

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО СВЯЗИ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ  
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ТЕЛЕКОММУНИКАЦИЙ ИМ. ПРОФ. М.А. БОНЧ-БРУЕВИЧА» (СПбГУТ)

Кафедра экологии и безопасности жизнедеятельности

**КОНСПЕКТ ЛЕКЦИЙ ПО ДИСЦИПЛИНЕ**  
**«ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ, ЖИВОТНЫХ И МИКРООРГАНИЗМОВ»**  
Направление подготовки 05.03.06 Экология и природопользование  
Разработчик: доцент, к.б.н. Фертикова Е.П.

Санкт-Петербург  
2018



методы используют только при строгом учете и сопоставлении временных показателей (часы суток, месяцы, сезоны, различные годы).

Анализ таких наблюдений требует их сопоставления с климатическими, почвенно-геоморфологическими и другими факторами среды, для чего используют методы климатологии, геоморфологии, почвоведения и других разделов физической географии.

2-й раздел – **экология популяций** - посвящен изучению условий формирования структуры и динамики естественных группировок особей одного вида, занимающих отдельные части видового ареала (географические районы, биотопы или разные ниши в сообществе).

Структура и организация популяции обеспечивают оптимальное использование жизненных ресурсов на занятой видом территории, борьбу за них с популяциями других видов (конкуренентов), размножение и расселение животных.

В ходе приспособления популяции к местным условиям устанавливается определенный уровень численности, возрастной и генетический состав. Изменения численности сопровождаются миграциями и расселением животных частично за пределы занятой популяцией территории. Таким образом, осуществляется обмен особями между популяциями, что обеспечивает целостность и поддерживает существование вида.

Предмет популяционной экологии – внутривидовые отношения, возникающая на их основе структура (организация) видового населения и ее биологическое значение.

Методы популяционной экологии специфичны. С их помощью оценивают плотность населения и размещение особей по территории, абсолютный и относительный учет численности животных, исследование половой и возрастной структуры популяции, а также происходящих в ней процессов размножения, гибели и перемещения особей.

При изучении связей и территориальных отношений особей, семей, стай или стад используются мечение кольцами, кнопками, метки окраской стойкими красителями, ампутация пальцев (у амфибий, рептилий, млекопитающих), введение в метку или с пищей радиоактивных веществ и другие способы маркирования особей: радиоошейники, радиометки со слежением через спутниковую связь (при наблюдении за китами).

3-й раздел – **экология сообществ**, или биоценология, – связывает экологию животных с экологией растений и микроорганизмов.

Объект изучения - ассоциация взаимосвязанных популяций разных видов животных и растений, обитающих в одном месте (биотопе) и образующих сообщество (биоценоз).

#### **Предмет изучения:**

А) межвидовые отношения, их генезис (происхождение) и современное значение.

Б) структура (строение) сообществ (ярусность, стратификация, синузии и другие группировки); границы сообществ, их иерархия (соподчиненность) и отношения друг с другом.

В) взаимодействия сообществ с внешними условиями (климат, грунт, топография и т. д.) и их динамика.

**Методы:** Учет численности, наблюдения за активностью, передвижением, размножением, смертностью (требуют математической обработки). Полевые и лабораторные эксперименты. Эксперименты

в природных условиях. Изучение мероприятий по борьбе с вредителями и т.д.

Таким образом, деление на 3 раздела позволяет рассматривать закономерности взаимодействия животного мира со средой на 3-х уровнях: единичных особей, популяций и сообществ.

Помимо горизонтального разделения экологии животных, существует и вертикальное (по средам обитания):

А) экология водных (входит в состав гидробиологии), Б) экология обитателей почвы, или педобиология, В) экология наземных (сухопутных), Г) экология паразитов.

Экология животных, экология растений и экология микроорганизмов представляют самостоятельные науки, входящие соответст-

Уточнению содержания и границ экологии животных помогает рассмотрение ее взаимоотношений со смежными науками: физиологией, морфологией и эмбриологией. Экология животных служит основой зоогеографии, в которой обычно выделяют экологическую зоогеографию, или учение о современных факторах распространения животных. Исторические факторы становления ареалов отдельных видов и пути формирования фауны (историческая зоогеография).

Экология широко используется и в систематике, где значение экологических и эколого-физиологических критериев вида непрерывно возрастает.

Экология используется и в популяционной генетике, когда решаются вопросы сохранения, распространения и закрепления генетических изменений.

Достижения экологии позволяют палеонтологам по строению ископаемых животных судить об их вероятном взаимодействии с окружающей средой. Эти специальные проблемы палеонтологии выросли в отдельную отрасль и получили название палеоэкологии (Геккель, 1957)

**Вкратце можно сказать: задачами экологии животных является познание формирования их морфологических и физиологических особенностей и особенностей образа жизни в зависи-**

мости от условий среды, изучение влияния среды на численность особей данного вида, на характер распределения их по территории и на формирование сообществ организмов, населяющих ту или иную территорию.

## I. Общие закономерности взаимодействия организмов и среды

**Среда жизни** – это физическое окружение организмов. Она бывает постоянной или временной и имеет определенные границы.

**Биосфера** – наружная часть земного шара (атмосфера, гидросфера, литосфера), заселенная живыми существами, изменившими ее исходный состав и состояние. Включает нижнюю часть воздушной оболочки - тропосферу, всю водную и верхнюю часть твердой оболочки – кору выветривания.

Собственное население имеет вода и суша, тогда как чисто воздушных организмов, не связанных ни с литосферой, ни с гидросферой, нет.

Верхняя граница биосферы 10-15 км. Здесь обнаруживались бактерии, споры грибов. Основная масса обитающих на суше живых существ не поднимается в воздух более 50 – 100 м, но перелеты птиц нередко проходят на высоте 1000 - 3000 м, также регистрируются заносы ветром насекомых на высоту до 4 - 5 км. А в горных районах Азии на высоте 4 - 5 км над уровнем моря встречаются различные животные (горные бараны (*Ovis ammon*), зайцы толай (*Lepus tibetanus* ). Альпийские галки (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*)) отмечались на высоте до 8,2 км.

Нижняя граница в литосфере находится на 2 - 3 км (микроорганизмы в водах нефтеносных слоев), корни деревьев погружаются

на 8 – 10 м. Самые глубокие норы млекопитающих (суслики, сурки) достигают глубины 6 - 7 м, а насекомых (термиты) 5 - 6 м. Основная масса живых организмов в литосфере расположена на глубине до

1 м.

Пределы обитаемой гидросферы достигают максимальных глубин в 11 км.

Наиболее глубоко проникают трупоеды, детритоеды и хищники, а растения и растительноядные водные животные встречаются в основном до 300-500 м глубины.

Лишены животных организмов в пределах биосферы лишь пересоленные водоемы с высоким содержанием солей (Мертвое море 23%; Туз-Гол в Армении 32%) или места, отравленные сероводородом, СО и др. ядами.

## **Круговорот веществ и многообразие организмов**

В пределах биосферы непрерывно происходит круговорот веществ, ведущим звеном которого являются живые организмы, с их способностью обмена веществ и энергии с окружающей средой. Образуются так называемые «открытые системы».

Устойчивость живой материи и способность организмов воспроизводить себе подобных покоится на соотношениях ассимиля-

ции и диссимиляции. Это координированная, сложная система цепных биохимических процессов, проходящих во времени и пространстве.

Возникновение жизни на земле до сих пор считается проблематичным вопросом, среди множества теорий особого внимания за-

служивает теория А.И. Опарина (1951), знакомая нам со школьной скамьи.

Многообразие органического мира и его богатство в отдельных местах отражает интенсивность и широту биогенного круговорота веществ. Оно возникло на базе пищевых отношений и пищевой специализации (растения – животные - микроорганизмы сапрофиты; растительноядные животные – хищники - паразиты). Особое значение в формировании видовой разнообразия имели и приспособления к средам жизни, климату, субстрату; конкуренция за пищу, свет, пространство.

## **Среда и факторы существования**

**Среда** – все, что окружает организмы и прямо или косвенно влияет на их состояние, развитие, возможность выживания и размножения.

Для организмов важен химический состав, физическое состояние (температура, давление, радиационные условия, подвижность частиц, ионизация растворов, электрическое состояние и др.). В состав среды входят и все другие организмы своего или других видов, прямо или косвенно контактирующих с данным.

От среды организм получает необходимые вещества, ей отдает продукты метаболизма.

Не все, что окружает организм, необходимо для его существования или оказывает на него влияние. Однако безразличные для одного вида элементы среды могут влиять на соседей и тем самым косвенно на вид (данный).

*Все, что действует на организм, независимо от характера влияния, в отличие от безразличных элементов, называют факторами среды.*



Факторы никогда не действуют на организм изолированно, а всегда в неразрывной связи друг с другом. В основные задачи экологических исследований входит изучение следующих вопросов: 1) какие из факторов среды, в каком сочетании и при каких количественных значениях необходимы для осуществления того или иного основного процесса или жизненного цикла. 2) какие сочетания факторов и их количественные значения определяют интенсивность процесса. 3) какие факторы составляют лишь нейтральный фон, то есть безразличные.

По природе факторы подразделяют на неорганические или абиотические, органические или биотические и антропогенные. То или иное значение факторы приобретают лишь в зависимости от конкретной обстановки.

Среда обитания не остается постоянной. В основе изменений лежат периодические космические факторы (сезонная, лунная, суточная цикличность и др.) и непериодические, в большинстве своем необратимые.

Мончадский А.С. (1958) предложил различать:

Стабильные факторы (сила тяготения, солнечная постоянная, состав и свойства атмосферы, гидросферы, литосферы и др.).

Изменяющиеся:

А) закономерно- периодические (суточные, сезонные и др.)

Б) без закономерной периодичности (температура, ветер, осадки, влажность, пища, болезни, паразиты, хищники и т.д.).

## **Жизнеспособность организмов и факторы среды**

Общий обмен веществ различен у молодых и взрослых животных. У первых преобладает конструктивный, у вторых – энергетический обмен.

Ассимиляции веществ и использованию энергии противостоит их распад (диссимиляция) и потеря энергии (рассеивание во внешнюю среду). Эти процессы должны быть сбалансированы и не выходить за пределы допустимого максимума и минимума (температура тела, запас воды и др.)

Скорость и размеры получения и отдачи вещества и энергии контролируются факторами среды. Происходит «уравновешивание организма со средой». Нарушение баланса приводит к снижению темпов роста, приостановке развития, а иногда и гибели.

Действие факторов среды на организм может быть прямое, рефлекторное (сигнальное) и косвенное (опосредованное).

Прямое действие - непосредственное влияние, к примеру, температуры или влажности, воспринимается организмом как любой системой (даже неживой), происходит ускорение либо замедление химических реакций, метаболических процессов.

Пассивный характер восприятия внешних влияний, выражающийся в параллельности изменений во внешней среде и в организме, зависит от отсутствия специальных регуляционных механизмов, обеспечивающих устойчивость основных, жизненных процессов в организме вопреки устойчивости среды.

Наращение интенсивности метаболизма обеспечило развитие терморегуляции, осморегуляции и других процессов, уменьшающих пассивную зависимость организма от среды. Решающую роль стала играть нервная система. Возник рефлекторный характер связи со средой. Раздражимость живого вещества дала возможность образования рефлекторных связей с любым элементом среды, в том числе

и не играющим непосредственной роли в существовании организма, но предваряющим наступление важных для него изменений. Такие связи закреплялись естественным отбором. Подобное предварительное приспособление ставит организм в особо выгодные условия, а подобные связи заслуживают названия

сигнальных, так как они опираются на фактор-сигнал, который сам по себе может непо-средственно и не воздействовать на организм, но обязательно предшествует важным переменам в среде.

## **Количественные закономерности действия факторов**

Влияние фактора зависит не только от специфики, но и дозы, в котором фактор воспринят организмом. Величина оптимальной зоны и весь диапазон выносимых колебаний характеризуют выносливость, или терпимость вида по отношению к данному фактору. По отношению к каждому фактору различают высоко выносливые виды - еврибионтные - и стенобионтные, способные существовать лишь при определенных, узко ограниченных и мало меняющихся условиях.

В зависимости от фактора к каждому термину добавляют приставки еври или стено: температура – термные, освещение – фотные, содержание солей – галийные и т.д.

Помимо терпимости к колебаниям, виды могут отличаться предпочтением того или иного диапазона данного фактора. В данном случае меняются окончания (любовь или боязнь ): термофил – теплолюбивый, криофил – холодолюбивый, ксерофил предпочитает сухость, гигрофил – влагу, фотофил – освещение, фотофоб – тенелюбивый (боится света) и т.д.

Фактор, количественное выражение или напряжение которого выше или ниже оптимума, ограничивает возможности развития, размножения и роста численности и становится *«лимитирующим фактором»*.

## **Взаимодействие организмов со средой и их историческое единство**

Организм и среда находятся в постоянном взаимодействии, которое осуществляется на базе обмена вещества и энергии между живыми существами и неорганической природой. В этом взаимодействии и выражается единство организмов и среды.

Масштабы перемен в биосфере огромны, их не избежала ни одна из оболочек земного шара (атмосфера, гидросфера, литосфера). Изменились химизм и физическое состояние.

Теснейшие и обоюдные связи организмов и среды, однако, не исключают их самостоятельности и независимости друг от друга. Эта самостоятельность проявляется в том, что из одного исходного материала в одном месте и при одинаковых условиях могут возникнуть различные виды. С другой стороны, многие изменения среды не зависят от организмов (тектонические, космические и другие причины).

## **II. Питание животных, растений и микроорганизмов**

### **Основные типы питания и связанные с ними приспособления**

Питание - важнейшая форма связи организмов со средой.

Автотрофные организмы используют энергию Солнца (хлорофиллоносные) либо энергию химических превращений (хемосинте-

тики), они называются продуцентами (производителями органического вещества).

Гетеротрофные организмы используют готовое органическое вещество. Потребители готового органического вещества называются консументами.

Среди гетеротрофов различают питающихся живой пищей (растениями, животными) или их трупами и останками. Таковых называют редуцентами.

При этом каждый из этапов биологического круговорота веществ состоит из одного или нескольких последовательных звеньев.

Среди животных различают первичных, вторичных и третичных потребителей. Первые – растительноядные фитофаги (используют в пищу растения, планктон, семена, соки растений, плоды и т.д.).

Вторые – зоофаги (питаются за счет фитофагов, «мирные» – беспозвоночными, «хищные» – другими животными, «паразиты» – тканями хозяина или продуктами его метаболизма).

Третьи – сапрофаги питаются мертвой органикой, детритоеды (черви, улитки), животные трупоеды (некрофаги), питающиеся экскрементами – копрофаги.

«Чистые» типы питания распространены широко, но существуют и смешанные в той или иной степени типы питания. Так, типичные хищники – соболь, куница в определенные периоды питаются семенами растений, орехами, ягодами. Грызуны употребляют насекомых, как и «зерноядные птицы», а «насекомоядные птицы» – зерна. Лошади, козы, быки – насекомых и беспозвоночных (с травой). Северные олени – рыбу, леммингов. Белки – яйца, птенцов.

Зоопланктон (простейшие, низшие ракообразные), личинки рыб, гамазовые клещи, навозники часто используют в качестве кор-

ма низшие водные растения (водоросли) и грибы. Плодовыми телами высших грибов питаются личинки насекомых, улитки, олени, белки, зайцы, грызуны.

Зеленые растения, как корм, используются по-разному: клопы, червецы, тли питаются соком, бабочки, колибри, сумчатые, перепончатокрылые - нектаром, зайцы, как и лоси, используют кору, а бобры даже и древесину.

Зоофаги, в свою очередь, подразделяются на мирных и хищных, но это подразделение весьма условно.

«Мирные» питаются различными беспозвоночными - насекомыми, планктонными ракообразными, червями, моллюсками (но и среди этих кормовых объектов есть свои хищники).

Хищники питаются относительно крупными объектами (позвоночными).

Паразиты – тканями хозяина, либо продуктами метаболизма, или отмершими тканями.

У хищных зоофагов зачастую развит каннибализм. Окунь, щука, хищные птицы, многие звери при недостатке корма, питья съедают не только представителей своего вида, но даже собственное потомство (личинки комаров, богомолы, пауки и т.д.).

Понятие «хищничество» не должно восприниматься как принадлежность к определенному систематическому таксону, так, даже среди простейших представителей встречаются хищники и каннибалы (например у инфузорий). Зачастую виды, относящиеся по своему рангу к более примитивным, используют в качестве объектов питания высших представителей: так, хелицеровые (пауки птицеяды) или амфибии могут питаться мелкими птицами или млекопитающими.

Различные типы питания и способ добычи обусловили морфологические особенности строения и образ жизни (сидячий, подвиж-

ный). Разумеется, морфо-физиологические и экологические особенности вида нельзя связывать только с питанием, но все же они несут отчетливую печать пищевой специализации.

Характер питания связан с особенностями ферментов вырабатываемых организмом для переваривания пищи: у фитофагов – амилазы, у зоофагов – протеазы, расщепляющие клетчатку целлюлаза, гемицеллюлаза и др. отсутствуют у большинства высших животных и обнаружены у беспозвоночных. Поэтому многим представителям приходится прибегать к помощи симбионтов. Так, жвачные, термиты, тараканы вынуждены содержать в пищеварительном тракте жгутиконосцев из отряда *Hypermastigina*.

Питание трудно перевариваемой пищей приводит к удлинению кишечника и появлению дополнительных отделов.

Сложен пищеварительный тракт жвачных п/о *Ruminantia*, в пищеварении которых огромную роль выполняют симбионты (простейшие и бактерии). Желудок жвачных состоит из 4-х отделов: рубец, сетка, книжка, сычуг. Первые 3 отдела – преджелудок. Он выстлан многослойным эпителием и в нем происходит лишь бактериальное брожение с участием симбионтов, которые могут существовать только в нейтральной или слабощелочной среде. Обработка пищи желудочным соком происходит в сычуге (где симбионты погибают и перевариваются). Новорожденные этих животных вынуждены получать симбионтов от своих родителей. Начиная с момента рождения, мать вылизывает детеныша, оставляя на его покровах часть слюны, содержащую остатки полупереваренной пищи и симбиотических простейших. Без такой процедуры (в стерильных условиях) переход на грубые корма невозможен.

Хомякообразные сем. *Cricetidae* и другие представители огромного отряда грызунов - *Rodentia*, желудок которых лишен пищеварительных желез и выстлан кутикулой, в действительности используют его в качестве «бродильного чана», где размножаются разлагающие клетчатку простейшие. Попадая в кишечник, они перевариваются и доставляют хозяину необходимые белки.

Зайцеобразные - *Lagomorpha* (зайцы, кролики) в качестве «бро- дильных чанов» имеют только слепую и толстую кишку, но живу- щие там симбионты не могут быть переварены из-за отсутствия в этих отделах пепсина и кислой среды. В этой связи у них возникло явление копрофагии. В свежих экскрементах симбионты продол- жают свою деятельность, и спустя некоторое время зайцы возвра- щаются на места дневок, где вновь используют их в качестве корма. Само явление наблюдается в природе довольно часто, причем жи- вотные употребляют в пищу испражнения не только собственные, но и своих сородичей и даже других видов. Такое поведение на- блюдали у водосвинок, горилл, слонов и др.

Способы добывания корма обусловлены морфологическими особенностями, строением тела и особенностями органов чувств.

Насекомые пользуются всеми органами чувств, но большинство обонянием. Поисковая деятельность представлена преимущественно безусловно-рефлекторными актами. Питающиеся нектаром ба-бочки откладывают яйца на кормовые растения, по-видимому, ру-ководствуясь «памятью» о запахе этих растений. Среди энтомоло-гов для сбора коллекций часто применяют искусственное выкарм-ливание и «окукливание» гусениц чешуекрылых. Каждый, кто сталкивался с этой проблемой, знает, что определенному виду гусеницы требуется определенный вид растения либо даже его вегета-тивной части.

Некоторое участие в добывании корма у насекомых принимают и условные рефлексы. Так, стрекозы реагируют на каждый летаю- щий предмет, но быстро покидают его, если он не годен в пищу. Пчелы дрессируются на цвет чашечек с медом и, приученные в экс- перименте, летят на пустые чашки (ориентируясь на цвет).

При поисках пищи водными животными важное значение имеет обоняние, органы, воспринимающие механические колебания среды (сейсмографы), боковая линия рыб, зрение, слух, осязание, ультра-звук, электрические разряды.



У амфибий, рептилий и птиц основное значение принадлежит зрению. У рептилий, помимо этого, орган хеморецепции – язык, т.к. обоняние развито слабо, плюс сейсмодатчики по всему телу, у ямкоголовых змей - *Crotalidae* (гремучники) имеются терморецепторы. Это дополнение необходимо, так как охотятся они преимущественно в сумеречный период, их веки неподвижны, и в период линьки зрение резко ухудшается.

У птиц наибольшего развития получило зрение, а обоняние развито слабо (исключение составляют киви, так как добывают свой корм в лесной подстилке), слухом птицы пользуются широко (особенно ночные хищники). Перья их лицевого диска образуют своеобразные локаторы (аналог ушных раковин млекопитающих). Осязание хорошо развито у птиц, ищущих корм в почве (кулики, фламинго, утки и др.)

Млекопитающие распознают пищу при помощи всех органов чувств. Для них характерна быстрота образования пищевых условных рефлексов.

Огромное разнообразие способов питания и добывания корма практически всех животных можно свести к трем основным типам:

**1. Пассивное питание** - свойственно видам с сидячим или малоподвижным образом жизни. Оно распространено среди низших водных животных (губки, кишечнополостные, сидячие или малоподвижные ракообразные, некоторые черви, иглокожие, туникаты, ланцетники и др.).

При пассивном питании захват пищи происходит из приносимых естественными течениями или чаще искусственных токов воды, которые создаются щупальцами, мерцательными волосками эпителия и другими приспособлениями. Эти приспособления дополняются «ловчими сетями» (аппендикулярии).

Интенсивность питания различна. Так, мидия 30-40 см за час отфильтровывает 1 литр воды. Такие фильтраторы создают иногда мощные токи воды в водоеме и играют значительную роль в биологической очистке воды. Например, *Dreissena polymorpha* в озере Плещеево (Ярославская область).

**2. Паразитическое питание** во многих отношениях близко к предыдущему типу, но требует предварительного проникновения в организм хозяина или способности удерживаться на его поверхностях. На собственно добывание и даже усвоение пищи паразит затрачивает немного усилий, что создает возможность быстрого роста

и интенсивного размножения, экологически необходимого из-за высокой гибели на ранних стадиях развития (R-стратегия). Простота добывания, отсутствие переработки, а иногда и переваривания пищи – основные причины упрощения, а часто и редукции органов пищеварения у паразитов. Так, у цестод характерно отсутствие пищеварительной системы, а у трематод рода *Viscerhalus* она преобразовалась в короткий брюшной мешок.

**3. Активное питание** характерно для большинства животных, требует усилий при поисках и добывании корма. Степень и характер активности отличаются у разных видов и обычно связаны с обилием и доступностью пищи.

Можно различить 4 основных формы активного питания.

**А) Пастыба** (собираение) - свойственна фитофагам и «мирным» зоофагам, живущим за счет многочисленного, неподвижного или малоподвижного корма (растительности, планктона, бентоса и других беспозвоночных). При этом уничтожается часть кормов, что обеспечивает быстрое восстановление используемых пищевых объектов.

**Номадный образ жизни** ведут стаи, стада животных, которые кочуют по территории, меняя участки (копытные, млекопитающие, усатые киты, рыбы, птицы и т.д.). Кочевки, стадность или стайность, отсутствие постоянных убежищ обусловили развитие быстроты передвижений: бег, полет или плавание. Осторожность животных повлияла на способы групповой защиты от хищников (стайные рыбы, расчленяющая окраска зебры, «кольцо защиты молодняка» у буйволов, слонов и других крупных животных, порядок строя при движении стада кабанов и т.д.).

**Б) Выедание** - отличается от пастьбы тем, что корм используется на месте питания полностью или в большей части, что приводит

к местному уничтожению запасов пищи. Это, в свою очередь, заставляет животных менять места кормежки и возвращаться на старые после периода восстановления.

Такой способ свойственен видам, особи которых привязаны к своим постоянным убежищам (норы, логова, гнезда и т.д.). Эти территории часто охраняются от проникновения особей своего или экологически близкого вида, такой способ питания характерен для многих птиц, грызунов, хищников, насекомоядных млекопитающих, ящериц, змей, не стайных видов рыб, некоторых ракообразных, насекомых, моллюсков и др.

**В) Подкарауливание (засада)** - свойственна хищникам, нападающим на добычу неожиданно, обычно из укрытия. К примеру, таким способом охотятся щука, жерех, сом (пресноводные обитатели), из морских видов - скорпена, среди птиц - ястребы, некоторые совы. У рептилий нередко змеи устраивают засады на ветвях, скалах близ вылета летучих мышей, подобную практику можно наблюдать и у кошек (*Felidae*) - леопард, пантера. Причем у кошек, в результате многочасовых наблюдений за добычей, появилась следующая особенность: слюна вырабатывается только при схватывании добычи. В то время как у собак она вырабатывается уже при ее виде.

**Г) Преследование**, обычно соединяющееся с поиском – наиболее активная и сложная форма добывания пищи, широко распространена среди птиц, млекопитающих. Обычно отличается большой изменчивостью и часто соединяется с другими способами охоты (подкарауливание, пастьба).

**Специализация питания** – характеризуется числом используемых видов корма. **Монофагия** – используется 1 вид пищи, олигофагия – немного видов в основном единого биологического обли-

ка (например семена для зерноядных птиц). **Полифагия** – питание многими кормами разных биологических групп. **Пантофагия** – все-ядность.

Но четких границ в спектрах питания, как правило, не существует, поэтому чаще говорят об ограниченном (специализированном) питании – **стенофагии** и неспециализированном, с широким выбором кормов – **еврифагии**.

Монофагия наиболее часто встречается среди беспозвоночных животных, особенно насекомых, и почти отсутствует среди позвоночных. Монофагия характерна для так называемых биологических рас и «видов- близнецов», часто не отличающихся морфологически, но различающихся по питанию разным кормом. Таковы обитающие на яблоне и грецком орехе плодоярки *Carpocapsa pomonella*; растительноядные нематоды, живущие в луке и чесноке и других луковичных растениях.

Монофагия также обычна среди эндопаразитов, среди эктопаразитов (вши, пухоеды, перьевые клещи, блохи) она встречается реже.

В природе монозоидными (обитающими лишь на одном хозяине) видами стали специализированные «норные» эктопаразиты фауны блох (у береговой ласточки, слепышей, прометеевой мыши и некоторых других). Но специфичность определяется в данном случае изолированностью жизни хозяина. Среди иксодовых клещей преобладают двух-трех хозяинные виды. Но есть и такие, которые на всех стадиях развития паразитируют только на крупном рогатом скоте

(*Boophilus calcaratus*).

Среди позвоночных животных такие примеры являются довольно редкими. Пальмовый орлан (*Gypohierax angolensis*) встречается в Африке только там, где растет пальма *Elalis guineensis*, плодами которой он питается. Многие колибри и щеткоязычные попугаи сосут нектар цветков только определенных видов растений.

Олигофагия встречается чаще монофагии. Сосальщики, скребни, нематоды, цестоды и многие клещи меняют хозяев по ходу развития и способны даже в одной, определенной стадии использовать несколько видов. Многие клопы, перепончатокрылые, чешуекрылые питаются соками и нектаром, пылью ограниченного числа растений.

Среди водных беспозвоночных одни живут за счет планктонных организмов, другие питаются бентосом или детритом с живущими в них бактериями и грибами.

Среди рыб также можно выделить (на взрослой стадии онтогенеза!) растительноядные виды (белый амур - *Stenopharyngodon idella*, толстолобик - *Hypophthalmichthys molitrix* и др.), моллюскоядов (большинство карповых), планктофагов (мелкие карповые и др.) и т.д.

Среди амфибий есть виды, питающиеся исключительно позвоночными - *Rana aesopus* ест жаб, *Rana adspersa* кроме позвоночных ест и дождевых червей.

Большинство рептилий олигофаги. Среди змей известны виды и даже рода, живущие за счет мелких млекопитающих, птиц или рептилий (гадюки, щитомордники, песчаные удавчики). За счет насекомых и других беспозвоночных существуют слепозмейки - *Typhlopidae*. Африканский шероховатый яйцеед и индийские змеи рода *Elachistodon* поедают почти исключительно яйца птиц. Степная черепаха – зелень вегетирующих растений, что, кстати, ограничивает

ее активный период 2,5-3 месяцами в году.

У млекопитающих олигофагия встречается реже. Летучие мыши питаются летающими ночными насекомыми. Сурки, суслики - растительной пищей, а в период бескормицы впадают в спячку.

Еврифагия (полифагия и пантофагия) - питание максимумом возможных кормов - чаще встречается среди животных умеренных

и высоких широт. Так, среди насекомых кукурузный мотылек (*Pyrausta nubilalis*) использует 160 видов растений, как, впрочем, и луговой мотылек.

Корм молоди рыб включает в себя множество видов животных и растений. У примитивных хордовых (асцидии) в 1 куб. мм содержимого кишечника обнаружили 40 видов животных и растений.

Рацион канюков, коршунов, кобчиков и других хищных птиц нередко включает до 100 и более видов кормовых объектов.

Еврифагами также считаются большинство оседлых или недалеко кочующих птиц (вороны, галки, грачи).

Хищные млекопитающие (куньи, собачьи, медвежьи) используют как животные, так и растительные корма. Рацион меняется в зависимости от сезона года.

Преимущества и недостатки стено- и еврифагии различны.

При стенофагии пищеварительный процесс специализирован, т.к. перевариваются один или немногие виды пищи, чем достигается высокая эффективность ее использования, у еврифагов переваривание усложнено, особенно при смене кормов. Однако стенофагия возможна лишь при постоянстве запасов корма и чаще встречается либо в тропиках с устойчивым климатом, либо при паразитизме. В зонах с менее устойчивой кормовой базой наблюдается снижение специфичности питания, а иногда и увеличение списка кормов, что позволяет животным расширять свой ареал.

Таким образом, «многоядность» обеспечивает существование в зонах с бедной и неустойчивой кормовой базой, а стенофаги не могут жить в районах, где основные корма появляются временно.

Нельзя забывать о том, что пищевая специализация исторически складывалась под действием пищевой конкуренции, что в свою очередь привело к многообразию морфологических, физиологиче-

ских и поведенческих приспособлений и отразилось на биоразнообразии фауны в целом.

Рассматривая любой вид, мы можем заметить и охарактеризовать целый комплекс приспособлений, направленных как на использование определенного вида корма, так и на способ его добычи.

## **Обеспеченность пищей и жизнеспособность особей**

Потребность в пище у животных не остается постоянной. Она меняется с возрастом, в различные сезоны и даже часы суток. Неодинаково не только потребленное количество, но и состав пищи. Потребности меняются и в зависимости от обмена веществ животного. Необходимость уравнивания прихода и расхода веществ

и энергии вызывает повышение потребления пищи во всех тех случаях, когда под влиянием понижения температуры, повышения сухости, усиления ветра и др. явлений растет отдача тепла, потеря воды и др. веществ. От удовлетворения потребностей в пище, питье и минеральных веществах зависит состояние животного, а следовательно, возможности его выживания и размножения.

Некоторые минеральные вещества требуются в минимальных количествах (микроэлементы), но они обязательны, так как входят в состав крови и участвуют во многих биохимических реакциях. На-конец, помимо протеинов, жиров, углеводов, витаминов и других веществ с пищей животные получают значительную часть, а иногда

и всю необходимую им воду.

Недостаток корма может быть следствием «неурожая», недоступности или роста численности потребителей.

Общий недостаток (калорийное голодание) вызывает угнетение популяции (самки абортируют, иногда наблюдается и каннибализм), увеличивается подвижность и гибель особей.

Важную роль играет и качество пищи, зависящее от содержания

в ней витаминов, соотношения органических и минеральных веществ и его соответствия потребностям вида.

Размножение животных может стимулироваться периодическим появлением особых веществ в пище, обладающих способностью стимулировать деятельность половых желез, подобно деятельности гонадотропных гормонов передней доли гипофиза.

Изменяя обмен веществ и физиологическое состояние животных, разные диеты вызывают и перемены в их поведении, характер суточной активности, предпочитаемую температуру и др.

При голодании повышается активность и подвижность животных, наблюдаются миграции из районов, пораженных бескормицей.

Наконец, голодовки и авитаминозы сопровождаются падением сопротивления инфекциям (снижением иммунитета) и распространением заболеваний.

Все эти явления (сокращение плодовитости, прекращение размножения) нельзя рассматривать только как простое следствие недостатка корма. Они имеют и приспособительное значение, так как

в их основе лежат биологические механизмы, развившиеся в процессе естественного отбора.

Биологическое значение *сокращения плодовитости, замедления роста, уменьшения размеров особей, увеличения подвижности* уменьшает опасность массовой голодовки и во многих случаях *ценой гибели одних особей обеспечивается выживание других.*



Степень использования животными запасов корма определяется численностью и поисковыми способностями видов, но она зависит и от доступности и конкретных условий его добывания. Эффективное использование запасов кормов часто затрудняется разбросанностью их по территории, когда затраты на поиски не оправдывают результаты.

На полноту использования имеющегося корма большое влияние оказывают сложившийся стереотип поведения и возникающие на его основе пищевые связи. Хищные птицы и млекопитающие обычно добывают наиболее доступные корма, сосредотачивая охотничью активность в местах его обилия. Они почти прекращают охоту

на прочих территориях или игнорируют малочисленные кормовые объекты.

Доступность корма меняется и под влиянием погодных условий. В умеренных и высоких широтах это в основном регламентируется температурой и высотой снежного покрова (кабаны в годы с большим снежным покровом кочуют южнее).

Таким образом, состояние животных, возможности их существования и размножения определяются не абсолютными запасами корма в природе, а той ее частью, которая оказывается доступной и может быть добыта животным.

### **III. Водно-солевой обмен и минеральное питание**

#### **Общее значение воды**

От физико-химических особенностей воды зависят обмен веществ гидробионтов, все черты строения и физиология которых приспособлены к жизни в воде. Для многих видов вода служит средством распространения (течения).

Вода в организме – основная среда, в которой протекают био-химические процессы как водных, так и сухопутных животных. От количества воды и растворенных в ней солей зависят осмотическое давление и ионное состояние соков тела (крови, полостных жидкостей), обуславливающее внутриклеточный и межклеточный обмен.

В виде водных растворов транспортируются питательные вещества и продукты диссимиляции. Только через водную пленку осуществляется поглощение кислорода и выделение углекислого газа при дыхании. Испарение воды с поверхности тела наземных животных эффективно снижает их температуру.

Содержание воды в теле колеблется от 46 до 92% у насекомых, от 80 до 92% у моллюсков, 77% у речного рака, 87% у ланцетника, 93% у головастика, 95% у медузы.

Уменьшение содержания воды ниже известного предела приводит к оцепенению животного.

Потеря воды переносится организмом тяжелее голодания. Человек при голодании может потерять 40% веса тела, но при потере 20% воды наступает смерть. Получение и потеря воды и минеральных веществ сопровождается изменением степени гидратации коллоидов и осмотического давления. Эти два основных явления, вместе с изменениями ионного состояния электролитов, меняют условия межклеточного и внутриклеточного обмена веществ. Разумеется, это влияет на рост и онтогенез организма в целом.

Источниками **получения воды и солей** служат: их проникновение через покровы (в водной среде), адсорбция влаги из воздуха

(у амфибий, насекомых, сухопутных моллюсков, червей и др.), питьевая вода, вода и минеральные вещества, находящиеся в пище,

и метаболическая вода (образующаяся при окислении жиров в организме).

**Отдача воды и солей** происходит различными путями, помимо специализированных органов выделения (почки), существует целый ряд различных приспособлений, таких как испарение с поверхности дыхательных путей, кожи, выделения потовых и иных желез. У морских черепах и некоторых других рептилий, вынужденных использовать соленую воду для питья, имеются особые железы, расположенные в орбите глаз. Секрет этих желез в два раза превышает концентрацию солей вод океана. Эти животные действительно «плачут горькими слезами». К такому способу избавления от избытков минералов можно отнести и «крокодиловы слезы».

Есть даже такие представители класса рептилий, которые «чихают на эту проблему», орошая окружение выделениями «носовых желез». Это эндемики Галапагосских островов морские игуаны - *Amblyrhynchus cristatus*.

Необходимость в получении и отдаче одинакова для всех животных, но механизмы водно-солевого обмена различны у гидробионтов, почвенных и наземных обитателей. При этом физиологическая сухость может возникнуть и в водоеме, а избыток влаги вредить животному на суше.

## **Водно-солевой обмен гидробионтов**

В природных водоемах растворены преимущественно соли азотной, фосфорной, угольной и других кислот. Чистые растворы солей калия, натрия, кальция и магния ядовиты для организмов, но будучи смешанными в известных соотношениях, их катионы взаимно снижают вредное действие друг друга. Таким образом, воды

большинства природных водоемов представляют уравновешенные буферные смеси.

В смысле «буферности» наиболее выгодным сочетанием катионов обладает морская вода. Отметим, что солевой состав ее близок к солевому составу крови, вспомните физиологические растворы, которые применяются при вивисекции объектов!

По характеру солевого обмена различают два типа морских животных. У большинства морских беспозвоночных – **пойкилоосмотических** - специальные механизмы, регулирующие водный и солевой обмен, отсутствуют (этот вопрос до сих пор остается спорным).

У прочих – **гомоосмотических** - регуляция выражена хорошо.

В нормальной морской воде большинство морских беспозвоночных слегка **гипертоничны**, тогда как у некоторых ракообразных (креветки, крабы) содержание солей более низкое, чем во внешней среде (**гипотония**). **Изотоничны** с морской водой кишечнорастворимые и иглокожие.

Естественно, что такой тип солевого обмена возможен лишь в водоемах, где соленость воды близка к сокам тела и меняется в небольших пределах (моря, океаны).

В водоемах с высокой изменчивой или резко отличающейся соленостью могут существовать лишь виды с *осморегуляционными* приспособлениями. Сюда относятся пресноводные и солоноватоводные беспозвоночные и обитатели «пересоленных» водоемов.

Они разделяются на две группы:

1. **Гипертонические** животные – обитатели пресных вод.
2. **Гипотонические** – обитатели соленых водоемов с меньшим по сравнению со средой содержанием солей.

У пресноводных видов сохранение нормального осмотического давления достигается удалением органами выделения избытка проникающей в организм воды.

Пульсирующие вакуоли у амёбы и знакомой со школьной скамьи инфузории *Paramecium caudatum*. С такими приспособлениями

они не могут существовать в водоемах с соленостью большей, чем соки их тела, т.к. диффузия приведет к обезвоживанию клеток и тканей.

Удержание солей также обеспечивается выделительной системой.

Так, у речного рака *антеннальные* железы устроены сложнее, нежели у морских видов. Моча, образующаяся в целомическом мешке, обогащается в лабиринте органическими веществами, а в нефридиальном канале происходит обратное поглощение солей. В результате в моче в 20 раз меньше хлоридов, в 10 раз калия и т.д. Организм особенно усиленно удерживает те ионы, которыми бедны пресные воды.

Пресноводные и костистые рыбы удаляют избыток поступающей в тело воды усиленной работой выделительной системы. Их почки содержат большое количество мальпигиевых клубочков (гломерул), а моча по сравнению с кровью гипотонична. Кроме того, они обладают особенностью поглощать соли жаберными лепестками, причем поглощение идет против солевого градиента!

Морские костистые рыбы, которым грозит в солоноводных бассейнах обезвоживание, борются с этим питьем морской воды, выделяя избыток поступающих этим путем солей, жаберными лепестками. Почки морских рыб отличаются малым числом гломерул, они выделяют мало мочи и последняя лишь слегка гипотонична по отношению к крови.

Своеобразен механизм осморегуляции у хрящевых, акулых рыб. Состояние изотонии со средой достигается удержанием в крови мочевины. Это губительно для других животных!

Гомоосмотичность многих животных усиливается непроницаемыми покровами в виде хитина или роговых образований (у личинок

и яиц пресноводных насекомых, ракообразных и т.д.), слизи (яйца моллюсков, рыб, амфибий) и сложного строения покровов у высших позвоночных.

По отношению к химизму водной среды и терпимости к его колебаниям различают стеногалинные и евригалинные виды. У первых отклонение от оптимума приводит к подавлению дыхания, увеличению смертности и резкому уменьшению численности (биомассы). Среди морских животных преобладают стеногалинные, пойкилоосмотические виды, что отвечает устойчивости химизма морских вод. Виды океанического планктона, даже при выпадении дождей, просто покидают поверхностные слои и опускаются на глубину.

Пресные воды населены своеобразной, но по сравнению с морской, бедной фауной. Типично пресноводные животные *стеногалинны* и *гипертоничны*. Речная гидра в морской воде гибнет через минуту, а большинство пресноводных раков выдерживают лишь кратковременное пребывание в ней.

## **Водный обмен сухопутных животных**

Водный обмен и минеральное питание для сухопутных животных также важны, как и для водных, но механизмы, обеспечивающие необходимую устойчивость солевого состава, отличаются от таковых гидробионтов.

На суше не возникает угрозы непосредственного вторжения в организм больших масс воды, наоборот, обычна опасность потерь ее путем испарения и недостатка влаги во внешней среде. Условия водного обмена у наземных животных относительно независимы от солевого и определяются влажностью климата.

Абсорбция воды покровами играет важную роль в жизни амфибиотических и почвенных животных. Лягушки, жабы, дождевые черви обладают проницаемыми для воды покровами и ведут себя в

воде и влажной почве так же, как пойкилоосмотические гидробионты, удаляя избыток воды в виде обильной гипотоничной мочи. Причем поглощение и отдача воды особенно значительны у обитателей сухих мест.

Насекомые и клещи также способны абсорбировать воду. Яйца прямокрылых (отр. *Orthoptera*) абсорбируют воду перед началом развития, причем регулируется это специальными «гидропильными» клетками, расположенными на заднем конце яйца. При этом абсорбция может идти даже против осмотического градиента! Сходные приспособления встречаются не только у яиц сверчков, но и у отряда полужесткокрылых - *Hemiptera* и некоторых других. Из воздуха абсорбируют воду клещи, постельные клопы, жуки, личинки мучного хруща и многие другие. Эта способность позволяет видам существовать в сухих местообитаниях.

Вода в пище и питье – важнейшие способы получения влаги сухопутными животными. При увеличении сухости воздуха животные переходят на более влажный корм и при этом лучше переносят низкую влажность воздуха.

В питье нуждаются многие животные. Регулярно пьющие насекомые немногочисленны. Питающиеся нектаром или кровью насекомые с пищей получают даже избыточное количество воды и солей (особенно хлоридов), которое удаляется усиленной работой секреторных органов.

Среди сухопутных позвоночных животных охотно пьют большинство представителей, в том числе и «пустынные» виды. Но некоторые, такие как пустынные жаворонки, саксаульные сойки, чеканы и другие, могут обходиться и без питья. Пустынные рябки и копытные не могут долго существовать без питья и совершают регулярные миграции к водопоям, причем рябки на водопоях способны запасать влагу в кроющих перьях и, таким образом, обеспечивают потребности своих птенцов. При засухах кочуют в поисках воды многие хищники, летучие мыши, птицы.

Большинство насекомых, птицы и грызуны удовлетворяются влагой в корме.

У пустынных животных особое значение приобретает *метаболическая вода*, получаемая в организме при окислении жиров и углеводов. За счет нее живут насекомые, питающиеся сухой пищей – зерном, мукой. На любом зерноскладе вы можете встретить всевозможных вредителей. Вспомните, разве не обнаруживали вы «диверсантов» в крупяных продуктах, которые вы хранили в стеклянных банках, плотно закрытыми (на ваш взгляд) различными «герметичными» крышками?

Казалось бы, засуха - не лучший период для размножения. Но для некоторых это не помеха, так, австралийская кобылка *Austroicetus cruciata* перед откладкой яиц, которая, кстати, идет в период засухи, начинает совершать (казалось бы, бесполезные) полеты взад – вперед перед началом кладки. Но, оказывается, таким образом, она накапливает метаболическую воду для откладки яиц и даже увлажнения почвы при этом процессе.

У пустынных млекопитающих (тушканчиков, газелей, верблюдов) и некоторых птиц жиронакопление в благоприятный период позволяет пережить длительную засуху за счет метаболической воды.

Влажность воздуха для животных, особенно мелких, с проникаемыми покровами, играет важную роль в водном обмене, так как влияет на величину потери воды через покровы и с поверхности дыхательных путей. У членистоногих эти потери зависят от толщины и характера воскового слоя на поверхности кутикулы.

Насекомые, обитающие во влажных местах, как правило, не имеют специальных приспособлений, регулирующих потери воды, тогда как обитающие в сухости приобрели массу различных приспособлений.

Средством защиты у жуков служат надкрылья. У видов во влажных местообитаниях и питающихся сочной пищей надкрылья укорочены и иногда едва прикрывают два первых тергита брюшка.

В противоположность им, у степных и пустынных жуков надкрылья (помимо мощного развития) иногда срастаются, образуя



субэлит-ральную полость, содержащую влажный воздух, сюда же открываются трахеи, что сокращает потерю влаги.

Большинство моллюсков в сухом воздухе быстро теряют воду, но улитки скрываются в раковину и впадают в длительное оцепенение (иногда больше месяца).

Испарение через покровы резко отличается у амфибий и рептилий: у рептилий покровы практически не имеют пор, а те, что мы можем обнаружить - бедренные поры, не несут функции регуляции водного баланса.

У амфибий многочисленные поры способствуют испарению, что снижает температуру тела. У птиц, так же как и у рептилий, кожа сухая и испарение идет через дыхательную систему. У млекопитающих эту роль выполняют потовые железы. Отдача воды зависит от температуры воздуха.

Экскреция продуктов метаболизма обязательно сопровождается отдачей воды и минеральных солей. Необходимость удержания с большой остротой встала перед наземными животными. Почки настоящих наземных позвоночных (амниот) отличаются относительно малым числом гломерул и наличием длинных канальцев, в части которых (петля Генле) происходит обратное всасывание воды, по-этому моча гипертонична по отношению к крови.

У птиц, рептилий и многих насекомых выделяется мочевиная кислота, не требующая воды для выведения из организма, тогда как у амфибий, части млекопитающих и всех настоящих водных позвоночных выводится растворенная мочевиная.

По отношению к влажности воздуха, требовательности к воде сухопутных животных делят на:

*Гигрофильные* – влаголюбивые,

*Ксерофильные* – сухолюбивые,

*Мезофильные* – занимающие промежуточное положение.

По способности выносить определенный уровень колебания влажности:

*Стеногигробионтные* – определенные ограничения условий влажности,

*Евригигробионтные* – широкий диапазон колебаний.

## **Минеральное питание сухопутных животных**

Большинство животных находят необходимые им минеральные вещества в пище или воде (особенно плотоядные). Но для большинства травоядных это составляет значительную проблему, в этом случае им необходимы так называемые солонцы. Животные их отыскивают либо на естественных выходах материнских пород и минеральных источниках, либо на искусственных подкормках (включая кострища). Иногда минеральные добавки выполняют не только функцию пополнения необходимых организму химических реакций, но и участвуют в механических процессах.

В мускульном желудке многих видов птиц нередко обнаруживаются *гастролиты*.

Помимо солей многие млекопитающие нуждаются в мелкозем (глине), который, способствует оформлению сухих каловых масс (копытные, гориллы и т. д.). Даже хищники охотно посещают солонцы и едят землю.

Кроме того, некоторые животные используют в своем рационе (в качестве основных кормов) ядовитые растения, и мелкозем используется ими в качестве нейтрализатора. Такие наблюдения характерны для птиц и млекопитающих.

Кстати, ядовитые растения или грибы зачастую используются животными для избавления от кишечных паразитов, кроме того,

животные, как и люди, не лишены «порочных пристрастий» и не упускают возможности употребить пищу, содержащую наркотические или галлюциногенные элементы. Забродившие плоды ягод опьяняют птиц, переспелые дурианы приводят в восторг орангутангов, секрет мухоморов давно известен лосям, а кому незнакома реакция кошек на валерьяну?

Таким образом, наблюдения показывают, что избыток или недостаток микроэлементов во внешней среде оказывает существенное влияние на обмен веществ, жизнестойкость и форму организмов, а кроме того, и отражается на их поведении.

## IV. Газообмен

### Общее значение

Большинство животных представлено аэробами (за редким исключением эндопаразитических представителей), или оксибионтами – они нуждаются в свободном кислороде для дыхания. Лишь малое число простейших, некоторые виды живущих в иле червей (*Tubificidae*), личинок комаров, моллюсков рода *Pisidium* и ракообразных способны более или менее длительное время существовать в анаэробных (бескислородных) условиях.

Поглощение кислорода идет либо всей поверхностью тела, либо происходит в специальных органах дыхания (легкие, жабры, трахеи и др.), но обязательно через водную пленку.

Получение, транспорт и отдача кислорода у «высших» животных отдельным органам, тканям, клеткам совершается кровью, либо гемолимфой с помощью кровяных телец, содержащих в себе химические элементы, способными образовывать нестойкие соединения с кислородом. Ряд этих элементов достаточно ограничен: железо входит в состав гемоглобина, медь – гемоцианина, ванадий – гемованадина). Иногда образуются смешанные пигменты.

Кровяные пигменты могут быть сконцентрированы в эритроцитах или растворены в крови и других внутренних жидкостях. Особенность пигментов состоит в том, что они способны связывать свободный кислород при его обилии, образуя нестойкие соединения (оксигемоглобины и т.д.) и отдавать его при недостатке кислорода в окружающую среду.

Кислород в теле животных обеспечивает окислительные экзотермические процессы, в ходе которых освобождаются вещества и энергия, используемые на развитие и деятельность организма (в том числе и метаболическая вода).

Отношение поглощенного кислорода к выделенной углекислоте называется **дыхательным коэффициентом**. В норме он равен 1. При белковом и животном питании он снижается до (0,8 – 0,7). Если он повышается, это свидетельствует о значительном участии в обменных процессах анаэробного брожения, менее выгодного с энергетической точки зрения (эндопаразитам не приходится заботиться о питательных элементах).

Резервы гликогена убывают в 10 раз быстрее, чем в аэробных условиях (запас их не ограничен, им не жалко). Но, при длительном кислородном голодании у свободноживущих организмов в крови накапливается смертельная углекислота. Это наблюдается у моллюсков во время отлива, когда раковина закрыта крышкой, иногда содержание углекислого газа в организме возрастает в 3,5 раза!

## **Газообмен водных животных**

Своими потребностями в кислороде водные животные значительно отличаются друг от друга. Наиболее требовательные обитают в водах содержащих не менее 7-11 куб. см кислорода на 1 куб. л воды – *оксифилы* – *стеноксифионты* (рыбы быстрых рек). Реофиль-

ная фауна обычно довольствуется 4-0,5 куб. см на 1 куб. л воды – *евриоксибионты*.

Но существуют также обитатели мест, обедненных кислородом - *оксифобы*?

Не зря здесь поставлен вопросительный знак. Скорее всего, речь идет о тех представителях, которые способны выживать в экстремальных условиях, и речь должна идти скорее не о любви или боязни, а о терпимости (толерантности) этих животных.

Но все же среди животных выделяют *оксифобов* – *стеноксибионтов*, это, как правило, придонные животные, обладающие высокой терпимостью нервных центров к углекислому газу.

Помимо кислорода, в физиологических процессах немаловажное значение имеют растворенные в воде азот, углекислый газ, сероводород, метан и другие газы.

Ряд простейших: червей, ракообразных и моллюсков, обитающих в иле, могут длительное время жить почти без кислорода. При его полном отсутствии большинство этих представителей утрачивают активность, перестают двигаться, «набухают» и не реагируют на внешние раздражения.

Падению содержания кислорода в воде сопутствует увеличение углекислого газа, а в некоторых водоемах сероводорода и метана. Такие явления наблюдаются в морях, горных ручьях, реках, озерах и прудах.

В стоячих водоемах это, как правило, обусловлено отсутствием циркуляции воды, а в проточных выбросами естественных либо антропогенных отравляющих веществ.

Отсутствие вертикальной циркуляции (в результате стратификации достаточно глубоководных водоемов) ведет к накоплению на дне, в анаэробных условиях, органического вещества, что сопровождается развитием сероводородного брожения. В Черном море это происходит при участии сульфатредуцирующих бактерий *Microspira* и бактерий, разлагающих белки с выделением сероводорода

(роль последних по сравнению с *Microspira* невелика). В результате их деятельности моря ниже 100 – 200 м отравлены сероводородом и лишены животных. Подобная ситуация в зимний период может возникнуть в обильно населенных или содержащих большое количество разлагающейся органики водоемах, весь кислород подо льдом иногда бывает израсходован.

Заморы в прудах и озерах приходятся в основном на зимнее время, когда водоемы покрыты льдом. Более значительны заморы в евтрофных водоемах, тогда как в олиготрофных обитатели не испытывают недостатка в кислороде. Дефицит кислорода отчетливо ощущается в глубоких слоях евтрофных озер и в летнее время (при отсутствии турбулентности вод при слабой ветровой активности).

Своеобразны заморные явления в Азовском море и в некоторых южных озерах. Они возникают летом при длительном штиле, когда возникает стратификация. Микробный распад обильных в грунте органических веществ в этих условиях приводит к быстрому использованию кислорода, в нижних слоях возникает сероводородное брожение с участием *Microspira aestuaria* и там полностью погибает бентос, частично замор захватывает и рыб.

Первый же шторм уничтожает такой замор. При гибели рыб от заморов в лиманах и озерах иногда возникают условия для развития в придонных осадках бактерий ботулизма и рыбадные птицы (использующие снулую рыбу в качестве объектов питания) гибнут. Гибель бывает массовой, иногда гибнет вся колония (однажды зарегистрировали 353 трупа).

## **Газообмен сухопутных животных**

При переходе из водной среды к воздушной возрастают затраты энергии на передвижение (преодоление силы тяжести). Это требует усиления окислительных процессов. Так, у амфибий при переходе от водного к наземному образу жизни количество гемоглобина (на единицу массы тела) повышается в несколько раз, а сердечный ин-декс увеличивается в 3-4 раза.

Химический состав атмосферы отличается постоянством. Отклонения встречаются в пещерах, трещинах земной коры, норах, где накапливаются выделяющиеся из недр углекислота, сернистый и другие газы. «Долины смерти» находятся на Яве, Йеллоустонский парк и др. Состав атмосферы может изменяться в городах, близ действующих вулканов. Недостаток кислорода наблюдается на больших высотах.

В почве содержание кислорода понижается с глубиной. Недостаток кислорода или концентрация углекислого газа выше 0,03% (норма) нарушают газообмен сухопутных животных. При этом у животных учащается дыхание, тормозятся рост, развитие, продуктивность, а у впадающих в спячку ускоряется ее наступление.

Птицы при перелетах посещают высокие слои атмосферы. Над ними проводили опыты, создавая искусственные условия в барокамере. Выяснилось, что птенцы выдерживают большие «подъемы», по сравнению с взрослыми особями, но предел наступает на «высоте» 11,4 км.

Наземные животные, часто встречающиеся с недостатком кислорода (подолгу находящиеся под водой, высокогорные), имеют большую кислородную емкость крови. Ее повышение связано с увеличением содержания гемоглобина в крови и ростом числа эритроцитов. Содержание гемоглобина при «поднятии» в барокамере увеличивалось у мышей на 9 - 27%.

Приспособлением к жизни на больших высотах служит и сокращение тканевой потребности в кислороде. Оно обнаружено у давно акклиматизированных в высокогорье домашних животных (овцы, лошади и др.).

Наблюдались интересные факты, когда эктопаразиты не выдерживали условий высокогорья в отличие от их хозяев. Проникающий на сырты Тянь - Шаня тушканчик *Allactaga sibirica* лишен там своих специфических блох.

Амфибии, как и горные животные, обладают рядом приспособлений газообмена, позволяющих им длительное время пребывать под водой.

У млекопитающих, посещающих большие глубины (китов), помимо увеличения содержания гемоглобина, альвеолы легких запираются специальными мускулами, что позволяет удерживать воздух. Есть и ряд других приспособлений, к примеру, у кашалота правая ноздря превратилась в воздушный резервуар.

У птиц, очень подвижных по сравнению с другими позвоночными, содержание гемоглобина повышено на 10%, а трубчатые кости, производящие красные кровяные тельца, отличаются относительно большим развитием (бедренная, берцовая).

## **V. Значение лучистой энергии**

### **Общее значение обмена энергией со средой**

Обмен веществ организма сопровождается поглощением, производством, превращениями и отдачей разных видов энергии. То есть обменом ее со средой. Обе стороны метаболизма (обмен веществ и обмен энергией) неразрывно связаны и взаимно обусловлены.

Внешние явления, воспринимаемые рецепторами (органами чувств у животных), вызывают ответные рефлекторные реакции организма, которые покоятся на исторически сложившихся рефлекторных механизмах. Именно с их помощью у животного, «предвидящего» наступление перемены в среде, перестраивается метаболизм, и животное встречает эти перемены подготовленным. С этой точки зрения огромное биологическое значение приобретают сигнальные факторы.



Из 5-ти основных типов лучистой энергии различают: *электромагнитное излучение, тепловое (инфракрасное), видимый свет, ультрафиолетовое излучение, проникающую радиацию.*

Лучше изучены лишь влияние видимого света и прилегающих к нему инфракрасных и ультрафиолетовых лучей. Их восприятие обеспечивает непосредственную ориентировку животных в среде и нахождение с помощью фотокинеза (рост) и фототаксиса (движение) благоприятных условий.

Рефлекторные реакции влияют на метаболизм, подготавливают организм к наступающим переменам и служат физиологической основой таких явлений, как нагул, жировка, спячка, линька, размножение, сезонные миграции. Рецепторами лучистой энергии служит либо вся поверхность тела (у низших животных), либо специальные органы (зрения, осязания).

## **Значение видимого света и ультрафиолетовых лучей**

Свет той или иной интенсивности необходим животным . Исключение составляют постоянные обитатели глубоких пещер, почвы и морских глубин более 1500 м (**троглобионты**). У таких видов существуют специальные приспособления: усложнение, увеличение глаз, иногда редукция, усиливаются обоняние и слух, органы осязания, нередко образуются органы свечения. У обитающих в полной темноте животных происходит редукция окраски.

Различные виды способны выдерживать освещение определенного состава, длительности и силы. По этим признакам различают: светолюбы – *фотофилы*, тенелюбы – *фотофобы*, *еврифотные* – выдерживают широкий спектр, *стенофотные* – узкий. Пример последних – пещерные, ночные, почвенные животные (троглотиды).

Реакция на освещенность зависит от исторически возникших приспособлений животных к условиям освещения и соответствует их образу жизни и особенности мест обитания (**дневные, сумеречные, ночные**).

Пигментированные покровы рассматриваются обычно как **защита против излишних доз лучистой энергии**, но они имеют значение и в теплообмене. Яйца рыб, амфибий в прозрачных водах или на поверхности воды обычно пигментированы. У многих рептилий, особенно южных, имеется черная выстилка брюшной полости, и даже у млекопитающих (на головном мозге тонкопалого суслика и др.). Причем обнаружили, что прикрываются пигментированными оболочками, как правило, жизненно важные органы: нервная система, органы размножения, кровообращения и др. Причем у южных видов пигментация интенсивней и большей площади.

## **Свет и поведение**

Избегая чрезмерного освещения, животные уходят в убежища, скрываются в тени, закапываются в грунт.

Суточные и сезонные смены освещения определяют периоды активности, размножения, миграции, линьки и др. Световой режим выступает в качестве сигнального фактора.

Способность видеть различна у животных, от простого определения света и тени до цветного объемного изображения. Световой режим ограничивает географическое распространение некоторых животных, а непрерывное освещение в высоких широтах в летние месяцы привлекает птиц и некоторых млекопитающих, но в преобладающей массе осенью они откочевывают на юг.

В наибольшей степени испытывают ограничивающее влияние длины светового дня мелкие птицы с высоким уровнем обмена веществ (особенно насекомоядные). Обратное влияние оказывает све-

товой режим на распространение ночных птиц и млекопитающих. На севере они редки, на юге иногда преобладают над дневными.

## **VI. Теплообмен и роль температуры среды в жизни животных**

### **Значение температуры среды**

Температура среды влияет на развитие, состояние, выживание, размножение, а следовательно, численность и распределение животных. Прямое влияние связано с поглощением тепла телом животного и его отдачей во внешнюю среду.

Скорость биохимических процессов в организме, как и всех химических реакций, возрастает в 2-3 раза при повышении температуры на 10 градусов. Но этот коэффициент ускорения сохраняет свое значение лишь в определенных температурных пределах, где возможна активная жизнедеятельность организмов. Выше этой зоны идет замедление или нарушение (вместо ускорения), а ниже «порога развития» - прекращение метаболических процессов.

Но и в пределах благоприятной зоны температура не во всех случаях определяет скорость биологических процессов. Вылупление

у цыплят нельзя ускорить повышением температуры (эмбриогенез завершается только на 21-й день при температуре 40 - 41 градус).

«Температурная информация», получаемая специальными органами чувств (терморцепторами), служит средством ориентировки в среде и сопровождается активными поисками благоприятной температурной обстановки. Температура, как и свет, имеет важное сигнальное значение, регулируя сроки и направление (таксисы, миграции), распределение и размножение животных.

Получение, производство и расход тепловой энергии регулируются с помощью рефлекторной деятельности нервной системы.

Существует 2 основных типа теплообмена: **пойкилотермия** – холонокровность, **гомותרмия** – теплокровность.

Пойкилотермные животные отличаются неустойчивым уровнем обмена веществ, непостоянством температуры тела и почти полным отсутствием механизмов их регуляции. Температура их тела мало отличается от температуры среды и изменяется вслед за ее колебаниями, с чем связана их активность.

Гомотермные (в основном) отличаются более высоким и устойчивым уровнем обмена, на базе которого осуществляется регуляция теплопродукции и теплоотдачи, обеспечивается относительно постоянная температура тела.

*Промежуточную группу* составляют **гетеротермные** млекопитающие и птицы. Так во время зимней спячки (**анабиоз**) у сусликов, ежей и т.д. уровень обмена веществ падает, а температура тела лишь немного превышает окружающую. В период глубокого сна у летучих мышей, барсуков, медведей, колибри, стрижей также замедляются метаболические процессы и снижается температура тела. В деятельном состоянии все они гомотермны.

## **Пойкилотермные животные**

В настоящее время огромное количество видов благополучно существует не только в водоемах, где температура колеблется относительно мало, но и на суше в умеренных и даже арктических широтах с резкими сезонными и суточными изменениями температуры. При неблагоприятной обстановке теплообмен связан с подавлением активности организма.

Состояние пойкилотермного организма закономерно меняется при смене внешних температур.

Ниже верхнего температурного предела у таких животных лежит зона *теплового оцепенения* (деятельность невозможна). Ниже – зона *активной деятельности* (благоприятна для развития, размножения). Примерно к ее середине приурочен *температурный оптимум*. Ниже – зона *холодового оцепенения*, переходящего в переохлаждение, а когда доходит до замерзания соков тела, наступает окончательное замерзание и смерть.

Верхние температурные пределы жизни различны у разных видов и их стадий (фаз) развития. Этим максимумам соответствует различная у разных видов теплоустойчивость тканей. Большинство морских беспозвоночных предпочитают температуру в 30 - 32 до 38 градусов. Пресноводные до 41 - 44, личинки мух, корненожки до 58 - 65. Развитие икры осетров прекращается при 20 градусах, у лососей при 10,6 градуса. Но взрослые более выносливы.

В Калифорнии в горячих источниках рыбка *Cyprinodon maculatus* выдерживает 52 градуса. Некоторые сухопутные животные выносят довольно большие нагревания: насекомые до 45 - 50 градусов, лягушки до 32, пресмыкающиеся до 45.

Стойкость животных к высоким температурам увеличивается при уменьшении содержания воды в организме. Так, цисты простейших выживают до 3 суток при 100 градусах.

Нижние температурные пределы более изменчивы. Гибель наступает вследствие образования кристаллов льда, дегидратации тканей, разрушения межклеточных и внутриклеточных структур, а также от нарушений метаболизма.

Холодостойкость обусловлена образом жизни разных видов и фазой развития. Обезвоживание наступает у простейших при -15 градусах, у коловраток при -60, у сухопутных моллюсков при -8, у бабочек при -20, у яиц саранчи при -30, у мелких рыб при 3, у амфибий при -1,4, а у мальков окуня и ерша соответственно при 1-4,8

и -16,8. Но все зависит от длительности охлаждения. Увеличение доли связанной воды и содержания солей в теле повышает холодостойкость. Она возрастает при накоплении жира и гликогена.

Переохлаждение без замерзания соков и гибели более реально переносится при небольшой скорости охлаждения животных (вымерзание на голой почве). Причем у простейших (*P. caudatum*) «закаливание» при высоких температурах передается до 80 поколений по наследству.

По отношению к температуре различают *евритермных* и *стенотермных* и, разумеется, обе группы связаны рядом переходов. Среди *стенотермных* – *термофилы* - теплолюбивые, *криофилы* – холодостойкие.

Развитие в процессе эмбриогенеза и онтогенеза пойкилотермных животных начинается с «порога развития» или «биологического нуля». У лягушки он близок к 0, у жабы 6 градусов.

Для осуществления полного цикла развития необходимо определенное количество тепла (его измеряют среднесуточными температурами, либо суммой «эффективных» температур (выше биологического 0)). При повышении температуры особи живут меньше, хотя и развиваются быстрее.

Это наблюдали на примере генерации ракообразных рода *Polyphepus*.

Для оценки температурных условий развития пользуются простой формулой

$$C = I, \\ \overline{C_1}$$

где  $C$  - сумма тепла для данного года или многолетняя средняя для данного места;

$C_1$  - сумма тепла, требуемая данным видом для полного цикла развития одной генерации;

И - индекс вероятности развития.

В процессе эволюции у животных выработались различные приспособления, как к высоким, так и низким температурам: для того, чтобы в организме не образовывались кристаллы льда, появился своеобразный «антифриз», для защиты от высоких температур, у жуков образовались полости под элитрами, многие приобрели отражающую лучи окраску, или наоборот, пигментацию, способствующую нагреванию. Некоторые способны повышать температуру тела за счет мышечной активности (самки питонов «высиживают» яйца, постоянно сокращая мышцы тела, чем добиваются небольшого увеличения температуры кладки в отличие от внешних температур и т.д.).

## Гомотермные животные

Развитие и совершенствование терморегуляционных механизмов

и образование теплового центра в мозге у птиц и млекопитающих привело к появлению второго типа теплообмена – **гомотермии** - обеспечивающей постоянство температуры тела. Она еще не очень устойчива у примитивных клоачных, сумчатых, но у большинства хищников, копытных и приматов достигает значительного постоянства, хотя и у них наблюдаются сезонные и суточные колебания.

Гомотермия обеспечивается постоянно высоким уровнем обмена веществ. Организм становится менее зависимым от условий окружающей среды. Это достигается совершенствованием органов движения, системы кровообращения, тепловой изоляции в виде жирового слоя, мехового или перьевого покрова, общим повышением энергии метаболизма.

Различают **химическую** и **физическую** терморегуляцию. С первой связана продукция, со второй распределение и отдача тепла. Но это деление хотя и удобно, но условно, т.к. обе стороны тесно связаны между собой.

*Химическая* лежит в основе изменений температуры среды и уровня окислительных процессов (оценивается по количеству потребляемого кислорода) и связана с величиной теплоотдачи. Чем меньше животное, тем больше теплоотдача, т.к. масса (объем) растет пропорционально кубу, а поверхность - лишь квадрату поперечника диаметра (Ш. Рише (1884) и М. Рубнер (1902)) - «закон поверхности». Но нельзя забывать о том, что теплопродукция и теплоотдача во многом зависят и от обмена веществ.

В экологии и зоогеографии этот закон связывают с правилом Бергмана, согласно которому: *северные формы (подвиды или близкие виды) имеют более крупные размеры*. Но биологическое разнообразие ставит этот закон под знак вопроса ? (что-то подтверждается, что-то нет).

Эффективность терморегуляции у отдельных животных достигается различными механизмами. У кого слабо развиты процессы теплообмена (рукокрылые, насекомоядные), это компенсируется устойчивостью, за счет химической регуляции, у других за счет сосудистой системы либо подкожного жира или густого меха. Механизмы и комплексы систем достаточно многообразны, где-то работает химическая регуляция, где-то кровеносная система, где-то дыхание, ЦНС, подвижность и т. д.

***Приспособительное поведение*** – это выбор или искусственное создание благоприятных температурных условий (ритмика суточной активности, особенности поведения и т.д.

В основе активных поисков благоприятных условий лежит **термокинез** – неориентированное усиление подвижности, **термотаксис** – направленное.

Нарушение теплообмена часто служит причиной гибели животных. Происходит это не только по причине природных катаклизмов (резкое понижение температуры), но зачастую зависит и от физиологического состояния животного. Если мы замерзаем, нас «проби-



вает дрожь». Следуя законам физики, любая работа сопровождается выделением тепла, но когда заканчивается АТФ - дрожать уже «не на что». В наших парках после ночных заморозков мы часто наблюдаем погибших птиц (это ослабленные особи). Массовые падежи копытных в суровые зимы отмечаются обычно при неурожае или недоступности основных кормов. Подобные эффекты можно наблюдать и при возвращении холодов весной, особенно в мае, что вызывает гибель насекомоядных птиц.

## VII. Движение среды, давление

Непосредственной средой, окружающей животное, могут быть вода, воздух, почва или организм (для паразитов). Частицы водной или воздушной среды обычно находятся в движении. Оно может быть пространственным перемещением молекул или частиц – течения, приливы, отливы, ветер, выпадение осадков, либо принимать характер механических колебаний – звук, ультразвук.

*Течения* в водной среде приносят животным кислород, корм и удаляют продукты метаболизма, способствуют объединению половых клеток, перемещают малоподвижных животных, расселяют мо-лодняк. Но могут влиять и отрицательно. Для борьбы с течениями у

реофильных видов выработались особые приспособления (форма тела, крючки, зацепки, присоски). Аналогичные приспособления встречаются у обитателей прибойных зон морей и океанов. Защитное значение имеет и поведенческое приспособление, такое как **реотаксис** (направление обычно против течения). Приливы и отливы обуславливают режим обитателей, многие из которых способны длительное время обходиться без воды (сидячие ракообразные (балянусы), моллюски). Они, как правило, обладают приспособлениями от механических повреждений и потерь влаги (раковины, зарывание в грунт, различные убежища, расщелины и т.д.).

**Ветер.** Для водных пелагических животных значение его невелико, но для обитателей литорали и амфибиотических форм влияние его значительно. Во время сильных, продолжительных штормов эти особи гибнут в большом количестве (вспомните побережье Черного моря после даже незначительного прибоя). В то же время ветровая эрозия на мелководьях способствует аэрации воды, предотвращает заморные явления (о чем говорилось в предыдущих лекциях).

У наземных животных скорость ветра влияет на интенсивность – испарения, теплоотдачу («птицы на ветрах» обладают более плотным оперением - куропатки, рябки или сокращением зон аптерий), у защищенных от ветра «лесных» птиц оперение более рыхлое.

Тибетские бабочки имеют короткие крылья, тело покрытое волосками (результат приспособлений к терморегуляции и водному балансу).

Состав фауны на постоянно продуваемых ландшафтах также изменяется. Там преобладают либо нелетающие виды, либо хорошие «летуны». Пример: на биостанции «Улейма» комаров меньше у «балков», но слепней там больше.

Некоторые животные просто не могут обитать без воздушных потоков: альбатросы, фрегаты, падальщики, большинство «парящих» хищных птиц.

Скорость передвижения воздушных масс иногда играет значительную роль в расселении: вспомните смерчи, «дожди» из рыб, лягушек, и даже золота и тогда станет понятным библейский термин о «манне небесной».

Вспомните случайные залеты птиц, заносы насекомых, миграции саранчи. Для некоторых видов миграции с помощью ветра необходимы как условия расселения (паутинки осенью). Так называемые «залеты» птиц часто являются заносами их ветром и отмечаются обычно после сильных бурь. Фламинго из Казахстана заносились

в Томск. В Европу из Америки «залетели» около 50 видов и 37 наоборот в Америку. Под Якутском был добыт австралийский журавль, ведущий оседлый образ жизни. Посетите Краеведческий музей Ярославля, и вы обнаружите в нем пару интересных экспонатов (а может, и больше?), попавших к нам волею ветра.

Кроме того, ветры играют важнейшую роль в миграции пустынной саранчи. Для млекопитающих ветры приносят запахи, и имеют значение как средство ориентировки (! это отдельная тема, обсуждение которой, к сожалению, ограничено нашим временем.)

## Давление

В *водной среде* давление, наравне с распространением света, играет важную роль в распределении обитателей. Все, доступные исследованиям, глубоководные формы обладают специальными приспособлениями, обеспечивающими их существование при давлении 1 т на 1 кв. см (это соответствует примерно 10 км погружения). Прямое влияние давления *атмосферы* на животных связано с *падением парциального давления* кислорода на больших высотах, что нарушает метаболизм.

Даже на небольших высотах его падение сопровождается изменением поведения животных (активность, подвижность, интенсивность пения птиц, клев рыбы и т.д.).

## Субстрат

Значение субстрата для животных может быть различным. Только для животных, ведущих планктонный образ жизни, субстрат не важен. С характером субстрата связаны строение и функции органов прикрепления, передвижения, форма тела, окраска и т.д.

Субстратом для *сухопутных* животных может служить почва, материнские породы, снежный или ледовый покров, мертвые и живые растения, а для *паразитов* – поверхность тела или ткани и органы хозяина. Субстратом для *водных* животных служат дно (грунты), погруженные в воду предметы, а для нейстона – поверхностная водная пленка. Субстраты могут одновременно служить **постоянным или временным** местом обитания (средой) для некоторых животных.

Большинству животных свойственны активные поиски необходимого субстрата, направляемые **сигмотаксисом** – положительным или отрицательным отношением к разным субстратам.

**Почва** является местом обитания почвенных животных, субстратом и фоном для наземных видов. Непосредственно и через растительность, химизм и физические свойства почвы влияют на состав населения. Важно содержание в ней макро- и микроэлементов. Известковые почвы, солонцы обладают своеобразной фауной.

Распространение видов часто зависит и от показателей рН.

Структура и механический состав почвы определяют основные

физические свойства субстрата (аэрацию, влагоемкость, теплоемкость и определяют термический режим). От структуры и плотности зависит возможность проникновения в нее животных, их передвижение и рытье нор.

Мелкие животные иногда пользуются имеющимися природными скважинами почвы, чему способствует червеобразная форма тела (защита выступает в виде прочной кутикулы, их подвижность обеспечивается расчленением). *Минирование* почвы может происходить путем изменения диаметра тела, кто не способен менять диаметр, те проталкивают тело (форма становится вальковатой или клиноподобной), при этом изменяется строение конечностей (по типу лопат).

У обитателей верхних слоев почвы и растительной подстилки форма тела часто становится плоской. Эта же форма встречается и у песчаных ящериц, зарывающихся боковыми колебаниями тела в песок. При этом волоски, роговые пластинки, чешуйки, которыми вооружены конечности, важны как при перемещении, так и при рытье песчаного грунта.

В более твердых почвах животные используют так называемое «долбящее» рытье с помощью мощных когтей конечностей (личинки жуков, черепахи, кроты). Несколько особняком стоит рытье у птиц, пользующихся клювом и лапами (щурки, береговые ласточки).

Еще более твердые грунты преодолеваются «сверлящим» рытьем: здесь участвует челюстной аппарат, происходит вгрызание в почву (пчелы, осы и др.). Из млекопитающих слепцы и слепушонки резцами роют почву, но они меняют характер рытья в зависимости от типа грунта (используют конечности).

К сыпучим грунтам приспособлены животные - **псаммофилы**, многие имеют конечности, вооруженные «песчаными лыжами». Для всех почвенных обитателей опасность представляет заливание нор или насыщение грунта водой. Входы в норы обычно находятся на склонах и реже на горизонтальной поверхности.

Приуроченность убежищ к определенным элементам рельефа объясняет неравномерность размещения животных вдоль долин, балок, оврагов и т.д.

Островными колониальными поселениями живут гнездящиеся в земляных норах птицы (ласточки, щурки, сизоворонки).

В горных районах большую роль играет мощность мелкоземистого слоя (нижняя треть склонов, подножья). Здесь чаще всего роют свои норы суслики и другие животные. Для откладки яиц разные виды животных выбирают почвы различной влажности. Длительные и обильные осадки сопровождаются массовой гибелью почвенных обитателей.

Кроме того, для термического режима почв важное значение имеет характер растительного покрова!

Почва – субстрат для передвижения животных. Передвижения требуют разного устройства конечностей и тела. Наилучшие бегуны связаны с твердыми почвами.

Своеобразны приспособления к передвижениям по каменистым грунтам и скалам: *крючки для цепляния за неровности, присоски, острые когти, шероховатость подошв, строение копыт горных животных.*

**Грунты водоемов** в жизни водных животных играют ту же основную роль – места прикрепления, среды обитания, места нахождения корма и субстрата для передвижения. В зависимости от способа использования грунта варьируют и форма тела, строение органов передвижения, характер покровов, особенности поведения. На каждом типе субстрата поселяется свойственная ему флора и фауна. Обитатели часто разрушают свой субстрат (моллюски в песчанике высверливают норы). Обычны и обратные образовательные процес-сы (коралловые рифы, отложения органики).

Значение **снежного покрова** в жизни и эволюции наземных животных близко к роли почвы. Снеговой покров служит фоном и субстратом, на котором живут и по которому передвигаются одни животные, или под покровом которого обитают другие.

Закрывая запасы корма, снеговой покров делает их менее доступными, а для живущих в почве или на ее поверхности играет роль теплоизолятора.

По отношению к снежному покрову животных предлагают разделять на угнетаемых снегом – **хионофобов** и снеголюбов – **хионофилов**. Первые в большинстве ведут надснежный образ жизни. Промежуточное положение в этом подразделении занимают наиболее приспособившиеся виды, такие как заяц-беляк (он приспособился к передвижению по снегу и надснежному питанию).

В малоснежные зимы гибнут кроты, полевки, но это благоприятно для передвижения копытных, и наоборот, многоснежная зима приводит к гибели косуль, кабанов, но благоприятна для «подснежников».

*Приспособления:* на снежном фоне возникла белая окраска «надснежников». На зиму белеют или светлеют многие животные (песцы, копытные, лемминги, куропатки, зайцы и т.д.).

Снежный покров препятствует ходьбе. В таких условиях преобладают те виды копытных, кому высокие конечности позволяют свободно перемещаться, к примеру, лось свободно бежит по 40 – 50 см рыхлого снега. У мелких и средних животных увеличивается опорная поверхность конечностей (зайцы, белки, куньи, мыши и тетеревиные птицы). Это достигается обрастанием жесткими волосами, щетинками, перьями, роговыми щитками. У оленей к зиме отрастают края копыт и волосы-щетинки на их обрамлении. Снег ограничивает географическое распространение мелких оленей – косуль и кабанов.

Распространение узкопалых, пальцеходящих кошек приурочено

к малоснежным районам, только рысь живет в тайге, но соотношение площади опоры на поверхность субстрата по отношению к ее массе довольно приемлемое.

Многие животные при выпадении снега мигрируют, а оседлые переходят на другие корма. Меняют питание и хищники.

В ряду факторов, связанных со снежным покровом, особенно страшен «джут» - комбинация многоснежья с гололедицей. При этом в массе гибнут копытные и домашний скот. Затруднено добывание корма, возрастает гибель от хищников (во время весеннего наста и гололедиц загнанные волками лоси обдирают свои конечности до кости.). В свою очередь, это отрицательно сказывается и на численности хищников, питающихся «подснежниками» (совы, канюки и другие мышееды). Снег, как временное убежище, используют при значительных заморозках тетеревиные, ныряя в него.

Глубина снежного покрова влияет и на промерзание водоемов и, как следствие, гибель рыб.

**Вечная мерзлота и ледовый покров.** В Якутске промерзание почвы доходит до 114 м и более. Оно ограничивает возможности существования обитателей почвы (исчезают дождевые черви, личинки пластинчатоусых жуков), а северная граница распространения крота совпадает с распространением вечной мерзлоты.

Различают временный (сезонный) и постоянный ледовый покров. Первый представлен ледовым покровом рек, озер и морей в умеренных и высоких широтах. В арктических морях он сохраняется постоянно. На суше в виде ледников. На земном шаре 11 процентов суши покрыты ледниками.

Небольшие островные ледники посещаются животными (защита от жары и гноса). Дрейфующие льды полярных морей обитаемы постоянно (киты, ластоногие и хищники). Среди хищных иногда лисы заходят на льды и дрейфуют в 100 км от берега, не считая белых медведей и иных водных животных.

Временный лед на водоемах ухудшает кислородный режим, вызывая иногда заморы. Он ограничивает доступ сухопутных животных к водным кормам.

## **VIII. Биологические циклы**

### **Влияние климата как целого**

Среда, в которой существуют животные, постоянно изменяется. Под влиянием органического мира биосфера во всех ее частях необратимо изменяется. С появлением человека темп изменений ус-



корился. На этом фоне в тесной связи с *необратимыми* переменами происходят *обратимые периодические* или строго *циклические* изменения состояния биосферы, обусловленные космическими причинами (суточные, сезонные, многолетние колебания климата). Свой отпечаток накладывают и тектонические явления (циклы горообразования и т.д.).

Как ответная реакция на эти факторы, у всех организмов возникли приспособления – чередования биологических явлений, приуроченных к наиболее благоприятной для них обстановке. Этим путем образовались биоклиматические циклы, в основе их лежат приспособления к периодическим изменениям всей суммы климатических факторов. Таковы суточная ритмика, сезонные и многолетние биологические циклы. Они представляют реакции животных и растений на изменения климата как целого.

*Суточные циклы* – в основном включают у животных ритмичное чередование периодов покоя и деятельности. Различают **ночных, дневных, сумеречных и круглосуточно активных** животных. Для всех характерно чередование периодов покоя и активности, но у одних то и другое занимает значительные промежутки времени, а у других (круглосуточно активных) – кратковременные. Чередование деятельности и покоя сопровождается изменениями метаболизма, интенсивностью потребления кислорода, температуры тела и т.д.

Иногда суточный ритм активности животных, даже одного вида, различен в разных местах обитания и меняется при изменении условий питания или комплекса других факторов. Так, у брюхоногих моллюсков в голодные периоды нарушается чередование периодов покоя и активности.

Для видов, питающихся малокалорийной пищей (полевки, мелкие насекомоядные) и обладающих большой удельной теплоотда-

чей, необходимость частых приемов пищи приводит к *круглосуточной активности*.

Суточная активность неодинакова при разных температурных режимах, и вообще, многие факторы среды могут становиться регуляторами *суточного цикла* (осадки, влажность воздуха, ветер, пища, условия ее добывания и др.). Но все же *световой режим* для большинства видов служит основным фактором-сигналом.

Тесно связаны с суточными ритмами передвижения животных. *Суточные миграции* водных, почвенных и наземных животных, смена глубин, слоев почв, ярусов растительных сообществ, смена мест горных животных (вертикальные миграции и т.д.).

*Сезонные циклы* представляют приспособления к сезонным изменениям основных условий существования (питания, теплообмена, водного и газового обмена и др.), в основе чего лежит климатическая закономерность. Она слабо выражена в низких широтах (тропиках), где колебания температуры не превышают 1 - 6 градусов в течение года (меньше даже суточной амплитуды большинства районов!).

В субтропиках колебания несколько больше, а в умеренных и высоких широтах условия в разные сезоны резко различны. Например, в Верхоянске годовая амплитуда среднемесячных температур составляет 65,6 градуса по Цельсию.

Соответственно различается и сезонная динамика запасов растительных и животных кормов. Летнее обилие сменяется бедностью или недоступностью зимой. Многие животные, прекратив размножение, отмирают, откочевывают, впадают в оцепенение или спячку. Фактор- сигнал, воспринимаемый рецепторами и «переработанный»

в нервных центрах, оказывает влияние на секреторные органы, где выделяются те или иные гормоны, которые в свою очередь действуют на другие звенья эндокринной системы, что в конечном итоге приводит к перестройке метаболизма и необходимому изменению

состояния животного. По этой схеме осуществляются такие явления

в жизни животных, как *размножение, нагул, спячка, миграции* и др.

Смены питания, связанные с изменением количества, качества и

доступности корма, менее выражены в низких и велики в высоких широтах, где большинство наземных беспозвоночных и пойкилотермные позвоночные на холодное время года впадают в оцепенение, отказываясь от питания. Некоторые рыбы сокращают питание до минимума. В теплое время состав пищи меняется в зависимости от обилия, доступности или смены мест обитания.

Мало меняется питание впадающих в спячку теплокровных животных (летучие мыши, сурки, суслики, тушканчики, ежи), т. к. время их активности приходится на сезон обилия кормов, а их исчезновение вызывает залегание в спячку. У прочих видов (не впадающих в спячку) рацион зависит от обилия и доступности.

Отдельные корма имеют специфическое, тонизирующее или лечебное значение. Они представлены растениями, содержащими таннины, терпентины, эфирные масла, алкалоиды и поедаются в заметных количествах перед зимовкой и весной, после ее окончания, то есть при сменах кормов.

Насекомоядные птицы осенью охотно поедают ягоды жимолости и бузины, дрозды рябину, калину, можжевельник (ягоды). После схода снега на ягодный корм переходят тетеревиные птицы. Многие хищники (лисы, куницы) также осенью и зимой поедают ягоды. Травоядные (копытные и грызуны) охотно едят богатые эфирными маслами полынь, солянку, иногда употребляют растения

с ядовитыми алкалоидами. Кора древесных пород употребляется в основном зимой (погрызы лося на елях). Часть сезонных кормов имеет глистогенное значение.

С сезонными изменениями обилия или доступности корма в природе связаны накопление резервных веществ (нагул или нажи-

ровка), при этом происходят и другие приспособления, такие как собирание запасов, спячка, миграции, от этого зачастую зависит и периодичность размножения и т.д.

*Нагул* – предшествует сезону с неблагоприятными условиями питания. В качестве резервных веществ у большинства животных откладывается жир. У некоторых насекомых (клоп-черепашка) в дополнение к жиру в средней кишке накапливаются крахмальные зерна. У рыб максимальная упитанность приурочена к началу нереста. У *наземных* перед впадением в спячку, миграциями или зимовкой. Недостаточно «ожиревшие» животные при затяжной, холодной весне гибнут. Нагул затрудняется летней засухой и другими явлениями, связанными с бескормицей.

Запасание корма – приспособление, позволяющее существовать при исчезновении основного корма, сохраняя устойчивое питание. Собираение запасов свойственно в основном высшим группам животных. У общественных насекомых (пчел, муравьев) оно связано с полиморфизмом и «разделением функций». Насекомые запасают пищу и для кормления личинок, так одиночные осы запасают других насекомых, жуки-листоверты - пластинки кормового листа. Скарабеи делают шары из навоза и т.д.

Слабо развит инстинкт запасания у птиц, запасы невелики, хранение примитивно (сойки, кедровки, прячут плоды в лесную подстилку, поползни в кору). Некоторые совы зимой затаскивают в дупла мелких птиц, грызунов.

У млекопитающих не запасают корма номады – кочевники. У хищников и насекомоядных запасы случайны (медведь делает завал, лисы и собаки зарывают остатки). Без собирания на зиму не могут существовать мыши, песчанки, пищухи (сеноставки), белки, бурундуки, хомяки и др. Для складирования делают кладовые, камеры. Курганчиковые мыши (Украина, Венгрия) строят курган, закрывая злаки землей. Инстинктивный характер зарывания несомненен, так как даже белки при кочевках продолжают делать запасы (вешают грибы). Начало сбора запасов совпадает с прекращением размножения и объединением в зимовочные группы. Величина за-

пасов у семьи из 3-5 песчанок – 50 кг и более, у курганчиковых мышей – 20 кг, а у полевок до 30 кг.

Сезонная перестройка метаболизма связана с изменениями температуры среды. Пойкилотермные с понижением температуры впадают в оцепенение. При этом у видов, зимующих открыто и подвергающихся воздействию пониженной температуры, повышается холодостойкость, что сопровождается накоплением жира, падением количества воды в теле.

Сезонные изменения холодостойкости неодинаковы у разных экологических групп насекомых, зимующих открыто, закрыто или в водной среде (у последних холодостойкость невысока, что связано с низкой амплитудой температурных колебаний).

Перед впадением в спячку у гетеротермных животных (суслик) потребление кислорода снижается. У пресноводных рыб во время зимовки меняется число эритроцитов и гемоглобина (оно понижается). Сезонные изменения кислородной емкости соответствуют особенностям экологии вида и зависят от состояния окружающей среды.

У гомотермных меняются уровень обмена веществ и теплообразование. Перо, мех и жир снижают теплопотери.

Различают зимнюю и летнюю спячку. При первой у животных наблюдается понижение температуры и оцепенение, в летнюю впадают на время высоких температур (засушливые сезоны). Для летней спячки также характерно понижение температуры тела. Летняя спячка у многих видов может переходить в зимнюю.

Формы спячки отличаются степенью снижения энергетических процессов в организме, наименьшей величины оно достигает у не впадающих в спячку, но зимой заметно сокращающих активность (белки в непогоду не выходят из гнезд).

Невелико снижение уровня обмена веществ при зимнем сне хищных (барсук, медведь, енотовидная собака). Температура их те-

ла лишь немного ниже нормы. Сдвиги в обмене веществ заключаются в выпадении нервной регуляции питания, в выключении раздражающего действия пищи, резком ограничении мышечной деятельности. В состоянии зимнего сна бурые медведи рожают детенышей, но размеры новорожденных малы (400 гр), что позволяет выкармливать их при сниженном обмене веществ матери.

Прерывистая зимняя спячка у бурундуков и хомяков.

Периодичность размножения служит прямым следствием се-

зонных изменений метаболизма. В умеренных и высоких широтах размножение многих видов строго сезонно. Исключение – плодовые обитатели полей и жилищ человека (паразиты, грызуны и прочие «незваные гости»).

Сроки начала размножения связаны с длительностью развития зародышей и появления молодых особей, обычно они приурочены к обилию корма. Поэтому виды с кратким циклом приступают к размножению весной (птицы). Есть исключения – клесты в годы обильного урожая шишек выводят птенцов зимой. Осенью нерестятся лососи, сиги, зимой – налим. Осенью спариваются копытные (гон лосей) и рожают телят весной, в начале лета.

Различные сроки спаривания у разных видов млекопитающих зависят не только от скорости развития эмбрионов, но и от наличия диапаузы (латентной беременности – перерыв в развитии эмбриона), что затягивает роды иногда на 6-8 месяцев (крот, барсук, горно-стай, соболь, куница). Осенью спариваются некоторые наши летучие мыши. У покрытых самок сперма хранится во влагалище, а истинное оплодотворение наступает весной.

У пустынных обитателей 1 или 2 цикла размножения соответствуют сезонам увлажнения. На Кавказе размножение мышей идет круглый год, но число различно в помете (осенью больше). Периодичность размножения наблюдается и в тропиках, но не заметна наблюдателю из-за обилия видов.

Механизм сезонной периодичности размножения у позвоночных связан с деятельностью гипофиза, передняя доля которого выделяет гонадотропные гормоны. Они стимулируют развитие как герминального эпителия, так и интерстициальной ткани гонад, что и обеспечивает половой цикл. Но на это влияет упитанность и уровень обмена веществ, стимуляция через органы чувств и ЦНС.

Помимо действия физических сигнальных факторов (длина светового дня влияет на яйценоскость и время кладки, время и интенсивность пения птиц), влияние оказывают и психические (вид места для гнезда, наличие материала, само гнездование, ухаживание самца и т.д.).

С *сезонной* периодичностью тесно связаны и другие сезонные явления (цикломорфоз, линьки, миграции и др.). Циклы развития у многих насекомых и других беспозвоночных укладываются в календарный год. Изменение длины дня служит одним из основных регуляторов сезонных циклов развития, особенно возникновения диапаузы (приостановка развития), причем влияют не столько длина дня, сколько чередование освещенности.

**Линька** также связана с изменением светового дня, влияющим на деятельность гипофиза. Выделение им тиреотропных гормонов воздействует на работу щитовидной железы; под действием ее гормонов и происходит смена покровов.

Иногда наблюдается преждевременное побеление зайцев беснежной глубокой осенью, что приводит к их гибели («ошибка» светового сигнала). Зависимость размножения и линьки от режима освещения позволяет, меняя его, увеличивать плодовитость и регулировать сроки размножения и линьки домашних птиц, пушных зверей и сельскохозяйственных животных.

*Сезонные миграции* различны: малые миграции при выедании корма, кочевки после размножения у оседлых видов, осенние отлеты птиц при изменении света и температуры и т.д.

В жизни почвенных обитателей большое значение имеет температурный режим, суточные миграции, в основном невелики, до 1 метра. Есть миграции, связанные со снегом и засухой.

**Многолетние циклы.** В разные годы условия различны, а следовательно, и запасы пищи, все это влияет на интенсивность размножения, гибель особей. В результате постоянно происходят нарастание или падение численности в данном году по сравнению с предыдущим.

Многолетняя периодичность не является простым отражением климатической периодичности.

Промежутки колебаний численности различны и охватывают иногда периоды в 10 и даже 20 лет, и тогда можно наблюдать «волны» мышевидных грызунов, некоторых птиц, млекопитающих. Таким образом, биологическая периодичность не зависит от климатической.

## **IX. Пространственная ориентация животных**

### **Общее понятие об ориентации**

Активное поведение животных и выбор ими благоприятных условий (химические, гидрохимические условия, места расположения гнезд, убежищ, добыча корма, розыск и распознавание партнера, особей своего и других видов – конкурентов, хищников, ориентация в период миграций, пространственное размещение) осуществляется при помощи механизмов пространственной ориентации.



В основе ориентации значительная роль отводится органам чувств (зрение, слух, обоняние, вкус, осязание, способность воспринимать и продуцировать электрические и электромагнитные колебания и т.д.). Первостепенную роль в ориентации играет нервная деятельность – инстинкты, память.

Наиболее сложные формы ориентации характерны для более высокоорганизованных животных: среди беспозвоночных – насекомые и особенно общественные, у наземных позвоночных – птицы и млекопитающие.

Первостепенное значение для ориентации имеют физико-химические свойства среды. В этом смысле условия существования водных, наземных и почвенных обитателей не одинаковы.

в воде, благодаря ее оптическим свойствам, резко сокращается сфера деятельности органов зрения. При «переходе» животных в воздух, благодаря высоким оптическим свойствам последнего, основное значение приобретает зрение (у птиц). У летающих млекопитающих ведущим средством ориентации становится звуковая эхолокация. У подземных зрение сокращается до минимума либо исчезает - это явление характерно и для троглодитов, ведущее место занимают обоняние и слух. У наземных животных, благодаря разнообразию условий существования, круг средств ориентации достаточно широк.

## **Светочувствительность и зрение**

На свет реагируют почти все живые организмы. Даже простейшие, у которых нет особых органоидов фоторецепции, реагируют на изменение освещения (интенсивность). Иногда выделяют чувствительные к свету участки – глазки (*Euglena viridis*). Начиная с гидроидных полипов и сцифоидных медуз появляются световоспринимающие органы и структуры: простые глазки, фасеточные комплексы, камерные глаза, теменные органы, светочувствительные участки кожи и особые пигментные пятна.

Световая и зрительная ориентация – комплексное явление, начинающая от различения интенсивности освещения, заканчивая ориентацией по звездам. Реакция на свет лежит в основе фототропизмов, свойственных многим животным. У животных, способных к образному восприятию, чувствительность к свету других органов и структур сохраняется как дополнительная (личинки насекомых, миноги, лягушки). Иногда простая светочувствительность приобретает вновь как результат редукции глаз (протеи, слепцы и др.). Как общее правило, простая светочувствительность господствует у почвенных животных, планктонных организмов, обитателей морских глубин, пещер и т.д.

Образное восприятие – новый этап в эволюции животного мира. Важное дополнение – цветное восприятие, оно увеличивает число сочетаний зрительных ориентиров.

Различение формы и пространственного положения предметов появляется уже у членистоногих (пауки, скорпионы) от 2 до 30 см. Сложные фасеточные глаза ракообразных и насекомых отражают форму предметов в виде мозаики (чем-то напоминает грубую газетную фотографию). Из беспозвоночных кальмары и осьминоги имеют глаза камерального типа, способные к аккомодации и созданию четких изображений.

Большинство насекомых реагируют на движущиеся предметы. Лучшее восприятие форм у хищных насекомых, но все же оно ограничивается 2 м. Рыбы видят до 10 - 15 м и довольно хорошо дрессируются на форму, цвет и т.д., амфибии на 2 м и в основном реагируют на движущиеся объекты. Различие форм среди рептилий привело к вариации восприятия у разных видов (геккон реагирует на неподвижную добычу с 8 - 10 см, змеи с 5 м и более, опыты с черепаками провалились).

Птицы хорошо различают предметы, однако условно-рефлекторные связи легче устанавливаются на движение и окраску предметов. Острота зрения в 4 - 5 раз превосходит остроту зрения

человека (баклан – 40 - 50 диоптрий, курица – 8 - 12, сова – 2 - 4, человек – 14 - 15).

Развитие зрения у млекопитающих различно . Дальность видения, так же как и у птиц, зависит от образа жизни. Дальнозоркостью отличаются хищники и копытные (обитатели гор и открытых пространств).

**Цветовое зрение.** Отсутствие учета этой особенности ставит под сомнение результаты проведенных исследований. Муравьи чувствительны к инфракрасным лучам. Многие насекомые реагируют на ультрафиолетовый цвет. Пчелы различают 4 основных цвета – желто-зеленый, сине-зеленый, сине-фиолетовый и ультрафиолет. К красному цвету слепы мухи и бражники. Это связывают с отсутствием чисто красных цветов в средневропейской флоре. Чувствительные – шмели, бабочки, хрущи, комары, осы. Навозники отличают синий от желтого, оранжевого, но не различают зеленые тона.

Способность к восприятию ультрафиолета обнаружена у рыб. Виды, живущие в прибрежной зоне, обладают более широким спектром цветового восприятия, так как вода поглощает красные лучи.

Среди амфибий цветовое зрение отсутствует у ночных форм (жабы, чесночницы). Хорошо развито цветовое зрение у многих рептилий (различают 5-8 цветов). У птиц цветовое восприятие близко к человеку. Данные по цветовому зрению млекопитающих противоречивы.

Широко распространена среди животных ориентация по небесным светилам, особенно по солнцу (пауки, насекомые, рептилии, птицы, млекопитающие).

## **Звуки и слух**

Среди всего разнообразия звуков принято выделять биогенные звуки (производимые самими животными). Они бывают

специфические и неспецифические. Первые – это «голоса», используемые для сигнализации, общения и т.д. Вторые – специального значения не имеют и демаскируют животное (щелканье, чавканье, хлопанье крыльев, хруст веток и т.д.).

Помимо обычного звукового диапазона, многие способны воспринимать и издавать ультразвуки, а многие насекомые, рыбы, возможно, хвостатые амфибии – инфразвуки. Пингвины благодаря инфразвуковой чувствительности предугадывают приближение шторма.

Органами восприятия звуков обычно служат органы слуха. Инфразвуковые волны рыбы воспринимают *боковой линией*, насекомые - с помощью *слуховых щетинок, хордотональных и тимпальных* органов.

Воспроизведение звуков производится различными органами и способами: лангусты – стрекотание при помощи приспособлений на усиках, раки альфеусы щелкают клешней, манящий краб стучит о грунт, ударами по субстрату – солдаты термитов, личинки шершней, саранчовые – трение жилки заднего крыла о край переднего или поверхностью бедра, муравьи используют ультразвуки – трением, бражник выбрасывает воздух из пищевода через полость хоботка, пчелиные матки через дыхальца. Многие рыбы «резонируют» при помощи плавательного пузыря, у некоторых сомов в воспроизводстве звуков используются лучи грудных плавников в сочетании с костями плечевого пояса, у других – глоточные и челюстные зубы.

Многие амфибии немые. Другие производят звуки, прибегая к помощи резонаторов и особых складок тканей. Рептилии, как правило, немые. Шипение, хрип черепах, змей, крокодилов, свист некоторых змей и ящериц обусловлен сокращением просвета глоточных щелей. А у гремучих змей имеется «погремушка».

Птицы для издания звуков используют нижнюю гортань, полость рта, щелкают клювом, хлопают крыльями, гудят и свистят оперением, исполняют и «барабанные дробы» - дятел. Млекопитающие пользуются верхней гортанью, ротовой полостью, стучат

зубами, шуршат иглами, стучат конечностями по субстрату и груди.

Механизмы воспроизведения ультразвуков изучены недостаточно. Во многих случаях они аналогичны производству звуков в обычном диапазоне. Наземные животные, благодаря проведению звука через конечности и другие части тела, обладают «сейсмическим слухом», да и нам знакомо выражение «чувствовать кожей».

Границы чувствительности неодинаковы, и зависят от экологии видов, индивидуальных особенностей, возраста, физиологического состояния и т.д.

## Химическая чувствительность

Под этим видом чувствительности обычно понимают, кроме прямого восприятия химизма среды, обоняние и вкус. Поэтому различают химическое восприятие прикосновения и чувствительность на расстоянии. Химическая чувствительность появляется уже у простейших (хемотаксис). Обоняние – это химический анализ среды.

Дистантные обонятельные рецепторы играют важную роль в жизни насекомых (антенны, пальпы). У пчел и муравьев они выполняют ведущую роль в ориентации. Комбинированный обонятельно-осязательный орган получил название *топохимический*.

Обоняние свойственно и рыбам, и амфибиям. Обоняние многих птиц развито удовлетворительно, слабо у голубей, соек, скворцов. В жизни и ориентации млекопитающих обоняние особо важно. Различают животных с *верхним высокодистантным* и *нижним* – преимущественно **контактным** чутьем. Многие виды пользуются обоими способами. С этой особенностью тесным образом связаны **пахучие мускусные железы**.

Вкус не имеет значения для *дистантной* ориентации (исключение - пресмыкающиеся).

## **Кожная чувствительность**

Кожные анализаторы животных охватывают огромную чувствительную поверхность, раздражение которой вызывает ряд ощущений: тактильных, температурных и болевых. Реакции на тактильные раздражения известны уже у простейших. Наружные покровы насекомых богаты щетинками и волосками, у рыб имеется боковая линия, у амфибий по всей коже осязательные сосочки. Осязательные органы обнаружены у всех пресмыкающихся, особенно в области паха и подмышечной области.

Предполагают, что птицы способны воспринимать звуковые колебания при помощи оперения. У млекопитающих особенно это чувство развивается у «слепых».

*Гигротермическая чувствительность* на температуру и влажность, как правило, взаимосвязана и осуществляется терморцепторами. Не найдены специальные терморцепторы у червей и членистоногих. Но насекомые чувствительны, в этом отношении, и реагируют даже на рассеянное тепло - «кровососы». У рыб терморцепторы расположены в области головы и по поверхности тела. У наземных позвоночных по всей поверхности тела. Отдельные виды рептилий (питоны и ямкоголовые змеи) воспринимают колебания в 0,2 градуса.

*Влажность* воспринимается гигрорцепторами, у наземных насекомых они расположены на антеннах. Гигрорцепция служит амфибиям важным средством разыскивания водоема для откладки икры. Очень тонкой гигрорцепторной чувствительностью объясняют разыскивание «пустынными» животными водоемов (копытные, слоны и т.д.).

## **Электрическая**

### **и электромагнитная чувствительность**

Уже простейшие чувствительны к электрическим импульсам и обнаруживают гальванотаксис. Широко пользуются электриче-

скими токами водные позвоночные и особенно электрические рыбы (нападение и защита, поиск жертвы) . Слабые токи электрического поля используются для ориентации, в частности, эхолокации. Радарные установки, созданные человеком, действуют на птиц (как правило, дезориентируя последних).

## **Анализ времени и пространства**

Координирующее значение в ориентации животных имеют анализаторы времени и пространства. В основе анализатора времени лежат общие ритмы физиологических процессов, значительную роль играют и внешние анализаторы (зрительный, слуховой и т. д .). В анализе пространства значительную роль, кроме зрительного и слухового, играет мышечный (двигательный) анализатор в сочетании с чувством равновесия.

Ориентация – целостный процесс, комплексное явление.

## **Х. Вид как экологическая система**

### **Внутривидовая структура**

Отдельные особи существуют только как часть целого вида. Они объединены в естественные совокупности – популяции. Эти особи населяют пригодную для существования вида территорию (**ареал**) и занимают в существующих на ней сообществах (**биоцено-зах**) положение, определенное предшествующей эволюцией.

Накопление данных привело к замене представлений о моно-типическом (однородном внутри себя) виде – представлениями о виде как системе (совокупности) связанных друг с другом групп особей или популяций, отличающихся морфо-физиологическими, экологическими и генетическими признаками и занимающих либо различные географические районы (подвиды), либо определенные экологические ниши (экоотипы, биологические расы).

Среди территориальных группировок самые крупные (*подвиды*) занимают географически однородную часть ареала. Они распадаются на географические популяции, каждая из которых населяет определенный ландшафтно-географический район. Географические популяции распадаются на экологические популяции, образующие поселения животных в определенных биотопах. Экологические расчленяют на более мелкие группы, заселяющие элементы мозаичного ландшафта – элементарные популяции в них (семьи, стада, колонии).

**Подвиды** – наиболее крупные территориальные группировки, размеры зависят от географической дифференциации, подвижности животных и особенностей внутривидовых отношений. На одной и той же территории может образоваться ряд подвидов у одного вида и не возникнуть ни одного у другого. Это обусловлено **клинальной** географической изменчивостью, когда тот или иной признак меняется в пространстве постепенно, что не дает возможности выделить подвиды и провести между ними четкие границы.

Пример *клинальной* изменчивости – доля цветковых форм белки, хищных птиц и т.д. В основе клинальной изменчивости могут лежать и наследственные факторы.

## Географические популяции

Подвиды во многих случаях распадаются на географические популяции (зоны сходного благоприятствования). Внутри географической популяции реально осуществляется перекрестное раз-



множение. В результате входящие в ее состав особи обладают общим морфо-физиологическим типом, отличающимся от соседних географических популяций, единым ритмом жизненных явлений, общим ритмом динамики населения и стойкостью против неблагоприятных влияний.

Разные географические популяции отличаются плодовитостью, оседлостью или перелетностью и другими особенностями, причем эти различия могут быть наследственно закреплены. Также среди особенностей географических популяций важное значение имеют различия в питании, зависящие от обилия и доступности корма.

Важным условием сохранения изолированности популяций у мигрирующих животных служит инстинкт дома, или гнездовой консерватизм. Он выражается в привязанности к местам своего рождения и способности находить к ним дорогу при возвращении с кочевок. Так, при затоплении Рыбинского водохранилища жаворонки пели над водой, варакушки и грачи пытались устроить гнезда на деревьях, выступающих из воды.

**Географические популяции** распадаются на *экологические* – пространственные группировки. Последние состоят из представителей одного местообитания (биотопа), менее постоянны и слабо изолированы. Разнообразие экологических популяций и число занятых ими разного типа биотопов может служить показателем экологической пластичности вида.

**Элементарные** популяции состоят из обитателей отдельных стадий в неоднородных комплексных биотопах. Известны у птиц: совместно гнездившиеся образуют стайки перед отлетом. Элементарные популяции не имеют устойчивых морфологических различий, но могут отличаться особенностями поведения.

#### *Взаимоотношения между популяциями*

Вид представляет целостное (единое) образование, и его отдельные популяции связаны между собой при помощи перемещений, кочевок, расселения.

Массовые миграции, поддерживая заселенность периферии ареала, способствуют приспособлению вида к новым для него условиям и тем самым – расширению его ареала. Они один из важных механизмов, обеспечивающих сохранение и целостность вида.

## Состав популяций

*Полиморфизм вида.* Каждая популяция, особенно занимающая крупную территорию (подвид, географическая популяция), обычно неоднородна, так как состоит из различных *возрастных групп* (генераций), *сезонных фаз* (у видов с цикломорфозом), *самцов и самок* (у видов с половым размножением) или *форм с различными функциями* (у общественных насекомых). Она может включать сезонные фазы (с цикломорфозом) или фазы, зависящие от плотности популяции (у стадных саранчовых) и наконец, состоять из биологических рас, различающихся характером питания, размножения и другими особенностями. Некоторые из этих групп могут переходить друг в друга.

**Биологическими расами** называют группы особей одного вида, отличающиеся характером питания, занимающих разные пищевые ниши или живущих совместно, но размножающихся отдельно (по срокам).

Возникновение биологических рас путем расхождения групп особей в разные экологические ниши – один из путей дивергенции видов и видообразования.

**Генерации** – возрастные популяции, у некоторых видов существуют отдельно (проходные рыбы моноциклические).

**Половые группы** – самцы и самки часто отличаются несходной экологией (особенности питания у клещей, комаров). Общественные насекомые также обладают различиями в составе семьи (рабочие пчелы, трутни, матки).

## **Образ жизни и потребность в территории**

Особь либо живут изолированно и ведут одиночный образ жизни, либо объединяются в стада, стаи, колонии и т. д. и ведут групповой образ жизни. Объединение или рассредоточивание определяется потребностями животных и их отношением друг к другу. Для удовлетворения потребностей необходима территория. В ходе эволюции выработались потребности в определенных размерах территории. На это влияют сезонные изменения образа жизни и организация населения, сезонные или иные перемены сопровождаются изменениями внутривидовой организации. Одиночный образ жизни в сезон размножения заменяется групповым в осенне-зимний период (волки и др.). Выводки птиц образуют стаи. Групповой образ жизни в это время имеет ряд преимуществ, связанных с защитой от неблагоприятных температурных влияний и поисками корма. К зиме собираются в группы клопы-черепашки, божьи коровки и др. насекомые, многие виды рыб, амфибий и рептилий. Мелкие млекопитающие также образуют зимовочные скопления.

## **Особенности внутривидовых отношений**

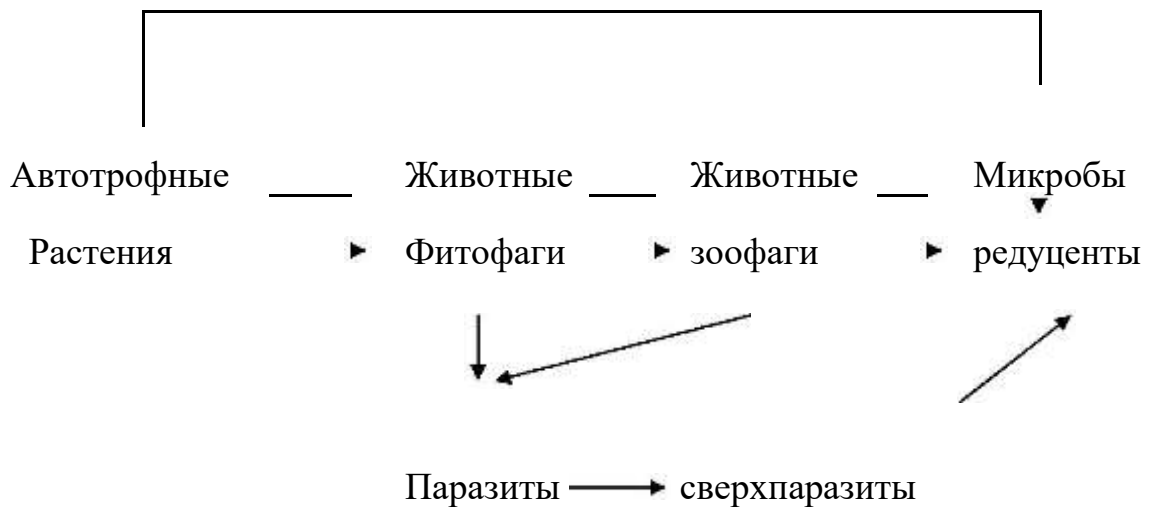
Организация (структура) вида служит особым групповым приспособлением, обеспечивающим размножение популяций, рост численности, удержания занятого видом пространства и расселения в еще незаселенные участки. У многих видов часты случаи агрессии, иногда особи одного вида убивают и пожирают друг друга (каннибализм). Это явление широко распространено у рыб, рептилий и многих других животных. Многие виды вынуждены вести постоянную, активную борьбу за убежища, гнездовые участки (птицы, рептилии, беспозвоночные и т.д.).

# XI. Основные типы биотических отношений между существующими организмами

## Основные формы межвидовых отношений

Популяции разных видов растений, микроорганизмов и животных образуют естественные сообщества, возникшие на базе биологического круговорота веществ. Основная форма связи – отношение пищи и ее потребителей. Они образовались в виде цепей питания.

Основные звенья:



При этом используются не только сами организмы (их тела), но и продукты их метаболизма, выделяемые при дыхании и экскреции.

Помимо пищевых связей, возникают пространственные отношения. На базе пищевых и пространственных связей между видами возникают 3 основных типа отношений: симбиоз, антибиоз, нейтрализм.

**Симбиозом** в широком смысле слова называют все случаи пространственного тесного сожительства, в ходе которого хотя бы один из них извлекает пользу. Симбиоз принимает разные формы. Пища и потребитель (растения и животные - фитофаги, хищничество и паразитизм). Иногда не только существование потребителя зависит от запасов пищи, но и возникает обратная связь (устойчивое существование луговой и степной растительности зависит от состава животных: насекомых, копытных, грызунов и т. д.).

Пищевые отношения иногда приобретают характер нахлебничества, или **комменсализма** (эпифиты, комменсалы, стервятники, копрофаги).

Обоюдно полезное сожительство (**мутуализм**) может быть очень тесным, когда симбионты образуют системы с общим обменом веществ, при котором одни виды используют метаболиты других (лишайники, микроорганизмы ризосферы и высшие растения, клеточные зоохлореллы и зооксантеллы, кишечная микрофлора и микрофауна высших животных и многое другое), или менее тесными (растения и опылители, распространители семян и спор, «фермы» тлей у муравьев, раки-отшельники и актинии и др.).

Пространственный симбиоз принимает формы квартирантства: обитание одного вида в убежищах другого вида (*эпойкия*) или внутри тела (*энтойкия*).

**Антибиоз** – антагонистические отношения, ограничивающие или исключаящие сосуществование видов, широко известен среди микроорганизмов (грибов и бактерий) с выделением антибиотиков. Другая форма антибиоза – конкуренция.

**Нейтрализм** – возникает когда не образуются пространствен-ные или пищевые отношения.

Все эти разделения относительно. Так как в биоценозах суще-ствует огромное множество вариаций межвидовых взаимоотноше-ний, некоторые из них получили свое название и имеют определен-ный экологический термин, но многообразие видов столь велико, что иногда бывает затруднительно определить рамки соответствия тому или иному термину.

Схематически охарактеризовать эти взаимоотношения по ха-рактеру влияния видов друг на друга можно следующим образом:

1. 0 0 Нейтрализм
2. - - Конкуренция через непосредственное взаимодействие
3. - - Конкуренция из-за ресурсов
4. – 0 Аменсализм (антибиоз)
5. + - Паразитизм
6. + - Хищничество
7. + 0 Комменсализм
8. ++ Протокооперация (не обязательная)
9. ++ Мутуализм (обязательная протокооперация)

Большинство терминов и их определения достаточно понятны, но существуют и такие, которые вызывают споры в научных кругах. В частности это определение паразитизма!

На наш взгляд, мы предлагаем наиболее емкое его определение, существующее к настоящему времени: **паразитизм** - форма сожи-тельства двух разных организмов , имеющая антагонистический ха-рактер, при которой один из них (паразит) в той или иной степени возлагает на другого (хозяина) задачу регуляции своих взаимоот-ношений с внешней средой, вступая с ним в метаболическое взаи-модействие и используя его при этом в

большинстве случаев в качестве среды обитания или источника пищи.

Мы не останавливаемся на детальном рассмотрении этого явления, так как в дальнейшем обучении у студентов будет специальный предмет, посвященный изучению всех нюансов данной дисциплины.

## **Значение растений в жизни животных**

Растения – пища растительноядных животных. От нее зависят географическое распространение, распределение по местам обитания и численность.

В отдельных ярусах создаются особые микроклиматы. Растительность обеспечивает убежища и укрытия, хищникам затрудняет или облегчает охоту, является субстратом для откладки яиц (у водных животных).

Монофаги встречаются только там, где есть кормовое растение, но ареал их обитания, как правило, бывает меньше границ распространения растения, так как помимо корма влияние оказывает весь комплекс факторов.

Чаще область обитания животных совпадает с определенным комплексом растений (таежные, широколиственные леса и т.д.).

Урожайность кормовых растений напрямую влияет на численность популяции животных. В свою очередь существует и обратная связь.

## **Роль животных в жизни и эволюции растений**

Как эволюция, так и современное существование растений, тесно связано с деятельностью животных. В ходе эволюции у растений

образовались различные защитные приспособления (морфологические, физиологические), механическая защита (кожистые листья, волоски, щетинки, твердая кора, шипы, колючки, клейкие выделения и др.). В соках растений и плодов образуются горькие и ядовитые вещества (эфирные масла, глюкозиды, алкалоиды). Важное значение имеют защитные свойства (иммунитет) против проникновения вредителей и паразитов. Эти свойства ослабляются в неблагоприятных условиях. Известны группы «вторичных вредителей», которые нападают на ослабленные растения, деревья.

Основная защита от повреждений – способность восстанавливаться, (вегетативное размножение).

Помимо отрицательного влияния, многие животные способствуют размножению (опыление) и расселению (распространение семян, спор) растений. Основные опылители – насекомые, меньшее значение имеют птицы и млекопитающие. Известны случаи коадаптации растений только к определенным опылителям.

По способности к опылению среди насекомых различают:

**Дистропные** – неспособные к опылению, разрушают тычинки, пестики (личинки жуков, муравьи).

**Аллотропные** – обладающие жующими, лижущими ротовыми аппаратами – плохо приспособлены к опылению (жуки, клопы, мухи, прямокрылые).

**Гемитропные** – лижущий, лижущесосущий ротовой аппарат, густое опушение.

**Евтропные** – опушенные с длинным хоботком (хорошие опылители).

Распространение семян и спор растений животными получило название **зоохория**. При этом различают эктозоохорию – на поверхности тела и эндозоохорию – через пищеварительный тракт.



Активная зоохория часто происходит в тот момент, когда птицы, звери запасают корма.

*Роль животных в жизни растительных сообществ (фитоцено-зов)* заключается в избирательном уничтожении, изменении их видового соотношения в сообществе, помимо этого, как опосредован-

ное действие можно рассматривать истребление вредителей, влияние на почву (рыхление, уплотнение, удобрение, изменение структуры, гидрохимического режима).

Так, прекращение выпаса приводит к гибели дерновидных злаков, на их месте вырастают сорняки. Но перевыпас, вытравливание также губительны. Сходные явления зачастую наблюдаются на полынных, пустынных пастбищах.

Таким образом, в понятия «степь, пустыня, тундра, луг» необходимо включать не только растительность, но и животное население. То же справедливо и для лесных сообществ.

В основе пространственной связи между растениями и животными помимо использования растений в качестве корма, лежит и использование их как средств защиты от врагов и непогоды, среды обитания или субстрата, убежищ для размножения и как образователей благоприятного микроклимата.

## **Хищники и их жертвы**

Одной из наиболее интересных форм сосуществования, имеющей кардинальное влияние на морфологию и поведенческие реакции организмов, является схема хищник - жертва. Отношения плотоядных животных и их жертв также тесны и обоюдны, как и связи растительных животных с растениями. Они выражаются во взаимной приспособленности строения, поведения и образа жизни, а также лежат в основе физиологических особенностей и различий.

Пищеварительный тракт плотоядных, особенно кишечник, короче, чем у растительноядных видов, а химизм пищеварительных соков отличается обилием ферментов, связанных с перевариванием животных белков, а у некоторых видов птиц даже костей.

У хищников высоко развита центральная нервная система, у них более совершенные органы чувств и сложнее нервная деятельность, обычно они более подвижны.

С особенностями питания и динамикой кормовой базы тесно связано размножение хищников и их плодовитость. Так у видов хищных птиц, запасы пищи которых мало изменяются в различные годы, число яиц в кладке мало колеблется, а у видов, живущих за счет изменчивых запасов пищи (саранчовых, мелких грызунов и т.д.) помимо достаточно высокого колебания наблюдается прекращение размножения в бескормицу. В отсутствие или при малочисленности корма не размножаются и насекомоядные птицы, то же известно и у млекопитающих.

## **Значение отношений хищников и добычи в динамике их населения**

На этой зависимости (численность хищников и их жертв) основаны некоторые приемы промысловой разведки рыб, учета грызунов, по размещению легко заметных рыбоядных или хищных птиц.

Отчетлива эта зависимость и во времени, но пик численности охотников, как правило, идет позднее, что объясняется временем, необходимым на период развития.

В разных зонах влияние хищников на численность жертв не одинаково; оно зависит от соотношения их популяций. Хищники истребляют то преимущественно самцов, то самок, то молодняк или наоборот взрослых особей. Это влияет на возрастной и половой состав популяции преследуемых видов. Иногда избирательное истребление хищниками приводит к изменению интенсивности размножения или даже к прекращению. Роль хищников в динамике

популяций разных видов зависит и от особенностей поведения жертв (подвижности, активности). Иногда хищники ограничивают возможности использования благоприятных мест обитания. Особенно убедительно значение хищников выступает при завозе «чужеземных» видов. Так, утки на Ямайке истреблены мангустами, а енотовидные собаки в наших лесах сокращают численность тетеревиных. Кроме того, действуя на один вид, хищники изменяют межвидовые взаимоотношения жертв с другими обитателями биоценоза.

Иногда хищники могут выступать в роли санитаров (уничтожая больных животных), но часто они являются переносчиками различных заболеваний.

Некоторые мирные виды извлекают выгоду от соседства с хищником. Так, мелкие птицы выют свои гнезда в гнездах орлов и находятся под их покровительством, а некоторые сурки еще и получают удобрения для сочных кормов вблизи гнезда.

## **Возникновение и эволюция симбиотических и антибиотических отношений**

Симбиоз и антибиоз - естественный результат межвидовых взаимоотношений, в первом случае возник на почве совместного обитания и тесных пищевых и пространственных связей. Во втором случае - результат конкуренции за пищу и пространство, приводящий к все более пространственному разобщению или экологической изоляции разных видов.

Предполагается, что паразитизм как одно из явлений симбиоза возник тремя путями:

1. Квартирантство, затем переход на тело хозяина и далее в его организм.
2. Паразитический путь через хищничество.
3. Через случайное проникновение «будущего» паразита в организм хозяина (где он может существовать хотя бы временно).