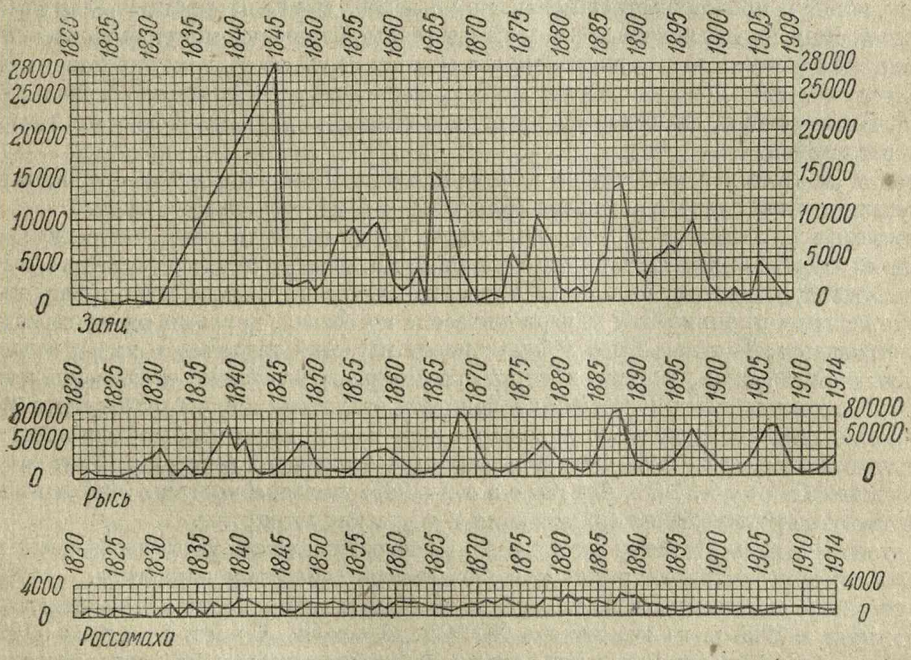


Рис. 114. Периодические колебания численности зайца, рыси и росомахи. (По Thomson из Hewitt.)

еще в их естественном виде; ее заготовки могут в известной мере служить показателем относительного изобилия каждого вида пушного зверя в Канаде.

Насколько велики бывают колебания численности, видно, например, из того, что заготовки названной Компанией в 1887 г. шкурок американского беляка дали 18 000 шкурок, а в 1890 г. — всего 3000 (Seton, 1910). Количество рысей, добытых в 1906 г., достигало 61 388, в 1907 г. — 36 201 и в 1908 г. — всего 9664. По С. П. Наумову (1938), который за показатель численности популяций также берет размер поступлений заячьих шкур от охотников, показатель этот меняется в разные годы в пределах до 32 раз. По Формозову (1935), «суточная добыча (белок) одного охотника, в урожайный год достигающая иногда 20—25 и даже 40 белок, в годы неурожайные падает до единиц».

Известны колебания численности особей у птиц. Неоднократно наблюдались спорадические вторжения саджи (*Syrrhaptes paradoxus*), родиной которой являются полупустыни Центральной и Средней Азии, в Европу. Тем, кто занимался количественным учетом птиц какой-либо местности в течение ряда лет, хорошо известно колебание числа особей некоторых видов. Так, в 1924 г. славки (*Sylvia communis*) составляли в Чимгане, близ Ташкента, ничтожный процент птиц, а в 1927 г. были близки к доминированию.

Точно также и у рыб наблюдаются большие колебания численности, в значительной мере (но не целиком) определяющие успехи «путины».

Огромные колебания численности наблюдаются в мире насекомых. Нередко эти колебания численности охватывают огромные территории, бывают связаны с массовыми перемещениями насекомых и являются крайне губительными для растительности как дико растущей, так и культурной. Общеизвестно колоссальное увеличение численности, свойственное так называемым стадным саранчевым, разлетающимся из очагов размножения иногда в очень далекие районы. Убыток от саранчевых достигал в отдельные годы до 40—50 млн. золот. рублей. Сильные вспышки размножения наблюдаются у непарного шелкопряда (*Porthethria dispar*), гусеницы которого объедают листву в лесах и садах, совершенно их оголяя. Массовые увеличения численности наблюдаются у совки гаммы (*Phytometra gamma*), причиняющей огромный ущерб посевам льна, конопли, сахарной свеклы. Огромный подъем численности видим мы у лугового мотылька (*Loxostege sticticalis*), наносящего огромный ущерб хозяйству.

При наличии массового размножения того или иного вида происходят очень глубокие изменения в биоценозе. Поэтому массовые колебания численности имеют очень большое значение в сельском хозяйстве и животноводстве, так как «мышиные напасти» и вспышки размножения насекомых-вредителей ведут к снижению урожая и понижению продуктивности пастбищ; большое значение имеют указанные колебания в охотничье-промысловом деле, где существуют даже такие выражения, как урожай дичи, урожай белки, неурожай зайца и т. д.

Поэтому понимание этих явлений, знание их причин является существенно необходимым. Мы должны пытаться так или иначе влиять на эти массовые размножения или во всяком случае их предугадывать. Поэтому массовые колебания численности являются предметом многочисленных исследований соответственных организаций.

В настоящее время достигнуто уже немало в понимании колебаний численности главнейших промысловых рыб; немало сделано для понимания колебаний численности вредителей — насекомых. Меньше сделано для понимания причин колебаний чисел у наземных промысловых животных; даже в отношении наиболее важных промысловых животных, как, например, белки или вредителей сельского хозяйства — грызунов и насекомых, — существуют еще большие разногласия. Причины бывают различны, иногда их легко обнаружить, в других случаях они очень сложны и не легко поддаются анализу. Но во всяком случае дело может итти лишь о нарушении нормального (среднего) соотношения между биотическим потенциалом вида, его способностью к размножению и сопротивлением среды, тормозящей эту способность или благоприятствующей ей. Или же нарушается потенциал выживания, в результате чего рост популяции тормозится.

Вопрос, следовательно, сводится к тому, какие причины, какие факторы тормозят рост популяции, какие вызывают снижение численности последней. Или вопрос может быть поставлен иначе: не вызывают ли какие-либо факторы увеличения плодовитости, усиленного роста популяций. Мыслимо и то и другое, но правильнее, повидимому, первая постановка вопроса.

Сетон отметил, Хьюитт подтверждает существование определенной периодичности в колебаниях численности одних видов и отсутствие таких колебаний у других. Целый ряд других авторов видит в указанных колебаниях известную цикличность, повторение периодов максимального развития через определенные промежутки времени. Так, массовое появление леммингов наблюдается обычно на четвертый год, наибольшее количество рыси в Канаде добывается через 9—11 лет, в среднем через 9,5 лет, лисицы тоже, цикл песца — четыре года, куницы 9,5 и т. д. Период от 9 до 11 лет является наиболее частым. Это так называемые «большие волны» колебаний численности. Кроме них отмечаются еще «короткие волны» с менее длительным периодом. Впрочем, не все исследователи согласны с тем, что правильная периодичность колебаний численности существует.

Объясняли массовое появление животных различно. Долгое время существовал взгляд, что появляющиеся где-либо в массе животные мигрируют сюда из других мест. В литературе имеется немало указаний, что тот или иной автор сам видел, как грызуны, например, передвигались бесчисленными массами, переплывали реки и т. д. Затем было установлено, что миграции не являются причиной массового появления грызунов или насекомых (кроме отдельных случаев), а увеличение их численности происходит на месте. Стали искать причины этого увеличения. Их видели в космических явлениях, в климатических, в изменениях кормовой базы, в размножении хищников.

Из космических причин многие (главным образом зарубежные авторы) выдвигают солнечные пятна. Уже целое столетие шли разговоры об их отношении к изменениям на поверхности земли, а лет тридцать назад ими начали усиленно интересоваться. Толчок дали работы Дугласа о климатических циклах, росте деревьев и солнечных пятнах (1909—1936). Дуглас (Douglas, 1920) исследовал годичные кольца секвой. Это дало ему возможность проследить за колебанием числа осадков, от которых зависит ширина колец, на протяжении 3000 лет. Сопоставляя кривые осадков с кривыми роста колец, Дуглас установил следующее:

а) кривые осадков за период 1870—1910 гг. и кривые роста колец совпадают; б) между кривой наблюдавшихся осадков и кривой осадков, вычисленных по толщине колец, имеются лишь незначительные количественные отличия; в) индивидуальные кольца роста сходны на протяжении целой обширной страны, где единственным общим фактором является климат; г) колебания в развитии колец сходны на большом протяжении Калифорнии, Аризоны и Колорадо (рис. 115) и совпадают с колебаниями солнечных пятен.

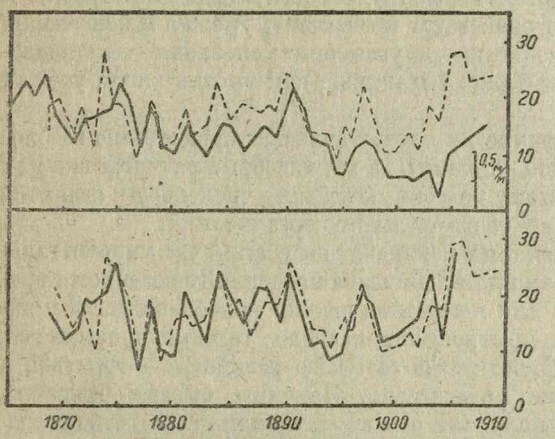


Рис. 115. Сравнение осадков и роста деревьев за 43 года в Prescott, Arizona.

Пунктирная линия — осадки, сплошная линия на верхнем рисунке — рост деревьев, на нижнем — исчисленное по кольцам количество осадков. (По Douglass.)

Элтон (Elton, 1924) также уделяет роли солнечных пятен в колебаниях численности животных большое внимание. Также и некоторые другие английские авторы. Солнечные пятна влияют, по их мнению, на магнитные явления, на давление, температуру и осадки, а через эти климатические моменты на размножение. Основанием для такого мнения является то обстоятельство, что вспышки размножения грызунов являются периодическими и возникают на обширных площадях в Норвегии и в Канаде с широким размахом (Middleton, 1931).

Против объяснения периодических колебаний солнечными пятнами можно возразить очень многое. Прежде всего ничем не доказано, что солнечные пятна так или иначе влияют физиологически на размножение или вымирание. Если причины цикличности видов заключаются в цикличности солнечных пятен, то совершенно непонятно, почему столь общая причина не действует на всем пространстве земли, а между зараженными участками находятся площади с малой численностью грызунов и почему у разных видов колебания численности не совпадают. Да и с периодами изменений солнечных пятен полного совпадения нет. Причины колебаний численности следует искать на земле, в колебании состояния факторов среды.

Рассмотренная в главе о биотическом потенциале обзорная работа Калабухова (1935) иллюстрирует всю сложность этого вопроса, показывает, как постоянно изменяющаяся физическая и биотическая (хищники, сорняки) среда влияет на численность вида.

Несомненно, что в разных случаях разные причины могут вызывать массовые колебания численности. Несомненно, большое значение имеют метеорологические факторы, действующие или непосредственно или через растительность, т. е. через пищевой фактор. В исследованиях Кука над *Porosagrotis* (см. выше) мы видели яркий пример действия осадков. То же самое и в работе Шелфорда о яблоневой моли. Уваров (Uvarov, 1928, 1931), не отрицая роли некоторых других факторов (пища, хищники), считает, что «ключ к проблеме баланса» в природе надо видеть во влиянии климатических факторов на живые организмы. Эти факторы являются причиной регулярной элиминации огромного процента особей при так называемых нормальных условиях, которые насекомые переживают не потому, что они к ним совершенно приспособлены, но благодаря фантастической способности к размножению. Всякое временное уклонение в климатических факторах, как бы незначительно оно ни было, влияет на процент переживания прямо или косвенно (через врагов и пищевые растения) и, таким образом,

влияет на изобилие. Первым шагом к организованному предсказанию вспышек должно служить поэтому ежегодное наблюдение над изобилием вредителей параллельно с метеорологическими условиями, что и делается в США.

Кожанчиков (1938) относительно озимой совки, Николсон (Nicholson, 1933), Стрельников (1933) и Свириденко (1934) относительно грызунов полагают, что из числа естественных факторов, ограничивающих численность мышевидных грызунов, наибольшего внимания заслуживают, безусловно, метеорологические условия, в особенности (Стрельников) количество осадков.

Летом 1930 г. в горах Каратау было исключительно много каменных куропаток (*Alectoris graeca*). Большие выводки были на каждом склоне. Зима 1930/31 г. была очень сурова и снежна, согнала куропаток вниз, до самой Сыр-Дарьи, где они большею частью погибли, не сумев приспособиться к новым условиям, и летом 1931 г. каменных куропаток было исключительно мало, не в каждом ущелье можно было найти выводок. Интересно, что весною 1931 г., по наблюдениям в заповеднике Джебаглы-Аксу в Казахстане, было исключительно мало приплода у диких козлов и архаров. Мало приплода было и у домашних каракульских овец в некоторых районах Средней Азии. Также и количество рептилий сильно колеблется из года в год. Лето 1931 г., холодное и дождливое, как показали стационарные наблюдения, в 3 пунктах Средней Азии было исключительно бедно рептилиями.

У тундряной куропатки, по Семенову Тян-Шанскому (1938), рост стада зависит от количества приплода. На последний влияют два «узких места»: 1) летние волны холода, вызывающие гибель яиц или цыплят в раннем возрасте; 2) многоснежные зимы, особенно если им сопутствуют оттепели и гололедица: тундрянка голодает, часть птиц гибнет или мигрирует, а уцелевшие плохо размножаются.

Другие исследователи, не отрицая непосредственного влияния климатических условий, придают особо важное значение пищевому фактору, стоящему в связи с климатическими.

Периодические колебания численности белки, по Формозову, связаны прежде всего с периодическими колебаниями урожая шишек хвойных и — в меньшей мере — с климатическими условиями. По Н. Наумову (1934), от урожая кормов зависит интенсивность размножения. «В годы благоприятные, когда осенью, предшествующей размножению, имел место обильный урожай корма, и белки зиму прожили благополучно, оставаясь достаточно упитанными, течка начинается раньше, число детей в помете увеличивается, имеют место два, а для некоторых районов даже три и больше выводков. Наконец, не исключена возможность размножения молодых». С таким взглядом несогласен Исаков (рукопись), считающий, на основе анализа содержимого желудков белки, что основным кормом белки являются не шишки хвойных, а грибы, что корм для белки всегда существует в тайге в достаточном количестве. Причину колебаний он видит в изменении с возрастом способности к размножению.

Во всяком случае, и тут и там численность популяции зависит от изменений плодовитости. Так, например, зайцы в годы увеличения числа дают 2—3 поколения по 8—10 детенышей, в годы уменьшения — одно поколение по 2—3 детеныша. На колебания числа зародышей и беременностей в зависимости от температуры указывают Бекер и Ренсон (Baker and Ranson, 1832). В группе мышей, содержавшихся при $t° + 2°,2$—$+6°,6$ («зимняя группа»), и в группе контрольной, содержавшейся при температуре выше $+10°$, получились следующие результаты (см. таблицу).

	Число беременностей	Число родов	Число детенышей
«Зимняя группа»	4	3	12
Контрольная	15	11	38

Паркис (Parkes, 1924) указывает, что у мышей яичники функционируют в полной мере при хорошем питании, при недостаточном функции нарушаются.

Увеличение числа детенышей в годы благоприятные и обратно установлено рядом других исследователей на разных объектах.

Джонсон (Johnson, 1926) считает, что условиями для появления мышиной напасти являются мягкая зима с обильным снегопадом, сухая весна и влажное лето с обильной растительностью, т. е. с обильной пищей.

Формозов (1933) показал, что налеты сибирской кедровки в Европу связаны с неурожаями кедровых орешков.

Криддл (Criddle, 1930) показал ряд зависимостей в развитии максимумов размножения грауса в Манитобе. Максимальному развитию популяции этого грауса предшествует и сопровождает его сильное размножение прямокрылых, причем причиной увеличения численности является увеличение количества пищи. Увеличению же численности прямокрылых сопутствует ненормально сухой сезон. Уменьшение количества грауса обусловливается главным образом сильными дождями и холодом, уменьшающими количество пищи, приносимой в гнездо, благодаря неактивности при этих условиях насекомых, в результате чего птенцы голодают.

В некоторых случаях в колебаниях численности животных могут играть роль паразитарные заболевания. На роли глистных заболеваний в колебаниях численности зайца беляка в Западной Канаде останавливается Баутон (Boughton, 1932). Этот автор, показавший огромную зараженность беляка глистами, установил, что степень зараженности зайцев зависит от климатических условий (температура, осадки), от почв и растительности. Особенно большую роль играет влажность почвы: сухие почвы дают меньшую зараженность. К аналогичным выводам пришел Наумов (1939). Основной причиной, обусловливающей динамику численности евразийских видов зайцев (*Lepus timidus*, *L. europaeus*), Наумов считает периодически повторяющиеся массовые эпизоотии (моры), вызываемые, главным образом, инвазионными болезнями, губящие большую часть особей популяции. Цикличность моров является результатом сочетания ряда экологических условий, среди которых климатические и почвенные, благоприятствующие развитию паразитов, имеют особое значение. Виноградов (1934) полагает, что «основным фактором колебания смертности грызунов следует считать увеличение и уменьшение эпидемических заболеваний».

Наконец, ряд авторов главным фактором, сдерживающим непрерывное размножение грызунов в природе, считают хищников. К этим авторам принадлежит Калабухов, работа которого была упомянута выше. Формозов (1934) считает роль хищников в регулировании численности вредителей отступающей на второй план по сравнению с пищевым, климатическими и эпизоотическими факторами, хотя она и заслуживает внимательного наблюдения.

Численность серых куропаток в Европейской части СССР падала в годы многоснежных и суровых зим; в Германии куропатки подвергаются эпидемическим заболеваниям кокцидиозом; в Англии в 1930—1932 гг. сильная эпидемия и гибель среди куропаток была вызвана заражением глистами трихостронгилидами (*Trichostrongylus tenuis*).

От числа травоядных форм зависят питающиеся ими хищные. Изобилие последних зависит от изобилия тех животных, которыми они питаются, и кривые колебания чисел тех и других находятся нередко в соответствии. В Средней Азии в 1923 г. имело место массовое увеличение численности песчанок (*Pallasiomys erythrourus*) после усиленной заготовки лисьих и хорьковых шкурок. Наконец, животные третьей группы, питающиеся исключительно насекомыми, растительными продуктами, рыбой или смешанной пищей, не обнаруживают явственных массовых колебаний.

В общем колебание из года в год числа особей вида происходит параллельно и в зависимости от колебаний в состоянии среды. «Область максимальных чисел есть область налегания оптимумов различных факторов». Всякое уклонение от оптимума есть уклонение в сторону ограничивающего фактора, вызывающее замедление или остановку жизненной деятельности (Shelford, 1912).

По относительному изобилию особей вида и по влиянию последнего в биоценозе узнается экологический оптимум вида.

Нередко увеличение числа особей достигает такого размера, что происходит массовое выселение их из района обитания и неудержимое движение вперед в поисках пищи, воды и т. д. Общеизвестный пример представляют лемминги на Скандинавском полуострове. Согласно Элтону (Elton, 1924, 1925), эпидемии леммингов, в годы усиленного размножения бесчисленными массами спускающихся с гор к морю, где и гибнут, носят характер правильных пульсаций с максимумом через три года на четвертый. Имеются указания, что с колебаниями числа леммингов в северной Канаде совпадают колебания числа лисьих шкур, добытых в Канаде. Последнее понятно, так как лемминги составляют один из главных объектов питания лисиц.

По указанию этнографа М. Ф. Гаврилова автору настоящей книги, киргизские названия лет: год змеи, год черепахи, год кабана и т. д. совпадают с годами изобилия этих животных, являющимися периодическими. Это требует проверки.

Массовое появление антилоп в южной Африке, джейранов в юговосточной Туркмении и тому подобные явления относятся к другому разряду явлений, нежели только что перечисленные периодические колебания: здесь, как и в пампасах Аргентины, наряду с усиленным предыдущим размножением мы имеем миграции, вызванные недостатком пищи и воды при наступлении, например, длительной засухи, как это описано Е. Марэ (Marais, 1915).

Так как колебания численности промысловых животных отражаются отрицательно на их промысле, то является совершенно необходимым делом прогноз «урожая» промысловых зверей. Методика прогнозов будет, конечно, не одинакова для разных видов, но всегда основана на их экологии (Наумов, Кирис, Данилов, Лавров, Чиркова, 1941).

Изменения численности нерегулярные. Кроме более или менее циклических изменений в числе особей могут иметь место и нерегулярные изменения, вызываемые такими же изменениями среды. Такие изменения чаще всего сопровождаются коренными изменениями всего состава биоценоза. Они служат обычно начальными стадиями того процесса, который будет разобран дальше и носит название сукцессии. Но так как сами по себе они являются, так сказать, случайными и в сукцессию не входят, то рассмотрим их здесь.

Мёрфи (Murphy, 1926) описал результаты небывало сильных дождей на берегу Перу в 1925 г. Дожди произошли от того, что теплое экваториальное течение El Nino по каким-то причинам сдвинулось к югу. В результате произошли глубокие изменения в море и на суше. «Планктон в холодном встречном гумбольдтовом течении погиб, по мнению Аллена (Allen), потому, что El Nino кроме высокой температуры принес еще неблагоприятно действовавшие химические вещества. Местное рыболовство вдоль берега прекратилось, так как местные виды рыб погибли или мигрировали в другие места. Золотая макрель (*Coryphaena*), летучие и другие тропические рыбы подошли к берегам и даже вошли в гавани. В конце января в северном Перу стали многочисленными больные и мертвые птицы, производители гуано, эпидемия быстро распространилась к югу, пока бесчисленные тысячи трупов не усеяли всю береговую линию страны. Появился ряд птиц, характерных для теплых морей, а мигранты из Северной Америки отодвинулись к югу. Возникшие благодаря сдвигу теплой воды к югу изменения температуры и других воздушных метеоров вызвали сильные дожди, сильнейшие изменения на суше. Появилось множество насекомых и пауков, видов, которых не наблюдалось ни раньше, ни после. В озерах и заливах быстро росли разнообразные растения, привлекавшие стаи невиданных здесь уток. Пустыня превратилась в пастбище. Трава местами достигла 90 см. высоты. Появились миллионы стрекоз, питавшихся москитами; позднее с ветрами появились стаи прямокрылых, уничтожавших растительность. Пустыня казалась столь же зеленой, как ландшафт умеренной зоны. Такие случаи наблюдались и раньше. В 1918 г. в результате 76-часового непрерывного дождя многочисленные растения цвели в пампасах и впервые за 40 лет достигли моря. На стволах деревьев плыли в потоках наводнения змеи и ящерицы».

Другой пример, как раз обратный, мы видим в сообщении Е. Марэ об эффекте засухи в Вотерберге, упомянутом выше.

Приведенные примеры показывают колебания чисел животных в зависимости от колебаний физических факторов среды. Бывают, как было выше указано, и другого рода колебания в количестве особей вида, зависящие от колебания в численности другого вида. Таковы колебания в числе грызунов и хищников, планктона и рыбы и т. д. В этих случаях циклы питания являются регулирующим моментом, создающим постоянное колебание популяции около некоторой средней. Если выпадает некоторое количество хищников, например, вследствие истребления их человеком, то при прочих равных условиях увеличивается количество грызунов, что в свою очередь влияет на увеличение числа хищников, так как повышает их питание, и обратно. Так как контроль над грызунами является одной из серьезнейших задач рационального ведения сельского хозяйства, то изучение соотношения между числом грызунов и хищников и охрана последних в тех случаях, когда они не являются опасными для хозяйства, является важной задачей экологов.

Некоторые интересные данные о колебаниях числа особей одного вида в зависимости от колебаний в количестве другого вида приводит, по Вуду (Wood, 1910) и Корстиан (Korstian, 1927), Шелфорд (Schelford, 1931). Уничтожение ран-

ними переселенцами в Иллинойсе волков и лисиц сопровождалось увеличением числа косуль. Когда волки уменьшились в количестве примерно наполовину, косули стали быстро увеличиваться в числе и в течение менее чем десяти лет достигли максимума, в три раза превышающего их первоначальное число. В то же самое время началось увеличение количества енота, скунса, белки (рис. 116). Увеличение числа последних сопровождало уменьшение числа диких кошек. Увеличение числа косуль должно было оказать значительное влияние на запасы травы, листьев, орехов и желудей, служащих пищей травоядным и всеядным. Уменьшение пищевых запасов для многих насекомых, птиц и млекопитающих, включая белок и скунсов, не дало уловимых результатов. Дальнейшее уменьшение конкурентов косули и хищников (волка и лисицы) вызвало увеличение числа млекопитающих, пока опустошение леса и преследование их человеком не привело к уменьшению числа большинства их. Такую же картину можно было наблюдать, когда в 1903 г. был заповедан лес Каибаб. Было предпринято уничтожение хищных животных, койотов, пум и т. д. Косули чрезвычайно увеличились в числе и сильно повлияли на уменьшение кустарников и малых деревьев на их зимних лесных пастбищах. А это в свою очередь повело за собою гибель многих косуль от истощения в течение ближайшей волны изобилия этих животных.

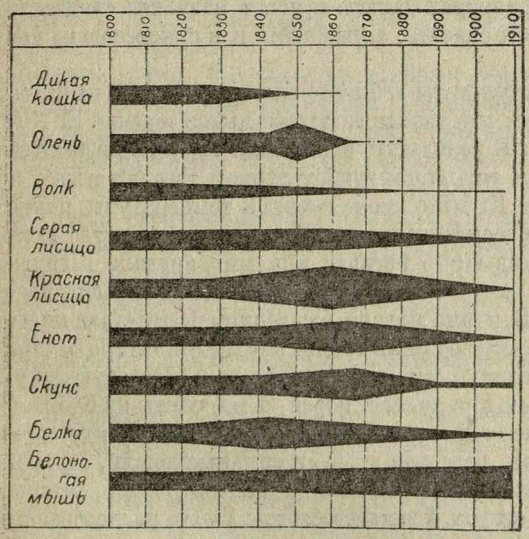


Рис. 116. Диаграмма показывает изменения в изобилии 9 видов млекопитающих, последовавшие за заселением Иллинойса.

Волк, главный враг всех домашних животных, раньше всех стал истребляться и уменьшился в числе. Также и дикая кошка. За этими изменениями последовало увеличение числа оленей и ряда мелких млекопитающих. (По Shelford.)

Более глубокие изменения происходят в биоценозе, если в нем исчезает какой-либо компонент, являющийся влиятельным его членом, или вводится, например путем искусственного завоза, новый компонент, не находящий сразу среди членов биоценоза вида, который мог бы ему противостать и уравновесить его слишком быстрое размножение. Тогда может получиться чрезмерное увеличение количества этого импортированного животного (или растения), приводящее нередко к бедствию. Общеизвестным примером такого размножения является завоз и размножение кроликов в Австралии. Завоз воробья в США, вопреки обычно существующему мнению, не имел таких последствий. Сперва воробей начал быстро размножаться, вызвал беспокойство, и ради борьбы с ним было основано Биологическое бюро департамента земледелия. Но затем какие-то естественные причины остановили его развитие и держат в известных рамках, весьма безобидных. Теперь, с сокращением в США числа лошадей, развитию воробья будут поставлены новые преграды, ибо он находит свою пищу главным образом в навозе лошадей и распространяется по земле вслед за лошадью и человеком.

Примером массового размножения завезенного организма при отсутствии естественных врагов является размножение непарного шелкопряда *(Porthetria dispar)* в США, завезенного туда в 1868—1869 гг. Борьба с ним, описанная картинно во всех подробностях в книге Форбуш (Forbush, 1907), продолжается с громадными издержками по настоящее время. Другой пример мы имеем в кукурузном мотыльке *Pyrausta silacealis*. Он был завезен в США в 1917 г. в стеблях сорго или конопли. Найдя там благоприятные условия, он быстро распространился по территории США и Канады, ежегодно увеличивая свой ареал на 30—45 км, причем стал бичом не только кукурузы, но и ряда других культурных растений. Таких случаев завоза вредителей мы знаем очень много, и приходится устраивать для завозных чужеземных растений, семян и т. д. строгий карантин.

Много интересных данных завоза видов в новые страны и массового их там размножения приводится в книге Томсона (Thomson, 1922). Черная крыса *(Mus rattus)*

была завезена на новую Зеландию с первыми кораблями, возможно капитаном Куком. «Черная крыса сделалась крайне многочисленной в начале заселения и обычно передвигалась по стране огромными полчищами. Поселенцы, дровосеки и пильщики, 50—70 лет назад рассказывали, как несметные полчища их проходили через район, влезая всюду и поедая все, что было съедобно». Нередко приходилось бросать из-за крыс обработанные участки. И по настоящее время черные крысы там многочисленны и причиняют большой вред.

Другим примером является скворец *(Sturnus vulgaris)*. Он был завезен в Новую Зеландию впервые в 1862 г. в числе 17 особей.

Их завозили сюда в последующие годы десятками особей различные общества и частные лица. В 1875 г. в городе Napier было только четыре скворца, а в 1886 их было здесь сотни тысяч. И по всей почти стране стаи скворцов исчислялись в сотни тысяч особей.

Скворцы стали бичом садов, виноградников. Но, с другой стороны, влияние скворцов на насекомых, на растения и на других животных было очень велико. Они почти уничтожили саранчу, многих других насекомых, уничтожили массу клещей на овцах и коровах, но, уничтожая насекомых, тормозили и даже останавливали разведение фазанов, куропаток, диких индеек и т. д. Они выгнали индийскую майну *(Acridotheres tristis)* из южных городов, где она было утвердилась. Приведенных данных достаточно, чтобы показать, какие глубокие изменения в биоценозах страны может вызвать введение нового вида, который может здесь крайне увеличиться в числе особей. Это имеет огромное практическое значение и объясняет строгость США, воспрещающих ввоз в страну каких-либо живых насекомых.

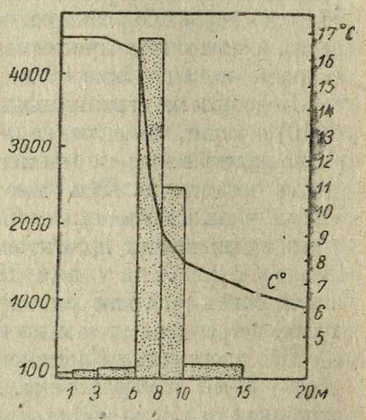


Рис. 117. Диаграмма, изображающая вертикальное распределение *Asplanchna priodonta* 7/VII в Глубоком озере.

На ординатах количество *Asplanchna*, на абциссах — глубина в метрах. (По Воронкову.)

Выше в разделе о биотических факторах приведены примеры изменений в ценозах, вызываемых насекомыми-паразитами. Хороший пример влияния на биоценоз исчезновения или уменьшения численности какого-либо вида видим в культурных лесах, имеющих однообразный древесный состав. В естественных лесах, где имеются различные породы деревьев, находят себе пищу многочисленные многоядные паразиты. При замене в культурном лесу многих пород однообразными насаждениями многие паразиты исчезают, а так как они являются важными ограничителями размножения насекомых, то в чистых хвойных лесах наиболее часто наблюдается катастрофическое массовое размножение насекомых.

Суточные колебания чисел. Наряду с изменениями в количестве особей того или иного члена биоценоза, влияющими на остальных членов и являющимися, по мнению некоторых исследователей, регулярными, периодическими и нерегулярными, спорадическими, мы видим в большинстве биоценозов более или менее глубокие изменения строго периодического характера, происходящие уже при нормальных условиях. Это изменения в течение суток и изменения по сезонам. Изучение тех и других открывает интересные соотношения между деятельностью организмов и факторами среды. В составе деятельной части биоценозов происходят при этом иногда столь серьезные изменения, что можно уже говорить о временной смене одного биоценоза другим, т. е. о сукцессии.

Отличия в поведении различных видов в различные часы суток и прежде всего различия в поведении днем и ночью — самое обыкновенное явление, доступное наблюдению каждого. Тем не менее, лишь суточные изменения планктона известны более или менее хорошо, менее изучены суточные изменения в составе наземной фауны различных биотопов.

Организмы планктона пресных вод обладают своеобразным распределением по вертикали в зависимости от температуры и других внешних и внутренних факторов. Для иллюстрации приводим схему вертикального распространения коловратки *Asplanchna priodonta* в Глубоком озере, по Воронкову (1913, рис. 117).

Однако такое распределение организмов по ярусам не является статическим состоянием. В течение суток организмы планктона совершают, в зависимости от различных

факторов, как свет, температура, химический состав воды и т. д., вертикальные перемещения, или миграции. При этом разные виды ведут себя различно: есть формы, вовсе не мигрирующие, другие обнаруживают максимальный размах миграций. Миграции эти меняются в зависимости от пола, возраста, от времени года, от характера озера и т. д. Относительно факторов, вызывающих суточную миграцию, следует сказать, что они могут быть крайне разнообразны. Один свет, хотя он в большинстве случаев вызывает, направляет и определяет уровень плавания, не может дать объяснения, так как мы встречаем иногда такие явления, что организм поднимается к поверхности ночью и держится до полудня. В одних случаях причиной миграции могут быть одни факторы, в других — другие. Изучая распределение планктона в Косинских озерах под Москвою, П. С. Гальцов (1914) говорит следующее о суточных миграциях: «Произведенные исследования... подтверждают известный факт увеличения числа ракообразных на поверхности воды с наступлением темноты и указывают, что суточные миграции планктонных форм очень сложны, так как распределение организмов и изменения в этом распределении в разных пунктах озера могут быть различны». Во время работ на озере Сары-Чилек в горной Фергане на высоте 2000 м мы, ловя планктон днем, ничего не могли поймать, а ночью сеть приносила его в большом количестве. Впоследствии мы ловили его и днем, но на глубине 60 м.

Подобные же вертикальные миграции наблюдаются и в море. Штейер (Steuer, 1910) говорит, что если бы формы планктона были достаточно велики, чтобы их можно было видеть в воде, то мы могли бы и днем и ночью наблюдать сплошное поднятие и падение организмов. При этом днем мы видели бы большее скопление в более глубоких слоях воды, а ночью у поверхности. Эти миграции совершаются в море не только мелкими организмами планктона, но и более крупными, вплоть до рыб. Меррей и Хьорт (Murray and Hyort, 1912) приводят случаи поимки ночью у поверхности таких рыб, как *Astronesthes* и *Idiacanthus*, являющихся батипелагическими рыбами, встречавшимися и на глубине 800 и 1300 м.

Исследованиями Каспийской экспедиции 1914—1915 гг. установлено, что ракообразные — *Mysis microphthalma*, *Mysis amblyops* и *Austromysis loxolepis* днем держатся на глубинах от 150 до 450 м, главным образом около 300 м, а с наступлением темноты подымаются почти к самой поверхности.

Значение изучения суточных миграций планктона и нектона чрезвычайно велико не только в теоретическом, но и в практическом отношении. Достаточно сказать, что в течение веков рыбаки ловили сельдей ночью на поверхности воды, а теперь, зная их вертикальные суточные миграции, их ловят в Немецком море оттертралом со дна днем.

Суточные колебания наземной фауны не менее велики и несомненны, но они мало еще изучались количественно. Среди млекопитающих можно различать ночных, дневных и сумеречных. Вероятно, здесь имеется зависимость от света не прямая, а косвенная, стоящая в связи с добыванием пищи. Имеются разные степени корреляции активности животного с временем суток. Одни целиком являются дневными, другие, охотясь главным образом ночью, отлично видят и днем. Почему существует такое разделение, мы не знаем. Возможно, что ночные животные обладают какими-либо особенностями организма, заставляющими их страдать от солнечного света. Может быть в этом разделении главную роль играют пищевые отношения. Ежи, дикобразы, многие грызуны, летучие мыши представляют образцы ночных животных, днем фактически исключающихся из жизни биоценоза. У многих млекопитающих, являющихся дневными, имеется, однако, известный цикл в течение дня. Так, желтый суслик в Средней Азии проявляет максимум деятельности утром и перед вечером, что связано с суточным ходом температуры. Большие песчанки и тушканчики в пустыне также деятельны лишь до восхода солнца и перед вечером, а днем укрываются от жары в норах. Горные козлы и бараны ведут себя различно, переходя из одного биотопа в другой в различные часы суток и т. д. То же самое наблюдаем мы и среди птиц: дневных, ночных и сумеречных. И у них в течение дня активность значительно меняется, иногда полностью замирает. Суточная жизнь каждого вида протекает совершенно определенным образом. Некоторые птицы в определенные часы суток выходят из того биоценоза, к которому они принадлежат, переселяясь на это время в другой биотоп. К сожалению, мы почти не имеем в этом отношении специальных исследований, тем более количественных.

Здесь уместно напомнить, что еще в 1855 г. вышла упомянутая в первой главе работа Северцова о «Периодических явлениях в жизни зверей, птиц и гадов Воронежской

губернии», в которой автор отмечает «правильное суточное течение» для некоторых птиц, утром и вечером летящих на опушку, в полдень кроющихся в самой глубине леса, на дне логов. Правильные суточные миграции в пределах своего местообитания совершают каменные куропатки (*Alectoris graeca*) в горах Средней Азии и другие птицы.

Наши наблюдения над рептилиями в центральных Кара-Кумах (Кашкаров и Курбатов, 1929) и в пустыне Бетпак-Дала (Кашкаров, 1935) показали, что рептилии проявляют свою деятельность по часам в связи с изменениями температуры и света.

То же самое наблюдается и у беспозвоночных, в особенности у насекомых. Это наглядно с утра до вечера иллюстрирует жизнь каждого муравейника. Количественные данные о суточных миграциях насекомых сообщества сосновых зарослей на дюнах дают Джэксон, Сандерс и Шелфорд (Jakson, Sanders, Shelford, 1922). Животные изучались количественным методом по ярусам в одно и то же время (8 ч. 30 мин.). В добавление в течение двух дней были проведены наблюдения и сборы на различных уровнях в два промежутка по четыре часа между 4 ч. 30 мин. утра и 8 ч. 30 мин. вечера. Исследования с несомненностью устанавливают наличие вертикальных миграций из одного яруса в другой; некоторые животные мигрируют кверху в течение первой половины дня и вниз в течение второй; число животных в районе исследования возрастало благодаря прибытию из прилежащих биотопов, в особенности видов, размножающихся в воде, из соседнего болота. В прекрасной работе по экологии насекомых песчаных дюн Чэпман (Chapman, Michel et cet., 1926) показал, что различные виды насекомых песчаных дюн Миннезоты чрезвычайно различно относятся к температуре. Этим определяется их поведение и время наибольшей активности в течение суток. В силу этого сообщество песчаных дюн в разное время далеко не одинаково. *Bembecidae* являются наиболее характерными и важными видами среди насекомых дюн. Деятельность их ограничена самыми узкими температурными зонами. Своего процветания они достигают постоянным жонглированием временем и местом, оказываясь в условиях, которые, быть может, являются более благоприятными, нежели те, которые могли бы быть получены в среде с более однообразной температурой.

Из русских авторов данные о суточных колебаниях состава населения в ассоциациях *Equisetetum*, *Salicetum typicum*, *Salicetum herbosum* мы находим у Гудощиковой (1928). Сборы названного автора помимо того, что они были строго количественны, сопровождались одновременными определениями температуры и абсолютной и относительной влажности. Наблюдения с несомненностью устанавливают наличие постоянных изменений состава и плотности населения в течение дня. Таким образом, население определенного яруса не есть нечто определенно постоянное: оно текуче, изменчиво. Сравнивая количественные соотношения в различных биоценозах, необходимо приурочивать данные не только к дням определенной погоды, но и к определенным периодам суток. Причины миграций оказались весьма сложными, но в значительной мере это причины внешние: температура и влажность.

Суточным миграциям беспозвоночных в комплексе наземных биоценозов посвящает большую работу Беклемишев (1934). Работа эта с большой убедительностью показывает, что внутри биоценотического комплекса непрерывно происходят передвижения громадных масс населения из одной части комплекса в другую. «Среди подвижных животных мезотипа нет ни одной группы, вполне оседлой, т. е. такой, центр населенности которой не испытывал бы суточных смещений. В исследованном нами гигрофильном кустарниковом комплексе центры населенности всех групп смещаются днем книзу, вечером или в дождь — кверху, но наряду с этим происходят и горизонтальные перемещения из одного сообщества в другое. В силу этого громадное большинство животных фактически живет при гораздо более постоянных условиях температуры и влажности, нежели это могло бы показаться с первого взгляда; действительно, каждый вид животных в каждый момент времени выбирает из всех доступных ему частей комплекса именно ту, в которой условия наиболее приближаются к видовому оптимуму». Нормы движения животных в биоценотическом комплексе, по Беклемишеву, «обусловлены в первую очередь: 1) кривыми распределения степеней термофилии, гигрофилии и фотофилии внутри больших таксономических групп, составляющих данное население, и 2) микроклиматическим расчленением комплекса, постоянно меняющимися соотношениями температуры, влажности и пр. в разных его сообществах и ярусах». Мы бы добавили сюда еще изменяющееся положение добычи в отношении хищников, заставляю-

щее последних следовать за источником своего питания. В окрестностях озера Сары-Чилек нам приходилось в дождливые дни наблюдать массовое появление голых слизней, обычно скрывавшихся под камнями в осыпях. Таким образом, в зависимости от изменений условий в течение суток животная часть любого почти биоценоза представляет собой нечто весьма текучее и подвижное. В биоценозах существуют, как указано выше, аспекты суточные и зависящие от погоды, можно говорить об аспектах дня и ночи. Впрочем, Адамс (Adams, 1941) считает, что животные леса распределяются по ярусам последнего, и, хотя наблюдается некоторое суточное движение из яруса в ярус некоторых видов, в целом это не нарушает ярусности распределения. Вопрос требует дальнейшего изучения.

Иногда знание периодов суточной активности насекомого может иметь большое практическое значение. Напомним здесь вышеприведенный пример со слепнями на реке Чу (Кашкаров, 1922). Знаменитая как передатчик сонной болезни муха це-це *(Glossina)* в Южной Африке является по образу жизни дневным насекомым. Поэтому, если животное, которое может быть поражаемо этой мухой, посещает или проходит через область питания последней ночью, то никакой опасности ему от це-це не грозит (Wardle, 1929). То же самое можно сказать о малярийном комаре, о флеботомусе *(Phlebotomus)* — переносчике Kala-azar, кожного лейшманиоза, лихорадки папатачи.

Оказывается, что и внутренние паразиты обнаруживают подобные ритмы в течение суток. Элтон указывает, ссылаясь на работу Мэнсон-Бара (Manson-Bahr), интересные данные о филяриях *(Filaria)*.

«Вследствие того, что большинство млекопитающих спит днем или ночью, существуют соответственные ритмические изменения внутри их тела, особенно в температуре: у птиц и у млекопитающих тело слегка холоднее во время сна, чем во время бодрствования. Ритм зависит всецело от активности животного, так как ночные птицы, подобно совам, имеют обратный нормальному ритм (т. е. они теплее ночью). Некоторые из круглых червей (нематоды), паразитирующие в человеке, обнаруживают эффект ритма сна весьма замечательным образом. Один вид *(Filaria bancrofti)* живет во взрослой стадии в лимфатических железах человека тропических стран, но его личинки живут в крови. Днем эти личинки уходят во внутренние части тела, большею частью в легкие, ночью они выходят в периферическую сеть кровообращения, появляясь здесь от 5 до 7 ч. вечера, достигая максимума около полуночи и исчезая снова около семи или восьми утра. Этот ритм может быть изменен у лиц, бодрствующих всю ночь и спящих днем, что указывает на зависимость активности нематод от ритмических изменений в условиях тела, указанных выше. Другой вид филарии (называемый *Loa loa*) имеет личинок, живущих в крови человека, но его личинки, наоборот, появляются только днем, исчезая ночью. На эту периодичность не влияет изменение периода сна, но она возникла благодаря какому-то ритму в среде, окружающей тело. Третий вид имеет личинок, появляющихся в периферической крови одинаково и днем и ночью. Привычки этих личинок червей имеют важное значение для путей переноса от одного человека к другому. *F. bancrofti* переносится сосущими кровь москитами, летающими ночью; *Loa loa* переносится мухой из *Tabanidae (Chrysops dimidiatus* и *Ch. silaria)*, которые кусают днем».

Знание суточных колебаний численности насекомых как передатчиков заболеваний, так и паразитов очень важно. Нужно не только знать, как изменяется в течение суток деятельность этих насекомых, но и какими стимулами, какими изменениями среды она направляется. Это даст нам возможность вмешиваться в их миграции и ослабить наносимый ими вред. Далее знание суточных аспектов важно в деле защиты растений, например, при решении вопроса о том, в какое время производить опыление их ядовитыми веществами, разбрасывание отравленных приманок. Важны эти знания при производстве количественного учета вредителей или промысловых животных, ибо, как это будет выяснено ниже, успех учета зависит в значительной мере от того, в каком состоянии активности находится учитываемый вид в момент учета.

Детальное количественное изучение суточных циклов видов, миграций внутри биоценозов и за их пределы затрагивает много интереснейших теоретических и практических проблем. Здесь одна из очередных задач синэкологии. Без изучения суточных аспектов не может быть полного представления о биоценозе. Последний лишь тогда будет нами изучен, когда мы будем знать и ночной его аспект (Park, 1931 и другие работы).

Сезонные изменения в животных компонентах биоценоза. Переходом являются те случаи, когда поведение животных компонентов, а следовательно и характер сезонных изменений, меняется ритмически в больший промежуток времени, чем сутки. Таковы ритмические изменения в поведении некоторых животных во время максимальных приливов и отливов, имеющих место через 15 дней. Бон (Bohn, 1909) приводит в качестве примера поведение *Littorina rudis*.

«Эти животные, в особенности маленькие *Littorina rudis*, проявляют летом совершенно замечательную жизненную периодичность каждые 15 дней: в течение 8 дней «мертвой воды» литторины закрываются в своих раковинах, чтобы вести там скрытую жизнь в замкнутом, безвоздушном пространстве; как только в начале «живой воды» вода начинает их омывать, эти моллюски выходят из оцепенения и начинают ползать по мокрым скалам: вначале у них имеется отрицательный фототропизм, но мало-помалу он исчезает». Интересно, что хотя смачивание водой является стимулом, но и без него у литторин, взятых в террариум, эта периодичность сохраняется. Здесь для проявления активности имеются внутренние причины, внутренний ритм, выработавшийся, видимо, в результате естественного отбора. Живут литторины на скалах, на высоте, которой вода достигает лишь в большие пятнадцатидневные приливы.

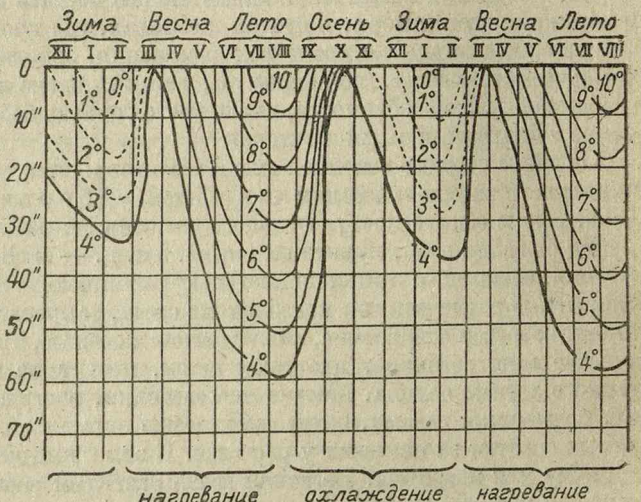


Рис. 118. Схема температурного режима за год в водоеме умеренного пояса. (По Форелю, из Hesse.)

Сезонные изменения в биоценозах гораздо глубже предыдущих. Климатические факторы, а с ними и другие меняются слишком резко, притом меняется не отдельный фактор, а вся их констелляция, и это должно отразиться на многих членах биоценоза. Поэтому в сезонной смене участвует обычно столько компонентов биоценоза, что самый характер последнего меняется, меняются доминирующие формы, экологический тип биоценоза. Один биоценоз заменяется другим, т. е. перед нами будет то, что называется сезонным аспектом.

Сезонные аспекты известны во всех типах биоценозов: и в водных и в наземных. Хорошо изучены сезонные изменения планктона. «В течение года планктон в целом изменяется чрезвычайно резко и в количественном и в качественном отношениях. Одни виды сменяют другие, то те, то иные классы организмов получают господство; наконец постоянно колеблются количественные отношения между животными и растениями». (Воронков, 1913).

В озерах средней полосы Европы, по Везенберг-Лунду (приводятся данные по Воронкову), весною преобладают *Copepoda*, растительный планктон состоит почти исключительно из диатомей. Постепенно начинают появляться, сначала в единичных экземплярах, а затем и помногу, летние формы, летние разновидности дафний, коловратки — *Rattulus capucinus*, летние формы *Anurea cohlearis*. Диатомеи постепенно исчезают, на их месте развиваются жгутиковые формы, как *Ceratium*. При дальнейшем повышении температуры появляются синезеленые водоросли, развивающиеся, наконец, в таком количестве, что вызывают цветение воды. Когда в конце лета начинается охлаждение водоема, вновь начинают развиваться диатомеи, не исчезающие и зимой. Из животных на зиму остаются некоторые коловратки (*Notholca longispina*), но преобладают в это время веслоногие рачки (*Copepoda*).

Причины сезонных изменений в биоценозе, конечно, принципиально те же, что при суточных миграциях планктона: изменения факторов среды прежде всего. Среди них на первом месте стоят температура и запасы питания для вида, а также собственные циклы развития вида, выработавшиеся в результате длительного приспособления вида

к ритмам окружающей среды. Наглядное представление о смене температурных условий в водоеме умеренного пояса дает схема Фореля (рис. 118).

На зависимость сезонных миграций планктона от температуры, не касаясь вопроса о роли других факторов в Черном море, указывают Зернов (1913) и Никитин (1929). Последний исследователь установил, что в открытых частях Черного моря помимо общего обеднения зоопланктона с глубиною, наблюдаются изменения в составе последнего вследствие изменения количественных отношений между формами постоянными, встречающимися во все времена года, и формами переменными, встречающимися в те или иные периоды года. Сопоставление процентных отношений в видовом составе зоопланктона с условиями температуры показало, что «в слоях моря, где температура остается постоянной или колебания ее не превышают 0,5°, и состав планктона остается постоянным. Это наблюдается от нижней границы планктона (200 м) до глубины 75 м. В более высоких слоях, от 75 м до поверхности, по мере того, как увеличиваются годичные колебания температуры, и в составе планктона увеличивается процент переменных форм. Такой параллелизм в вертикальном ходе годичных колебаний температуры и изменениях в составе зоопланктона указывает на превалирующее значение температуры в годичных изменениях качественного состава зоопланктона». В мелководных, прибрежных частях моря, в бухтах и заливах, где кроме колебаний температуры «наблюдаются значительные временные опреснения, изменения в составе солей, количества органических веществ, величины pH, явления сгона и нагона вод и пр., и, наконец, в береговой зоне в особенности, имеют место гораздо более сложные влияния различных еще не учитываемых нами факторов».

Хорошую картину сезонной смены аспектов и даже состава ценозов в связи с изменениями внешних условий видим мы в работе Вудберри (Woodbury, 1933) о каньоне Цион. Кроме общего поступательного движения в развитии ценозов каньона в направлении от голых скал, лишенных жизни, и т. д. — к climax, представленному скрубом пустыни, в каньоне очень ярко выступают ритмические явления у растений и животных, вызываемые ритмическими колебаниями света, температуры и осадков. Одни растения, главным образом однолетние, цветут весною и осенью, в период наиболее влажный. Большинство многолетников, цветущих летом, цветут по ночам, избегая таким образом жаркого летнего солнца. Многие многолетники, растущие на местах, хорошо снабженных подземными водами, ведут себя вообще нормально. Циклы растительноядных животных следуют за циклами у растений. К зиме большинство приспособляется, впадая в спячку или мигрируя. Весенняя волна развития растительности совпадает с волной развития наземных и подземных насекомых и моллюсков, деятельных, пока еще сыро, а затем уходящих в раковину. Эта волна совпадает с пробуждением деятельности спящих насекомоядных форм (хищные насекомые, пауки, ящерицы, летучие мыши, перелетные птицы). Такая же волна наблюдается осенью. Летняя засуха находится в корреляции с уменьшением числа птиц, мигрирующих к северу.

Сезонные аспекты имеют большое практическое значение в рыболовстве. К явлениям сезонного увеличения количества особей должны быть отнесены и нерестовые и сезонные миграции рыб (Meek, 1916). Так как в связи с временем миграций находятся периоды лова, то само собою ясно, что знание путей миграций, времени массового появления рыбы, причин этого появления имеет первостепенное значение. Несколько примеров иллюстрируют это. В швейцарских озерах глубоководный лов сигов возник лишь после того, как гидробиологами было указано, что планктонные организмы, которыми сиги эти питаются, зимою находятся в глубинах и что в погоне за пищей сиги совершают зимою вертикальные миграции. Гальцов (Galtsoff, 1924) показал, что сезонные миграции макрели в Черном море, являющейся здесь одной из важных промысловых рыб, в значительной мере определяются температурой. В сущности, на сезонных миграциях (нерестовые также являются сезонными) основаны промыслы и лососевых, и сельдей, и ряда других рыб.

Сезонные миграции и, следовательно, увеличение числа особей в некоторых биоценозах известны и у амфибий, и у рептилий, и у птиц, и у млекопитающих. Эти колебания чисел являются результатом комбинированного действия и внутренних причин, т. е. нормальной последовательности отдельных стадий в истории жизни вида, и внешних, каковыми являются количественные изменения, изменения факторов внешней среды. Здесь в жизни биоценоза наступают глубокие изменения, т. к. массовое увеличение особей какого-либо вида не может не отозваться сейчас же на жизни других членов биоценоза.

Поскольку дело идет о сезонных колебаниях среди животных компонентов биоценоза, они в широкой мере совпадают с таковыми растений. Вистол (Vestal, 1913) определенно настаивает, что растительные и животные группировки в широкой мере развиваются рядом, завися друг от друга. Эту же точку зрения поддерживает и Шелфорд (Schelford, 1915), говоря, что «соответствие животных и растительных сообществ — правило». Из внешних факторов, вызывающих сезонные колебания в числе наземных животных, в умеренной зоне играют большую роль температура и свет, в тропических и субтропических странах — осадки.

Ярким примером сезонных изменений в количестве особей вида и в видовом составе биоценозов являются сезонные изменения орнитофауны, связанные с перелетами и кочевками. По вопросу о миграциях птиц много написано, и вопрос этот слишком сложный, чтобы его здесь разбирать.

Грандиозность явления и глубочайшие изменения, которые производят прилетные или пролетные птицы в биоценозах, колоссальны. Яркую картину их дают наблюдения Зибома на р. Печоре и на Енисее. Так как очень многие птицы питаются животной пищей, то ясно, какие большие изменения должны производить прилетные птицы в биоценозах. Хотя и сейчас еще среди орнитологов встречаются сторонники взгляда, что перелеты многих видов совершаются не под влиянием внешних воздействий, как недостаток пищи или климатические изменения, но под влиянием наследственного «влечения к перелету» (Zugtrieb, по Лукануcу), периодически пробуждающегося у птицы, другие полагают, что все стороны проблемы могут быть разрешены исследованием, в котором эксперимент должен играть ведущую роль. В разделе о роли света как фактора были приведены эксперименты Роуэна, Кенди и др., показывающие роль изменения внешних факторов в явлении перелета птиц. Конечно, и «влечение к перелету», как инстинктивное явление, обусловливается изменениями внутренних органов, которые стимулируются внешними воздействиями. Совершенно правильно считает Промптов (1941), что «перелетный инстинкт», перелетное стремление — это как бы интегрированный ответ всего состояния организма на изменение его среды обитания.

Сезонные миграции птиц сводятся не только к смене видов, но и к изменению преобладающих жизненных форм в ценозе. Картину этой смены в окрестностях Ташкента дает Сатаева (1938). В результате своей работы названный автор приходит к интересным выводам как о характере сезонной смены, так и о причинах ее. «Рассмотрев сезонное изменение орнитофауны по биотопам (тугай, заросли тростника и кустарника у воды, город, сады), мы видим, что эта смена характеризуется сменой определенных жизненных форм в связи с изменением условий. Так, в месяцы с апреля по сентябрь происходят наибольшие изменения в вегетативном развитии растительности: цветение, созревание плодов и семян. Появляется масса насекомых. Создаются условия, благоприятные для насекомоядных птиц, что мы ясно видим в биотопах: город и сады. Преобладают насекомоядные формы с апреля по сентябрь. С понижением температуры прекращается вегетативная деятельность растений, а с ними прекращают жизнедеятельность насекомые, моллюски, черви, рептилии. Связанные с ними образом питания птицы улетают. На смену им прилетают птицы, питающиеся семенами, плодами и т. д. Преобладание зерноядных форм хорошо видно по этим же станциям с октября по март». Изучению сезонных аспектов орнитофауны уделяют значительное внимание Смит (Smith, 1928), Шеклфорд (Shacklford, 1929) и Берд (Bird, 1930). Первый из названных авторов дает приведенную выше интересную схему графического изображения структуры биоценоза, в которой на основе количественного изучения видов дается разделение годового цикла жизни биоценоза на сезонные аспекты. Шеклфорд дает для каждого вида его количественное выражение в виде кривой в разных аспектах. В виде комбинированных диаграмм дает изображение годовых колебаний животных компонентов в биоценозах Берд (рис. 119).

Меньше данных имеется о сезонном изменении числа особей и видового состава млекопитающих. Как на пример важности подсчета этих колебаний укажем на котиков Командорских островов. Знать количество котиков весьма важно для правильной постановки промысла, а по свидетельству Д. П. Филатова (1913, 1914, 1915): «представители различных отделов котикового стада в наибольшем числе находятся на лежбищах в разные сроки, так что, когда бы ни делался подсчет, он не может дать максимальных цифр для всех отделов». Укажем еще на сезонные миграции дикого и северного оленя *(Rangifer tarandus)* в Сибири и карибу *(Rangifer arcticus)* в Северной Америке,

столь важные в жизни туземных обитателей этих стран. Там причиной миграций являются, с одной стороны, климатические условия, с другой биотические: появление жалящих насекомых. Кочевания казахов и киргизов со стадами на джайляу в летние месяцы сильно нарушают условия существования биоценозов джайляу, физиономия которых определяется в значительной мере этими периодическими кочевками стад.

Значительные перекочевки совершают копытные, живущие в горах: горные бараны и козлы в Тянь-Шане спускаются в нижние зоны или откочевывают довольно далеко зимою, отыскивая непокрытые снегом склоны. Миграции копытных зимою в горах Западного Кавказа описал Насимович (1939).

Говоря о сезонных изменениях в биоценозах, необходимо упомянуть еще явления летней и зимней спячки, также сильно нарушающие аспекты биоценозов. По результатам эти явления можно приравнять к отлету гнездующихся птиц. Кашкаровым и Лейн (1926) описана летняя спячка у желтого суслика. Конец марта, апрель и май являются периодом жизнедеятельности этого зверька, когда он является доминирующим видом в осоково-злаковых сообществах переходного характера. Но к первому июня все суслики исчезают как бы вдруг, в кратчайший срок уходя под землю, до следующей весны. Причиной является высыхание эфемеров, служащих источником не только питания, но и воды для суслика, т. е. в конечном итоге климатические изменения, так как от них зависят указанные явления. Внезапное исчезновение суслика, конечно, сильно влияет на аспект биоценоза.

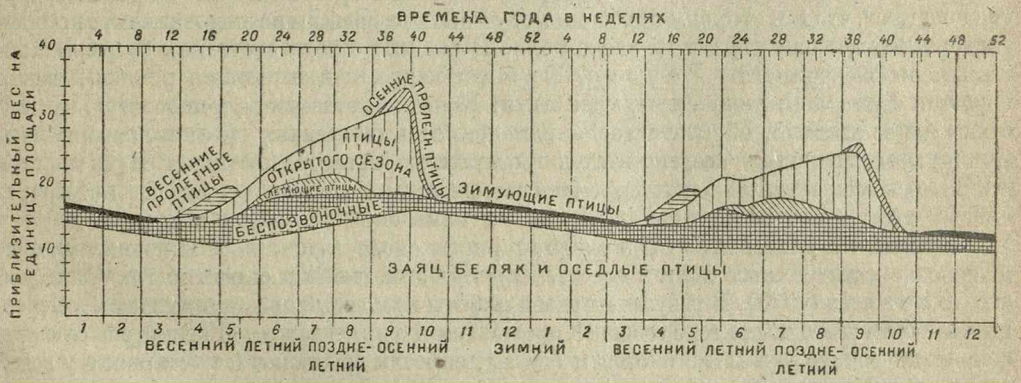


Рис. 119. Биологические сезоны и сезонные сообщества в осиновом лесу западной Манитобы.
Первый год основан на исследованиях Берда в 1928 г. Второй год гипотетичен. (По Bird и Shelford).

Такое же сезонное исчезновение колумбийского суслика было описано Шоу (Show, 1921, 1925). Летняя спячка, переходящая в зимнюю у степной черепахи (*Testudo horsfieldi*), бодрствующей примерно такое же время, как желтый суслик Средней Азии, также меняет аспект биоценоза. У насекомых, у которых существует диапауза, задержка в развитии, сезонность массового появления есть явление вполне закономерное и обычное. Каждый вид в связи со своим циклом развития появляется в максимальном числе, а во многих случаях и вообще только в определенное время года. Для каждого вида имеется свое время появления, увязанное с явлениями развития тех или иных компонентов окружающей среды, тех или иных растений, животных, а также с состоянием физической среды: с температурой, влажностью, осадками. Бёкстон (Buxton, 1923) рисует картину развития жизни насекомых в пустынях Месопотамии: «В Месопотамии легко отметить, что насекомые чаще всего встречаются после зимних дождей, в течение умеренной весны и начала лета. С апреля по июнь почти все насекомые находятся в расцвете деятельности, и их деятельность совпадает и следует за быстрым ростом и цветением весенней растительности. В течение сухих жарких месяцев лета насекомые не видны; когда погода становится более прохладной, то наблюдается определенное, хотя и менее очевидное, увеличение числа крылатых насекомых». Схемы, которые Бекстон приводит для Амары на реке Тигр, наглядно это иллюстрируют (рис. 120). Интересно, что «сверчки, являющиеся ночными животными и днем укрывающиеся под предметами, в норах и щелях, не обнаруживают этого сезонного колебания; условия, в которых они живут, отличны, и они реагируют на них отличным образом». То же самое наблюдаем мы в пустынях Средней Азии, где различные группы насекомых

появляются в определенном порядке, следуя за развитием видов пустынной растительности, а среди лета при высыхании растительности зарываются в землю и впадают в спячку или начинают вести ночной образ жизни. Мы не можем войти в более подробное рассмотрение этого интереснейшего и важнейшего в практическом отношении явления — сезонных «волн жизни». Здесь для эколога необъятное поле работы. Приведем лишь для иллюстрации диаграмму, иллюстрирующую развитие японского жука *(Popillia japonica)*, завезенного в штат Нью-Джерси из Японии и ставшего здесь серьезнейшим вредителем парковых, фруктовых и декоративных растений, листья которых он поедает. На диаграмме (рис. 121) изображен цикл жизни этого жука. В конце июня, когда поспевают фрукты, жук выходит из стадии куколки и вылетает из земли, нападая на фрукты и листья, которыми кормится. В июле самки откладывают яйца в землю, покрытую растительностью. В августе из яиц выходят личинки, питающиеся растительностью и корнями. Продолжая так жить, они быстро растут в течение сентября и октября, а в ноябре начинают зарываться глубже в землю на глубину 7,5—30,0 см, где делают зимние коконы. В апреле они снова поднимаются к поверхности земли, в июне окукливаются и затем выходят в виде imago.

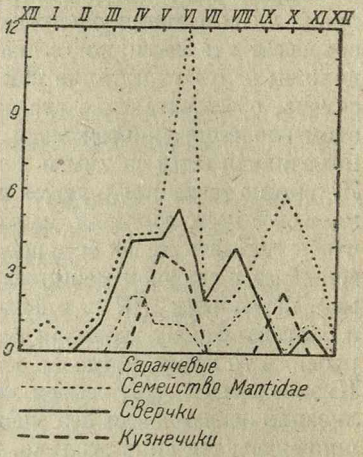


Рис. 120. Число видов некоторых семейств *Orthoptera*, представленных в собранных месяц за месяцем коллекциях в Амара, в Месопотамии. (По Buxton.)

Зная этот цикл жизни японского жука, энтомологи пытались найти — и нашли — инсектицид, проходящий сквозь почву и убивающий личинок на значительной глубине; далее найден мышьяковистый препарат для отравления взрослого жука на листьях и плодах и изобретено вещество для привлечения жука в определенные точки, где он затем умерщвляется опрыскиванием.

Энтомология дает нам массу примеров сезонных изменений численности насекомых, сезонных «волн жизни». Как правило, эти волны для различных видов связаны с сезонным изменением климатических условий, для растительноядных — с изменением растительных группировок, а для хищников или паразитов — с размножением жертв.

Рис. 121. История жизни *Popillia japonica*. (По Wardle.)

«Мобилизация в природе». Очень интересны в этом отношении сроки развития тлей и сроки развития и места зимовок божьих коровок в окрестностях Ташкента, описанные Радзивиловской (1938). Явление это еще не вполне изучено, но сейчас оно представляется в таком виде. Божьи коровки должны, проснувшись от зимней спячки, сразу найти себе достаточно корма. Поэтому тли должны развиваться раньше, чтобы их популяция достигла определенной плотности, иначе все они могут быть уничтожены; а божьи коровки — позже, чтобы найти достаточно пищи. Именно этим, вероятно, объясняется то обстоятельство, что божьи коровки зимуют на вершинах холмов, в тени камней или кустов. Здесь температура ниже, здесь дольше лежит зимой снег. Зимовка именно на гребне, а не на северном, например, склоне, видимо, объясняется тем, что божьи коровки зимуют большими скоплениями, и их сильно пахучие выделения могут быть вредными, а ветер их относит и таким образом служит на пользу зимующим божьим коровкам.

Укажем еще на один пример. Щука *(Esox)* и жерех *(Aspius)* мечут икру очень рано, непосредственно за вскрытием рек. Объясняется это тем, что мальки этих рыб питаются мальками других видов. Мальки Esox уже 2,5—3,3 см ростом пожирают мальков карповых. Поэтому они должны достичь известного, хотя и небольшого, размера ко времени появления других мальков.

В связи с вопросом о сезонном изобилии тех или иных членов биоценоза и о сезонных аспектах в последних следует привести интересные соображения Шелфорда (Shelford, 1919): «Природа, — говорит он, — является замечательным мобилизатором. Растения и животные достигают своего взрослого состояния не в одно и то же время, но время их созревания распределено в течение лучшего сезона роста. Каждое растение созревает в то время, когда оно выполняет свою роль как пища для животных, которые должны получить питание как раз в то время, когда им нужна пища. Оно производит семена, обеспечивающие его собственное существование, но непосредственно вслед за этим оно часто уничтожается и, таким образом, очищает дорогу растениям, которые появляются вслед за ним и в свою очередь короткое время являются в центре стации. Животные также появляются и исчезают подобным же образом. Каждая единица занимает свое место во-время, каждая продуцирующая пищу единица появляется во-время, чтобы снабдить пищей большую армию насекомых, пауков, птиц и грызунов. Малейшая «ошибка» в сезонной мобилизации вызывает разрушительные результаты. Так, например, конец зимы 1907 г. в южной части пояса пшеницы США был теплее нормального, и благодаря этому злаковая тля *Toxoptera graminum* размножалась долгое время непрерывно в то время, когда ее естественные враги из насекомых не могли размножаться. Низкие температуры весной задержали их развитие. Таким образом произошла мобилизация злаковой тли без мобилизации ее врагов, сдерживающих развитие. Когда они появились, тли было столько, что они уже не могли оказать никакого заметного влияния на последнюю. В результате пшеница в юго-западных штатах была уничтожена, цены в Чикаго поднялись, и это повышение эхом отозвалось по всей стране и быть может по всему миру».

Приведенная выше цитата из работы Шелфорда звучит несколько телеологически. Но это только по форме. Шелфорд — эколог и прежде всего физиолог и везде ищет естественных причин поведения видов, физико-химических, климатических и т. д. Целью исследования влияния факторов среды на мобилизацию вида, на уклонения от нормального хода последней и т. д. является, по Шелфорду, предсказание всех этих явлений. Создалась же указанная выше гармония, «порядок» в природе, в результате бесконечно долгого времени борьбы, отсева, гибели одних и выдвижения других видов.

Корреляция во времени появления насекомого и растения, которым оно питается, является необходимым условием, чтобы данный вид насекомого существовал. Очень грубое нарушение этой корреляции на протяжении всего ареала обитания вида несомненно повлекло бы за собою исчезновение последнего. Более слабые нарушения вследствие, например, неодинакового действия погоды на растение и на развивающееся насекомое могут повести к серьезному ущербу и уменьшению численности насекомого. Из этого вытекает возможность некоторых биологических мер борьбы. Например, изменение времени посева может быть защитой от гессенской мухи, так как тем самым создается нарушение корреляции между развитием насекомого и растения, служащего ему пищей.

Цикл жизни гессенской мухи таков. В апреле — мае (глядя по широте места) происходит весенний вылет взрослых насекомых из ложных коконов, перезимовавших во всходах озимых хлебов. Мухи живут всего несколько дней, не питаются и за эти дни откладывают яйца, главным образом на верхнюю сторону прикорневых листьев. Через 4—8 дней вылупляются личинки, опускающиеся во влагалище листа, где присасываются к нежным местам стебля, в которых происходит вставочный рост последнего. В результате в этом месте соломина утончается, становится непрочной, изгибается и, наконец, ложится, продолжая расти, но в искривленном виде. Кроме весенней генерации, на севере бывает еще одно поколение ко времени озимых посевов, на юге — до пяти поколений. Наиболее опасны весенняя и осенняя генерации, так как личинки яиц этих поколений наносят повреждения растениям в их ранней фазе развития. Отсюда методы борьбы: посевы яровых хлебов должно производить по возможности рано, чтобы к моменту развития личинок растения уже успели развиться и окрепнуть; ранние посевы озимых хлебов, наоборот, будут поражаться больше. Здесь сроки должны

быть сдвинуты несколько позднее, но не слишком, так как тогда снизится урожайность.

У вредителя каучуконоса тау-сагыза *(Scorzonera tausaghyz)* комарика таусагызной галлицы *(Perrisia tausaghyzi)* начало лёта наступает с началом цветения тау-сагыза на данном участке. Так как тау-сагыз растет на высотах от 700 до 1600 м над у. м., то и срок вылета галлицы в наиболее высоких точках может смещаться почти на месяц в сравнении с точками, расположенными внизу. Личинки кормятся созревающими семенами, достигают предельного возраста к моменту 4-й фазы созревания семян, выходят наружу и коконируются между каудексами куста. Будучи тесно связана с питающим растением, названная галлица является так же эндемичной, как и тау-сагыз (Культиасов, 1938).

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СУКЦЕССИЯ

Сезонные изменения в числе особей и видовом составе вплотную подводят к тому роду явлений, который выражается определенной последовательной сменой одного биоценоза другим и носит название *экологической сукцессии.*

Так как это понятие разработано главным образом в ботанике и соответственные процессы в животной части биоценоза изучены еще очень мало, мы ограничимся здесь изложением самых основ учения об экологической сукцессии.

История понятия «сукцессия». Мы видели, что биоценоз не является группировкой застывшей в статическом равновесии, а непрерывно изменяясь, обновляясь, представляет динамическую систему, все время колеблющуюся около некоторого среднего состояния, представляет «вечно изменяющееся неизменное», если позволительно так выразиться. Но дело идет и дальше. Колебания могут быть настолько велики, что, несмотря на существование некоторого постоянного ядра, биоценоз в целом перестает существовать и сменяется другим биоценозом, а этот в свою очередь третьим и т. д. Это и будет сукцессия. Изменение есть основной, универсальный факт. Но изменения эти совершаются не беспорядочно. В них имеется известная повторяемость, ритм. Зная законы этой повторяемости изменений, можно предсказывать явления. Во всяком случае, изучая эту повторяемость, мы получаем более соответствующую действительности картину происходящего.

Динамичность природы, ее вечное движение, переход из одного состояния в другое, казалось бы, является очевидным фактом. Однако в биологии все еще надо настаивать на существовании изменения как основного факта. Не только старые, зоологические работы, но многие работы самого последнего времени все еще описывают некоторое, по существу совершенно временное, состояние как постоянное, незыблемое. Необходимо от этой точки зрения отказаться, изучать процесс, перейти к динамической точке зрения.

Как и вообще в природе, между биоценозами, сменяющими друг друга во времени, границ нет. Но некоторые стадии развития ряда (см. выше) количественно и качественно отличны от других. Мало признать непрерывность процесса. Надо еще выделить эти стадии, определить их, обозначить, установить их качественное отличие. Качественным отличием биоценозов будет прежде всего доминирование в них различных экологических типов. Приводимая ниже терминология эту цель и имеет перед собою. Ее оправдание заключается в пользе ее для определения качественно различных категорий в, казалось бы, однородном их комплексе. С этой точки зрения понятие экологической сукцессии является весьма полезным. Кроме того, это есть понятие исторического развития, которое всегда оказывалось полезным в науке.

Учение об экологической сукцессии развилось у ботаников. История его такова. Сперва рассмотрение растительности было чисто статическим, хотя, согласно Клементсу, еще в 1685 г. Кинг (King) описывал изменения ирландских болот. Лишь после Дарвина появляются работы, рассматривающие явления живой природы в процессе их образования. Но признания изменения растительности как основного факта еще долго не было. Первое четкое признание динамичности в сообществах принадлежит Варминг у. (Warming, 1896). «В прежнее время растительные сообщества рассматривались, как устойчивые, находящиеся в покое, законченные в своем развитии и мирно живущие друг возле друга группы. В действительности таких отношений в растительном мире не существует: везде и беспрерывно идет между растительными сообществами борьба; каждое отдельное сообщество постоянно стремится вторгнуться в область других, и

каждое небольшое изменение в жизненных условиях тотчас же нарушает устойчивое до сих пор равновесие, т. е. вызывает немедленно перемещения и изменения во взаимных отношениях групп. Борьба между растительными сообществами является естественным следствием борьбы между видами; эта борьба возникает благодаря стремлению видов увеличивать область своего распространения посредством различных способов расселения, которые находятся в распоряжении у каждого отдельного вида» (цитировано по русскому переводу). В дальнейшем эту совершенно правильную в основе динамически-генетическую точку зрения развили американские экологи Коулес (Cowles, 1899, 1901) и Клементс (Clements, 1904—1928), а за ними Тэнсли (Tansley, 1920, 1935), Купер (Cooper, 1926), и Филлипс (Phillips, 1930, 1934, 1935).

Клементс наиболее полно и последовательно развил учение о сукцессии, показав ее универсальность и развив относящуюся сюда терминологию. Клементсом динамическая экология возводится в степень науки, обнимающей всю историю растительности земли в настоящем и прошлом.

Хотя система его, или, вернее, точка зрения, встретила ряд возражений, хотя на континенте Европы до последнего времени ботаники, изучая растительный покров, интересовались, главным образом, чисто статистическими явлениями, теория сукцессий все больше и больше проникает в фитоэкологию. В зооэкологии это понятие играет пока еще очень незначительную роль, но необходимость такого же динамически исторического рассмотрения жизни сообществ стала совершенно ясной. Крупнейшие американские экологи Адамс и Шелфорд, а также и другие зооэкологи в ряде работ пользуются этим понятием.

Полного единомыслия в определении сукцессии, однако, нет. Признавая факт постоянного изменения «сообществ» (communities), различные авторы расходятся в ряде пунктов относительно этих изменений, их характера и причин.

По Уиверу и Клементсу (Weaver and Clements, 1929), процесс развития (правильнее было бы сказать формирования, *Д. К*). растительности, начинающийся на месте, лишенном растений, процесс, в течение которого территория последовательно занимается различными растительными «сообществами» (plant communities), пока не образуется сообщество устойчивое в данных условиях, называется растительной сукцессией. Процесс этот может быть только прогрессивным. Возникает он под влиянием различных причин, создающих более или менее обширные незанятые растительностью площади. Причины эти могут быть климатическими, физиографическими, эдафическими и биотическими. Сам же процесс развития происходит вследствие биотических реакций растительных и животных компонентов «сообщества» (биоценоза), т. е. причин внутренних.

Изменения и смена сообществ идут не беспорядочно в любом направлении, а направляются климатом данной области, приводя к такому состоянию, к такому «сообществу» (биоценозу), которое находится в наибольшем соответствии с климатом, а потому носит название климатического «завершающего сообщества» (climatic climax).

Различные местные условия биотопов (местообитаний — habitat, minor environments Адамса) — экоклимат, эдафические условия, физиография, не всегда позволяют развиться завершающему «сообществу». Поэтому, наряду с последним, доминирующим в данной области (или в данной вертикальной зоне), будут иметь место другие, являющиеся стадиями его развития. По мере изменения физических условий биотопов, их эдафона, «сообщества будут все более приближаться к завершающему климатическому. В каждый данный отрезок времени растительность и связанное с нею животное население являются показателями (индикаторами) климата и эдафона. Так как с течением времени среда все время меняется благодаря реакциям растительных и животных компонентов «сообщества» (биоценоза), то все время имеют место сукцессии, начинающиеся с полного отсутствия жизни (первичная сукцессия), или в биотопе, ранее уже заселенном, после какой-либо катастрофы (пожары, наводнения, засухи, косьба, нападение грызунов и т. д.), частично уничтожающей или изменяющей имевшие здесь место условия существования (вторичная сукцессия). Завершающая формация (связанная с major environment) есть результат многих сукцессий (связанных с minor environment или биотопами), во многих случаях идущих далеко в прошлое. Ряд сукцессионных процессов, зарождающихся в различных начальных условиях (голые скалы, оголенная почва, открытая вода и т. д.), приводит в одной и той же области к одному и тому же завершающему сообществу (climax). Хотя движение от начальной стадии к завершающей (climax) обычно

является непрерывным, смена становится явственной, когда группа доминирующих растений достигает максимального развития. Это в особенности бывает видно тогда, когда одна жизненная форма сменяется другой, например, при развитии болота на месте водоема плавающие на воде растения (ряска, водяной орех и т. д.) уступают место таким растениям, как тростник или камыш.

Взгляды Клементса нельзя считать общепринятыми. Тэнсли, например, считает, что сукцессия может происходить под влиянием не только биотических реакций компонентов сообщества, т. е. факторов внутренних, «автогенических», но и внешних, «аллогенических» (воздействия климата и т. п.). Алехин (1938) также считает, что сукцессии растительного покрова могут зависеть от причин двоякого рода: внутренних (эндодинамических) и внешних (экзодинамических). В качестве примера действия внешних причин, извне направляющих сукцессию, он приводит влияние на сукцессию, заканчивающуюся образованием дубового леса, деятельности реки, отложение ее полыми водами песка, глины, ила и пр. Далее авторы расходятся в том, является ли сукцессия всегда прогрессивной. Например, Тэнсли, а также и Браун Бланке (Braun Blanquet, 1927) полагают, что прогрессивная сукцессия происходит только от биотической реакции, регрессивная — от других причин. Все ряды, ведущие к завершающей стадии, прогрессивны; ретрогрессивные, удаляющиеся от завершающей стадии (climax), создаются человеком или животными. Примером регрессии может служить расширение болот благодаря поднятию грунтовых вод.

Клементс же, исходя из представления о завершающей формации как о комплексном организме, считает, что всякая сукцессия прогрессивна и происходит под влиянием причин внутренних, т. е. является развитием. В тех случаях, когда какой-либо внешний фактор вызывает катастрофу и создает на месте более или менее подвинутой стадии более раннюю, молодую, мы имеем не ретрогрессивную сукцессию, а нарушение этим фактором процесса сукцессии и начало новой сукцессии.

Понимание сукцессии самим Клементсом нам представляется наиболее правильным, с тою, однако, оговоркой, что изменения, происходящие в процессе сукцессии, нельзя в полной мере гомологизировать с изменениями, происходящими при развитии индивидуального организма. Автогенная сукцессия, ведущая от низших типов к высшим, имеет то общее с развитием, что и тут и там происходит внутренняя перестройка предыдущей стадии при переходе в последующую высшую. Но в то же время сукцессия осуществляется за счет смены элементов предыдущих стадий новыми элементами, вхождения в биоценоз новых видов, приходящих извне. Когда лишайники, изменив своей деятельностью горную породу, подготовив почву, уступают свое место мхам, а эти последние, произведя еще более глубокие изменения субстрата, открывают дорогу цветковым растениям, то здесь есть, конечно, элементы развития, но нет развития в том смысле, как это понятие применяется к развитию организма, где каждая последующая стадия получается путем перестройки предыдущей, а не извне.

Сукцессия и животные компоненты биоценоза. До сих пор шла речь о сукцессии, имея в виду растительные компоненты биоценоза. Но с последними теснейшим образом связаны животные компоненты. Поэтому невольно является мысль, что и последние участвуют в общей сукцессионной смене, в формировании завершающей стадии — климакса. Так это или не так, этот вопрос не может считаться достаточно исследованным. Конечно, нет сомнений в том, что разные стадии сукцессионного процесса, разные члены ряда (Sere) при формировании растительного покрова имеют и свои животные компоненты. Но какова роль последних в подготовке следующей стадии ряда, этот вопрос совсем мало исследован, а для понимания биоценоза он должен быть разработан.

Некоторые примеры сукцессионной смены животных все же можно привести. Так, например, Хьюэтт (Hewatt, 1935) очистил от макроскопических обитателей занятую мидиевым биоценозом квадратную площадку на поверхности скалы в области отливной зоны. Все снятые организмы были пересчитаны. После этого очищенная площадка ежемесячно осматривалась и сосчитывались все поселившиеся на ней организмы. Наблюдения продолжались $2^1/_2$ года. В результате их оказалось, что а) очищенная площадка сперва покрылась водорослями; б) первыми животными на площадке оказались питающиеся водорослями, как, например, брюхоногий моллюск *Acmaea*; в) в период размножения мидии *(Mytilus)* и усоногие раки *(Mitella* и *Balanus)* поселились на очищенной поверхности; г) эти сидячие формы постепенно занимали большую часть поверхности и сделали местообитание неблагоприятным для более крупных *Acmaea*;

д) последние передвинулись в более высокую зону, где мидии и усоногие существовать не могут. Таким образом, здесь имело место сукцессионное формирование завершающего биоценоза, в течение которого вначале появившиеся формы являлись необходимыми для появления последующих.

Адамс понимает сукцессию не совсем так, как Клементс. Он признает направляющее значение не только за климатом, но и за другими внешними факторами. Если принять, однако, во внимание, что эти внешние факторы, как, например, изменения эдафические, находятся под контролем климата, то расхождение с Клементсом сглаживается.

Иллюстрацией понятия сукцессии и анализа последней являются две работы, результат экспедиции Мичиганского университетского музея в Северный Мичиган, проведенные под общим руководством Адамса (Adams, 1908, 1909). В этих работах как среда, так и группировки растений и животных рассматриваются с динамической точки зрения. Авторы стремятся понять генезис и последовательную смену явлений. Разобрав последовательную смену биотопов (Адамс называет их, как все американцы, местообитаниями) и сопровождающую их биотическую сукцессию, Адамс приходит к заключению, что на Королевском острове (Isle Royale) толчок к сукцессии был дан падением уровня озера, обнажившим голый остров. Направление сукцессии диктовалось физическими факторами, изменяющими эдафон, и общим сдвигом климатических условий к северу вслед за отступающим ледником. Кроме внешних факторов для объяснения сукцессии необходимо принимать во внимание еще и внутренние факторы, конституцию видов, определяющую, с каким оружием является вторгающийся вид в ассоциацию, и отношения внутри ассоциации.

В результате «каждое местообитание и населяющая его ассоциация должны рассматриваться просто, как стадия, более или менее временная в волне движения к завершающей формации». Среда играет двоякую роль в сукцессии: она является и причиной и условием ее. Адамс подчеркивает и практическое значение понятия сукцессии для лесного дела и земледелия.

В работе об изменении птичьего населения в процессе сукцессии Адамс (Adams, 1908) говорит: «Сукцессия — это изменение доминирования некоторых видов или ассоциаций на доминирование других. Сперва имеет место слабое увеличение количества одного вида и соответственное уменьшение другого; их соотношение может продолжать меняться до тех пор, пока иммигрант не станет доминирующим и соперничающий с ним вид не исчезнет вовсе. Процесс смены, как правило, не ограничивается одним видом, но обычно в него вовлекаются многие или все члены ассоциации, и когда дюна надвигается на болото, то болотные птицы нацело замещаются птицами, обитающими на песчаных дюнах». Сукцессия заканчивается завершающей формацией. «Главной характеристикой завершающей формации (climax) является ее относительная устойчивость, обязанная доминированию относительного равновесия, созданного суровым отбором со стороны физической и биотической среды и приспособлением в течение процесса сукцессии». Шелфорд посвящает сукцессии целый ряд работ (Shelford and Clements, 1939). В работе о проблемах и принципах экологии он подчеркивает совпадение сукцессии животных сообществ с таковою же у растений, так как «кажется очевидным, что причины животной сукцессии могут включать все причины сукцессии в растительном мире. Обе идут рука об руку, ибо соответствие животных и растительных сообществ — правило». Хотя, повторяем, вопрос о сукцессии в отношении животных компонентов биоценоза не разработан, в дальнейшем речь будет итти и о растительных, и о животных компонентах.

Темпы сукцессии. Сукцессионные изменения могут быть большего масштаба и меньшего, могут итти очень медленно, тысячелетиями, или более быстро. Приведем несколько примеров.

1) Когда на Европу в конце плиоцена начал наступать с севера ледник, он уничтожал под своим покровом всякую жизнь, срывал и сглаживал почвенный покров, крошил скалы и т. д. При его отступлении в межледниковое время и после последнего оледенения обнажились огромные пространства голой безжизненной земли (Barren Ground, по терминологии американцев). Постепенно они заселялись различными растениями и животными. При новом наступании ледника снова дубовые и кленовые леса с их фауной сменялись через ряд промежуточных стадий тундрой и оледенением и т. д. (Осборн, 1921). Изменения эти происходили, конечно, очень медленно.

2) Так же медленно должны были происходить изменения, приведшие от широколиственных мезофильных лесов миоцена на месте нынешних северных среднеазиатских пустынь к развитию последних, к царству полыни и солянок (Е. Коровин).

3) Медленно через ряд стадий шло развитие современного состояния растительности и животного мира центральных Кара-Кумов с того момента, как Арало-Каспийское море обнажило, отступая, огромную площадь своего дна (Кашкаров и Курбатов).

4) Гораздо быстрее проходит сукцессионный процесс после лесного пожара, когда в определенной для данных условий закономерной последовательности происходит смена одного биоценоза другим, приводящая к восстановлению климатического climax.

5) Так же относительно быстро происходит оживление мертвого конуса выноса или обрастание обнаженных обрывов в результате эрозии.

6) Еще быстрее происходит сукцессионная смена во временном водоеме, в настое сена.

Большего масштаба или меньшего, быстрым темпом или медленным, но этот процесс сукцессии закономерной смены происходит всюду. Это процесс универсальный для всех времен. И даже достигнув «заключительной» стадии, он не застывает в неизменной форме, а обнаруживает колебания и движение вперед.

Моменты сукцессионного процесса. Процесс сукцессии, по Клементсу, состоит из нескольких моментов: 1) обнажения, 2) миграции, 3) эцезиса, 4) соревнования, 5) реакции, 6) стабилизации.

Первый момент, обнажение, может обусловливаться различными начальными (инициальными) причинами. Они бывают физические (например, надвигание или отступание ледника, эрозия, обвал, отложения по берегам рек и образование конусов выноса, затопление водой, осушение дренажем, поднятия гор), или биотические (лесной пожар, перевыпас скота, разрушительное вмешательство человека), или климатические (спорадическая засуха, подобно случаям, описанным в Сахаре, и т. п.). Все эти причины уничтожают первоначальное население. После этого начинается развитие ряда благодаря мигрирующим из соседних и дальних мест формам — пионерам.

Миграция — это переселение в обнаженную местность растительных и животных организмов: перенесение сюда семян, залет или забег животных. Переселение не ведет обязательно к заселению. Оно может оказаться и неудачным. Заселение зависит от эцезиса. *Эцезисом* (от слова οἰκίζω — колонизирую) Клементс называет приспособление мигрирующих особей к новому биотопу. Успех этого приспособления зависит от свойств вида, вторгающегося в незаселенный им биотоп, от свойств биотопа и от свойств других видов, уже занимающих последний. Пионеры, переходящие на обнаженную площадь или мигрирующие сюда, должны прежде всего обладать способностью передвигаться. У растений эта способность пассивна, у животных активна. От развития этой способности передвигаться зависят шансы заселения видом новой площади, но не только от этого, а от способности мигрантов к приспособлению. Будучи приспособлены к старому биотопу, они должны иметь способность войти в новый. Например, при заселении чистого песка это должны быть формы, способные укрепиться в песке, дать соответственные корни (или уметь рыть, если это животное), быть стойкими к высыханию. Таким образом, недостаточно одной миграции, необходима еще способность утвердиться в данных условиях. Этот термин может иметь приложение и к животным. У растений он состоит из трех основных процессов: прорастания, роста, образования семян. У животных он будет состоять в способности найти убежище и устроить гнездо, найти пищу, возможность размножаться.

Эцезис определяет инвазию — заселение нового местообитания. Одной миграции недостаточно. Мигрирующая на такыры пустыни слепушонка *(Ellobius)* не может здесь укрепиться, не находя достаточно пищи, и гибнет. Инвазия слепушонки в коренную пустыню, где она не находит достаточно пищи, чтобы покрыть затраченную при копании энергию, невозможна. Скорость воспроизведения также определяет успех эцезиса. Инвазия крыс в Новую Зеландию оказалась столь успешной благодаря их необыкновенной способности к размножению (высокий потенциал размножения). Физические факторы также определяют успех эцезиса и возможность инвазии. Вода, например, элиминирует все семена кроме гидрофитных и плавающих. Также и случайно занесенное в пустыню мезофильное насекомое не найдет здесь подходящих для себя условий существования. Проникшие при постройке Тянь-Шаньской обсерватории на сыры воробьи не

нашли здесь подходящих климатических условий и зимой погибли от морозов; проникшие в Кара-Бугаз рыбы погибают от солености воды.

Уже с момента миграции, с момента утверждения представителей вида в новом биотопе и биоценозе вид вступает в «соревнование» с другими видами. Оно бывает особенно сильно среди особей и видов с одинаковыми требованиями и притом предъявляемыми к среде в одно и то же время. У видов с разными запросами соревнование это меньше. Результат соревнования — т. е. утвердит ли себя вид как вид — определяется естественным отбором. Часто утверждение вида бывает лишь временным: как будто утвердившись, вид в дальнейшем не может приспособиться к некоему периодическому фактору, например к холодной зиме, или размножение его идет недостаточно быстро, чтобы оказать надлежащее сопротивление среде.

В результате миграции, эцезиса и соревнования, в случае их успешности, получается инвазия вида в новую область.

Инвазия может быть с близкого расстояния, из соседних областей, где имеются подходящие биотопы. Например, при образовании Каракумской пустыни инвазия в нее осуществлялась видами из пустынь смежных стран Ирана и Центральной Азии. С дальнего расстояния происходит инвазия видов с «широкой приспособляемостью». Такова, например, пустельга в центральных Кара-Кумах. Инвазия на далекое расстояние и в растительном мире, а тем более в животном редко бывает удачной. Этим объясняется сохранение флорами и фаунами зоогеографических областей своей целости и физиономии. Инвазии на дальнее расстояние бывают гораздо удачнее, если мигрирующий организм связан с водой — с этой нивеллирующей средой или с человеком. Таковым примером является распространение планктона, уток, паразитов или грызунов. Из хищных птиц, кажется, шире всех распространена связанная с водой скопа.

В дальнейшем, укрепившись в новом местообитании, вид начинает обнаруживать реакцию на среду обитания, частично изменяя ее, а затем наступает период его относительной устойчивости, стабилизации. Наступает climax с доминированием жизненной формы, наиболее соответствующей данному климату. В каждой стадии развития имеется своя доминирующая форма, сменяющаяся затем другой, вторгающейся в местообитание этой стадии. Теперь, с наступлением climax'а, инвазия другого доминанта исключена, в завершающий биоценоз могут войти лишь подчиненные формы.

Источники знаний о сукцессии. Каковы источники наших познаний о сукцессии? Сукцессия — универсальный факт, и мы можем убедиться в ее существовании самыми разнообразными способами.

Быстрые сукцессии. О наличии сукцессии нам могут говорить наблюдения отдельных лиц за короткий период времени. Сукцессию легко можно наблюдать в настое сена, предоставив жизни развиваться в нем беспрепятственно и наблюдая через некоторые промежутки времени количественные и качественные изменения в составе населения настоя.

Выше нами было дано определение биоценоза, как группировки адаптированных организмов, отличной по составу и характеру от соседних группировок, занимающей часть арены, отличную по условиям жизни от окружающих частей этой арены, группировки, имеющей свое «хозяйство», т. е. кругооборот материи. С этой точки зрения является спорным, можно ли население дерева считать биоценозом. Однако имеется ряд работ, признающих последнее положение и рисующих последовательную смену населения в стволе дерева, носящую характер сукцессии. Если даже здесь мы имеем перед собою не настоящую сукцессию, то во всяком случае хороший аналог сукцессии. Поэтому мы приведем здесь эти работы.

Блэкман и Стэдж (Blackman and Stage, 1924) дали интереснейшую картину последовательной смены насекомых в умирающем, мертвом и разлагающемся дереве одного вида орешника *(Hicoria glabra)*. Здоровое дерево или вовсе не подвергается нападению или реагирует на проникание в него насекомых таким истечением сока, что атака оказывается безуспешной. «Если же дерево не совсем здорово или если число атакующих, как это бывает в годы эпидемий, велико, то многочисленные насекомые успевают укрепиться в дереве, сопротивление дерева преодолевается, и оно убивается в короткое время. Успешные атаки заболонников нарушают относительное состояние равновесия, существующее в здоровом дереве, наступающее неустойчивое состояние привлекает различных сверлящих насекомых и дает возможность поселения здесь гнилостным грибам. Присутствие этих организмов в умирающем или недавно погибшем дереве делает усло-

вия существования еще более неустойчивыми. Их присутствие изменяет не только физический, но и химический характер различных частей дерева, а их деятельность вскоре изменяет первоначально привлекательные, как пища, части дерева в совершенно другие вещества, которые могут быть или непривлекательными для обитателей или даже ядовитыми для них. Таким образом одно и то же мертвое дерево используется в качестве места для размножения вида более, чем два года, и часто пригодно лишь на один год. Однако, хотя деятельность этих организмов сделала дерево неподходящим для них самих местообитанием, изменения, сделавшие его непривлекательным для них, сделали его более привлекательным для других форм. Таким образом 3-я группировка, встречающаяся в умирающем или недавно умершем дереве, сменяется в следующем году четвертой. Группировка этого второго года изменяет дерево еще дальше и в следующем году сменяется совершенно другой группой организмов, а эта, в свою очередь еще другой отличной ассоциацией. Это неустойчивое состояние относительно стабилизируется лишь тогда, когда процессы дезинтеграции и разрушения закончены и дерево возвращается к земле. Сперва имеют место группировки типичных сверлильщиков, их паразитов и хищных врагов и мусорщиков. В следующие годы все возрастает пропорция форм, живущих за счет разрушения дерева или за счет грибов, ответственных за это разрушение. Последние сменяются, особенно после того, как дерево пролежит несколько лет на земле, все большим и большим количеством форм, обитающих в земле». В каждом дереве эта сукцессия повторяется.

Другую работу по сукцессии в срубленном дереве мы имеем у Грээм (Graham, 1925). Автор считает, что только детальное изучение маленьких частей более крупных экологических единиц может привести нас к полному пониманию комплекса факторов, определяющего жизнь более обширных сообществ. Он также находит в стволе определенную последовательную смену организмов по мере того, как химический и физический характер дерева изменяется в течение процесса дезинтеграции и распада. Сукцессия идет от ксилофагов к ассоциации организмов, характерных для рыхлого слоя лесной почвы. Последующие стадии сукцессии невозможны без предыдущих. Без ксилофагов последующие стадии, состоящие из организмов, неспособных превращать древесину в живую протоплазму, развиться не могли бы. В работе интересно то, что учитывались различия в распределении факторов и насекомых в различных частях срубленного дерева. Оказалось, что в распределении ксилофагов в дереве в общем наиболее важными факторами являются пища, влажность и температура. Активность ксилофагов значительно уменьшается в тени. Таким образом в полной тени и при низкой температуре вред для бревен на складах значительно уменьшается.

Великолепную схему сукцессии насекомых, живущих на деревьях и внутри них, схему, не требующую пояснения (рис. 122), дает Адамс (Adams, 1915). О такой же сукцессии говорит Чэпман (Chapman, 1926): *Buprestidae*, живущие между корой и древесиной, в камбие, убивают дерево и живут лишь немного недель. Затем являются *Cerambycidae*. Они кормятся мертвым камбием. Их сменяют *Pyrochroidae* и *Tenebrionidae*, пользующиеся разрыхленным усачами камбием. Пока сукцессия направляется фактором пищи, а дальше уже играют роль климатические факторы, в особенности те, от которых зависит влажность дерева. Если дерево не слишком сухо, то оно подвергается нападению личинок *Elateridae*, с которыми в дерево проникают разрушающие древесину бактерии. Обстоятельно изучил смену группировок насекомых и грибов в гниющих стволах деревьев Ллойд (Lloyd, 1933). Он устанавливает пять стадий разрушения, причем большинство насекомых приурочено к одной определенной стадии; одна стадия, видимо, подготовляет другую.

Сезонные и более продолжительные сукцессии. Легко наблюдаются сезонные сукцессии. Пожалуй, большая часть работ по сукцессии имеет объектом именно сезонные сукцессии. В этом направлении много работ гидробиологических. Выше были указаны работы Олли, Гальцова. Петерсен (Petersen, 1926), приходя к заключению, что общая сезонная сукцессия животных обусловливается температурой воды, а pH и O_2 являются скорее сопровождающими, чем причинными факторами, подтверждает это наглядными диаграммами.

Более продолжительные наблюдения сукцессии на одном месте видим мы в Аскании-Нова, где толчком к сукцессии (вторичной) явилось орошение участка степи (Н. И. Дергунов, 1928). Очень интересные результаты 15-летних наблюдений на одном месте находим мы в книге Ритчи (Ritchie, 1920). Он рассказывает об исто-

рии верескового болота, которое в течение 15 лет пережило замечательные изменения. В 1890 г. местность была покрыта густым вереском с торфом и влагой внизу. В 1892 или 1893 г. несколько пар черноголовых чаек устроили гнезда на болоте. Они стали охраняться владельцем болота, который кормил их яйцами домашних фазанов. В 1904 г. чаек стало 1500—2000 пар. С увеличением количества чаек растительность подвергалась заметному изменению. Вереск постепенно исчезал, и его место заняли жесткие злаки, росшие в таком изобилии, что крестьяне накашивали много сена. Затем злак уступил место ситнику *(Juncus glomeratus)*. Среди последнего появились сорняки, которых раньше на этой торфянистой почве не замечали. Некоторые росли с большей энергией, и конский щавель *(Rumex)* почти заглушил ситники и исчезающие злаки. Чайки стали распространяться на соседние места, и там повторялась та же сукцессия. Изменения произошли частью от удобрения почвы чайками (остатки пищи и экскременты), частью от действия на поверхность почвы их лап. Гнезда удерживали на поверхности воду, и торфяной слой со скрытой в глубине водой превратился в поверхностное болото. Конечно, эти изменения сопровождались глубокими изменениями фауны мелких животных, но они не были отмечены. Зато владелец заметил, что куропатки *(Lagopus scoticus)*

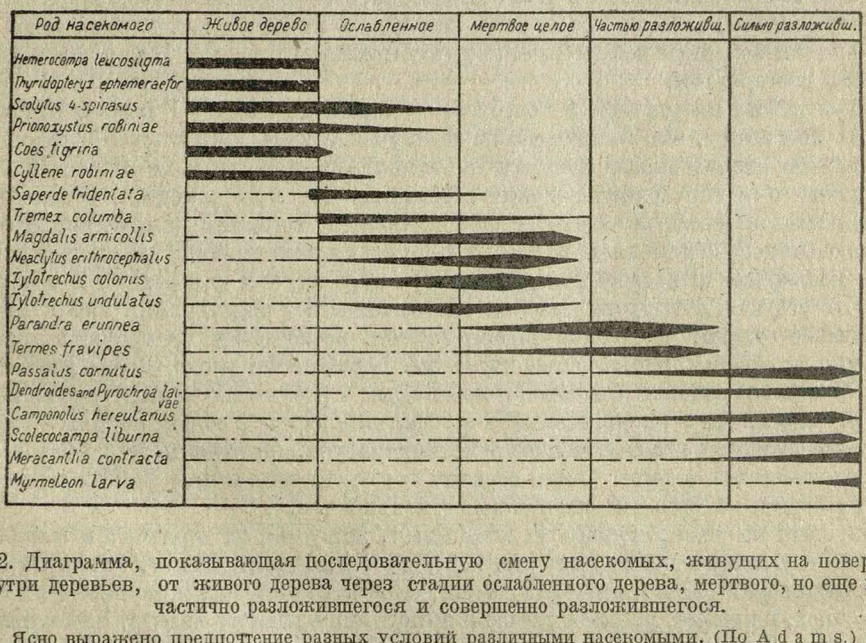


Рис. 122. Диаграмма, показывающая последовательную смену насекомых, живущих на поверхности или внутри деревьев, от живого дерева через стадии ослабленного дерева, мертвого, но еще целого, частично разложившегося и совершенно разложившегося.

Ясно выражено предпочтение разных условий различными насекомыми. (По Адамс.)

перестали гнездиться здесь, а появились утки, сперва немногие, а затем в большом количестве. Через 15 лет крестьяне, чтобы вернуть свои покосы, замененные теперь водяным щавелем, стали делать частые набеги на гнездовья чаек; владелец же, огорченный исчезновением куропатки, перестал защищать чаек. В 1917 г. уже редко можно было видеть чайку, и гнездилось их не более 30 пар. Постепенно все стало возвращаться к прежнему состоянию: утки исчезли, куропатка стала возвращаться, снова восстановилось вересковое болото, хотя и неполностью: вереска стало меньше, больше злака, но сорняки остались как воспоминание о деятельности чаек.

О сукцессии мы можем судить и по более медленным изменениям климата, по свидетельствам путешественников, истории и т. п. Конечно, параллельно с изменением климата имели место процессы сукцессии, о ходе которых мы можем судить по тому, как в подобных климатических условиях протекает сукцессия в этих странах теперь. Данными истории, показаниями путешественников пользуется, например, для восстановления экологической картины прошлого В. В. Станчинский (1927) в своей интересной работе, посвященной зоогеографии и экологии птиц б. Смоленской губернии.

О далекой сукцессии прошлых эпох нам свидетельствуют ископаемые растения и животные. Здесь мы имеем картины, лишенные быть может деталей, но вполне достоверные по своей общей экологической конструкции. Зная экологию современных форм,

умея связывать ту или иную жизненную форму с экологическими условиями, с климатом, с характером среды обитания, образом жизни, мы можем восстанавливать картины сукцессии отдаленнейшего прошлого. В качестве примера приведем работу Бэкера (Baker, 1921). На севере Чикаго имеются отложения, оставленные ледниковым озером Чикаго, предшественником нынешнего озера Мичиган. В этих отложениях, состоящих из ряда слоев, имеются остатки жизни того времени, когда осадки отлагались. Знание экологии современных форм позволяет восстановить экологические условия того времени. Сперва это была часть открытого озера без жизни, с холодной водой и неблагоприятными окружающими условиями. Затем наступил период низкого уровня воды, когда залив был защищен от бурных вод озера косой или барьером, и этот мелкий залив населяла фауна болота, или мелкие водные формы. На это указывает присутствие *Galla*, *Planorbis*, *Physa*, видов, обитающих ныне в мелкой воде. На холодный климат указывает присутствие вдоль берегов того времени таких деревьев, как ели, пихты, сосны и т. д., которые теперь встречаются далеко на север от Чикаго. Выше находится песок и гравий, указывающие на поднятие воды, а еще выше — богатая фауна речных моллюсков, ныне обитающих в больших реках. Пресноводных легочных двустворчатых моллюсков, столь обычных в предыдущей стадии, совсем нет. Двустворчатые были принесены сюда рыбами в стадии глохидий, когда рыбы достигли залива. Следующая

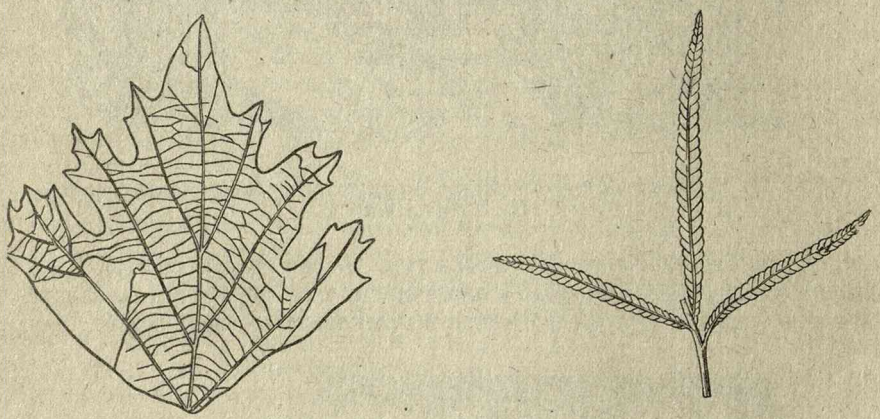


Рис. 123. Лист слева — *Platanus Guilelmae*, показатель мезофильных условий и справа — лист *Palibinia densifolia*, показатель условий ксерофитных. (По Коровину.)

фауна с *Unionidae* развивалась при более мелкой воде. Четвертая стадия глубокая, с песком, немногими цикладами, жаберными моллюсками и некоторыми пресноводными легочными. Пятой стадией была наземная. Шестая — мелкий залив с немногочисленными цикладами, жаберными гастроподами и пресноводными легочными. Последнюю, седьмую стадию представляет современная суша с немногими маленькими водоемами и болотистыми ручейками.

Знание зависимости жизненной формы от некоторой экологической обстановки позволяет при изучении ископаемых остатков судить по принадлежности их к той или иной жизненной форме о сопровождавшем их климате и физиографии, т. е. восстанавливать картину сукцессии. Современная палеобиология полна такими попытками.

Е. Коровин (1934), установив зависимость между строением листа и климатом у ряда современных форм, относит ископаемые листья к той или иной современной жизненной форме и, пользуясь климографическим методом, восстанавливает сукцессию климатов Средней Азии в геологическое время (рис. 123, 124, 125).

Наконец, хорошим способом познания сукцессий является изучение современных динамических процессов в природе. Примером такой работы является упомянутая выше работа Ч. Эдамса об экологии Isle Royale и Рутвена (Ruthven) «Исследование дикообразовых гор в Северном Мичигане». На основе наблюдений за динамикой песков и других биотопов в центральных Кара-Кумах и их геологической истории Кашкаров и Курбатов дают картину сукцессий в этой пустыне. Этим методом пользуется Адамс (Adams, 1902) в статье о происхождении жизни северо-восточных

штатов. По отступании ледника первая волна была представлена чисто глациальной фауной и флорой, окаймлявшей край ледникового щита. Современными аналогами и остатками этой волны являются обитатели голых земель севера, области мхов и лишай-

Рис. 124. Меозофильный третичный лес Казахстана; на заднем плане секвойя.
(По Коровину.)

ников и отчасти обитатели альпийской зоны гор. Вторая волна соответствует современной жизни в хвойных лесах Канады, а также жизни в северной части Аппалахских гор. Третья волна была более умеренного типа и представлена типами жизни, доминирую-

Рис. 125. Третичный сухой «лес» Туркменистана.
Реконструкция сделана на основе «жизненных форм» ископаемых растений.
(По Коровину.)

щими в настоящее время в Иллинойсе, Индиане и Огайо. Это были лиственные леса и кустарники с обильным населением из насекомых, моллюсков, амфибий, птиц и лесных млекопитающих.

Хорошей иллюстрацией того, что динамическое изучение природы, изучение сукцессионной смены биоценозов помогает нам понимать природу, читать ее историю, прошлую и будущую, наблюдая то, что есть в настоящее время, является упомянутая выше работа Вудбёри (Woodbury, 1933). Поднятие, выразившееся в образовании гор среди пустыни, повело за собой увеличение осадков, образование больших потоков и сильную эрозию, приведшую к образованию каньона. Каньон все время рос снизу вверх. С поднятием создавались пояса растительности с соответственным животным населением. В результате наверху мы видим хвойный лес, внизу — пустыню. По мере усиления эрозии, расширения каньона, пустыня поднималась все выше и выше, а хвойный лес отступал. Параллельно с движением каньона (топографическая сукцессия) происходило смещение «сообществ» (биоценозов), образовавших в каньоне пеструю, но закономерно построенную мозаику. Эта мозаика всегда соответствует мозаике физиографических форм и связанных с нею микроклиматических. Закономерность изменения сообществ выражается в том, что одни сообщества всегда предшествуют другим.

Наземные формации принадлежат к четырем климатическим типам, развитие которых зависит от степени, в какой общий местный климат пустыни улучшается внутри каньона. При наибольшем улучшении в узких щелях развивается хвойный лес. В более открытых частях каньона, на защищенных склонах доминирует лиственный кустарниковый лес (chapparal), на менее защищенных с южной экспозицией — карликовый лес, или хвойный скруб. На равнине у устья каньона, где естественная мелиорация пустынного климата, создаваемая рельефом, наименее выражена, развиваются соответствующие пустынному климату пустынные кустарниковые заросли (скруб).

Доминирующие растения в связи с климатическими и физиографическими условиями определяют тип ниш, которые могут быть использованы животными. Этим определяется последовательная смена животных компонентов биоценоза.

Практическое значение изучения сукцессий легко понятно, так как знание общего направления, в котором идет развитие комплекса, знание отдельных стадий этого развития, знание причин их смены дает нам большую возможность рационально, с наибольшим эффектом вмешиваться в жизнь природного комплекса, изменять его по нашему желанию. Чтобы управлять природным комплексом, правильно хозяйничать в нем, уметь создавать искусственные комплексы, необходимо понимать этот комплекс, быть знакомым с внутренним его строением во всех его деталях. Ведь «даже синтез сравнительно простых органических соединений мы осуществляем обычно только на основе более или менее полного знакомства с расположением атомов в молекулах этих частиц. Еще в несравненно большей степени это правило применимо по отношению к таким сложным системам, какими являются организмы» (Опарин, 1936). Тем более, добавим мы, весь природный комплекс. Для нас было бы, например, очень полезным предвидение тех изменений в природных комплексах и их отдельных наиболее для нас интересных компонентах, которые возникнут вслед за осуществлением проекта большой Волги как в Заволжье, так и в Прикаспийской низменности, на Северном Кавказе и в Закавказье.

Картину сукцессии (вторичной) под влиянием орошения пустынной долины дает Кеннеди (Kennedy, 1914). Долина была до орошения полынной пустыней, кое-где покрытой песчаными дюнами. Осадков — от 125 до 250 мм в год. На юге протекала река с кустарниковой поймой и фауной птиц, совершенно отличной от фауны полынной пустыни. Когда было произведено орошение, различные виды птиц, приспособленные к новым условиям, распространились из прежнего своего местообитания вдоль реки. Немногие из видов пустыни сумели пережить, другие отступили в неорошенную еще часть, покрытую полынью, третьи приспособились к новым условиям и удивительно возросли в числе. Общее число птиц увеличилось с 23 000 до 80 800. Почти все без исключения виды были полезными в сельском хозяйстве. Кроме того появились еще новые зимние гости. Работа Кеннеди наглядно показывает процесс сукцессии: это главным образом инвазия с близкого расстояния. Она показывает также, какое значение имеет ирригация для животного населения, которое как бы мобилизуется заранее для защиты полей на орошенных участках.

Практическое значение изучения сукцессии показывает работа Шелфорда над изменением ихтиофауны в процессе образования озер на террасах (Shelford, 1910, 1911). Объектом этой работы послужили рыбы из ряда озер, параллельных озеру Мичиган, образованных отступанием озера. Чем дальше озеро от Мичигана, тем оно древнее.

Взяты были 4 озера: первое, пятое, седьмое и четырнадцатое. Автора интересовал вопрос о причинах исчезновения рыб, имеющих хозяйственное значение, связанных с возрастом озер. Проследив роль различных факторов, Шелфорд приходит к заключению, что привычки, связанные с размножением и с выбором мест, подходящих для нереста являются главными факторами в сукцессионной смене рыб так же, как это было указано для некоторых жуков и птиц, а следовательно, продукция промысловых рыб в данной области зависит от наличия подходящих мест для нереста. (В СССР делаются, по-видимому, удачные попытки преодолеть путем искусственного ускорения созревания гонад это правило, имеющее силу без вмешательства человека.) Экономические меры должны быть направлены на то, чтобы: 1) изучать поведение рыб, особенно в течение периода размножения, 2) культивировать, сохранять и защищать законом нерестилища промысловых и спортивных рыб.

Метод изучения природного комплекса (биоценозов). В тех случаях, когда нас интересует тот или иной природный комплекс как целое, метод работы будет иметь свою специфику. Основной принцип работы будет в том, чтобы итти от общего к частному, от общего взгляда на то, «что к чему», к детальному изучению наиболее важных частей комплекса, от полевой методики к эксперименту, чтобы, изучив эти детали, снова вернуться к целому. Немыслимо, невозможно начинать с деталей, думая из частей построить затем целое. Частей слишком много, а соотношения между ними бесчисленны. Без общего взгляда на то, что к чему, нельзя остановить своего взгляда на той или другой частности с достаточным основанием. Изучение природного комплекса, или биоценоза, диктуемое актуальными задачами хозяйства, следует начинать с того, что Тэнсли (Tansley, 1923) называет *рекогносцировкой*. При последней избранный район проходится маршрутно, наметив пути последнего на основе карты так, чтобы он охватил главнейшие места района; во время маршрута отмечаются наиболее заметные черты физиографии, растительности и животного мира. При рекогносцировке необходимо иметь при себе карту. Полезно иметь геологическую карту. Совершать рекогносцировку практичнее всего верхом. Встречая новый биотоп, следует отмечать доминирующие и наиболее богатые особями виды, выделяя таким образом в первом приближении основные группировки и порядок их смены. На карту наносится условными знаками распределение ландшафтов. Основные ландшафты фотографируются. Отмечается все, чем-либо выдающееся. Такую рекогносцировку полезно повторять время от времени и потом, во время процесса работы, чтобы за исследованием деталей не упустить изменения целого.

Конечно, для того чтобы такую рекогносцировку провести успешно, необходимо быть предварительно знакомым с видами растений и животных, на которых обращается особое внимание, и с почвами. Для начинающего это всегда трудновато. Путем рекогносцировки исследователь получает общее представление об исследуемом районе.

После рекогносцировки приступаем к *первоначальному экологическому обзору*.

Эту стадию работы необходимо проводить стационарно. Цель этого исследования прежде всего заключается в том, чтобы дать описание района исследования: выделить наиболее крупные группировки — «зоны жизни» и «биотопы» в пределах зон жизни, выделить интересующие нас биоценозы, изучить видовой состав каждого из последних как со стороны растительных компонентов, так и со стороны животных, наметить ряды развития, ведущие к завершающим группировкам. Распределение биоценозов надлежит нанести на карту.

В этой работе необходима кооперация с ботаниками для точного определения видов растений. Также и для зоологов каждой специальности необходима кооперация с систематиками специалистами по различным группам животных. Надо собирать по возможности все, знать же все, конечно, нельзя. Надо знать главных животных, а по остальным группам направлять материал к специалистам. Однако и этот материал должен быть так собран, чтобы можно было отнести каждую особь к той или иной зоне жизни и биотопу. При определении биотопов, т. е. при установлении различий между ними, следует пользоваться не физиографическими признаками, а растительностью, которая лучше всего выражает различия в физиографических и эдафических факторах. Принимать во внимание следует не только естественную растительность, но и сельскохозяйственные культуры. Это последнее надо делать со всей тщательностью, ибо это дает точки опоры для суждения о значимости тех или иных биоценозов и о роли человека в изменении естественных ценозов.

Беклемишев считает, что, приступая к исследованию какого-либо сообщества, мы прежде всего должны приблизительно наметить его границы, для чего главным образом приходится пользоваться растительностью и принимать в качестве рабочей гипотезы, что животное население в пределах одного пятна растительности также является более или менее однородным. Такой подход, конечно, правилен.

При выделении биотопов по растительности может быть сделана та ошибка, что некоторые выделенные биотопы при изучении в дальнейшем животных компонентов ценоза распадутся на более дробные единицы. Например, занятая ореховым лесом в северной Фергане территория естественно выделяется как биотоп при первоначальном экологическом обзоре, при кажущейся однородности леса, распадается, однако, на биотопы, характеризуемые различными его «бонитетами»: наблюдаются существенные отличия между лесом на плато и лесом на склонах, и т. п.

В каждой местности, разумеется, могут быть свои биотопы. Кроме того они будут иными по объему в зависимости от того, на какой группе животных фиксирует свое внимание исследователь. К сожалению, пока в этом направлении существуют главным образом работы по позвоночным. Из работ, где приняты во внимание беспозвоночные, можно указать работу Коккерелля (Cockerell, 1897), где использованы в качестве индексов жизни насекомые, и работу Герольда (Herold, 1930), где объектом изучения являются изоподы.

При наличии возможности, раз ставится задача изучения биоценоза, следует, как сказано, фиксируя внимание на той или иной группе животных, собирать все остальное. Биотопы надо описывать со всей тщательностью.

Все данные наносятся на карту. Лучше, если имеются ранее отпечатанные схематические карты района, куда и следует наносить полученные данные.

Выделив биотопы, изучив и описав их возможно точно с физиографической точки зрения, мы получаем общую схему распределения в районе факторов: рельефа, почв, осадков, температуры и т. д., а также распределения растительных ассоциаций и животных группировок. Получив эту схему, приступаем к изучению биоценозов, т. е. к изучению группировок с экологической точки зрения.

Какие именно группировки (биоценозы) будем мы изучать как биоценозы, это продиктует нам та точка зрения, тот интерес, с которым мы наше изучение начинаем: интересует ли нас эколого-зоогеографическое изучение района или те или иные хозяйственные задачи. В последнем случае мы выделим более крупные, хозяйственно значимые биоценозы. Например, биоценоз орехово-яблоневого леса и как оправа его, знание которой необходимо для понимания леса, — биоценозы степи, субальпики и альпики. При изучении в целях биогеографических выделим биоценозы более мелкие, что будет необходимо для понимания путей миграций видов, принадлежащих к различным фаунистическим элементам (средиземноморский, бореальный, нагорноазиатский и т. д.). Описывать биотопы надлежит, конечно, имея в поле зрения связь их условий с населением: климатические и почвенные условия в их влиянии на растительность и на животных, растительность как убежище, место для размножения, кормовая база для последних. Изучение животных компонентов биоценоза следует начинать с изучения их численности, т. е. с количественного учета.

Имея в руках данные относительного количественного учета, мы можем подробнее характеризовать состав нашего биоценоза, установить виды постоянные, характерные, второстепенные, случайные, верные. Здесь должен быть применен метод пробных площадок и метод удлиненного квадрата.

Уже теперь мы можем наметить ограничивающие факторы, определяющие распространение видов и ценозов. Если наблюдения были длительны, биоценоз может быть изображен в его динамике, т. е. изображено развитие завершающей формации, стадии этого развития, ряды, а также сезонные изменения в ценозе, как это имеет место в работах Шелфорда, Смита, Берда, Сатаевой, упомянутых выше.

Следующим этапом работы является изучение биоценозов со стороны их экологии. Иначе говоря, получив представление о составе и распределении ценозов, можем приступить к выяснению взаимоотношения видов внутри последних, к построению предварительной схемы циклов питания, взаимоотношений между растениями, растениями и животными, животных между собой. Более точную схему можно составить лишь после окончательного точного определения всех собранных животных.

Само собой разумеется, что изучить взаимоотношения всех видов, входящих в биоценоз, невозможно, хотя бы работать над этим вопросом долгие годы. Необходимо поэтому уже при первоначальном обзоре остановить внимание на том, какие виды являются более влиятельными в данном биоценозе, играющими бóльшую роль в его жизни. С этих влиятельных видов и следует начать распутывание сложной сети взаимоотношений членов биоценоза. Так, например, при изучении биоценоза леса зооэкологу надлежит в первую очередь заняться животными, связанными с основными, доминирующими видами деревьев, экологией различных вредителей, играющих роль в лесу данного типа, экологией грызунов, поедающих семена, экологией насекомоядных птиц, дятлов, экологией хищников и копытных, если таковые имеются. Если бы биоценоз являлся организмом, мы для понимания его должны были бы изучать по возможности все элементы и все связи. Если биоценоз — население, отдельные представители которого связаны тесно, другие менее связаны, а третьи почти не связаны, то нам нет надобности в таком изучении. Мы фиксируем все свое внимание на важнейших компонентах, но их мы изучаем наивозможно детально: и в их отношениях к физическим факторам среды, и в отношении к растительным компонентам, и к другим животным. Мы должны стремиться к тому, чтобы понять, какие виды и как именно оказываются влиятельными в жизни данного комплекса. Понятно, что связи по питанию будут здесь особенно существенными. Но необходимо изучать и все прочие связи.

Для изучения циклов питания надлежит собирать все возможные данные, которые что-нибудь говорят о питании животного. Прежде всего необходимы наблюдения на месте. Для этого следует: наблюдать животных за едой и стараться добыть их пищу; наблюдать, что приносят родители детям; отыскать и регистрировать склады пищи, как сборы орехов, запасы насекомых и т. д.; изучить содержимое зоба, желудка, кишок, стараясь сделать это в часы кормежки животных, пока пища еще не переварилась; наблюдать, с какими растениями ассоциированы те или иные животные, выводя отсюда заключения о вероятной пище животного; изучать экскременты, погадки, что может дать очень много; там, где возможно, делать выводы о роде пищи животного, исходя из его строения, из изучения приспособительных к роду пищи признаков. Как использовать все эти данные для построения схемы, рекомендовать трудно, ибо тут может быть много возможностей.

Кроме питания животных, их отношения к другим компонентам биоценоза, растительным и животным, мы должны изучать и их отношения со средой, выявляющиеся в выборе местообитаний, убежищ, мест для размножения, для отдыха, изучать их суточную и сезонную жизнь, миграции, поведение в связи с климатическими факторами, роль рельефа и т. д. Одним словом, вести наблюдения за отдельными видами, тщательно прослеживая «историю жизни» вида, отмечая распределение последнего, колебания в числе и время процветания в связи с изменениями обстановки для его существования в течение года, отмечая также колебания в численности вида по годам, если наблюдения были длительными, а, если нужно, прибегая к эксперименту в поле или даже в лаборатории.

В качестве примера можно привести работу по изучению роли pH в распределении видов рыб (C o k e e r, 1925), затем ряд упомянутых в главе о факторах работ по изучению роли pH в распространении дождевых червей, а также упомянутую выше работу Ч э п м а н а о насекомых песчаных дюн, объединяющую эксперимент в поле с экспериментом в лаборатории. Всю работу по изучению биоценоза надо подчинять поставленной перед собою цели: дать понимание данного комплекса, его зависимость от внешних условий, его внутреннего «хозяйства», основанного на взаимодействии компонентов как с физической средой, так и друг с другом. Работа должна итти в тесном контакте с работой ряда других специалистов: климатолога, почвоведа, геоботаника, миколога, энтомолога и т. д. У всех должна быть поставлена единая цель и иметь место согласованность в работе. Тогда мы поймем интересующий нас комплекс и сможем научно обоснованно вмешиваться в его жизнь. На основании экологического изучения комплекса мы можем понять историю фауны, восстановить пути, по которым слагалась фауна изучаемого района, произвести генетический анализ фауны. Фауна любой местности могла создаваться лишь постепенно путем притекания сюда по экологическим желобам мигрантов, которые могли найти в новой области подходящие для себя условия, притом мигрантов из стран смежных, с условиями, сходными с условиями страны колонизируемой. Таким образом экологические и географические условия

оказывали влияние на создание фаун. Распространение видов в 99% случаев — медленный процесс, связанный с экологической сукцессией.

Желая восстановить историю фауны какого-либо района, мы должны считаться с этим. Необходимо прежде всего изучить сукцессии, имеющие место в настоящее время, выяснить стадии в изменениях биоценозов, приводящие к завершающей формации (climax); установить, какие фаунистические элементы преобладают в каждой стадии. Опираясь на данные геологии, составив себе представление о тех изменениях в зонах и местообитаниях, которые должны были иметь место, зная, какие фаунистические элементы входят в наибольшем числе в ценозы тех или иных биотопов, мы можем составить себе представление о времени, темпе и последовательности образования современной фауны, нарисовать картину того, когда, откуда, какими экологическими желобами просачивались сюда элементы той или иной чуждой фауны, занимая те ниши в биоценозе, которые они занимают теперь. Лишь зная экологическую историю видов, сможем мы понять, почему некоторые формы исчезнувшей фауны остались здесь в виде реликтов, почему другие исчезли.

В особенности необходим экологический анализ при попытках восстановить историю фауны в областях, занятых горами. Там без этого анализа невозможно разобраться в том, что привело к современному составу фауны. Статистическая зоогеография в подобных случаях совершенно почти бессильна, например, в Средней Азии, где в одной и той же области наблюдается большая пестрота в смысле фаунистических (индийских, средиземноморских, евразийских, бореальных и нагорно-азиатских) элементов, каждый из которых продвигался в Среднюю Азию своим собственным путем, своим экологическим желобом, в котором условия существования наиболее близки, по крайней мере в период размножения, к условиям существования на родине данного вида.

Тщательное изучение взаимоотношений внутри биоценоза дает нам также возможность разобраться в тех причинах эволюции последнего, которые находятся внутри него в виде заложенных в нем самом противоречий, разобраться в причинах его самодвижения. Вышеприведенные конкретные случаи с большой песчанкой, со слепушонкой и ценозами гниющего дерева служат тому примером.

Лишь после изучения причин изменения биоценозов, лежащих вне и внутри него, мы поймем эволюцию последних, точнее, процесс их последовательной смены.

Здесь набросана лишь общая схема экологической работы в поле в отношении наземных животных; конечно, при решении каких-либо специальных практических задач схема будет различным образом конкретизироваться.

ГЛАВА СЕДЬМАЯ

ЭВОЛЮЦИЯ И ЭКОЛОГИЯ

РОЛЬ ЭКОЛОГИИ В ВЫЯСНЕНИИ ПУТЕЙ ЭВОЛЮЦИИ

Основной путь эволюции. Выше было указано, что экология должна участвовать в разрешении некоторых общих вопросов теоретического характера. Таковы прежде всего вопросы, связанные с эволюционным учением, дальнейшие успехи которого тесно связаны с успехами экологии.

Эволюция происходила и происходит под контролем двух основных моментов: наследственности и среды. Экология имеет дело преимущественно со второй. И обойти экологию, не применить экологического метода исследования эволюционист ни в коем случае не должен.

Под средою здесь опять-таки нельзя понимать только физическую среду, но необходимо иметь в виду и среду биотическую, тот комплекс, в котором эволюционирующие организмы жили и действовали. Эволюция вида не могла иметь места без соответствия с окружающим его органическим комплексом, с его изменениями.

Эволюция для нас несомненна, она общепризнана, за это убедительно говорят факты сравнительной анатомии, эмбриологии, палеонтологии, зоогеографии. Без признания эволюции немыслимо дать объяснения бесконечному ряду фактов. Аналогия с развитием многочисленных пород домашних животных от немногих диких предков дает нам уверенность в нашем выводе. Более того, мы переносим на мыслящийся нами процесс эволюции те понятия, которые получаются у нас путем изучения домашних животных и растений: изменчивость, наследственность и аналогичный искусственному естественный отбор мы считаем основными моментами, обусловливающими эволюцию.

Как же протекает эволюция на самом деле, в природе? Как образуются новые формы в природе, аналогичные домашним породам? Каковы причины, каковы пути и скорость процесса этого формообразования? Как велика и чем вызывается изменчивость в природе? Какие изменения наследуются? Как происходит в природе требуемая дарвинистическим пониманием эволюции борьба за существование и что она на самом деле представляет собой? Существует ли на самом деле в природе тот естественный отбор, который был постулирован Дарвином и сравниваем с отбором искусственным? Каковы законы этого отбора? В каком отношении стоит эволюция одних форм к изменению других в комплексе? Вот ряд вопросов, на которые мы должны дать ответ. Видообразование — центральный пункт современной биологии.

Где же получить ответ на эти вопросы, где их разрешить? В лаборатории ли, путем эксперимента или в поле? И тут и там. Эксперимент может дать нам ответ на вопрос о том, как может итти процесс; исследования в поле дадут ответ на вопрос, как он протекает в природе. Одна лаборатория исчерпывающего ответа не даст. Она приведет нас к предположениям, но проверка этих предположений должна быть проведена в поле. Здесь эволюционист и подходит вплотную к экологии. Организмы неотделимы от среды. Организм влияет на среду, среда влияет на организм. По меткому выражению Сёмнера (Sumner, 1921), «организм и среда проникают друг друга насквозь». Действуя, организм влияет на среду. Но под влиянием внешнего мира находятся и форма и функционирование организма. Это совершенно убедительно явствует из того факта, что структура и деятельность организма меняются с изменением среды. Такое соответствие может возникнуть лишь благодаря формообразующему и контролирующему действию

среды, притом самых незначительных ее изменений. В главе об адаптациях мы видели ряд примеров такого контроля. Мы видели это на примере зависимости строения черепа и пигостиля дятлов от их способа питания, на примере окраски грызунов из Тулароза. Это с большой ясностью видно из рассмотрения приведенного выше описания адаптаций у водных личинок насекомых: поденок, веснянок, ручейников, стрекоз.

И ламаркизм (Ламарк, 1809) и дарвинизм сходятся в признании большой роли среды в эволюции.

Но признать зависимость некоторого рода структурных изменений и поведения от среды еще недостаточно. Мы должны ответить на вопрос: почему это так? Каков механизм модифицирующего влияния среды на организм? Или организм пластичен и непосредственно подвергается влиянию среды, и изменения, вызванные последнею в организме родителей, передаются потомству по наследству; или же среда играет лишь контролирующую роль, лишь определяет, будут ли организмы с этими изменениями жить, ибо совершенно ясно, что жизнь возможна лишь в такой среде, которая отвечает особым условиям, требуемым данным организмом (Borradaile, 1923). Или, наконец, имеет место и то и другое: среда и вызывает изменения и отсеивает их, отбирает.

Первое толкование, ламаркистское, мы должны в настоящее время решительно отвергнуть. Организм пластичен, организм обладает способностью изменяться под влиянием воздействий внешней среды, но мы не имеем никаких доказательств наследования этих изменений, *как таковых*, у высших животных. Приспособления в поведении, физиологические приспособления, даже морфологические могут возникать под влиянием воздействия среды. Размах их иногда довольно велик. Они, конечно, оставляют след на организме, влияют изменяющим образом и на его генеративные клетки. Но эти индивидуальные приспособления не становятся видовыми, унаследованными, и не они интересуют эволюциониста. Его интересуют изменения генотипического, наследственного характера. Как они возникают в природе — случайны ли, или имеют направленный характер в том смысле, что некоторые изменения среды вызывают адаптивные изменения не только у родительских форм, но и у потомства?

Экспериментальная биология располагает целым рядом данных, с большой убедительностью говорящих о том, что, воздействуя теми или иными внешними факторами на развивающийся организм, можно вызвать в нем глубокие наследственные изменения, переделать его. Еще в конце прошлого столетия ботаник Герасимов, действуя на водоросль *Spirogyra*, резким охлаждением, вызывавшим благодаря угнетению делящихся клеток остановку начавшихся делений, получал клетки с удвоенными ядрами (диплоидные) или же клетки двуядерные. Тоуэр (Towers, 1906), действуя на картофельных жуков *Leptinotarsa* повышенной температурой в комбинации с сухой или влажной атмосферой, получил в их потомстве ряд новых форм, так называемых мутаций. Меллер (а за ним и другие), действуя на *Drosophila* х-лучами, получил разнообразные мутации, покрывавшие все до тех пор известные у этой мушки. Здесь был применен фактор, действию которого в природе дрозофилы не подвергаются; среди мутаций преобладали уродливые; с объяснением механизма возникновения этих мутаций можно не соглашаться, но факт остается фактом: воздействием внешних факторов можно вызывать наследственные изменения, среди которых значительная часть может быть «летальными», обусловливающими нежизнеспособность особей, но часть мутировавших особей остается вполне жизнеспособной (Мёллер, Тимофеев-Ресовский, Паттерсон, Гоуен и Гей и др.). Из этого разнообразия мутации, вызванного тем, что не все гаметы или зародыши тожественны, не все развиваются в тожественных условиях, а потому и не все одинаково изменяются под влиянием того или иного фактора, отбор может черпать адаптивные, уничтожая те, что находятся в противоречии со средою.

Можно вызывать мутации и воздействием химических агентов и другими способами. В указанных случаях возникало большое число разнообразных мутаций. Они шли ненаправленно. Но совершенно понятно, что если фактор будет не таков, чтобы вызывать уродливые изменения или даже «летали», если он не будет чужд природе организма, будет соответственным образом дозирован и будет действовать длительно из поколения в поколение, то изменчивость будет итти «направленно», т. е. в одном направлении, соответствующем действующему фактору. Изменения могут быть приспособительные и не приспособительные и отбор опять будет делать свое дело, отбирая приспособительные. Примеры такой *направленной* изменчивости находим мы в работах Лысенко,

детально изучившего наследственную природу различных пшениц и применяющего определенные воздействия для получения определенной изменчивости. К сожалению, у нас нет еще пока материала для иллюстрации этого способа управлять развитием животных, но к этому мы должны стремиться.

То, что получается в условиях эксперимента, имеет место и в природных условиях. «Из того, что в сравнении с теоретически возможным числом microspecies в действительности в природе встречается относительно малое их число, можно заключить, что отбор идет очень энергичный. В особенности в крайних, неблагоприятных местообитаниях. По современным воззрениям, систематические формы возникли благодаря избирательному действию экологических факторов из популяции вида» (Lundegärdh, 1926).

Таким образом эволюционный процесс представляется нам в виде схемы, изображенной на рис. 126.

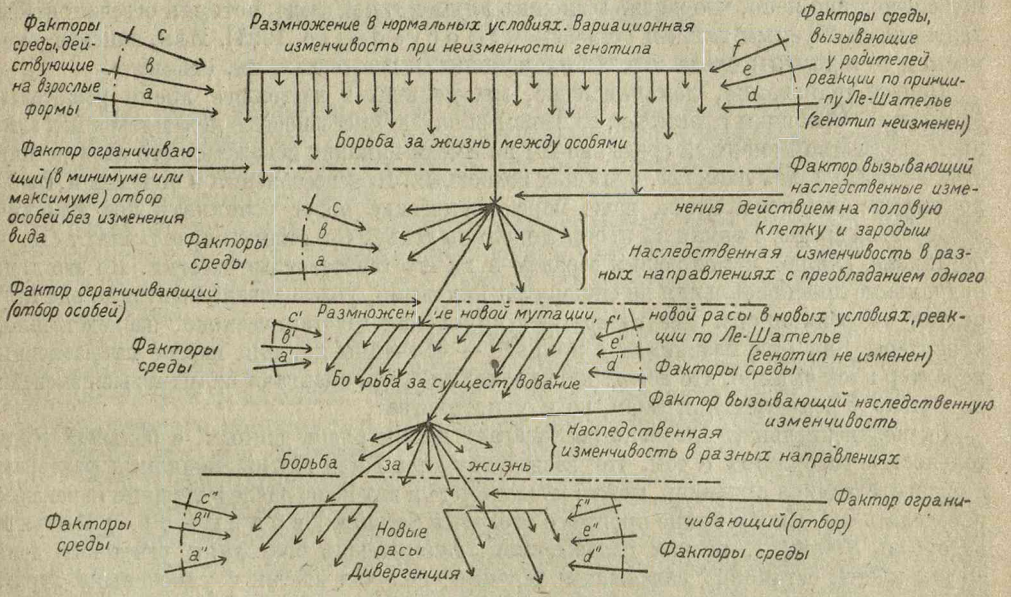


Рис. 126. Схема процесса эволюции. (По Кашкарову.)

В нормальных для вида условиях существования он обнаруживает вариационную изменчивость, разнообразные уклонения от среднего типа. Эта индивидуальная изменчивость возникает потому, что ни одна особь не развивается в тожественных с другими условиях. Если различия между последними больше, то и различия между особями, уклонения от типа — больше. В большинстве случаев отличия между особями невелики и не дают каких-либо явных преимуществ одним и не служат минусом для других. Но они могут иметь и адаптивное значение, давать «шанс».

Между различно измененными особями может иметь место конкуренция, которая усугубляет тяжесть борьбы за существование. Обычно фактор или факторы, находящиеся в минимуме или максимуме, близ границы, переносимой организмом данного вида, определяют отбор особей. Но этот отбор еще не создает нового вида, не ведет к его изменению. Он только увеличивает шансы появления у потомков изменчивости в том направлении, в котором изменены были родители.

Если же окружающие организм факторы действуют с такой силой, так изменяют характер обмена веществ в родительских формах, что это изменение отразится на наследственной основе половых клеток или на начавших развиваться из последних организмах, то возникнут формы, наследственно измененные. Опять-таки, так как материал, на который действуют факторы, никогда не будет тожественным, так как воздействия даже одного и того же фактора тоже не будут во всех случаях тожественными, то и наследственные изменения будут не у всех одинаковы. Но все же определенные воздействия будут вызывать изменения в определенном направлении, а не у единичных особей.

Среди появившегося набора изменений могут быть и летальные, и вредные, и безразличные, и полезные. Разумеется летальные мутации не выживают, как, например,

морские свинки без головы, которых нам пришлось видеть в Миннеаполисе, или совершенно лишенные хлорофилла сеянцы дуба *(Quercus robur)*, найденные в лесу Люндегором. Изменения безразличные могут сохраняться, тем более — полезные.

Какая-либо из новых форм уже на месте или благодаря расселению может оказаться в особо благоприятных условиях, укрепиться здесь и продолжать существовать, давая потомство, наследующее ее признаки, варьирующие около некоторой средней. В борьбе за жизнь, в процессе конкуренции в дальнейшем может отсеяться не один, а два, три и больше новых генотипа. Тогда мы будем иметь дивергенцию вида в нескольких направлениях. И новые формы лишь в том случае сохранятся и укрепятся в некоторых биотопах, если их свойства, их признаки будут соответствовать той среде обитания, в которую они попадут. Этим путем и получается гармония вида и среды, адаптация организмов к условиям существования.

Значение фенотипических адаптаций. Не следует, однако, думать, что развитие адаптаций целиком основывается только на случае и отборе уже готовых наследственных изменений, что индивидуальное приспособление не играет никакой роли в развитии наследственных адаптаций и, следовательно, в эволюции.

Мы знаем, что для отбора в борьбе за жизнь имеют значение даже ничтожные преимущества одной особи над другой. Знаем, с другой стороны, что особи нередко отличаются друг от друга очень сильно. Это видно, например, из опытов выживания птиц при высокой и низкой температурах, поставленных Кэнди (Kendeigh). Это различие в способности сопротивляться изменяющимся условиями зависит, конечно, от того, что не все особи вида одинаковы, точнее, все особи неодинаковы, но внешне морфологически это может даже и не сказываться. При изменении условий все особи начинают индивидуально приспособляться, но с неодинаковым успехом. Отбор имеет дело прежде всего с этими индивидуальными приспособлениями. Он уничтожает прежде всего менее лабильных особей, противоречия которых со средою особенно велики, и сохраняет тех, которые наиболее гибки, лучше приспособляются, резко реагируют целесообразными изменениями на изменения среды, а потому могут выйти из возникающего противоречия. Эти особи, приспособляясь, становятся уже другими. Изменения сомы воздействуют и на зародышевые клетки. Они, конечно, не вызывают непременно изменений, в результате которых потомство имело бы свойства, приобретенные родителями, но все же влекут за собой изменение наследственной структуры. Это изменение увеличивает шансы появления таких изменений, которые, будучи наследственными, отвечали бы изменившимся условиям среды.

От степени индивидуальной пластичности и от воздействия среды зависит возможность для данного вида развития видовых адаптаций. В этом отношении весьма интересно было бы сравнить степень индивидуальной пластичности у видов процветающих, широко распространенных, с таковой у видов с узким ограниченным ареалом. У первых индивидуальная изменчивость должна быть больше.

Здесь следует отметить то обстоятельство, что благодаря фенотипическим изменениям часть особей вида может проникнуть в новую для данного вида среду, что может повести к возникновению новых наследственных изменений и к работе отбора, основного фактора эволюции, в новом направлении. Фенотипическая пластичность вида имеет большое значение для эволюции, она увеличивает шансы появления наследственных изменений в том же направлении.

Чрезвычайно интересные экспериментальные данные о значении в эволюции фенотипических адаптаций или адаптивных модификаций имеем мы в работах Гаузе (1939, 1940), Смарагдовой и Гаузе (1939) и Смарагдовой (1940). Эти авторы, работавшие над приспособлением инфузорий к изменяющейся солености, считают, что величина приспособительного признака в случае некоторых признаков и свойств может состоять из двух компонентов — исходного приспособления, зависящего от предшествующей истории данной группы особей, и приобретаемого приспособления, или адаптивной модификации, приобретаемой под действием специфического фактора среды. Оба эти компонента находятся в обратном друг к другу отношении: клоны парамеций, генотипически слабые вначале, обладают повышенной способностью к образованию адаптивной модификации и обратно.

Когда соленость среды переставала повышаться и процесс приспособления в основном заканчивался, наблюдалось постоянство общей величины резистентности. Если же

соленость менялась более быстрым темпом, то общая величина приспособления менялась. Сдвиг происходил за счет приобретения генотипически усиленной адаптивной модификации клонами с ослабленным исходным приспособлением. «Естественный отбор в популяциях парамеций в условиях повышенной солености среды фактически приводит к усилению адаптивных модификаций и одновременному ослаблению похожих на них исходных врожденных приспособлений». Своих выводов Г а у з е справедливо не переносит на других животных и на приспособления к другим факторам среды. «При могучей способности к адаптивному модифицированию создается подходящая обстановка для естественного отбора на приспособляемость». «Отбор происходит в смешанных популяциях в сторону дальнейшего усиления способности к адаптивному модифицированию случайными наследственными вариациями в этом направлении».

С этой точки зрения интересны исследования К а л а б у х о в а (1937) над кровью различных грызунов. Лесная мышь в равнинных условиях и в высокогорных обнаруживает различие в картине крови. У высокогорных кровь богаче гемоглобином и «моложе». Это — явная адаптация. У мышей, взятых внизу и перенесенных наверх, кровь изменяется, становясь такой, как у высокогорных (адаптация фенотипическая). Высокогорные мыши, перенесенные вниз, не изменяют своей крови: у них адаптация имеет уже генотипический характер. В условиях эксперимента с изменением давления указанные реакции повторяются. В то же время ни полевая мышь, ни полевки равнины, в природе в горы не идущие, в условиях эксперимента приспособительной реакции при уменьшении давления не обнаруживают, а погибают при изменении его выше известных пределов. Повидимому, лесная мышь, обладая большей экологической пластичностью, способная приспособляться индивидуально, смогла, благодаря этому, проникнуть и удержаться на больших высотах, где изменившаяся среда вызвала усиление генотипической изменчивости, а отбор закрепил эту способность и создал расу с генотипической адаптацией к большим высотам. Ни полевая мышь, ни полевка такой пластичностью, видимо, не обладают, а потому и не могли расширить своего экологического ареала обитания.

Экология изучает виды в их борьбе за существование, в их постоянном взаимоотношении со средою как физической, так и биотической. Совершенно естественно, что эволюционное учение, основанное на установлении основных экологических закономерностей, не может разрабатываться дальше, не опираясь на экологию и притом на экологию в первую очередь. Изменчивость в природе под влиянием тех или иных факторов среды, значение в борьбе за существование тех или иных (наследственных и ненаследственных) изменений, борьба за существование, как она происходит в природе, естественный отбор в природе, роль всего комплекса в эволюции видов, процесс видообразования в природе, адаптивный характер эволюции — вот круг чисто экологических вопросов эволюционного учения, вопросов, которыми должна и может заниматься экология в первую очередь и без экологического разрешения которых не может развиваться дарвинизм. Рассмотрим некоторые примеры, касающиеся упомянутых вопросов, и роль экологии в их разрешении.

Изменчивость. Нет надобности доказывать необходимость изучения изменчивости для теории эволюции, так как эволюционная дивергенция основывается на накоплении индивидуальных изменений. Изучение изменчивости можно вести с различных точек зрения. Экология интересуется прежде всего ролью внешних факторов в явлениях изменчивости и адаптивностью последних. В настоящее время имеется ряд доказательств того, что воздействием тех или иных факторов на развивающийся организм можно вызвать различные изменения в признаках животного. Ряд таких фактов приведен в главе о факторах. Влиянием высокой и низкой температуры, х-лучей, лучей радия, воздействием солей можно в условиях эксперимента вызвать различные наследственные изменения.

Однако нельзя довольствоваться тем, что дает нам экспериментальное изучение изменчивости в лаборатории. Нам надо знать не только то, как может итти процесс изменчивости, но и то, как он на самом деле идет в природе и в какой зависимости находится от среды, от ее изменений. Изучение изменчивости вида на больших пространствах с монотонной экологической обстановкой и изменчивости там, где на близком расстоянии сталкиваются разнообразные условия существования, например в горах, даст возможность подойти к вопросу об «экотипе» в животном мире, о роли «автономных миграций», о расселении видов из одной среды в другую, об эволюционном эффекте

этого явления и т. д. Изучение изменчивости в годы нормальные, типичные для ареала обитания вида, и в годы с уклоняющимися экологическими, прежде всего климатическими, условиями даст возможность подметить факторы, вызывающие эту изменчивость. То же самое даст и изучение географической изменчивости.

Изменчивость — один из краеугольных камней, на которых покоится вся эволюция. Вызывается она рядом причин, и не малую роль в этом играют изменения внешних условий. Вспомним исследования Бэтсона над раковинами моллюсков *Cardium edule* из озер Центральной Азии. В семи последовательных террасах, происшедших при усыхании и осолонении названных озер, раковины *Cardium* становятся тоньше и тоньше. В самых нижних слоях, отложившихся в наиболее соленых водах, раковинки наиболее тонки, почти без извести. Параллельно с этим шли изменения ряда других признаков, одинаковые у всех особей данного горизонта.

Хорошо известны явления сезонной изменчивости высоты головы, или «шлема», и длины хвостового шипа у дафнии *Hyalodaphnia*, явления так называемого сезонного полиморфизма, циклической изменчивости, сопровождающей циклические изменения климатических условий в течение года.

Известно немало примеров закономерного изменения формы, величины и окраски у представителей какого-либо вида в географическом аспекте, в направлении с запада на восток или с юга на север. Так, например, раковины моллюска *Cerion* на Багамских островах, изученные Плате, совершенно явственно изменяются в направлении с запада на восток. В Северной Америке уже давно Алленом (Allen, 1905) установлена изменчивость окраски и размеров птиц и млекопитающих; на севере и на востоке наблюдаются наиболее темные формы, на юге и юго-востоке — окраска средних оттенков, на крайнем юге и юго-западе — более светлая окраска с наклонностью к альбинизму. Кроме того, в пределах вида северные формы являются более крупными, чем южные.

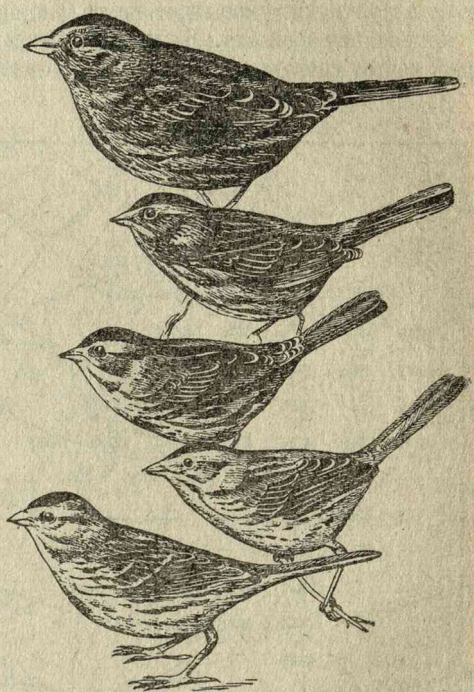


Рис. 127. Певчий воробей *Melospiza melodia*, образующий различные расы (экотипы), отличающиеся размерами и окраской.

Наиболее бледный (2-й снизу) — обитатель пустынь Колорадо; наиболее темная раса (2-й сверху) обитает на северо-западном участке Тихоокеанского побережья, где выпадает наибольшее количество осадков. Наименее крупная раса живет в Мексике (на рис. 128 цифра 1). Наиболее крупные в Аляске (на рис. 128 цифра 23). Между расами незаметный ряд переходов параллельно с переходами климатических условий между крайними типами. (По Chapman.)

На то же явление географической изменчивости указывает Чэпман (Chapman F., 1928), приписывая эту изменчивость влиянию климата. Согласно этому орнитологу, представители вида, живущие в сухих областях, бледнее представителей того же вида, живущих во влажных областях. Степень различия находится в тесной зависимости от количества годовых осадков и относительной влажности. Там, где нет резких переходов климата, изменения окраски постепенны настолько, что лишь опытный орнитолог, имеющий в распоряжении большие серии, может их открыть; но различия крайних форм в некоторых случаях настолько выражены, что захватывают уже не только общий тон окраски, но и рисунок. Большинство подвидов, или географических рас американских птиц установлено на основании этих различий. В качестве примера Чэпман приводит певчего воробья *Melospiza melodia* (рис. 127), представленного на протяжении США двадцатью тремя расами (рис. 128), распространенными от Мексики до Алеутских островов, причем только две расы живут к востоку от Скалистых гор, где климат более однообразен, тогда как в одной Калифорнии с ее разнообразием климатических условий имеется десять рас. Наиболее бледная форма живет в пустынях Колорадо, где осадков

150 мм, наиболее темная — на северо-западном берегу Тихого океана, где осадков 2250 мм. Мексиканская раса является самой мелкой (15 см); к северу размеры возрастают, достигая у алеутской расы 22,5 см. Чэпман считает, что со временем произойдет разрыв непрерывности изменений, и мы будем иметь отдельные виды. В такой приспособляемости, пластичности, которую мы видим у *Melospiza*, Чэпман видит указание на то, что этот вид — молодой, представляющий конечную веточку родословного дерева. Изменчивость и число рас больше там, где изменчивее условия, т. е. в горах.

О роли изменчивости под влиянием внешних условий говорит Серебровский. Этот автор также указывает на то, что окраска оседлых птиц изменяется параллельно с изменением климата. Если нарисовать карту интенсивности окраски, то она в общих чертах совпадает с картой годового количества осадков. Зависимость от влажности, таким образом, несомненна. Температуре он придает меньшее значение. С особенностями климата Серебровский связывает и изменчивость в других направлениях: усиление или ослабление металлических отливов окраски, изменение общей величины птицы, изменения клюва, длины хвоста, увеличение перьев всего туловища и отдельных частей тела, удлинение хохлов. Оставляя в стороне мнение автора о климатическом ортогенезе, которого не разделяем, подчеркиваем только, что им указывается большое число фактов изменчивости птиц параллельно с изменениями климата.

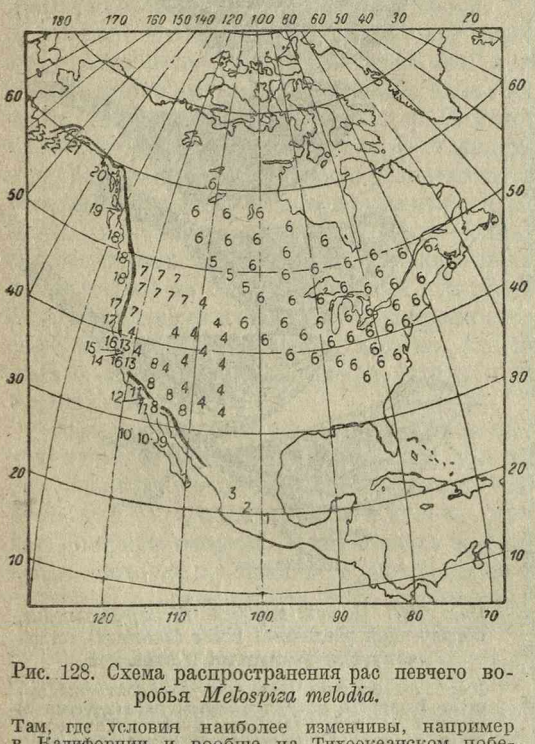


Рис. 128. Схема распространения рас певчего воробья *Melospiza melodia*.

Там, где условия наиболее изменчивы, например в Калифорнии и вообще на Тихоокеанском побережье, вид наиболее изменчив, дает наибольшее количество рас. Наименьшая по размерам раса — в пустынях Мексики (№ 1), наиболее крупная — в Аляске (№ 23). (По Chapman.)

Упомянем еще интересную работу Алпатова (1929) над изменчивостью признаков у пчелы по мере движения с юга на север и с равнины в горы, явно свидетельствующие о факте параллелизма в изменениях среды и вида.

Южные формы пчелы имеют меньшие размеры (правило Бергмана), более длинный язык, более широкие крылья, с большим количеством крючков на задних из них, более длинные ноги, более желтую окраску и меньшие восковые железы. Изменение признаков идет с севера на юг совершенно постепенно, причем более быстро наступает на востоке, чем на западе. Благодаря последнему обстоятельству линии, соединяющие точки с одинаковыми изменениями, совпадают с летними изотермами. Очень важно, что указанные признаки, повидимому, наследственны и адаптивны: более длинный язык у южных форм можно сопоставить с более глубоким залеганием нектара в цветах юга, более длинные крылья — с необходимостью более длинных фуражировок за медом на юге с его более бедной растительностью; меньшего размера восковые железы связаны с меньшей потребностью в воске для постройки сот. Таким образом указанные признаки связаны с особенностями среды. Весьма важно, что в условиях эксперимента температура производит изменения, сходные с тем, что имеется в природе. Эти изменения послужили материалом для отбора (рис. 129).

Экспериментально установлено влияние температуры на число позвонков у рыб (см. выше, главу о факторах). Шмидт (Schmidt J., 1930) установил, что в природных условиях мы имеем корреляцию числа позвонков у трески *(Gadus callaris)* с изотермам и поверхности воды в Атлантическом океане. В полосе от 0°—5° среднее число позвонков равно 54,00—55,46, в полосе от 5°—10° оно равно 52,41—53,99, в полосе от

10°—15° оно равно 51,47—51,99. Здесь адаптивность признака неясна. Возможно, что связь здесь имеется через скорость движения.

Таких примеров можно было бы приводить бесконечное число (Лукин, 1940). Совершенно очевидно, что для эволюциониста очень важно решить, с чем мы имеем здесь дело, с наследственными или ненаследственными изменениями, от каких факторов изменчивость вида зависит, к чему она в конце концов приводит. Решения здесь следует ждать от комбинированного исследования в поле и путем эксперимента. Конечно, по самой сути и то и другое будет экологическим исследованием.

Путем сравнительного эколого-географического изучения изменчивости и изучения экспериментального можно понять, какие реакции на изменение среды являются первыми и какие последующими, какими факторами среды они определяются.

Наследуемость тех или иных признаков изучается, конечно, в лаборатории; только экспериментом может она быть установлена (Семнер, 1915, 1920, 1923, 1924); но значение тех или иных наследственных и ненаследственных признаков в борьбе за существование, а следовательно, их эволюционное значение может быть установлено только путем экологического исследования.

Примерами таких признаков может служить соответствующая фону окраска, разобранная выше. Другим примером может служить способность вида к воспроизведению, его плодовитость.

Темп размножения вида, биотический потенциал размножения составляет необходимое звено в эволюции. Изучение этого темпа в связи с условиями существования вида необходимо для понимания вопросов, связанных с понятием расселения и инвазии и борьбы за жизнь, или конкуренции.

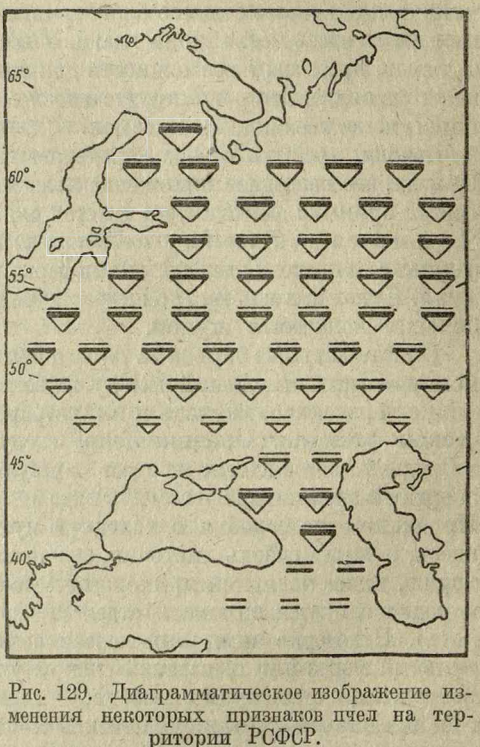


Рис. 129. Диаграмматическое изображение изменения некоторых признаков пчел на территории РСФСР.

Величина каждой группы знаков представляет величину пчел. Ширина средней черты соответствует окраске брюшка. Относительная величина V-образного знака представляет относительную величину поверхностей восковых желез. Вследствие недостатка места Северный Кавказ покрыт знаками, соответствующими более северному или горному типу пчел. (По Alpatov.)

Борьба за существование. В этом основном вопросе эволюционного учения экология может и должна сделать многое. Прежде всего мы должны здесь напомнить, что мы употребляем термин «борьба за существование» в широком дарвиновском смысле, как это формулировано самим Дарвином, разумея под борьбою за существование отношения организма и к физическим факторам и к другим организмам. Какое значение имеет соревнование между особями одного вида? По Шеллу (Schull, 1936) Дарвин приписал ему слишком большое значение. «Вероятно ни один вид не достигал пункта, при котором составляющие его особи страдали бы от недостатка места». «Это может иметь место лишь случайно при массовом размножении вида».

Задача эколога состоит в том, чтобы, изучая «истории жизни» видов и биоценозы, проверить этот вопрос, установить, какие формы борьбы существуют в природе.

После появления «Происхождения видов», где впервые было дано учение о борьбе за существование, очень много оперировали понятием борьбы за существование, но фактического материала не собирали. Понятие это стало почти умозрительным, логическим постулатом, но действительно ли в природе нехватает места всем появляющимся на свет организмам и видам, действительно ли происходит между ними «борьба» (употребляя это понятие в широком смысле слова, как разобрано было выше) и выживают наиболее приспособленные особи и виды, чем и обусловливается наличие эволюции, — этими вопросами интересовались мало. Это вполне понятно, ибо интересы биологов долгое время сосредоточивались на процессах восстановления филогенетических отно-

шений, на работах морфологического характера. Кроме того, вопросы, поставленные выше, очень трудны для исследования. Здесь должна сыграть роль экология, ибо сама проблема — чисто экологическая.

У ботаников дело ясное. Там каждое описание того, что такое растительное сообщество, начинается с описания борьбы за существование (например, у Сукачева, Браун-Бланке), с указания на то колоссальное уменьшение числа особей на гектар, которое мы видим, наблюдая первоначальное число всходов или сеянцев и число взрослых деревьев на той же площади.

Прекрасным примером, опровергающим сомнения Шелла, являются исследования Сукачева и Снигиревой (1939) в «Лесу на Ворскле». «Вокруг ряда небольших площадок в этом лесу были вырыты канавки глубиной в 50 см, затем сейчас же засыпаны. Следовательно, поверхностные корни древесных пород были обрезаны, и этим устранена их конкуренция с корнями травянистых растений». Это устранение конкуренции оказало самое благоприятное влияние на развитие последних. Конкуренция имела здесь место из-за влаги. У всех животных способность к размножению значительно превышает возможность для всех прокормиться. Не всем рождающимся есть место на земле. Это регулируется числом особей вида. Между ними идет «борьба» из-за пищи, из-за убежищ, из-за самок. «Ежегодно производится более, чем может выжить; ничтожная прибыль в весе определяет на весах природы, кому жить, кому умереть». Правда, это последнее положение является более логическим выводом, нежели доказывается прямыми фактами, но имеется ряд фактов, иллюстрирующих его. Так, в опытах Чэпмана с *Tribolium confusum* избыток отложенных яиц поедался взрослыми формами, и процент съеденных яиц варьировал в связи с количеством взрослых на грамм муки. Куколки и в известной мере личинки также поедались в культурах, содержавших большое количество жуков.

Описанная выше борьба за территорию между особями вида может служить примером конкурентных отношений между животными.

Легче, конечно, изучать и иллюстрировать борьбу за жизнь по отношению к физическим факторам. Проникновение слепушонки в область распространения такыров в Средней Азии и гибель ее здесь, в результате несоответствия затрачиваемой при рытье энергии и энергии, добываемой в виде пищи, являются примером такой борьбы за жизнь. Проникновение воробья в холодную пустыню центрального Тянь-Шаня и гибель его здесь, а также гибель ласточки, залетевшей на высокогорную Тянь-Шанскую обсерваторию, также являются примером отсева средой неприспособленных видов. В Ташкенте нередко остаются зимовать отдельные особи белой трясогузки (*Motacilla alba personata*). Некоторые зимы они перезимовывают. Обычно же живут благополучно, пока сильный мороз или выпавший снег не уничтожит их. Зная индивидуальную изменчивость птиц в отношении способности к выживанию в неблагоприятных условиях, легко себе представить, что могут найтись особи, которые сумеют пережить неблагоприятный момент и дать начало новой расе, новому подвиду.

В области ботаники, где исследователь имеет дело с более массовыми явлениями, легче найти хорошие примеры. В качестве такового можно привести гибель в 1890 г. в Свалёфе во время суровой зимы всех сортов пшеницы английского происхождения, кроме одного сорта Squarehead (Ацци, 1932), частью сохранившегося до сих пор и послужившего материалом для последующего скрещивания со шведской пшеницей. То обстоятельство, что здесь мы имеем дело с культурным растением, существа дела не меняет.

История интродукции как растений, так и животных полна примерами выживания одних сортов и пород и гибели других. Что же касается дико живущей фауны, то таких примеров, к сожалению, мало, хотя примеров полного вымирания вследствие неприспособленности имеется достаточно (вымирание шистоцерки, периодически залетающей в Среднюю Азию, или приведенные выше примеры с воробьем и слепушонкой, или гибель от зимней стужи ондатры, завезенной в район Кзыл-Орды в камыши р. Сыр-Дарьи).

В главе II читатель найдет немало примеров борьбы за существование в смысле элиминации, гибели в борьбе за жизнь с физическими факторами.

Труднее дать примеры борьбы, точнее соревнования, конкуренции между особями разных видов. Собственно говоря, вышеприведенный пример борьбы между корнями из-за влаги (Сукачев и Снигирева) является одновременно примером и борьбы благодаря перенаселению площади видом, и борьбы между разными видами.

Делая посевы смесей различных «экотипов» или видов и наблюдая их прорастание и развитие, в течение которого одни виды подвергаются депрессии, оказываются подавленными, а другие выдвигаются на первое место, мы можем изучать процесс «борьбы», можем установить, в чем здесь дело: в большем ли соответствии или несоответствии одних видов условиям среды, чем другие виды, или действительно в борьбе и конкуренции между ними. Только ни в коем случае нельзя решать вопрос чисто формально, статистически; необходимо подойти к вопросу экологически: учитывать среду, из которой взят тот или иной экотип или вид, учитывать условия (климатические и эдафические), в которых произведен высев, учитывать приспособительные черты в строении наиболее успевающих и неуспевающих растений.

В зоологии труднее найти хорошие примеры борьбы между видами. Мы разумеем здесь, конечно, не те взаимоотношения, которые существуют, например, между добычей и хищником или между хозяином и паразитом, но состязание, соревнование за право на жизнь, за место и пищу между различными видами, ниши которых сходны, которые требуют для себя одинакового местообитания. Примером такого соревнования может служить вытеснение одного вида другим. Имéвшее место вымирание зубров в Беловежской пуще, по мнению некоторых, происходило в результате конкуренции с более подвижными, лучше приспособленными к жизни оленями. Хороший пример соперничества дает непримиримая конкуренция между черным медведем *(Ursus americanus)* и серым *(Ursus horribilis)* в лесах Запада США. Вытеснение маринки *(Schizothorax intermedius)* сазаном *(Cyprinus carpio)* в озере Бийли-Куль является также примером межвидовой (межродовой) конкуренции и даже борьбы (К а ш к а р о в, 1928).

Озеро это было заселено маринкой, сазана здесь не было; большое количество молодых сазанчиков было завезено сюда рыбаками с Таласа. Сазан быстро размножился, стал вытеснять маринку, надо думать, конкурируя с нею в пище, а также поедая икру маринки, нерестящейся очень рано, когда вода еще холодна (род *Shizothorax* — форма горных вод) и для сазана еще нет другой пищи.

Тот факт, что два близких вида редко встречаются вместе, а если и встречаются, то отличаются либо в выборе пищи, либо в повадках, одним словом занимают разные «ниши», подтверждает наличие межвидовой конкуренции. Выше был приведен пример вытеснения лисиц койотами в Аляске. Хорошим примером вытеснения одного вида другим является вытеснение долгоногим раком *(Astacus leptodactylus)*, распространенным на востоке Европы, широконогого рака *(Astacus fluviatilis)* везде, где эти два вида сталкиваются.

Но дело не в том, чтобы найти примеры конкуренции и вытеснения одного вида другим, более приспособленным к данной среде обитания (как сазан в сравнении с маринкой и койот в сравнении с лисой), а в том, чтобы изучить закономерности этих явлений, борьбы между особями одного вида и разными видами. К сожалению, факты последнего рода редко подвергались детальному изучению под углом зрения теории эволюции. Между тем это совершенно необходимо, и здесь большое поле для работы эколога, так как конкуренция никогда не бывает проста, а обычно взаимоотношения видов между собою, со средою физической и биотической бывают очень сложны. Было бы крайне интересно детально разобрать экологически несколько примеров борьбы как между особями одного вида, так и между различными видами, между хищником и добычей, выяснить все детали, все моменты этой борьбы и моменты, определяющие победу одних над другими. Здесь может иметь место и теоретическое исследование вопроса, попытка выразить взаимоотношения между видами при помощи математического анализа, и тщательное полевое изучение взаимоотношений между видами в природе, и экспериментальное изучение вопроса.

Взаимоотношения видов в природе иногда оказываются совершенно неожиданными. В качестве примера можно привести взаимоотношения галок, дятлов, сизоворонки и синиц. В заповеднике «Лес на Ворскле» галка неожиданно оказалась играющей значительную роль в дубовом лесу, где она живет в массе (было насчитано до трехсот гнезд), занимая для гнезда дупла и вытесняя других дуплогнездовиков. Отношения между белкой, клестом и большим пестрым дятлом описывает Ф о р м о з о в. Все эти животные кормятся семенами ели. Для белки они — излюбленный корм. Урожаи семян ели влекут за собой, по Ф о р м о з о в у, резкое увеличение численности белки. Клест-еловик *(Loxia curvirostra)* также кормится семенами ели, уничтожая их в большом количестве. Однако оказалось, что клест является не столько конкурентом, сколько полезным для

белки видом, так как сбрасываемые им на землю многочисленные шишки, в которых остается еще очень большое количество семян (76 на 1 шишку), находясь на земле в условиях влажной среды, плотно закрывают чешуйки и хранят семена значительно более года, являясь для белок тем кормовым фондом, который без помощи в данном случае клеста пропадал бы для белок, ибо остающиеся на ветвях шишки к апрелю — июлю теряют свои семена, далеко разлетающиеся при раскрытии шишки, пропадающие во мху и склевываемые птицами. Наоборот, большой пестрый дятел, поедающий семена ели в годы неурожая семян сосны, использует шишки почти полностью, являясь, следовательно, конкурентом белки.

Интереснейший пример представляют серая и черная крысы. Серая крыса вытеснила черную как в Европе, так и в Северной Америке. Это вытеснение, по мнению такого авторитета, как Elton, совпало в Европе с прекращением тех страшных эпидемий чумы, которые опустошали Европу в средние века и носили название «черной смерти», и повидимому не только совпало, но стоит с ним в некоторой причинной связи. Черная крыса *(Rattus rattus)* живет в более тесном контакте с человеком и, будучи носителем чумного вируса, передающегося через посредство блох, естественно могла играть в развитии чумы большую роль. Вытеснившая черную серая крыса *(R. norvegicus)* живет не в столь тесном контакте с человеком. Она держится в больших городах преимущественно в канализационной системе, в складах и других подобных местах, и возникающая среди серых крыс чума не столь легко передается людям.

Вытеснила серая крыса черную по не вполне еще понятным причинам, но повидимому одной из причин является то обстоятельство, что она является в большей мере роющей, скребущей и грызущей формой, нежели черная. Последняя сохранилась лишь местами, в США, например, в некоторых больших зданиях городов и в некоторых удаленных округах. В СССР сохранилась в ряде мест, но редка и распространена спорадично. Весьма интересно, что последнее время черная крыса, по свидетельству Hinton, начала в Англии вытеснять серую в связи с тем, что цементные фундаменты и железные решетки в складах и т. д. являются для серой, роющей, крысы серьезным препятствием, а черная, лазающая форма, проникает в помещения иными путями.

Экспериментальное изучение борьбы за существование между видами животных, конечно, весьма затруднительно. Однако с мелкими животными, как простейшие, некоторые насекомые, оно возможно. Конечно, данные, полученные таким путем, не могут претендовать на полную убедительность, ибо условия эксперимента очень далеки от того, что происходит в природе. Но известный интерес они представляют.

Попытку дать математический анализ борьбы за существование, «математическое выражение подавления одного растения другим» еще в 1874 г. сделал ботаник Нэгели. Современную попытку математического подхода к вопросам борьбы за существование впервые видим у Росса, занявшегося теоретическим исследованием распространения малярии. Особенно известными в этой области являются работы математика Вольтерра, а в последние годы этому вопросу посвятил ряд работ московский эколог Гаузе, применивший и эксперимент.

Вольтерра (Volterra, 1927) рассуждает следующим образом. Борьба за существование заключается в том, что различные особи в биоценозе конкурируют из-за пищи, или один вид живет за счет других, которыми питается. Они могут извлекать и пользу один из другого. Колебания численности особей различных видов отражают количественную сторону явления. Иногда эти колебания являются колебанием около некоторой средней, иногда они выражаются в непрерывном убывании или возрастании числа особей вида. Знание этих колебаний важно с теоретической точки зрения и для практики, например, в рыболовстве, в деле защиты растений от паразитов при помощи паразитов же, в эпидемиологии и т. д. Численность вида может колебаться от причин внешних, например климатических, но на нее оказывают влияние и причины внутренние, как воспроизводительная способность и степень хищности вида. Для колебаний, вызванных этими внутренними причинами, Вольтерра и хочет дать математическое выражение.

По Вольтерра, следует найти сперва словесное выражение для хода явления, а затем перевести эти слова на язык математики. Это ведет к формулировке дифференциальных уравнений, характеризующих процесс борьбы за существование. Пользуясь методами анализа, мы можем пойти много дальше, чем дает нам возможность сделать это простой язык и обыкновенное размышление; мы сможем формулировать точные

математические законы. Они не противоречат данным наблюдения, наиболее важные из них находятся в полном соответствии с результатами статистического исследования. Полученные дифференциальные уравнения позволяют делать выводы о течении и результатах борьбы за существование. В этом, как говорит Г а у з е (1932), заключается сущность математических теорий борьбы за существование.

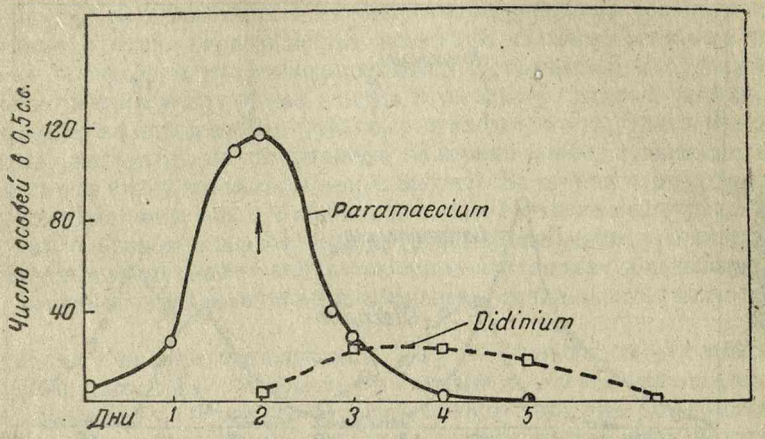


Рис. 130. Процесс элементарного взаимодействия между *Didinium nasutum* и *Paramaecium caudatum*. Овсяная среда без осадка. (По Г а у з е.)

Чтобы облегчить разработку вопроса, В о л ь т е р р а допускает, что вид возрастает в числе или убывает непрерывно, *чего на самом деле нет*. Например, выход из икры происходит в определенные периоды, разделенные промежутками времени, но В о л ь т е р р а считает возможным этим пренебречь, допуская, что рождение на свет происходит непрерывно, будучи пропорциональным числу живых особей вида. Он считает возможным пренебречь вариациями, зависящими от возраста и величины животного.

В о л ь т е р р а разрабатывает уравнения для случая, когда два вида конкурируют между собою из-за пищи, для случая, если из двух видов один является добычей другого, и для ряда других случаев. Его формул мы здесь разбирать не можем, отсылая читателя, если он вопросом заинтересуется, к статье В о л ь т е р р а.

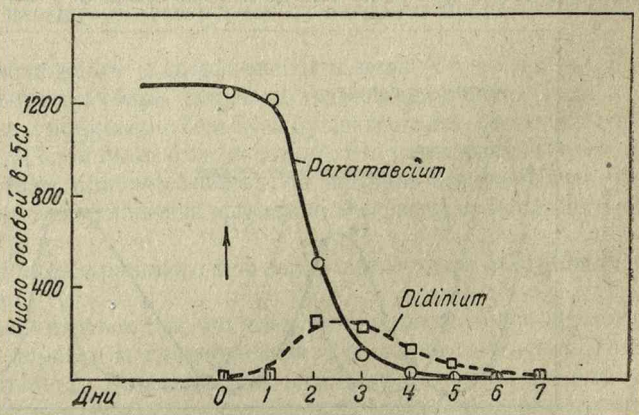


Рис. 131. Уничтожение парамеций *Didinium nasutum* в солевом растворе Остергаута с *Bacillus pyocyaneus*. (По Г а у з е.)

Отметим здесь только одно: Г а у з е правильно замечает, что вся ценность выводов при математическом анализе борьбы за существование зависит от правильности формулировки основных предпосылок. Поэтому математическая обработка теории борьбы за существование должна основываться на данных экологического полевого наблюдения и на данных экологического эксперимента. Она ни в коем случае не должна иметь характера чисто математической работы. Иначе она не будет иметь никакой ценности.

Экспериментальному изучению подверг вопрос о закономерностях борьбы за существование Г а у з е в нескольких работах (1932, 1934 гг.). Он прибегает именно к экспериментальному исследованию потому, что, по его мнению, наблюдения в природе не могут дать ответа на вопрос, обладает ли биологическая система: жертва — «хищник» «собственными» периодическими колебаниями численностей обоих видов. Не могут они дать этого ответа, по его мнению, потому, что, наблюдая процесс

в природе, мы не можем отделаться от вынужденных колебаний, зависящих от циклических колебаний климатических факторов и других причин. Здесь необходимы исследования в константных и точно контролируемых лабораторных условиях.

В результате первой из приведенных работ Г а у з е приходит к следующим выводам относительно взаимодействия двух видов инфузорий, из которых один пожирает другой.

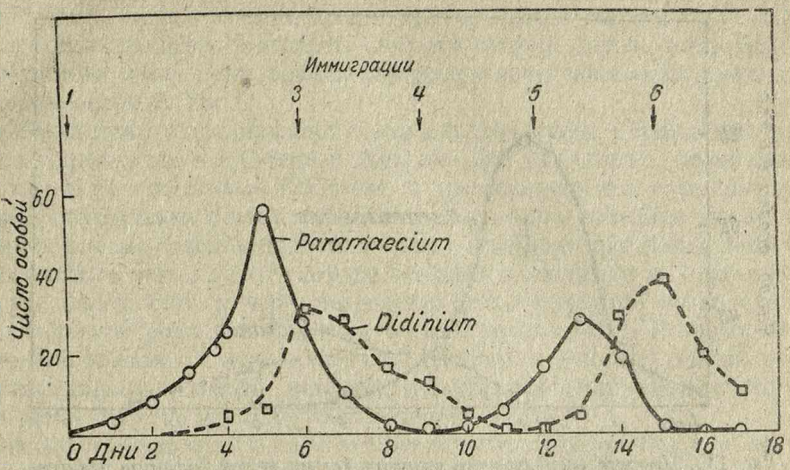


Рис. 132. Взаимодействие между *Didinium nasutum* и *Paramaecium caudatum* с одновременной иммиграцией хищника и жертвы через равные промежутки времени. (По Г а у з е.)

В однородном микрокосмосе процесс элементарного воздействия между *Paramaecium caudatum* и *Didinium nasutum* приводил к исчезновению обоих компонентов (рис. 130 и рис. 131). Сделав микрокосмос неоднородным (создав убежище для добычи) и приблизившись тем самым к природе, Г а у з е создавал «вероятность» изменений в различных направлениях. При этом иногда исчезал хищник и оставался микрокосмос, населенный одними жертвами. Создавая иммиграцию в однородный микрокосмос через равные промежутки времени, Г а у з е получал периодические изменения численности видов (рис. 132). Отсюда Г а у з е совершенно справедливо делает вывод, что периодические колебания числа хищников и их жертв обусловливаются не свойством самого процесса взаимодействия между ними, а возникают, видимо, в результате постоянных вмешательств в развитие этих взаимодействий извне. В природе такие вмешательства могут иметь место при наличии убежища для жертв, сохранения хищников путем инцистирования, иммиграции и эмиграции, колебания факторов среды и т. д.

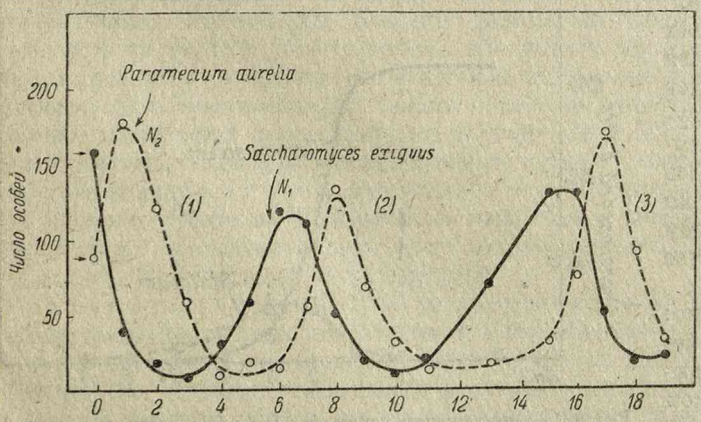


Рис. 133. Взаимодействие *Paramaecium aurelia* и *Saccharomyces exiguus* в константных условиях. (По Г а у з е.)

В работе 1934 г. Г а у з е удалось показать, что в константных лабораторных условиях можно наблюдать периодические колебания численности хищников (инфузория *Paramaecium*) и жертв (дрожжевые клетки *Saccharomyces*), которых они пожирают. Эти колебания, зависящие от процесса взаимодействия видов, вполне соответствуют теоретическим расчетам математика В о л ь т е р р а (рис. 133). Однако они имеют

место лишь в случае слабой интенсивности нападения одного вида на другой. Обычно же хищник обладает рядом биологических адаптаций, делающих его нападение на жертву весьма интенсивным, как, например, хищная инфузория *Didinium*, нападающая на парамеций. В результате популяция жертв уничтожается до конца, и периодические колебания в замкнутом микрокосмосе оказываются невозможными. Последние, однако, возникают при непрерывной иммиграции хищников и жертв в микрокосмос. Некоторые наблюдения над ракообразными и насекомыми в природных условиях подтверждают существование и у них периодических колебаний численности такого типа.

В работе о борьбе за существование между *Paramaecium* и *Stylonychia* Гаузе изучает конкуренцию между двумя видами из-за запаса пищевой энергии, непрерывно поддерживаемой на определенном уровне, и приходит к следующим выводам. Процесс конкуренции распадается на два периода. В первый период происходит конкуренция двух видов за еще никем *неиспользованную* энергию. Во второй период происходит лишь перераспределение уже полностью освоенной пищевой энергии между двумя видами, регулируемое, как и процесс в первом периоде, дифференциальными уравнениями конкуренции. Кончается тем, что один из видов смешанной популяции, обладая преимуществами, главным образом большей величиной коэффициента размножения, полностью вытесняет другой.

Представляют интерес исследования Гаузе борьбы за существование между двумя видами дрожжей — *Saccharomyces cerevisiae* и *Schizosaccharomyces kephir*.

В этой работе Гаузе удалось вскрыть причину того, что при совместном культивировании тех и других дрожжей один вид в конце концов побеждает и устраняет другой с поля борьбы. Эта причина заключается в том, что продукты жизнедеятельности одних дрожжей убивают другие.

Работы Гаузе, хотя они пытаются экспериментально разрешить высокотеоретические вопросы борьбы за существование и представляют известный интерес, все же страдают некоторой условностью, так как условия эксперимента отличаются от того, что на самом деле имеет место в природе; работы эти прибавляют мало существенного в понимание борьбы за существование в природных условиях.

Что касается попыток математического решения сложной биологической проблемы (Вольтерра), то они являются совершенно оторванными от действительности и ничего биологии не дают уже потому, что базируются на неверных предпосылках (Минин, 1939).

Неизмеримо более дают наблюдения и эксперименты в поле (Сукачев).

Отбор в природе (естественный отбор). Вопрос об естественном отборе находится в теснейшей органической связи с вопросом о борьбе за существование, составляя с ним по существу один вопрос, так как если бы не было доказано, что имеет место избирательная смертность, элиминация менее приспособленных, то наличие конкурентных отношений между организмами и других отношений организма со средою не могло бы вести к эволюции.

Поэтому прямые и скрытые антидарвинисты всю силу своего удара направляют на учение об естественном отборе.

В этом вопросе нельзя ограничиваться тем, что идея естественного отбора логически неизбежно вытекает из факта борьбы за существование и наличия адаптаций. Необходимо искать прямых доказательств существования естественного отбора в природе. Этих доказательств не дал и Дарвин, давший логические доказательства. Доказательств этих мы должны искать в поле и в экологическом эксперименте. Надо сознаться, что доказательств этих собрано немного, притом больше их имеется в отношении естественного отбора в растительном мире, нежели в животном. Одно из таких доказательств имеется в аналогии с эффективностью искусственного отбора среди домашних животных. Но этого вопроса мы разбирать не будем. Обратимся к природе и эксперименту.

В природе наблюдать эффект естественного отбора трудно ввиду медленности процесса. Его легче наблюдать в эксперименте, а в природе тогда, когда условия быстро изменяются.

По Дарвину, естественный отбор есть неизбежное следствие способности видов к колоссальному размножению и соревнования между особями и видами. Но высокая смертность не означает еще, что гибнут менее приспособленные. Смертность может быть случайна и не иметь селективного значения. Единственный путь решения этого вопроса —

изучение в природе смертности среди конкурирующих форм. Путь крайне трудный, ибо трудно найти такие объекты, которые подвергались бы адаптивной трансформации у нас на глазах. Вполне понятно, что многие примеры, приводившиеся разными авторами в пользу естественного отбора, оказывались в том или ином отношении неубедительными.

На существование в природе естественного отбора несомненно указывают эксперименты Айсели (Icely), приведенные выше в главе об адаптациях: покровительственно окрашенные саранчевые безусловно погибали от птиц в значительно меньшем количестве. Аналогичные опыты были поставлены значительно раньше Чеснола (Cesnola, 1904) и повторены Беляевым (1927). Чеснола привязывал зеленых богомолов на зеленых растениях (20 экз.) и на бурых (25 экз.) и бурых богомолов на бурых (20 экз.) и на зеленых (45 экз.). В результате зеленые богомолы на зеленом фоне и бурые на буром — все 40 экземпляров — остались нетронутыми птицами. Все 25 зеленых на буром фоне были уничтожены, а из 45 бурых на зеленом остались нетронутыми птицами лишь 10. Беляев повторил опыты Чеснолы с бурыми, желтыми и зелеными формами богомолов. Результаты его можно считать положительными. При этом он установил, что не все птицы одинаково реагируют на защитность окраски: для одних она действительно защитная, для других — нет.

Наличие естественного отбора у инфузорий в нескольких работах с тщательно поставленным экспериментом показали Гаузе (1939), Смарагдова и Гаузе (1939), Смарагдова (1940).

Замечательный пример существования отбора в природе находим у Квейли. Для борьбы со щитовками (Coccidae) на плантациях лимонных деревьев применяется окуривание их цианистым водородом. Газ применяется в концентрации, способной убить 100% щитовок. В результате применения этого метода борьбы появились и постепенно расширяли свой ареал такие линии щитовок, которые оказались стойкими по отношению к цианистому водороду. «Так, например, красная щитовка *Aspidiotus aurantii* широко распространена в Южной Калифорнии. В 1914 г. было отмечено, что в одном саду близ города Корона обычная доза фумигации оказалась недостаточной для уничтожения красной щитовки, тогда как в предшествующие годы никаких затруднений в этом отношении не наблюдалось. С тех пор в этой местности постоянно продолжает обитать резистентная раса щитовки, а в других районах попрежнему наблюдается нерезистентная популяция» (приводится по Гаузе).

То обстоятельство, что фактором отбора здесь явилось окуривание, а не природный фактор, не играет, конечно, роли, и пример весьма доказателен.

Более существенными, конечно, являются наблюдения селективного выживания в природе. К таковым относятся наблюдения Крамптона (Crampton, 1904) над смертностью шелкопрядов-сатурний *(Philosamia cynthia)* в стадии куколки. Он исследовал 942 куколки (всего было собрано 1090 коконов, но некоторые из сатурний не окуклились, другие уже прошли стадию куколки), проделав измерения восьми признаков куколки. Из них 623 были мертвы, 319 живы. Причину выживания одних и гибели других Крамптон видел в соотношении структурных и функциональных элементов: элиминироваться должны были уклонения, приводившие к структурной несогласованности и дисгармонии в развитии, и данные Крамптона ценны тем, что они действительно доказывают, что пережившие особи отличались структурно от элиминированных.

Бумпус (Bumpus, 1899) приводит очень интересные данные о селективной смертности воробья после снежного шторма с дождем и градом. Из окоченевших птиц в лаборатории ожило 72 особи и 64 погибли. Измерения тех и других показали определенные различия между этими двумя группами. Хотя число исследованных особей, среди которых к тому же были и молодые, невелико, тем не менее наблюдения Бумпуса указывают на наличие селективной смертности, т. е. отбора.

К доказательствам существования естественного отбора в природе следует отнести и данные Линсдэла о различиях между северными и южными представителями рода *Passerella* (см. выше) и многие другие подобные исследования.

Повторяем: детальное изучение подобных описанным случаев дает нам лучшее понимание явлений отбора и его роли в эволюции, нежели в значительной мере спекулятивные рассуждения о роли и механизме отбора за рабочим столом в кабинете. Судить о наличии отбора только по тому, что на свет рождается неизмеримо большее число

особей, чем выживает, конечно, невозможно. Надо итти в поле за фактами и идеями и экспериментировать, исходя из добытых в поле фактов. Проблема естественного отбора есть проблема экологическая, ибо, как говорит Шмальгаузен (1939), «естественный отбор является в каждый данный момент лишь отражением складывающихся соотношений между организмом и средой».

Роль экологической изоляции в развитии вида. Изоляция является одним из наиболее важных факторов в происхождении видов. Это видно хотя бы из того, что наибольшее количество местных рас дают те животные, которые распределяются маленькими колониями и обладают плохими средствами передвижения. Такими животными являются, например, наземные моллюски, прикованные к почве. Примером могут служить *Achatinellidae*. Представители рода *Achatinella*, живущего на Сандвичевых островах, обитают в изолированных долинах, расходящихся радиусами от центрального возвышения на каждом острове. Каждая долина характеризуется собственным рядом видов (Cooke, 1925). Другой пример дает род *Partula* с островов Таити. Превосходная модель в Американском музее естественной истории в Нью-Йорке изображает разнообразие форм этого моллюска в различных долинах. И все семейство *Achatinellidae* с его многими родами и видами, распространенное на островах Полинезии, дает примеры значения изоляции в эволюции и в видообразовании. Как известно, многие роды ограничены здесь в своем распространении одним из островов (Pilsbury and Hyatt, 1911).

Прекрасные примеры роли изоляции дают рыбы, особенно из семейства лососевых (*Salmonidae*). Например, форели, будучи изолированы, благодаря образованию вследствие вулканического извержения лавового барьера между рекою и ее притоками, как это имело место в Калифорнии (устные сведения, полученные автором от Эверманна в Сан-Франциско), дали в каждом из притоков местную расу. Среди птиц такой пример дают вьюрки Галапагосских островов, с которыми автор книги имел возможность ознакомиться в Зоологическом музее Академии наук в Сан-Франциско. Острова находятся в 750 милях от Южной Америки. Здесь очень много эндемичных форм. Особенно варьируют вьюрки из рода *Geospisa*, представляя совершенно различные экологические типы: дубоноса, вьюрка, овсянки и т. д. На Гавайских островах (по Иордан и Келлог) каждый остров имеет свой вид птиц из семейства *Drepanidae*: некоторые виды зеленые, другие желтые, третьи черные, есть виды красные, есть испещренные черным, белым и золотым. Большинство видов имеет очень ограниченный экологический ареал обитания, часто приуроченный к одному только роду древесной растительности и даже к одному виду деревьев. Нашим учеником Э. Л. Шпельтер был произведен биометрический анализ формы маринки (*Schizothorax intermedia*), оказавшейся благодаря тектоническому процессу вместо быстрой реки в тихом озере — Сары-Чилек. Результаты анализа оказались положительными. Создалась новая форма.

Интересные факты изменения вида под влиянием изменения среды и изоляции, хотя и не указывая механизма этого изменения, приводит известный американский моллюсковед-палеонтолог Бэкер (Baker, 1928). Он полагает, что вопросы видообразования надо решать в поле, так как лабораторная обстановка совершенно неестественна, тесна, условия существования здесь в высокой мере ненормальны и сильно отличны от тех, что имеются в поле. В значительной мере эксперименты в лаборатории указывают лишь на то, что можно сделать с организмом, не убивая его. Бэкер считает, что эксперименты, чтобы иметь цену, должны быть проводимы в тех же самых условиях, которые находятся в природе, и простираться на продолжительный период времени, равный самое меньшее продолжительности жизни экспериментатора. Такими лабораториями являются, например, искусственные озера, образовавшиеся благодаря запрудам рек с целью сплава леса к лесопилкам, получения энергии и т. д. Бэкер изучил моллюсков в районе города Читэк в штате Висконсин. Здешние моллюски — обитатели ручьев и малых речек. Оказавшиеся выше плотины моллюски быстро попали из местообитания, представляемого ручьями, в озеро. Одни виды — *Fusconaja*, *Elliptio*, *Lasmigona* и *Strophitus* — мигрировали вверх в оставшиеся части ручьев, где фауна или осталась неизменной или исчезла. Другие виды — *Anodonta grandis plana*, *Lampsilis siliquoidea*, *Amnicola limosa*, *Stagnicola catascopium*, *Helisoma antrosa unicarinata* и *Helisoma trivolvis* остались в водах, превратившихся в озеро, и с течением времени изменились в распознаваемые разновидности, некоторые из которых являются широко распространенными в озерах, образовавшихся после отступания ледника вслед за висконсинской стадией ледникового периода. Один вид *Physella warreniana* не изменился, хотя живет и в озерах и в притоках.

Изменения в форме раковины у наяд выразились в одном случае (*Anodonta*) в укорочении раковин и возрастании толщины, в другом (*Lampsilis*) — в значительно возросшей высоте. У брюхоногих *Amnicola*, *Helisoma*, *Stagnicola* результат выразился в увеличении шаровидности и расширении пупочной области и т. д.

«Результат этого ненамеренного эксперимента, проведенного в столь большом масштабе и в течение такого долгого периода времени, является повидимому убедительным доказательством того, что среда имела модифицирующее влияние на пластическую животную жизнь, причем степень дифференциации изменяется в связи с врожденной изменчивостью организма». К сожалению Б э к е р не дает математического анализа явлений изменения озерных форм, ограничиваясь простым описанием и схематическими рисунками, а такой анализ является необходимым в подобных случаях. Исключительный интерес представляет с этой точки зрения грандиозная перестройка природы в СССР: постройка водохранилищ, Большая Волга и т. д. Интерес здесь представляет не только изменение биоценозов, но необходимо проследить и за возможными процессами видообразования.

Как известно, на значении изоляции и эволюции настойчиво указывал еще М о р и ц В а г н е р (Wagner, 1889). Д а р в и н придавал ей значение. Островные расы обязаны своим существованием в значительной мере изоляции. Приведенные примеры являются примерами изоляции географической. Их можно было бы умножить. Но экологическая сторона этих фактов изучалась мало. А это было бы очень полезным для решения вопроса о причинах такой роли изоляции: в одном ли отсутствии скрещивания, в незначительной ли численности популяции она заключается, или и экологическая обстановка имеет здесь значение?

Надо думать, что экологические условия играют немалую роль и при изоляции географической.

Кроме изоляции географической, существует еще изоляция экологическая, без пространственного разделения популяций. Последние могут быть изолированы от других, занимающих тот же ареал, благодаря тому что они встречаются в различные сезоны, в разное время размножаются, держатся в различных биотопах, размножаются в разных местах, имеют те или иные препятствия к скрещиванию с членами других популяций, неспособны к их оплодотворению по причинам механическим или физиологическим. Всякая такого рода экологическая изоляция ведет к ускорению процесса дифференциации, как и изоляция географическая. В результате вид распадается на ряд мелких систематических единиц.

В приводимой ниже работе об эволюционном значении миграций птиц Промптов, как было указано, останавливается на экологическом обособлении, приводящем к генетической изоляции, считая, что начальный момент изоляции всегда определяется экологическими условиями. Экоизоляты приводят к изолятам, имеющим генетическую основу, т. е. к генотипам.

Ниже, в разделе об экотипах и видообразовании, приводится ряд конкретных примеров этого процесса.

Адаптивность видовых признаков и процесс видообразования. С точки зрения учения Д а р в и н а эволюция является процессом адаптивной дивергенции. Распадение вида на новые, мелкие таксономические единицы происходит благодаря адаптации входящих в состав вида организмов к изменяющимся в пространстве или во времени условиям среды. С этой точки зрения не только видовые признаки, но и признаки более мелких систематических единиц должны быть адаптивными.

Однако у ряда западно-европейских и американских биологов, иногда и у наших, мы встречаем возражения против этого положения. Ш е л л (1936) решительно его оспаривает. Он согласен признать адаптивность признаков некоторых крупных систематических категорий (классы рыб, птиц, например, многие отряды, некоторые семейства). По его словам трудно установить адаптивность признаков родов, видовые отличия последней не обладают; странно искать адаптивность в таких признаках, как ничтожные отличия в размерах или в окраске у американских видов бурундука. Действительно подавляющее число признаков, по которым мы отличаем виды и их подразделения (петли эмали у *Microtinae*, отличия в окраске видов *Phylloscopus*, различия в щитках у рептилий и т. д.), не имеют адаптивного значения. По крайней мере мы его не видим. И наше дарвиновское представление об адаптивности эволюции как будто терпит крах. Но это только кажется. На самом деле настоящие видовые признаки, те, которые

дают виду преимущество в борьбе за существование, делают его победителем в жизненной борьбе, позволяют ему расселяться в новые зоны, отдают в его обладание территорию, которой не может завладеть другой вид, или позволяют двум видам, живущим рядом, не вступать друг с другом в борьбу, а каждому занимать свою «нишу» в природном комплексе — являются адаптивными. Такие признаки сравнительно редко бывают морфологическими, чаще всего они физиологические или психологические, выражающиеся в поведении, в реакциях вида на те или иные условия, в отношении его к физическим факторам среды, в выборе местообитания, мест для размножения, в питании и т. д. Все это — предмет экологии. Следовательно, экология играет большую роль в разрешении вопроса об адаптивности эволюции и видообразования.

Экотипы у ботаников. Мы можем быть уверенными, что очерченный выше путь эволюции существует. Но надо эту уверенность проверить. Как это сделать? Нам кажется, что сделать это можно, наблюдая процесс видообразования в природе, наблюдая изменения вида в изменяющейся среде.

Мы нередко видим, что тот или иной вид сильно варьирует, мы видим далее, что он образует ряд отличных одна от другой форм, распадается на мелкие систематические единицы. Эти новые формы могут быть ненаследственными и наследственными.

Тщательное, детальное их изучение в связи с той обстановкой, в которой они живут и находятся, изучение экологическое, может много дать для понимания процесса видообразования, для выяснения роли среды в этом процессе. К сожалению, мы имеем слишком мало зоологических работ в этом направлении. Обычно систематические ревизующие работы такой точкой зрения не интересуются, ограничивая свой интерес вопросами чистой систематики и географического распространения, пользуясь к тому же линнеевским пониманием объема вида, уже совершенно не удовлетворяющим ботаников.

Гораздо ближе этим вопросом занимаются последние. Для них линнеевский вид есть «комплекс» биотипов, объединяемых и некоторыми общими «видовыми» морфологическими признаками и самой историей возникновения и дифференциации (Синская, 1930, 1931).

Новые систематические формы (microspecies), экотипы Тюрессона (Turesson, 1922), возникают из видовой популяции благодаря избирающему (добавим: и модифицирующему. *Д. К.*) действию экологических факторов местообитания. Экотипом Синская называет «группу биотипов одного вида, объединяемую некоторыми общими, наследственно константными признаками и специально приспособленную к условиям определенного местообитания» (биотопа, *Д. К.*). Такой взгляд находится в полном согласии с учением Дарвина. Вид дает массу изменений, новых форм. Последние распространяются, мигрируют в различных направлениях и в различные биотопы, комплексы факторов выделяют и сохраняют из этой популяции те microspecies, или экотипы, которые соответствуют этим комплексам. Отбор может итти при помощи климатических факторов, и получающиеся климатические экотипы носят сокращенное название климатипов. Или же отбирающим моментом являются эдафические факторы, создающие эдафические экотипы, эдафотипы, называемые иногда просто экотипами. Отбор может пойти и по линии биотических факторов, создающих биотические экотипы.

Климатип. Иллюстрируем понятие экотипа несколькими конкретными примерами, которые возьмем у ботаников. Линнеевский вид костра (*Bromus inermis*) в северной части своего ареала и в южной представлен различными типами. Признаки, отличающие южный тип, характеризуют его как более приспособленный к сухому климату (корни идут глубже, стебли вертикальные и более низкие, листья почти всегда с восковым налетом, более короткие, узкие и жесткие, рис. 134), чем формы северного типа. Формы, входящие в состав климатипов костра, все в отношении поименованных признаков имеют физиономию своего климатипа, но могут варьировать в отношении многих других признаков (Синская, 1933). Область распространения северного и южного климатипов очень обширна. Внутри ее имеются, в связи с более мелкими климатическими различиями, климатипы второго порядка, отличающиеся друг от друга некоторыми особенностями, но в общем характеризующиеся признаками основного крупного климатипа. Так, например, в предгорьях Алтая по долинам рек распространена особая форма костра, относящаяся по общему характеру к северному климатипу, а в наиболее сухих местах, по каменистым склонам, с климатом более южного типа, мы имеем другую форму костра безостого, представляющую видоизменение степного климатипа этого

вида. У целого ряда дико растущих растений и культурных имеются климатипы. Примером климатипов среди культурных растений может служить репа, где имеются климатипы западно-европейский, русский, малоазиатский, афганский, или центрально-азиатский, и японский. Каждый из этих крупных климатипов «содержит в своем составе огромное количество форм, характеризуется главным образом формой листьев, особенностями и величиной листовой розетки, плотностью и характером опушения листа, величиной, а также плотностью корня и другими морфологическими отличиями и, вместе с тем, высокой специализацией в отношении приспособленности к известному комплексу климатических условий. Северный русский климатип не идет в странах жаркого и сухого климата, например, в Средней Азии, а также во влажном климате черноморского побережья Кавказа. Разведение японского климатипа прекрасно удается на нашем Черноморском побережье, но он не переносит жаркого климата Средней Азии и северного длинного дня, в условиях которого идет в стрелку. Афганский климатип пригоден для возделывания в Средней Азии, но дает очень плохие результаты во влажном климате Колхиды и на севере».

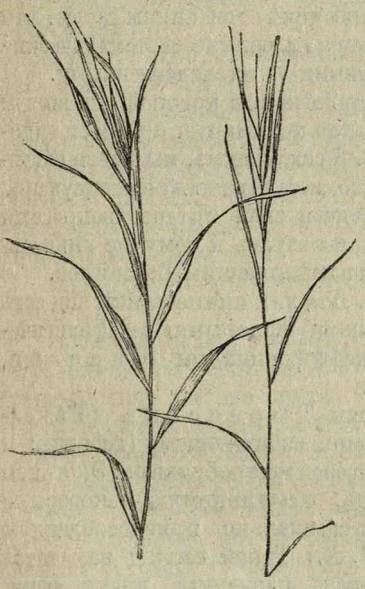


Рис. 134. Южный (с узкими листьями) и северный (с широкими листьями) климатипы костра. (По Синской.)

Климатипы дико живущих форм получаются путем естественного отбора. Как получились климатипы культурных форм? Конечно, прежде всего они были выведены из уже существовавших природных климатипов, когда данный вид входил в культуру. Затем действовал бессознательный отбор человеком, и уже в позднейшее время, с развитием научной селекции, отбор сознательный. Уже из приведенных примеров понятно, какое значение имеют климатипы для практики.

Эдафотип. Кроме климатипов костер безостный образует еще эдафические экотипы. Так, на рыхлых песчаных почвах Жеребиной (1930, 1931) найдена форма, характеризуемая «стелющимися короткими стеблями и длинными корневищами. Листья чрезвычайно нежные, мягкие и светлозеленые. Метелки довольно рыхлые, сильно поникающие».

По речным поймам с заливными лугами в ареале того же северного климатипа встречается другой экотип костра безостого: растения высокие, с прямостоящими стеблями, с листьями мягкими, обычно зелеными или темнозелеными. Этот аллювиальный экотип в свою очередь представляет большое разнообразие форм, отличающихся друг от друга рыхлостью дернины, высотою растений, шириною листьев, количественным соотношением генеративных и вегетативных стеблей растений и т. д.

Справедливо замечание Синской, что в образовании «эдафических» климатипов и климатические факторы играют известную роль, так как климат есть фактор почвообразования, а на почвах, уклоняющихся от зонально-климатического типа благодаря особенностям рельефа, материнской породы и т. д., и климат будет несколько отличаться от типичного для данной зоны (микроклимат). Обычно эдафические экотипы обладают всеми признаками климатипа данной области, или частью, но имеют еще и свои особенности, создаваемые эдафическими условиями. В условиях полевой культуры почвенные условия несколько нивеллируются, но все же и здесь при выработке местных сортов приходится считаться с экотипами, выбирать более соответствующие для данного типа почвы. Тем более это важно при выборе растений для долгосрочных пастбищ.

Биотический экотип. Синэкотип. Чрезвычайно большой интерес представляет третья группа экотипов — биотические экотипы. Это сложная и большая группа, так как биотические факторы, производящие отбор этой группы, разнообразны, и растения различно к ним приспособляются.

Некоторые растения, произрастающие на лугах, подвергающихся покосу, образуют два типа: один, цветущий и плодоносящий до покоса, и другой, цветущий и плодоно-

сящий во вторую половину лета, после скашивания. Такие формы имеются, например у луговой овсяницы (*Festuca pratensis*). Здесь фактором отбора является покос.

У других растений, например у пастбищной формы тимофеевки (*Phleum pratense*), мы находим «пастбищные формы, приспособившиеся к вытаптыванию и стравливанию травостоя животными». Признаки, ее отличающие, носят также приспособительный характер: она «отличается от укосной формы бо́льшим количеством и меньшей длиной стеблей, полулежачих или распростертых, часто укореняющихся». Пастбищные формы наблюдаются у ежи, мятлика лугового, овсяницы и других злаков и у некоторых бобовых.

Наконец, третий вид биотического экотипа — формы, приспособленные к условиям существования в смеси с другими растениями, или синэкотипы. Таковую форму образует вика, засоряющая посевы чечевицы по величине и форме своих семян, по общему габитусу и по длине вегетационного периода имитирующая чечевицу. Вика, возделываемая в смеси с чечевицей, отличается от вики, возделываемой в смеси с овсом. Особую форму представляет вика, засоряющая горох.

Интересную форму синэкотипа представляет засоряющий посевы льна рыжик (*Camelina sativa*) (Синская и Бестужева 1930, 1931): он дает экотипы, параллельные экотипам засоряемого им растения. Последний как бы «имитирует» лен и повторяет его зональную изменчивость с севера на юг. Имитация имеется в вегетационном периоде и в высоте растения, в толщине стебля, ветвистости, степени облиственности; южным низкорослым формам льна сопутствуют низкорослые формы рыжика; на севере и лен и рыжик более высокорослы: и у льна и у рыжика к северу уменьшается длина вегетационного периода, уменьшается количество листьев.

Такое «уподобление» достигается путем подбора форм, способных существовать в данных условиях, и, конечно, путем отсева человеком при провеивании семян, когда вместе с семенами льна оказываются семена, по парусности наиболее приближающиеся к парусности тех форм льна, которые разводятся в данной местности.

Процесс образования синэкотипов сложнее, чем мы его здесь нарисовали. Кроме уподобления имеет место еще процесс дифференциации, когда подбираются формы, различные экологически и морфологически, иногда даже противоположные, по-разному использующие среду обитания, не мешающие или даже полезные друг другу (например, бобовые и злаки, растения нижнего и верхнего яруса). Получаются в конце концов такие экотипы, которые вовсе не могут существовать вне определенной ассоциации растений.

И среди видов естественной растительности существует много примеров экотипов, соответствующих различным естественным группировкам (биоценозам), и не только растительным их компонентам, но и животным, где в биоценозе есть влиятельные члены, производящие отбор, например крупные травоядные.

Особенно важны для нас экотипы культурных растений, например пшеницы, картофеля и т. д. Знание их важно не только для селекции, но и для переделки сортов.

Кроме несомненно большого практического значения изучение экотипов представляет огромный теоретический интерес, подводя нас вплотную к изучению процесса видообразования, к изучению процесса эволюции на фоне среды.

Экотип не является монолитным целым, он обнаруживает сложное содержание. Внутри экотипической популяции в известных условиях выделяются различные морфобиологические типы, различающиеся, главным образом, по физиологической конституции, по биологическим приспособительным признакам (Синская, 1939). Такие типы Синская называет экоэлементами, элементарными экотипами, «как бы зародышем нового экотипа», способным превращаться в самостоятельный экотип. «Экоэлементы различаются по своим свойствам так же, как и экотипы. Они различаются главным образом ритмом развития, продолжительностью прохождения стадий, характером отрастания, т. е. биологическими и физиологическими свойствами».

Синская отмечает практическое значение экоэлементов (как и экотипов) для селекционера, а также для понимания процессов эволюции, «потому что именно конкретные популяции есть арена, где имеет место конкретное приложение творческих сил естественного отбора». И следует согласиться с Синской в том, что «конкретное овладение содержанием экологических типов возможно только путем более детального и глубокого проникновения в *жизнь*, в состав конкретных популяций, т. е. путем экологического изучения. Синская называет популяцию «лабораторией

филогенеза», «конкретной точкой приложения творческих сил естественного отбора».

Мы остановились так подробно на учении об экотипах у растений потому, что в нем мы видим истинно дарвинистический подход к изучению вида и филогенеза, так как здесь вид изучается в его движении непосредственно в природных условиях, с учетом экологических условий.

Экотипы в зоологии. Вид делится у зоологов на подвиды, племена, морфы и т. д. Но свои единицы ниже вида зоологи обосновывают морфологически и географически, не экологически. Отсюда возникает сомнение в адаптивности видовых признаков и самой эволюции.

Однако и у зооэкологов начинает накапливаться материал, показывающий, что в животном мире идет процесс образования экотипов. Вышеприведенные данные о цветных расах *Perognathus* говорят о том, что здесь перед нами экотипы. Материал к вопросу об экотипах дает также работа Гринелла.

Гринелл (Grinell, 1922) ставит задачей своей работы выяснение степени корреляции, которая существует между формообразованием (speciation), географическим распространением и средой. Выбранный им объект — род *Dipodomys* — представляет замечательное гомогенное и компактное собрание видов. Все виды очень сходны и несомненно представляют одно филогенетическое целое, распадающееся однако при детальном изучении на несколько (6) «естественных групп» — секций, в известной мере выявляющих филогенетические отношения. Эти группы (Гринелл берет лишь калифорнийские виды) отличаются целым рядом морфологических признаков. Гринелл делает попытку увязать различия с экологическими различиями занимаемых видами местообитаний. Это тем более интересно, что наивысшая эволюционная дифференциация рода *Dipodomys* происходила, видимо, внутри штата Калифорнии, представляющего большие климатические и эдафические различия благодаря различной высоте, экспозиции, расстоянию от моря.

Рис. 135. Диаграмма поперечного среза через середину хвоста различных видов и подвидов *Dipodomys*.

Срезы сделаны из хвостов отобранных типичных экземпляров каждой формы, чтобы показать размер черной спинной и брюшной полос в сравнении с белыми боковыми полосами. Соотношение белого и черного имеет, повидимому, прямое отношение к степени сухости и влажности климата, в особенности к фактору облачности. Белый цвет увеличивается с удалением от влажного побережья. (По Grinell.)

Различные группы *Dipodomys* занимают или Нижне-Сонорскую зону жизни (пустыня) или Верхне-Сонорскую (степь), или ту и другую, заходя даже в Переходную зону (лес).

При рассмотрении признаков оказалось следующее. Между качествами шубки и некоторыми факторами климата, вероятно влажностью воздуха, существует явственная корреляция: наиболее нежная, шелковистая шубка у форм наиболее сухих областей, наиболее грубая — у обитателей влажных береговых областей. Это в пределах даже каждой группы (секции). Корреляция обнаруживается и с цветом шубки: во всем роде наблюдается потемнение шубки от центра страны к берегу. Наибольшее соответствие наблюдается с облачностью. Особенно наглядно соотношение черной и белой полосы на хвосте, причем идет увеличение белой и даже исчезновение черной полосы по направлению от туманного берега до безоблачной пустыни (рис. 135). Однако непосредственной адаптивности этот признак не имеет: все *Dipodomys* являются всецело ночными животными. По этому поводу, однако, уместно привести слова Люндегора о неадаптивных признаках у растений: «Мы показали в предыдущих главах, как важны такие признаки, как видовая интенсивность ассимиляции, характер ассимиляционной кривой, интенсивность дыхания, осмотическое давление клеточного сока, способность к высыханию, объем корневой системы и т. д. Следует допустить, что физиологические признаки часто находятся в корреляции с определенными морфологическими признаками и что в силу этого определенные морфологические признаки отбираются, хотя они не служат первично объектом отбора в борьбе. Такие признаки, как окраска цветов, форма листьев кроны, детали формы листа, волосистость и т. д. имеют большей частью незначительную экологическую ценность, но могут оказать большую помощь при различении экологически различных форм». Эти слова в полной мере могут быть отнесены к тем признакам

у животных, которые связаны с определенным биотопом или географическим положением, но не обнаруживают адаптивного значения.

Вернемся к работе Гринелла. Между величиной животных и экологическим распространением видов нет корреляции. Гринелл отмечает любопытный факт: если два или более вида встречаются на одной территории, то они обычно бывают разной величины. Они добавляют друг друга, но не конкурируют. Различия в величине быть может являются фактором эволюции группы, которая как целое нашла «нишу достаточной амплитуды», чтобы быть занятой более, чем одним видом группы. Уши очень разнятся по величине. Несомненно наличие корреляции малой ушной раковины с открытым биотопом и большой — с биотопом типа «chappara» (кустарниковые заросли). Та же тенденция наблюдается у рода *Peromyscus* и *Perognathus*. Однако малая раковина компенсируется часто вздутыми буллами. Есть и обратное явление. Видимо в проблему развития ушной раковины замешаны многие факторы (способы рытья, характер почвы, радиус фуражировки, род и объем атаки со стороны хищников и т. д.). В задних ногах видовые вариации очень велики. Имеется явственная корреляция длинных ног с открытой почвой и редкой растительностью и коротких, более толстых ног с более или менее травянистой кустарниковой растительностью (аналогия: *Eremias velox* — *Eremias arguta* в Средней Азии. *Д. К.*). Пальцевая редукция частично является чертой адаптивной, поддерживаемой естественным отбором, так как при меньшем числе пальцев возможно более быстрое движение, а потому можно иметь большой ареал фуражировки, легче становится спасение от врагов, и т. д. Относительная длина и толщина хвоста не дает никакой корреляции с местообитанием. Череп также никакой корреляции не дает. Но и здесь необходимо указать, что многие признаки, особенно эндосоматические, по терминологии А. Н. Северцова (1914), коррелятивно связаны с теми, которые непосредственно связаны со средою (экзосоматические признаки). А иногда нам просто неясна корреляция вследствие нашего непонимания организма. Во всяком случае у *Dipodomys* в ряде признаков имеется корреляция с экологической средой, хотя и не всегда понятная (например, побледнение окраски с увеличением сухости воздуха и уменьшением облачности). Эволюция, дифференциация форм находятся в корреляции с различиями среды. Необходимы более тщательные экологические исследования в этом направлении.

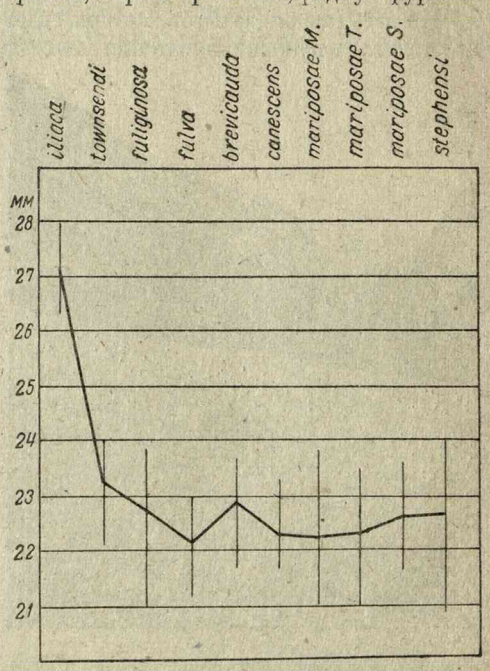


Рис. 136. Диаграмма показывает индивидуальные и географические изменения в длине грудины (sternum) у самцов *Passerella* из десяти сборов.

Длина линий показывает размах индивидуальной изменчивости; точки, соединенные линиями, обозначают положение средних. (По Linsdall.)

Другой пример соотношения между изменчивостью и средою мы видим в работе Линсдэл (Linsdale, 1928). Род *Passerella* представлен в США одним видом с шестнадцатью подвидами. Виды *Passerella* варьируют в различных географических пунктах в их привычках и реакциях на среду. С этим варьированием идет параллельно тенденция варьировать в структурных признаках. Для исследования было взято 465 скелетов. Для изучения взят был целый ряд скелетных признаков. В каждой части скелета найдена была значительная географическая изменчивость. Оказалось, что большая величина клюва и черепа некоторых рас не дает, повидимому, особых преимуществ их обладателю, так как пища их состоит из тех же нежных мелких животных, что и у форм с маленьким клювом. То же самое приходится сказать еще о нескольких признаках. Зато подвиды, совершающие более далекие миграции, имеют более длинную грудину и ряд других костей, связанных с полетом (плечо, радиус, локтевая, коракоид, лопатка, ключица), у них длиннее (рис. 136). В особенности это удлинение, связанное с удлинением

пути перелетов, выражено у подвида *Passerella iliaca*. Каждая часть скелета, играющая значительную роль в полете, усиленно развивается в соответствии с удлинением линии перелета.

И у *Dipodomys* и у *Passerella* мы имеем дело с экотипами, сравнимыми с экотипами растений, хотя экотипы животных, существ подвижных, будут иметь, конечно, известное своеобразие.

Интересные данные касательно формообразования, происходящего в связи с изменениями среды, дает нам фауна пустынь.

Хорошо известны факты экологического параллелизма, т. е. развития в сходных экологических условиях далеко друг от друга отстоящих стран животных, сходных по образу жизни и по организации принадлежащих к совершенно различным систематическим группам. Тушканчики и песчанки у нас и род *Dipodomys* в Северной Америке, род *Phrynocephalus* у нас и *Phrynosoma* в Америке и т. д. — являются параллельными типами.

Но есть еще ряд фактов, который дает нам пустынная фауна: изменения видов, проникающих в пустыню извне или меняющих местообитание. Каждый организм, каждый вид находится в соответствии с окружающей средой, он «приспособлен» к ней и, как правило, из нее не выходит, так как в окружающих биотопах не находит для себя подходящих условий. У некоторых видов мы наблюдаем способность занимать кроме обычного биотопа еще некоторые другие, т. е. наблюдаем изменение привычек, изменение реакций на окружающую среду. Это — начало образования нового вида. За изменением привычки следует изменение строения—следующая ступень видообразования. Сказанное отнюдь не следует понимать, конечно, в ламаркистском смысле. Здесь мы имеем лишь некоторую последовательность в выработке средою и отбором новых признаков из бесчисленных геновариаций, последовательность, обусловленную тем, что появление новых признаков в строении без выхода в новую среду обитания, где признак может оказаться адаптивным, т. е. без изменения поведения, не будет полезным для вида. Появление «пустынной» окраски у животного, не вышедшего в пустыню, а живущего на краю ее в оазисе, не даст преимуществ в борьбе, и может быть, окажется вредным.

Рис. 137. Местообитание серого геккона, *Gymnodactylus russowi*, на конгломератовых скалах в долине р. Чаманды. (По Шнитникову.)

Геккончик пискливый (Шнитников 1928) представляет первую ступень. Этот геккончик держится в Прибалхашье в саксауловых лесах на глинистой почве или в настоящих закрепленных песках, а в б. Лепсинском уезде — в почти голой каменистой пустыне. Здесь он даже обыкновеннее. Но встречается геккончик только в таких местах каменистой пустыни, которые соприкасаются с песками, из которых он очевидно распространился в глинистую пустыню. Единственное внешнее отличие геккончиков из последней от геккончиков из песков — это значительно более темная окраска, признак далеко не всегда стойкий.

Геккон Руссова, или серый геккон, дает в Прибалхашье среди саксаулового валежника особую форму: копальский серый геккон. Типичная форма лазает по камням (рис. 137), по голым скалам, копальская форма по саксаулу. Последний обладает весьма шероховатой поверхностью. Днем этот геккончик скрывается под лежащими на земле стволами саксуала (рис. 138). В связи с этими особенностями местообитания мы видим у него более короткие и тонкие пальцы, более длинную и более плоскую голову и окраску в тон мертвого саксаула. Образ жизни этого подвида ночной, тогда как типичная форма лазает по скалам и днем.

Много подобных примеров можно найти среди птиц. Так, столь обычная в Средней Азии горная куропатка (кэклик) дает в пустыне, где она занимает останцовые горки,

особую бледную форму. Большая синица (*Parus major*), дающая ряд подвидов, представлена в пустыне самым мелким и самым бледным подвидом (*P. m. bokharensis*). Также и пустынные подвиды славки завирушки (*Sylvia curruca*): *S. c. minuta*, *S. c. halimodendri*, *S. c. snigirewskii*) все малы ростом, бледны, как и другие пустынные животные.

Нам кажется, что можно говорить об экотипах и у животных, как у растений, отличать лесной экотип славки завирушки от пустынного и т. д.

Несомненно об экотипах говорит Станчинский (1927), приводя различные примеры экологической эволюции фауны. Подвиды вида, ареал которого захватывает разные климатические зоны, в разных частях ареала оказываются различными по характеру своего пребывания: оседлыми, кочующими, или перелетными. Как у особей одного и того же подвида, но в разных климатических зонах, так и у разных подвидов того же самого вида наблюдаются различия в сроках прилета. То же самое можно сказать про сроки кладок и время вывода птенцов, варьирующих, например, у *Passer montanus* и *P. domesticus domesticus* из разных местностей и у подвидов этих видов. Все это будут, нам кажется, климатипы, быть может, экоэлементы.

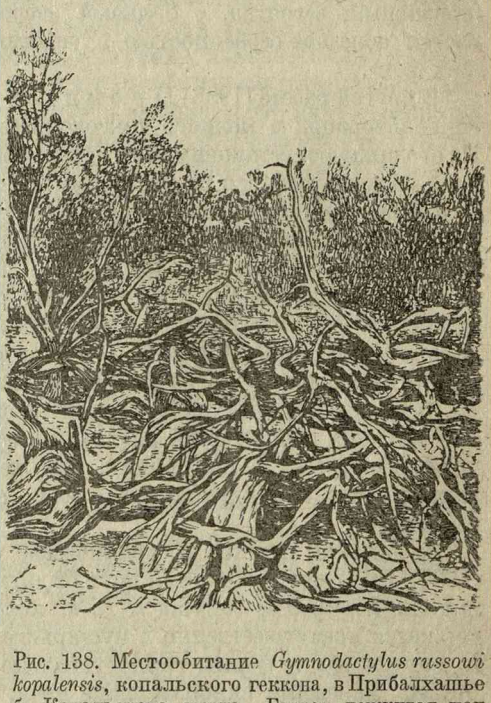


Рис. 138. Местообитание *Gymnodactylus russowi kopalensis*, копальского геккона, в Прибалхашье б. Копальского уезда. Геккон держится под саксауловым валежником. (По Шнитникову.)

Виды птиц могут приспособляться ко всякого рода изменениям в обитаемых ими биотопах или переходить из одного биотопа в другие. В качестве примера Станчинский приводит *Passer montanus montanus* и *Columba livia domestica*, «настолько приспособившегося к человеческому жилью, что заслуживает выделения в особую экологическую форму систематического порядка», который он называет экологическим подвидом, а правильнее называть экотипом. К разным экотипам следует отнести ряд куликов, гнездящихся в весьма различных условиях, например фифи (*Tringa glareola*), живущий и в болотистой тундре севера, по моховым болотам зоны тайги и по травянистым болотам степной зоны; или черныш (*Tringa ochrophus*), гнездящийся и в сплошных лесах, где устраивает гнезда на деревьях, и по открытым местам в степи, и высоко в горах. Как пример эволюции в связи с изменением экотипа Станчинский указывает кобчиков, которые гнездятся в степной и лесостепной зоне по колковым лесам и отдельным деревьям, а на севере Европейской части СССР — по моховым болотам. Станчинский приводит и еще целый ряд примеров того, что он называет «экотопической эволюцией птиц».

Станчинский указывает, что экологическая изоляция в данном случае не сопровождается еще морфологическими изменениями, но относительно довольно большого числа птиц известно и то и другое. Например, сапсан (*Falco peregrinus*), приспособившийся к тундрам и моховым болотам, но обитающий и в лесной и в лесостепной зоне, разбивается уже на морфологически отличающиеся, если не подвиды, то племена.

Под влиянием биотической среды, при переходе в другие биотопы и биоценозы, когда меняется состав пищи, также идет «биоценотическая эволюция птиц», т. е. образование биологических экотипов. В качестве одного из примеров Станчинский приводит подвиды соек (*Garrulus*) и в особенности подвиды кедровок (*Nucifraga caryocatactes caryocatactes* и *N. c. macrorhynchus*), различающихся по роду пищи и по строению клюва.

Шульпин (1931) пишет, что «каменный дрозд на скалистых берегах Тихого океана дал экологическую «расу», форму, способную жить на прибрежных скалах и даже питаться некоторыми обитателями воды, выброшенными на берег или живущими на прибрежной полосе; интересно заметить, что, по Бэкеру, *Monticola erythrogastra*, повидимому, ест не только насекомых и пр., но даже рыбок».

Промптов указывает, что, в связи с расселением дубровника на запад, эта птичка приобрела новые экологические черты. Занимая стацию заливных лугов, дубровник встречается в Европейской части СССР уже в половине июля с критическим, почти катастрофическим моментом — с сенокосом. Гнездовой период дубровника буквально «упирается» в сенокос и в следующий за ним период. Это противоречие со средой у дубровника разрешается тем, что у птенцов наблюдается изменение инстинкта по сравнению с другими близкими видами: птенцы дубровника выбираются из гнезд в более раннем возрасте, чем обычно, и в частности раньше, чем у других овсянок. Еще неспособные летать птенцы выскакивают из гнезда и прячутся в густой траве, где их подкармливают родители. Так при надвигающемся сенокосе даже у запоздалых пар птенцы в большинстве случаев успевают добраться до ближайших кустов. Промптов считает, что «эта особенность несомненно выработана своеобразным отбором среди пар, гнездящихся раньше или позднее, и связана с расселением дубровника из Сибири и с удлинением пролетного пути. Инстинк более раннего покидания гнезда (связанный, вероятно, с большей скороспелостью и возбудимостью птенцов) оказывается полезной особенностью в условиях расселения вида на сенокосные поймы наших рек».

В другой работе (1933) Промптов приводит ряд примеров связи полиморфизма типа аберраций и мелкого таксономического значения с экологическими моментами. Из его примеров остановимся на одном. Обыкновенный зяблик (*Fringilla coelebs*) в Московской области разбился на две формы: одна гнездится в лесу таежного типа, смешанном со значительным процентом ели, другая — в невысоких и редких, с полянками, еловых и сосново-еловых рощах (более новая стация). Эти две формы зяблика — формы настоящего леса и светлой молодой рощи — по-иному строят гнезда, что указывает на их расхождение как форм, хотя Промптов за неимением точных данных не утверждает, что здесь уже имеется генетическая изоляция, но во всяком случае здесь имеется начало дифференциации вида. Промптов выдвигает то положение, что «начальным моментом изоляции всегда бывает экологический фактор, изменение экологии особей. На основе экологических различий зарождаются *экоизоляты*, не имеющие, вероятно, еще никаких генетических различий и основы. Дальнейшее углубление экологической дифференцировки в популяции, или же пространственный фактор, особенно быстро нарастающий при идущем расселении, подготовляет популяции к обособлению экогенотипов.

За экотипы считает географические расы *Leptopoecile sophiae* Судиловская (1935). Эти расы отличаются друг от друга окраской и размерами, а также и по образу жизни: *Leptopoecile sophiae* и *L. s. obscura* являются собственно горными формами, держатся преимущественно в кустарниках альпийской области гор, а *L. s. stoliczkae* и *L. sophiae major*, формы горнопустынные и собственно пустынные, держатся в кустарниках, по южным склонам ниже арчи, а также в кустарниках по Таушкан-Дарье.

Здесь имеется аналогия с распадением кабана на горную и равнинную (камышевую) формы. Они также должны являться экотипами, и признаки их — признаками приспособительными. К сожалению, эти формы еще не изучены сравнительно, как не изучены сравнительно и горные и тугайные косули Средней Азии.

Экотипами являются многочисленные расы атлантических сельдей, принадлежащие к одному виду — *Clupea harengus*. Нередко, почти не отличаясь по внешним признакам, так что различить их можно лишь при помощи биометрических приемов, расы эти резко отличаются друг от друга экологическими признаками, например, временем икрометания, что стоит в связи с особенностями местных гидроклиматических условий (Meek, 1916). Значение экотипов имеют расы бельдюги живородящей (*Zoarces viviparus*), изученные Шмидтом (Schmidt, 1920) в фиордах Норвегии, у которых ряд признаков изменяется закономерно в зависимости от того, в воде какой солености, в глубине фиорда, более опресненной, или вблизи устья держится эта раса.

Изменения веса в сторону уменьшения у оленей, живущих в горах Германии, а также в равнинах с мало плодородными почвами (например, в Ганновере), и обратно — крупный вес и хорошо развитые рога в плодородных областях бассейна реки Дуная могут считаться явлениями экотипического характера. Согласно Доппельмайру, (1916) олени Гарца отличаются от равнинных меньшей величиной, более плотным сложением, меньшим весом и слабым развитием рогов. Эти особенности имеют, вероятно, приспособительное значение.

Станчинский (1933) считает за климатип среднерусскую расу перелетной саранчи (*Locusta migratoria danica*), а также многие из зонально расположенных рас, которые обычно считаются сейчас подвидами. Далее, ссылаясь на Медведева, он приводит в качестве климатипа чернотелку *Pedinus femoralis*, обыкновенного обитателя засушливых степей Украины, в годы влажные (с осадками 400 мм) становящуюся редкой. Во влажных же степях Донбасса (осадков 500 мм) этот же вид встречается постоянно. Можно привести также расы пруса, *Calliptamus italicus*, живущие, согласно Медведеву, одни — на черноземе плакорной степи и в подах Аскании-Нова, другие — на аллювиальных песках первой террасы Днепра. Также и близкий вид — *C. siculus* образует расы, живущие на солонцах и песках второй террасы Днепра, и расы на черноземном плато.

Исключительно интересное сообщение Берга (1934) о наличии у целого ряда видов рыб яровых и озимых рас заставляет думать об экотипах, обособившихся экологически и отчасти морфологически, но не разошедшихся географически, занимающих один географический ареал. В качестве примера приведем расы иссыккульского османа, *Diptychus dybowskii*. Имитируя лососевых рядом морфологических признаков, этот вид, также подобно лососевым, представлен двумя расами — летней и зимней. Первая мельче, ловится летом, мечет икру во второй половине июня и в июле; икрометание происходит в низовьях рек. Зимний осман крупнее, ловится зимою и весною, мечет икру с февраля в самом озере, у берегов. Сезонные расы имеются у видов рода *Oncorhynchus*, *Salmo*, у осетровых, у миноговых, у видов рода *Rutilus*, *Abramis*, *Cyprinus*, *Barbus*, *Chalcalburnus*, *Pelecus*, *Lucioperca*, *Perca*. В явлении сезонных рас у рыб имеется замечательное сходство с озимыми и яровыми расами у хлебов. Берг считает, что о причинах, какие могли вызывать появление у рыб яровых и озимых рас, нам ничего пока не известно. Он указывает на физиологическую подкладку явления: «Озимые расы рыб требует для созревания икры и молок пребывания в более или менее холодной речной воде в течение нескольких месяцев. Яровые расы нуждаются в пребывании не в такой холодной речной воде». Нам кажется, что здесь отбор выработал расы, способные занимать разные «ниши» (во времени, иногда и в пространстве). Быть может в выработке этой дифференцировки сыграл роль ледниковый период, когда географический ареал упомянутых родов рыб лежал в различных климатических зонах, где и выработались соответственные расы.

Чрезвычайно большой интерес представляют соображения, которые Берг высказывает по поводу возможности перевода озимой расы, например семги, в яровую. Это представляло бы большой практический интерес для рыбоводства, ибо озимой лосось заметно крупнее и ценнее ярового, но лов его в верховьях очень затруднителен, а в низовьях он со зрелою икрою не ловится. В природе переход одной расы в другую не происходит. «Но,— говорит Берг, — надо думать, экспериментальным путем такой переход удастся осуществить. Надежду на это дает нам аналогия с яровыми и озимыми расами у хлебов»... Берг приводит слова Лысенко: «Не все озимые сорта хлебов в одинаковой степени озимые, и не все яровые сорта в одинаковой степени яровые» и ссылается на его опыты с превращением яровых пшениц в озимые и озимых в яровые. Берг приводит убедительные соображения в пользу того, что «даже то обстоятельство, является ли данный вид или форма проходной или оседлой, и это — признак, легко подвергающийся изменениям». «Но сезонные расы дифференцируются, надо думать, уже после того, как рыба стала проходной, а потому вполне естественно предположение, что яровые и озимые расы могут оказаться и у рыб, как и у злаков, нестойкими».

В существовании сезонных рас мы имеем блестящее подтверждение идеи трансформизма и зависимости изменений организма от внешних условий. К тому же разряду явлений следует отнести существование в Ладожском озере леща «густеринника» и леща «черемушника», нерестящихся в разное время, повидимому, в связи с различиями температуры воды (приводится со слов Н. Л. Гербильского).

Замечательным примером изменения вида в связи с изменением среды обитания является образование новых биологических рас у насекомых. О биологических расах мы говорим в тех случаях, когда целая популяция, не изменяясь морфологически, изменяет свои привычки, инстинкты, приобретает иммунность и т. д. Если вид растения, служащего пищей некоторому виду насекомого, находится в состоянии активной эволюции и распадается на биологические расы — предшественники вида, то насекомые также

могут оказаться способными разбиться на биологические расы, каждая из которых будет специфична для данной расы хозяина. Такая эволюция рас насекомого, протекающая параллельно, но более медленно, нежели эволюция рас хозяина, отмечена Келлогом у пухоедов (*Mallophaga*).

Интересный пример дифференцировки биологической расы представляет малярийный комар (*Anopheles maculipennis*). Имеются две расы комара: одна предпочтительно сосет кровь людей, другая — животных (млекопитающих). Последняя раса выработалась главным образом к северу от Альп, где животные находятся продолжительную часть года в коровниках и стойлах. Раса эта крупнее нормальной и отличается еще строением ротовых частей.

Дифференцировка хозяина на новые расы и параллельное распадение на новые расы паразита равносильны развитию новых рас в связи с переменой среды обитания, также и развитие новой расы на новом хозяине.

В других случаях основой дифференцировки биологических рас является не пища, а отношение к температурному фактору. Так, например, употребляемая для борьбы с японским жуком (*Popillia japonica*) оса тифия (*Tiphia popilliavora*), живущая в Корее, Японии и Китае, не может быть разделена на географические расы, так как между расами, живущими в этих трех странах, нет морфологических отличий. Но они настолько отличаются физиологически, по их отношению к температуре, продолжительности жизни, длине периода развития, по минимальной температуре, необходимой для спаривания, что при использовании тифии в США приходится для каждой части страны использовать ту, а не другую расу. Китайская раса может жить лишь на крайнем юге ареала, зараженного японским жуком, в большей части восточных США годится для биологического метода борьбы лишь японская раса.

Биологическими расами, хотя они и разделены географически, являются расы трихограммы (*Trichogramma*, Мейер, 1938, 1941) употребляемой у нас для борьбы с яблонной плодожоркой, озимой совкой, луговым мотыльком, хлопковой совкой. У нас в Союзе трихограмма дает несколько рас, морфологически не отличающихся ничем кроме окраски, да и то далеко не всегда, но отличающихся друг от друга целым комплексом экологических особенностей. Они отличаются отношением к хозяевам, отношением к температуре и относительной влажности, по-разному влияющим на поведение, плодовитость, соотношение полов и сроки развития отдельных рас трихограммы. Различия соответствуют различиям в природной обстановке каждой расы, т. е. являются адаптивными. «Так максимальный процент заражающих самок наблюдается у среднеазиатской расы при температуре в 26°,1 и относительной влажности в 73—75%, а у роменской расы (г. Ромны) при влажности в 80—82% и температуре в 21°,4. Такое же различие между расами наблюдается и при выяснении оптимальных условий для откладки яиц».

Путь распадения вида на мелкие единицы, на новые адаптивные формы, бывает различен, в зависимости от самих видов, но из всего вышеизложенного ясно, что распадение это всегда происходит под воздействием изменяющейся в пространстве или во времени среды, при непременном участии естественного отбора, элиминации особей вступающих в более резкое противоречие со средою. Хотя колоссальное количество особей гибнет случайно, остающиеся не могут уйти от действия естественного отбора.

Если попытаться понять механизм возникновения таких биологических рас, какие, например, мы встречаем у множества видов рыб, отличающихся между собою временем икрометания, то он представляется нам в таком виде. Как мы знаем, у большого числа видов время размножения бывает сильно растянуто, что зависит от неодновременности созревания половых продуктов. Это может иметь место, конечно, лишь у видов, от которых условия их обитания не требуют дружного быстрого размножения. Мы видим такое растянутое размножение, например, у воробьев в Средней Азии, у маринки в озере Сары-Чилек, но не видим его у птиц, гнездящихся летом в тундре, а затем оттуда улетающих. Такая растянутость времени размножения (икрометания) является первой предпосылкой в интересующем нас случае. Популяция вида А в данном водоеме состоит из особей, одни из которых начинают размножаться ранней весной, другие среди лета, со всеми промежуточными между ними формами. Но икра данного вида в результате пройденного видом исторического пути требует для своего развития определенных температурных условий, причем из множества икринок одни в силу их индивидуальных особен-

ностей, возникших вследствие неодинаковости условий в течении развития, могут развиваться при более низких температурах (в пределах валентности вида), другие при более высоких. Из множества икринок и спермиев рано нерестящихся особей отбор выбраковывает менее холодостойкие, требующие более высокой температуры для развития. Особи, нерестящиеся рано, но икра которых не развивается при низкой t°, не оставят потомства, из нерестящихся поздно оставят потомство те, икринки которых смогут развиваться при температурах этого сезона. Ясно, что более холодостойкие яйца должны дать особей, яйца и спермии которых будут не только такими же холодостойкими, как яйца и спермии, из которых они сами развились, но среди этих яиц и спермиев изменчивость в сторону холодостойкости еще усилится. Так, из поколения в поколение холодостойкость икры будет увеличиваться, будет создаваться рано нерестящаяся часть популяции вида. Такой же процесс будет итти на противоположном конце ряда нерестящихся особей, где создастся часть популяции вида, нерестящаяся поздно. Каждому отрезку времени, имеющему свою температуру воды, будет соответствовать своя часть популяции. Вид от этого безусловно выигрывает: кормовые возможности водоема используются полнее, используются в различное время, конкуренция молоди в целом ослабляется. Вид становится сложным, составляется из ряда биотипов. Конкуренция между сеголетками крайних в отношении температуры развития частей популяции будет, естественно, наименьшей: кормовые условия ранней весны и позднего лета будут особенно сильно различаться. Конкуренция между особями, развивающимися среди лета, в разгаре жизни водоема, будет наибольшей, ибо и численность этой части популяции сеголеток будет наибольшей (по закону биноминальной кривой) и условия в эту часть сезона будут наиболее однообразны. В результате вид может распасться на две, три и более экологические расы, различающиеся временем икрометания и температурой развития яиц. Среда, экологические условия играют во всем процессе непрерывно отбирающую и созидающую роль. Отбор идет не среди взрослых особей, а в наиболее чувствительных стадиях — икры и молоди.

В ряде работ Шелфорд (1907, 1912) высказывает мысль, что первые изменения, подхватываемые отбором, являются изменениями в поведении (mores, behaviour, habits, customs). Лишь впоследствии, когда вид переходит в другую среду обитания (у Шелфорда — для жуков, скакунов, например, из одного яруса в другой) у него появляются морфологически различные формы.

Здесь уместно вспомнить о приведенном выше понятии «автономной миграции», введенном Коровиным и Кашкаровым (1931). Авторы различают два пути расселения флоры и фауны: первый путь — по привычным экологическим путям, в соответствии с состоянием приспособленности растений, и второй — независимый от существования привычных условий, связанный с преодолением экологических барьеров, связанный с процессом видообразования.

Преодоление экологического барьера и расширение, таким образом, ареала вида, экологического или географического, происходит благодаря тому, что в контактирующих различных биотопах или в зонах происходит образование новых форм (экотипов, рас, разновидностей), экологически, а иногда и по форме отличных друг от друга. Там, где среда обладает мозаичностью, та или иная из вновь образовавшихся форм может найти себе в соседнем биотопе или зоне подходящие условия и здесь закрепиться. Коровин (1934) приводит в качестве одного из примеров полыни в области комплексных пустынь и полупустынь Старого и Нового света. Здесь имеются, в связи с изменениями рельефа, различные по засоленности и солонцеватости почвы, которые и заселяются разными расами — у нас морской полыни (*Artemisia maritima*), в Северной Америке — *Artemisia tridentata* путем выделения видом различных форм. Таким образом прерывистая, мозаичная среда в одних случаях является препятствием к расселению вида, в других, если вид более способен выделять экологически разнородные формы, та же среда влияет на самый процесс стимулирующим образом.

Пути автономных миграций определяются распределением в данный момент в пространстве соответствующих экологических условий. Что касается направления автономных миграций, то Коровин (1928) на основании изучения родов *Scaligeria* и *Bunium* приходит к заключению, что «автономные миграции отдельных видов регулируются также экологическими факторами, вкладывающими самый процесс в резко очерченные экологические рамки». Для *Scaligeria* и *Bunium* такими рамками будет характер орошения, неравномерность его распределения. Этот фактор является экологиче-

ским барьером, сдерживающим расселение рода. Род и вид имеют, видимо, в силу своей конституции некоторые пределы экологической наследственной изменчивости. По К о р о в и н у, «приспособление видов средиземноморского генезиса, их наследственные колебания замыкаются в рамках тех экологических констелляций, которые свойственны климату Средиземья». Этим объясняется и та консервативность в требовании определенных «условий существования», которую мы наблюдаем у пород домашних животных, сходных по их требованиям с требованиями их дико живущих родичей. Но это правило, конечно, относительно.

Очень наглядные данные о зависимости формообразования от различия физических и других условий среды может дать нам анализ ареалов различных форм каучуконоса козельца, тау-сагыза (*Scorzonera tau-saghyz*). Это замечательное растение является эндемиком гор Каратау, т. е. ареал его распространения очень невелик. Тем не менее в пределах этого ареала имеется пять отличающихся друг от друга климатических районов. Каждому району соответствует свой тип растительного покрова, характеризуемый преобладанием тех или иных «жизненных форм», т. е. приспособительных типов растений.

Тау-сагыз также представлен, по К у л ь т и а с о в у (1938), «пятью крупными ботанико-систематическом отношении комплексами, системами, которые таксономически мы расцениваем как виды (species)». Ареалы этих пяти видов «совпадают с ареалами выделенных нами растительных типов и климатически обусловленных районов, где распространены эти типы». Чрезвычайно интересно, что кроме физических факторов в обособлении форм тау-сагыза, по приводимым К у л ь т и а с о в ы м данным, играют роль и биотические факторы, т. е. другие организмы, растительные и животные, с которыми совместно живет тау-сагыз. Например, тау-сагыз является растением с перекрестным опылением. Среди его опылителей резко выделяются две группы пчел опылителей, обособленные одна от другой в их распространении. Обособленность состава опылителей должна влиять на дифференциацию и обособление форм этого растения. «Связь форм тау-сагыза с комплексом физических и биотических факторов этими данными еще более подчеркивается».

Было бы крайне интересно, взяв богатый видами род животных проследить в его пределах появление mores и новых, структурно отличных видов, одновременно имея в виду и изменения среды обитания и филогенетические взаимоотношения форм.

Адаптивный характер эволюции. После всего сказанного выше о роли среды в видообразовании вернемся к вопросу об адаптивности в эволюции. Нас не должно смущать мнение тех авторов, которые, как Р и ч а р д с и Р о б с о н (Richards and Robson, 1926), приходят к заключению, что близкие виды отличаются признаками, которые лишь при усиленном воображении можно было бы назвать адаптивными, или мнение В. С т а н ч и н с к о г о (1927), который выражается еще с большей решительностью: «Из всего известного мне близко большого количества подвидов и племен птиц я не могу назвать ни одного, у которого отличия, для него характерные, можно было назвать полезными. Я не могу назвать и вредные признаки, отличающие подвиды один от другого... Геноморфоз может не быть адаптивным, но он не может итти по пути развития вредных признаков... Адаптивная трансмутация свободно уживается и идет рука об руку с неадаптивной дивергенцией видов путем геноморфоза...»

Если бы мы больше занимались изучением соответствия экологических условий со структурными особенностями, мы может быть нашли бы более правды в утверждении Г р и н е л л а: «...не только этот признак (окраска у расы мешетчатой крысы), но и всякий другой, по которому мы отличаем расы, имеет полное оправдание как приспособительный в схеме существования». Пока мы этого утверждать еще не можем, ибо во многих случаях мы не видим, чтобы признаки мелких систематических единиц всегда имели адаптивный характер. Но случаи, подобные вышеприведенным в главе об адаптациях, ясно показывают, что в общем дело обстоит именно так: эволюция, расхождение признаков и образование новых систематических единиц происходит в связи, в соответствии с требованиями изменяющейся среды, под ее контролем. В тех случаях, когда мы адаптивности не видим, морфологический признак может быть коррелятивно связан с адаптивным физиологическим.

Мы исходим из того представления о путях эволюции, которое изложено выше, из чисто дарвинистического представления о роли естественного отбора наследственных

изменений («вариаций» — у Дарвина) средою. Нам кажется, что при современном состоянии наших знаний это наиболее правильное представление. Если во многих случаях видовые признаки кажутся нам вовсе не адаптивными, это не должно нас смущать. Если бы признаки эти были действительно не адаптивными, то они должны были бы возникать как видовые признаки независимо от отбора, от их полезности. Но, может быть, нам только кажется, что в этом случае изменчивость независима от эволюции, а на самом деле признаки эти адаптивны, хотя бы не прямо, а через корреляцию с другими первично адаптивными, ускользающими от нашего внимания. Этот вопрос может быть разрешен только путем тщательного экологического изучения в поле и экспериментально. Здесь огромное поле для работы эколога. Приведем несколько примеров.

Быстрая ящерка *Eremias velox* — обитатель среднеазиатских пустынь, широко в них распространена. В горах северо-западной Ферганы и юго-западного Семиречья ее заменяет очень к ней близкая форма, которая одними считается за подвид, большинством же специалистов — за особый вид *Eremias nikolskii*. Морфологические отличия, заставляющие выделить эту форму, заключаются в различии числа бедренных пор и в том, что нижний носовой щиток у *E. velox* обычно касается междучелюстного, а у *E. nikolskii* не касается. Сюда еще надо присоединить признак, ставящий, по Шнитникову, вне сомнения видовую самостоятельность *E. nikolskii*. Признак этот — окраска молодых, которые у *E. nikolskii* очень резко отличаются как от молодых *E. velox*, так и от молодых *E. multiocellata*. А именно, у *E. velox* молодые экземпляры имеют отчетливо выраженную продольную полосатость, у *E. multiocellata* обнаруживают в окраске ясную пятнистость, у *E. nikolskii* имеют рисунок переходного характера.

Если бы мы сочли за видовые признаки указанные отличительные признаки близких видов *E. velox* и *E. nikolskii*, то не могли бы признать их адаптивными, не могли понять их значения как «шанса»; но, с другой стороны, *E. velox* — обитатель пустынных равнин, *E. nikolskii* живет в горах на высоте 1600—1800 м в лесной зоне и в каменистых биотопах. Не отличия в окраске молодых особей, не число бедренных пор и не отношение носового щитка к межчелюстному дали возможность *E. nikolskii* выйти из условий пустынного комплекса и войти в другую зону, а какие-то физиологические отличия (*E. nikolskii* имеет одно происхождение с *E. velox*). Их никто не исследовал, но в существовании их можно не сомневаться.

То же самое, конечно, имеет место и в случае с *Ablepharus pannonicus* (ранее *Abl. deserti*) и *Abl. alaicus*, из которых один является видом пустынным, другой — горным.

Citellus suslicus и *C. rufescens* представляют два прекрасно обособленных вида, отличающихся, например, тем, что у рыжеватого суслика задняя ступня голая, с волосами лишь по бокам ее и у самой пятки, а у крапчатого она покрыта волосами почти до основания пальцев; далее, эти виды значительно разнятся по величине, по окраске. Различия очень явственные. Но и они такого рода, что вряд ли могли служить признаками, по которым отбор создавал эти виды. Эти различия тоже являются лишь отличительными признаками, настоящими же видовыми (в эволюционном, дарвиновском смысле понимания вида) признаками являются экологические отличия между этими двумя видами, базирующиеся, конечно, на физиологических отличиях.

Приводим выдержку находящейся в печати работы В. И. Тихвинского и Е. Ф. Сосниной «Опыт исследования экологии *Citellus suslicus* методом экологических индикаторов» (1939). Сравнивая экологию двух видов суслика — *C. suslicus* и *C. rufescens*, авторы отмечают, что «фенологические явления у *C. rufescens* идут интенсивнее и дружнее, отдельные индивиды жиреют быстрее, биотический потенциал воспроизведения больше, но и сопротивление среды в период утробного развития больше, в связи с чем коэффициент интенсивности размножения равен и даже несколько меньше, чем у *C. suslicus*. Для изменения суточной активности *C. suslicus* характерна одновершинная кривая, для *C. rufescens* — двухвершинная. Эти различия отражают различия климатических условий ареалов обоих видов: *C. rufescens* обитает восточнее, в подверженных засухам заволжских степях, *C. suslicus* населяют лесостепную зону средней полосы Европейской части СССР с более мягким и влажным климатом. Особенности экологии *C. rufescens* — приспособление к засушливому климату. Сжатый период размножения и большая быстрота накопления жира связаны с краткостью времени, благоприятного для жизни суслика; большее сопротивление среды в период утробного развития вполне понятно, если мы учтем, что рыжеватый суслик начинает и заканчивает

спаривание уже в течение двух-трех недель по пробуждении и многие суслики недостаточно упитаны для того, чтобы довести до конца развитие всех закладывающихся эмбрионов. Двухвершинная кривая суточной деятельности — также приспособление к климату. Рыжеватый суслик избегает жаркого и сухого полудня засушливого климата»...

Из приводимой выдержки следует, что между указанными двумя видами сусликов существуют экологические отличия явно адаптивного характера.

К сожалению, у нас мало работ, которые трактовали бы поставленный нами вопрос. В тех же случаях, когда были поставлены соответствующие исследования, мы видим, что суть заключается в дивергенции видов или подвидов не только в морфологических отличиях, но и в физиологии и базирующейся на ней экологии.

Здесь вполне уместно сослаться на прекрасные экспериментальные исследования Н. И. Калабухова (1938) над экологическими различиями у близких видов. Автор исследовал несколько сотен особей четырех видов *Citellus suslicus*, *C. pygmaeus*, *Apodemus flavicollis* и *A. sylvaticus*.

Между близкими видами первой и второй пары, отличающихся незначительными морфологическими особенностями, оказались значительные экологические различия, имеющие адаптивный характер. Например, *A. sylvaticus* оказалась значительно более чувствительной к воздействию света и температуры, чем *A. flavicollis*, температурный оптимум у нее выше, нежели у последней. Эти особенности понятны, если принять во внимание, что лесная мышь ведет ночной образ жизни, что само собой является адаптацией к жизни в открытых биотопах, где постоянно угрожает опасность от хищников, а *A. flavicollis* живет в лесу. Почему лесная мышь живет и на открытых местах? Возможно, благодаря своему ночному образу жизни. Оба вида сусликов также оказались отличными в отношении реакций их на температуру. Эти различия помогают *C. pygmaeus* распространяться в жаркие засушливые районы юга и юго-востока.

Если мы обратимся к тому примеру, который приводится Шеллом в упомянутой выше работе, как доказательство неадаптивности видовых признаков и эволюции, — к видам рода *Eutamias*, бурундуков, то морфологические отличия между ними вряд ли могут иметь какое-либо адаптивное значение. Но это значение опять-таки могут иметь другие признаки характера экологического и физиологического, дающие им возможность жить в разных зонах, в разных климатах. В Йоземитском национальном парке (Гринелл, 1924) живет семь видов рода *Eutamias*. Каждый из них, кроме *E. frater*, занимающего две зоны, приурочен к одной из вертикальных зон, начиная от Верхней Соноры и до нижних частей альпийской зоны. Уже это предполагает между ними значительные отличия в физиологии, в отношении к температуре, так как температурные отличия верхне-сонорской зоны, где живет *E. merriami mariposae*, имеет климат существенно отличный от климата гудзоновой зоны с *E. alpinus*.

Отличия между видами имеются в выборе биотопа. *E. frater*, например, живет в лесу (канадская и гудзонова зона), устраивая склады в деревьях, отыскивая убежище на деревьях же, на которые лазает до 12,5 м вверх. *E. alpinus* (гудзонова зона) держится в скалах, редко лазая на деревья очень невысоко. *E. senex* (канадская зона западного склона) обитает в густом кустарнике, около пней и упавших деревьев. *E. pictus* (переходная зона на восточном склоне) держится только в зарослях полыни *Artemisia tridentata*, бегая по земле. *E. merriami mariposae* (верхне-сонорская и нижняя часть переходной зоны) живет среди кустарников и на деревьях, особенно на дубах, на которые лазает редко выше 8 м. Между прочим морфологических приспособлений для лазания ни у *E. frater*, ни у *E. merriami* нет. Могут лазать и другие виды. Здесь отличия в психологии. Лазает же *E. frater* изумительно и по деревьям с гладкой корой, вниз головой, и быстро, и медленно. Разнится у перечисленных видов и пища, что вполне естественно, так как пищевые ресурсы в каждой зоне иные. Здесь имеется определенная адаптация. У *E. alpinus* адаптация к условиям кормления видна еще в том, что хотя запас семян семена осины, ковыля, осоки и т. д.), в гудзоновой зоне и велик, но запасов надо делать много, а сезон, когда можно собирать запасы, очень короток. Поэтому у этого бурундучка, как отмечают наблюдатели, особенно велика активность в собирании семян, имеется особенно эффективная нервная и мускульная организация. Иной у перечисленных видов и цикл жизни: у одних есть спячка, у других ее нет, различны и периоды размножения в соответствии с фенологией данной зоны. Различно и поведение. Например, оба вида открытых мест, *E. merriami mariposae* из Соноры и *E. alpinus* из Альпики, мол-

чаливы, тогда как другие виды очень много издают звуков (звуки различны у разных видов).

Нам кажется, можно не сомневаться в том, что эволюция бурундуков шла не по признаку окраски и т. д., а по экологическим особенностям, которые одни только и могли давать преимущество в борьбе за существование. Морфологические отличия здесь не адаптивны. Упомянутые бурундуки представляют большой интерес с точки зрения вопроса об адаптивности эволюции. Было бы исключительно интересно посмотреть их с физиологической стороны, посмотреть кровь, дыхание, определить температурный оптимум и т. д.

Вышеприведенных примеров достаточно, чтобы показать, что настоящие видовые и подвидовые признаки всегда адаптивны, что принимаемые нами при описании вида для диагноза и определительных таблиц морфологические внешние отличия часто вовсе не являются теми особенностями, которые направляли эволюцию. Они являются или признаками-попутчиками, коррелятивно связанными с физиологическими свойствами, или, быть может, независимо от физиологических признаков, они являются в большинстве случаев индифферентными, безразличными. Если же они имеют адаптивное значение, то это бывает сравнительно редко, в тех случаях, если данный признак связан с такими условиями среды, как субстрат, расстояние перелетов, или служит механическим орудием для защиты или нападения. Если признак вреден с самого начала или гипертрофируется, то он элиминируется отбором.

Шелл и одинаково с ним мыслящие проглядели разницу между настоящими видовыми признаками и теми, по которым мы удобства ради отличаем подвиды и виды. Адаптация не отстает от эволюции. Эволюция с самого начала адаптивна. Но начинается дивергенция, как правило, не только и не столько с морфологических признаков, являющихся нашими диагностическими признаками, а с изменения физиологических особенностей организмов, с их психологии, с поведения, которые приводят новую форму в новое положение. Морфологические отличия первоначально отсутствуют, потом они незначительны, затем становятся все более крупными и, подвергаясь отбору, также становятся адаптивными. И родовые морфологические отличия часто могут быть не адаптивными. Роды *Felix* и *Lynx* отличаются очень сильно между собой рядом глубоко адаптивных признаков поведения, выбором местообитания и т. д., а не только тем, что у одного из них одним ложнокоренным зубом в верхней челюсти больше, как это думает Шелл. Вполне понятно, что чем с более высокими систематическими категориями имеем мы дело, тем все более адаптивными становятся и их отличительные признаки. Эволюция адаптивна, и естественный отбор является ее основным двигателем.

Теория сегрегации. Шелфорд склонен разделить мнение Эйгенманна (Eigenmann, 1908), что адаптации возникают благодаря выбору соответственного местообитания животными, обладающими теми признаками, которые в этой среде становятся адаптивными. Теорию Эйгенманна принимает, дополняя ею теорию переживания наиболее приспособленного, и Дэвенпорт (Devenport, 1903). Он формулирует теорию так: «Мир имеет бесчисленное число местообитаний или комплексов среды, способных поддерживать организмы. Разнообразие организмов очень велико; каждый живет в местообитании, соответствующем его структуре. Каждый вид стремится широко расселиться, и случайно некоторые экземпляры вида попадают в среду, наихудшую для них, другие — в более подходящую. Те, что попадают в среду худшую, не могут соперничать с видами, здесь уже имеющимися; те, что попадают в среду, находящуюся в полном соответствии с их организацией, вероятно, укрепятся и будут процветать подобно тому, как английский воробей укрепился в США. Этот процесс может итти, пока вид не будет находиться только в такой обстановке, которая подходит к его организации. Указанная теория может быть, названа теорией *выбора* (*segregation*) наиболее подходящей обстановки. Теория эта не заменяет теорию переживания наиболее приспособленных организмов, но лишь дополняет ее, являясь ее частным случаем. Ее raison d'être в том, что она показывает, как неадаптивные мутации могут стать адаптивными, если только они найдут себе соответственное место в природе.»

В своей интересной работе Дэвенпорт приводит ряд фактов, являющихся иллюстрацией теории и ее оправданием: среди членов семейства, к которому принадлежат пещерные рыбы, есть виды, структурно «приспособленные» к жизни в пещерах, но живущие в местностях, где нет и никогда не было пещер; радула отсутствует не только у паразитических улиток, что считается результатом паразитизма, но и у некоторых не-

паразитических; насекомые из сем. *Anuridae*, живущие в полосе прилива и удерживающиеся на воде благодаря волоскам («приспособление»), принадлежат к группе, которая вообще имеет эти волоски и у тех представителей, что не живут в полосе прилива: использование волосков есть случайность. Приводится еще целый ряд примеров существования «приспособительного» признака раньше, чем он может быть использован в соответственном местообитании.

Эволюция более крупных систематических единиц и среда. Наблюдения над современными животными определенно говорят о том, что эволюционный процесс неразрывно связан с изменениями среды. А что говорит нам палеозоология?

Мы можем взглянуть на путь, пройденный эволюцией организмов, и установить, соответствуют ли моменты наибольшего подъема эволюционного процесса каким-либо крупным изменениям среды. Совпадение не единичное, а регулярное, «закономерное»

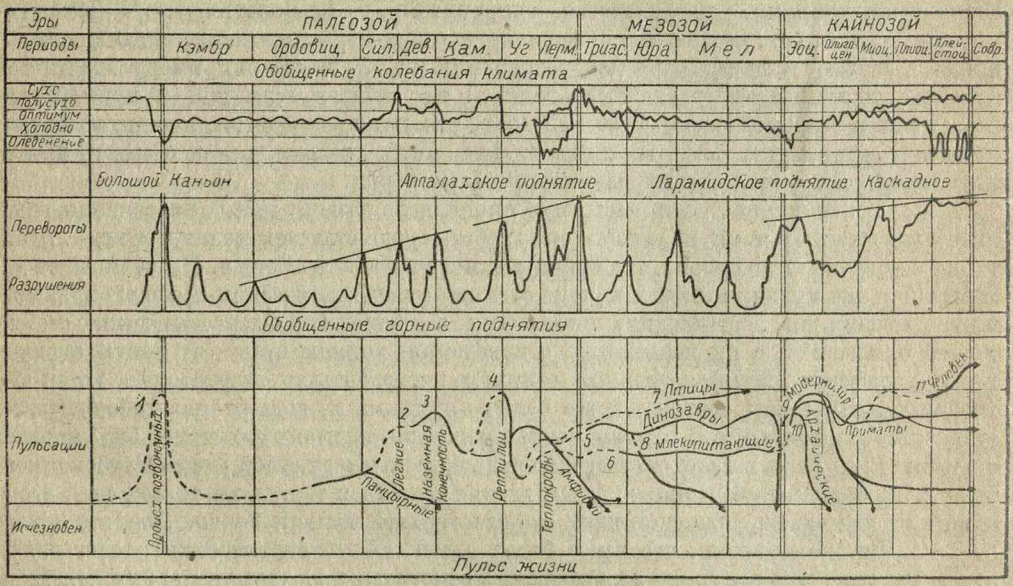


Рис. 139. «Пульс жизни».

Диаграмма пульса жизни, показывающая зависимость сдвигов (революций) в эволюции позвоночных от изменений земной коры и климата. Кривая климата: мелкие отклонения кривой обозначают только климатические колебания, удвоение линий обозначает дифференцировку климата на сухой и холодный; простая линия — однообразие условий по всему свету. Линия континентальных поднятий: подъем линий обозначает диастрофизм, горные поднятия; западины — периоды эрозии, в результате которой континенты становились плоскими и покрывались плащом осадков. Тангенциальные линии показывают постепенный подъем, кульминирующий большим переворотом. Каждому перевороту в земной коре соответствует поворотный пункт (переворот) в эволюции позвоночных: 1) появление позвоночных, 2) двоякодышащих рыб, 3) земноводных, 4) рептилий, 5) динозавров, 6) млекопитающих, 7) птиц, 8) вымирание Sauropoda из динозавров, 9) появление архаических млекопитающих, 10) развитие модернизированных млекопитающих, 11) появление человека. (По Schuchert.)

установили для эволюции позвоночных Лулл, Боррель и Шухерт (Lull, 1928), схема которых здесь приводится (рис. 139).

Согласно этой схеме, так называемые вспышки эволюционного процесса имели место в связи с большими переменами в орографическом и климатическом состоянии земли. Горные поднятия вызывали резкие изменения климата в сторону засушливости и захолодания. Эти изменения влекли за собою изменение требований к организмам со стороны среды, наступало обострение борьбы за жизнь. Те формы, которые оставались неизменными или же были специализованы слишком односторонне, вымирали. Те, которые были способны изменяться, давали, повидимому, многочисленные наследственно изменившиеся формы, закреплявшиеся благодаря отбору по линии новых предъявляемых средою требований. Влияние среды должно было сказываться двояко: ее изменения вызывали появление разнообразных наследственных изменений, и она отбирала те из последних, которые находились в соответствии с ее требованиями.

Этим путем, по вышеуказанным авторам, возникли и позвоночные. Они должны были появиться как результат отбора со стороны среды динамичной, текучих наземных

ных вод, требовавших развития способности к активному движению как средства избежать гибели. На это указывает и веретенообразная, вытянутая форма тела, и мощная сегментально расчлененная мускулатура, и внутренний прочный и гибкий скелет, и развитие плавников. Все эти характерные признаки, свойственные более примитивным рыбам и эмбрионам рыб, являются приспособлениями к движению посредством боковых изгибов первоначально вытянутого тела в движущейся текучей воде, т. е. в пресной. Возникли же текучие воды на земле после того, как на границе кембрия и силура начались горообразовательные процессы. Рыбы дали начало двоякодышащим, явившимся предпосылкой к образованию наземных позвоночных тогда, когда в девоне развились пустынные условия с усыхавшими водоемами, где требовалось в добавление к жабрам развитие дополнительных органов дыхания. Развитие в каменноугольную эпоху влажного, сырого климата создало возможность для выхода рыб на сушу, для развития земноводных. Горные поднятия и развитие засушливых условий вызвали развитие настоящих наземных животных, рептилий. По Л у л л у (Lull, 1924), эволюция динозавров происходила в связи с климатическими изменениями. Имевшее место в пермское время захолодание обусловило развитие теплокровных и одетых шерстью млекопитающих, а также и птиц. Взрыв формообразования в начале эоцена также сопровождал большие пертурбации в состоянии земной коры, вызывавшие и климатические изменения. Появление и развитие человека также были связаны с глубокими изменениями среды обитания — с четвертичным ледниковым периодом и его провозвестниками в конце третичной эры.

Эволюция комплекса. Мы видим, таким образом, что эволюция и развитие приспособительных признаков у видов происходит в теснейшей зависимости от окружающей физической среды. Но этого мало: эволюция вида идет в тесной зависимости, в тесной корреляции с изменениями других видов, входящих в состав природного комплекса. Организм нельзя оторвать ни от среды физической, ни от среды биотической. Особенности птицы предопределяются наследственными свойствами яйца, но для того, чтобы развитие его осуществилось, необходимо тепло, которое вызывает развитие яйца. Развитие последнего обязано как теплу, так и тем факторам в яйце, которые при нагревании находят выражение в виде развивающихся форм птицы. Но и этого мало: чтобы из яйца действительно получилась взрослая птица, необходимо, чтобы в районе развития яйца были налицо те личинки, моллюски или насекомые, которые необходимы для вскармливания птенца родителями, а для наличия указанных беспозвоночных необходимо наличие определенных растений и т. д. Всякое изменение вида должно быть увязано с изменениями не только факторов внешней физической среды, но и других компонентов комплекса. Лишь при этих условиях может иметь место эволюция, ибо каждый организм зависит в своем существовании как от физической среды, так и от других организмов, вместе с которыми он образует природный комплекс.

Биоценоз вовсе не является лишь механически возникшим собранием видов, аггрегатом, основанным только на селекции физической средой видов, к ней подходящих, хотя эта селекция играет в образовании ценоза главнейшую роль. Биоценоз — сложный комплекс, в котором отдельные компоненты не только соответствуют физической среде, но многие более или менее тесно «притерты» друг к другу, образуют сложное сплетение. Изменения в одних членах должны сопровождаться изменениями в ряде других, с которыми они в биоценозе связаны. Тогда изменяется весь биоценоз, конечно, в соответствии с внешней средой.

Эволюция видов и других систематических групп происходила не как независимая эволюция отдельных органических форм, но как часть сложного комплексного процесса одновременных изменений физической среды и биоценозов.

Простейшим примером этого положения является эволюция лошадей. Последняя известна нам в настоящее время достаточно хорошо. *Equidae* ведут свое начало от нижнеэоценового семейства *Phenacodontidae* из группы *Protungulata*. Некоторые из них, как род *Tetraclaenodon*, весьма напоминают уже древнейших из ряда лошадей *Hyracotherium*. Это были мелкие животные с пятью пальцами, имели зубы с низкой кроной, сложенной бугорками, с длинными корнями. Эволюция лошадей шла по следующим направлениям: уменьшалось число пальцев, элементы предплечья и голени подвергались все большему слиянию, крона зубов удлинялась, а корни утрачивались, на поверхности зубов происходило усложнение бугорков, развитие эмалевых гребней

и цемента между ними, ложнокоренные зубы сменялись коренными, в carpus и tarsus происходили изменения, уменьшавшие качание частей, копыта округлялись, шея удлинялась, происходило укрепление спины. Шаг за шагом создалась современная лошадь.

Между древнейшим представителем лошадей *Eohippus* и современным родом *Equus* имеется ряд постепенных переходов. Но кроме прямого эволюционного ствола существовали еще ветви, иногда развивавшиеся параллельно, рано или поздно вымиравшие. Причина успеха или неуспеха этих ветвей в эволюции заключалась в трех моментах: в конституции, годности самого животного механизма, в физической среде, помогавшей или препятствовавшей переживанию адаптивного типа, и в биотической среде (конкуренты, хищники). Каковы были изменения среды, контролировавшие эволюцию лошадей?

В начале эоцена западные равнины Северной Америки, где в основном протекала эта эволюция, только что поднялись из моря. Климат, судя по ископаемой флоре, был влажный и сырой, субтропический. В таких условиях до сего времени в жарком поясе сохраняются ближайшие родичи эоценовых млекопитающих. Наиболее древний представитель лошадиного ряда, нижнеэоценовый *Eohippus*, был маленьким лесным животным, ростом от кошки до лисы, имел 4 пальца на передних и 5 на задних конечностях, примитивные зубы. Обитал в субтропических лесах, где зубы его были пригодны для разжевывания мягкой листвы, многопалые гибкие ступни приспособлены к неровностям леса, к хождению по подстилу, маленький рост помогал укрываться в кустарниках, пролезать под упавшими деревьями и т. д. (рис. 140). Его можно сравнить с оленем пуду *(Pudua humilis)*, немного более крупным, чем заяц, или с малайским оленьком *(Tragulus javanicus)*, длиною в 47 см. И тот, и другой живут в густых зарослях.

Рис. 140. Реставрация *Eohippus* в нижнем эоцене.

Реставрация сделана по скелету в Американском музее естественной истории. (По Scott.)

В течение третичной эры происходило образование больших внутренних равнин и постепенное изменение климата Северной Америки в сторону большей засушливости, осадков стало меньше, леса отступали, поляны превращались в широкие травянистые равнины, развивались злаковые степи. Приспособлением к этим новым условиям и явилось развитие ряда лошадей. Изменение зубов — это приспособление к жеванию сухих и жестких злаков; развитие вместо бугорков гребней на поверхности, удлинение крон, не так скоро стирающихся, как низкие кроны, означало удлинение их жизни; отложение цемента между гребнями эмали — то же самое. Для той же цели служило и превращение ложнокоренных в зубы типа коренных. Жизнь в открытой равнине вызвала ряд приспособлений для быстрого бега ввиду необходимости совершать далекие переходы за водой, за кормом, спасаясь от врагов. Развитие сухого климата и открытых равнин поставило ставку на быстроту бега на далекое расстояние. Этот именно смысл имеют: длина конечностей, исчезновение боковых пальцев, слияние элементов, развитие предплечья и голени, изменения скелета, развитие особого рода движения конечностей, которое можно сравнить с качанием маятника, перемещение центра тяжести кверху, что достигалось развитием короткого мышечного тела и длинных сухожилий. С удлинением конечностей неизбежно должны были удлиниться голова

и шея, чтобы доставать подножный корм. Туловище становилось плотнее и сильнее. Большой мозг развивался, развивалась память на места, столь характерная для лошадей. Облик животного менялся с обликом среды. Насколько *Eohippus* соответствовал своей среде обитания, настолько *Neohipparion* (рис. 141) и тем более современная дикая лошадь соответствовали своей.

Правильность толкования причин развития *Equidae* подтверждается тем обстоятельством, что и другие животные со сходными привычками и в тех же условиях изменения среды проделывали эволюцию, более или менее параллельную им, например южно-американские *Litopterna*.

Что развитие *Equidae* шло под контролем среды, в корреляции с изменением растительности, это несомненно. Хорошим подтверждением сказанному служат миоценовые потомки *Miohippus* как в Европе, так и в Америке, *Anchiterium* и *Hippohippus*, или так называемые «лесные лошади», променявшие равнины на лесные местообитания и сохранившие боковые пальцы как поддержку на мягком лесном грунте, тогда как прогрессивная группа миоценовых лошадей (потомки *Parahippus*) имела боковые пальцы настолько редуцированными, что они не достигали земли (Matten, 1926).

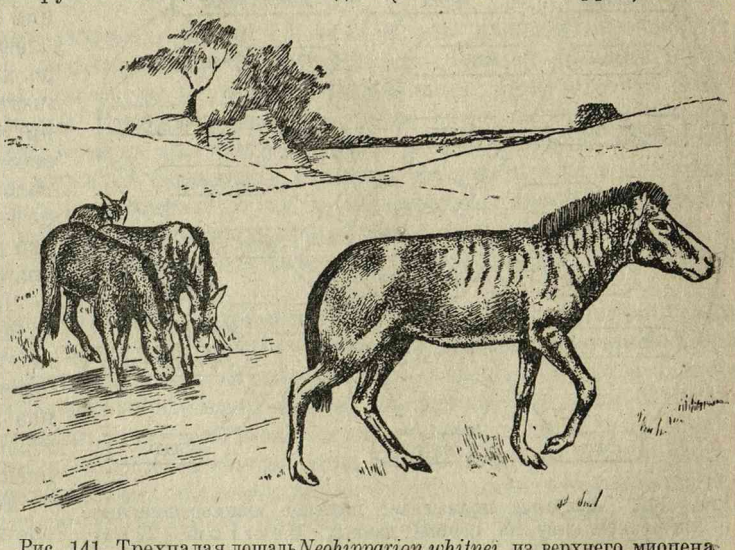


Рис. 141. Трехпалая лошадь *Neohipparion whitnei* из верхнего миоцена. Восстановлена по скелету из Американского музея естественной истории. (По Scott.)

Параллельно с копытными изменялись питавшиеся ими хищники. Более крупные, тяжелые архаические формы сменялись формами меньшего размера, но с механической точки зрения более высокоорганизованными как в отношении строения ног, так и зубов, и более высокого интеллекта. Изменение растительности должно было сильно влиять на изменение и растительноядных форм и всех других, так или иначе связанных с растительностью. Ведь менялся не только род пищи, но и места обитания, гнездования, среды, в которой происходило передвижение. Изменения одного члена биоценоза неизбежно должны были сопровождаться изменениями целого ряда других.

Другой пример эволюции комплекса представляет история появления морских рыб. Рыбы по всей видимости возникли в пресной воде. *Ostracodermi* и *Arthrodira* были пресноводны. С начала или с середины каменноугольной эпохи в море проникают некоторые элазмобранхии. Следующую миграцию пресноводных рыб в море мы видим в юрское время и в мелу. Этому содействовали различные факторы. Некоторые из них были физического порядка, другие биотического. К последним относятся: уменьшение в середине юры в море головоногих и других хищных беспозвоночных, открывшее путь в море сперва селахиям, а затем формам, произошедшим от «ганоидов», с одной стороны, и развитие на суше и в пресной воде хищных рептилий, что несомненно оказывало сильное давление на пресноводных рыб, с другой. В конце триаса и в начале юры развились крылатые рептилии и птицы. Рыбы были атакованы хищными птерозаврами с воздуха сперва в пресных водах, затем у берегов, подобно тому, как это делали ихтиозавры. Также и крупные ныряющие птицы вроде *Hesperornis* должны были оказывать разрушительное влияние на ихтиофауну, постепенно также переходя к жизни на морских берегах. Это давление биотической среды было одной из причин, почему потомки *Eugnathidae*, *Pachycormidae*, *Semionotidae*, *Leptolepidae* ушли в конце юры и начале мела в море и дали начало развитию здесь представителей *Teleostei* (Macfarlane, 1938).

Эволюцией комплекса очень мало занимались, трудно поэтому найти конкретные примеры, которые бы иллюстрировали высказанную мысль. Легче взять пример теоретический, мыслимый. Возьмем, например, схему цепей питания в лиственном лесу, приводимую Шелфордом (Shelford, 1931) по Корстиан и другим (рис. 142). Представим себе, что в этой схеме насекомые, живущие в коре деревьев и питающиеся ею, прогрессивно изменились бы и стали бы более деятельно уничтожать кору. В результате или деревья должны были бы погибнуть, а вместе с ними весь биоценоз, или же в последнем должны были бы развиться другого рода изменения, которые бы парализовали деятельность короедов. Сами деревья могли выработать защитные средства: смолу, иммунитет и т. д.; жабы, змеи, насекомоядные птицы, дятлы, еноты могли увеличиваться в числе или приобрести более насекомоядные привычки, изменения же в каждом из этих звеньев питания вызвали бы изменения в других, иногда противоречивые. Например, увеличение числа дятлов вредно повлияло бы на количество желудей, т. е. на процесс естественного обсеменения. Одним словом, эволюция одного члена биоценоза неминуемо должна была бы сопровождаться рядом изменений других его членов. Всякое сепаратное изменение создавало бы неувязку в биоценозе, которая рано или поздно должна была исчезнуть благодаря отбору.

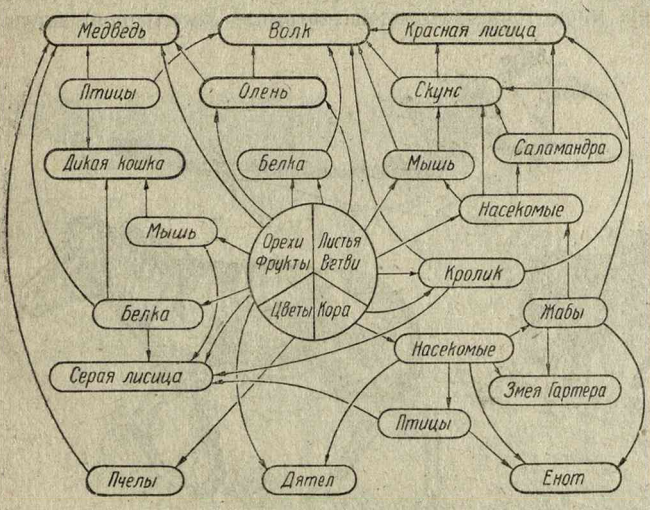


Рис. 142. Диаграмма показывает пищевые взаимоотношения в лиственном лесу на основе данных Merriam, Korstian.

Таким образом, благодаря зависимости, существующей между членами биоценоза, эволюция отдельных его членов невозможна, — вызывает эволюцию других членов комплекса.

Резюмируя сказанное выше, мы можем утверждать, что экология может сыграть большую роль в изучении как процесса видовой эволюции, так и эволюции комплекса (биоценозов). Без экологии нельзя изучать и понимать эволюционный процесс.

В экологии эволюционист найдет могучее орудие для восстановления путей эволюции и её закономерностей. Также и эколог не может стоять на иных позициях, как на позициях эволюционного учения Дарвина.

ГЛАВА ВОСЬМАЯ

КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ УЧЕТ В ЭКОЛОГИИ

Количественные методы завладели физикой и химией, ими насыщена физиология, измерение и вычисление проникли даже в систематику. Проник количественный метод и в экологию. Факторы среды изучаются количественно. Помимо общей методики измерения температуры, влажности, осадков, света, ветра, испарения и т. д., в экологии разработан ряд методик для измерения факторов, обогативших метеорологию и другие физические науки. Но и реакции животных на действие факторов среды выражаются в количественных терминах, путем количественного изучения реакций вида на факторы среды пытаются установить причинные связи этих явлений и т. д. В настоящей главе речь будет итти об учете количества видов и особей в природных условиях.

Значение учета; учет относительный и абсолютный. При разрешении ряда аутэкологических вопросов, например, при разрешении многих вопросов прикладной энтомологии, вопросов защиты растений на пастбищах, в сельском хозяйстве и лесоводстве, при изучении экологии заболеваний и т. д., совершенно ясно, что сигнализировать наступание опасности массового размножения грызунов или других вредителей надлежит, оценивая положение не на-глаз, а на основе предварительного учета. В вопросах борьбы с эпидемическими заболеваниями необходимо в количественном выражении знать распространение грызунов, являющихся передатчиками этих заболеваний.

Количественный учет животных совершенно необходим в тех случаях, когда нужно для составления плана хозяйства знать о размерах наличного запаса рыбы в водоемах, охотничье-промысловых птиц и млекопитающих, пушного зверя, морского зверя, наличие животных, служащих пищей для интродуцируемых хищников. В особенности необходим учет тогда, когда нас интересует в целях того же планового хозяйства динамика стада, колебания его численности. Совершенно необходим по возможности точный учет особей при изучении таких теоретических вопросов, как структура и развитие биоценоза, как взаимоотношения животных и растений в последних и т. д. Удовлетворяться такими данными о количестве вида, как «редок», «обычен», «много», мы не можем, ибо такого рода оценка слишком субъективна и данные эти непригодны в дальнейшей обработке.

Разработка методики и техники количественного учета — одна из самых первоочередных задач современной экологии. Значение его видно уже из того, что в плане исследовательской работы каждого нашего заповедника стоит разработка методов учета тех или иных животных. Но надо сказать — задача эта еще мало разработана, требует упорного внимания к себе и труда. Методы количественного учета лучше разработаны в гидробиологии, чем в экологии наземной фауны, и еще лучше разработаны ботаниками. У тех и других экология наземной фауны должна порядочно позаимствовать. Даже простое описание животного мира не может быть сколько-нибудь полным, не сможет дать связанной картины этой жизни без количественного учета. И во всяком случае невозможно без последнего отчетливо ставить проблемы причинной связи для разрешения их путем эксперимента.

Поэтому мы остановимся на описании методов количественного учета фауны несколько подробнее. Внимание сосредоточим на наземных позвоночных; о методах количествен-

ного учета в гидробиологии и у ботаников, поскольку они должны служить нам образцом, и о методах изучения численности беспозвоночной фауны за недостатком места придется сказать лишь вскользь.

По отношению ко всякому применению количественного метода надо сказать следующее: 1) количественный метод будет полезен лишь в том случае, если он точен, в противном случае он может принести только вред; 2) каждое видоизменение количественного метода должно соответствовать той цели, которую в данном случае ставит себе исследователь, а цели могут быть весьма различны.

Трудности учета. Количественный учет представляет трудности в двух направлениях: во-первых, трудно бывает сосчитать животных на единице пространства или в единицу времени, причем для каждого вида эти трудности будут особые в связи с его экологией; во-вторых, трудности возникают при пересчете данных учета на всю площадь, нас интересующую, причем, чем разнообразнее характер площади, тем этот пересчет труднее.

Здесь можно провести сравнение. Если нам требуется произвести анализ воды, находящейся в сосуде, мы можем взять небольшую пробу этой воды и, произведя анализ, быть уверенными, что его данные будут соответствовать действительности, ибо молекулы растворенных в воде веществ распределены в ней равномерно. Но уже в том случае, если мы анализируем воду реки или озера, у нас могут получиться различные результаты, в зависимости от того, возьмем ли мы воду с поверхности или из глубины, у средины водоема или у берегов, а также смотря по тому, в какое время дня возьмем пробы, ибо состав воды в реке может сильно меняться в течение суток, особенно в населенных местах; времена года также вызывают различия в составе воды.

Для анализа масла, находящегося в бочке, приходится брать пробу масла длинными трубками, проходящими через всю его толщу, пробу в разных направлениях, так как где-нибудь в бочке может находиться фальсифицирующая примесь, масло может быть неоднородно по составу. Распределение же организмов как в пространстве, так и во времени гораздо пестрее: ни растения, ни организмы планктона, ни тем более наземные животные не распределены равномерно, каждый вид имеет свои условия существования, и, отыскивая для себя оптимальную среду, наиболее им отвечающую, животные распределяются крайне неравномерно в связи с мозаичным распространением необходимых им факторов. Это имеет место и во времени и в пространстве. Потому так трудно и учесть вид и произвести пересчет на площадь.

В чем заключается причина трудности пересчета? В том, как выше было указано, что особи видов располагаются в природе не равномерно и не случайно. Поэтому результат учета зависит от того, как будут расположены взятые нами для просчета площадки. Последние могут упасть на места с наиболее плотным распределением особей или, наоборот, на места, лишенные представителей данного вида. Большое значение для точности учета имеет величина и число пробных площадок. Этому вопросу уделяет большое внимание Беклемишев (1931).

Равномерность распределения оценивается коэффициентом дисперсии (рассеяния). Если бы биотоп был вполне однороден и распределение вида по биотопу определялось бы всецело одним только случаем, мы имели бы нормальную дисперсию. В этом случае пересчет от чисел, полученных на пробных площадках, на всю площадь не представлял бы трудностей. Реальные количества особей на отдельных пробных площадках представляли бы лишь случайные уклонения от нормы. Но так как биотоп бывает, как правило, неоднородным и особи вида не везде находят для себя подходящие условия, то они распределяются по биотопу неравномерно. При этом может быть резко неравномерное, кучное пространственное распределение особей, или обратно, более равномерное распределение, нежели это допускает закон случайности. В случае скученного распределения мы имеем сверхнормальную дисперсию, во втором случае недорассеяние. С точки зрения обычных наших представлений скорее скученное местами распределение организмов следовало бы назвать недорассеянием, а обратный случай — сверхнормальной дисперсией. Но термины здесь употребляются в том особом значении, которое они имеют в математике, так как при количественном изучении дисперсии приходится прибегать к математическому анализу данных. В качестве примера сверхнормальной дисперсии Беклемишев приводит распределение Collembola в ярусе мертвой подстилки (Pinetum c adinosum), где присутствие гнилой шишки сразу резко повышает на площадке количество Collembolla. Можно привести сколько угодно

примеров сверхнормальной дисперсии и для беспозвоночных и позвоночных. Причины ее бывают разные: размножение, при котором происходит местная концентрация особей, распределение пищевых растений, мест для гнездования, микрорельеф и, быть может, связанный с ним микроклимат. Для того чтобы не наделать при пересчете грубых ошибок, необходимо исходить из экологии вида, из знания особенностей его образа жизни, его привычек, повадок, вкусов.

Мы начинаем с краткого описания количественных методов у ботаников и гидробиологов.

Методика учета у ботаников. Основной метод учета, употребляемый ботаниками, есть метод квадратов. Растения сосчитываются на определенного размера площадках — квадратах, и полученные результаты перечисляются на исследуемую площадь. Этот метод дает возможность определить видовой состав и структуру, т. е. соотношение видов растительной ассоциации. Из полученных методом квадрата данных можно, при известных условиях, получить выводы о растительной массе как всей ассоциации, так и отдельных видов. Это метод универсальный и основной (рис. 143).

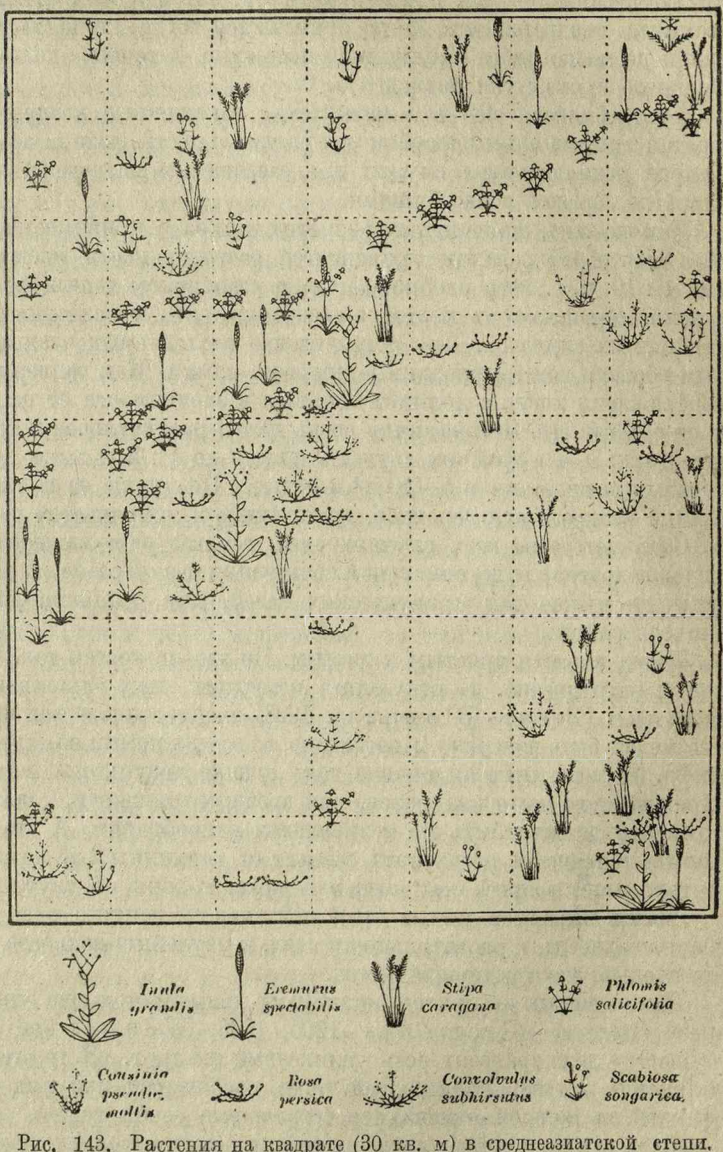


Рис. 143. Растения на квадрате (30 кв. м) в среднеазиатской степи. (По Культасову.)

Квадраты, в зависимости от задачи исследователя, могут иметь различный характер. За единицу принимается квадрат со стороной в 1 м. Но могут быть взяты квадраты со стороной в 0,1 м или в 100 и даже 1000 м. Смотря по исследуемому объекту — луг, степь, кустарник, лес — квадраты могут быть временные или постоянные. Последние закладываются в том случае, если хотят детально, из года в год, изучать сукцессию, развитие или смену ассоциации, регистрируя и занося на карту происходящие изменения от сезона к сезону, из года в год. Такие постоянные квадраты могут служить и для наблюдения за изменениями одного какого-либо вида. Временные квадраты могут служить для первого ознакомления с растительными ассоциациями, или для более интенсивных исследований. Видовой состав, процентное соотношение числа особей каждого вида, степень сходства в составе ассоциаций разных частей той же области и прочие черты морфологической структуры ассоциации устанавливаются этим способом.

Если нам нужно более детальное описание растительности, то применяются квадраты, на которых отмечается и наносится на карточку положение каждого растения и площадь, занимаемая им. Такая форма квадрата служит и для того, чтобы зафиксировать состояние растительности в настоящий момент, и базой для того, чтобы отмечать будущие изменения. Задачей этого метода является сравнение различных образцов той же ассоциации или прилегающих зон, или стадий ряда. В отличие от метода постоянных квадратов этот метод применяется тогда, когда мы посещаем местность один раз и не можем вести наблюдений постоянно, в течение долгого времени, через определенные промежутки последнего.

Употребляются еще так называемые обнаженные квадраты, на которых уничтожается тем или иным способом вся растительность, иногда со всей корневой системой. Такого рода квадраты служат для разрешения разного рода вопросов, связанных, главным образом, с пастбищами.

Как сказано, стандартным размером квадрата принимается один квадратный метр. При картографировании травянистой растительности масштабом является отношение 1 : 10, т. е. метр изображается на квадратном дециметре миллиметровой бумаги, а внизу обозначаются: местоположение квадрата и названия растений против обозначающих их символов. Для отграничения исследуемых квадратов существуют различным образом конструированные приборы, рамки. Как размер квадрата, так и масштаб изображения могут и должны меняться в зависимости от цели данного исследования и от объекта его. При наличии очень густой растительности масштаб может быть изменен до 1 : 5, а в крайних случаях доведен до 1 : 2 и даже 1 : 1. В лесу можно пользоваться квадратами в 5—10 м² и больше. Но лучше не пользоваться одной и той же картой квадрата для деревьев, кустарников и травянистой растительности.

Суть метода во всех случаях одна: точный учет каждой особи, каждого вида на ряде квадратов для перечисления полученных результатов на ассоциацию или на район, если это нужно для практических целей, как, например, при изучении кормовых запасов района.

Метод кажется простым и точным. Но это не совсем так. Сразу встает ряд вопросов и затруднений. В результате последних, как справедливо замечает Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1928), следует держаться правила: «мерь и считай, что может быть измерено и сосчитано, но всегда помни об относительности полученных цифр. Нередко простая оценка дает лучшие результаты, нежели счет и измерения». Прежде всего место квадратов, или пробных площадок, должно быть выбрано умело, квадраты должны быть по возможности однообразны. А это не всегда легко. Затем многое в точности результата зависит от величины и от количества избранных квадратов. Этого вопроса мы коснемся ниже, говоря об изучении наземной фауны.

Метод квадратов может быть применен ко всякого рода ассоциациям: к водной растительности, к растительности скал, к изучению корневой системы и т. д. Это действительно универсальный метод.

Кроме метода квадратов ботаниками применяется еще линейный метод, метод разреза (transect — Clements 1905, 1928, Weaner and Clements, 1929). По существу дела трансект есть удлиненный квадрат. «В простейшей своей форме разрез является линией, проходящей через сообщество или ряд сообществ (ассоциаций), линией, на которой отмечаются встреченные особи видов».

Этот метод, не может дать тех точных результатов, что дает метод квадратов, но он дает представление о более крупных изменениях растительности в пространстве и служит предварительной ступенью для собственно количественного метода. Он хорош при изучении зон.

Разрез делается при помощи тесьмы определенной длины для отграничения пояса определенной ширины: от двух дециметров в случае травянистого покрова до одного — двух метров в лесу. Длина разреза также может быть различной, до километра и более. Картографирование разреза производится таким же образом, как в случае квадратов, и это изображение должно накладываться на карту местности.

Учет в гидробиологии. В области зооэкологии количественный метод прежде всего внедрился и развился в экологии водной фауны или в гидробиологии. Причин этого несколько. Прежде всего в воде условия существования значительно проще, нежели на суше: среда более гомогенна (вода, ил.). Благодаря этому самая постановка количественных исследований гораздо проще, и получить данные об абсолютном коли-

честве жизни здесь легче. Поэтому задача изучения продуктивности той или иной части земной арены, о чем речь будет итти дальше, здесь была поставлена раньше и разработана в настоящее время значительно лучше, чем в экологии наземной фауны. Пионерами здесь явились исследователи морей, заинтересованные в разрешении практических проблем, касающихся запасов рыбы в море. Потребность в учете рыбы возникла тогда, когда моря начали оскудевать рыбой и встал вопрос: какова нормальная производительность морей, какое количество запаса вылавливается человеком.

Метод количественного определения планктона был предложен впервые Гензеном при изучении трески и камбалы в 1877 г. Позднее Гензен (Hensen, 1887) поставил себе задачу найти методы для определения абсолютного количества организмов, содержащихся в океане. Его интересовал преимущественно вопрос о пище морских животных. Он исходил из простой мысли, что микроскопические морские организмы распределены в море совершенно равномерно. Поэтому, если поднимать планктонную сеть вертикально со дна, то через нее профильтруется столб воды с диаметром, равным отверстию сети, и высотою, равной той глубине, до которой сеть была опущена. Измерив количество, или объем, улова, можно вычислить количество особей каждого вида на единицу площади. Самый счет микроорганизмов производился после разбавления определенного объема сбора определенным объемом жидкости. Из этой разводки брался 1 см³ и в нем сосчитывались микроорганизмы (метод Аштейна).

Метод Гензена применим, главным образом, к планктону. Но часть мелких организмов может проходить через петли самой тонкой сети, а ряд животных более крупных (раки, мальки рыб) ускользает от сети. Поэтому результаты получались неточные. Кроме того, распределение организмов предполагалось равномерным, а этого на самом деле нет: организмы распределены в море не так, как молекулы газа в сосуде.

Применяется в гидробиологии и другой способ количественного изучения планктона: с известной глубины особым сосудом или насосом добывается определенный объем воды, последняя фильтруется через мельничный газ или центрифугируется. Собранный планктон фиксируется, отстаивается, измеряется его объем. Для определения относительной численности отдельных организмов применяется счетный метод Аштейна (как указано выше). Из количества сосчитанных организмов путем умножения определяется количество организмов на кубический метр воды.

Для количественного изучения донной фауны пользуются дночерпателем Петерсена (Petersen, 1911), захватывающим со дна ил или песок с площади в один квадратный фут. Проба просеивается, промывается и подвергается анализу. Эти исследования дают пожалуй более точные результаты, чем изучение подвижного планктона, хотя и этот метод встречается с рядом затруднений. Дночерпатель употребляется как на мягких грунтах, так и на каменистых (особый тип—hard bottom type, Kirsop, 1922). Употребляются гидробиологами и другие приборы для взятия проб: цилиндры, скребки, драги, тралы, и т. д. Петерсеновский прибор, пожалуй, наиболее практичен. На скалистых грунтах улов этим прибором составляет 16,62% от наличной фауны, тогда как улов драгой всего 3%, а улов особым тралом, специально для скалистого грунта приспособленным, — 2,28%.

Как видим, сущность количественного метода в гидробиологии та же, что у ботаников: берутся пробные площадки, квадраты (какого бы они характера ни были), и полученные результаты перечисляются на большие площади. Количественный метод в гидробиологии разрабатывался в убеждении его важности для практического рыболовства. Этими методами получаются данные, дающие хорошее представление о составе ценозов, связанных с тем или иным биотопом, о процентном отношении числа особей разных видов, о смене ценозов по сезонам и т. д. (Baker, 1918, Allee, 1912, Чугунов, 1923, 1926, Зенкевич, 1927 и др.).

Гидробиология вплотную подошла с количественными методами к той проблеме экологического исследования, которая может быть названа «биологией продукции» и которая стремится «выразить в абсолютных цифрах отдельные пункты в экономии природы и установить количественно отдельные стадии в круговороте органического вещества». Это понятие введено в наземную экологию Пальмгреном (Palmgren, 1928). «Она (экология, *Д. К.*) должна попытаться определить абсолютную продукцию органической субстанции зелеными растениями при данных условиях существования, определить развитие массы в отношении к первоначальной продукции на

различных этапах в цепи зависящих друг от друга организмов, найти таким образом числовые взаимоотношения между отдельными членами, продуцентами и консументами, и получить, таким образом, лучшее понимание роли отдельных организмов в экономии природы, их взаимоотношений и их зависимости от абиотических факторов».

Методы, применяемые в гидробиологии, дают возможность итти этим путем. Здесь масса органического вещества может быть выражена в мерах объема, в мерах веса, числом индивидов на известный объем воды или на площадь дна. Этими методами производится оценка водоемов, типов последних. Поэтому методы гидробиологии заслуживают и для зоологов наземной фауны самого серьезного внимания.

Трудности заключаются при учете водных организмов не столько в том, чтобы сосчитать количество особей и видов в определенном объеме воды или на определенной площади дна, так как техника учета разработана здесь очень хорошо и возможность улучшения относится лишь к деталям, а в том, как произвести пересчет полученных данных на весь водоем или интересующую нас часть его. Трудность эта возникает от того, что и морские организмы распределены неравномерно, а в зависимости от распределения в море различных физических условий: освещения, давления, солености, температуры, характера дна и т. д.

Учет наземной фауны. Эти трудности значительно возрастают, когда мы переходим к учету наземной фауны позвоночных. Здесь условия обитания гораздо сложнее, а в связи с этим сложнее и распределение животных. Кроме того, способы передвижения, которыми эти животные обладают, затрудняют учет. Экология различных видов (например, подземных, ночных и т. д.) также гораздо сложнее и требует к себе особого внимания при учете.

Наилучше разработан количественный метод в применении к орнитофауне. Тут особенно нужно не забывать того, что метод должен соответствовать той цели, ради которой он применяется, что метод должен варьировать в зависимости от объектов исследования и, наконец, что мы не должны искать точных результатов неточными методами. В этом случае лучше ограничиться глазомерной оценкой.

Прежде всего мы должны выбрать тот или иной метод в зависимости от того, какого рода исследование мы ведем; интересует ли нас первоначальная характеристика животного населения, разделение его на биоценозы, распределенные по различным биотопам; хотим ли мы иметь более ясное представление о морфологии, структуре биоценоза, т. е. о количественных взаимоотношениях различных видов внутри последнего, о доминирующих, постоянных, второстепенных или случайных видах и т. д., или же нас интересует «биология продукции», экологические взаимоотношения внутри биоценозов, движение вещества от продуцентов к консументам и т. д., т. е. нужно ли нам знать относительное количество особей различных видов, или абсолютное их число, плотность населения, величину массы органического вещества, представляемой животным населением.

В первом случае мы можем довольствоваться относительным учетом, т. е. учетом изобилия особей того или иного вида, выраженного в процентах к общему числу особей. Во втором случае нам нужен абсолютный учет как числа видов и особей, так и их массы. Наконец, для каких-либо более узких, чисто практических целей может понадобиться знание абсолютного числа особей того или иного вида, например число особей промыслового вида, служащего для добывания меха, число вредителей и т. д.

Линейный учет. Как в ботанике и гидробиологии, так и при учете наземной фауны применяются два основных метода: метод линейного учета и метод пробных площадок. Первый имеет большое применение для учета позвоночных. Сущность этого метода в применении к птицам, например, заключается в том, что сосчитывается число особей (или пар) на поясе определенной ширины вдоль пути. Умножение длины пройденного пути на ширину пояса дает величину изученной площади. Этот метод есть не что иное, как метод разреза (transect) ботаников. Этот метод может быть сравниваем в известной мере также с методом Гензена в гидробиологии. В особенности применим он для учета птиц и рептилий, применяется для учета грызунов по норам, с меньшим успехом применим к учету крупных млекопитающих.

Примером линейного учета являются работы по учету птиц в Иллинойсе Форбсом и его учениками (Forbes, 1913, 1917).

Форбс в своих исследованиях исходил из желания получить точные данные о количественных взаимоотношениях между различными видами.

Методика Форбса и его учеников заключалась в следующем: 2 специально тренированных орнитолога пересекали штат в различных направлениях, идя по прямой линии на расстоянии 27, 5 м друг от друга. Совершая эти пересечения, они отмечали все виды и число особей птиц, поднятых ими с полосы (45, 5 м), включая сюда и тех, что перелетали эту полосу на расстоянии 91 м перед ними. Наблюдения этим методом производились в различных биотопах, за исключением слишком высокого или слишком густого леса, мешавшего распознаванию птиц. Сам Форбс и его ученик Гросс (Forbes and Gross, 1922, 1923) считают метод надежным. В этом методе отрицательной стороной является необходимость тратить значительное количество внимания на то, чтобы удерживать принятое между наблюдателями расстояние, что в горах или в лесу сделать невозможно. Кроме того: 1) ширину «разреза» приходится определять на-глаз, поэтому в зависимости от индивидуальности и даже от настроения мы будем иметь разрезы различной площади; 2) повторение линейного учета в данном разрезе встречает большие затруднения, а это затрудняет поверку того, насколько полученные на разрезе числа соответствуют действительности; 3) часто трудно решить, внутри ли исследуемого пояса находится данный вид.

Метод разреза может с успехом применяться в тех случаях, когда нам предстоит обследовать большую площадь, провести сравнительный учет в разных зонах, в разных биотопах, когда нам нужны не абсолютные данные о количестве особей на единицу площади, а относительное количество особей каждого из видов, входящих в популяцию.

С этими целями метод трансекта в несколько измененном виде применялся Кашкаровым в ряде работ: на озере Сары-Чилек, в Арсланбобе, на оз. Бийли-Куль, в пустыне Бетпак-Дала и т. д.

Избрав определенный биотоп (лес, степь, луг и т. д.), мы выделяем в нем несколько однородных участков. Так как за абсолютными числами мы не гонимся, то нет никакой необходимости, чтобы участки были одинакового и вообще определенного размера. За единицу мы принимаем время. Стандартом в лесу может служить 2-часовая экскурсия. В зависимости от реальной обстановки местности время может меняться. Экскурсия должна быть пешком с биноклем. Регистрируются все птицы, которые встречаются на пути на достаточно близком расстоянии, чтобы быть точно распознанными, хотя бы при помощи бинокля или по голосу. Техника производства учета изложена подробно в особой статье (Кашкаров, 1927). Полученные для каждой площади цифры складываются, берутся средние и вычисляются в процентах по отношению к общему (среднему) числу особей, наблюдавшихся во время экскурсии. Можно брать не средние числа, а абсолютную сумму наблюдений. Само собой разумеется, что если у нас имеются абсолютные данные, полученные методом квадратов, то они могут быть использованы и для этой цели.

Гринелл и Сторер (Grinell and Storer, 1924) также употребляют в качестве единицы время, а не расстояние.

Методом линейного учета можно производить изучение суточных миграций, суточных колебаний в составе биоценоза. При этом необходимо, конечно, вести учет в различные часы суток. Это важно еще и потому, что не все виды одинаково легко наблюдаются в одни и те же часы суток. Для решения некоторых второстепенных вопросов следует совершать экскурсии при различной погоде. Но эти данные не должны смешиваться с данными нормальных экскурсий.

Метод квадратов. В несколько измененном виде метод линейного учета может быть применен в комбинации с методом квадратов. Конечно, говорить о методе квадратов в том самом смысле, как этот метод применяется в ботанике или даже в гидробиологии, здесь не приходится. «Квадраты» в собственном смысле слова не применимы в отношении птиц и других позвоночных. Но все же мы можем говорить вполне о методе пробных площадок, так как тут мы определяем количество особей и видов на площади определенной величины и затем перечисляем полученные данные на большой район. Метод этот может быть применяем лишь при стационарных исследованиях и требует соблюдения большой осторожности.

Прежде всего пробные площадки должны быть насколько возможно гомогенными, однородными. Впрочем, степень этой однородности зависит от цели, которую мы себе ставим. Можно, например, поставить себе задачей определение плотности населения в ореховых лесах района; тогда можно площадки закладывать в разных типах орехо-

вого леса. Но можно поставить себе более детальную задачу: определение плотности в различных типах орехового леса, в различных бонитетах его, в более дробных местообитаниях. Тогда площадки должны быть однородны.

Определив точно цель исследования, определив, какого рода будем брать пробные площадки, мы выбираем несколько одинаковых площадок в биотопе каждого типа. Площадки будут разниться по величине в зависимости от ландшафта (пустыня, степь, лес), в котором они закладываются. На этих площадках путем ряда экскурсий сосчитываются все пары гнездящихся птиц. Считать можно или гнезда или поющих самцов.

Общие правила учета. Проведение учета в гнездовой период жизни птиц мы считаем, как общее правило, conditio sine qua non.

Всякий знакомый с жизнью птиц по полевой работе знает, что это время можно назвать, так сказать, стационарным в жизни птиц. Каждая взрослая пара находится в это время в определенных узких пределах ее охотничьей территории; кроме того самец в это время поет, чем легко обнаруживает свое присутствие. Лишь счет во время гнездования, т. е. счет гнездующихся птиц, дает возможность делать некоторые выводы, главным образом касающиеся характеристики местообитаний. По вылете молодых из гнезда семьи во многих случаях сдвигаются не только в пределах зоны, но часто выходят и за пределы зон (Кашкаров, 1927). На необходимость пользования методом пробных площадок в период гнездования указывает Адамс (Adams, 1908), Мерикаллио (Merikallio, 1917), Сундстрем (Sundström, 1927). Требование производить учет в период гнездования выставляет инструкция по учету птиц, составленная Департаментом земледелия США (Thacher, 1923-27). С тем, что метод пробных площадок применим лишь в период гнездования, соглашается и Пальмгрен (Palmgren, 1930), так как большая подвижность птиц вне этого периода мешает применению метода.

Однако встает вопрос о том, в какой мере возможно считать птиц по поющим самцам, предполагая, что одному поющему самцу соответствует, как правило, одна гнездящаяся пара. Большинство упомянутых авторов выставляют это положение как правило.

Но нельзя ограничиваться только счетом поющих самцов. Как справедливо замечает Никольсон (Nicholson, 1927): «В гнездовом периоде гнездо, конечно, представляет пару, но считать поющих самцов за пару по американскому методу — ненадежно, так как многие из самцов, которые в гнездовой период поют громче и продолжительнее всего, являются холостыми птицами». Как показал Хауард (Howard, 1920), пение самцов есть прежде всего орудие в борьбе за существование, за обладание охотничьей территорией, а не способ нравиться самке. Из других работ мы знаем, что самцы многих птиц поют, вовсе не будучи в парах. Скворцы (*Sturnus vulgaris*) распевают иногда в ташкентских садах, осыпанных хлопьями снега, держась при этом стаями. С другой стороны, многие птицы не поют вовсе, а их учитывать тем не менее необходимо.

Поэтому мы рекомендуем пользоваться при учете пением самца, как опознавательным признаком, но вести учет всех птиц, которых мы видим и слышим, не считая поющего самца непременно за пару.

Весьма важно для производства учета время суток. По американской инструкции, этим временем должно быть раннее утро. Мы в свое время (для ряда мест в Средней Азии) рекомендовали утро и вечер (с 6 до 8 и с 5 до 7 ч.), как часы наибольшей активности птиц. Тоже и Мерикаллио и Сундстрем, рекомендуя счет поющих самцов, указывают, что интенсивность пения у различных видов меняется в зависимости от времени дня. Большинство птиц поет больше в самые ранние часы утра. Таким образом результаты экскурсии в значительной мере зависят от времени, когда она проводится. Учет можно вести и в другое время дня, но это много труднее, так как птицы менее деятельны в это время. Самый учет на пробных площадках должен быть производим со всей возможной тщательностью. Идеалом является тот случай, когда будут сосчитаны все до одной гнездящиеся пары, а также и холостые самцы и самки. Так как в большинстве случаев последних бывает немного, то установление числа гнезд дает хорошее представление о числе птиц на пробной площадке.

Само собою разумеется, что метод пробных площадок требует стационарной работы, многократного и тщательного повторного исследования каждой площадки.

Никакой речи об изучении абсолютного количества птиц или плотности населения путем однократного исследования, конечно, быть не может.

Однако, казалось бы, простые методы учета встречаются с рядом затруднений и вызывают ряд вопросов:

1) какой величины должны быть пробные площадки, 2) сколько раз должен производиться учет на каждой площадке, 3) сколько должно быть площадок, 4) в какой мере заслуживает доверия метод сам по себе, каковы его результаты в сравнении с методом трансекта.

На первый вопрос мы пока не можем дать обоснованного ответа, так как им почти никто не занимался, хотя от ответа на этот вопрос зависит очень многое. Вопрос должен быть проработан математически. По отношению к фауне беспозвоночных вопрос о величине ошибок в зависимости от величины площадок разрабатывался проф. В. Н. Беклемишевым (1931).

Вопрос о том, сколь часто должна быть обследована каждая площадка в отношении учета птиц, разработан П. Пальмгреном. Он поставил перед собою вопрос: на сколько процентов увеличивается установленное число видов, если раз исследованная площадка подвергается обследованию второй раз, третий, и т. д. Исследовав пробную площадку два раза, он сравнивает результат, полученный от этих двух исследований, с результатами первого, с результатами второго исследования и выражает в процентах повышение констатированного минимального числа по отношению к числам, полученным при каждом из этих двух учетов. При тройном учете возможно шесть сравнений, при четвертом — 12 сравнений. Результаты он выражает не при помощи арифметической средней, так как немногие случаи очень сильного повышения (наблюдались случаи повышения до 300%) оказывают столь сильное влияние, что арифметическая средняя оказывается вводящей в заблуждение. Пальмгрен пользуется другой средней, именно медианой. Медиана — это точка, по обе стороны которой лежит одинаковое число вариантов, независимо от их величины.

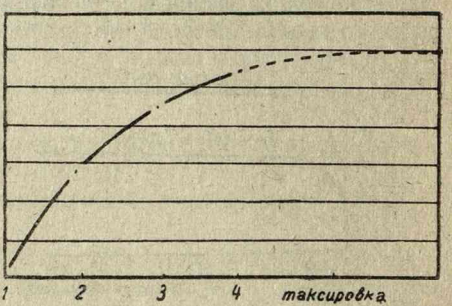


Рис. 144. Увеличение констатированного минимального количества пар при многократной таксировке той же самой пробной площадки, если установленное при первом исследовании число обозначить 1,0.

Сплошная линия — эмпирическая кривая (до 4-й таксировки), прерывистая — ее вероятное продолжение. (По Пальмгрену.)

Вычисляя медианы, П. Пальмгрен получил следующие результаты:

Повышение от 1 до 2 учетов дает	29,5%	повышения в сравнении с минимальным числом учета
» » 2 » 3 » »	12,4%	
» » 3 » 4 » »	6,0%	

Полученные результаты выражаются кривою (рис. 144). Если принять первоначально полученное число за 1, то данные последующих учетов выражаются цифрами 1,295, 1,456, 1,543. Кривая поднимается постепенно. Ее теоретическое продолжение выражается цифрой 1,60. Это число, повидимому, выражает истинное число пар, если обнаруженное при первом подсчете число обозначить 1. Пальмгрен считает возможным, что эта кривая выражает не теоретически правильное число пар, но наибольшее число, которое может быть получено на практике методом, сходным с описанным, причем некоторый остаток останется незамеченным. Но он выражает убеждение, что различие между практически достижимым и теоретически правильным числом настолько незначительно, что им можно пренебречь, и ссылается в подтверждение своей мысли на книгу Вальтера (Walther, 1928).

В результате Пальмгрен принимает, что для того, чтобы получить правильное представление о количестве пар в данном биотопе, надо увеличивать полученные при учете данные следующим образом:

данные	однократного исследования	на 60%	— округляя 60%
»	двукратного »	» 23,6%	» 25%
»	трехкратного »	» 9,9%	» 10%
»	четырехкратного »	» 3,7%	» 4%

Так как пробная площадка нормальной величины редко дает более 15—20 пар, то о поправке при четырехкратном исследовании можно не беспокоиться. В качестве стандартного метода Пальмгрен готов даже допустить двукратное исследование каждой площадки.

Метод пробных площадей в применении к птицам требует дальнейшей разработки. Об абсолютном количестве особей, о продукции массы мы можем получить представление лишь при помощи этого метода.

Величина учетных площадок и минимум-ареал. Совершенно ясно, что количество видов возрастает с величиною площади. Однако вопрос этот очень сложен. Так как благодаря конкуренции на определенной площади может разместиться лишь определенное количество особей, и есть виды, занимающие очень большие площади, то ясно, что на небольшой площади нам могут не встретиться даже наиболее распространенные виды. Но если даже мы имеем площадь, достаточную для того, чтобы на ней разместились все виды, приспособленные к данному биотопу, то имеются еще виды, мало приспособленные, которые не будут многочисленны, ибо могут зацепиться лишь за некоторые благоприятные по характеру уголки биотопа. Они, конечно, увеличивают число видов последнего, и тем больше, чем больше пробная площадь, но только до определенного предела, пока не будет достигнуто полное число видов данного ценоза. Но и это «полное число» — вещь относительная, ибо с ростом площади

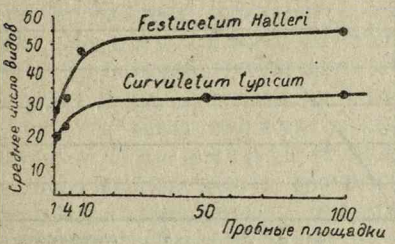


Рис. 145. Кривые, иллюстрирующие соотношение числа видов и ареала (величины площадки). (По Браун Бланке.)

Рис. 146. Отношение между числом видов и ареалом (выраженным в га) в различных типах леса. (По Пальмгрену.)

биотоп меняется в некоторых своих чертах, а это влечет за собой проникновение в биоценоз новых видов. На какой же величины площадках остановиться? Если мы возьмем слишком маленькие, — мы не досчитаемся ряда видов; слишком большие, с большим охотничьим ареалом, — мы будем производить излишнюю, ненужную работу. Здесь мы сталкиваемся с понятием, сильно занимающим ботаников: с понятием о минимум-ареале, при наличии которого ассоциация, т. е. все константные ее компоненты, выявляются полностью. Зависимость числа видов от величины избираемой пробной площадки, от того, как располагаются пробные площадки друг относительно друга, — очень сложная проблема, в критическое рассмотрение которой мы здесь входить не можем, а отсылаем читателя к соответственным работам ботаников. Здесь укажем только, что при изучении животных компонентов биоценоза методом квадратов мы, если хотим быть точными, должны считаться с понятием минимум-ареала.

Пальмгрен применяет это понятие к изучению видов птичьего населения в лесах различного типа. Кривые ареала вида получились у него в общем той же самой формы, что в растительных ассоциациях (рис. 145 и 146). Насколько нам известно, никто больше не применял этого понятия минимум-ареала к позвоночным животным.

Методика учета позвоночных у различных авторов. Выше были изложены лишь общие принципы количественного учета. В виду важности учета при экологических исследованиях, в особенности — непосредственно связанных с практикой, мы изложим здесь приемы учета, применяемые различными авторами.

Количественный учет рыб как донной ихтиофауны, так и пелагических рыб крайне затруднителен.

Ловля пробными стандартными сетями, имеющими определенный размер, в течение определенного времени не может дать абсолютных данных, так как рыбы распространены в воде совершенно неравномерно, и здесь (в уловах) слишком многое зависит от случая. Подобного рода ловы не дадут даже и тех данных относительно структуры био-

ценоза, которые можно получить для наземной фауны. Следует продумать методику в отношении учета рыб. Метод должен быть продуман таким образом, чтобы все решительно виды рыб имели одинаковые шансы быть пойманными, чтобы различие в улове видов зависело только от различного числа особей каждого вида в данном биотопе. Этого не может дать ни так называемый кошельковый метод, употребляемый для захвата косяков рыбы, ни лампара, употребляемая для охвата сардин.

Описанные выше методы учета могут быть применены и для рептилий и для амфибий. Необходимо только считаться с их экологией. Например, для учета ящериц и змей в различные части лета следует пользоваться определенными часами дня, когда они активны. Учет змей в конце лета в Закаспии будет неточен, ибо самки в это время где-то скрываются, как показали Андрушко и Ланге (1938). Учет птиц проводился разными авторами по-разному в зависимости от целей и объекта исследования.

А. А. Першаков (1927) занят вопросом о густоте или плотности населения. Он берет для разных типов леса площади разной величины (22 и 2 га), сосчитывает на этой площади всех птиц и исчисляет количество видов и пар, или семей, на 1 га. В сосновом бору свежего насаждения на 1 га оказался 1 вид в количестве 2,34 пар, или семей; на типовой для прибрежного лиственного леса площади на 1 га вышло 9—10 видов и 15 пар птиц. Подсчет делался на площади по семи визирным параллельным ходам на расстоянии 91,5 м один от другого, и кроме этого по 3 контрольным (один перпендикулярный к основным, по средине площади, и два диагональных). Птицы констатировались по пению и по виду.

Не лишен интереса опыт учета птиц при практических занятиях в разных типах леса, проделывавшийся несколько лет под ряд под руководством того же Першакова (1935). Пробная площадь распределялась на небольшие участки около 100 м², на каждого из 30 человек команды.

«Каждая такая площадка в течение нескольких часов тщательно обыскивалась на поверхности покрова, осматривались деревья, отмечались поющие и визируемые птицы».

Першаков полагает, что если уделить на пробу несколько дней, и притом в разное время гнездового периода для разных птиц, этот способ совокупности мелких площадок дал бы быстрые, весьма точные результаты.

Н. И. Дергунов (1922) с юными натуралистами (40 человек) под Москвой в Сокольниках производил детальный учет дятлов. Были выяснены все особи оседлых дятлов, находившихся на исследованной территории в течение зимы 1921/22 г. Все они были за определенными номерами нанесены на карту, и за ними вели, разбив рощу на участки, ежедневные наблюдения. Понятно, что такие детальные исследования могут дать очень большие результаты, но они могут быть проводимы лишь в особых благоприятных условиях при наличии большого числа работников.

Конечно, такого рода исследования преследуют специальные цели и неприменимы к изучению количественных отношений видов внутри биоценоза.

Щербаков (1932) дает метод учета глухаря. Метод этот, называемый «ленточным методом учета с лайкой на пробах», заключается в том, что человек идет с лайкой по лесу ровным ходом, учитывая путь по времени (заранее зная скорость своего хода) или шагомером, и записывает всех облаянных или поднятых глухарей, отмечая в то же время типы насаждений. Автор считает необходимым считаться со всеми деталями экологии глухаря, указывает, что учитывать глухаря необходимо не в июне, а в августе и сентябре, когда учитывается и молодняк, когда глухари большую часть дня проводят на земле и лайка с шириной поиска в 50 м на обысканной ленте пропущенными, не спугнутыми, глухарей не оставит. Указывает он и типы леса (биотопа), в которых надо вести учет глухаря.

Стахровский и Морин (1932) учитывали тетерева и глухаря сходным методом, но без лайки, двигаясь по визирам и просекам, лесным тропинкам и путикам. Зная среднюю скорость движения человека в данном типе леса, авторы определяли по часам длину маршрута или пробной ленты. Ширина пробной ленты устанавливалась по «ширине обнаруживаемости», т. е. по ширине той полосы, на площади которой охотник-таксатор своим присутствием заставляет взлетать (и тем самым обнаруживать себя) представителей учитываемого вида. Так как нельзя гарантировать, что на пробной ленте взлетят все находящиеся на ней птицы, то при помощи контрольных проб, во время которых позади учитывающего человека шла группа из трех людей, поднимавшая затаившихся

птиц, устанавливался «процент пропуска», вносящий коррективв в полученные учеными данные. По данным учета определялись запасы птицы в данном районе.

По существу — это метод удлиненного квадрата или метод трансекта, как и при учете глухаря, но техника здесь другая: птица не облаивается собакой, а поднимается проходящим человеком.

Л. Н. Бородин (1932) провел опыт количественного учета гусиных методом закладки пробных площадей в различного типа участках береговой и озерной зоны озера. Сам учет производился регистрацией обнаруженных при помощи лайки особей одним закладывающим пробу человеком.

Разнообразные приемы учета птиц применяются в американских заповедниках. Учет уток и других водоплавающих производится путем наблюдения стай на поверхности воды с аэроплана (полет 30—150 м над уровнем воды), с суши или с лодки. Измеряется ширина и длина стаи в ярдах (91 см), принимают одну птицу на ярд, вычитывают отсюда $^1/_3$ на редкие места в стае. Гнездящихся уток учитывают, совершая многочисленные трансекты на маленькой лодке и считая взлетающих птиц; с маткой считают среднее число молодых. Куриных учитывают с собакой или без нее. Куропаток учитывают зимой по свежему снегу; учет выводков производится по свисту рано утром. В заросшей кустарниками местности куропаток учитывает несколько человек (6), идущих на расстоянии 10—11 метров друг от друга. Гнездящихся вальдшнепов учитывают по полетам во время тока в сумерках, или там же «методом выгона», как выше указано для куропатки.

Лаптевым (1930) был предложен метод маршрутного подсчета, названный им «методом площадей видов». Сущность «метода» заключается в том, что измеряется длина пути маршрута счетчика умножением скорости его движения на время, и эта длина (v. t) умножается на «ширину или глубину обзора» (r), определяемую для каждого вида отдельно. Это то расстояние, на котором каждый вид обнаруживает себя в различных стациях. Поэтому эта величина неодинакова для разных видов и для одних и тех же видов неодинакова в различных биотопах. Отсюда исчисляется плотность, т. е. количество особей на единицу площади. Кроме того, Лаптев вводит в свои формулы еще одну величину: «активность» вида (k). По существу «метод» Лаптева есть метод линейного учета или метод разреза Клементса (transect). Как изложено выше, последний метод бывает весьма полезен для получения ориентировочного представления о более крупных изменениях в населении района при рекогносцировке (reconaissance) и служит лишь предварительной ступенью для собственно количественного метода, но отнюдь не дает права на вычисление плотности того или иного вида. Разница в применении этого метода у Форбса и Лаптева та, что у первого берется общая ширина обзора для всех встречающихся видов (аналогично методу водяного столба в гидробиологии), а Лаптев вводит совершенно произвольную и неопределенную величину для каждого вида, практически неопределимую, и еще более фантастичную активность (k). При этих условиях методом Лаптева ничего учесть нельзя. Кроме всего, совершенно непонятно, почему метод назван «маршрутным», когда, по словам самого автора «метода», для того чтобы дать надежные результаты, он должен применяться в течение многих часов в одном биотопе. Поэтому, несмотря на многочисленные формулы, «метод» этот не может претендовать на название метода. Во всяком случае можно с уверенностью сказать, что для учета он непригоден (см. Минин, 1939, Формозов, 1934).

Формозов и Бируля (1937) разработали методику количественного учета охотящихся дневных хищников с целью использования поведения мизофагов как индикатора распределения и численности грызунов на хозяйственных угодьях. Они предлагают производить учет с автомобиля или даже из окна вагона, что позволяет охватить учетом большие маршруты. Применение этого метода позволяет установить, по мнению авторов, резкие колебания численности хищников на больших пространствах в различные годы. Конечно, на особую точность метод этот претендовать не может и пригоден лишь для определенных целей. Но и он может быть использован, если следовать правилу: исследуй природу всеми доступными способами.

Особенно важен в практике, но и весьма труден учет млекопитающих как промысловых, так и вредных (грызунов), так как большинство млекопитающих ведут скрытный образ жизни и некоторые вовсе не попадаются на глаза. Методы учета различных отрядов весьма различны. Копытных, например, можно считать зимою, производя их подкорм, летом — на искусственных солонцах, на водопоях, или подсчитывая сбро-

шенные рога, или по голосу во время рева. В американских заповедниках учет бизонов производится зимою, когда ареал их обитания ограничен. Косулю и барана нетрудно учесть на зимних ограниченных пастбищах, совершая путь пешком или с аэроплана. Карибу учитывается непосредственно людьми, стоящими на миграционных путях. Иногда методы учета бывают курьезны. Так Шелфорд (Shelford, 1929) для учета копытных предлагает «полезную», как думает Филлипс (Phillips, 1931), модификацию метода трансекта. Сперва выпустить в районе известное число домашних животных, их сосчитать методом трансекта и установить коэффициент к действительному числу животных. Затем, сосчитав встреченных во время трансекта диких животных, проделать такой же пересчет.

Очень важен учет промысловых видов млекопитающих для целей плановой их эксплоатации. В сборнике «Верхневычегодская экспедиция» Лобачев (1932) дает описание методики учета белки, ленточного учета с лайкой на пробах. Методика эта, сходная с методикой учета глухаря Щербаковым (см. выше), учитывающая особенности экологии белки, должна давать в части самого учета хорошие результаты, которых другим способом не получить. Что касается пересчета на всю площадь, то здесь еще остается ряд затруднений, преодолеть которые можно тщательным учетом встречаемости белки в разных типах леса и пользованием при расчете хорошей картой последних. Этот метод учета лучше метода «время — площадь», применяемого в заповедниках США. Этот последний метод заключается в том, что в часы суток, когда белка наиболее активна, наблюдатель в течение 30 минут считает белок на определенной площади, на которой видна белка, и берет место наблюдения за центр.

Стахровский (1933) предлагает для учета зайца-беляка «метод прогона», заключающийся в том, что в угодьях лучших для зайца-беляка бонитетов команда обходит вытянутые площади в лесу, когда почва покрыта снегом, и затирает все встреченные следы на ширину 1,5—2 м, а затем, выстроившись в цепь, начинает гнать, проходя участок, по возможности не разрываясь. По окончании гона участок снова обходится вокруг и считаются выходные следы. «Их будет при правильном гоне столько, сколько было на данном участке зайцев».

Новиков (по рукописи и устному сообщению), занимаясь вопросом об акклиматизации ондатры на Кольском полуострове, учитывал этого зверя по норам, обходя вокруг водоемов, причем о том, жилая или не жилая нора, он судил по погрызам растений и другим следам деятельности ондатры. Пересчет на всю площадь делался суммированием учетов на всех исследованных водоемах. Дулькейт (1929) для учета соболя на острове Большой Шантар применял метод, называемый им биологическим методом подсчета. Метод этого исследователя заключается в следующем. Зимой, после выпада снега, но до наступления периода лжегона, составлялась карта распространения соболя на острове, т. е. на карте острова наносились местообитания соболя. Из суммы пятен местообитаний составлялась общая соболиная площадь. Затем в ряде мест как одинаковых по условиям местообитания, так и различных определялась площадь обитания одного соболя в продолжение определенного периода времени. Делалось это таким образом: определялось место постоянной жизни соболя, его «дом», и путем наблюдения за соболем в разные дни устанавливались размеры его охотничьего района. Из ряда таких данных выводился средний ареал. Далее величина всей площади, занятой соболями, делилась на величину ареала обитания одной особи, и получалась цифра, означавшая минимальное возможное количество соболей на всей площади обитания соболя.

Метод может быть применен и к другим млекопитающим, и, нам кажется, к птицам в период гнездования, считая за центр охотничьего ареала гнездо. Во всяком случае метод заслуживает внимательного отношения и разработки.

Учет грызунов. Особенно важен количественный учет грызунов. Учет этот в высшей степени труден, так как большинство грызунов, по крайней мере приносящих вред сельскому хозяйству, живет под землей, многие ведут к тому же ночной образ жизни. Было немало инструкций по производству учета грызунов. Все предложенные в них методики не являются, однако, дающими гарантию точности. Различные виды грызунов настолько отличаются друг от друга по их экологии, что общей методики и техники учета их не может быть. Однако некоторые общие направления учета здесь могут быть намечены. Прежде всего следует сказать, что при учете грызунов можно пользоваться и методом трансекта, и методом пробных площадей, в зависимости от

задач и конкретных условий работы. Из многочисленных приемов учета, рекомендованных различными авторами, далеко не все пригодны.

1. Подсчет входов в норы. Этот способ несовершенен по разным причинам. Норы могут быть подсчитаны лишь в открытых сухих биотопах; их почти невозможно подсчитать, например, в лиственном лесу, в высокотравной степи и т. д. Далее, для пересчета необходимо вести самостоятельный учет в различных биотопах. Наконец, и это самое главное, количество нор вовсе не соответствует числу жилых нор, а тем более количеству населяющих их животных. Прикопка нор на ночь с тем, чтобы считать утром открывшиеся норы, тоже не вполне достигает цели, ибо открывание нор нередко производится животными не изнутри, а снаружи. Кроме того, тонкопалый суслик, например, открывает и все свои добавочные, второстепенные норы так, что по количеству открытых нор нельзя судить о количестве их населения. Многие грызуны, живя колониально, делают огромное количество ходов, имеющих наружные отверстия, как, например, большая песчанка, некоторые полевки и т. д. Впрочем, есть способы судить о том, жилая нора или нет, но и это не всегда надежно.

Однако в ряде случаев приходится прибегать к учету грызунов по норам, например, если нам надо получить цифры средней зараженности на 1 га (определенного биотопа или так называемого «объединенного гектара» Р а л л я[1]). Метод можно применять как при трансекте, так и на пробных площадях. Ф о р м о з о в (1937) рекомендует проводить маршрутно-линейные учеты численности нор грызунов весной, тотчас после схода снега, летом — во время сенокоса и уборки озимых хлебов, осенью — по окончании уборки и в середине зимы — при оттепелях и выпадении свежего снега. Маршруты, возможно более прямолинейные, ведутся по радиусам от одного центра. Длина их до 10 км, а общее их протяжение для каждого периода учета не менее 50 км. Отсчет расстояния по столбам или шагомером. Ширина учетной ленты определяется глазомерно в 2—2,5—3 м в зависимости от плотности нор, густоты травостоя и условий видимости поверхности почвы. Все норы разбиваются на 4 категории: 1 — обитаемые, 2 — открытые, 3 — затянутые паутиной, 4 — отчасти засыпанные землей или растительной ветошью. Однако этот метод не дает ответа на вопросы о том, какие виды заселяют разные биотопы, в каковых числовых пропорциях они встречаются и какова фактическая заселенность нор.

Метод учета нор на большой площади для определения количества бухарского суслика *(Citellus fulvus oxianus)* был применен нашими учениками Ч м е л ь и Ю д и н ы м в Средней Азии. Сперва на пробных площадях были подсчитаны все норы этого суслика и отдельно число нор, казавшихся жилыми. Затем путем суточного наблюдения при помощи бинокля были учтены на этих участках (трех) выходившие из нор суслики, старые и молодые, и на этой основе определен коэффициент отношения всех нор к количеству жилых. Затем были посещены те местности Средней Азии, в которых известно было нахождение желтого суслика, связанного в своем распространении с определенного рода растительной формацией. Путем линейных разрезов длиною в несколько километров и шириною в 4 м учитывалось количество нор суслика, с учетом различия биотопов. На основе полученных ранее коэффициентов определялось количество сусликов на пройденных «удлиненных квадратах» или лентах трансекта. Затем на основе геоботанической карты произведен был пересчет на всю площадь, занятую указанной выше формацией и биотопами в ее пределах. Работа имела задачей определение численности бухарского суслика в Средней Азии для решения вопроса о том, стоит ли организовывать его промысел.

Другой пример учета количества грызунов по норам представляет учет полевок в арчевом лесу, проведенный М и н и н ы м (1940). Полевки *(Microtus carruthersi)* учитывались, как источник питания хищников, для решения вопросов акклиматизации. Полевки эти приурочены к деревьям, роют норы под кронами, где имеются лесные группировки растений, в отличие от степных группировок между деревьями. Возможно, что здесь играет роль не только растительность, но и микроклиматические условия. На площади в 1 га среди типичной арчи насчитано 83 дерева, из них 58 деревьев окружены норами, 25 не имели нор под кроной, очень свежих нор было 12. На открытых местах нор не было. Такой подсчет был сделан на ряде других площадей, и в результате полу-

[1] Объединенным гектаром Р а л л ь (1936) называет гектар, включающий в себя несколько различных «станций», занятых несколькими видовыми популяциями.

чилось, что средний процент зараженности мест под кронами был от 64,8 до 70%. По освещенным местам между группами деревьев имелись сообщения неглубоко под поверхностью. Улов в течение нескольких дней подряд под арчей дал возможность хоть приблизительно определить количество грызунов под деревом, а отсюда исчислить плотность их популяции на 1 га.

Своеобразный и, нам кажется, практичный учет грызунов по норам рекомендует Бируля (1934). Форма площадки — круг. В центре забивается кол высотою в 1—1,5 м. На него на высоте 70—130 см надевается кольцо из толстой проволоки, к которому привязан шнур в 30—60 м длиною, с петлями через каждые 3 м из шпагата. Два ивовых прута в 1,5—2 м привязываются одним концом к петлям, начиная с периферии. Натянув шнур и обходя с ним вокруг центра, сосчитываются норы между прутами. Обойдя круг, переносят крайний путь на третью петлю, делают новый круг и т. д. Таким образом сосчитываются норы на всей площади круга. При длине шнура в 28,2 м площадь эта равняется 0,25 га, при длине его в 40 м — 0,5 га, при 56,5 м — 1 га. Метод этот применим в открытой степи. Круг практичнее квадрата, но принцип метода пробных площадей остается здесь тем же самым. При бурьянистом травостое, при наличии кустов, на прямоугольной площади раскапываются норы или зверьки из них вылавливаются.

2. Также ненадежным является и учет кучек земли, выброшенных роющими млекопитающими. Необходимо хорошо знать повадки зверька, чтобы установить соотношение между числом роющих животных и числом кучек земли. По кучкам земли можно составить себе представление о том, мало грызунов в данном месте, много или очень много, но не более того.

В заповедниках США этот метод применяют для учета гофера *(Geomys)* и земляной белки *(Spermophilopsis)*, беря в первом случае ширину трансекта в 15 м, во втором — 1,5 м. Метод этот рекомендует Тэйлор (Taylor, W., 1930).

3. Анализ погадок хищных птиц может служить для обнаружения видового состава даже редких видов, которых не удается обнаружить иными способами, но не дает возможности провести ни абсолютного учета численности видов, ни даже относительного, ибо наличие в погадках остатков вида зависит не только от плотности его популяции, но и от ряда других причин, как образ жизни и т. д.

Интересны работы Пидоплички (1930, 1932, 1937) по питанию сов, дающие методику получения точных сравнительных данных об относительной численности особей различных видов мелких млекопитающих по содержимому погадок. Метод вполне практичный и заслуживает внимания.

4. В разных модификациях применяется учет грызунов при помощи отлова различного рода ловушками. Этот метод ненадежен прежде всего потому, что разные виды неодинаково относятся к приманкам, и даже один и тот же вид в разные периоды его жизни, в разные части сезона то берет, то вовсе отказывается брать одну и ту же приманку. Поэтому число пойманных грызунов вовсе не отвечает числу живущих здесь грызунов.

Дайс в многочисленных работах (Dice, 1920, 1923, 1925) характеризуя те или иные биотопы, дает цифры пойманных в ловушки зверьков (а также виденных и добытых иными путями). Такой метод, конечно, весьма несовершенен. Здесь цифры показывают не столько действительную заселенность местообитания тем или иным видом млекопитающих, сколько говорят об искусстве ловца, о пригодности орудий лова, об их числе, бывшем в распоряжении исследователя, и т. д. Сплошь и рядом несомненно присутствующий в данном месте зверек не попадается ни в какие ловушки. Поэтому метод Дайса для абсолютного учета совершенно непригоден. Он может иметь значение лишь как относительный учет в различного типа биотопах применительно к одному и тому же виду.

Вопросом об учете мелких млекопитающих методом вылова ловушками занимался Шнитников (1929). Признавая, что все способы учета, применяемые к другим животным, в данном случае решительно отпадают, Шнитников все же считает, что не следует делать вывода, что учет, хотя бы приблизительный и условный, является здесь вообще невозможным. Разбирая вопрос об учете грызунов по норам, Шнитников полагает, что точный количественный учет фауны здесь повидимому вообще невозможен (за исключением опять-таки частных случаев). Остается возможность учета лишь приблизительного, причем единственным путем для него является широко

поставленное планомерное добывание самых зверьков. Хотя ни один способ добывания (ямы, стрельба из ружья, вылавливание из нор, ловля капканчиками) не является универсальным и даже вполне надежным, Шнитников отдает предпочтение ловле капканчиками, считая метод вполне универсальным, что, конечно, ошибочно. Однако, по собственному признанию Шнитникова, полученные им абсолютные цифры (например, 5 экземпляров на 1 га) «ни в малейшей мере не характеризуют действительную численность населения». Таким образом для абсолютного учета мышевидных у нас нет надежных методов, для получения же картины относительного богатства особями тех или иных видов можно и нужно пользоваться всеми доступными способами лова и наблюдения; конечно, в условиях стационарной работы, можно применять и ловушки.

Гассовский (1930), сознавая все трудности учета териофауны, предлагает комбинированный метод количественного учета. В основу он ставит лов постоянным числом ловушек различного типа, что обеспечивает добычу основных форм мелких млекопитающих (насекомоядных, грызунов и мелких хищников). Набор ловушек (40 штук) он считает единицей орудий лова. За единицу времени, в течение которого производился лов, он берет 12 часов (часть вечера, ночь и часть утра). Продолжительность лова в одной стации равнялась неделе. Расставлялись ловушки на площади в 1 га. Полученные данные, не позволяя судить о действительном числе особей, приходящемся на 1 га, показывают относительную плотность, что дает возможность сравнивать биоценозы различных биотопов. Вычислив процент попадания в ловушки каждого вида и приняв наименьший процент за единицу, можно вычислить парциальную плотность каждого вида. Метод заслуживает внимания для характеристики ценозов в различных биотопах. Чтобы получить абсолютную плотность, необходимо ввести некоторый коэффициент путем параллельного учета населения по комбинированному методу и по методу непосредственного абсолютного подсчета для того же биотопа.

Любопытной и очень уловистой модификацией способа учета мышевидных при помощи ловушек является способ, применявшийся в Бузулукском бору Деливроном и Положенцевым. Исходя из того, что грызуны охотно бегают по дорожкам, лишенным растительного покрова, указанными авторами снимался травяной покров с дорожек, расположенных параллельно друг другу на расстоянии 10 м («беговые дорожки» Мюнстера). Перпендикулярно к ним таким же образом приготовлялись дорожки на расстоянии 5 м друг от друга.

В местах, где перпендикулярные друг другу дорожки перекрещивались, вкапывались цилиндры Циммера, имеющие пологую закраину у входа, скатом внутрь. Цилиндры глубиною в 30 см и 10—12 см шириною, с раструбом 4—5 см, имели дно, продырявленное отверстиями, дабы в них не оставалась дождевая вода. Бегая по оголенным дорожкам, грызуны попадали в цилиндры. Вся система из 50 цилиндров (могут быть заменены кринками для молока) оставалась на месте, пока было нужно. Таким образом получались пробные квадраты в 250 м². Лов не зависел ни от характера наживки, ни от других подобных случайностей, а лишь от плотности популяции вида. При правильной закладке квадратов этим способом можно получить хорошие результаты. Способ был проверен Кренъ (Рукопись, 1940) в заповеднике «Лес на Ворскле» и Вакуленко (1940) в Башкирском заповеднике с хорошим успехом.

Весьма интересную попытку дать методику учета абсолютного количества лесных Micromammalia ловушками представляет работа Орлова и Лонзингер (1937).

Названные авторы проводили отлов зверьков давилками на площадках в 100 м², изолированных от остальной местности металлической сеткой в 70 см высотой. Верхний край сетки, шириной в 10 см, загнутый под прямым углом, был направлен также внутрь площадки и образовывал карниз и козырек (по второй работе авторов он должен быть не менее 28 см и двусторонним). По карнизу ставилась заградительная линия капканчиков по 10 на каждой стороне. У основания сетки земля очищалась от растительности, чтобы видны были попытки зверьков подрыться под сетку.

Одновременно с изолированной площадкой закладывалась неизолированная контрольная площадка. В результате оказалось, что на изолированной площадке возможен полный отлов (а следовательно, абсолютный учет) в течение нескольких (3—5) ночей. На неизолированной площадке зверьков ловилось значительно больше, и лов не прекращался, так как зверьки прибегали сюда извне.

Эта работа ясно показывает, что учет ловушками может давать не только заниженные, но и повышенные данные о численности грызунов (и других млекопитающих).

Учет ловушками может претендовать лишь на получение сравнительных относительных данных по разным биотопам. При этом необходимо иметь в виду, что при единообразии приманки не получим правильного представления об относительной плотности популяции различных видов, обитающих в разных биотопах, так как один вид может итти на данную приманку, а другие — нет.

Во всяком случае названные авторы вполне правы в том, что «отлов на изолированных площадках может дать более истинное представление о действительной численности лесных Micromammalia в исследуемой местности, чем все другие известные методы учета, исключая сплошную раскопку нор, что является очень трудоемким и далеко не везде возможным приемом» (Орлов, Лысенко, Лонзингер, 1939). Что касается числа ловушек и времени, в течение которого облов должен производиться, то здесь различные авторы расходятся. Калабухов и Раевский (1933) рекомендуют ловить 20 ночей, ставя по 20 ловушек, т. е. 400 ловушек-ночей. Юргенсон (1934) предлагает ставить линию в 10 ловушек через 10 м одна от другой на 5 дней. Формозов (1937) считает «более практичной линию в 20 ловушек, но через 5 м одна от другой. Счет вести не на ловушки-ночи, а на ловушки-сутки». Принципа, теоретического обоснования, ни того ни другого способа авторами не дается.

5. Подсчет особей, отравленных приманками, рекомендует Тэйлор (1930). Этим способом нельзя определить абсолютное количество грызунов, а лишь относительное богатство ими различных биотопов, что может быть полезным, например, для установления мест наибольшей концентрации данного вида. При этом все ограничения, указанные для учета ловушками, имеют силу и здесь.

6. Подсчет экскрементов (зайцев, луговых собачек) на единице площади. Этот метод, по словам самого же Тэйлора, не дает абсолютного числа зайцев на площадь, а лишь относительное. Экскременты можно считать, применяя метод трансекта или метод квадратов.

7. В некоторых случаях довольно точное представление о численности грызунов на площадке может дать раскопка нор. Раскопка производится метр за метром, начиная с периферии намеченной площади. Калабухов и Раевский в упомянутой выше работе (1933) применяли метод сплошной переброски материала и полного вылова зверьков для определения динамики численности грызунов.

Количественный учет беспозвоночных. Метод биоценометра. Нам остается сказать несколько слов о методах количественного учета наземной беспозвоночной фауны. Для учета беспозвоночных служит прежде всего тот же основной метод: метод пробных площадок, а также еще некоторые особые методы для решения специальных вопросов. Для взятия проб с площадок употребляются особые приборы — биоценометры.

У всех биоценометров принцип один: определенный участок (в 1 м², в $^1/_4$ м², и т. д.) накрывается биоценометром (стенки и верх его могут быть из сетки или металлические), все животное население, накрытое таким образом, умерщвляется (например, эфиром), сосчитывается, и на основании данных, полученных с ряда площадок, производится пересчет на единицу площади. Насекомые и прочие беспозвоночные собираются или после того, как будут анестезированы тем или иным веществом, вводимым через вершину биоценометра (Кинг), или растительность, накрытая биоценометром, срезается и в мешке доставляется в лабораторию (Догель), где обрабатывается различными приемами. Таким образом метод учета при помощи биоценометра является тем же самым методом пробных площадок, который применяется для учета растительности ботаниками, но техника его видоизменена в применении к учету беспозвоночных.

Этим методом Догель, первый применивший метод биоценометра в СССР, изучал количественный состав энтомофауны луга и установил, что различные растительные ассоциации луга имеют фауну специфичную как в отношении качественном, так и в отношении количественном.

Биоценометры могут иметь различное устройство. Они могут быть квадратными. В статье Конакова (1938) читатель найдет техническое описание и критическую оценку различных биоценометров.

При употреблении метода учета при помощи биоценометров перед исследователем встает тот же вопрос, который встает и перед ботаниками при учете растительности: каков должен быть размер пробных площадок, т. е. в данном случае размер площади биоценометра, и каково должно быть число проб, чтобы учет мог дать данные для точной

характеристики биоценоза? Авторы предлагают различные размеры площади биоценометра, но никто из них не приводит достаточных аргументов в пользу своего предложения. Этот вопрос, как и вопрос о количестве проб, должен быть проработан теоретически и на опыте.

Повидимому, здесь не может быть стандарта, а методику следует варьировать в зависимости от объекта и его экологии.

Методом пробных площадей можно пользоваться, и не употребляя биоценометров. Нефедов (1930) производил учет муравьиных гнезд, изучая распределение их по ландшафтам таким образом, что «через исследуемые участки (неопределенные по площади) проводились схематические профили, по профилю отбивались площадки в 100 м², расположенные на разном расстоянии друг от друга (в зависимости от характера растительности, положения площадки в рельефе). Производилось описание почвы, ее определение, описание растительности в отношении насыщенности теми или иными видами по четырехбалльной шкале Drude. И, наконец, метр за метром, тщательно осматривалась каждая стометровая площадка с помощью железной метровой рамки и финского ножа, а найденным гнездам производился подсчет и описание со стороны наружных сооружений». Результаты учета на площадках изображались, как у ботаников.

Видоизменением биоценометра является фотоэлектор, которым можно легко и точно учитывать животных, обладающих хорошей подвижностью и положительным фототропизмом. Прибор представляет собою легкий ящик без дна, с железной рамой внизу, а спереди он имеет часть стенки из полотна, прикрытого дощечкой с отверстием, куда вставляется специальная банка или большая пробирка. Намеченный участок быстро покрывается фотоэлектором, рама прижимается к земле так, чтобы она вошла в последнюю. Светолюбивые насекомые, оказавшись в темноте, ползут к свету на переднюю полотняную стенку, а оттуда в банку, откуда затем выбираются. Так как ящик покрывает определенную площадь, то этот метод также является видоизменением метода пробных площадок, позволяющим получать при длительном оставлении на месте и ежедневной выборке попавших в банку насекомых довольно хорошие результаты, касающиеся количественной динамики некоторых светолюбивых насекомых.

Рис. 147. Количественный сачок Четыркиной.

Метод кошения. Другой метод количественного учета насекомых и иных подобных животных можно назвать методом кошения. Этот метод является более распространенным вследствие большей простоты, но данные, им получаемые, являются весьма относительными в сравнении с данными, которые дает биоценометр. Метод этот довольно стар и ведет свое начало от Брема (1846), впервые рекомендовавшего вести количественный учет энтомофауны, уловленной определенным количеством взмахов сачка. Впрочем, применять его метод стали лишь лет 20 назад. Суть метода заключается в том, что сачком определенного диаметра, на палке определенной длины (чтобы путь, проходимый сачком, был тоже определенного протяжения) производится «кошение», т. е. определенное число ударов по травяному покрову или ветвям. Находящиеся на последнем насекомые падают в сачок, откуда выбираются и сосчитываются. Сачок должен быть не обычный энтомологический, а специально приспособленный для учета. Наиболее рекомендуется сачок Четыркиной (рис. 147). Техника кошения должна быть стандартизирована.

В вопросе о том, сколько надо делать ударов и т. д., как и в вопросе о площади биоценометра, наблюдаются большие разногласия. Большинство авторов предполагает то или иное на основе простой эмпирии. Вероятно, в разных биоценозах эти вопросы должны разрешаться по-разному.

Кроме стандартизации самого сачка, числа ударов, способа кошения, необходимо помнить, что на продуктивность сборов очень сильно влияют факторы среды: высота растительности, температура и влажность воздуха, сила и направление ветра. Все эти

факторы вызывают миграции беспозвоночных, влияют на их активность, а потому мешают стандартизации.

Нефедов (1936), исходя из того, что при рассмотрении вопроса о распространении саранчевых и их миграций (главным образом суточных) необходимо учитывать не только факторы внешней среды, но и организм как таковой, занялся изучением роли температурных градиентов в определении величины уловов саранчевых. Применяя метод кошения при 200 ударах, он пришел к выводу, что колебания средней величины уловов, при различных температурных условиях, довольно значительны, и различия в средних величинах уловов при одних и тех же температурах, но в разное время дня нереальны. Температура стации, обусловливая ту или иную подвижность саранчевых, оказывает определенное влияние на величину уловов.

В целях оценки метода кошения для количественного учета населения, степени точности и степени чувствительности метода был поставлен ряд экспериментов, и полученные результаты обработаны С. П. Зубаревой.

Последняя подвергла статистической обработке результаты одновременного кошения пятью лицами в биоценозе Filipenduletum. В итоге оказалось, что, хотя косцы подверглись предварительной тренировке, результаты их кошения явились несравнимыми. Даже одно и то же лицо не всегда производит «укос» с одинаковым успехом, вылавливая в одном и том же месте, в одни и те же часы, при тех же самых внешних условиях неодинаковое количество насекомых. Поэтому Беклемишев пользуется при кошении несколькими косцами, чтобы случайные уклонения в добычливости косцов уравновешивали друг друга.

При изучении суточных миграций беспозвоночных Баскина и Фридман произвели сравнение уловов, полученных методом кошения, с уловами, полученными при помощи биоценометра. В результате сравнения они пришли к выводу, что кошением получается с единицы площади в 45,4 раза меньше животных, нежели биоценометром. Почвенные и напочвенные животные, не попадающие в сачок, названными авторами при учете уловов биоценометром исключались. Если бы полученный Баскиной и Фридман результат был вполне достоверен, то к методу кошения, как к количественному, пришлось бы отнестись весьма отрицательно, ибо 2% уловистости совершенно недостаточны. Однако в исследовании названных авторов имеется пункт, ослабляющий выводы: между сборами кошением и сборами с помощью биоценометра у них имелся промежуток времени в целый месяц. Само собой напрашивается заключение, что различие результатов следует отнести не к методу, а к состоянию населения биоценоза. Тем более, что Кинг (King), по словам Шелфорда (Shelford, 1929), нашел, что сборы кошением и биоценометром при некоторых температурных условиях оказываются сходными.

Также и Смит (Smith, 1928) нашел, что сбор пятидесятью ударами сачка, с диаметром в 30 см, при кошении соответствует числу животных на пробной площадке в 1 м².

Беклемишев и др. (1934) применил метод кошения сачком для учета личинок малярийного комара *Anopheles*. Сачок из мельничного газа диаметром в 20 см погружался в воду наполовину и каждый удар облавливал 2400 см².

Нам нет надобности останавливаться дальше на работах различных энтомологов, пользовавшихся методом кошения для количественного учета. Уже из приведенных данных видно, что метод кошения является главнейшим и весьма удобным методом, но применение его в конкретных случаях встречает много трудностей. Необходимо, если мы желаем применить этот метод в том или ином конкретном случае, каждый раз обдумать и проверить экспериментом пригодность его для данного случая и выработать технику применения.

Иные приемы учета беспозвоночных. Существует еще ряд приемов количественного изучения беспозвоночных.

Метод сборов с некоторой площади, точно не определяемой, в течение строго определенного времени предлагает Даль (Dahl, 1903, 1921). Время, к которому он относит сборы, равняется 0,5—1 часу. Этим же методом пользуется Герольд (Herold, 1928), предлагающий при изучении количественным методом распространения Isopoda и Diplopoda употреблять в качестве единицы учета 30-минутные поиски на поверхности.

Нередко для количественных сборов энтомологами применяются разные способы сбора ловушками, отравленными приманками, ловчими ямами. Ловушки могут быть весьма различными в зависимости от вида насекомых. Такого рода добывание дает

сравнимые данные для специальных целей, касающихся отдельных видов, но для целей изучения биоценозов служить не может. Этим методом Таунсенд (Townsend) изучал вертикальные миграции насекомых в лесу. Он пользовался проволочными ловушками для мух, одна из которых помещалась в ящике на земле, другая на веревке на 7,5 м над землей и третья, на той же веревке, на высоте 15 м среди верхушек деревьев. Ловушки были снабжены приманками. Миграции изучались в связи с факторами.

Остается упомянуть работы по количественному учету фауны отдельных растений Владимирского (1923, 1925). Последний занялся вопросом о том, с каким именно растением связано то или другое животное. Он вел учет двумя способами. 1) Метод стационарного учета, т. е. учет фауны на месте ее обитания. Один и тот же экземпляр растения подвергался тщательному систематическому осмотру 1—2 раза в неделю. Учет велся сверху вниз, лист за листом, веточка за веточкой. Все обитатели оставались при этом на месте, нетронутыми. Метод дает возможность наблюдать естественное развитие фауны, учитывая причины ее изменений. Недостатком метода является некоторая неполнота учета, особенно мелких форм. Необходимо работать с лупой, осматривая каждое место повторно. 2) Метод точного учета в лаборатории. В другой работе Владимирский занимается исследованием количественного состава обитателей листьев деревьев. Для этого через известные промежутки времени все растение или отдельные его части (листья или цветы) срезались по частям, части складывались в просторную банку, приносились в лабораторию, и здесь велся учет.

Для количественного изучения организмов почвы употребляются различные сита, промыватели и т. д. Почва берется с определенной площади и на определенную глубину. Микроорганизмы учитываются специфическими методами.

Из почвенных организмов в практике наиболее важны Protozoa, нематоды и Arthropoda. При учете тех и других очень важно пользоваться растительностью как индикатором, т. е. связывать сборы с типами растительности, а также брать возможно большее количество образцов. До какой глубины брать образцы, зависит от задач исследования. Мак Ати (McAtee, 1907), например, известный исследователь вопроса о питании птиц, исследовал насекомых почвы до глубины, на которую могут скрести лапами птицы.

Сандерс и Шелфорд (Sanders and Shelford, 1929) пользовались для взятия проб опрокинутой банкой с диаметром в 25 см, которую крепко вжимали в почву. Через отверстие в банке они наливали на поверхность почвы смесь хлороформа и керосина, чтобы убить фауну. Затем почва, втиснутая в банку, просеивалась, организмы разбирались и определялись. Визе (Weese, 1924), а за ним Блэк (Blake, 1926) несколько изменили эту методику: они брали подстил из листьев и других остатков с площади в 0,6 м², помещали его в ящик из тонкой металлической сетки, убивали животное население эфиром и разбирали. По удалении подстила почва выкапывалась с той же площади до глубины 10 см и из нее выбирались и исследовались все животные. То же самое, только с меньшей площади (0,3 м²), исследовали Смит (1928) и Шелфорд (1929), изучая прерию.

Бойцова (1931) в целях качественного и количественного изучения животных компонентов нижнего яруса лишайникового (кладониева) бора производила сборы животных методом дециметровых площадок, с которых снимался кусок почвы, здесь же разрезался на 4 слоя, которые складывались отдельно в банки и изучались затем в лаборатории. Для учета муравьев метод оказался неприменимым, и для них за единицу учета брались гнезда и учитывались при помощи метровых площадок.

Нефедов (1933), изучая распределение кубышек саранчевых по различным стациям, также пользовался пробными площадками. Пробы почвы в 0,25 м², т. е. со стороной квадрата в 50 см, срезались на глубине 2—3 см и просеивались через решетки; найденные кубышки сосчитывались. Количество проб бралось очень большое, что автор рекомендует непременно делать, беря мелкие площадки, так как благодаря этому ошибки от случайности меньше. Результаты обрабатывались статистически.

Из сделанного краткого обзора методов количественного учета животных видно, что употребляемые методики являются чисто эмпирическими и с многих точек зрения неудовлетворительными. Основной недостаток — отсутствие теоретического обоснования применяемой методики. В области методов количественного учета открыто большое поле для исследователей, для создания новых и улучшения старых методов.

Из обзора видно, в каком направлении должна вестись работа по разработке количественного метода в применении к наземной фауне: мы должны при учете возможно больше считаться с экологией вида, уточнить, насколько возможно, метод пробных площадей и разработать метод учета относительного количества особей и видов. Образцом должны служить работы ботаников и гидробиологов, хотя прямо методы ботаников неприложимы к учету животных. Должны быть поставлены специально методические работы. Разработка вопроса о методиках учета особенно важна в области борьбы с вредителями и в вопросе о рациональной эксплоатации промысловых животных. При этом следует заметить, что единой для всех видов методики учета быть не может. Ни одна из существующих методик не может дать совершенно точных цифр численности грызунов. А владеть такими методиками совершенно необходимо, так как вся деятельность по защите растений должна быть построена на учете. То же самое следует сказать и о других животных. Однако пользование даже вышеописанными несовершенными методами дает нам возможность подойти к изучению живой природы с неизмеримо большей точностью, чем это было возможно, пока количественный учет животных не применялся.

ГЛАВА ДЕВЯТАЯ

ЭКОЛОГИЯ ПУСТЫНИ КАК ИЛЛЮСТРАЦИЯ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ СРЕДЫ, ОРГАНИЗМОВ И ИХ КОМПЛЕКСА

В предыдущих главах мы познакомились с теоретическими основами экологии. Нами дана была характеристика экологии как науки, ее содержания, задач и методов; разобрана была роль основных факторов среды и рассмотрен вопрос о классификации комплексов этих факторов, т. е. вопрос о подразделении арены жизни на зоны жизни и биотопы; мы дали определение биоценоза как группировки форм, ассоциированных благодаря отсеву со стороны факторов биотопа и взаимоотношений между ними самими; рассмотрели основные вопросы морфологии, систематики и экологии биоценозов; ознакомились с жизнью последних во времени, т. е. с их динамикой; разобрали эволюционное и практическое значение экологии.

В настоящей главе мы займемся экологией пустыни, как конкретным примером, иллюстрирующим общие положения аутэкологии и синэкологии.

Пустыня дает нам наиболее яркий пример отсеивающего и модифицирующего влияния среды на жизнь, так как она представляет комбинацию наиболее крайних условий, притом наименее затронутую рукою человека.

Мы считаем нужным остановиться на пустыне еще и потому, что на ней мы чрезвычайно ярко видим значение экологии в освоении природного комплекса, освоении, диктуемом нуждами социалистического строительства. Пустыни занимают в Союзе огромную территорию, свыше 300 млн. га или около 14% всей территории страны. Республики Средней Азии и Казахстана в значительной части представлены пустынями. В Туркменистане они составляют 80% всей площади. В то же время пустыни представляют большой хозяйственный интерес. По плану третьей пятилетки они будут основными районами нашего животноводства, поголовье которого должно увеличиться в 2 раза. В пустынях найдены в советское время богатейшие залежи разных черных, цветных и редких ископаемых, в связи с чем выросли в пустыне промышленные центры. Через пустыни, кроме прежних дорог — Среднеазиатской, Оренбурго—Ташкентской, построены новые магистрали, как Турксиб, Караганда—Балхаш. Прокладываются новые автомобильные дороги. Через пустыни совершают рейсы самолеты. В пустынях строятся города, где прежние кочевники оседают на землю. В связи с этим необходимым стало создание продовольственных баз для новостроек, озеленение последних; улучшение кормовой базы для животноводства; укрепление песков; восстановление запасов топлива — саксаула. Пустыни, ранее являвшиеся грозной недоступной стихией, смело осваиваются, для чего предварительно изучаются экспедиционными методами и методами стационарной работы. Для этого пустыни покрываются сетью опытных станций — Каракала, Репетек, Тамды, Аральское море, Кенимех, Бетпак-Дала.

Чтобы изложение было более конкретным, мы будем базироваться прежде всего на пустынях Средней Азии.

Климат жарких пустынь. Основными условиями климата жарких пустынь являются прежде всего малое количество осадков и высокая температура. От этих условий зависит и малая влажность воздуха, и ветры, и испаряющая сила воздуха, создающие основную черту климата пустыни — сухость.

Все эти факторы находятся здесь или в минимуме, или же, наоборот, близки к максимуму. Тот и другой с трудом переносятся организмами, далеки от их «условий существо-

вания». Неблагоприятный для жизни характер климата пустыни становится тем более понятен, если мы примем во внимание, что приводимые ниже и характеризующие пустыню метеорологические данные представляют собою некоторые условные средние, а реальный климат, в котором находятся и действуют животные пустыни, например, те, что бегают по раскаленной почве, еще менее благоприятен.

Особенно неблагоприятны в пустыне сочетания факторов, каждый из которых усиливает действие другого: сочетание высокой температуры, малой влажности, ветра. Сильное нагревание почвы усугубляет тяжесть условий.

Осадков в пустынях Средней Азии менее 250 мм в год, а в некоторые годы количество осадков значительно уменьшается в сравнении со средним количеством. В некоторых других пустынях осадков бывает больше (до 460 мм), но там, в том же направлении, как недостаток влаги, действуют или сильные ветры, или большая засоленность почвы. О количестве осадков в пустыне можно судить по следующим цифрам для ряда пунктов в Средней Азии (см. табл. 1).

При малом количестве осадков, смоченная ими почва быстро высыхает, чему содействуют высокая температура и постоянные сухие ветры. В результате уже очень скоро вслед за прекращением осадков верхние слои почвы достигают воздушной сухости, при которой растения ничего не могут из этих слоев извлечь.

ТАБЛИЦА 1

Среднее и минимальное количество осадков в миллиметрах в год

	Наименование пунктов									
	Мерв	Теджен	Чарджуй	Новая Бухара	Термез	Фергана	Казалинск	Ст. Аральское море	Туркестан	Каир
Среднее годовое количество осадков	146	139	110	134	113	167	120	112	176	32
Наименьшее количество осадков . . .	46	84	31	90	51	74	68	40	75	0

Чрезвычайно важно неравномерное распределение осадков. В пустынях Средней Азии, особенно в южных, летом вовсе не бывает дождя, осадки выпадают зимой и весной, максимум их наблюдается в марте. То же самое и в пустынях Белуджистана, Месопотамии, Ирана и в ряде других пустынь, где имеет место летнее бездождие. Отсутствие осадков совпадает и наслаивается на период наиболее высокой температуры. Констелляция этих двух факторов получается еще менее благоприятная. О распределении осадков в году в пустыне можно судить по таблице 2.

ТАБЛИЦА 2

Города	Месяцы												
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	За год
Бухара	21,0	23,1	22,2	23,6	7,6	0,6	0,1	0,0	0,0	3,4	11,2	21,3	135,0
Термез.	17,6	15,2	28,9	18,5	11,6	0,3	0,3	0,0	0,1	4,9	8,4	14,4	120,2
Керки	36,1	23,9	34,2	29,4	7,7	1,6	0,1	0,0	0,2	4,6	12,2	16,2	161,2
Тегеран (Иран) .	41,0	28,0	48,0	36,0	13,0	2,0	1,0	1,0	9,0	9,0	32,0	34,0	251,2
Исфагань (Иран) .	19,0	13,0	32,0	16,0	11,0	0	0	0	0	6,0	20,0	13,0	130,0
Багдад (Иран) . .	33,0	53,0	40,0	22,0	6,0	0	0	2,0	0	1,0	26,0	44,0	227,0
Каир (Египет) . .	9,0	5,0	4,0	2,0	1,0	0	0	0	0	1,0	4,0	6,0	32,0

И без того тяжелые условия благодаря малому количеству осадков становятся еще тяжелее вследствие того, что количество осадков, как видно из табл. 1, колеблется из года в год. Некоторые виды, которые могли бы еще приспособиться к нормальным годичным колебаниям числа осадков, не могут сделать этого по отношению к крайним условиям в исключительные годы и погибают. Эти колебания числа осадков всегда увеличивают борьбу за жизнь. Растительность выгорает раньше времени или даже вовсе не развивается. Такие годы всегда очень страшны для животноводства, так как домашний скот не успевает нагулять за короткую весну достаточно жира, чтобы быть в состоянии перенести сухое лето.

ТАБЛИЦА 3

Отношение минимума к максимуму осадков в пустынях Средней Азии (Ratio)

Мерв	11,9 : 100	Новая Бухара	45,2 : 100	Казалинск	37,7 : 100
Теджен	40,4 : 100	Термез	29,2 : 100	Аральское море	37,7 : 100
Чарджуй	14,4 : 100	Фергана	21,6 : 100	Туркестан	23,0 : 100

В пустынях других стран отношения бывают неизмеримо худшими. Это видно из таблицы 4.

ТАБЛИЦА 4

Отношение минимума к максимуму осадков в пустынях Америки, Австралии и Африки

Тусан (Аризона)	21,7 : 100
Эль Пазо (Тексас)	12,0 : 100
Ройберн (Австралия)	0,3 : 100
Солтон-Си (Калифорния)	0,1 : 100
Варгла (Алжирская Сахара)	0,0 : 100

К недостатку влаги в виде осадков присоединяется еще подчас очень неблагоприятный характер выпадения осадков: или они выпадают ливнями и вся влага скатывается без пользы, или выпадают такими малыми порциями, что влага быстро испаряется, не доходит до корней, пропадает также без всякой пользы для жизни. Таким образом общее количество влаги очень мало, зимние осадки мало приносят пользы растительности, не вся дождевая влага используется, время от времени выдаются годы исключительно тяжелые.

Роса в пустыне может иметь некоторое значение, даже выпадая в небольшом количестве, но о ней известно очень мало, цифровых данных не имеется.

В главе, где дается обзор экологических факторов, мы видели, что температура важна для жизни и сама по себе и по ее влиянию на влажность.

Температурные условия в пустыне также крайне тяжелы. Температура среднеазиатских пустынь может быть характеризована словами Миддендорфа: «яйца пекутся (летом), вода мерзнет (зимой)». Температура влияет и сама по себе и действуя через влажность и через испаряющую силу воздуха. Характерны для пустыни резкие колебания температуры в течение суток, в течение года и непериодические резкие уклонения от нормы в некоторые годы. Голая почва и ясное небо действуют в этом направлении наряду с континентальным положением наших пустынь. Так, например, в некоторых пунктах наших пустынь наблюдались следующие максимальные месячные температуры (в тени):

ТАБЛИЦА 5

Максимальные температуры (+) в тени за июль в °С

Термез	47,5	Бухара	44,0
Мерв	45,1	Казалинск	42,5
Ашхабад	45,0	Аральское море	41,0
Турткуль	44,4		

На самом деле абсолютные максимумы еще выше, так как приведенные максимумы взяты из срочных наблюдений в 1 час дня. Наибольшей же высоты температура достигает несколько позже. В пустынях других частей света наблюдались еще более высокие температуры в тени. В долине Смерти (Калифорния) наблюдались температуры 52,7—56°,6. В Азии (Ливийская пустыня) отмечена температура в 58°.

Не только максимальные, но и *средние месячные температуры в пустынях очень велики*:

ТАБЛИЦА 6

Средние месячные температуры в пустынях Средней Азии за июль — август в °С

Термез	32,0	Мерв	27,6
Ашхабад	29,9	Аральское море	26,8
Турткуль	28,8	Казалинск	26,6
Бухара	30,2		

Зимой, наоборот, температура в пустынях сильно падает, как видно из таблицы 7.

ТАБЛИЦА 7

Абсолютный и средний январский минимум в °С

	Абсол. минимум	Средний
Термез	—21,9	4,5
Ашхабад	—23,0	4,4
Турткуль	—	—
Бухара	—22,5	— 3,7
Казалинск	—32,9	—13,8
Аральское море	—36,1	—15,8

Суточные колебания температуры также очень велики. Прохладные ночи в пустыне являются великим облегчением для животных и человека. Так, например, в центральных Кара-Кумах 7 мая 1927 г. автором наблюдались температуры:

7 ч. утра	12,5	9 ч. веч.	11,0
1 ч. дня	21,5	Ночью	мороз

В Бетпак-Дала, при максимальной температуре днем (в тени) в 42°, ночью, по наблюдениям автора, бывало всего 4,5.

Таким образом оказывается, что температура в пустыне постоянно колеблется, получаются *большие суточные и годовые амплитуды* (К о р о с т е л е в, 1925).

ТАБЛИЦА 8

Годовая амплитуда температуры в некоторых пунктах пустыни в °С

Аральское море	77,1	Мерв	67,0
Казалинск	75,4	Бухара	66,5
Голодная степь	75,3	Мосул (Месопотамия)	66,5
Ашхабад	68,0	Хардайя (Алжирская Сахара)	57,0

Такой размах температурных колебаний является, конечно, неблагоприятным для развития жизни, так как очень немногие животные обладают столь широкой экологической валентностью в отношении температурного фактора.

Колебания температуры повторяются в верхних слоях почвы. Температура почвы очень важна для растений, очень важна для некоторых животных, особенно для тех, которые, как пресмыкающиеся и грызуны, непосредственно связаны с почвою. Почва же обычно бывает нагрета значительно сильнее воздуха. Так, например, даже в Ташкенте в час дня разница между температурой почвы и воздуха в июле равняется 28,°5, и средняя температура почвы в этом месяце равна 62,°4, падая в 9 ч. вечера до 23,5. В центральных Кара-Кумах 16 мая температура воздуха на высоте 2 м была 33°,5, а температура почвы 64,0, т. е. разница была 30°,5. Среди лета почва нагревается еще больше. Ч э п м а н в работе о насекомых дюн показал, что насекомые гибнут при температуре в 50—55°. На глубину, однако, это нагревание не распространяется, уже на глубине одного метра тепловая волна не чувствуется. В Сахаре наблюдалась температура поверхности почвы, равная 78°. Параллельно с понижением в глубь почвы температуры повышается относительная влажность. На поверхности она может равняться 15%, тогда как уже на глубине 8 см может достигать 98%.

Это падение температуры с глубиною дает возможность многим животным избежать гибельных для них температурных условий пустыни.

Естественно, что при ничтожном количестве осадков и высокой температуре относительная влажность в пустыне невелика. По Г р и ф ф и т Т э й л о р у (T a y l o r Gr., 1919), относительная влажность менее 55% уже неблагоприятна для человека. В пустынях Средней Азии она обычно бывает значительно ниже летом; так, например, мы имеем следующую среднюю влажность в июле и годовую, причем надо принять во внимание наличие искусственного орошения, увеличивающего влажность (табл. 9).

ТАБЛИЦА 9

Относительная влажность воздуха в пустынях Средней Азии в %

	В июле	В году		В июле	В году
Бухара	34	56	Кзыл-Орда	43	60
Байрам-Али	33	52	Турткуль	38	54
Ашхабад	44	61			

В центральных Кара-Кумах, по наблюдениям автора, в апреле—мае, когда еще перепадали дожди, в час дня относительная влажность опускалась до 14%. По утрам она была значительно выше: при влажности в 14% в полдень утром наблюдалась влажность в 54%, при дневной влажности в 32% наблюдалось 94% влажности утром.

В пустынях Австралии средняя относительная влажность в полдень, определенная для 13 более сухих станций, оказалась равной 32,3%, для 13 менее сухих — 37,0% и для 9 более важных 42,1%. Около 27% площади континента Австралии имеет относительную влажность менее 40,0%.

Абсолютная влажность в пустынях Средней Азии бывает, благодаря сильнейшему испарению, довольно высока, но с биологической точки зрения важна именно относительная, притом относительная влажность полудня.

Особенно показательным для сухости пустыни является *недостаток насыщения*, или *дефицит влажности*, т. е. разница между упругостью паров, насыщающих воздух при данной температуре, и действительной упругостью. Дефицит влажности важен потому, что скорость испарения с поверхности какого-либо тела прямо пропорциональна недостатку насыщения. Недостаток насыщения в пустынях очень велик (табл. 10).

ТАБЛИЦА 10

Недостаток насыщения в трех пунктах пустынь Средней Азии и двух пунктах вне ее

(в степном климате)

Города	Месяцы												
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Год
Ашхабад	1,4	2,6	4,1	6,7	12,2	17,3	18,7	15,4	12,2	6,3	3,3	2,1	8,5
Кызыл-Арват	0,9	1,9	3,7	7,0	14,2	12,1	23,6	21,3	15,0	8,0	3,2	1,7	10,1
Байрам-Али	2,4	3,0	4,5	8,2	15,2	20,2	23,2	21,7	13,3	7,9	5,4	2,4	10,6
Каракол (степь)	1,4	1,4	2,1	3,5	4,8	6,2	6,0	6,4	5,6	3,3	1,9	1,4	3,7
Алма-Ата (степь)	0,7	0,7	1,6	3,9	6,3	8,3	10,5	10,0	6,7	3,3	1,6	0,8	5,3

Благодаря высокой температуре и уменьшению влажности дефицит влажности сильно повышается летом. Зимой сухость уменьшается, но в это время вегетация не имеет места.

Характерной чертой пустынь являются ветры, играющие в ней большую роль по их влиянию на жизненный процесс.

В большинстве пустынь наблюдаются очень сильные ветры, несущие песок, гальку, образуются разрушительные смерчи. Обычно ветры имеют определенное направление. Влияние ветров огромно и неблагоприятно для жизни: песок приводится в движение, закрепленные пески раздуваются, относительная влажность сильно падает, температура нередко повышается.

Высокая температура, малая относительная влажность, сильные ветры создают *большую испаряющую силу воздуха*. Этому способствует еще открытость почвы. Обычно испарение превосходит осадки. Об испарении в Средней Азии у нас почти нет данных, но те, что имеются, говорят об очень сильном превышении количества испаряемой воды над осадками (табл. 11

Сравнение количества испаряемой воды и осадков в трех пунктах среднеазиатских пустынь

	Количество (в мм)	
	испаряемой воды	осадков
Керки	2 063	161,3
Илийское на р. Или	1 371	213,3
Аральское море	1 246	101,8

В центральной Австралии (C a n n o n, 1921) испарение с единицы поверхности равно 3,85 м, а осадки менее 0,23. Правильное представление о климате дает соотношение между испарениями и осадками $\frac{e}{r}$. В Алжирской Сахаре мы имеем $\frac{e}{r}$=17,0—63,0. Несоответствие числа осадков с возможным испарением очень велико и неравномерно возрастает в летние и осенние месяцы, иногда и в остальные. Получается комбинация сил природы, враждебная жизни. Особенно тяжело должна она отзываться в исключительно сухие годы. В североамериканской пустыне «Mohave desert» нормально осадков бывает 125 мм в год, и $\frac{e}{r}$ = 19,1. В сухие годы — 55 мм, и $\frac{e}{r}$=43,2. Еще тяжелее условия в Ливийской пустыне, где дождь бывает один раз в срок за 4—5 лет, а испарение составляет около четырех метров в год.

Свет также играет роль среди факторов пустыни. Света много. Без темных очков трудно смотреть в пустыне, особенно в гипсовой. Много, по причине сухости воздуха, химически действующих ультрафиолетовых лучей, вредно влияющих на жизнь. *Число часов солнечного сияния в год* на станции Аральское море равно 2588,2; в различных пунктах Австралии за 1912 г. оно равнялось 2834,3—3350,0—2758,8. Такое большое количество света компенсирует малые размеры листьев, являющиеся приспособлением против сильного испарения. Это благоприятная для растений особенность климата пустыни.

О качестве света в пустынях мы знаем мало, но во всяком случае свет в пустынях значительно интенсивнее, нежели в более влажных областях. Например, в Ассуане, в Сахаре химически действующая часть света почти в два раза больше, нежели в Рио-де-Жанейро с его влажным тропическим климатом.

У животных в пустыне легко возникают, если они остаются на солнце, перегрев и смерть, благодаря сильной радиации в пустыне.

Таким образом в климате пустыни имеется целый ряд условий, противоречащих основным требованиям организмов. Последние должны так или иначе, изменяя свою структуру, поведение или физиологические особенности, приспособляться к климатическим особенностям пустыни, чтобы противоречия между требованиями организмов, условиями их существования и средой обитания не имели места. В этом направлении в пустыне действует самый жестокий естественный отбор.

Жизнь в пустыне была бы почти невозможна, если бы не существовало *микроклимата*. Благодаря ему животные имеют возможность избегать неблагоприятных условий пустыни. Одним из самых неблагоприятных моментов для бегающих по земле животных является сильный нагрев почвы. Но, как мы видели в главе о факторах, температура, а также и влажность почвы изменяются с глубиною. На глубине в 50 см в песчаных пустынях Средней Азии находится слой с конденсационной водой. Этот сырой и более холодный слой песка играет в жизни многих животных пустыни огромную роль, служа источником влаги для корней растений и убежищем для многих животных в то время, когда палящий зной и большой дефицит влажности делают для них пребывание на поверхности почвы смертельным. Изменяются микроклиматические условия с высотою над поверхностью земли. Даже ничтожного поднятия на кустик эбелека (*Ceratocarpus*) в 10—20 см высотою достаточно, чтобы избежать губительного действия перегретой почвы.

Тем более изменяется температура на высоте ветвей саксаула, джузгуна и других кустарников, в пещерах, в колодцах, в неровностях рельефа. Все эти микроклимати-

ческие различия создают ряд убежищ для различных животных во время наиболее жаркой части дня, что выводит их из противоречия с условиями климата пустыни.

Элементы климата распределяются неравномерно по временам года. Условия среды в пустыне резко меняются в различные сезоны. Это опять-таки накладывает резкую печать на растительность и на животный мир.

Все описанные враждебные жизни климатические условия составляют лишь часть правды о тяжести жизни в пустыне. Трудности жизни не дают возможности для создания правильного ритма, не дают правильно развиваться жизни.

Почвы пустыни. Почвенные условия также не являются благоприятными для жизни в пустыне, а нередко ставят для развития жизненного процесса очень серьезные препятствия, ведут к созданию ряда специфических адаптаций у растений и у животных.

Мы имеем следующие виды пустынь в Средней Азии: а) песчаные пустыни, б) глинистые пустыни или пустыни эфемерной растительности, в) солончаковые пустыни, г) гипсовые или каменистые.

Песок часто находится в движении. Двигаясь, он может засыпать растения; может, выдуваемый ветром, наоборот, обнажить корни растений. Для движения по его поверхности песок не представляет благоприятных условий, будучи сыпучим телом. Он очень проницаем для воды, которая уходит в более глубокие слои без пользы для растений, имеющих короткие корни. С другой стороны, песок обладает малой капиллярностью, поэтому потеря влаги песка испарением невелика. Уже на небольшой глубине (50 см) песок в пустыне, по крайней мере в первой половине лета, влажен, почти мокрый. Не установлено еще вполне точно, конденсационная ли это вода из воздуха или висячий капилляр, но для жизни этот слой имеет огромное значение. Пески, как известно, бывают барханные, бугристые, грядовые или образуют волнистые равнины.

Глинистый грунт пустыни эфемеров менее благоприятен для жизни. Почва здесь более мелкоземиста, обладает большой капиллярностью, но проницаемость ее для воды значительно меньше. Благодаря этому осадки не проникают глубоко, значительная часть воды стекает с поверхности. Проникающая в почву вода может быть использована прежде всего растениями с короткой корневой системой, т. е. травами. С другой стороны, большая капиллярность ведет к усиленному поднятию солей, накопляющихся на поверхности, если нет подпочвенного дренажа. Образуются в зависимости от климатических условий данной пустыни солончаки или солонцы. Для рытья глинистая почва представляет гораздо больше сопротивления, что ведет к развитию у животных ряда приспособлений. Еще больше трудностей для рытья представляет каменистая почва гипсовой пустыни. Однако если щебень перемешан с мягкой землей, под камнями сохраняется влага. В том случае, если гравий чистый, лишен земли, влага осадков тут же исчезает, уходя меж камешками. В пустыне каменистой выпадающие осадки часто скатываются без всякой пользы. В известной мере вредным моментом для жизни в каменистой пустыне являются слои гипса в почве, если количество гипса превышает некоторую меру.

Солончаковая почва для жизни совсем мало благоприятна, в особенности для животных.

Растительность пустыни. Климатические и почвенные условия пустыни создают ряд трудностей для развития растительности. Обилие тепла и света благоприятно для последней, но резко отрицательным фактором является недостаток влаги, усиливаемый действием высокой температуры. Мало того, что влаги выпадает в пустыне недостаточно; растения могут использовать значительно меньше влаги, нежели почва получает из воздуха в виде осадков. Лишь в периоды, когда выпадают дожди и температура еще невысока, что в Средней Азии бывает весной, а в пустынях Северной Америки дважды в году, создаются здесь более или менее благоприятные условия влажности.

В бездождное сухое лето, наступающее очень рано, почва быстро отдает влагу и нередко доходит до воздушно-сухого состояния, что создает крайне тяжелые условия для растительности (рис. 148). Питательными солями растительность в пустыне обеспечена, но недостаток воды и здесь является тормозящим фактором, препятствующим использованию растением потенциального плодородия почвы. Повышение, вследствие испарения в поверхностных слоях почвы, концентрации солей, нередко вредных, также снижает плодородие пустынных почв, становящихся мало пригодными для поселения на них растительности. Так создается режим сухости в пустыне. Сухость — основной тормоз для развития растительности в пустыне. Сезонные колебания влажности дают

многим растениям возможность выйти из создающихся противоречий, так как весною нередко почва становится весьма влажной, хотя и на короткое время.

Понятно, что в таких условиях может существовать не всякое растение, а лишь растения, у которых выработались особые приспособления, выводящие их из противоречий с условиями среды. Растения пустыни представляют ряд особых жизненных форм.

Способность быстро расти — одно из характерных приспособлений у растений пустыни. Особого развития достигает эта способность у *эфемеров* (рис. 149), представляющих особый экологический тип, особую жизненную форму, возникшую в результате длинного отбора растений, склонных сокращать время развития. Быстрота развития дает эфемерам возможность избежать засушливого периода, наступающего в пустыне после дождливой весны. Эфемеры в большинстве случаев однолетники, но есть и многолетние эфемеры, переносящие летнюю засуху в состоянии подземных органов: луковиц, клуб-

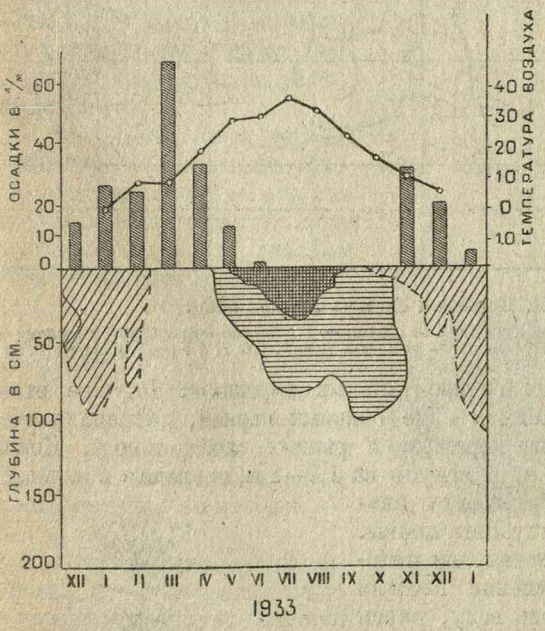


Рис. 148. Совместное действие температуры и осадков на почвы пустынь. Ход температуры изображен кривой, осадки—столбиками, влияние на почвы в разные месяцы —условными знаками. По Петрову.

Рис. 149. Однолетний эфемер пустынь Средней Азии (*Kolpinia macracantha*). (Рис. Коровина.)

ней и т. д. Тюльпаны, луки, гусиный лук, мятлик, *Bunium*, *Ixiolirion* (рис. 150) и т. п. представляют многолетние эфемеры наших пустынь. Особой формой растений являются такие, которые вегетируют очень короткий промежуток времени, как и эфемеры, но у которых жизненный цикл растянут на несколько лет. Это так называемые *монокарпики*. Такова, например, ферула. Насколько приспособительной к условиям пустыни жизненной формой являются эфемеры, видно из того, что в пустынях Средней Азии, при сравнительно небогатой пустынной флоре, насчитывается 300—350 видов эфемеров.

Значительное число растений, не обладающих такою способностью роста, как эфемеры, попадает под влияние неблагоприятного ксеротермического режима летом, когда дефицит влажности в почве достигает апогея, когда испарение очень усилено. Растения выходят из этого противоречия тем, что у них развивается способность энергично вбирать воду из сухой почвы или медленно отдавать ее в воздух. Это так называемые *ксерофиты*. Достигается это целым рядом приспособлений корневой и вегетативной системы.

Корневая система с большой всасывающей поверхностью, проникающая на большую глубину (рис. 151), где дольше сохраняется влага, оплетающая все слои питающей растение почвы, характерна для многих растений пустыни. Характерное растение пустынь Старого и Нового Света полынь *(Artemisia)* развивает несколько отделов всасывания в связи с циклическими изменениями влажности. Весеннюю поверхностную влагу она исполь-

Рис. 150. *Ixiolirion tataricum.* Луковица с молодыми «детками». (1 : 1).

Характерное растение эфемеровой пустыни, размножающееся вегетативно. (По Коровину.)

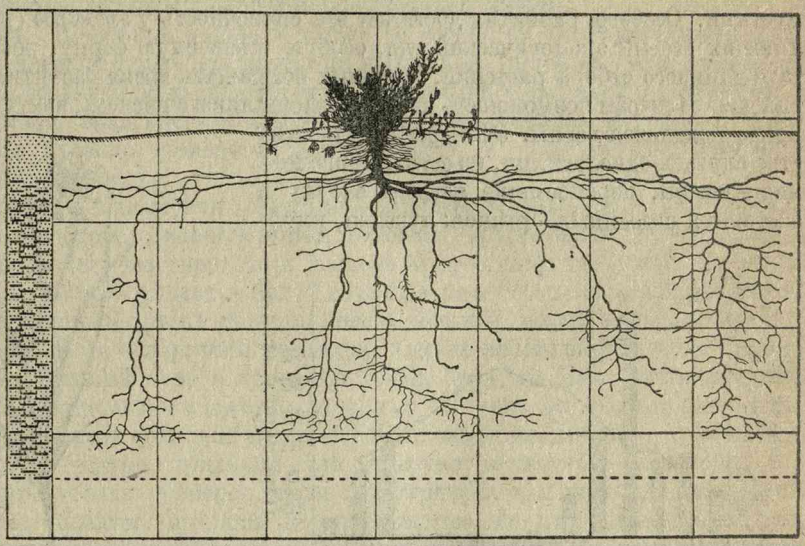


Рис. 151. Корневая система *Ephedra alata.*

Сторона квадрата равна 1 м, пунктирная линия — грунтовая вода. Столбик слева — почва; пунктированная часть сверху — эоловый песок. (По Петрову из Seifrz.)

зует при помощи густой сети тонких горизонтальных корешков. Глубже этого слоя находится второй отдел всасывания в виде боковых корней, распадающихся на тонкие корешки в разных слоях почвы. Корни полыни идут вглубь на 1,5—2 м, извлекая в наиболее сухое время лета влагу из глубины почвы. Объем почвы, из которой растение полыни извлекает воду, равен 2,5—3 м³.

Рис. 152. Веточка безлистного саксаула, *Arthrophytum persicum.* (Рис. Коровина.)

Для более энергичного всасывания воды растения пустыни имеют приспособления в гистологической структуре. Но энергичное всасывание при наличии сильного испарения может повести к тому, что растение, потеряв воды больше, чем ее получает, останется без воды. Для уменьшения этой потери у растений пустыни существует целый ряд приспособлений, сводящихся к уменьшению испаряющей поверхности. Имеются ра-

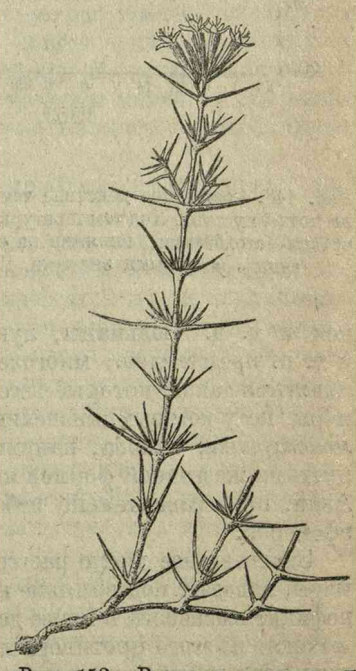


Рис. 153. Растение с колючками вместо листьев, *Acanthophyllum pungens.* (Рис. Коровина).

стения с недоразвитыми листьями и листьями, превращенными в чешуйки или в колючки, и даже вовсе безлистые (рис. 152, 153). Некоторые растения достигают уменьшения испарения периодическим сбрасыванием листьев, или заменой крупных листьев более мелкими, или иными, более приспособленными к засухам, нежели листья весенние. Особенно характерно развитие колючек, являющихся не чем иным, как срединной жилкой листа, утратившего полностью свою пластинку или крепкий черенок его.

Сокращение испарения происходит также благодаря тому, что наружные покровы растения становятся непроницаемыми для водных паров, что достигается строением и расположением устьиц, опушением, выделением воска, камеди, смолы, каучука.

Многие растения пустыни обладают способностью накапливать в органах запасную или страховую *воду*; способность эта хорошо выражена у солянок наших пустынь, но в особенности у американских кактусов (рис. 154) и африканских молочаев. Из того противоречия, которое создается у растения с почвою благодаря засолению последней, многие растения выходят тем путем, что или механически выбрасывают избыток солей наружу через особые поры, расположенные на листьях растений (гребенщик — *Tamarix*, *Statice* и др.), или у них понижается испарение вследствие повышения концентрации клеточного сока. Особую жизненную форму среди растений пустыни представляют геофиты, переживающие неблагоприятное время года под землей в виде луковиц, клубней, корневищ.

Рис. 154. Плоские мясистые стволы — листья кактуса, из пустынь Аризоны. (По фото автора.)

В результате всех перечисленных неблагоприятных условий, растительный покров, являющийся для животных компонентов биоценоза основным биотическим фактором среды, очень беден, почти никогда не покрывает почвы; тон ландшафту дает и грунт. Лишь в глинистой пустыне растительный покров одевает почву, но состоит здесь прежде всего из эфемеров, однолетников (терофитов), вегетирующих лишь весною.

Весною глинистая, или эфемеровая, пустыня представляется зеленой равниной, покрытой осокой *(Carex hostii)* с ползучими корневищами и мятликом *(Poa bulbosa)*, растущим дерновинами и имеющим луковички вместо семян, в основе покрова; ряд других однолетников дополняет последний (осоко-злаковые ассоциации). У всех этих растений корневая система идет неглубоко, более 83,9% корневой системы находится не глубже 5 см и 8,5% кончается на глубине следующих 5 см. Геофиты цветут также весною: тюльпаны, луки, гусиные луки, лютики и другие. Лишь ближе к предгорьям, где ближе грунтовые воды, появляются растения с глубоко идущей вниз корневой системой.

Эфемеровая пустыня в это время по богатству травяного покрова напоминает луга, но, с наступлением жары и засухи, уже в конце мая растительность выгорает, и пустыня становится желтой и безжизненной. К осени, когда начинают итти дожди, но еще тепло, растительность трогается в рост, но скоро наступающие холода снова задерживают ее развитие.

Растительность песчаной пустыни более постоянна, состоит главным образом из фанерофитов, растений, воспроизводящие побеги которых находятся высоко над землей, т. е. из кустарников и небольших деревьев: каллигониум, песчаная акация, саксаул являются главнейшими из них. Все эти растения являются специфически приспособленными к условиям пустыни: они имеют узкие или опущенные листочки, семена их обладают рядом приспособлений к переносу и распространению ветром, корни их широко расстилаются во влажном песке, чтобы захватывать больше влаги. Расстояние

между кустами всегда большое. Точно так же и однолетние травы, основу которых составляет песчаная осока *(Carex physodes)*, образуют покров открытый, сильно разреженный. Пастбищная емкость песчаной пустыни ничтожна. Семена однолетников очень стойки к неблагоприятным условиям. Такыры, или чисто глинистые, ровные, как стол, площади, встречающиеся во многих местах пустыни, абсолютно лишены растительности (рис. 155).

Эту разреженность травяного покрова в пустыне мы должны рассматривать как приспособление к условиям существования, к малому количеству осадков, выражающееся и в морфологических особенностях корневой системы, построенной так, чтобы захватить бóльшее пространство. Если бы этой разреженности покрова не было, вся растительность погибла бы, так как влаги в почве скоро нехватило бы.

В песчаной пустыне осока *(Carex physodes)* не исчезает летом, как осока *(Carex hostii)* в глинистой пустыне, но остается в виде «сена на корню», сохраняя свои питательные свойства до самой осени; и даже зимой эта осока, или ранг, служит основой питания домашних животных.

Там, где песчаные пустыни соприкасаются с глинистыми, развиваются *солончаки*. Эта почва очень неблагоприятна для растительности, растений здесь мало, притом растения здесь особые, *хамефиты*, полукустарники или многолетние травы, с органами для размножения, находящимися низко над землей. Здесь нет весенней растительности, нет сезонной смены ее. И те виды (солянок), которые здесь растут, вегетируют поздно, появляясь поздно, а зацветая лишь осенью. В Америке солянки заменяются кактусами, в Африке — молочаями (суккулентными).

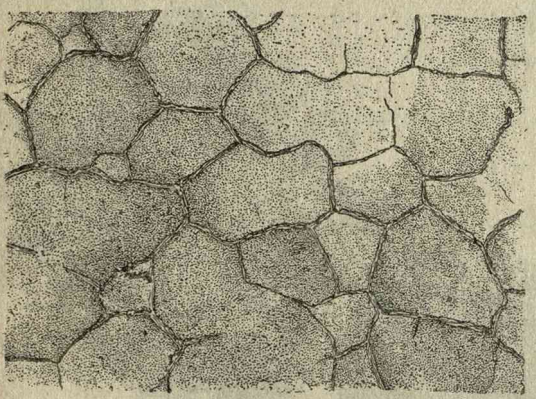


Рис. 155. Поверхность такыра. (По фото Сквор-цова.)

Каменистая, или гипсовая, пустыня еще беднее растительностью, чем глинистая или песчаная. Подушковидные *хамефиты* и *гемикриптофиты* с почками в розетках составляют ее растительный покров, прежде всего полынь *(Artemisia maritima)*. Вегетация продолжается весь год.

Уже из приведенных кратких сведений о растительности пустынь мы видим, что она находится в глубокой зависимости от внешних условий среды. Неблагоприятные климатические и почвенные условия создают бедность и своеобразие растительности пустынь, они властвуют над последней, определяя и жизненные формы и бедность растительного покрова. С другой стороны, бедность последнего имеет следствием то, что роль растительности в пустынном комплексе ничтожно мала по сравнению с другими комплексами. И все же, по самому существу дела являясь базой животной части пустынных биоценозов, растительность пустыни накладывает известный отпечаток и на животный мир пустыни.

Животный мир пустыни. Бедность пустыни животными иногда достигает крайних пределов. Сравнение результатов учета фауны в течение 2 часов в лесу, например, и в пустыне дает разительную разницу в количестве встреченных видов и особей. Так, например, ведя учет в хвойном лесу на горах центрального Тянь-Шаня, приходилось за 2 часа насчитывать 10 видов и 44 особи, 13 видов и 41 особь, 9 видов и 50 особей; в пустыне Бетпак-Дала (щебнистая пустыня) тоже за 2 часа 3 вида и 7 особей, 3 вида и 10 особей, 3 вида и 13 особей. Впрочем, песчаная пустыня много богаче, тем более весной. Да и летом условия жизни здесь легче, чем в каменистой или глинистой пустыне: имеется конденсационная влага, растительность богаче и вегетирует дольше, в жаркое время легче закапываться в грунт, растительность выше и на ней можно избежать перегрева. Поэтому в песчаной пустыне весной жизнь довольно богата и при учете иногда насчитываешь почти столько же видов и особей позвоночных, сколько в лесу, конечно специфических пустынных видов: пресмыкающихся, грызунов. Но летом, с наступлением жары, и в песчаной пустыне животный мир очень беден. Пустыня молча-

лива, особенно в жаркие часы дня и ночью. Это во-первых, а затем биоценозы пустыни включают лишь таких животных, которые теми или иными способами, строением или поведением приспособились или переносить или избегать условий пустыни.

Как влияют климатические факторы пустыни на животных? Как влияет прежде всего недостаток воды, основная черта жарких пустынь? При наличии высоких температур и сильных ветров, вызывающих усиленное испарение, усиленную потерю воды животными, последние несомненно должны сильно страдать в пустыне. Бедность пустынных биоценозов видами прежде всего обусловливается недостатком воды, сухостью.

Недостаток воды обусловливает присутствие в пустыне почти лишь таких форм, которые быстро летают или бегают за водой, могут долго обходиться без воды, не пьют ее вовсе или запасают воду в себе, укрываются днем в более влажной среде, впадают в летнюю спячку или имеют приспособления для замедления испарения. Есть и такие животные в пустыне, которые пьют регулярно. К таким относится, например, пустынный снигирь *(Bucanetes githagineus)*. Эта птичка не может обходиться без воды. Поэтому она встречается лишь там, где зимние дожди создают естественные водоемы, или же возле колодцев, цистерн, созданных человеком. В колодцы спускается даже в том случае, если они глубокие, по выступам их выкладки. На этих выступах птичка эта и отдыхает (Heim de Balsac H., 1936). Своих птенцов пустынный снигирь выкармливает семенами, которые он отрыгивает полупереваренными вместе с желудочной жидкостью, т. е. с некоторым количеством воды. Не может обходиться без воды голубь *(Columba livia)*, который также держится лишь там, где есть вода, и так же кормит птенцов, как и пустынный снигирь, плюс еще так называемое «молочко», выделение зоба. В колодцы он низко не спускается. Не могут обходиться без воды рябки *(Pterocletes)*, которые пьют один или два раза в сутки — утром или утром и вечером. За водой они летают на большие расстояния, в пункты иногда очень удаленные от мест их гнездованья в пустыне, летают со скоростью около 100 км в час. Как получают воду птенцы рябков — этот вопрос не разрешен еще. Вероятнее всего, что взрослые, прилетая с водопоя с зобом, полным воды, поят птенцов.

Другие птицы пустыни не пьют вовсе или пьют нерегулярно. Таковы: пустынный ворон *(Corvus corax ruficollis)*, пустынный воробей *(Passer simplex zarudnyi)*, жаворонки (*Alaudidae*), пустынная славка *(Sylvia nana)*, вертлявая славка *(Scotocerca inquieta)*, чеканы *(Oenanthe deserti, O. isabellina)*, щурки *(Merops)*. Вероятно, не пьет пустынный козодой *(Caprimulgus aegyptius)*. Бегунки *(Cursorius gallicus)*, живущие в пустынях Средней Азии в песках, поросших чахлой растительностью, иногда в совершенно безжизненных песках, видимо, пьют время от времени, посещая места с водою, пользуясь своею способностью бегать. Обычно же в местах их обитания не бывает никакой воды. То же следует сказать о дрофе-красотке *(Chlamydotis ungulata macqueni)*. Для некоторых птиц пустыни питье воды сомнительно. Таковы ласточки, стрижи, хищники. Все эти птицы являются или насекомоядными, или хищниками и получают нужную им воду из добычи.

Некоторые млекопитающие пустыни также не могут обходиться без воды и приходят пить к источникам или даже к соленым озерам. Так джейраны *(Gazella subguttturosa)*, довольствующиеся и соленой водой, далеко бегают за нею. Берега водоемов в пустыне бывают нередко истоптаны их следами. Там, где их не тревожат, они собираются у водоемов большими стадами.

Крупные антилопы, посещающие Сахару, или не пьют воды, или пьют ее лишь через большие интервалы. Так, антилопа *Addax* может жить в районах, совершенно лишенных воды. Не пьет нормально феннек *(Fennecus zerda)*, долго обходятся без воды лисицы (*Vulpes caragana* и др.), хорьки *(Putorius eversmanni)*, перевязки *(Vormela)* и др. Ряд пустынных млекопитающих может обходиться метаболической водой. Среди них есть такие, которые запасают жир в тканях, как источник последней. Горб верблюда может дать в процессе обмена веществ до 40 литров воды. Жир откладывается у ряда пустынных млекопитающих — *Steatomys* и *Pachyuromys* — в Сахаре, *Alactaga suschkini* и *Pygeretmus* в Средней Азии.

Нередко млекопитающие обитают в таких местах пустыни, где нет сочных растений, где они могут питаться только высохшей травой, корой и сухими семенами. Что ряд грызунов может обходиться вовсе без воды, подтверждают эксперименты. Так, грызун *Perognathus* 13 месяцев содержался на сухом овсе, не получая больше никакой пищи.

Песчанки Эверсманна *(Pallasiomys erytrourus eversmanni)* питаются сухими семенами. Многие грызуны не уходят далеко от своих нор, а вокруг последних не бывает

ничего, кроме высохшей травы. Необходимая для животных вода в этих случаях получается путем расщепления веществ в процессе метаболизма (метаболическая вода).

Многие млекопитающие получают необходимую им воду в свежей траве, служащей им пищей. Так, например, желтый суслик (*Citellus fulvus oxianus*, рис. 156) довольствуется той водой, которую он получает в свежей траве. Тонкопалый суслик (*Sper-*

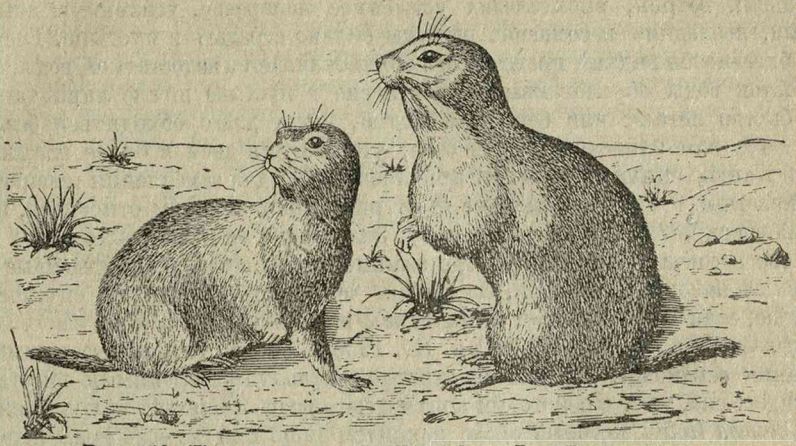


Рис. 156. Желтый суслик, *Citellus fulvus*. (Рис. Коровина.)

mophilopsis leptodactylus), выкапывающий сочные клубеньки мятлика (*Poa bullosa*), и другие, большие песчанки (*Rhombomys opimus*, рис. 157), объедающие весной осоку, а летом саксауловые побеги, полуденные песчанки (*Gerbillus meridianus*), обгрызающие побеги эфедры, тушканчики (*Dipodipus sagitta*) и другие — все получают необходимую

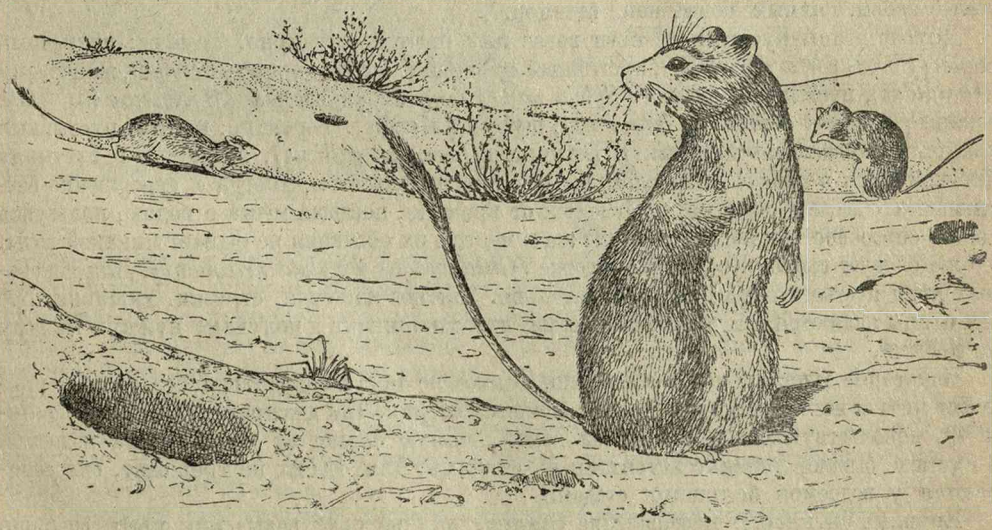


Рис. 157. Большая песчанка, *Rhombomys opimus*. (Рис. Коровина.)

воду из растительной пищи. Для некоторых животных источником воды является не сочная растительность, а сухая растительная труха. Это показал Бёкстон (Buxton, 1924). Растительная труха, которой в пустыне очень много, гигроскопична и поглощает много влаги из атмосферы уже при 70% влажности. При 90% влажности 1 г трухи поглощает 0,6 г воды. Труху поедают насекомые. Другие животные пустыни, хищные и насекомоядные, получают необходимую воду из своей пищи, как, например, песчанки Эверсманна.

Некоторые животные пустыни приспособляются к недостатку воды тем, что запасают ее в своем теле.

Австралийская ящерица молох (*Moloch horridus*) воспринимает воду через кожу после дождя. У австралийской лягушки (*Chiroleptes platycephalus*) накопляется вода

в мочевом пузыре, в подкожных тканях, в брюшной полости, причем лягушка воспринимает ее через рот и кожу. Воды запасается ею столь много, что туземцы Австралии используют ее для утоления жажды (аналогия с кактусами). Мнение, что верблюд запасает воду в желудке, оказалось ошибочным: в желудке у верблюда действительно находится жидкость в количестве 15—20 литров, но это не вода, а пищеварительная жидкость.

Существуют у животных пустыни и другие способы уйти от сухости, сберечь воду. Песчанки и суслики уходят от сухого воздуха (и высокой температуры), прячась днем в норах, прорытых во влажном слое песка с конденсационной водой, и показываясь летом лишь ночью, рано утром и вечером (рис. 158). Тушканчики зарываются на день в песок и забивают последним нору. Желтый суслик, а также черепаха *(Testudo horsfieldi)* впадают в летнюю спячку, когда растительность их местообитания высохнет, чем спасаются от гибели. Летняя спячка переходит в зимнюю, и просыпаются они лишь к началу следующей вегетации.

Позвоночные животные пустыни, как правило, имеют тонкую кожу (слабо развит слой cutis, содержащий сосуды и тканевую жидкость) с более развитым эпидермисом

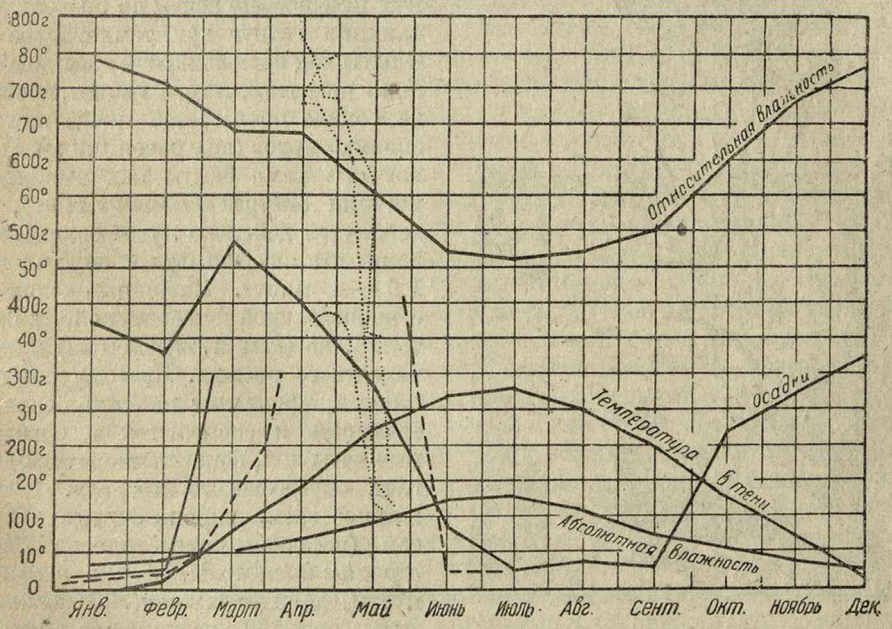


Рис. 158. Цикл жизни желтого суслика. (По Кашкарову.)

и даже с сильным развитием роговой чешуи (рептилии). В коже их обычно нет потовых желез, и потому нет потери воды через испарение (грызуны, хищники, птицы). Вместо мочевины почками выделяется мочевая кислота, что тоже служит для уменьшения потери воды, так как мочевая кислота для своего растворения требует меньше воды.

Наконец, можно указать еще на одну особенность животных пустыни, при помощи которой они выходят из противоречия со средой, отнимающей от организма много воды, но не предоставляющей животному последнюю в достаточном количестве: ткани животных пустыни в большинстве случаев состоят из мелких, плотных, бедных водою клеток в отличие от крупноклеточных, богатых водой тканей животных, живущих в более влажных местах. Процент воды, который они могут терять, значительно меньше, нежели у животных, живущих в более влажных местах.

Большое значение, как условие жизни, имеет в пустыне *солнечная радиация*. Последняя заключает в себе три различных фактора: термический (красные и инфракрасные лучи), химический (фиолетовые и ультрафиолетовые лучи) и фактор световой. Пока еще трудно говорить о раздельном действии этих факторов. Основным во всяком случае является температурный фактор. Как же отвечают животные пустыни на избыток радиации в пустыне?

Большинство млекопитающих избегает интенсивной радиации, ведя ночной образ жизни. Виды животных — роющие и подземные ускользают вовсе от ее действия. Некоторые прячутся в тень на время наиболее сильной инсоляции. Есть и такие виды, которые, как правило, подвержены действию очень сильной радиации. Таковы из птиц рябки, дрофа-красотка, жаворонки и т. д.

Особенно большое значение имеет, повидимому, *температура почвы*, так как она достигает большой высоты и животным приходится передвигаться иногда, образно выражаясь, как на горячих углях. Пока не проделаны специальные эксперименты, которые показали бы, какую роль играет температура воздуха и какую температура почвы, будем говорить о действии на животных температуры пустынь вообще.

Температурный фактор производит в пустыне строгий отбор, в особенности непериодические колебания температуры, представляющие собой высшую ставку на выносливость.

Как это ни парадоксально, но в большинстве случаев животные пустыни не приспособлены к высоким температурам и живут в пустыне лишь потому, что избегают их.

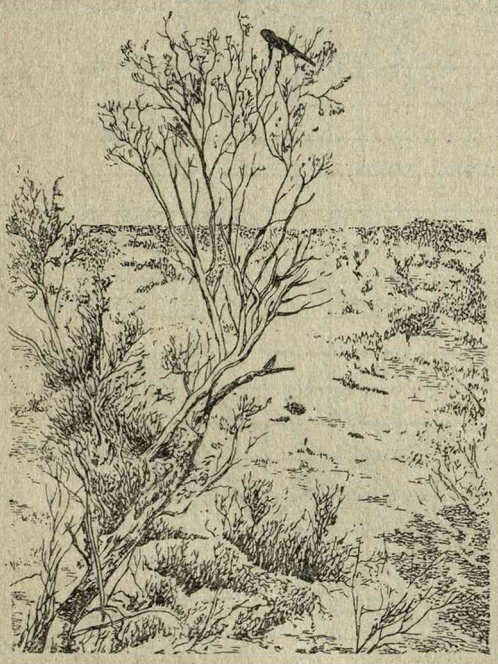


Рис. 159. Степная агама, *Agama sanguinolenta*, на вершине куста саксаула, где спасается от перегрева почвы. (По Шнитникову.)

Чэпман в работе о насекомых песчаных дюн показал, что насекомые гибнут при нагреве почвы до 50—55°. Тушканчики гибнут при температуре 34°. Опыты над австралийской ящерицей *Tiliqua* показали, что она гибнет, пробежав на солнце по нагретой почве всего несколько ярдов (ярд равен 0,9 м). Поставленные нами опыты над выживанием ящурки быстрой *(Eremias velox)*, подвергнутой действию лучей солнца, показали, что ящерицы эти гибнут в течение 1,5 — 4 минут. Ящерицы — животные с непостоянной температурой, им нужно тепло, но (как и насекомым) лишь до известного предела. Поэтому они появляются, проявляют максимальную деятельность и скрываются в определенные часы дня, когда температура достигает определенного предела. В самое жаркое время дня они скрываются в песок (песочная круглоголовка *Phrynocephalus interscapularis)* или влезают на кусты, где сидят на ветке (*Agama sanguinolenta*, рис. 159), разница же в температуре почвы и воздуха на уровне агамы наблюдалась до 28°. Большая круглоголовка *(Phrynocephalus mystaceus)* взбирается на гребень барханов, где стоит, высоко поднявшись на ногах и то закручивая, то раскручивая хвост, как бы обмахиваясь. Температура здесь благодаря ветерку и экспозиции ниже, чем на склонах бугров. При этом еще раскрывается рот (для испарения). Такой образ поведения понятен, так как ящерицы не могут испарять воду кожей и регулировать этим температуру.

Млекопитающие (грызуны и хищники) тоже избегают высокой температуры, уходя в норы, так как они не могут, по причине отсутствия потовых желез, регулировать температуру испарением. В норе же температура в сравнении с температурой почвы бывает ниже более чем на 30°. Волк в пустыне, по устному сообщению Н. А. Смирнова, роет в песке яму, причем на той стороне ямы, которая обращена на север, делает логово во влажном слое песка и здесь отсиживается днем. В каменистой пустыне Бетпак-Дала волки, по нашим наблюдениям, укрывались в зарослях чия *(Lasiagrostis splendens)*, выходя на охоту за зайцами ночью. Также и зайцы в саксаульниках лежат днем в тени и начинают кормиться и бегать вечером. Оставленный на солнце зайчонок погиб у нас очень быстро. Птицы прячутся в тень или внутри кустов (славка — *Sylvia nana)*. Различие температуры почвы вне и внутри куста в полдень наблюдалось в 20°.

В глинистой пустыне можно наблюдать в разгар лета хохлатых жаворонков *(Galerida cristata)*, сидящих в тени телеграфных столбов рядами и перемещающихся по мере перемещения тени. Хохлатый жаворонок Сахары *(Galerida theklae)* и другой жаворонок — *Alaemon alaudipes*, будучи, как все другие жаворонки, по существу наземными, часто садятся на небольшие кустарники. Последний вид часто делает на них свое гнездо, что является совершенно исключительным среди семейства жаворонков. Этим же способом, по Хейм де Бальзак, избегают действия высоких температур пустынный ворон *(Corvus ruficollis)*, канюк курганник *(Buteo rufinus)*, средиземноморский балобан *(Falco biarmicus)*, в тех случаях, когда они живут в местах, где есть деревья.

Некоторые виды откладывают яйца прямо на почву, не делая никакого гнезда: рябки, дрофа-красотка, бегунки, авдотка, пустынный козодой, страус в Африке. Если даже птица сидит на яйцах, все же последние подвергаются действию высокой температуры окружающей почвы, а иногда и прямой инсоляции. Есть данные, заставляющие предполагать, что скорлупа яиц этих птиц обладает меньшей теплопроводностью и лучше предохраняет яйца от высыхания.

Многие позвоночные укрываются от высокой температуры в таких убежищах, как постройки человека, колодцы, ниши в скалах, пещеры и т. д. Таковы спутники человека в пустыне: голуби *(Columba livia)*, сыч *(Athene noctua bactriana)*, воробьи *(Passer)*; или жители пещер, как филин *(Bubo turcomanus)*. Хищники, как пустельга *(Falco tinunculus tinunculus)* или беркут *(Aquila chrysaetus chrysaetus)*, строят гнезда на северной теневой стороне останцовых горок, где и в полдень прохладно. Чекан пустынный *(Oenanthe isabellina)* в Средней Азии и *Oenanthe moesta* в Сахаре делают гнезда в норах грызунов, *Oenanthe leucopyga* и *O. lugens* в Сахаре — в углубленных скалах.

Беспозвоночные: мокрицы, многоножки, пауки, скорпионы, фаланги, лепизмы, уховертки, тараканы, сверчки, жуки, клопы, муравьи укрываются под камнями в начале лета, а позднее уходят глубже в землю. Они ведут себя, как *терофиты*. Многие саранчевые *(Acrididae)* выводятся из яиц весною, в конце весны или в начале лета, становясь взрослыми, когда откладываются яйца. Осенью и зимой взрослых особей этих видов не встречается. Иначе говоря, сухие и холодные месяцы проводятся в виде яиц. В песке живет масса жуков, личинок перепончатокрылых. Многие насекомые ночные. Лишь немногие (копры-навозники, златки) появляются и днем. Однако главную деятельность копры обнаруживают ночью. Взлет через правильные промежутки времени над землею, наблюдаемый у саранчевых, служит способом уйти на время от горячей почвы, охладиться. Именно приспособлением, имеющим задачей вывести организм из противоречия с резко уклоняющимся от оптимума температурным фактором, является суточная и сезонная цикличность в деятельности многих беспозвоночных и позвоночных. У первых иногда получаются парадоксальные циклы, когда imago появляется в массе в самое неблагоприятное время. Но их личинки (гусеницы бабочек, например) бывают в максимуме в период оптимальных условий. Imago же живут короткое время, откладывают яйца и гибнут.

Следующим климатическим фактором в пустыне является *ветер*. Ветер оказывает сильное разрушающее влияние на растительность, занося растения песком, выдувая песок и обнажая корни. Но он же разносит семена пустынных растений, обусловливая ряд приспособлений. У животных мы наблюдаем ряд приспособлений, создавшихся, вероятно, под контролем ветра как фактора среды.

Так, среди пустынных саранчевых мы видим «большой процент хорошо летающих форм: форм бескрылых в пустынных биоценозах нет совсем, а формы с зачаточными надкрыльями очень немногочисленны и приурочены главным образом к пескам или к каменистой пустыне предгорий» (Уваров, 1927).

Копры-навозники пользуются ветром для отыскания своей пищи — навоза и летят стаями к проходящему каравану. Птицы строят свои гнезда с подветренной стороны, укрепляя их с наветренной стороны камешками (толстоклювый вьюрок — *Erythrospiza*, *Scotocerca* и др.). Большая песчанка, высушивая собранное ею осоковое сено, протыкает его шпильками из *Astragalus confirmans* с наветренной стороны. Так как в пустынях мы видим резкие сезонные колебания температуры, и даже в пустынях южного типа, как, например, в Репетеке, зимние минимумы достигают —20° С, а на поверхности песка даже до —30°, а вдобавок к этому зимою дуют еще холодные ветры, то температурный фактор играет зимою в жизни животных значительную роль. Но к низ-

ким температурам животные приспособляются легче, чем к высоким, поэтому в Репетеке, например, Виноградовым и Аргиропуло (1939) было зарегистрировано около 100 видов животных, не впадающих в зимнюю спячку или временно выходящих на поверхность. Из млекопитающих здесь безусловно залегающими в спячку являются лишь ежи (*Hemiechinus albulus*, *Paraechinus hypomelas*), летучие мыши (*Chiroptera*) и из грызунов лишь пустынный тушканчик (*Eremodipus lichtensteini*). Среди зимующих в пустыне (например, в Репетеке) птиц многие прилетают сюда из горных зон, где они гнездятся летом, например, королек (*Regulus regulus*), вьюрок (*Fringilla montifringilla*), горихвостка (*Phoenicurus erythronotus*) и др. Некоторые птички встречались и в такие дни, когда ночью температура падала до —15°. Однако днем было тепло, на поверхности наблюдалось много насекомых, и птички — горихвостка (*Phoenicurus erythronotus*), чекан пустынный (*Saxicola deserti*) могли за день наедаться достаточно, чтобы сохранить необходимую температуру тела ночью. Теплые дни дают возможность становиться деятельными и выходить на поверхность даже некоторым ящерицам и змеям (*Eremias grammica*, *Eremias velox*, *Agama sanguinolenta*, *Taphrometopon lineolatum* и т. д.). Выходят на поверхность в теплые дни и многие насекомые.

Вполне естественно, что при холодных ночах большая часть зимних животных пустыни являются животными дневными. Лишь среди млекопитающих чаще встречаются животные ночные: тушканчики (*Dipus sagitta*, *Paradipus ctenodactylus*), полуденная песчанка (*Meriones meridianus*), дикобраз (*Hystrix hirsutirostris*), барханный кот (*Felis margarithae*) и другие хищники. Насекомые вовсе не встречаются ночью в пустыне зимою. Связь жизни с ходом температуры в пустыне выражена очень ясно.

Почвенные или эдафические факторы также являются факторами отбора, вызывая ряд приспособлений. Каждый вид почвы предъявляет свои требования. Песок требует приспособления для бегания по нем и для рытья. Мы видим у обитателей песчаных пустынь ряд приспособлений для того и другого. У многих ящериц (*Scapteira*, *Crossobamon*, *Phrynocephalus mystaceus*) развиваются роговые гребни на пальцах, у сусликов (тонкопалый — *Spermophilopsis leptodactylus*) и тушканчиков (гребнепалый — *Paradipus ctenodactylus*) на пальцах развиваются длинные волосы и роговые выросты. У многих членов пустынных биоценозов, главным образом у грызунов, и у некоторых ящериц (*Chlamydosaurus*, а в прошлом — у динозавров) развивается двуногость и целый ряд приспособлений в органах и способах движения. Обитатели песка обладают обычно способностью рыть (устройство лапы) и зарываться, «тонуть» в песке при помощи боковых движений и увеличенной чешуи на боках (*Phrynocephalus mystaceus*). Змеи зарываются при помощи головы, и мы видим у некоторых треугольную заостренную форму головы (у *Lithorhynchus*). У зарывающихся ящериц развиваются чешуи вокруг глаз.

Интересно, что одинаковые приспособительные черты развиваются у живущих на песках представителей разных семейств. Так, гребни на пальцах развиты у *Phrynocephalus* (*Agamidae*), *Scapteira* (*Lacertidae*), *Gallisaurus* (*Iguanidae*), *Teratoscincus* (*Geckonidae*).

Глинистая почва представляет для рытья больше препятствий. Это одна из причин меньшего развития здесь роющих форм. Каменистая представляет этих препятствий еще больше. Соленая почва также неблагоприятна, и мы видим, например, у кенгуровой крысы (*Dipodomys*) приспособление в виде маслянистых выделений тела, защищающих последнее от соли. Такое же обилие сальных желез и у нашей слепушонки.

Форма тела у саранчевых пустыни соответствует той обстановке, в которой данные виды живут. Уваров (Uvarov, 1938) различает среди саранчевых пустыни четыре экологических группы, основные черты организации которых являются адаптивными. Различаются эти группы, живущие в открытых равнинах, на каменистых склонах сухих пустынных гор, на деревьях и кустарниках и на злаках (как *Aristida*, например) отношением между шириной и высотою тела, строением конечностей, развитием скульптурных выростов на теле и волосатости, различной окраской, всегда соответствующей окраске фона. Каждый тип, согласно Уварову, вырабатывался исторически в определенных условиях среды. Этим типы помогают читать историю фауны саранчевых пустыни, так как развивались они в определенных условиях.

Роль растительности, как биотического фактора, уже затронута выше. Бедность растительного покрова вызывает общую бедность животного мира: при малом количестве органического вещества, продуцируемого растительностью, животные компо-

ненты ценозов, консументы, не могут быть многочисленными. Слепушонка, тщетно пытающаяся проникнуть в коренную пустыню, служит тому примером. Открытость ландшафта есть один из контролирующих факторов, вызвавших к жизни развитие бегунов: антилоп, джейранов, сайгаков, дроф, куликов-бегунков, саксаульной сойки. Тот же фактор, не дающий защиты от врагов, угрожающих сверху, и от других, участвовал в создании подземного или полуподземного образа жизни у многих обитателей пустыни. Эфемерность растительности глинистой пустыни создала летнюю спячку черепахи, желтого суслика, подкаменной фауны беспозвоночных. Пустыня, комплекс ее факторов представляют массу противоречий с «условиями существования» животных, и животные пустыни должны обладать рядом адаптаций в организации, физиологии и поведении, чтобы эти противоречия снять.

В целом мы видим в пустыне суровую борьбу за жизнь. И эта борьба выражается в жестком отсеивании средою того, что не соответствует физическим факторам, составляющим пустыню. Сурова борьба за жизнь и между особями одного вида, для которых среда не доставляет обильного питания, удобных мест для гнездования и т. д. Этим объясняется малая численность каждого вида кроме быть может мелких ящериц. Сурова должна была бы быть и борьба между близкими видами по той же причине, и мы не видим, чтобы близкие виды жили в пустыне рядом. Каждый вид занимает здесь свой уголок, всеми способами защищаясь от тяжелых физических и биотических факторов. Отбор создает ряд приспособлений у животных: и морфологических (большие уши у ночных животных, лапы), и физиологических, и в поведении. Пустыня населена специфически приспособленными формами.

Одним из приспособлений является так называемая «пустынная» окраска. Большинство, почти все животные пустыни окрашены под цвет окружающей среды. Но ряд фактов не позволяет признать в «пустынной» окраске во всех случаях покровительственную. Она может быть и часто является такой, но сомнительно, чтобы она всегда развивалась как таковая. Правда, мы еще очень многого не знаем об экологии различных видов, а следовательно, и о возможном значении окраски. Имеется ряд фактов, которые не могут быть объяснены, как имеющие защитное значение. Такие факты наблюдаем мы и на пустынной фауне.

Бледный, «пустынно» окрашенный хомячок — *Peromyscus crinitus stephensi* из пустынь юго-запада США живет на темной лавовой почве. Летучие мыши пустыни бледны, как и другие животные последней, но для них их окраска не может иметь никакого покровительственного значения, ибо они летают ночью, днем скрываются в полной безопасности в пещерах, трещинах скал, на чердаках, добычу — насекомых — ловят на лету и сами не имеют врагов. Далеко не всегда ясно, как окраска может быть покровительственной для ночных животных, а многие из животных пустыни — ночные. Какой покровительственный смысл может иметь бледная подошва? И какая польза пустынному скунсу (в США) от более широкой, чем у непустынных сородичей, белой полосы на спине? Какую пользу в смысле укрытия может извлечь кенгуровая крыса *(Dipodomys)* (Grinell, 1922) из чуть-чуть более широкой полосы по бокам хвоста, которая постепенно увеличивается по мере удаления животного от влажного морского берега в сторону сухой пустыни в Калифорнии? И для чего нужна покровительственная окраска большой круглоголовке или рябкам, если они своим поведением выдают себя при первом приближении опасности, например человека? Не доказано, чтобы «пустынно» окрашенные саранчевые меньше подвергались нападению врагов (птиц, зверьков, ящериц), чем ярко и контрастно окрашенные, живущие тут же рядом.

Несомненно, что в целом ряде случаев соответствующая фону окраска является защитной. Выше, в главе об адаптациях, были приведены наблюдения и эксперименты, это подтверждающие. Есть в литературе указания, что жаркий и сухой воздух, увеличивая количество образующихся в теле феомеланинов и способствуя исчезновению эвмеланинов, ведет к образованию желтопустынной окраски, тогда как сильный холод подавляет развитие феомеланинов и эвмеланинов, в результате чего образуется белая окраска.

Но удачные быть может попытки понять окраску физиологически не лишают окраску покровительственного значения там, где она его имеет. Однако, «пустынная» окраска может иметь и другое значение, например, играть роль в терморегуляции, т. е. тоже создаваться путем естественного отбора. Саранчевые пустыни с их ярко выраженной гомохромией представляют в этом отношении благодарнейший объект для изучения

этой увлекательной проблемы. Но о последней, как выразился Уваров (1938), многие больше рассуждают, чем ее изучают.

Вышеизложенное показывает, что пустыню населяют определенные типы животных (как и растений), обладающие рядом черт, адаптивных в данных условиях. В пустыне живут, не говоря пока об историческом факторе, те или иные виды растений потому, что они могут в ней жить, не вступают в непримиримые противоречия с физическими факторами среды, как климат, почва. А животные кроме того могут найти в растительности пустынь нужные им пищу, убежище, некоторые — места для размножения. Биоценоз пустыни — это ее население, адаптированное к ее условиям, определяемое прежде всего отсевом со стороны факторов среды.

Сукцессионные процессы в пустыне. Влияниесредына животных и на состав пустынных биоценозов очень ярко выражается в сукцессионных процессах, происходящих в пустыне. Пустыня — не застывшее явление: в ней все время идут процессы перестройки. Даже достигнув «завершающей» стадии, или climax, пустыня нередко вновь возвращается к начальной стадии своего развития, чтобы начать жить снова. Во всех 4 видах пустыни идут сукцессионные процессы, притом различно в северных и южных

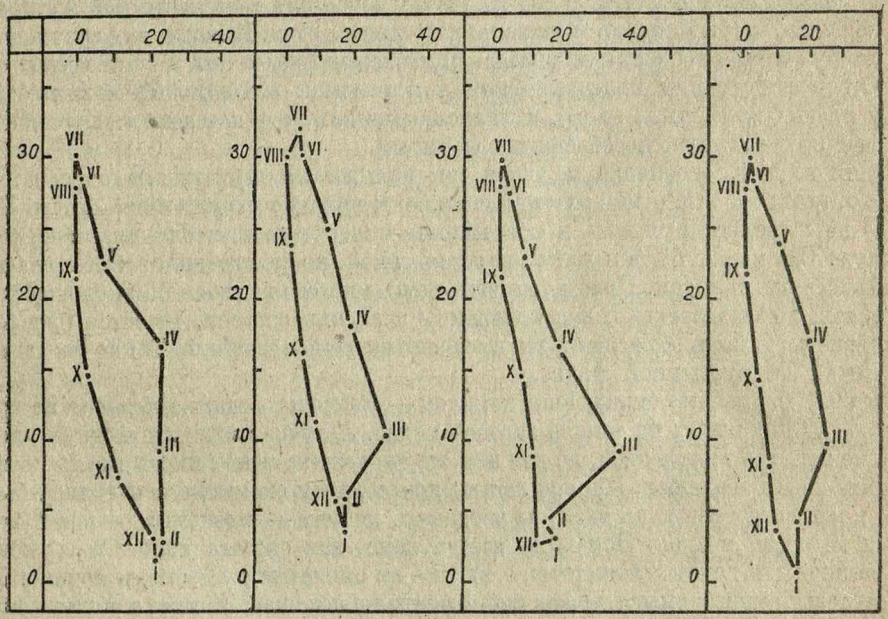


Рис. 160. Климограммы 4 пунктов южных пустынь Средней Азии. (По Кашкарову.)

пустынях, и каждая стадия развития имеет свои биоценозы, состоящие из своих растительных и животных компонентов (Кашкаров и Коровин, 1934). Северные и южные пустыни Средней Азии отличаются характером своих сообществ. Отличия эти, создавшиеся в процессе исторического развития, вызываются прежде всего: а) неодинаковым количеством осадков, б) неодинаковым распределением их среди года, в) различиями в температурах (рис. 160 и 161). В зависимости от этих моментов отличаются и заключительные или климатические ценозы северных и южных пустынь, а также и весь ход сукцессионного процесса. Рассмотрение здесь этих отличий завело бы нас слишком далеко. Скажем только одно. Мы различаем в «зоне жизни», именуемой жаркой пустыней, ряд биотопов: барханные пески, бугристые пески, закрепленные выровненные пески, такыри, солончаки, саксауловые заросли, тугаи и т. д. Все эти биотопы представляют собой различные стадии развития пустыни, каждой из которых соответствует свой биоценоз.

В целом пустыни Средней Азии представляют собой сложную мозаику этих стадий. Стоит измениться тому или иному фактору, и меняются биоценозы. В зависимости от стадии развития продвигаются в пустыню те или иные экологические формы, а также виды северного или южного происхождения. А движущими силами в изменении среды обитания являются или физические силы, например аэродинамического порядка, или

собственное развитие самого биоценоза изнутри. Примером первых может служить раздувание останцов в центральных Кара-Кумах. Ветер сортирует почвенные частицы, в зависимости от этого образуется мозаичное распределение растительности и мозаичное распределение животных, входящих в состав биоценоза: группировки песчаных форм сменяются группировками из обитателей биотопов глинистых и каменистых, и тогда сами виды изменяются. И эти группировки существуют рядом, бок о бок. Пример изменения ценоза благодаря самодвижению, процессам внутреннего развития мы видим в третьей стадии сукцессии в песчаной пустыне, когда травы высушивают песок и вызывают гибель кустарников, а им деятельно помогают в этом большие песчанки. Эволюционные изменения тех или иных входящих в биоценоз видов также могут вести к изменению всего биоценоза.

Структура биоценозов пустыни и их экология. Так в вечном движении, в зависимости от причин внешних и внутренних, находятся биоценозы пустыни. Среда и био-

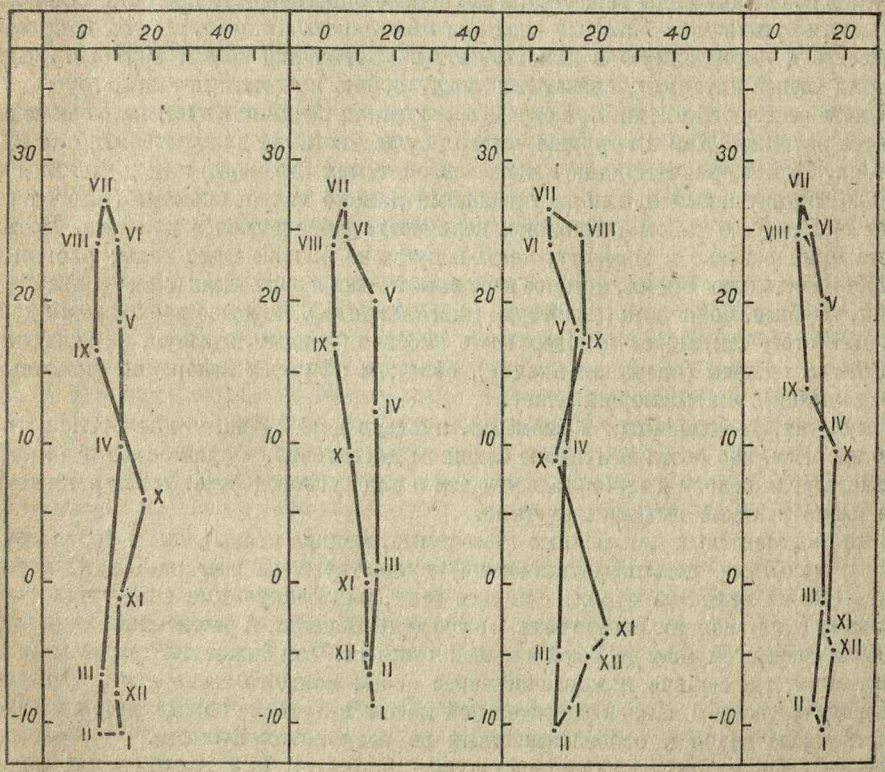


Рис. 161. Климограммы 4 пунктов северных пустынь Средней Азии. (По Кашкарову.)

ценоз тесно связаны, взаимно проникают друг друга. Среда создает (отбором) группировки животных и их «жизненные формы». Что касается «структуры» биоценоза пустыни, то, как и в большинстве других биоценозов умеренных стран, мы видим здесь некоторое ядро, состоящее из оседлых форм, предоминантов. Это особо важные, особо характерные формы, наиболее приспособленные к условиям существования в пустыне. К таковым в южных пустынях Средней Азии относятся джейраны, кошки, грызуны, ящерицы и змеи, саксаульная сойка. Вокруг этого ядра группируются сезонные формы. Большинство из них прилетные, гнездящиеся, как пустынный ворон, пустынная славка, чеканы, рябки, зуйки и т. д.; другие заглядывают в пустыню случайно, летом, например, луни, коршуны, кулики, или зимой — вороны, грачи, скворцы, болотная сова, дербник, мохноногий сарыч и другие. И, наконец, через пустыню тянутся весною и осенью многочисленные пролетные птицы.

Само собою разумеется, что лишь среди предоминантов и гнездящихся сезонных форм будут находиться характерные для пустыни и влиятельные (influent) формы или влиятельные в определенный период благодаря обилию (subinfluent). Лишь среди этих

форм следует искать характерные для пустыни «жизненные формы», обладающие приспособительными признаками.

Рассматривая органическое население пустыни как огромный биоценоз, мы найдем в нем те взаимоотношения между членами, о которых сказано выше. Он представляет собой создавшуюся в течение колоссального периода борьбы за существование и естественного отбора подвижную систему, систему, непрерывно изменяющуюся (сезонная смена аспектов, колебания видов по годам, сукцессионные изменения), но все же в течение длительного времени сохраняющую относительную целость, относительное равновесие.

Борьбой и отбором создано то взаимодействие, которое существует между различными членами биоценоза пустыни. Животный мир пустыни вместе с растениями представляет собой нечто вроде сети, где каждая петля связана с остальными или непосредственно или через посредство других, с одними тесно и неразрывно, с другими более рыхло. Вся эта сеть служит сложным трансформатором солнечной энергии, воды и воздуха в различные виды вещества, в различные виды энергии, проявляемые в жизнедеятельности организмов. Каждый член этого биоценоза питается другими, превращая их вещество и накопленную в них энергию в другой вид того и другого. Создается целый ряд «цепей питания», связанных между собою в «циклы питания».

В основе всех цепей питания, в основе всего цикла питания в пустыне, всех ее видов, находятся растения. Как ни трудны условия существования для растений, они преодолевают их. Густой, разветвленной корневой системой (эфемеры) или длинными горизонтально протянувшимися, или же уходящими далеко вглубь корнями (многолетники) достают они воду, в таком ничтожном количестве имеющуюся в пустыне. Время их расцвета приноровлено к моменту, когда в пустыне больше всего воды; растения эти замирают на остальное время, которое переживают или в виде семян (эфемеры) или в виде луковиц, клубней, корневищ (некоторые многолетники). Бережно расходуется добытая влага. Для этого сокращается поверхность листьев (кандым, саксаул, эфедра), листья покрываются пушком (песчаная акация), облаком эфирных испарений (полынь) или солью (солянки), впитывающей влагу.

Но и таких, уменьшенных в размерах, листьев достаточно, чтобы поглощать солнечную энергию, ибо света в пустыне слишком достаточно, и с помощью этой энергии расщеплять углекислоту и накоплять углерод в виде углеводорода. Это первая ступень, первое звено в цикле питания пустыни.

Целый ряд животных как мелких (насекомые, мелкие птицы), так и более крупных (грызуны, копытные, домашние животные) существует за счет растений, которыми питается. Из их вещества строят они свое тело, запасенную ими солнечную энергию превращают они в энергию своего тела, в свою деятельность. А растительноядные животные в свою очередь служат добычей и пищей хищных. Чем ближе мы при этом к началу цепи питания, тем мельче и многочисленнее особи каждого звена цепи. Относительной незначительностью запаса растительной массы в пустыне определяется и незначительность числа видов и особей животных во всех видах пустыни.

Возьмем цепь питания, заканчивающуюся беркутом или канюком-курганником. Последних птиц немного. Большое пространство надо пройти по пустыне, чтобы встретить гнездо этих хищников, особенно более крупного беркута. Чем питается беркут? Джейраны, зайцы, суслики, песчанки, мыши и разные птицы служат ему пищей. Он крупнее и малочисленнее всех их. Также канюк-курганник и даже пустельга, которые кроме грызунов прихватывают и ящериц и насекомых, крупнее своей добычи. Насекомые питаются или другими насекомыми, если это хищники, или едят растительную пищу. И масса последней, конечно, гораздо больше, чем масса какой бы то ни было группы животных.

Так и всякая другая цепь: в основе каждой цепи находится большая масса растений, выше — меньшая масса растительноядных форм, еще выше — еще меньшая масса плотоядных, и т. д. Получается то, что может быть названо «пирамидой чисел». И в каждой цепи увязаны все организмы так, что, если тронуть одно звено, то в большей или меньшей степени изменится другое. Уничтожьте саксаул. Целый ряд насекомых, питающихся саксаулом, исчезает. Уменьшится число птиц, в диэту которых входили эти насекомые, также и тех, что гнездились на саксауле.

Но не только в одной цепи связаны все звенья. Звенья одной цепи связаны со звеньями другой, а эти со звеньями третьей и т. д. Песчанки и желтые суслики уничто-

жают осоку и разрыхляют пески, ветер приводит их в движение. Целый ряд насекомых исчезает, исчезают и насекомоядные птицы. Но исчезают вместе с тем и сами песчанки. Исчезают хищники, как звери, так и птицы, которые ими питались. Хищники начинают питаться ящерицами. Уменьшение числа ящериц ведет к увеличению числа насекомых. Это увеличение вызовет увеличение числа насекомоядных птиц и т. д. Изменения звена одной цепи питания вызывают изменения во всем цикле. Бесконечно долгое время слагались цепи и циклы питания пустыни и продолжают поддерживаться тем, что составляет самую жизнь биоценоза. «Борьба», «конкуренция», гибель одних и торжество других видов создали и продолжают поддерживать ту подвижную, постоянно изменяющуюся систему, которую мы называем биоценозом пустыни.

Но никому, кто знает пустыню не из книг, кто видел ее, изучал и реально представляет себе существующие между членами биоценоза пустыни связи, степень их прочности, не придет в голову называть пустыню организмом. Биоценоз пустыни это ее население. Оно представляет известное целое, но это целое совсем другого порядка, на ином принципе построенное, нежели то целое, которое называется организмом.

Человек в пустыне. Человек со своими стадами в некоторой мере (конечно, не в том смысле, как животные!) также входит в эту систему, входит в биоценоз пустыни как член и как фактор. Там, где скот вытопчет закрепленные пески и они превратятся в сыпучие барханы, как мы это видим в окрестностях колодцев, исчезают птицы, и все цепи нарушаются, разрываются. И сам человек со стадами должен уходить на другое место. Но, с другой стороны, навоз домашнего скота дает приют и пищу для целого ряда насекомых, а они привлекают птиц. И сам человек, его постройки, в особенности же собираемая им вода, привлекают ряд животных, создают новые цепи питания.

Климат, почва и организмы увязаны в пустыне. Вторжение сюда нового фактора: изменение климата или водоснабжения, человека с его мероприятиями — должно повлиять на биоценоз пустыни, повлиять больше или меньше на всех его членов. А так как человек с его стадами занимает в этом биоценозе не последнее, а руководящее место и для него далеко не безразлично состояние биоценоза в целом, то, изменяя пустыню в целях ее освоения своими мероприятиями, он должен на основе знания предвидеть те изменения, которые он вносит в биоценоз, должен направлять их. Если мы хотим подчинить себе пустыню, надо тщательно изучать этот своеобразный биоценоз, разобрать его на все его составные части, цепи и звенья, понять их взаимную зависимость.

Пустыня прежде всего бедна. И первым шагом нашим должно быть ее обогащение. Мы должны интенсифицировать ее жизнь, ввести туда такие формы жизни, которых пустыня не имеет, но которые нужны нам. Это прежде всего по линии растениеводства и животноводства. Чтобы этой цели — обогащения пустыни — достигнуть, нам необходимо знать условия жизни в пустыне.

Мы уже смогли приступить к освоению пустыни не на основе простого опытничества, эмпиризма, а вооруженные наукой, пониманием взаимоотношений между организмами пустыни и средою, а также между организмами. Это понимание оказалось полезным и в рационализации животноводства и при внедрении в пустыне земледелия. На примере экологии каракульской овцы, приведенном выше, мы видели значение экологии в развитии пустынного животноводства. Оно имеет свои специфические особенности, весьма отличные от животноводства в районах с иным климатом, с иными пастбищами. То же самое относится и к внедрению в пустыню земледелия. Обычные для земледельческих районов меры культурного воздействия не годятся для поднятия интенсивности жизненного процесса в пустыне. Такие попытки заранее были бы обречены на неудачу. Необходимо учитывать все особенности пустыни, применять здесь такие агротехнические мероприятия, которые парализовали бы отрицательное действие факторов пустыни; надо найти пути для использования тех возможностей, которые подчас лишь на короткое время представляет пустыня для роста растений. Надо выбрать соответственные растения с наименьшими противоречиями с условиями пустыни. Одним словом, при освоении пустыни необходимо максимально использовать данные экологии.

Уже достигнутые советской наукой в этом отношении результаты (рис. 162 и 163) подтверждают справедливость сказанного (Малюгин, 1935, Семевский, 1937).

Необходимо учитывать и роль животных в биоценозе, и не только домашних, но и диких. Изложенные выше данные о роли грызунов на пастбищах наглядно это доказы-

вают: мы будем иметь гораздо более продуктивные пастбища в пустыне, если мы учтем эту роль. Другой пример. Для обогащения пустынных пастбищ северного типа может быть рекомендован сибирский житняк (*Agropyrum sibiricum*). Это растение возобновляется в природе при помощи семян. Но пока семена еще молодые, мягкие, их охотно

Рис. 162. Из результатов работ Приаральской станции — Кормовой арбуз «Азовский пудовик». Орошаемый участок. Урожай — 533 центнера с 1 га. (По Малюгину.)

поедает скот, а когда семена созреют и осыплются, они растаскиваются многочисленными в местах его произрастания муравьями и песчанками. Поэтому для поддержания урожаев этого злака и для внедрения его в новые районы необходимо делать подсев семян, и делать это поздней осенью или зимой в мокрый снег. Тогда семена прорастут весной быстро, пока муравьи и песчанки не начнут свою деятельную жизнь.

Рис. 163. Просо «Виктория». Неорошавшийся участок. Урожай 14,2 центнера с 1 га. (По Малюгину.)

При внедрении в пустыни (жаркие и холодные) сельского хозяйства необходимо учитывать роль ряда животных, которые никогда не были вредителями, но с появлением посевов собираются массами к последним из окрестностей пустыни и становятся вредителями.

Пустыни при их обширности могут быть местом для интродукции и акклиматизации тех или иных охотопромысловых животных. Для осуществления этого необходимо хорошо понимать весь пустынный комплекс.

Происхождение фауны пустынь. На основе экологического изучения пустыни, ее биоценозов, мы можем задать себе вопросы: откуда возникла фауна пустынь Средней Азии, как и когда она создалась, какие прошла ступени развития, куда идет развитие.

Ответ на эти вопросы не только крайне интересен, он важен для нашей практики. Зная историю пустыни и ее законы, мы можем понять естественное будущее пустыни, можем легче подойти к практическим вопросам овладения ею.

Можем ли мы что-нибудь знать о том, как шла история развития животного мира наших пустынь? Остались ли нам какие-либо документы, по которым мы можем судить о прошлом?

Вспомним прежде всего: нельзя разбирать историю животного мира, историю биоценоза без внимания к окружающей среде; его историю надо рассматривать в связи с историей среды физической и растительной. Об изменениях физической среды мы получаем данные от геологов и наблюдая современные изменения этой среды. Такие же наблюдения над изменением растительности в настоящее время дают нам ключ к пониманию изменений ее в прошлом. И, наконец, третье положение: зная зависимость животных от растительности, зная, в какие ценозы они организуются, мы на основе знания истории растительности сможем составить себе представление об истории животного мира пустыни.

Для примера ограничимся историей песчаных пустынь и так как нельзя сразу говорить о всех пустынях Туркестана, ибо происхождение их различно, возьмем историю центральных Кара-Кумов.

Геологическая история их нам ясна. Они — дно Арало-Каспийского моря, еще недавно, в послетретичное время, покрывавшего занятую Кара-Кумами (а вероятно и Кызыл-Кумами) равнину. Море ушло не сразу. В более глубоких впадинах долгое время еще оставались большие тихие водоемы. Когда море ушло окончательно, на месте его остались пески, а в более глубоких местах — глинистые отложения. Возможно и пресноводное происхождение последних в последовавшую за отходом моря эпоху. И поныне в песках центральных Кара-Кумов находятся раковинки морских, каспийских корненожек, а в солоноватых водах колодцев, т. е. в грунтовых водах, до сей поры живут, хотя и сильно измененные столь необычайными условиями, те же корненожки (Б р о д с к и й, 1929).

Песок высыхал, ветры передвигали его, нагромождали в виде барханов. Глинистые отложения, высыхая, дали начало такырам. Растительности, конечно, первоначально еще не было, мы имели начальную, исходную, стадию сукцессии; но растительность не замедлила появиться и начала развиваться дальше. Какими путями, какими этапами? Об этом говорит нам наблюдение над развитием растительности песков в настоящее время, наблюдение над современным течением сукцессий.

Мы видели, что скот или песчанки могут быть причиной раздувания песков, превращения их в барханы. Получается то состояние, которое получалось после ухода моря. Что же дальше? Ботаники указывают следующие стадии развития песков.

На первоначально голых подвижных песках появляется первый пионер — селин *(Aristida pennata)*. Он устроен так, что может поселиться там, где еще не могут поселиться другие растения. Количество селина увеличивается. Присоединяется песчаная акация и некоторые немногочисленные кустарники.

Почва начинает становиться суше, песок уплотняется. Появляется осока и новые кустарники, а старые отмирают; появляется песчаный саксаул, развивается саксауловый лес. Осока достигает наибольшей густоты; пески успокоились, но начинают осолоняться под влиянием саксаула. На смену песчаному в некоторых случаях приходит солончаковый саксаул, а дальше может получиться вымирание саксаула и преобразование бугристых или грядовых песков в более ровную «песчаную степь» со злаками и осокой без всяких кустарников. В других случаях солончаковый саксаул не появляется, а деятельность трав и песчанок высушивает почву, ведет к отмиранию кустарников, и сукцессионный процесс начинается снова.

А фауна? Она связана теснейшим образом с растительностью. Ее развитие следует за последней.

Когда море только что ушло и среди голой песчаной равнины большими и малыми пятнами расстилались последние его остатки в виде соленых озер, то жизни нигде кроме как в последних не было. А в озерах уже вскоре должно было развиться немало мелких беспозвоночных, служащих пищей водным и прибрежным птицам. Вероятнее всего, та же фауна обитала на этих озерах, какую мы видим и сейчас на некоторых соленых озерах в тех же Кара-Кумах и в более северных пустынях.

Наземной фауны сперва не было. Затем постепенно из соседних пустынь мигрируют сюда некоторые виды, которые могут уже найти себе пищу и приют. Это — формы, питающиеся семенами трав и насекомыми, связанными с ними. Вероятно, в это время по берегам озер рос камыш и в нем распевали пеночки-камышевки. Потом, когда разви-

лись сильно кустарники и саксаул, проникают сюда виды древесные, связанные с лесом. Распространение, миграция и инвазия шли по «экологическим желобам».

Мигранты проникают не только с юга и востока (пустынные формы), но и с севера (лесные формы). Приспособляются, изменяются (путем автономной миграции), дают местные формы, подвиды и виды. У одних изменения ушли дальше, коснулись строения, у других — лишь окраски, у третьих изменились только привычки, а четвертые и вовсе не изменились.

Конечно, кроме немногих широко распространенных и очень выносливых форм сюда могли переселиться лишь такие виды, которые уже обладали способностью жить в пустыне. Это были виды соседних персидских, палестинских и североафриканских пустынь. Из пустынь Центральной Азии сюда могли перебираться лишь немногие виды, ибо их отгораживали высокие горы. И притом могли переселяться такие виды, которые мало зависят от климата, а больше от почвы (например роющиеся), так как климат центральноазиатских пустынь иной, нежели среднеазиатских. Последний ближе к климату северной Африки и вообще средиземноморских стран.

Позднее ряд различных видов вошел в пустыню вместе с человеком. Это его нахлебники и сожители. Зимние формы и пролетные — случайные гости.

Мы еще мало знаем пролетные пути, а то мы наверное обнаружили бы и здесь закономерность; почему одни виды летят через пустыню центральных Кара-Кумов, а другие нет.

Куда идет развитие пустынной фауны? Туда, куда идет развитие растительности: к степи (как думают некоторые) с ее жаворонками или к саксауловым лесам (как думают другие) с их бедной фауной?

Надо еще много изучать пустыню и всегда иметь в виду размах развития экономики как важного фактора, преобразующего лицо земли. Но экологический анализ отдельных видов жизненных форм и биоценозов, составляющих фауну, один из основных путей для решения вопроса о генезисе последней. Генезис фаун, перемещения в пространстве их элементов, образование эндемиков — все это происходило под давлением и под контролем среды. И без экологического рассмотрения, одним статистическим методом, как это делают многие зоогеографы, многого в понимании фауны не достигнуть. Зоогеографы слишком часто забывают о динамике, о процессах, рассматривая фауны как нечто законченное, как статическую систему.

Таким образом пустыня представляет хороший пример природного комплекса, иллюстрирующего основные положения аутэкологии и синэкологии. На примере животных (и растений) пустыни мы видим, как среда и организм проникают друг друга, то вступая во временную гармонию, то представляя резкие противоречия, из которых организм, каждый приспособительный тип выходит по-своему. Крайность условий, господствующих в пустыне, создает резко выраженные морфологические и физиологические адаптации, а также адаптации в поведении, выводящие животных из возникающих противоречий. Поэтому жить в пустыне, войти в биоценозы пустыни, могут лишь особо приспособленные формы. Биоценозы пустыни бедны. Создались они путем жестокого отбора, прежде всего со стороны физических условий. Но одновременно входившие в пустыню виды приспособлялись и друг к другу. В биоценозах пустыни особенно ясны цепи питания, составляющие основу структуры всей жизни биоценоза. Пустыня дает нам хорошие примеры быстро протекающих сукцессионных процессов. На фауне пустыни можно видеть значение экологии в объяснении истории фауны и распределения животных.

ЛИТЕРАТУРА

На русском языке

Азаров С. Г., Гиссарская овца, Москва 1928, стр. 41.

Алексеева Г. И., Влияние некоторых факторов внешней среды (температуры и относительной влажности воздуха) на рост и развитие молодняка свиней, 1939, рукопись, диссертация, стр. 1—223.

Алехин В., Что такое растительное сообщество?, 2 изд., 1928.

Алехин В. В., География растений, 1938, стр. 1—328.

Андрушко А. М., Деятельность грызунов на сухих пастбищах Средней Азии. Диссертация, изд. ЛГУ, 1939, стр. 1—154.

Андрушко А. М., Ланге Н. О., Емельянова Е. Н., Экологическое исследование рептилий в Туркменистане. Вопросы экол. и биоценол., № 4, 1938.

Аристотель, «О частях животных», русск. перевод, 1937.

Анци Джироламо, Сельскохозяйственная экология (русский перевод), Москва—Ленинград, 1932, стр. 1—344.

Балабан Г. И. и Ибраимов, Основные принципы посезонной смены пастбищ в каракулеводстве Средней Азии, Вопр. экол. и биоцен. № 5, 1938.

Баскина В. и Фридман Г. Статистическое исследование животного населения двух сообществ Камской поймы, Труды Биол. научно-иссл. ин-та и Биолог. станции при Пермском гос. ун-те, т. 1, вып. 2—3, 1928, стр. 183—295.

Беклемишев В. Н., Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ, Труды по защите растений, т. I, вып. 2, 1931.

Беклемишев В. Н., Суточные миграции беспозвоночных в комплексе наземных биоценозов, Труды Пермск. биол. научно-исслед. ин-та, т. VI, вып. 3—4, 1934.

Беклемишев В. Н. (при участии Н. Шипициной, В. Половодовой, П. Набоких), К методике количественного учета личинок *Anopheles* в зарослях растительных водоемах, Паразитологич. сборн. зоол. ин-та Акад. наук СССР, IV, 1934, стр. 43—63.

Беклемишев В. Н., Проблема типизации малярийных очагов и некоторые типы малярийогенных ландшафтов СССР. Совещ. по паразитолог. проблемам, 1939, стр. 7—12.

Беляев, Г. М. и Бирштейн, Я. А., Осморегуляторные способности каспийских беспозвоночных. К вопросу об акклиматизации в Каспийском море кормовых беспозвоночных, Зоол. журн., т. XIX, в. 4, 1940, стр. 548—575.

Берг Л. С., Номогенез, 1922, стр. 1—306.

Берг Л. С., Ландшафтно-географические зоны СССР, 1931, стр. 1—400.

Берг Л. С., Яровые и озимые расы у проходных рыб. Изв. Акад. наук СССР. Отдел математ. и естественн. наук, 1934.

Бернар Клод., Введение и изучение экспериментальной медицины, 1866, стр. 170.

Бируля И. Б., Метод пробных площадок. На защиту урожая № 7, 1934.

Бируля И. Б., Экологические закономерности распределения малого суслика *(Citellus pygmaeus* Pall) в пространстве. Сборн. научно-исслед. ин-та зоол. МГУ, 1936, № 3, стр. 117—143.

Бодров В. А., Полезащитное лесоразведение, 1937, стр. 1—269.

Бойцов Л. В., Котиковое хозяйство, 1934, стр. 1—195.

Бойцова М. К., Животное население нижних ярусов лишайникового бора, Ученые записки Пермского гос. у-та, отд. 4, естеств., вып. 1, 1931. Стр. 7—152.

Болдырев В. Ф., Бухгейм А. Н., Попов П. В., Савздарг Э. Э., Свириденко П. А., Тутиков В. К., Основы защиты с.-х. растений от вредителей и болезней, ч. 1, 1936, стр. 1—774.

Борзенков, «Чтения по сравнительной анатомии», Ученые записки московск. у-та, 1884, стр. 1—144.

Бородин Л. Н., Промысловые виды из отряда пластинчатоклювых. Труды Верхне-вычегодск. эксп., 1932, стр. 178—183.

Браунер А. А., Об акклиматизации в южнорусских степях, 1928.

Браунер А. А., Очерк акклиматизации с.-х. животных в причерноморско-азовских степях. Бюллетень державной племенной книги красного немецкого скота, Одесса, 1928.

Бродский А. Л., Фауна водоемов пустыни Кара-Кум. Труды Среднеазиатск. гос. у-та, сер. XII-с, вып. 5, 1—36, 1929.

Бродский А. Л. и Яковская А. И., Материалы к познанию почвенной фауны Средней Азии, ч. II. Почвенная протофауна в пустыне Кара-Кум, стр. 1—36, 1929. Труды Ср.-Аз. гос. у-та.

Буковский, В. Экологические расы браконид (Hymenoptera, Braconidae) в зависимости от питания за счет различных хозяев. Энтом. обозр. XXV, 1933, № 1—2. Стр. 83—88.

Вавилов Н. И., Ботанико-географические основы селекции, Акад. с.-х. наук им. Ленина. Всесоюзн. и-т растениеводства НКЗ СССР, 1935, стр. 1—60.

Вакуленко (Снигиревская) Е. М. Новое в методике количественного учета млекопитающих, Природа. 1939. 1929, № 2, стр. 100—102.

Варминг Е., Ойкологическая география растений. Русск. перев. 1901, стр. 1—538 (на датском языке книга вышла в 1895 г.).

Варшавский, С. Н. и Крылова, К. Т. Экологические особенности популяции малого суслика *(Citellus pygmaeus)* в разные периоды жизни. Зоол. журн., т. XVIII, вып. 6, 1939, стр. 1026—1047.

Вейцман Х. С., К вопросу о некоторых биоценолог. понятиях, Вопр. экол. и биоц. № 3, 1936, стр. 68—79.

Веприков П. Н., Опыление сельскохозяйственных растений, 1936, стр. 1—199.

Верещагин Н. В., Опыты разведения кроликов на воле. Вопр. эколог. и биоценол. № 3, 1936.

Верещагин Н. К., Опыты акклиматизации нутрии на юге СССР, Азербайджан, филиал Акад. наук, 1936. Стр. 5—65.

Вернадский, Труды Почвенного комитета при 1 отд. Вольно-экономического об-ва, вып. 1, доклады, стр. 28—29. Приведено по Глинка К. Д., Почвоведение, 1927, стр. 36.

Виноградов Б. С., Материалы по динамике фауны мышевидных грызунов СССР, Ленинград, 1934, стр. 1—62.

Виноградов Б. С. и Аргиропуло А. И., Очерк зимней фауны юго-восточных Каракумов, «Природа», 1938, № 6, стр. 60—72.

Винокуров Г. М. и Рубцов И. А., Материалы по экологии саранчевых Иркутского округа. Изв. Иркутстк. станции защиты растений. № 2, 1930.

Владимирский, А. П. Результаты количественного учета фауны отдельных растений, Труды Первого Всероссийск. съезда зоологов, 1923.

Владимирский А. П., Результаты количественного учета фауны отдельных растений, ч. 1. Количественный учет фауны, обитающей на листьях деревьев, Труды Ленингр. о-ва ест., т. LV, вып. 2, 1925, стр. 111—136, ч. II. Количественный учет фауны, обитающей на травянистых растениях, т. III. Количественный учет фауны цветов, из Лаборат. зоол. беспозвоночн. Петергофск. ест.-научн. и-та, стр. 1—70, 1926.

Водяницкий В. К., К вопросу о происхождении фауны рыб Черного моря, Раб. Новоросс. биол. станции им. В. М. Арнольда, вып. 4, 1930, стр. 3—34.

Волчанецкий, И. Б. Основные черты формирования фауны агромелиоративных лесонасаждений степной полосы Украины. Прице науннво-дослідного зоол.-біологічн. інституту. 8—9. 1940, стр. 5—47.

Воронков Н. В., Планктон пресных вод, 1913, стр. VI+317.

Вульф Е. В., Введение в историческую географию растений, Сельхозгиз, 1932, стр. 1—356.

Гальцов П. С., Исследование Косинских озер, ч. I и II, Дневник зоологического отдела Имп. общ. естеств., антроп. и геогр. № 11 и 12, 1913—1914, стр. 1—97 и 1—107.

Гассовский Г. Н., К методике экологического исследования териофауны, Научные новости № 2—3, 1930, Владивосток, стр. 1—16.

Гаузе Г. Ф., Математический подход к проблемам борьбы за существование, Зоол. Журн., т. XII, вып. 1 и 3, 1932.

Гаузе Г. Ф., Экспериментальное исследование борьбы за существование между *Paramaecium caudatum*, *Paramaecium aurelia* и *Stylonichia mytilus*, Зоол. журн., т. XIII, вып. 1, 1934.

Гаузе В. Ф., Математическая теория борьбы за существование и ее применение к популяциям дрожжевых клеток, Бюлл. О-ва испыт. природы, Отд. биологии, т. XLIII, (1), 1934.

Гаузе Г. Ф., О процессах уничтожения одного вида другим в популяциях инфузорий, Зоол. журн., том XIII, вып. 1, 1934.

Гаузе В. Ф., The struggle for existence, Williams and Wilkins C°, 1934.

Гаузе Г. Ф., Естественный отбор у животных. Зоол. журн. 1939, т. XVIII, вып. 4, стр. 557—571.

Гаузе Г. Ф., Роль приспособляемости в естественном отборе, Журн. Общ. Биологии, т. I, № 1, 1940, стр. 105—120.

Геккер Р. Ф., Положения и инструкция для исследования по палеоэкологии, ОНТИ, 1933, стр. 1—40.

Геккер Р. Ф., Явления прирастания и прикрепления среди верхнедевонской фауны и флоры главного поля, Труды Палеозоологического ин-та, т. IV, 1935, стр. 154—280.

Геккер Р. Ф., Жизнь в Девонском море, изд. Акад. наук, 1935, стр. 1—68.

Геккер Р. Ф., К постановке палеоэкологического изучения Нижнего Карбона Ленингр. обл., Матер. по региональной и прикладной геологии Лен. обл. и Карельской АССР № 2, 1938, стр. 3—14.

Геккер, Р. Ф., Задачи палеоэкологии в разработке проблемы эволюции органического мира, Изв. Акад. Наук, 1941, № 1, стр. 134—144.

Гептнер В. Г., Общая зоогеография, 1936, стр. 1—548.

Гербильский Н. Л., Возрастные и сезонные изменения в овоцитах зеркального карпа, Арх. анат., гистол. и эмбриологии, т. XXI, вып. 2, 1939, стр. 241—254.

Герке А. А., К биоценологии синичьих стай, Зоол. журн., т. XI, вып. 3—4, 1932, стр. 80—123.

Гиляров М. С., Почвенная фауна и жизнь почвы, Почвоведение 1939, № 6, стр. 3—15.

Гринфельд Э. К., Экология муравьев заповедника «Лес на Ворскле» и его окрестностей, Ученые записки ЛГУ № 28, 1939, стр. 207—257.

Гудощикова В., Суточная миграция животных в комплексе ассоциаций, Труды биол. научно-исслед. ин-та при Пермском гос. ун-те, т. I, вып. 4, 1928, стр. 249—328.

Гумбольдт Александр, География растений. Идеи о физиогномичности растений, Русск. перев., 1936.

Гусев Н. Г., Экономика овцеводства, Сельхозгиз, 1931.

Гупевич А. В. *Anopheles hyrcanus* Pall. и его значение как переносчика малярии в ДВК. Труды ВМА РККА им. С. М. Кирова, т. VIII, 1937, стр. 126—149.

Дарвин Ч., Собрание сочинений, изд. Лепковского, т. 1, Москва, 1907, стр. 107.

Дарвин Ч., Строение и распределение коралловых рифов, Соч., т. II, 1936, стр. 290—448.

Дарвин Ч., Образование растительного слоя земли деятельностью дождевых червей и наблюдения над их образом жизни. Русск. пер. Соч. Ч. Дарвина, т. II, 1936, стр. 120—238.

Дарвин Ч., Происхождение видов, изл. Биомедгиз, 1937, стр. 305.

Дембовский Я., Принцип органической изоляции.

Дементьев Г. П., Труды Астраханского государственного заповедника, Научно-методич. зап. комит. по заповедникам, вып. 3, 1939, стр. 222.

Дергунов Н. И., Метод массового учета количества птиц и опыт его применения к дятлам, Труды I Всерос. съезда зоологов, анатомов и гистологов, 1922.

Дергунов Н. И., Дикая фауна Аскании, Сборн. «Степной заповедник Чапли — Аскания-Нова», 1928.

Джандиери И. Л., Овцеводство Грузии и его основные нужды, Сборн. «Овцеводство», 1931.

Диксон Б. И. и Келлер Б. А., Белое Озеро и его окрестности, Работы Волжск. биологическ. станции, т. V, № 4—5, 1921.

Димо Н. А., Из наблюдений над муравьями (педозоологические заметки), Труды Саратовск. об-ва естествоисп., т. IV, вып. 2, 1903—1904, стр. 109—125.

Димо Н. А., Почвенные и ботанико-географические наблюдения и исследования в бассейне рек Аму-Дарьи и Сыр-Дарьи, Минист. землед., Отдел земельных улучшений, 1916, стр. 1—38.

Догель В. А., Количественный анализ фауны лугов в Петергофе. Исследования по колич. анализу наземной фауны, Русск. зоол. журн., т. IV, 1924.

Догель В. А., Некоторые итоги работ в области паразитологии. Зоол. журн. 1938, т. XVII, вып. 5, стр. 889—904. Приводится список работ школы В. А. Догеля по экологической паразитологии.

Доппельмаир Г. Г., Очерки германского охотничьего хозяйства, 1916.

Доппельмаир Г. Г., Экологические исследования в пушном и охотничьем хозяйстве. Доклад на экол. совещан. в ЛГУ, 1939.

Доппельмаир Г. Г., Значение архитектоники деревьев и кустарников для гнездования птиц. Природа 1939, № 12, стр. 44—51.

Дулькейт Г. Д., Материалы по изучению биологии соболя и соболиного хозяйства острова Большой Шантар, изд. Тихоокеанск. научно-промысл. станции, т. III, вып. 3, 1929, стр. 1—120.

Ельцина Н. В., Влияние морской соли на развитие пресноводных дафний и адаптация их к условиям повышенной солености, Вопр. экол. и биоценол., вып. 4, 1939, стр. 128—141.

Жадин В. И., Формирование биологического режима водохранилищ, Усп. совр. биол., т. IX, вып. 1, 1938, стр. 98—113.

Жеребина З. Н., Опыт ботанико-агрономического изучения костра безостого (*Bromus inermis* Leyss), Труды по прикл. ботан., генетике и селекции, т. XXV, вып. 2, 1930—1931.

Житков Б. М., Акклиматизация животных, 1934, стр. 1—111.

Зенкевич А. А., Количественный учет донной фауны Печорского района Баренцова моря и Белого моря, изд. Плавуч. Морск. научн. ин-та, М., 1927, стр. 1—64.

Зернов С. А., К вопросу об изучении жизни Черного моря, Зап. имп. Акад. наук, 1913, стр. 1—299.

Зимин Л. С., К биологии и экологии пруса, Работы саранчевой экспедиции Узостазра, Саизр, № 24, 1931.

Знаменский А. В., Влияние агротехнических и климатических условий на массовое появление гессенской мухи в 1923 г., Бюлл. Полт. опытн. станции, т. III, 1924.

Знаменский А. В. (редактор бригады), Мероприятия по защите от вредителей и болезней с.-х. культур зернового севооборота центральной черноземной полосы (Воронежская и Курская область), Всесоюзн. ин-т защиты растений, 1936, стр. 1—46.

Зубарева С. П., Оценка метода энтомологического кошения как количественного. Изв. Пермск. биол. научн.-исслед. ин-та, т. VII, 2, 1930.

Иванов М. Ф., Новая порода свиней «украинская степная белая», выведенная в Аскания-Нова, и методы ее образования. Труды ин-та с.-х. гибрид. и акклим. животн. в Аскания-Нова, 1933.

Иофф И. Г., О географическом распространении сусликовых блох в связи с историей расселения сусликов, Паразитол. сборн. Зоол. муз. Акад. наук, VI, 1936, стр. 313—361.

Иофф И. Г., Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением, Совещ. по паразитол. проблемам, 1939 (на правах рукописи), стр. 18—19.

Исаков В. Ф., К экологии белки западной сибирской тайги (рукопись).

Кагановский А. Г., Дальневосточная сардина, 1939, стр. 3—39.

Калабухов Н. И., Спячка сусликов, Труды лаб. эксп. биол. Моск. зоопарка, 1929, т. I, стр. 163—176.

Калабухов Н. И., Расселение сусликов (*Citellus pygmaeus* Pall.) как причина чумной эпизоотии. Гигиена и эпидемиология, 1929, стр. 51—55.

Калабухов Н. И., Кольцевание сусликов (*Citellus pygmaeus* Pall.) при изучении продолжительности их жизни в природе, Учен. зап. МГУ, вып. 1, 1933, стр. 1—6.

Калабухов Н. И., Плотность заселения сусликами чумных районов Северокавказского края и возможность сплошной очистки от сусликов, Труды по защите растений, сер. IV, вып. 2, стр. 5—85, 1933.

Калабухов Н. И. и Раевский, Методика изучения некоторых вопросов экологии мышевидных грызунов. Вестн. микробиолог., эпидемиол. и паразитол., т. XII, в. 1, 1933.

Калабухов Н. И., Раевский В. В., Изучение передвижений сусликов в степных районах Северного Кавказа методом кольцевания. Вопр. экол. и биоценол. 1935, № 3, стр. 170—195.

Калабухов Н. И., Закономерности массового размножения грызунов, Русск. зоолог. журн. т. XIV, вып. 2, 1935.

Калабухов Н. И., Спячка животных, 1936.

Калабухов Н. И. и Раевский В. В., Цикл жизни малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall) и закономерности в развитии чумной эпизоотии. IV. Эколог. особенности малого суслика в различные периоды годового цикла. Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. XV, вып. 1, 1936, стр. 109—130.

Калабухов Н. И., Особенности реакций некоторых видов равнинных грызунов на понижение атмосферного давления, Зоол. журн., т. XVI, вып. 3, 1937, стр. 483—495.

Калабухов Н. И., Итоги исследований по экологии вредных грызунов в СССР за 20 лет (1917—1937). Зоол. журн. т. XVI, вып. 5, 1937, стр. 950—971.

Калабухов Н. И., Некоторые экологические особенности близких видов грызунов, ч. 1. Особенности реакции лесных мышей (*Apodemus sylvaticus* L. и *A. flavicallis* Melch) и сусликов (*Citellus pygmaeus* Pall. и *C. suolicus* Gueld) на интенсивность освещения. Зоол. журн. т. XVII, вып. 2, 1938, стр. 521—532: ч. 2. Суточный цикл активности лесных мышей (*Apodemus sylvaticus* L. и *A. flavicollos* Melch) и сусликов (*Cirellus pygmaeus* Pall. и *C. suslicus* Gueld). Вопр. экол. и биоценол. № 7, 1939, стр. 92—112.

Кассирский И. А., Очерки гигиены жаркого климата в условиях Средней Азии, Ташкент, 1935.

Кашкаров Д. Н., Экология в современной зоологии.

Кашкаров Д. Н., Очерк животной жизни в пустыне Моюн-Кумы, Новый мир № 6—7, 1922, стр. 170—180.

Кашкаров Д. Н., Целесообразные структуры как частный случай общего физического закона и правила Le Chatelier, Бюлл. Ср.-Аз. гос. у-та, вып. 14, 1926.

Кашкаров Д. Н., Результаты экспедиции Главного Среднеазиатск. музея в район озера Сары-Чилек, Изв. Ср.-Аз. ком. по дел. музеев и охр. памятн. стар., искус. и прир., вып. 2, 1927, стр. 1—126.

Кашкаров Д. Н., Метод количественного изучения фауны позвоночных и анализа полученных данных, Труды САГУ, сер. VIII-а, вып. 1, 1927.

Кашкаров Д. Н., Экологический очерк фауны позвоночных района озера Бийли-Куль, Ак-Куль и Аши-Куль. Труды Ср.-Аз. гос. у-та, серия VIII-а, вып. 2, 1—54, 1928.

Кашкаров Д. Н., Экологический очерк фауны позвоночных Арсланбоба, Северная Фергана, Вопр. эколог. и биоценол. № 1, 1934, стр. 56—114.

Кашкаров Д. Н., Зооэкологический очерк восточной части пустыни Бетпак-Дала, Труды Ср.-Аз. гос. у-та, серия VIII-а, вып. 20, 1935.

Кашкаров Д. Н., Экология домашних животных на примере каракульской овцы, Природа № 9, 1937.

Кашкаров Д. Н., Экология домашних животных, Сборн. «Памяти академика М. А. Мензбира», Акад. наук, 1937.

Кашкаров Д. Н., Советская зооэкология, ее состояние, успехи за 20 лет и перспективы развития, Природа, 1937, № 10, стр. 212—229.

Кашкаров Д. Н., По поводу некоторых экологических терминов и понятий. Вопр. экол. и биоцен. № 7, 1939, стр. 179—184.

Кашкаров, Д. Н., О комплексности и задачах зоологического сектора лесостепной научно-исследовательской станции «Лес на Ворскле», Ученые Записки ЛГУ № 28, 1939, стр. 10—16.

Кашкаров Д. Н., Адаптивна ли эволюция и что такое видовые признаки? Зоол. журн., т. XVIII, вып. 4, 1939, стр. 612—630.

Кашкаров Д. Н., Экологические основы породного районирования, Вестн. животноводства № 2, 1940.

Кашкаров, Д. Н., Принципы биогеографического описания и районирования на примере Средней Азии (Рукоп. 1941).

Кашкаров Д. Н., Жуков А. Н., Станюкович К. В. Холодная пустыня центрального Тянь-Шаня, ЛГУ, 1937, стр. 3—167.

Кашкаров Д. Н. и Коровин Е. П., Опыт анализа экологических путей расселения флоры и фауны Средней Азии, Эколог. журн. № 1, 1930.

Кашкаров Д. Н. и Коровин Е. П., Опыт анализа экологических путей расселения флоры и фауны в Средней Азии, Журн. экол. и биоценол. № 1, 1931.

Кашкаров Д. Н. и Коровин Е. П. Экология овец в Средней Азии, Труды конференции Акад. наук по изучению производительных сил Узбекистана, т. III, 1933.

Кашкаров Д. Н. и Коровин Е. П., Экология на службе социалистического строительства, Труды Ср.-Аз. гос. у-та, сер. VIII-с. вып. 1, 1933, стр. 1—35.

Кашкаров Д. и Коровин Е., К вопросу об акклиматизации лам в Средней Азии, Труды Ср.-Аз. гос. у-та, сер. VIII-а, вып. 14, 1933, стр. 1—16.

Кашкаров Д. Н. и Коровин Е. П., Типы пустынь Средней Азии, Геоботаника, т. I, 1934.

Кашкаров Д. Н. и Коровин Е. П., Жизнь пустыни, Введение в экологию и освоение пустынь, 1936, стр. 1—250.

Кашкаров Д. Н. и Курбатов В. П., Экологический очерк фауны позвоночных центральн. Кара-Кумов, Труды Ср.-Аз. гос. у-та, сер. XII, вып. 7, 1929, стр. 1—68.

Кашкаров Д. и Лейн Л., Экологические наблюдения над желтым бухарским сусликом, Ср.-Аз. ст. защиты раст. 1927.

Кашкаров Д. и Лейн Л., Экологические наблюдения над желтым туркестанским сусликом (*Cynomys fulvus oxianus* Thom.), Узстазра, 1927.

Ковалевский В. О., Sur l'Anchiterium et sur l'histoire paléontologique des chevaux, Mémoires de l'Acad. de Science de St. Pètersbourg, 1873.

Кожанчиков И. В., Экспериментально-экологические методы исследования в энтомологии, изд. С.-хоз. Акад. наук, 1937, стр. 1—212.

Кожанчиков И. В., О периодичности массовых размножений вредных насекомых, Труды по защите растений, 1 сер., вып. 19, 1938, стр. 1—36.

Колесников И. И., Адаптивные признаки в строении баклана, Вопр. экол. и биоценол. № 1, 1934.

Колесников И. И., Вредные грызуны каучуконоса тау-сагыза, 1934, Ташкент, стр. 1—96.

Кирилов С. В., Об экологических связях между ореховками и елями. Изв. Акад. Н. СССР. 1936, стр. 1235.

Кирилов, С. В. К вопросу о распространении черного хомяка и количественного отношения его к обыкновенной форме. Зоол. журн. т. XIII, вып. 2, 1934.

Колпакова С. А. и Липперт, Об естественном освобождении гнезд *Citellus pygmaeus* Pall от блох на площадях, очищенных от сусликов. Вестн. микробиол. 1939, стр. 153—170.

Конаков Н., Методика и техника количественного учета энтомофауны травяного покрова. Научно-исслед. и-т биологии при Воронежск. у-те. Вопр. экол. и биоценол. № 4, 1938.

Коновалова С. Ф., Блохи— обитатели сусликового гнезда, как носители и хранители чумной инфекции. Вестн. микроб. и эпидем., VI, 1927, вып. 1.

Коржинский С., Северная граница черноземно-степной области восточной полосы Евр. России, 2 части. Труды О-ва естеств. Казанск. у-та, 1888 и 1891.

Коровин Е. П., Род *Scaligeria* D. C. и его филогения, Труды Ср.-Аз. гос. у-та, серия VIII-b, вып. 2, 1928, стр. 1—91.

Коровин Е. П., Типы миграций в растительном мире, Труды Ср.-Аз. гос. у-та, сер. VIII-b ботаника, вып. 16, 1934.

Коровин Е., К вопросу о палеоэкологических сменах в Средней Азии. Сборн. «Вопр. экол. и биоценол.», 1934.

Коровин Е. П., Сорная растительность хлопковых полей Средней Азии и меры борьбы с ней, 1934, стр. 1—240.

Коровин Е. и Кашкаров Д., Опыт анализа экологических путей расселения флоры и фауны в Средней Азии, Журн. экол. и биоценол., т. I, 1931.

Коровин Е. П., Кашкаров Д. Н., Основы экологии животных, Природа № 3, 1939, стр. 118—124.

Коростелев Н. А., Климатический очерк бассейна реки Сыр-Дарьи, Научно-мелиорационный ин-т, 1925, стр. 1—108.

Крень А. К., Материалы к проблеме биоценоза «Лес на Ворскле» 1939 (рукопись).

Кудрявцев А. А., Влияние температуры и влажности воздуха на обмен энергии у поросят. Из лаборатории норм. и патолог. физиологии ВИЭМ, 1938 (рукопись; приводится по ссылке на нее у Алексеевой Г. И. в ее диссертации о роли температуры и влажности при выращивании поросят, Пушкин, С.-хоз. и-т, 1939).

Кузнецов Н. Я., Связь географического распространения белянок (Lepidoptera, Asciidae) с распространением их кормовых растений и с химизмом последних, Ежегодн. ЗИН, Ленинград, 1930, XXXIII, стр. 49—63.

Кузнецов Н. Е. и Соколов Н. П., К учению об акклиматизации человека, Труды УЗИЭМ, 1936, стр. 3—27.

Кузякин А. П. Условия обитания животных в дуплах деревьев, Вопр. экол. и биоценол. 1936, № 3, стр. 266—277.

Кулагин И. М., Лоси СССР, 1932, 1—120.

Культиасов М. В., Тау-сагыз и экологические основы введения его в культуру, 193 , стр. 1—315.

Лавров Н. П., Принципы и методы акклиматизации ондатры. Тр. Центр. Лаб. биологии и т. д. «Заготживсырье». Вып. V, 1941, стр. 155—172.

Ламарк, Философия зоологии. Русский перевод, Биомедгиз, 1935, т. I, стр. 113 и 150.

Лаптев М. К., Учет наземной фауны позвоночных методом маршрутного подсчета (метод площадей видов). Труды САГУ, сер. VIII-а, вып. 2, 1930, стр. 1—18.

Лёб. Динамика живого вещества (русский перевод), 1910, и другие работы.

Лепешкин С. Н., Почвенно-ботанические условия местообитания пруса и распределения залежей его кубышек в Зеравшанском оазисе, САИЗР, Ташкент, 1931, № 24, стр. 10—94.

Лепешкин С. Н., Зимин Л. С., Спасский Д. Ф., Работа саранчевой экспедиции Узостазра, САИЗР, № 24, 1932.

Либих, Химия в приложении к земледелию и физиологии растений, М. 1864 (есть новое издание Биомедгиз, 1936).

Линдберг Г. У., Успехи ихтиологии за 20 лет, Природа 1937, № 10, стр. 197—212.

Лобачев С. В., Белка. Методы учета и запасы ее в Верхне-вычегодском районе, Сборн. Верхне-вычегодской экспедиции, 1932.

Лозина-Лозинский Л. К., Холодостойкость гусениц лугового мотылька, Изв. Научного и-та им. Лесгафта, т. XIX, вып. 1, 1936, стр. 121—162.

Лысенко Т. Д., Теоретические основы яровизации, 1936, стр. 1—191.

Лысенко Т. Д. и Презент И. И., Селекция и теория стадийного развития растения, 1935, и другие работы Лысенко.

Малеев В. П., Теоретические основы акклиматизации, ВИР, 1933, стр. 1—160.

Малюгин Е. А., За сельскохозяйственное освоение пустынь, Всесоюзн. и-т растениеводства, 1935, стр. 1—33.

Мартынов А. В., Экологические предпосылки для зоогеографии пресноводных бентонических животных, Русск. зоол. журн., т. IX, вып. 3.

Мартынов А. В., Выступление в заседании Экологического комитета 8/III 1931 г., Вопр. экол. и биоценол., 1935.

Машковцев А. А., Роль функции при развитии органов позвоночных животных, Труды ЛЭМ, 1935.

Мейер Н. Ф., Биологический метод борьбы с вредными насекомыми и результаты его применения в СССР, Зоол. журн., т. XVII, № 5, 1938, стр. 905—933.

Мейер Н. Ф., Трихограмма. 1941, стр. 1—175.

Мейснер В. И., Промысловая ихтиология, 1933, стр. 1—191.

Мекленбурцев Р. Н., Материалы по млекопитающим и птицам Памира, Тр. Ср.-Аз. гос. у-та, серия XIII, Зоол., вып. 2, 1936, стр. 1—40.

Мензбир М. А., Орнитологическая география Евр. России, Ученые записки Имп. моск. у-та, 1882, вып. 2—3, стр. 1—524.

Мензбир М. А., Зоологические участки туркестанского края и вероятное происхождение фауны последнего, Временник об-ва им. Леденцова, 1915, стр. 1—144.

Миддендорф А., Путешествие на север и восток Сибири, изд. Акад. наук, СПб., 1860—1878.

Минин Н. В., Некоторые закономерности в летнем питании кэклика *(Alectoris)* на северном склоне Туркестанского хребта, Вопр. эколог. и биоценол. № 4, 1934, стр. 112—127.

Минин Н. В., О некоторых экологических понятиях. Вопр. эколог. и биоценолог. № 3, 1936.

Минин Н. В., Питание и вертикальные миграции кэклика в Зааминском заповеднике, Вопр. экол. и биоценол. № 4, 1939.

Минин Н. В., О некоторых идеалистических учениях в экологии, Природа 1939, № 7, стр. 30—43.

Минин Н. В., Эколого-фаунистический очерк Зааминского заповедника, Труды Главн. управл. запов. Узбекистана, т. I, 1941 (печатается).

Миропольский С. В., Газообмен и теплорегуляция у каракульской овцы в пустынях Средней Азии. Вопр. экол. и биоцен. № 5—6, 1939.

Морозов Г. Ф., Учение о лесе, изд. третье, Ленинград, 1926.

Насимович А. А., Зима в жизни копытных Западного Кавказа, Вопросы экол. и биоценол. № 7, 1939, стр. 3—91.

Наумов Н. Н., Млекопитающие тунгусского округа, Труды полярной комиссии, вып. 17. Л. 1934.

Наумов Н. П., Биология размножения обыкновенной белки, Сборник «Экология белки» А. Н. Формозова, Н. П. Наумова, И. Д. Кирис, Коиз, 1934.

Наумов С. П., Периодические изменения численности у зайцев, Вопр. экол. и биоценол. № 5, 1938.

Наумов С. П., Колебания численности у зайцев, Вопр. экол. и биоценол. № 5—6, 1939, стр. 40—80.

Наумов, С. П. Общие вопросы колебаний численности зверей и организации исследований», Тр. Центр. Лаб. биол. «Заготживсырье» вып. V, 1941, стр. 7—17.

Наумов С. П. и Лавров, Н. Основы биологии промысловых зверей СССР, 1941, стр. 1—346.

Нефедов Н. И., Муравьи Троицкого лесо-степного заповедника и их распределение по элементам ландшафта, Изв. Биол. н.-исслед. и-та при Пермском гос. у-те, т. VII, вып. 5, 1930, стр. 159—291.

Нефедов Н. И., К экологии кубышек саранчевых и методике полевых обследований по выявлению их залежей, Изв. Пермск. биол. научно-исслед. и-та, т. VIII, вып. 4, 1933.

Нефедов Н. И., Саранчевые Кустанайского зерносовхоза, Москалевского совхоза и их распределение по станциям, Изв. Пермского биол. научно-исслед. и-та, т. VIII, вып. 4—5, 1933.

Нефедов Н. И., О влиянии температуры на уловы Acrididae. Из зоологического кабинета Новозыбковского пед. и-та, 1936.

Никитин В. Н., Вертикальное распределение планктона в Черном море, Изд. Акад. наук СССР, II, 1929, стр. 27—152.

Никитин В. Н., Гудаутская устричная банка (опыт экологического и промыслового исследования), Труды научно-рыбохоз. и биол. станции Грузии, т. I, вып. 2, 1934.

Новиков Б. А., Еловые леса как среда обитания и роль в их жизни млекопитающих и птиц (рукопись).

Новиков Г. А., Акклиматизация ондатры в юго-восточн. Карелии. Труды Бородинской биолог. станции, т. VIII, вып. 2, 1936 и другие работы.

Новиков Г. А., Акклиматизация ондатры на Кольском полуострове, Вопр. экол. и биоценол. № 3, 1936, стр. 184—217.

Новиков Г. А., Из опыта биоценологического изучения млекопитающих и птиц еловых лесов Лапландского заповедника, Научно-методич. зап., V. 1939, стр. 51—59.

Новикова Е. И., Лалазаров Г. А., Дюнин А. Г. и Палажченко Е. Г., К вопросу о биологии водяной крысы, *Arvicola amphibius*, и об обитателях ее нор, Вестн. микробиол., эпидем. и паразитол., т. XIV, вып. 3, 1935, стр. 271—279.

Овсянников Г. Е., Разведение и кормление крупного рогатого скота, Сельхозгиз, Москва, 1934, стр. 1—300.

Оленев Ю. М., Хармац И. С., Галковская К. Ф., Княжева Н. И., Лебедева А. Д., Попова З. Ф., Естественный отбор в природных популяциях *Drosophila melanogaster*, Докл. Акад. наук СССР, 1937, т. XV, № 2.

Олсуфьев Н. Г., Резервуары вируса и переносчики в природных очагах туляремии, Совещ. по паразитолог. проблем., 1939, стр. 23—24.

Опарин А. И., Возникновение жизни на земле, Биомедгиз, 1936.

Орлов Е. И. и Лонзингер Г. К., К методике количественного учета лесных Micromammalia, Ученые записки СГУ, Биол. серия, т. I (XIV), 1937.

Орлов Е. И., Лысенко С. Е., Лонзингер Г. К., К методике изучения численности и размещения лесных Micromammalia на изолированных площадках, Вопр. экол. и биоцен. № 5—6, 1939, стр. 295—319.

Осборн Г. Ф., Человек древнего каменного века, Пер. с англ. 1924, стр. 1—524.

Освоение пустынь, полупустынь и высокогорий, Материалы комиссии пустынь и высокогорий, изд. Вс. Акад. с.-хоз. наук им. Ленина, 1939. Проблемы растениеводческого освоения пустынь. Вып. 1, 2, 3, 4; 1933—4—5.

Павловский Е. Н., Значение анатомии насекомых в развитии некоторых биологических и медицинских наук, Труды третьего Всероссийского съезда зоологов, анатомов и гистологов, 1928.

Павловский Е. Н., Учение о биоценозах в приложении к некоторым паразитологическим проблемам, Изв. Акад. наук СССР, 1937.

Павловский Е. Н., Основные пути экологических исследований некоторых трансмиссивных и паразитарных болезней СССР, Доклад на экологич. совещании в ЛГУ, 1939.

Павловский Е. Н., Организм переносчиков как среда обитания передаваемых ими возбудителей, Зоол. журн., т. XIX, вып. 5, 1940, стр. 711—726.

Пальмова Е. Ф., Введение в экологию пшениц, Акад. с.-хоз. наук им. Ленина, 1935.

Парамонов, Экология; в «Общей биологии» Шелла, 1933.

Пачосский И. К., Растительность Херсонской губ. II, Степи, Херсон, 1917.

Пачосский И. К., Целинная заповедная степь Аскания-Нова, «Аскания-Нова» (сборник статей), ГИЗ, стр. 81—115.

Першаков А. А., Методика учета позвоночных в лесном хозяйстве, Известия ПЛТИ, вып. 2, 1935.

Першаков А. А., К сведениям по фауне Кокшайской тайги, Изв. Казанск. и-та сельск. хоз-ва и лесоводства, 1927, № 1.

Петрищева П. А., Прерывистые орошения риса, как противомалярийное мероприятие, Акад. наук СССР, Труды Таджикск. базы № 6, 1936, стр. 143—170.

Петрова-Пионтковская С. П. и Коршунова О. С., К вопросу о природных очагах клещевого сыпного тифа в Предбайкалье, Совещ. по паразитол. проблемам, 1939, стр. 35—36.

Пидоплічка І. Г., Шкидливі гризуны правобережного лісостепу та значіння окремих груп у с.-х. господарстві, 1930, Киевска крайова с.-г. досл. станция, Вілд. эколог., вып. 63.

Пидоплічка І. Г., Аналізи погадок за 1925—1929 рр., 1932, Всеукр. Акад. наук, Ком. прир. геогр. краезнав. 1.

Пидоплічка І. Г., Підсумки дослиджения погадок за 1924—1935 рр. Збірн. праци Зоологич. музею. Акад. наук УССР, № 19, 1937.

Плеске Ф. Д., Критический обзор млекопитающих и птиц Кольского полуострова, «Записки Акад. наук», 1887. Приложение к VI т.

Плятер-Плохоцкий Е. А., Вредные грызуны южных районов ДВК в 1935 г. Вестн. ДВ филиала Акад. наук СССР, № 18, 1936, стр. 35—46.

Положенцев П. А. и Кнорре Е. П., О лесохозяйственном значении большого пестрого дятла для Бузулукского бора, стр. 37—60 (оттиск).

Порчинский, Краткие сведения о насекомых, наиболее вредящих русскому полеводству, СПб., 1882.

Порчинский, Русский овод, СПб., 1906. Труды бюро по энтомологии, т. VI, № 6.

Порчинский, Большой желудочный овод лошади, 1907, там же, т. VII, № 1.

Поспелов В. П., (ред.), Энтомология, 1936, стр. 1—415.

Предтеченский С. А., *Locustix migratoria* в центральной России, Отчеты бюро прикладной энтомологии, Ленинград 1928, стр. 114—199.

Промптов А. Н., Эволюционное значение миграций птиц, Зоол. журн., т. XIII, вып. 3, 1933.

Промптов А. Н., Биология дубровника (*Emberiza aureola* Pall.) в связи с вопросом о расселении видов птиц. Зоол. журн., т. XIII, вып. 3, 1933.

Промптов А. Н., Птицы в природе, 1937, стр. 1—379.

Промптов А. Н., Современное состояние изучения гнездового паразитизма птиц. Усп. Совр. Биол. т. XIV, в. I, 1941, стр. 30—51.

Прутенский, Туркестанская крыса, ее образ жизни и экономическое значение в Арсланбобском лесном массиве. (Рукопись).

Пятницкий Г. К., Факторы, способствующие и ограничивающие массовые вспышки непарного шелкопряда в Крыму, Вопр. экол. и биоценол., 1935.

Пятницкий Г. К., К вопросам экологии и теории массовых размножений лугового мотылька, 1936, Ленинград. ЦУЕГМС, стр. 1—112.

Радзивиловская С. Б., К вопросу о зимовках божьих коровок в Средней. Азии, Вопросы экол. и биоценол., т. IV, 1939.

Ралль Ю. М., Тепловые условия в норах песчаных грызунов (в печати).

Ралль Ю. М., К методике изучения микроклимата гнезд суслика, Вестн. микробиол., эпидемиологии и паразитологии, т. XI, вып. 1, 1932, стр. 43—52.

Ралль Ю. М., Млекопитающие Волжско-Уральских песков, Вестн. микробиологии, эпидемиологии и паразитологии, т. XIV, вып. 1, 1935, стр. 71—78.

Ралль Ю. М., Изучение численности грызунов в энзоотических очагах (Волжско-Уральские пески), ч. 1, Вестн. микроб., эпидем. и паразитол., т. XIV, вып. 2, 1935.

Ралль Ю. М., Малые суслики в Волжско-Уральских песках, Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитологии, т. XV, в. 3—4, 1936, стр. 363—379.

Ралль Ю. М., Некоторые методы экологического учета грызунов, Вопр. экол. и биоценол. № 3, 1936, стр. 140—157.

Ралль Ю. М., Простейшие эксперименты в полевых работах с грызунами, Вопр. экол. и биоценол. № 5—6, 1939, стр. 282—295.

Ралль, Ю. М., Тепловые условия в норах песчаных грызунов и методика их изучения. Зоол. журн. т. XVIII. вып. I. 1938, стр. 110—119.

Ралль Ю. М. и Демяшев М. П., Изучение численности грызунов в эндемических по чуме очагах (пески западн. Казахстана), ч. II, стр. 211—226.

Рольник В., Температурный режим естественной инкубации у нанду, Вопр. экол. и биоцен. № 5—6, 1939, стр. 236—262.

Романов, А. А. Пушные звери Ленохатянского края. Тр. н/иссл. и-та пол. землед. 1941, стр. 7—138.

Россиков., Мыши и мышевидные грызуны, СПб., 1908 и работы 1914, 1916 гг.

Рудинский О., Орнитофауна водораздельных лесов среднего течения реки Северного Донца в зависимости от возраста леса, Вопр. экол. и биоценол. № 5, 1939, стр. 228—239.

Рулье К. Ф., Жизнь животных по отношению к внешним условиям, Москва, 1852, стр. 1—121.

Рюмин Л. В., Изменение чувствительности организма птиц к температуре. Вопрос. экологии и биоценолог. № 7, 1939, стр. 113—139.

Сатаева З. Л., Смена сезонных аспектов авиафауны по Ташкенту и его окрестностям, Труды САГУ, 1938.

Сборник «Вредители животноводства» под редакцией Е. Н. Павловского, Акад. Наук СССР, 1935, стр. 1—360.

Сборник, «Влияние высокой температуры на животный организм и организм человека», Труды и-та по изучению профессиональных болезней, вып. 1, 1934.

Сборник «Освоение пустынь, полупустынь и высокогорий», Вс. Акад. с.-хоз. наук им. Ленина, 1939.

Сборник «Породное районирование сельскохозяйственных животных в Казахской ССР» (сборник статей), изд. журнала «Народное хозяйство Казахстана», 1938, Алма-Ата.

Сборник «Проблемы растениеводческого освоения пустынь», вып. 1, 2, 3, 4, 1933—1935. Вс. Ак. С.-Хоз. Наук им. Ленина.

Свириденко. П. А., Массовое размножение грызунов на юго-востоке России и меры борьбы с ними, Краевой отдел защиты растений, Ростов н/Д., 1923, стр. 3.

Свириденко П. А., Размножение и гибель мышевидных грызунов, Ленинград, 1934, ВИЗРА.

Свириденко П. А., Питание мышевидных грызунов и значение их в проблеме возобновления леса, Зоол. журн., т. XIX, вып. 4, 1940, стр. 681—703.

Сдобников В. М., Некоторые данные по биологии оленя и оленеводству в северо-восточной части Малоземельской тундры, Сборн. «Оленьи пастбища северного края» № II.

Сдобников В. М., Взаимоотношения северного оленя с животным миром тундры и леса, Труды Арктич. ин-та, т. XXIV, 1935, стр. 5—66.

Сдобников В. М., К вопросу об экологии северного оленя, Вопр. экол. и биоцен. № 5—6, 1939, стр. 102—129.

Северцов А. Н., Современные задачи эволюционной теории, Москва, 1914, стр. 1—155.

Северцов Н. А., Периодические явления из жизни зверей, птиц и гад. Воронежской губернии по наблюдениям в 1844—1853 гг. Москва, 1855.

Северцов Н. А., Вертикальное и горизонтальное распределение животных Туркестана, 1879.

Северцов С. А., О взаимоотношениях между продолжительностью жизни и плодовитостью различных видов млекопитающих и птиц., Докл. в засед. отделен. физико-матем. наук Акад. наук, 1930.

Северцов С. А., Дарвинизм и экология, Зоологич. журн., т. XVI, вып. 4, 1937.

Семевский Б. Н., Сельскохоз. освоение пустынь, 1937, стр. 1—87 (обозрение освоения пустынь мира).

Семенов Тян-Шанский О. И., Опыт реакклиматизации бобра в Лапландск. заповеднике, Труды Лапл. гос. заповедника, вып. 1, 1938, стр. 177—217.

Семенов Тян-Шанский О. И., Экология боровой дичи Лапландского заповедника, Труды Лапл. гос. заповедника, вып. 1, 1938, стр. 217—307.

Семенов Тян-Шанский О. И., Экология тундряной куропатки в Лапландском заповеднике, Сборник «Вопр. экол. и биоценол». № 4, 1939, стр. 173—207.

Серебровский П. В., Роль климата в эволюции птиц, Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., 1925, Нов. серия, т. 34, стр. 374—411.

Силантьев А., Пады, имение В. Л. Нарышкина, 1894, стр. 47 и сл.

Синская Е. Н., К познанию видов в их динамике и взаимоотношениях с растительным покровом, Труды по прикл. бот., ген. и селекц., т. XXV, вып. 2, 1930—1931.

Синская Е. Н., Экологическая система селекции кормовых растений, Труды по прикл. ботан., генет. и селекции, Приложение № 62, 1933.

Синская Е. Н., Филогенетическое значение экотипов, Докл. на эколог. совещании в ЛГУ в феврале 1939 г. (Рукопись-стенограмма.)

Синская Е. Н. и Бестужева А. А., Формы рыжика *(Camelina sativa)* в их отношениях к климату, льну и человеку. Труды по прикл. ботан., генет. и селекции, т. XXV, вып. 2, 1930—1931.

Скворцов А. А., К вопросу о климате оазиса и пустыни и некоторых особенностях их теплового баланса. Труды по с.-х. метеорологии, изд. Г.И.О.А. 1931, стр. 1—44.

Скоблo И. С., Питание и плодовитость лугового мотылька, Изв. Научн. ин-та им. П. Ф. Лесгафта, т. XIX, вып. 1, 1935, стр. 163—242.

Слудский А. А., Суслик песчаник, Алма-Ата, вып. 5, 1938, стр. 939—960.

Смарагдова, Н. П., Естественный отбор в популяциях *Paramaecium bursaria*,, Зоолог. журн. т. XIX, 1940.

Смарагдова Н. П., и Гаузе Г. Ф., Сравнительный анализ приспособления *Paramaecium caudatum* к повышенной солености среды и к растворам хинина, Зоол. журн., т. XVIII, 1939.

Соколов, Н. П., О термотактических реакциях у *Phlebotomus papatasii*, Труды УЗИЭМ, т. IV, 1940.

Соколов, Н. П., Реакции *Anopheles maculipennis* на влажность, Труды УЗИЭМ, т. IV, 1940.

Соколов, Н. П., Гамбузии и их роль в борьбе с малярией. УЗИЭМ, 1931, стр. 5—183.

Станчинский В. В., О некоторых климатических границах распространения птиц в Восточной Европе, Труды Смоленского о-ва естествоисп. и врачей, т. I, 1926, стр. 93—100.

Станчинский В. В., Экотопические факторы как особая категория факторов распределения птиц, Труды II съезда зоологов, анатомов и гистологов, 1927, стр. 54.

Станчинский В. В., Экологическая эволюция и формирование фаун, Труды Смоленского об-ва естествоисп. и врачей, т. II, 1927.

Станчинский В. В., Изменчивость организмов и ее значение в эволюции. Смоленский гос. ун-т, 1927, стр. 1—54.

Станчинский В. В., Птицы Смоленской губернии, Научн. изв. Смол. гос. у-та. 1927, стр. 1—217.

Станчинский В. В., К методике количественного изучения биоценозов травянистых ассоциаций, Журн. экол. и биоцен. т. I, вып. 1, 1931.

Станчинский В. В., Теоретические основы акклиматизации животных. Задачи, пути и методы акклиматизации животных, Труды. Ин-та с.-х. гибридиз. и акклимат. жив. в Аскания-Нова, т. I, 1933, стр. 33—66.

Станчинский В. В., Дождевые черви Дарвина, Сочинения Дарвина, т. II, 1936, стр. 105—111.

Станчинский, В. В., Задачи, содержание, организация и методы комплексных исследований в госзаповедниках, Научно-методич. записки к-та по запов. I. 1938, стр. 28—51.

Стахровский В. Г., Заяц-беляк. Верхне-вычегодская экспедиция, 1933.

Стахровский В. Г. и Морин И. А., Учет тетерева и рябчика, Сборник Верхне-вычегодской экспедиции, 1932, стр. 196—209.

Степанов П. И., Опыт акклиматизации енотовидных собак в Тебердинском заповеднике, Научно-метод. записки комитета по заповедн., вып. III, 1939, стр. 164—170.

Стрельников И. Д., Физиологические основы экологии грызунов, Сборник ВИЗР № 3, 7, 1933.

Стрельников И. Д., Свет как фактор в экологии животных, Изв. Научн. и-та им. Лесгафта, т. XVII—XVIII, 1934.

Стрельников И. Д., К вопросу о продукции тепла при полете насекомых и под действием солнечной радиации, Изв. и-та Лесгафта, т. XIX, 1935.

Стрельников, И. Д., Солнечная радиация и микроклимат в экологии лугового мотылька, Изв. Научного и-та им. Лесгафта, т. XIX, вып. 1, 1936, стр. 1—76.

Стрельников И. Д., Действие солнечной радиации на температуру тела и поведение личинок саранчи *Locusta migratoria* L., Труды Зоол. и-та Акад. наук т. II, вып. 4, 1936, стр. 637—735.

Стрельников И. Д., Задачи и методы экспериментальной экологии животных. Доклад на экологич. совещании в ЛГУ, 1939 (рукопись).

Суворов Е. К., Основы общей ихтиологии. Изд. ЛГУ. 1940, стр. 1—463.

Судиловская А. М., О соотношении экотипов и географических рас *Leptopsecile sophiae* Sew. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, Отд. биол., т. X, 1935.

Сукачев В. Н., Дендрология с основами лесной геоботаники, 1938, стр. 1—574.

Сукачев В. Н., Борьба за существование как фитоценологический фактор. Доклад на эколотическом совещании в феврале 1939 г. в ЛГУ.

Сукачев В. Н. и Поплавская Г. И., Ботаническое исследование северного побережья Байкала в 1914 г., Изв. Акад. наук, стр. 1319. Приводится по Л. С. Беру, Основы климатологии, 1927, стр. 1—265.

Тимирязев К. А., Факторы органической эволюции, Сборн. речей. Насущные задачи современного естествознания, 1904, стр. 160—218.

Тихвинский В. И. и Соснина Е. Ф., Опыт исследования экологии *Citellus suslicus* методом экологических индикаторов, Вопр. экол. и биоц. № 7, 1939.

Ткаченко М. Е., Асоснов Х. И., Синев В. Н., Общее лесоводство 1939, стр. 1—746.

Труды Лаборатории экспериментальной биологии Московского зоопарка, 1929, т. V, и Труды по динамике развития, т. IX, 1935.

Уваров Б. П., Саранчевые Средней Азии, Узостазра, 1927, стр. 1—215.

Угрюмый М. Ф., Биология слепушонки и ее роль в изменениях почвы, Вопр. экол. и биоценол. № 2, 1932.

Угрюмый М. Ф., Биология бурого землероя и его роль в изменении почвы, Вопр. экол. и биоценол. № 1, 1934.

Фалькенштейн Б. Ю., Некоторые эколого-географические закономерности динамики численности мышевидных грызунов. Затр. Растр. № 18, 1939, стр. 3—4.

Федоров А. В. (Редактор), Сельскохозяйственная гидро-метеорология, 1938.

Федосов А. В., К реакклиматизации речного бобра в Мордовском гос. заповеднике, Научн. методич. зап. ком-та по запов., вып. 2, 1939, стр. 126—128.

Фенюк Б. К. и Демяшев М. М., Изучение миграций песчанок методом кольцевания, Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитологии, т. XV, вып. 1, 1936, стр. 89—108.

Фенюк Б. К., Переселения степных грызунов, Природа 1936, № 10, стр. 80—98.

Фенюк Б. К., Экологические факторы очаговости чумы. Доклад на совещании по паразитологическим проблемам в декабре 1939, изд. Акад. наук СССР, 1939 (на правах рукописи).

Филатов Д. П., Отчет о поездке на Командорские острова летом 1913 г.

Филатов, Д. П., Отчет о поездке летом 1914 г. на Командорские о-ва. Материалы к познанию русского рыболовства, т. III, вып. 5, 1914, и т. IV, вып. 5, 1915.

Флегонтова А. А., Жуки-стафилины как регуляторы численности блох в норах суслика (*Citellus pygmaeus* Pall), Вестн. микробиологии, 1939, стр. 135—152.

Фолитарек С. С., Некоторые данные по питанию рябчика. Вопр. экол. и биоцен. № 4, 1939, стр. 89—112.

Формозов А. Н., Особый тип климатограмм для целей экологических исследований, Ученые записки МГУ, вып. II, 1934, стр. 271—274.

Формозов, А. Н., К вопросу о межвидовой конкуренции. Докл. Акад. наук, 1934, т. III, № 3, стр. 197—201.

Формозов А. Н., Хищные птицы и грызуны. Зоолог. журнал, т. XIII, вып. 4, 1934.

Формозов, А. Н., Основные вопросы экологии белки и программы работ в этой области. Сборн. «Экология белки», под ред. Бобринского, 1934, стр. 1—24.

Формозов А. Н., Колебания численности промысловых животных, КОИЗ, Москва — Ленинград, 1935, стр. 1—108.

Формозов А. Н., Программа и методика работ наблюдательных пунктов по учету мышевидных грызунов в целях прогноза их массового появления, Учен. зап. Моск. гос. у-та, вып. XI, 1937, стр. 78—119.

Формозов А. Н. и Бируля Н. Б., Дополнительные данные к вопросу о взаимоотношениях хищных птиц и грызунов. Учен. зап. МГУ, вып. 13, 1937.

Формозов А. Н. и Воронов А. Г., Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосных угодьях Западного Казахстана и ее хозяйственное значение (Биотические отношения грызунов и растительности), Учен. зап. Моск. гос. у-та, вып. II, Зоология, 1939, стр. 3—112.

Формозов А. Н. и Кирис (Просвирнина) И. Б., Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосах. II. Наблюдения над грызунами-вредителями выгонов и сенокосов Южной Украины, Ученые зап. Москв. гос. у-та, вып. 13, 1937, стр. 39—57.

Формозов А. Н. и Кирис (Просвирнина) И. Б., Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосах, III. Влияние общественной полевки (*Microtus socialis* Pall.) и некоторых других грызунов на растительность Кизлярского района Дагестанской ССР, Учен. зап. Москв. у-та, вып. 13, 1937, стр. 59—70.

Фридерикс, К., Экологические основы энтомологии и прикладной зоологии, 1932.

Фридолин В. Ю., Животно-растительное сообщество горной страны Хибин, Акад. наук СССР, 1936, стр. 1—295.

Хлебович В. К., Материалы по экологии речного бобра, Труды Вор. Запов., 1938.

Хлебович В. К., Итоги экспедиции по обследованию и количественному учету бобров в бассейне р. Воронеж, Труды Ворон. гос. запов-ка, вып. 1, стр. 43—171, 1938.

Чернай А., Фауна Харьковской губ. и прилежащих к ней мест, 1853.

Чугунов Н., Опыт количественного исследования продуктивности донной фауны Сев. Каспия, Труды Астр. ихтиол. лабор., т. 5, вып. 1, 1923.

Чугунов Н., Предварительные результаты исследования продуктивности Азовского моря, Труды Азовско-Черноморской научно-промысловой экспедиции, вып. 1, Керчь, 1926.

Шапошников Л. В., Акклиматизация пушных зверей в СССР, Зоол. журн., т. XVII, вып. 5, 1933, стр. 439—460.

Шапошников Л. В., Интродукция пушных зверей в СССР за 1933 г., Зоолог. Журн. т. XIX, вып. 5, 1940.

Шапошников Л. В., Основные принципы методики воспроизводства пушных зверей путем реакклиматизации. Труды Центр. лабор. биологии и т. д. «Заготживсырье». Вып. V, 1941, стр. 129—139.

Шапошников Л. В., Основные предпосылки к методике акклиматизации енотовидной собаки Тр. ц. лабор. биол. и т. д. «Заготживсырье». Вып. V, 1941, стр. 198—207.

Шапошников Л. В. и Верещагин Н. К., К вопросу об акклиматизации нутрии (*Myopothamus coypus*) в Закавказье и Предкавказье, Землеведение, 1932, т. I XXIV, вып. 1—2, стр. 40—78.

Шевырев, Загадка короедов, СПб. 1 10, стр. 1—106.

Шевырев, Паразиты и сверхпаразиты из мира насекомых, 1912.

Шелфорд В. Е., Зоны жизни и современная экология, Вопр. экол. и биоценол. № 1, 1934.

Шмальгаузен И. И., Пути и закономерности эволюционного процесса, 1939, стр. 1—231.

Шнитников В. Н., Пресмыкающиеся Семиречья, Труды О-ва изучения Казахстана, т. VIII, № 3, 1928.

Шнитников В. Н., Постановка работы по изучению экологии млекопитающих, Краеведение № 4, 1929.

Штегман Б. К., О принципах зоогеографического деления палеарктики на основе изучения типов орнитофауны, Изв. Акад. наук СССР, 1936.

Штегман Б. К., Птицы, т. I, вып. 2, Фауна СССР, Нов. сер. № 19, 1938, стр. 1—156.

Шульпин Л. М., Лесной «каменный» дрозд *Monticola gularis* S. W. Восточной Азии. Ежег. зоол. муз. Акад. наук СССР, XXXII, 1931.

Шульпин Л. М., Экологический очерк птиц Алма-атинского государственного заповедника, 1939, Труды Алма-ат. гос. запов-ка, стр. 1—148.

Шульпин, Орнитология, 1940, стр. 1—555.

Щеголев В. Н., Влияние сроков посева яровых и озимых хлебов на повреждаемость их вредными насекомыми, 1930. Сельхозгиз, стр. 1—55.

Щеголев В. Н., Знаменский А. В., Бей-Биенко Г. Я., Насекомые, вредящие полевым культурам, 1937, стр. 1—538 (и приложение).

Щербаков, Ф. А. Тетерев глухарь и его распространение и запасы, Труды Верхне-вычегодской экспедиции, Москва, 1932, стр. 148—163.

Щербиновский Н. С., Местная природа и сельское хозяйство, 1926, глава Фенология, стр. 75—182.

Щербиновский Н. С., Местная природа и сельское хозяйство, 1926, стр. 1—181.

Шиперович В. Я., Фауна почв и древостоев в различных типах леса заповедника «Бузулукский бор». Зоол. журн. т. XVIII, вып. 2, 1939, стр. 196—211.

Эверсманн, Естественная история Оренбургского края, Казань, 1850.

Элтон Ч., Экология животных. Русский перевод, 1924, стр. 1—83.

Юргенсон П. Б., К методике бонитировки угодий для пушных зверей из семейства куницевых, Зоол. журнал, т. XIII, вып. 1, 1934.

Юргенсон П. Б., Материалы по экологии и питанию бурого медведя. Труды Центр. гос. заповедника, вып. 2, 1937, стр. 367—389.

Юргенсон П. Б., Типология стаций лесной куницы, Вопр. экол. и биоценол. № 4, 1939, стр. 142—173.

На иностранном языке

Abel O., Palaeobiologie, 1911.

Abel O., Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit, 1922.

Abbot C. H., Reactions of land isopods to light, Journ. Exper. Zool., vol. 27, pp. 193—246, 1923.

Adams Ch. C., Postglacial origin and migration of the life of the northeastern United States, Journ. of Geogr., v. I, No. 8, 9, 1902, pp. 303—310, 352—357.

Adams Ch. C., The ecological succession of bird association, Science, N, S., No, 27, 1908.

Adams Ch. C., Isle royale as a biotic environment. Mich. geol. surv., Ann. Rept., 1908, pp. 1—53.

Adams Ch. C., The ecological succession of birds, The Auk., vol. XXV, No. 2, 1908, pp. 109—153.

Adams, Ch. C., An ecological survey in Northern Michigan, prepared under the direction of Adams Ch. C. A report from the university museum, univers. of Michigan, 1906, pp. 1—133. Кроме того содержит работы: A. G. Ruthven, Otto Mc Creary и др., 1909.

Adams Ch. C., Guide to the study of animal ecology, 1913.

Adams Ch. Cr., An ecological study of prarie and forest invertebrates. Bull. of the Ill. St. Lab. of Nat. Hist., vol. XI, Article II, 1915, pp. 33—280.

Adams Ch., Burns T. L., Hankinson, Moore B. and Taylor N., Plants and animals of Mount Marcy, New York, Ecol., vol. 1, No. 2, 3, 4, 1920, pp. 71—95, 204—234.

Adams Ch. and Hankinson T. L., The Ecology and economic of Oneida lake, Fish. Bull. of the N. York state college of forestry at Syracuse univ., vol. 1, No. 3. and 4, 1928, pp. 241—548.

Allee W. C., Seasonal succession in old forest ponds, Trans. of Ill. Acad. of sciences, 1912.

Allee W. C., Distribution of animals in a tropical rain forest with relation to environmental factors, Ecol., vol. VII, No. 4, 1926, pp. 445—468.

Allee W. C., Measurement of environmental factors in the tropical rainforest of Panama, Ecol., vol. VII, 1926, pp. 273—302.

Allee W. C., Animal aggregations, 1931, pp. VIII + 1—431.

Allee W. C., Torvik M. M., Lahr. I. P. and Hollister P. L., Influence of soil reaction on earthworm, Physiol. zool., vol. III, No. 2, 1930, pp. 164—200.

Allen J. A., The influence of physical conditions on the genesis of species, Annual report of Smithson, Institution, 1906, pp. 375—402.

Allender Ch., Seasonal gonadal cycle of the english sparrow (*Passer domesticus* L.) Ecol., vol. XXVII, No. 2, 1936.

Alpatow W. W., Biometrical studies in variation and races of the honey bee (*Apis mellifera*). Quart. Rev. Biol., 4, 1929 pp. 1—58.

Alpatov, W. W., Ueber die Verkleinerung der Rüssellänge der Honigbiene von Süden nach dem Norden hin, Zool. Anz. B. 65 1925, SS. 103—111.

Alpatov W. W. and Pearl. R., Experimental studies on the duration of life. Influence of temperature during the larval period and adult life on the duration of the life of the imago of *Drosophila melanogaster*. Amer. Nat., vol. 63, 1929, pp. 36—37.

Anthony H. E., Field book of North American Mammals, 1928, pp. XXV + 625.

Atee Mc., Introduction upon Introduction. The Auk., vol. XLII, 1925, p. 160.

Atee Mc W. L. Science, N. S. 26, 1907, pp. 447—449. (Приводится по Phillips (1931.)

Atee Mc W. L., Effectiveness of the so called protective adaptations in the animal kingdom chiefly as illustrated by the food habits of Nearctic birds, Smithsonian Misc. Coll., 85, pp. 1—201 1932.

Babcock S. M., Metabolic water: its production and role in vital phenomena. Wisconsin, Agr. Exp. Stat. Res., Bull. 22, 1912, pp. 87—181.

Bachmetjew P. I. Die Lage des anabiotischen Zustandes auf der Temperaturkurve der wechselwarmen Tiere. Biol. Zentralblatt, XXI, 1901, и др. работы.

Baer K. E., Expédition à Novaya Zemlia et en Japon. Tableau physique des contrées visitées. Bull. Scient. publié par l'Acad. des Sciences. St. Pétersbourg, III, 1838—, 12.

Bailey V., The prairie ground squirrels or spermophiles of the Missisipi valley. U. S. D. Agric. Div. Ornith. and Mammology. Bull. 4. pp. 1—69, 1893.

Bailey V., Revision of American voles of the genus *Microtus*. U. S. Dept. Agric. Dir. Bar. of Surv., N. Amer. Fauna, No. 17, 1900, pp. 1—88.

Bailey V., Life zones and crop zones of New Mexico, North American Fauna No. 35, 1913, pp. 1—100.

Bailey V., Animal Life of the Carlsbad Cavern, 1928, pp. XIII + 195.

Bailey V., Mammals of New Mexica. U. S. Dept. Agric., Bur. Biol. Surv., N. Americ. Fauna, No. 53, 1931, pp. 1—412.

Bailey V., The mammals and life zones of Oregon, Nort Amer. Fauna, No. 35, 1936, pp. 1—416.

Bailey V. and Sperry, C. C., Life history and habits of grasshopper mice gen. *Onychomys*. U. S. Dept. Agric. Technic. Bull. 145.

Baker F. C., The relation of molluscs to fish in Oneida Lake. Techn. Publ. No. 4, New York, State Coll. of Forestry at Syracuse University, vol. XVI, No. 21, 1916, pp. 1—366.

Baker F. C., The productivity in invertebrate fish food on the bottom of Oneida Lake with special reference to mollusks. Techn. Publ. of the N. Y. State Coll. of Forestry at Syracuse University. 1921, vol. XVIII, No. 2.

Baker F. C., The importance of ecology in the interpretation of fossil faunas, Ecol., v. II, No. 4 1918, pp. 276—280.

Baker F. C., Influence of a changed environment in the formation of a new species and varieties Ecol., vol. IX, No. 3, 1928, pp. 271.

Baker I. R. and Ranson R. M., Factors affecting the breeding of the field mouse (*Microtus agrestis*), Part I, Light, Proc. R. Soc. Vov. CX, pp. 313—321, 1932.

Baker I. R. and Ranson R. M., Factors affecting the breeding of the field mouse (*Microtus agrestis*), Part. II, Temperature and food, Proc. R. Soc., Ser. B., vol. 112, No. 13—774, 1932.

Baldwin P. and Kendeigh C. Ch., Physiology of the temperature of birds, Scient. Publ. of the Cleveland Museum of Nat. History. vol. III, 1932.

Ball I., Climatological diagrams, Cairo, Scient. Journ., vol. 4, 1910, pp. 280—281.

Barret C. Q., The influence of meteorological conditions on insect life, Ent. Mon. Mag., v. 19, 1882, pp. 1—8.

Barrows W. B. The English Sparrow in North America. U. S. Depart. of. Agricult. Division Econ. Ornithol. and Mammal., Bull. No. 1, 1899.

Baughton R. V., The influence of helminth parasitism on the abundance of the Snow-Shoe rabbit in Western Canada. Can. J. Res., v. VII, pp. 524—547, 1932.

Baumberger J. R., Studies in the longevity of insects. Ann. Ent. Soc. Amer. Vol. 7, pp. 323—354, 1914.

Belehrádek I., Temperature and living matter, Bornträger, Berlin, 1935, pp. 1—272. (Обзор и список литературы).

Beljajeff M. M., Ein experiment über die Bedeutung der Schutzfärbung, Biol. Zbl., Bd. 47, 1927, SS. 107—113.

Bell, Yearbook, Separate, No. 855, 1920.

Belshaw H., Dyiring industry of New Zeland, Econ. Geogr., 1927, v. 3, No. 3.

Benson S. B., Concealing coloratiou among some desert redents of the Southwestern United States, Univ. of Calif. Publ. in Zoology, vol. 40, No. 1, pp. 1—70, 1933.

Bergmann A., Ueber die Verhaltnisse der wärmeökanomie der Tiere zu ihrer Grösse. Gottinger Studien. I. Abt., 1847.

Bird R. H., Biotic communities of the Aspen Parkland of Central Canada, Ecol., vol. XI, No. 2 pp. 356—443, 1930.

Bissonette, T. H. а) Studies on the sexual cycle in birds. I. Sexual maturity, its modification and possible control in the European Starling (*Sturnus vulgaris*): a general statement, Am. Journ. Anat., v. 45, pp. 289—305. 1930. б) Studies on the sexual cycle in birds. III. The normal regressive changes in the testis of the European starling (*Sturnus vulgaris*) from May to November, Am. Journ. Anat., v. 46, pp. 477—492, 1933. в) Light and sexual cycles in starlings and ferrets, Quart. Rev. Biol., v. 8, p. 201—208, 1932. г) Modification of mammalian sexual cycles reaction of ferrets (*P. vulgaris*) of both sex to electric light, Proc. R. Soc., Ser. B., v. CX, № 767, pp. 332—336.

Blackman M. W. and Stage H. H., On the succession of insect living in the bark and wood of dying, dead and decaying hickory, Techn. Publ. № 17, of New York State College of Forestry at Syracuse University, vol. XXIV, No. 22, 1924, pp. 1—270.

Blake I. H., A comparison of the animal communities of coniferons and deciduous forests, III. Biol. Monogr., vol X, No. 4. 1926, pp. 1—148.

Bodenheimer F. S., Welche Faktoren regulieren die Individuenzahl einer Insektenart in der Natur?, Biol. Zbl., 48, 1928, SS. 714—739.

Bodenheimer F. S., Studien zur Epidemiologie, Oekologie u. Physiologie der afrikanischen Wanderheuschrecke (*Schistocerca gregaria*, Forsk). Zeitschr. f. angew. Entomol., Vol. XV, SS. 1—123, 1930.

Bodenheimer F. S., Animal life in Palestine, 1935, pp. 1—506.

Bodenheimer F. S., Problems of animal Ecology, Oxford University, Press. 1938, pp. 1—183.

Bohn G., La naissance de l'intelligence. 1909, pp. 1—345.

Borodin N. A., The anabiosis or phenomenon of resuscitation of fishes after being frozen, Zool. Jahrb., Abt. Zool. u. Physiol., Bd. 53, Heft 3, S. 313—342, 1936, pp. 1—506.

Borradaiie L. A., The Animal and its environment, 1923, pp. 1—399.

Brandt A., Untersuchungen in Baumhöhlengewässern auf *Fagus silvatica*. Fach-Inst. Univ., Königsberg. Arch. f. Hydrobiol., Bd. XXVII. SS. 546—563, 1934. Приводится по реферату Калабухова Н. И. в Р. Б. Ж.

Branner I. C., Decomposition of rocks in Brazil. Chapter «Burrowing animals», Bull. of the Geol. Soc. of Amer., vol. VIII, pp. 295—300. 1896.
Braun-Blanquet I., Pflanzensoziologie, 1928.
Bremi., Beitrag zur Kunde der Dipteren. Isis, herausgeg. von Oken, 1846, SS. 164—175 (Fide Friederichs, 1930).
Brues C., Animal life in hot springs, The Quarterly Review of Biology, vol. II, No. 2, 1927, pp. 180—203.
Buckle Ph., On the ecology of soil insects on agricultural Land, Journ. of Ecol., vol. XI, No. 1, 1923, pp. 93—102.
Buffon, Histoire naturelle, Paris, 1749.
Bumpus H. C., The elimination of the unfit as illustration by the introduced sparrow, Biol. Lectures, Mar. Biol. Lab. Woods Hole Inst., vol. II, 1899, pp. 209—226.
Burt W. H., Adaptive modifications in the woodpeckers. Univ. of. Calif. Public. in Zoology, vol. XXXII, No. 8, pp. 455—524, 1930.
Burt W. H., Mc Atee on the effectiveness in nature of the so-called protective adaptations in the animal kingdom, chiefly as illustrated by the food habits of Nearctic birds, Condor, 34, 1932. pp. 196—198.
Buxton P. A., Animal life in deserts, 1923.
Buxton P. A., Heat moisture and animal life in deserts, Proc. Roy. Soc., London, vol. 96, 1924, pp. 123—131.
Buxton P. A., Animal life in deserts, 1928, London, pp. V + 176.
Buxton P. A., Climate in caves and similar places in Palestine, J. Animal Ecol., v. I, 1932, pp. 152—159.
Buxton P. A., Climate in which the rat-flue lives, J. of med. res., v. XX, No. 1, 1932, pp. 281—297.
Cameron A. E., General survey of the insect fauna of the soil within a limited area near Manchester; a consideraton of the relationship between soil insects and the physical conditions of their habitat, Journ. of. Econ. Biol., vol. VIII, 1913, pp. 159—204; цит. за неимением работы по Shelford, Field and Laboratory, Ecology, стр. 129—130.
Cannon W. A., Botanical features of the Algerian Sahara. Carnegie Institution, 1913, pp. 1—81.
Cannon W. A., Plant habits and habitats in the arid portions of South Australia, Carnegie Institution, 1921, pp. 1—139.
Carpenter F. R., Recent russian work on community ecology, Journ., of anim. ecol., vol. VIII, No. 2, 1930, pp. 354—386.
Carpenter I. R., The grassland biome. Ecological Monographs. Vol. X, No 4, 1940, pp. 617—684.
Carry M., Life zone investigations in Wyoming, North Am. Fauna, pp. 1—95, 1917.
Carry M., A Biolog. Surv. of North Dakota, North Am. Fauna, 1926, No. 49, pp. 1—226.
Cesnola A. P. di, Preliminary note on the protective value of colour in *Mantis religiosa*. Biometrica, vol. III, 1904, pp. 58—59.
Chapman F. M., The distribution of bird life in Columbia, A contribution to a biological survey of South America, Bull. A. M. N. H., XXXVI, 1917.
Chapman F. M., Handbook of birds of eastern North America, 1928, pp. XX + 530.
Chapman F. M., The distribution of bird life in Ecuador, A contribution to a study of the origin of Andean bird life, Bull. of the Amer. Mus. of Nat. Hist., vol. LV, 1926, pp. XIII + 784.
Chapman R. N., Nutritional studies on the confused flour beetle, *Tribolium confusum* Duval, Journ. of General Physiol., vol. VI, No. 5, 1924, pp. 565—585.
Chapman R. N., Animal ecology with special reference to insects, 1926.
Chapman R. N., The Quantitative Analysis of Environment Factors, Ecology, IX, 2, 1928, pp. 111—123.
Chapman R. N., Animal Ecology, 1931, pp. 1—464.
Chapman R. N., Mickel J. K., Parker G. E., Miller and Kelly E. G., Studies in the ecology of sand dune insects, Ecol., vol. VII, No. 4, pp. 416—426, 1926.
Chenowith H. E., The reactions of certain moist forest mammals to dry conditions and its bearing on problems of mammalian distribution, Biol. Bull., vol. XXXII, 1917.
Child C. M., Physiological foundations of behavior. N. Y, 1924.
Clarke W. E., Studies in bird migration, 1912.
Clements F. E., 1) The development and structure of vegetation, Bot. Surv. Neb., Studies in the vegetation of the State, III, 1904. 2) Research methods in Ecology, 1905. 3) Plant succession, Carnegie Inst. Wash. Public., No. 242, 1916. 4) Plant indicators, Carn. Inst. Wash. Publ., No. 290, 1920. 5) Plant succession and indicators, 1928 (объединяют 3-ю и 4-ю книги).
Clements F. E., Drought periods and climatic cycles, Ecology, vol. II, pp. 181—188, 1921.
Clements F. E., Research methods in ecology. Univ. Pub. Co., Lincoln, 1905; Plant succession and indicators, 1928 (и др. работы).
Clements F. S. and Goldsmith G. W., The phytometer method in ecology, The plant and community as instruments. Car. Inst. of Wash., No. 356, 1924.
Clements F. E. and Shelford V. E., Bioecology, 1939, v. I—VI, pp. 1—425.
Cockerell T. D., A Life Zones in New Mexico, N. M. Agr. Exper. St. Bull. 24, 1897.
Coker R. E., Observations of hydrogen-ion concentration and of fishes in waters tributary to the Catawba river, North Carolina, Ecol., vol. VI, No. 1, 1925, pp. 52—66.
Collogh T. W. Mc. and Hayes W. P., The Reciprocal relation of soil and insects, Ecol., vol. III, No. 4, 1922, pp. 288—302.

Collogh W. Mc. and Hayes Wm. P., Soil Temperature and its Influence on White Grub Activities. Ecol., vol. IV, No. 1, 1923, pp. 29—37.

Cook W. C., Studies in the physical ecology of the Noctuidae, Minnes. Univ. Agr. Stat. Techn. Bull. No. 12, 1923, p. 38.

Cook W. C., The distribution of the pale western cutworm (*Porosagrotis orthogonia* Morr.); A study in physical Ecology. Ecol., vol V. 1924, pp. 60—69.

Cook W. C., Some weather relations of the pale western cutworm (*Porosagrotis orthogonia* Morr.), A preliminary study, Eocol., vol. VII, 1926, pp. 37—47.

Cook W. C., Some effects of alternating temperatures on the growth and metabolism of cutworm larvae, Journ. Econ. Ent., vol. 20, 1927, pp. 769—782.

Cook, W. C., A Bioclimatic Zonation for Studying the Distribution of injurious Insects, Ecol., vol. X, No. 3, 1929, pp. 282—294.

Cook W. C., Laboratory and field ecology, 1930, v. XI, No. 3.

Cooke A. N., Molluscs, Cambr. Natur. Hist., vol. III, No. 1, 1925.

Cooke M. T., Report on bird censuses in the United States 1916—1920, U. St. Dept. of Agricult. Departm. Bull. No. 1165, 1923, pp. 1—33.

Cooper W. S., Fundamentals of vegetational change, Ecol., VII, No. 4, 1926, pp. 391—414.

Coward T. A., The migration of birds, 1912.

Cowles H. C., The physiographic ecology of Chicago and vicinity, 1901, Bot. Gaz., 31.

Cowles H. C., The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan, 1899, Bot. Gaz. 27. Приводится и цитируется по Clements, Plant succession and plant indicators, 1928.

Craig J., Sheep farming in North America, 1920.

Crampton H. E., Variation and elimination in *Philosamia cynthia*, Biometrica, Vol. 3, 1904, pp. 113—130.

Criddle N., Some natural factors governing the fluctuations of grouse in Manitoba, Can. Field Nat., v. 44, 1930, pp. 77—88. Приводится по Clemats en. Thalford, 1939.

Cuénot L., L'adaptation, 1925, pp. VIII: 1 + 420.

Dahl Fr., Winke für ein wissenschaftliches Sammeln von Tieren. Gesellsch. Naturforscherfreunde zu Berlin, Jahrg. 1903, SS. 444—475.

Dahl., Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie. 1921—1923.

Darwin Ch., Vegetable Mould and Earthworms, 1881. Есть русский перевод, изд. Биомедгиз, т. II, стр. 236, 1937.

Davenport C. B., The animal ecology of the cold spring sand spit, The Decennial Publ. of the Univ. of Chicago, vol. X, 1903, pp. 157—176.

Davenport C. B., and Castle W. E., Studies in morphogenesis. III. On the acclimatization of organisms to high temperatures, Arch. f. Entwickelungsmechanik der Organismen, Bd. 2, 1895, pp. 227—249.

Davey W. P., Prolongation of the life of *Tribolium confusum*, apparently due to small doses of X-rays, Journ. exper. zool., 28, 1919, pp. 447—458.

Davis W. G., Climate of the Argentine Republic, Buenos Aires, 1902.

Dendy A. and Elkington H. D., Report on the vitality and rate of multiplication of certain grain insects under various conditions of temperature and moisture, Roy. Soc. Rep. of the Grain Pests (war) Committee, 1920, No. 7, Цит. по Chapman R. Animal Ecology.

Dengler A., Waldbau auf ökologischer Grundlage, Berlin, 1930, SS. 1—560.

Dice L. R., Biotic areas and ecological habitats as units for the statement of animal and plant distribution, Science, vol. LV, No. 1422, 1922, pp. 1—4.

Dice L. R., Notes on the mammals of Gogebic and Ontonagon Counties, Michigan, Occasional Papers, 1920, No. 109, pp. 1—47.

Dice L. R., The mammals of warren woods, Berrien County, Michigan, Occasional Papers, Numb. 86, 1920, pp. 1—29.

Dice L. R., Some factors affecting the distribution of the prairie vole, forest deer mouse and prairie deer mouse. Ecol., vol. III, No. 1, 1922, pp. 26—48.

Dice L. R., Life zones and Mammalian distribution, Journ. of Mamm., vol. 4, No. 1, 1923, pp. 39—47.

Dice L. R., Mammal Associations and Habitats of the Flat Head Lake Region, Montana, Ecology, vol. IV, No. 3, 1923, pp. 247—261.

Dice L. R., A survey of the mammals of Charlevoix County, Michigan and vicinity, Occasional Papers of the Museum of Zoology, Univ. of Michigan, Numb. 159, Apr. 11, 1925, pp. 1—33.

Dice L. R., Description of two new pocket-mice and a new woodrat from New Mexico, Occ. Papers Mus. Zool. Univ. Mich., No. 202, 1929, pp. 1—4.

Dice L. R., Methods of indicating relative abundance of birds, The Auk., vol. XLVII, No. 1, 1930.

Dice L. R. and Blossom P. M., Studies of mammalian ecology in southwestern North America with special attention to the colors of desert mammals, Carn. Inst., 1937, pp. 1—125.

Dixon Ch., The migration of birds, 1892.

Dodds G. S. and Hisaw F. S., Ecological Studies of Aquatic Insects. Ecology, V, 2, 1924 V, 3, 1924; VI, 2, 1925.

Dollo, La paléontologie éthologique, 1909.

Dougall W. B., Polant Ecogy, 1927, pp. VIII + 326.

Douglas A. E. Evidence of climatic effects in the animal rings of trees, Ecol., vol. I, No. 1, 1920, pp. 24—32.

Drude O., Handbuch der Pflanzengeographie, 1890, Stuttgart.

Dürken, B., Einführungen in die Experimentalzoologie, 1919, Berlin, p. 446.

Eifrig, G., Is Photoperiodism a Factor in the Migration of Birds? Auk., vol. XLI, 1924, pp. 439—444.
Eigenmann C. H., Adaption, fifty years darwinism, 1908, pp. 182—208.
Elton Ch., Periodic fluctuations in the numbers of animals: their cause and effects, Journ. exper. Biol., 2, 1924, pp. 119—163.
Elton C. S., Plague and the regulation in numbers in wild animals. Journ. of Hygien, vol. XXIV, 1925.
Elton C. S., The dispersal of insects to Spitzbergen. Trans. Ent. Soc., London, 1925, pp. 289—299.
Elton Ch., Animal Ecology, 1927, и Animal Ecology, 1932 (есть русский перевод, 1934).
Elton Ch. S., Ford E. B., Bauer J. R. and Gardner A. D., The Health and parasites of wild mouse population, Proc. Zool. Soc. London, 1931.
Eversmann E., Mitteilungen über einige neue und einige weniger bekannte Säugetiere Russlands, Bull. de la Soc. des Naturalistes de Moscou, III, 1840.
Farrow E. P., Plant life on East Anglian heaths, Cambr., Univ. Press, pp. 1—108, 1925.
Finch W. C. and Backer O. E., Geography of the worlds agriculture, U. S. Dept. of Agr. Contributions from the office of farm management, 1917.
Flower S. S., Proc. zool. Soc. Lomd, 1932, p. 369 (приводится по Bodenheimer, 1938).
Forbes S. A., On some interactions of organisms, Ill. St. Lah. of Nat Hist. Bull., vol. I, No. 1—3, pp. 3—18, 1880.
Forbes S. A., On the food of young fisches, Ill. St. Lab. of Nat. Hist. Bull., vol. I, No. 3, 1880, pp. 70—85.
Forbes S. A., The food of the smaller fresh water fisches, 1883, Ill. St. Lab. of Nat. Hist. Bull., vol. I, No. 6, pp. 65—94.
Forbes S. A., On the food relations of fresh water fishes, A summary and discussion, Ill. St. Labor. of Nat. Hist., Bull., vol. II, 1888, pp. 472—538.
Forbes S. A., The Mid-Summer Bird Life of Illinois, A statistical Study, Amer. Nat., vol. XLII, 1908.
Forbes S. A., Aspects of Progress in Economic Entomology, Journ. Econ. Ent., vol. II, 1909, pp. 25—35.
Forbes, S. A., The midsummer bird life of Illinois, Ibid., vol. IX, pp. 375—404, 1913.
Forbes, S. A., Fresh water fishes and their ecology, Address read at the University of Chicago Special Publication, 1913, pp. 1—19.
Forbes S. A., An ornitological cross-section of Illinois in autumn. Bull. Ill. State Lab. Nat. Hist., v. VII, 1917, pp. 305—335.
Forbes S. A. and Gross A. O., The numbers and local distribution in summer of Illinois birds of the open country, Bull. Illin. Nat. Hist. Surv., v. XIV, pp. 187—218, 1922.
Forbes S. A. and Gross A. O., On the numbers and local distribution of Illinois land birds in winter, spring and fall, Ibid., v. XIV, 1923, pp. 397—453.
Forbush E. H., Useful Birds and their Protection, 1907, pp. XX + 437.
Forbush., Department Bulletin No. 9, Massachusetts Department Agriculture, 1921, p. 47.
Formosov A. N., Mammalia in the steppe biocenose, Ecol., 1928, vol. IX, 449—460.
Formosov A. N., The crop of cedar nuts, invasions into Europe of the siberian nutcracker and fluctuations in numbers of the Squirrel, Journ. of Anim. Ecol., 2, 1933, pp. 70—81.
Formosov A. N., The snow covering as an environment factor and its importance in the ecology of mammals and birds, Бюлл. о-ва испытат. природы. Отд. Биол., т. XLVIII (4), 1939, стр. 60—69.
Franz H., Untersuchungen über den Wärmehaushalt der Poikilothermen, Biol. Zbl., v. L, SS. 158—182, 1930.
Friederichs K., Der Kaffeebeerenkäfer in Niederländisch Indien, Zeitschr. angew. Entomol., vol. II, 1925, SS. 325—385.
Friederichs K., Welche Faktoren regeln die Individuenzahl eines Insektenart in der Natur? Anz. f. Schädlingskunde, V. Jahr., H. 10, 1929, SS. 119—123.
Friederichs K., Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie, Bd. I u. II. Paul Parey, Berlin, 1930.
Friederichs K., Noch einiges über die Uhrsachen stärkeren oder schwächeren Auftretens von Insektarten, Anzeig. f. Schädlingskunde, VI Jahr., H. 3, 1930, SS. 3—4.
Galtsoff P. S., Seasonal Migrations of Mackerel in the Black Sea, Ecol., vol V, No. 1, 1924, pp. 1—6.
Garner W. W. and Allard H. A., Effect of the Relative Length of Day and Night and other Factors of the Environment on growth and reproduction in Plants, Journ. Agr. Res., 1920, v. XVIII, pp. 553—606.
Gätke H., Die Vogelwarte Helgolands, Braunschweig, 1900, Aufl.
Gause Y. E., Studies of the ecology of the Orthoptera, Ecol., vol. XI, No. 2, 1930, pp. 307—326.
Gause, Y. E., The influence of ecological factors on the size of population, Amer. Natur., vol. LXV, 1931.
Gjulin C. M., Probable distribution of the mediterranean fruit fly (*Geratitis capitata* Weld) in the United States, Ecol., vol. XII, No. 2, 1931, pp. 248—251.
Gleason H. A., Further views on the succession concept, Ecol., V, VIII, No. 3, 1927, pp. 299—327.
Gloger C. L., Die Abänderung der Vögel durch den Einfluss des Klimas, Breslau, 1833.
Goldmann E. A., Five new mammals from Arizona and Colorado, Proc. Biol. Soc., Wash., vol. XXXI, 1933, pp. 21—26.
Goldmann E. A., Revision of the wood rats of the genus *Neotoma*, U. S. Dept. Agr., Bur. Biol. Surv. N. Amer. Fauna, No. 31, 1910, pp. 1—123.

Goldmann E. A., Mammals of Panama, Smithsonian Misc. Coll., vol. 69, No. 5, Washington, 1920.
Goldmann E. A., The coycote archpredator, Symposium on predatory animal control, Twelfth annual meeting of the American Society of Mammalogists, 21 May, 1930, Journ. of Mammalogy, vol. II, No. 3, pp. 325—389.
Goldmann E. A., Review of wood rats of *Neotoma lepida* group, Journ., Mamm., 1932, v. XIII, pp. 59—67.
Graham S. A., Effect of physical factors in the ecology of certain insects in logs, 19 Report St. Entomol. of Mines, 1922, pp. 22—41.
Graham S. A., The felled trunk as an ecological unit, Ecol., vol. VI, No. 4, 1925, pp. 397—412.
Greene B. A. and Reynard C. R., The influence of two burrowing rodents *Dypodomys spectabilis* (Kangaroo rat) and *Neotoma albigula albigula* (Pack rat) on desert soils in Arizona, Ecol., 13, No. 1 (73—80); No. 4, 359—363, 1932.
Griesabach A. R. H., Die Vegetation der Erde, 1872.
Grinell J., A geographical study of the kangaroo rats of California, Univ. of Calif. Publ. in Zool., vol. XXIV, No. 1, pp. 1—124, 1922.
Grinell J., The burrowing rodents of California as agents in soil formation, Smithsonian Report for 1923, pp. 339—350, 1925.
Grinell J., Presence and absence of animals, The University of California Chronicle pp. 429—450, 1928.
Grinell J., Some angles in the problem of bird-migration, Auk, 48, pp. 22—32, 1931.
Grinell and Storer, Animal Life in the Yosemite, Univ. of Calif. Press, 1924, pp. XVIII + 752.
Groebbells F., Der Komplex der Nahrungsinnerwelt des Vogels und seine biologiscbe Bedeutung, Ornith. Congr. Amsterdam 1931, SS. 119—135.
Haeckel E., Generelle Morphologie, 1866.
Haeckel E., Entwicklungsgang u. Aufgaben der Zoologie, Jenaische Zeitschrift, 1869, vol. V, p. 353.
Hall A. F., Handbook of Yosemite National Park. N. York and London, 1921, pp. 1—345.
Handschin S., Beiträge zur Kenntnis der wirbellosen terrestrischen Nivalfauna der schweizerischen Hochgebirge, Liestal, 1919, SS. 1—152.
Handschin E., Über die Collembolenfauna der Nivalstufe, Rev. suisse Zool., 1919, Bd. 27, SS. 65—98.
Handschin E., Ziele und Probleme der zoologischen Erforschung der Hochalpen, Rev. suisse Zool. Bd. 32. 1925, SS. 65—71.
Harshberger J. W., Hemerecology: the ecology of cultivated fields, parks and gardens, Ecol., vol. IV, No. 3, 1923, pp. 297—307.
Hathway E. S., Quantitative study of the changes produced by acclimatization in the tolerance of high temperatures by fishes and amphibias, U. S. B. of Fisher. Bull. 43, 1927. pp. 169—192.
Hatt R. F., The red squirrel: its life history and habits, with special reference to the Adirondacks of New York and the Harvard Forest, Roosevelt Wild Life Animals, Vol. II, No. 1, 1929, pp. 1—146.
Hauchecorne F., Studien über die wirtschaftliche Bedeutung des Maulwurfes *Talpa europaea*, Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. A., Zeitschr. f. Morph. u. Ökol. der Tiere, 1927, Bd. 9, H. 3/4.
Haviland M. D., Forest, Steppe and Tundra, 1926, pp. 1—210.
Heim de Balsac H., Biogéographie des mammifères et des oiseaux de l'Afrique du Nord, Suppléments au Bulletin biologique de France et de Belgique, Paris, 1936, pp. 1—446.
Hensen V., Über die Bestimmung des Plankton's oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Tieren, Fünfter Bericht der Kommission zur Wissenschaft, Untersuch. der deutschen Meere in Kiel für die Jahre 1882—1886, 1887.
Hensen V., Über die Bestimmung des Planktons, V. Bericht der Kommission zur wissensch. Untersuchung der deutschen Meere in Kiel, 1887.
Henderson J., The practical value of birds, 1928, N. Y. The Macmillan Comp., 1927, pp. 1—342.
Herold W., Kritische Untersuchungen über die Methode der Zeitfange zur Analyse von Landbiocoenosen, Zeitschr. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere, B. 10, 1928, SS. 427—432.
Herold W., Beiträge zur Verbreitung und Ökologie der Landisopoden des Ostbaltikums, Zeitsch. f. Morph. u. Ökol. der Tiere, B. 18, H. 3, 1930, SS. 474—535.
Hesse R., Tiergeographie auf ökologischer Grundlage, Jena, 1924.
Hesse, R., Die Ökologie der Tiere; ihre Wege u. Ziele, Naturwissenschaften, 15 (48/49), 1927, SS. 942—946.
Hewatt H. G., Ecological succession in the *Mytilus californianus* habitat as observed in Monterey bay, California, Ecol., v. XVI, No. 2, 1935, pp. 244—251.
Hewatt H. G., The conservation of the wild life of Canada, N. Y., 1921, pp. XX + 344.
St. Hilaire, E. G. Histoire générale des Règnes organiques, 1861.
Hildebrand, S. F. and Towers I. L. The Food of Trout in Fish Lake, Utah, Ecol., vol. VIII, No. 4, 1927, pp. 389—398.
Hill, Recent Advances in Physiology and Biochemistry, pp. XII + 740, pp. 268—270, 1908.
Hingston Major R. W. G., Naturalist to the Mount Everest Expedition of 1924, Animal Life at High Altitudes, The Geographical Journal, vol. LXV, No. 3, 1925.
Hisaw-F. L., Observations on the burrowing habits of moles, Journ. of Mammal., vol. IV, No. 1, 1923, pp. 79—88.
Hoffmann I. V., The establishment of a Douglas fir Forest, Ecol., vol. I, No. 1, 1920, pp. 49—55.
Holdhaus, 1911, Приводится по Щеголеву, Знаменскому и Бей-Биенко, Насекомые, вредящие полевым культурам, 1937, стр. 1—538.
Hopkins A. D., Periodical events and natural laws as guides to agricultural research and practice, U. S. D. of Agr., Mon. Weath. Rev., Supp. No. 9, 1918, pp. 1—42.

Houssay Fr., Forme, puissance et stabilité des poissons, Paris, 1912, pp. 1—372.
Howard L. O., Notes on the geographical distribution within the U. S. A. of certain insects injuring cultivated crops, Proc. Ent. Soc., Washington, vol. III, p. 225.
Howard, H. E., Territory in Bird Life, London, 1920, pp. 1—308.
Howard N., Studies of the Mexican bean beetle in the South-East, Bull. U. S. Dept. Agric. 1243, pp. 1—50, 1924.
Howell J. A., An experimental study of the effect of stress and strain on bone development, Anat. Rec., 1917, v. XIII, pp. 233—252, 7 fig. in text.
Howell A. H., A Biological Survey of Alabama, North American Fauna, No. 45, 1921, pp. 1—88.
Howell A. H., Revision of the American picas, U. S. Dept. Agr. Bur. Biol. Surv. N. Am. Fauna, No. 47, pp. IV + 57, 1927.
Howell A. B., Aquatic mammals, Their Adaptations to life in the water, pp. 1—338, 1930.
Humboldt A., Ideen zu einer Geohraphie der Pflanzen, 1807, Русск. перевод, 1936.
Humboldt A., Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. 1806 (есть русский перевод), 1936, стр. 1—230.
Humboldt, A., De distributione geographica Plantarum secundum coeli temperiem et altitudinem montium, Prolegomena, 1817 (есть русский перевод, 1936).
Huntington E., The solar hypothesis of climatic changes, Bull. of the Geolog. Soc. of America, Vol. XXV, 1914, pp. 477—590.
Huntington, E., The control of pneumonia and influenza by the weather, Ecol., v. I, pp. 6—23, 1920.
Huntington, E., Climate and the evolution of civilization, The evolution of the earth and its inbahitants, New Haven, 1923.
Huntington, E., Civilization and Climate, New Haven, 1924, pp. 1—453.
Huntington E., Tree growth and climatic interpretations, Carnegie Institute of Wash., Public No. 352, pp. 157—212, 1925.
Huxley I. S., «Protective» adaptations of animals, Nature, 130, p. 203, 1932.
Huxley T. H., On the Agamic Reproduction and Morphology of *Aphis*. Trans. Linn. Soc. London, v. XXII, 1858, pp. 193—200; 221—236.
Isely, F. B., Survival value of acridian protective coloration, Ecology, vol. 19, No. 3, 1938, pp. 370—389.
Jäger G., Deutschlands Tierwelt nach ihren Standorten eingeteilt, I, 1—400 и II, 1—367, Stuttgart, 1874.
Jakson, Nell, Sanders and Shelford, A quantitative and seasonal study of a pine-dune animal community, Ecol., vol. III, No. 4, 1922, pp. 306—321.
Janisch E., Das Exponentialgesetz als Grundlage einer vergleichenden Biologie, Abh. Theorie organ. Entw., H. 2, 1927, SS. 1—383. Русское изложение см. в русск. переводе книги Фридерикса: Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии, 1932, стр. I—XV + 1—672. Приложение.
Jennings H. S., Heredity and environment, Sc. Month. V. 19, 1924, pp. 225—238; приводится по Adams (1935).
Jettmar H. M., Die Bauten einiger Transbaikanischen Säugetiere in schematischer Darstellung, Zeitschr. f. Säugetierkunde, Bd. I, Heft I, S. 14, 1926.
Johnson E. L., Relation of sheep to climate, Journ. of Agric. Research, vol. XXIX, No. 10, 1924.
Johnson, M S. Activity and distribution of certain wild mice in relation to biotic communities, Journ. of Mammology, vol. VII, 1926, pp. 245—277.
Jones G., Review of Pearse's Animal Ecol., vol. VII, No. 4, 1923.
Jones G. T., Pearse's Animal Ecology, Ecol., vol. VII, No. 4, pp. 503—504, 1926.
Jung E., Contributions à l'histoire de l'influence des milieux physiques sur les êtres vivants, Arch. Zool., vol. VII, 1878, pp. 251—282.
Kalabuchov H. I., Some physiological adaptations of the mountain and plain forms of the wood mouse and of other species of mouse-like rodents, Journ. of Anim. Ecol., vol. 6, No, 2. 1937, pp. 254—272.
Kanitz A., Temperatur und Lebensvorgänge, Berlin, 1925.
Kashkarov D. and Lein L. W., The Yellow ground squirrel of Turkestan (*Cynomys fulvus oxianus* Thom.), Ecol., vol. VIII, No. 1, 1927, pp. 63—73.
Kashkarov D. and Kurbatov V., Preliminary ecological survey of the vertebrate fauna of the central Kara-Kum desert in West Turkestan, Ecol., vol. XI, No. 1, 1930, pp. 35—61.
Keller K., Anpassung u. Akklimatisation, Tierheilkunde u. Tierzucht, Berlin, 1926, Lieferung 3, SS. 467—480.
Kendeigh S. Ch., A study of Merriams temperature Laws, Wilson Bull., XLIV, 1932.
Kendeigh, S. Ch., The role of environment in the life of birds, Ecolog. Monogr., vol. IV, No. 3, 1934, pp. 300—417.
Kendrew W. G., The climates of the continents, Oxford, 1927, pp. 1—400.
Kennedy C. H., The effects of irrigation on bird life in the Yakima Valley, Washington, The Condor, vol. XVI, 1914, pp. 250—255.
King K. M. and Atkinson N. I., Biological control factors in the immature stages of *Euxoa ochrogaster* Cu. in Saskatchewan, Ent. Soc. of Am. 1928.
Kirsop F. M., Preliminary study of methods of examining the life of the sea bottom, Wash. (St.) Univ. Puget Sound Biol. St. Publ., v. III, 1922, pp. 129—139.
Klugh A. B., A common system of classification in plant and animal ecology, Ecol., vol. IV, No. 4, pp. 366—378, 1923.

Klugh A. B., Ecology of the Red Squirrel. Journ. of Mamm. Vol. VIII, No. 1, 1927, pp. 1—32.
Knight H. H., On the nature of the color patterns in Heteroptera with data on the effects produced by temperature and humidity, Ann. Ent. Soc. Amer., Vol. XVII, pp. 258—272.
Konnor L. G., Bulletin of the National Association of Wool Manufacturers, Boston, 1924.
Korstian C. F., Factors controlling the germination and early survival of oaks, Yale Univers., School of Forestry, Bull. 19, 1927.
Kowalewsky W., Monographie der Gattung *Anthracotherium* Cuv. und Versuch einer natürlichen Klassifikation der fossilen Huftiere, Paleontographica, n. s. II, 3 (XXII), 1873/74.
Kruger P. u. Duspiva F., Der Einfluss der Sonnenstrahlung auf die Lebensvorgänge der Poikilothermen, Biol. Zbl. Bd. IX, 1933, SS. 168—188.
Kruger P. u. Duspiva F., Der Einfluss der Sonnenstrahlung auf die Lebensvorgänge der Poikilothermen, Biologia generalis, Bd. IX, SS. 168—188, 1933.
Lamarck, Philosophie zoologique, 1809, Русск. пер. 1935 (I) и 1937 (II).
Lean Mac R. C., Studies in the ecology of tropical rain forest, Journ. of Ecol., 7, 1919.
Lengerken H., Coleoptera. Käfer, P. Schulze, Biologie der Tiere Deutschlands, Berlin, Teil 40. SS. 1—346. 1924—27.
Lichtentritt B., Die Wärmeregulation neugeborner Säugetiere und Vögel, Zeitschr. f. Biolog., Bd. 69, H. 12, 1919, SS. 545—564.
Linsdale J., Variations in the Fox Sparrow, Univ. of Calif., Publ. in Zoology, vol. XXX, No. 12, pp. 251—392, 1928.
Lloyd G. I., The succession of insects in tree trunks as shown by the collections from the various stages of decay, Journ. of Entom. and Zool., vol. XXV, No. 4, 1933. Приводится по реферату В. Есипова в Реф. Биол. журн., т. II, вып. 3, стр. 266.
Loeb J., Über künstliche Umwandlung positiv heliotropischer Tiere in negativ heliotropische und umgekehrt, Arch. Gesellschaft für Physiologie, 1893.
Lorenz I. K., Physikalische Verhältnisse und Verteilung der Organismen im Quarnerischen Golfe, Wien, 1863, SS. 1—379.
Lotka A. I., Elements of physical biology, Baltimore, 1925, p. XII, 1 + 460.
Lucanus F. V., Die Rätsel des Vogelzuges, ihre Lösung auf experimentellem Wege durch Luftfahrt un berinnung, 2 Aufl. 1923, и др.
Lull R. S., Dinosaurian climatic response, pp. 225—279, в сборнике Organic Adaptation to environment, New Haven, 1924.
Lull R. S., The pulse of life, в сборнике The evolution of the earth and its inhabitants, New Haven, 1928, pp. 1—208.
Lundegardh H., Klima und Boden, 1926, S. 372. Русский перевод: Люндегард, Влияние климата и почвы на жизнь растений, 1937, стр. 1—387.
Macfarlane, I. M., The evolution and distribution of fishes, N. Y., 1923, pp. 1—154.
Manson-Bahr P. H., Tropical diseases, 1925.
Marais E. N., Notes on some effects of extreme drought in Waterberg, South Africa, Smiths. Rep. for 1914, pp. 511—522, 1915.
Marcovitch S., The migration of the Aphidae and the appearance of the sexual form as affected by the relative lenght of daily light exposure, J. Agr. Res., 1924, 26, pp. 513—522.
Martini E., Zur Kenntnis des Verhaltens der Läuse gegenüber Wärme, Z. angew. Ent., B. 4, SS. 34—70, 1917.
Matthew., The evolution of the horse, The Quarterly Review of Biology, vol. I, No. 2, 1926, pp. 139—185.
Mayne B., Notes on the influence of temperature and humidity on oviposition and early life of Anopheles, Rep. U. S. Publ. Health., vol. ILI, 1925, pp. 986—990.
Mayr H., Waldbau auf naturgeschichtlicher Grundlage, Berlin, 1925, 2 Aufl.
Meek A., The migrations of fish., 1916, pp. XVIII + 1—427.
Menetrié, Catalogue raisonné des objets zool. recuellies dans un voyage au Caucase, 1832, стр. 1—271.
Merikallio, Lintujen runsanden arvioimisesta määrätylla aluella, Luonnon Ystävä, 21, 179—193, 1917. Приводится по Пальмгрену.
Merriam C. H., Results of a biological survey of the San Francisco Mountain region and desert of the Little Colorado, Arizona. Ill. Annotated list of mammals with descriptions of new species, U. S. Dept. Agric., Div. Ornith. and Mammol., N. Amer. Fauna, No. 3, pp. 43—86, 1890.
Merriam C. H., The Geographical Distribution of Life in North America, with special reference to the Mammalia, Proc. Biol. Soc. Wash., VII, p. 1—64, 1892.
Merriam C. H., Laws of Temperature Control of the Geographical Distribution of Terrestrial Animals and Plants, Nat. Geogr. Mag., VI, pp. 229—238, 1894.
Merriam C. H., The geographical distribution of animals and plants in North America, Yearbook U. S. Depart. of Agr. for 1894, pp. 203—214, 1895.
Merriam C. H., Life Zones and Crop Zones of the United States. Bull. No. 10, Biol. Survey, pp. 1—79, 1898.
Middendorf A. V., The Isepiptesen von Russland, Mém. de l'Acad. de Sc. St. Petersbourg, 1855, Sc. Nat., 6 Ser., t. VIII.
Middleton A. D., Cycles in the numbers of British voles (Microtus), Journ. Ecol., vol. XVIII, pp. 156—165, 1930; vol. XIX, 1931.
Miller G. S., The telescoping of the cetacean skull., Smithson Misc. Colls., vol. 76, No. 5, pp. 1—62, 1923.
Minnich D. E., The photic reactions of the honeybee, *Apis mellifica*, Journ. of Exper. Zool., vol. XXIX, pp. 343—425, 1919.

Mitscherlich E. A., Das Wirkungsgesetz der Wachstumsfaktoren, Landw. Jahrb. 1921, 56 B.
Mitscherlich E. A., Das Gesetz des Minimums und das Gesetz des abnehmenden Bodenertrags, Ibidem, 38, 1909, и более поздние работы.
Möbius K., Die Auster und Austerwirtschaft, Berlin, 1877.
Möbius K., Die Lebensgemeinschaften im naturkundlichen Unterrichte, Natur u. Schule, Bd. III, 1904, H. 7, SS. 289—292.
Moore B., The Scope of Ecology, Ecology, 1920, vol. I, No. 1, p. 1.
Moore C. R., The biology of the Mammalian Testis and Scrotum, The Quarterly Review of Biol., 1926, vol. I, pp. 4—50.
Morris H. M., Ann. applied Biolog., 9, 1922. Приводится по Henrick Lundergärdh, Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben, 1925.
Murphy R. C., Bird Island of Peru, A record of a seajourn. on the West coast, pp. 1—362, 1925.
Murphy R. C., Oceanic and climatic phenomena along the west coast of South America, during 1925, The Geographical Review, vol. XVI, No. 1, pp. 26—54, 1926.
Murray J. and Hyort J., The Depths of the Ocean, 1912, pp. XX + 821.
Nichols G. E. W., A working basis for the ecological classification of plant communities, Ecol., vol. IV, No. 1, pp. 11—24; No. 2, pp. 154—180, 1923.
Nichols G. E., Plant Ecology, Ecol., vol. IX, No. 3, 1928, pp. 267—271.
Nicholson A. I., «Protective» adaptations of animals, Nature. No. 130, p. 696, 1932.
Nicholson A. J., The balance of animal populations, Journ. Anim. Ecol., v. II, pp. 132—178, 1933.
Nicholson E. M., How birds live. A brief account of bird life in the light of modern observation, London, 1927, pp. 1—150.
Nicholson E. M., How birds live, London, 1929, second edition.
Nicholson E. M., The art of bird watching, 1931, pp. 1—218.
Nordmann, Fauna pontique, Voyage de Demidoff, т. III, 1833.
Northrop J. H., The influence of the intensity of light on the rate of growth and duration of life of *Drosophila*, J. Gen. Physiol., vol. IX, pp. 81—86, 1925.
Oekland Fr., Methodik einer quantitativen Untersuchung der Landschneckenfauna, Arch. Molluskenk., 61, No. 3, SS. 121—137, 1929.
Park Orlando, Studies in nocturnal ecology with special reference to climax forest, I. Ecol., vol. XII, No. 4, 1931. II. Ecol., vol. XIII, No. 4, 1932. III. Ecol., vol. XVI, No. 2, 1935. IV, Ohio Journal of Science, vol. XXXVI, No. 1, 1936. V. Journ. of Animal Ecol., Vol. VI, No. 2, 1937.
Osborne H. F., Man of the old Stone Age, 1921, pp. XXVIII + 559.
Osborn, H. F. The Age of Mammals in Europe, Asia and North America, 1910.
Osgood W. H., A revision of the mice of the American genus *Peromyscus*, U. S. Dept. Agric., Bur. Biol. Survey, N. Amer. Fauna, No. 28, 1909, pp. 1—285.
Palmen, Über die Zugstrassen der Vögel, Leipzig, 1876.
Palmgreen P., Zur Synthese der Pflanzen und Tierökologischer Untersuchungen, Acta Zool. Fennica 6, 1928, SS. 1—51.
Palmgreen P., Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna, Acta zool.Fennica, 7, 1930.
Park O., Lockett I. A., Mayers D. I., Studies in nocturnal ecology, Ecol., v. XII. No. 4, 1931.
Parker I. K., Influence of Soil Moisture upon the Rate of Increase on Sugar-Beet Route-Louse Colonies, Journ. Agric. Research, IV, 1915, pp. 241—250.
Parker J. R., Some effects of temperature and moisture upon the activities of grasshoppers and their relation to grasshopper abundance and control, Trans. 4-th Int. Congr. Ent., Ithaca, vol. II, pp. 322—332, 1929.
Parker I. R., Some effects of temperature and moisture upon *Melacoplus mexicanus* Saussure, and *Camnula pellucida*, Scudder, Bull. Univ. Montana Agric. Exper. St. 223, pp. 1—132, 1930.
Parkes A. S., Fertility in mice, British Journ. of Exper. Biol., vol. II, 1924, pp. 21—31.
Pavari A., Studio preliminare sulla coltura di specie forestali esotiche in Italia, I—II, Firence, 1916.
Payne N. M., Effect of temperatures upon insects, Ecol., 1926, v. I, pp. 99—106.
Payne N. M., Freezing and survival of Insects at low Temperatures, Univ. of Mich. Ph. D. thesis, 1925, Idem in Fhe Quarterly Review of Biology, April, 1926, v. I, No. 2, pp. 270—282.
Payne N. M., Two factors of beat energy involved in insect cold hardiness, Ecol., vol. VIII, No. 2, 1927, pp. 194—196.
Pears A. S., Animal Ecology, 1926.
Perkins R. C. L. and Swezy O., The introduction into Hawaii of insects that attack Lantana, Bull. Experim. Stat. of Hawaiian Sugar Planters Assoc., Entomol. Series, Bull. 16, 1924.
Petersen W., Seasonal succession of animals in a Characattail pond, Ecol., VII, No. 3, 1926, pp. 370—377.
Petersen C. I., Report of the Danish Biol. Station. No. XX, 1911.
Petersen C. I. und Jensen P. B., Valuation of the Sea. I, Animal Life of the Sea-Bottom, its Food and Quantity, Rep. of the Danish Biol. Sta. to the Board of Agriculture, vol. XX,1911.
Peterson A. and Haeussler G. J., Determination of the springe-brood emergence of Oriental peach moth and codling moth by various methods, Journ. Agric. Res., vol. 37, 1928, pp. 399—417.
Phillips J., Some important vegetation communities in the central province of Tanganayika territory, The Journ. of Ecol., v. XVIII, No. 2, 1930, pp. 193—235.
Phillips J., The biotic community, Journ. of Ecol., vol. XIX, No. 1. 1931, pp. 1—24.
Phillips J., Ecological Investigations in South, Central and East Africa: outline of a progressive scheme, Journ. of Ecol., vol. XIX, No. 2, 1931, pp. 474—482.

Phillips J., Quantitative methods in the study of numbers of terrestrial animals in biotic communities: a review with suggestions, Ecol., vol. XII, No. 4, 1931.

Phillips, J., Succession, development, the climax and the complex organism: an analysis of concepts, part I, The Journ. of Ecol., v. XXII, No. 2, 1934, pp. 554—571; part II, The Journ. of Ec., v. XXIII, No. 1, 1935, pp. 210—247; part III. The Journ. of Ecol., v. XXIII, No. 2, 1935, pp. 488—509.

Phillips J., Succession, development and so on, Part III, Journ. of Ecol. 1935.

Pierce W. D., A new interpretation of the relationships of temperature and humidity to insect development, Journ. Agric. Res., v. V, 1916.

Pilsbury H. A. and Hyatt A., Achatinellidae. Manual of conchology structural and systematic, second series, Pulmonata, Philadelphia, 1911, vol. 21.

Plugh H. H., The influence of temperature on crossing over in *Drosophila*, Journ. Exp. Zool., vol. XXIV, 1917, pp. 148—209.

Poulton S. B., «Protective» adaptations of animals, Nature No. 130, pp. 202—203, 1932.

Powers E. B., Experiments and observations on the behavior of marine fishes toward the hydrogen-ion concentration of the sea water in relation to their migratory movements and habitation, Wash (St.). Univ., Pug. Sound Biol. St. Pub., 1921, 3, pp. 1—22.

Powers E. B., The Physiology of the respiration of fishes in relation to the hydrogen-ion concentration of the medium, Journ. of Gen. Physiol., 1922, 4, pp. 305—317.

Powers E. B., The absorption of oxygen by the herring as affected by the carbon dioxide tension of the sea water, Ecol., vol. IV, Nr. 3, 1923, pp. 307—313.

Powers E. B., Chemical factors affecting the migratory movements of the pacific salmon, Publication No. 8 of the American Association for the Advancement of Science, 1939, pp. 72—85.

Preble E. A., Biological investigation of the Athabaska — Mackensie Region, North American Fauna, No. 27, 1908, pp. 1—573.

Raunkiaer C., Types biologiques pour la géographie botanique, Bull. Acad. Sc. Dänemark, 5.

Réaumure A. F., Mémoires pour servir à l'histoire des insectes, Paris, 1734.

Richards B., A Symposium on the reciprocal relationship of ecology and taxonomy, Journ. of Ecol. XXVII, Nr. 2, 1939. Доклад.

Richards O. W. and Robson G. C., The species problem and evolution, Nature. March 6th 13th, 1926.

Richards O. W., Studies on the ecology of english heath, Journ. of Ecol., vol. XIV, 1926.

Ritchie J. M., The Influence of man on animal life in Scotland, A study in faunal evolution, Cambridge, Univers. Press, 1920.

Robson G. C. a. Richards O. W., The variation of animals in Nature, 1936, pp. 1—425.

Rowan W., Light effects on birds, Nature No. 115, pp. 494—495, 1925.

Rowan W., On photoperiodism, reproductive activity, and the annual migrations of birds and fisches, Proc. Boston, Soc. Nat. Hist. vol. XXXVIII, pp. 147—189, 1926.

Rowan, W., Experiments in bird migration, I. Manipulation of the reproductive cycle; seasonal anges in the gonads, Proc. Boston Soc. Nat. Hist. vol. XXXIX, pp. 151—208, 1929.

Rowan, W., Experiment in bird migration, II. Reversed migration, Proc. Nat. Acad. Sci. vol. XVI, 520—525, 1930.

Rowan, W., Experiments in bird migration, III. The effects of artificial light, castration and extracts on the autumn movements at the American crow (*Colvus brachyrhynchos*), Proc. Nat. Acad. Sci. vol. XVIII, pp. 639—654. 1932.

Rübel S., Oekologische Pflanzengeographie, Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 4, 1913.

Rübel E., The Replaceability of Ecological Factors and the Law of Minimum, Ecology, vol. XVI, No. 3, 1935.

Russel E. S., Fishery research: its contribution to ecology, Journ. of Ecol. vol. XX, No. 1, 1932, pp. 128—151.

Sacharov N. L., Studies in Cold Resistance of Insects, Ecol., vol. XI, No. 3, 1930, pp. 504—517.

Sanders N. J. and Shelford V., A quantitative and seasonal study of pine-dune animal community, Ecol., vol. 3, 1922, pp. 306—321.

Saussure H. B., Voyage dans les Alpes, vol. 3, 1796, p. 9.

Schäffer N. A., On the incidence of daylight as a determining factor in bird migration, Nature 1907, vol. 77, pp. 159—163.

Schimper A. F. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, Jena, 1892 (есть более позднее издание, 1935 г.).

Schmidt., Racial studies in fishes, J. Genetics, 7—10, 1918, 1920.

Schmidt J., Racial investigations, IX. C. R. Trav. Lab. Carlsberg, vol. XVIII, pp. 1—71 1930.

Schmoe F. W., Our greatest mountain, A Handbook for Mount Rainier National Park, 1925, pp. XI + 366.

Schröter C. et Flahault. C., Rapports et propositions. Nomenclature phytogéographique Actes du III-e Congrès Internat. de Botanique, Bruxelles, 1910.

Schröter C. A. und Kirchner O., Vegetation des Bodensees, p. I, II, 1896, Fid R. N. Chapman Animal Ecology.

Seebohm H., The birds of Siberia, 1901.

Setchell W. A., The upper temperature limits of life, Science, vol. XVII, 1903, pp. 934—937.

Seton E. T., Life histories of northern animals, 1909.

Seton E. T., The Arctic Prairies, 1912, pp. I—XVI + 1—415.
Severtzov N. A., Etudes sur le passage des oiseaux dans l'Asie Centrale particulièrement par le Ferghana et le Pamir. Bull. de la Soc. Imp. des Natur. de Moscou, 1880.
Shackleford M. W., Animal communities of an Illinois prairie, Ecol., vol. X, No. 1, 1929, pp. 126—155.
Shaler N. S., Effect of animals and plants on soils in the origin and nature of soils, XII Annual Report of Director of U. S. Geological Survey, Part I, Geology, I, 1892, pp. 213—345.
Shelford, V. S., The significance of evaporation in animal geography, Assoc. of Amer. Geogr., 3; pp. 29—42, 1914.
Shelford V. E., Life histories and larval habits of the tiger beetles (Cicindellidae), Journ. Linn. Soc., Zool., vol. 30, 1908, pp. 157—184.
Shelford V. E., Ecological succession of fish and its bearing on fish culture, Transact. of the Illinois state Academy of Science, vol. III, 1910.
Shelford, V. E., Ecological succession, III. A reconnaissance of its causes in ponds with particular reference to fish, Biol. Bull., 22, 1911, pp. 331—370.
Shelford, V. E., Physiological animal geography, Journ. of Morphol., vol. 22, 1911, pp. 551—618.
Shelford V. E., Preliminary note on the distribution of the tiger beetles (*Cicindella*) and its relation to plant succession, IV. Vegetation and the control of communities, Biol. Bull., vol. XXIII, pp. 59—99, 1912.
Shelford V. E., Ecological succession, Biol. Bull., vol. XXIII, No. 6, 1912, pp. 356—357.
Shelford V. E., Ecological succession, V. Aspects of physiological classification, Biol. Bull., vol. XXIII, No. 6, 1912.
Shelford V. E., Animal Communities in Temperate America as illustrated in the Chicago Region, Chicago Univ. Press, 1913, 1937.
Shelford V. E., The reactions of certain animals to gradients of evaporating power of air, A study in experimental Ecology, Biol. Bull., vol. XXV, 1913, pp. 79—120.
Shelford, V. E., The significance of evaporation in animal geography, Ass. of Amer. Geogr. vol. III, 1914, pp. 29—41.
Shelford V. E., Modification of the behavior of land animals by contact with air of high evaporating power, The Journ. of anim. behavior, vol. IV, No. 1, 1914, pp. 31—49.
Shelford V. E., Principles and problems of ecology as illustrated by animals, The Journal of Ecology. vol. III, No. 1, 1915, pp. 1—23.
Shelford V. E., Natures Mobilization, Natur. History, vol. XIX, No. 2, 1919, pp. 205—210.
Shelford V.E., Naturalist's guide to the Americas, 1926, pp. XV + 761. (Изд. Экологического общества Америки, составлено многими авторами).
Shelford V. E., An experimental investigation of the relations of the codling moth to weather and climate, Bull. Ill. Nat. Hist. Surv., 16, pp. 307—440, 1927.
Shelford V. E., Laboratory and Field ecology, 1929, pp. I—XII + I—608.
Shelford V. E., Some concepts of Bioecology, Ecol., vol. XII, No. 3, 1931, pp. 455—468.
Shelford, V. E., Life zones, Modern Ecology and the Failure of Temperature Summing, Wilson Bull. XLIX, 1932, pp. 144—187.
Shelford V. E., Animal communities in temperate America, 2. edit. 1937, pp. I—XII, I—368.
Shelford V. E. and Clements, Bioecology, 1939, pp. V—X + 1—368.
Shelford V. E. and Powers E. B., An experiment study of the movements of herring and other marine fishes, Biol. Bull., vol. XXVIII, Nr. 5, 1915, pp. 315—334.
Shelford V. E. and Towler E. D., Animal communities of the San Juan Channel and adjacent areas, Publ. Pug. Sound Biol. St., vol. 5, 1926, pp. 33—73.
Shaw W. T., Moisture and altitude as factors in determining the seasonal activities of the Townsend ground squirrel in Washington, Ecol., vol. II, 1921, pp. 189—192.
Shaw, W. T., Duration of the aestivation and hibernation of the Columbian ground squirrel, *Citellus columbianus*, and sex relation to the same, Ecology, vol. VI, 1925, pp. 75—81.
Shaw, W. T., The seasonal differencies of north and south slopes in controlling the activities of the Columbian ground spuirrel, Ecol., VI, 1925, pp. 157—162.
Shull A. F., Duration of Light and the Wings of Aphids, Anat. Rec., v. XXXVII, 1927.
Shull. A. F., The Effect of Intensity and Duration of Light and of Duration of Darkness, partly modified by Temperature, upon Wing-production in Aphids, W. Roux. Arch. f. Entwickelungsmech. d. Organismen, Bd. 115, 1929, pp. 825—851.
Shull A. F., Evolution, 1936, pp. 1—312.
Shultz J., Radiation and the study of mutation in animals, Biological effects of radiation, vol. II, pp. 1209—1263.
Smith N. G., Animal communities of a deciduous forest succession, Ecol., vol. IX, No. 4, 1928, pp. 478—500.
Steggerda M., The Relation of Domestic Fowls to Climate, vol. X, No. 3, 1929, pp. 337—343.
Stuer A., Planktonkunde, 1910.
Summerhayes V. S. and Elton C. S., Contributions to the Ecology of Spitzbergen and Bear. Island, Journ. of Ecol., v. XI, No. 2, 1923, pp. 214—286.
Summerhayes V. S. and Elton C., Further contributions to the ecology of Spitzbergen, The Journ. of Ecol., vol. XVI, No. 2, 1928, pp. 193—269.
Sumner F. B., The rôle of isolation in the formation of a narrowly localized race of deer mice (*Peromyscus*), Amer. Nat., vol. LI, 1917, pp. 173—185.
Summer. Desert and lava-dwelling mice and the problem of protective coloration in mammals, Journ. of Mammal., vol. II, 1921, pp. 75—86.

Sumner F. B., Genetic, distributional and evolutionary studies of the subspecies of deer mice (*Peromyscus*), Bibliographia Genetica, 9, 1932, pp. 1—106.

Sumner F. B., Evidence for the protective value of changeable coloration in fishes, Amer. Nat. vol. LXIX, 1935, pp. 245—266.

Sumner F. B. and Swarth. H. S., The supposed effects of the color tone of the background upon the coat color of mammals, Journ. Mammal., 1924, 5, 81—113. pp. 6—12.

Sundström K. E., Ökologisch-geographische Studien über die Vogelfauna der Gegend von Ekenäs, Acta zool. Fennica, 3, 1927.

Swarth H. S., Birds of the Papago Saguaro National Monument and the neighbouring region Arizona, Depart. of the Inter. Nat. Park Service, 1920, pp. 1—63.

A symposium on the reciprocal relation of ecology and taxonomy, Journ. Ecol. Vol. XXVII, No. 2, 1939, pp. 401—435.

Tansley A. G., The classification of vegetation and the concept of development, The Journ. of Ecol., vol. VIII, No. 2, 1920, pp. 118 + 49.

Tansley A. S., Practical plante ecology, London. 1923, pp. 1—228.

Tansley A. S., The use and abuse of vegetational concepts and terms, Ecol., vol. XVI, No. 3, 1935, pp. 284—308.

Taylor T. G., Control of settlement by humidity and temperature, Commonwealth Bureau of Meteorology, Bull. No. 14, 1919, pp. 1—33.

Taylor. T. G. The Settlement of Tropical Australia, Geogr. Rev., vol. VIII, 1919, pp. 84—115.

Taylor. T. G., Australian Meteorology, 1920, pp. 1—312.

Taylor W. A., Distributional and ecological study of Mount Rainier, Ecol., III, 3, 1924, pp. 214 + 237.

Taylor. W. P., Biological stations for the study of plants and animals together, Scientifis Monthly, October, 1925, vol. XXI, pp. 390—393.

Taylor W. P., Ecology or Bio-Ecology., Ecol., vol. VIII, No. 2, 1927, pp. 280—281.

Taylor W. P., Methods of determining rodent pressure on the range, Ecol., vol. XI, No. 3, 1930, pp. 523—543.

Taylor W. P., Grazing range studies of Jack rabbits in southern Arisona, Bull. of the Ecol. Soc. of America, v. 12, 1931.

Taylor W. P., Significance of extreme or intermittent conditions of distribution of species and management of natural resources with a restatement of Liebig's law of minimum, Ecology, vol. XV, No. 4, 1934, pp. 373—379.

Taylor W. P., What is ecology and what good is it? Ecol., vol. XVII, No. 3, 1936, pp. 333—347.

Taylor W. P. and Ginnies W. M., The Bio-Ecology of Forest and Range, The Scientific Monthly, vol. XXVII, 1928, pp. 177—182.

Tenenbaum E., Biol. Zbl., 53. s. 308, 1933.

Thacher M., The purpose of bird censuses and how to take them, Un. St. Dep. of Agric. Dep. Circul., 1165, a. 261, 1923—1927.

Thomson M., The Naturalization of Animals and Plants in New Zeland, 1922, pp. 1—607.

Thomson A. L., Problems of bird migration, N. Y. and Boston, 1926, pp. XV, 1—350.

Thomson, A. L., Recent progress in the study of bird migration: a review of the literature 1926—1935. Ibid., 6, 1936, pp. 472—530.

Thomson and Geddes, fide M. R. Thorpe во Введении к «Organic adaptation to environment», New Haven, 1924.

Titschak E., Untersuchungen über den Temperatureinfluss auf die Kleidermotte (*Tineola biselliella* Hum.), Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, v. 124. SS. 213—251, 1925.

Townsend M. T., Seasonal abundance and vertical migrations of *Lucilia caesar* Linn. and other insects in an artificial grove, Annals of entomological Society of America, vol. XXI, No. 1.

Trembley., Mémoires pour servir à l'histoire d'une polype d'eau douce à bras en forme de cornes, Leiden, 1744. Есть русский перевод Л. Трамблэ: Мемуары к истории полипов. 1937, стр. 1—343.

Turesson G., Hereditas, 3, 1922.

Uvarov B. P., Locusts and grasshoppers, Imperial Bureau of Entomology, London, 1928 pp. 1—352.

Uvarov B. P., Insects and climate, Transactions of the Entomological Society of London, vo . 79, pp. 1—247, 1931.

Uvarov B. P., The value of protective adaptations of animals, Nature, 130, 66—67, 1932.

Uvarov. B. P., «Protective» adaptations of animals, Nature, 1932. 130, pp. 696—697.

Uvarov B. P., Bioclimatograph, an improved method for analyzing bioclimatic relations of insects, Ecol., vol. XIII, No. 3, 1932, pp. 309—311.

Uvarov B. P., Ecological and biographical relations of eremian Acrididae, La Vie dans la région désertique nord-tropicale de l'ancien monde, Paris. 1938, pp. 231—273.

Vestal. A. G., Local distribution of grasshopers in relation to plant associations, Biol. Bull. vol. 25, 1913, pp. 141—180.

Vestal, An associational study of Illinois sand prairie, Bull Ill., St. Labor. Nat. Hist., vol. X, pp. 1—96, 1913.

Vietinghoff-Fischer, Theoretische und praktische Schlussfolgerungen aus der Ernährungsbiologie der Vögel, XIV, Bericht d. Vereines schles. Ornithologen, 1928 и другие работы этого автора.

Volterra V., Variazioni e fluttuozioni del numero d'individual in specia animali conviventi. R. Comitato Talassographico Italiana, mem. 131, 1927. Английский перевод статьи из «Journal du Conseil international pour l'exploration de la mer», III, vol. I, 1928, дан в книге Чэпмана Animal Ecology «Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together».

Vorhies C. T. and Taylor W. P., The life History and ecology of Jack rabbits in relation to grazing in Arizona, Technic. Bull. № 49. Univ. of Arizona, Agric. Exper. Stat. 1933, pp. 469—587.

Vorhies Ch T. and Taylor. W. P., Life-history of the Kangaroo Rat. Unit. Stat. Departm. of Agricult., Bull. No. 1091, 1922, pp. 1—40.

Wagner M., Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung, Basel, 1889.

Wagner W. A., L'industrie des Araneina, Mémoires de l'Academie des sciences de St. Pétersbourg. XLII, No. 11, 1894.

Walther A., Einführung in die mathematische Behandlung naturwissenschaftlicher Fragen, 1928, SS. 43—44.

Wardle R. A., The Problems of applied Entomology, 1929, pp. 1—587.

Warming E., Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, 1896, С этого перевода датского издания, вышедшего годом раньше, сделан русский перевод капитальной книги: Ойкологическая география растений. Введение в изучение растительных сообществ, 1901, стр. XXII + + 528.

Warren. S. L., The phisiological effects of radiation upon organ and body system, Biol. effects of radiation, v I, 1936, pp. 473—541.

Weaver, J. S. and Clements F. S., Plant ecology, 1929, pp. 1—520.

Weese A. O., Animal ecology of Illinois elm-maple forest, Ill. Biol. Mon., vol. 9. 1924. pp. 1—94 and 345—438.

Weigmann R., Die Wirkung starker Abkühlung auf Amphibien und Reptilien, Zeitschr. Wiss. Zool., Band 134, Heft I, 1928, SS. 641—692.

Weigmann R., Weitere Untersuchungen über die Kältebeständigkeit poikilotermen Wirbeltiere, Zeitschr. wiss. Zool., Band 136, Heft, I, SS. 195—259, 1930.

Wetmore A., The migration of birds, 1926.

Williams C. B. M. A., A short bio-climatic study in the Egyptian desert, Ministry of Agric. Egypt., Technical and scientific service, Bull. No. 29, 1923, pp. 1—29.

Williams C. B., Bioclimatic observation in the Egyptian Desert in March 1923, Ministry of Agricult. Egypt., Techn. and Scient. Serviec, Bull. No. 37.

Willis C. P., The control of rodents in field seeding. Proc. Soc. Amer. For., vol. IX, 1914. pp. 365—379.

Wolcot G. N., The animal census of two city lots. Sc., n. s. 47, 1918. pp. 371—374.

Wolcott G. W., An animal census of two pastures and a meadow in northern New York, Ecolog. Monorg., vol. VII, No. 1, 1937, pp. 1—90.

Wood F. E., A study of mammals of Champaign Country. Illinois Bull Ill. Nat. Hist Surv., 8. 1910. pp. 501—613.

Woodbury A. M., Biotic relationsships of Zion Canyon, Utah, with special reference to succession. Ecol. Monogr., vol III, No, 2, 1933, pp. 150—245.

Редактор *П. В. Терентьев*

Подписано к печати 7/II 1945 г. Тираж 5.000 экз.
Печ. лист. 24. Уч.-изд. лист. 44,92. Тип. знаков в 1 печ. л. 74 874. Зак. № 45/1067. М-00824
Цена без переплета 20 р. 25 к. Переплет 50 к.

2-я типография „Печатный Двор" им. А. М. Горького, треста „Полиграфкнига" ОГИЗ'а при СНК РСФСР
Ленинград, Гатчинская, 26.

Цена 20 р. 75 к.

15/115