

591.5

K-17

Н. И. КАЛАБУХОВ

# СПЯЧКА ЖИВОТНЫХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО  
ХАРЬКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

Н. И. КАЛАБУХОВ

591.5

K-17

2012

КАТАЛОГІЗОВАНО

# СПЯЧКА ЖИВОТНЫХ

ИЗДАНИЕ 3-е, ДОПОЛНЕННОЕ

21606

1998

ИЗДАТЕЛЬСТВО  
ХАРЬКОВСКОГО ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ  
ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА ИМ. А. М. ГОРЬКОГО  
Харьков 1956

ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ  
АН УРСР  
БІБЛІОТЕКА



Ответственный редактор  
доцент *В. И. Махинько.*

Памяти  
Александра Васильевича  
Нагорного,  
замечательного ученого  
и отзывчивого человека,—  
эту книгу посвящает автор



Тарбаган в спячке. Рентгенограмма Л. И. Лешковича.

## ИЗ ПРЕДИСЛОВИЯ К ПЕРВОМУ ИЗДАНИЮ

Автор этих страниц в течение ряда лет изучал явления спячки и анабиоза у различных животных и теперь он делает попытку изложить данные, имеющиеся в настоящее время по этому интересному вопросу. Подготовка данной работы казалась особенно целесообразным потому, что сводки по вопросу о спячке в виде отдельной книги на русском языке никогда не появлялось. Единственная, напечатанная в 1891 г. отдельной брошюрой, диссертация Г. Г. Скориченко была специально научной работой по вопросу об обмене веществ у одной группы животных (млекопитающих) в зимней спячке. Лишь в научно-популярных журналах появлялись периодически небольшие сводки по зимней спячке, охватывающие лишь основные факты. Так, например, в 1897 г. напечатал статью «О спячке у животных» Н. А. Холодковский (см. список литературы), которая затем была переиздана в 1923 г. в сборнике «Биологические очерки». В том же году в журнале «Естествознание и география» была помещена статья Н. М. Кулагина «Зимняя спячка животных». В 1919 г. в журнале «В мастерской природы» появилась небольшая статья на эту же тему П. Ю. Шмидта. В своей книге «Сезонные явления в природе» целую главу о спячке написал И. И. Полянский (1925). Но все эти статьи освещали условия и явления спячки крайне сжато и, кроме того, останавливались обычно лишь на спячке млекопитающих.

Таким образом, вопрос, привлекавший внимание целого ряда исследователей, до сих пор не освещен подробно в научно-популярной литературе. Отсутствие сводки такого рода позволяет надеяться, что предпринятая попытка ознакомить широкие круги читателей с явлением спячки животных не будет бесполезной.

15/V 1936.

## ИЗ ПРЕДИСЛОВИЯ КО ВТОРОМУ ИЗДАНИЮ

Прошло десять лет с тех пор, как было подготовлено к печати первое издание этой книги. За истекший период проблема оцепенения у животных изучалась довольно интенсивно и на самых различных объектах. Поэтому настоящее издание содержит не только

дополнительный фактический материал по уже освещенным вопросам, но и раскрывает некоторые недостаточно исследованные ранее стороны этого явления. Таковы, например, доказанная в течение истекшей декады возможность переживания организма в «остекленном» — «витрифицированном» состоянии при быстром охлаждении до  $-150^{\circ}$ ,  $-190^{\circ}$ , данные о важной роли влажности среды для исхода зимовки насекомых, материалы о значении жировых резервов и запасов углеводов для переживания в оцепенении некоторых насекомых и млекопитающих, о наличии в пределах вида у некоторых насекомых групп особей, для которых условия подготовки к зиме могут определять или впадение в спячку или миграции, о роли понижения атмосферного давления как фактора, вызывающего спячку у млекопитающих, и т. д. Весь этот разнообразный материал потребовал значительных дополнений к первоначальному тексту книги, и так как объем ее несколько меньше, чем в первом издании, автору пришлось сократить часть прежнего текста. Чтобы желающие ознакомиться с проблемой во всем объеме могли учесть эти сокращения и прочесть их в первом издании, перед каждым таким местом мы ставили в скобках: (1-е изд., стр...).

10/II 1946

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Новое издание этой книги появляется спустя двадцать лет после выхода в свет первого и десять после второго издания. Необходимость переиздания определяется как сравнительной малодоступностью книги для широких кругов читателей — биологов, медиков, агрономов, преподавателей средней школы и высших учебных заведений и учащихся, так и теми существенными изменениями, которые вносят в проблему периодического оцепенения животных достижения советской биологии за последнее десятилетие.

Именно в эти годы торжества мичуринского направления в биологии были опровергнуты «теории» спячки, трактовавшие о независимости циклических явлений в организме животных от влияния внешней среды. Важнейшее значение для успешного познания явлений периодического оцепенения имело применение к этой области учения И. П. Павлова, выразившееся в выяснении значения многих внешних условий как сигналов о наступлении неблагоприятных и благоприятных изменений в окружающей организм среде (см. Быков, 1950, Быков и Слоним, 1949, Бирюков, 1948, Калабухов, 1948, 1951).

Наконец, практические задачи, возникшие перед советскими людьми при осуществлении мероприятий по преобразованию природы нашей страны, потребовали выяснения особенностей образа жизни некоторых массовых видов полезных и вредных животных, впадающих на долгий срок в спячку. Очевидно, что успешная охрана и разведение полезных видов, как и борьба с вредителями, всецело зависят от глубокого познания этих периодических изменений их жизнедеятельности.

Приведем два примера. Так, правильная организация рыбозаведения в искусственных водоемах должна быть обоснована знанием особенностей, определяющих зимостойкость промысловых видов рыб и «форм существования» одного и того же вида (см. данные для карпа и «дикого» сазана — Кирпичников и Берг, 1952, Бризина и Кирпичников, 1952, или для акклиматизированных в Подмоскovie амурских рыб — Строганов и Веригин, 1954).

Недавно было установлено, что успешность борьбы с малым сусликом посредством овса, отравленного фосфидом цинка, в степ-



ных и полупустынных районах нашей страны всецело зависит от эколого-физиологических особенностей этих грызунов в различные периоды летнего цикла их жизни, определяемые временем выхода сусликов из спячки весной и залегания в оцепенение в конце лета (см. Калабухов, Калиман, Михеева, Мумрий, Свистельникова, Миронов, Коннова, Бородина, и Павлов, 1950, Калабухов, Бочарников, Коннова, Климченко, Миронов, Ладыгина, Михайлов, Мовчан, Тимофеев, Савельева и Эпштейн, 1953, Мокеева, 1955).

Все указанные причины побудили автора, значительно дополнив и переработав эту книгу, в третий раз представить ее вниманию читателей.

Выход в свет этой книги год спустя после того, как Харьковский государственный университет имени А. М. Горького отметил 150-летие своего существования, позволяет подчеркнуть, что в стенах этого университета были выполнены некоторые исследования, осветившие проблему периодического оцепенения животных, вызываемого воздействием внешней среды.

Профессор А. М. Никольский первый описал летнюю спячку степных черепах в Средней Азии, установив, что причиной оцепенения служит высыхание растительной пищи этих пресмыкающихся. В своей книге «География животных» (1909) он подробно рассмотрел влияние внешних условий на сезонные изменения в жизни животных, в частности, на впадение в спячку.

Профессор А. В. Нагорный (1922), проводя интересные эксперименты по изучению влияния потери влаги на различных животных, впервые применил для этой цели совершенную физиологическую методику и благодаря этому вскрыл существенные особенности процесса оцепенения животных при высыхании.

Профессор В. Н. Никитин (1933) опубликовал единственную сводку по проблеме анабиоза на украинском языке. Доцент М. И. Божко (1936, 1939) изучала видовой состав, распространение и образ жизни замечательной группы беспозвоночных животных — тихоходок (*Tardigrada*), впадающих в глубокое оцепенение при высыхании мхов и лишайников, в которых они живут.

Профессор Е. И. Лукин (1929, 1936) изучал явление переживания различных беспозвоночных в высыхающих летом водоемах поймы Дона. Эти исследования были завершены доцентами А. А. Масловским (1950) и Г. Л. Шкорбатовым (1950а). Последний провел экспериментальное изучение явлений высыхания у пресноводных моллюсков (Шкорбатов, 1950б, 1951, 1953), а В. М. Эпштейн (1954) — у пиявок.

Г. И. Чуева (1950) изучила влияние условий зимовки в защитных полосах на вредителя зерновых культур — клопа-чердашку (*Eurygaster integriceps* Put.).

Наконец, ряд дополнений, внесенных в это издание, явился следствием дружной работы коллектива кафедры экспериментальной экологии Харьковского государственного университета имени

А. М. Горького, который автор возглавлял в течение пятилетия (1947 — 1951). Сотрудники кафедры и связанного с нею отдела экологии Института биологии М. А. Бескровный (1952) и Н. М. Ладыгина (1952), а также проходившие специализацию при кафедре студенты: А. А. Благоверова, И. А. Бененсон, Г. Т. Герасименко (1950), А. В. Дмитренко (1948), Л. С. Иванова, М. С. Медведева (1950), В. М. Михайлов (1955), О. Т. Мовчан (1953), В. В. Сивков и М. Г. Фридман — как при выполнении дипломных работ, так и в период последующей самостоятельной работы выполнили ряд интересных исследований по спячке и терморегуляции у млекопитающих, результаты которых приведены в этой книге.

Автор также был руководителем опытов Н. Ф. Лабунец (1950) по анабиозу при высушивании тихоходок, осветивших одну из сторон явлений оцепенения при высушивании. Наконец, работая на кафедре экспериментальной экологии, а затем в отделе экологии, В. Г. Шахбазов (1950, 1952, 1953) изучал явления диапаузы у различных видов шелкопрядов.

При выполнении этих исследований мы неизменно встречали самое дружеское отношение и поддержку со стороны директора Научно-исследовательского биологического института и заведующего кафедрой физиологии биологического факультета Харьковского государственного университета заслуженного деятеля науки члена-корреспондента Академии наук УССР доктора биологических наук профессора Александра Васильевича Нагорного, | светлой памяти которого посвящается эта книга.

Попрыгунья-стрекоза  
Лето красное пропела,  
Оглянуться не успела,  
Как зима катит в глаза.

*И. А. Крылов.*

Сезонные изменения климата и происходящие в связи с ними перемены в составе и количестве растительности резко влияют на животных. Во время зимы и в периоды летней засухи опромное большинство видов животных защищается тем или иным способом от непосредственного действия неблагоприятных климатических условий или от вызванного ими отсутствия корма или влаги.

Некоторые виды животных встречают этот трудный период активной подготовкой. Одни из них, как, например, пчелы и многие виды прыгунов, запасают на зиму корм. Другие строят себе зимние жилища — глубокие норы и теплые гнезда. Многие виды приобретают к этому времени новые физиологические свойства, защищающие их от неблагоприятных условий. Так, например, у многих млекопитающих осенью появляется густой и длинный «зимний» мех, который к лету выпадает и заменяется коротким и редким «летним». Такую же роль тепловой изоляции играет образующийся к осени у многих животных подкожный слой жира, служащий, кроме того, энергетическим резервом. В этот же период у теплокровных животных — птиц и млекопитающих изменяется интенсивность обмена веществ и теплообразования в организме, способствуя поддержанию температуры тела на постоянном уровне даже при резком охлаждении.

В последние годы советскими биологами (Ольнянская и Слоним, 1947, Калабухов, 1951, 1953, Калабухов, Ладыгина и Майзелис, 1951, Ладыгина, 1952, Слоним, 1952, Волчанецкая, 1953, Калабухов и Пряхин, 1954) подробно изучены сезонные изменения терморегуляции у млекопитающих. На этих явлениях приспособления обмена веществ и теплообразования к изменениям внешних условий мы остановимся в конце книги, обсуждая вопрос о путях возникновения спячки у животных.

Сезонные изменения интенсивности обмена веществ и теплооб-

разования наряду с изменениями структуры пухового покрова и жировых отложений происходят также в организме птиц — класса позвоночных животных, обладающего наиболее совершенной терморегуляцией (Слоним, 1937, 1952, Коштоянц, 1940).

Многие другие животные меняют места своего обитания. Некоторые из них, находя благоприятные для жизни условия вблизи от своих прежних жилищ, передвигаются на сравнительно небольшие расстояния. Так, например, осенью уходят на глубину нескольких десятков сантиметров в непромерзающую зону почвы многие беспозвоночные (дождевые черви, личинки насекомых). Туда же идут вслед за ними хищные насекомые и кроты. Точно так же в период летней засухи спускаются в ложбинки и низины беспозвоночные и грызуны. Другие виды перекочевывают на более значительные расстояния, иногда на десятки и сотни километров. Так, кочуют осенью в долины горные животные — дикие бараны, козы и антилопы, весной уходящие снова наверх. Так, странствуют в поисках корма северные олени и лоси, белка и некоторые виды птиц. Наконец, многие виды регулярно совершают эти передвижения на расстояния до нескольких тысяч километров (перелеты птиц).

### Спячка животных

Своеобразным и интересным приспособлением для переживания в неблагоприятных условиях является состояние оцепенения — спячка, наблюдающаяся у многих видов животных.

В северных и умеренных широтах с наступлением зимних холодов беспозвоночные, рыбы, земноводные, пресмыкающиеся и некоторые виды млекопитающих впадают в состояние оцепенения. В норах, под корой деревьев, во мху, в земле и в других убежищах проводят они в этом состоянии иногда по несколько месяцев. Столь же регулярно впадают в состояние оцепенения некоторые виды животных в периоды летней засухи.

В наших широтах это явление обычно наблюдается лишь у немногих видов; в тропических странах в «летнюю» спячку впадает значительно больше животных, в том числе даже некоторые рыбы, оцепеневающие в иле на дне высыхающих прудов и речек.

В этом состоянии сведены к минимуму все процессы, происходящие в организме животных. Находясь в глубоком оцепенении, они, естественно, не могут принимать пищи, и их жизнь поддерживается лишь за счет запасов питательных веществ, накопленных в организме перед спячкой в виде жира и других резервов. Возможность существования животных в спячке без пищи в течение длительного периода (иногда до 6—8 месяцев) является одной из удивительных сторон этого явления. Не менее интересны другие особенности животных, впадающих в спячку. В состоянии оцепенения они переносят неблагоприятные условия, которые вызывают у других животных смерть. Так, например, млекопитающие, впада-



ющие в спячку, переносят охлаждение их тела до температуры в  $-5^{\circ}$ ,  $-7^{\circ}$ , в то время как виды, не впадающие в спячку, обычно умирают при охлаждении их тела на несколько градусов ниже нормальной. Еще более стойки к низкой температуре насекомые и другие беспозвоночные.

В состоянии оцепенения животные могут переносить без вреда для организма недостаток кислорода, действие многих ядов, заражение смертельными болезнями и т. д.

Это регулярное впадение в состояние спячки и все связанные с ним особенности накладывают также отпечаток на особенности животных в активный период их жизни. Ограниченный срок размножения, роста и развития молодых животных, сравнительная привязанность к местам обитания, ряд других экологических моментов характеризуют животных, впадающих в спячку. Все это привлекало и привлекает внимание исследователей к этому вопросу.

### Распространение спячки среди животных

Простейшие (одноклеточные) животные впадают в оцепенение при высыхании водоемов и почвы, в которых они живут. При этом вокруг организма образуется оболочка, представляющая собой уплотненный наружный слой протоплазмы и называемая цистой. При понижении температуры воды или при образовании льда инфузории, амёбы и другие простейшие также впадают в оцепенение, оставаясь в иле или в капельках незамерзшей воды внутри льда. Моллюски (улитки и слизни), ракообразные, паукообразные и насекомые впадают во время зимы в состояние глубокого оцепенения.

Беспозвоночные впадают в оцепенение и летом.

Так, например, проведенные в 1947—1950 гг. кафедрой гидробиологии и ихтиологии Харьковского государственного университета исследования показали, что при высыхании временных водоемов, образующихся весной при разливе рек и таянии снега, в их грунте до следующего заполнения водой переживают в состоянии оцепенения не только микроскопические животные — тихоходки, черви-коловратки, яйца некоторых видов рачков, но и водные брюхоногие моллюски (Масловский, 1950, Шкорбатов, 1950а, 1950б, 1953). Точно так же периодически подсыхают и оживают снова живущие на выступах скал на берегу моря и покрытые сверху плотно закрывающейся оболочкой рачки — морские жолуди.

Из позвоночных животных в состояние зимней спячки в наших широтах впадают все земноводные (лягушки, жабы и тритоны) и пресмыкающиеся (ящерицы, змеи, черепахи). Из рыб в состоянии зимнего оцепенения впадают не все виды; но для многих из них с несомненностью установлен факт впадения в спячку при наступлении холодов. Так, зарываются в ил на дне водоемов карпы, лини, караси, камбалы, сомы, вьюны и осетровые рыбы.

Наконец, как мы указали выше, некоторые виды рыб тропических и экваториальных стран обладают способностью впадать при наступлении засухи в «летнюю» спячку. В «летнюю» спячку впадают при пересыхании водоемов также крокодилы в Африке и Южной Америке и степные черепахи в Средней Азии и на Кавказе.

Из млекопитающих в Европе, Азии и Северной Америке впадают в зимнюю спячку почти все виды летучих мышей, ежи и многие грызуны — сони, тушканчики, хомяки, бурундуки, суслики и сурки. Из хищных млекопитающих зимнее оцепенение наблюдается у барсука, уссурийской енотовидной собаки и у бурого медведя.

В «летнюю» спячку впадают лишь немногие виды млекопитающих. В период засухи впадают в спячку некоторые виды сусликов, а на островах восточного побережья Африки — насекомоядные танреки, похожие на наших ежей.

Чтобы иллюстрировать количественными примерами широкое распространение явления спячки среди животных, приведем цифры, характеризующие число видов животных, впадающих в оцепенение зимой, по отношению к числу, остающихся в активном состоянии. Об обилии впадающих в спячку видов насекомых можно судить по данным одного зимнего обследования, проведенного в феврале, в окрестностях Вроцлава (Польша). Здесь, на берегу реки, под камнями и бревнами было собрано в состоянии спячки 924 экземпляра насекомых, относившихся к 110 различным видам.

Из них было:

|                                             |          |
|---------------------------------------------|----------|
| 105 видов жуков . . . . .                   | 918 экз. |
| 4 вида травяных клопов . . . . .            | 5 „      |
| 1 вид перепончатокрылых (муравей) . . . . . | 1 „      |

При этом необходимо отметить, что собирались лишь насекомые, зимовавшие во взрослом состоянии (имаго); учет видов, зимующих в виде яиц, личинок и куколок, не производился.

Явление зимней спячки широко распространено не только среди насекомых и других беспозвоночных. Многие позвоночные с наступлением холодов также впадают в состояние оцепенения. Для примера сравним соотношение числа видов, впадающих в зимнюю спячку и остающихся активными, среди наземных позвоночных на территории одного из краев умеренной полосы СССР. По Горбачеву, в Орловской области встречается 315 видов наземных позвоночных:

|                          |     |
|--------------------------|-----|
| Земноводных . . . . .    | 11  |
| Пресмыкающихся . . . . . | 6   |
| Птиц . . . . .           | 242 |
| Млекопитающих . . . . .  | 56  |

Этот список уменьшится, если исключить из него редкие, случайно отмеченные виды залетных птиц или млекопитающих, встречавшихся ранее, но отсутствующих в настоящее время (выхухоль,



хорек, перевязка, летяга). Учтя эти изменения, посмотрим, какова судьба этих видов в зимний период<sup>1</sup> (табл. 1).

Таблица 1

| Классы животных          | Ч и с л о в и д о в                          |                                            |                    |
|--------------------------|----------------------------------------------|--------------------------------------------|--------------------|
|                          | остающихся<br>активными<br>в течение<br>зимы | впадающих<br>в спячку<br>или зимний<br>сон | улетающих<br>на юг |
| Земноводные . . . . .    | —                                            | 11                                         | —                  |
| Пресмыкающиеся . . . . . | —                                            | 6                                          | —                  |
| Птицы . . . . .          | 34                                           | —                                          | 190                |
| Млекопитающие . . . . .  | 33                                           | 19                                         | —                  |
|                          | 67                                           | 36                                         | 190                |

Таким образом, из 103 видов наземных позвоночных, встречающихся зимой в пределах Орловской обл., в спячку впадают 36, или 34,9%. Если мы учтем все виды животных, впадающих в зимнюю спячку как на суше, так и в водоемах, — насекомых, ракообразных, паукообразных, моллюсков, рыб, земноводных, пресмыкающихся и млекопитающих, то получим перевес числа видов, впадающих в спячку зимой, над активными в несколько десятков раз, так как число видов одних беспозвоночных в средней части СССР достигает нескольких тысяч.

Если же принять во внимание, что виды беспозвоночных, рыб, земноводных встречаются в значительно большем числе, чем относительно немногочисленные виды млекопитающих и птиц, проводящих зиму в активном состоянии, то можно с уверенностью сказать, что в наших широтах численность всех животных, находящихся зимой в оцепенении, во много раз превышает число остающихся в бодрствующем состоянии.

В «летнюю» спячку в умеренных и южных районах нашего Союза впадает значительно меньше животных. Но все же высыхание наземной растительности и мелких водоемов в летний период сопровождается впадением в оцепенение целого ряда видов, начиная с микроскопических коловраток и тихоходок и кончая мелкими млекопитающими. Так, например, впадают в летнюю спячку в степях и полупустынях Юго-Востока и Средней Азии степные черепахи и некоторые виды грызунов, в частности суслики. В тропических странах, в Экваториальной и Южной Африке, в Южной и Центральной Америке, в Индии и Австралии, в период летней засухи регулярно впадают в оцепенение уже десятки видов беспозвоночных и позвоночных.

<sup>1</sup> Список зимующих птиц по данным Горбачева был составлен Н. А. Гладковым, которому автор выражает свою признательность.

Естественно, что при таком широком распространении явления спячки она наблюдается и у многих видов, имеющих практическое значение. Впадает в спячку ряд вредителей сельскохозяйственных культур: насекомые и некоторые виды грызунов. Из животных, играющих в жизни человека важную роль передатчиков заразных болезней, впадают в зимнее оцепенение малярийные комары, клещи — переносчики туляремии, возвратного тифа и энцефалита и хранители и переносчики чумы — грызуны (сурки и суслики) и блохи. Из полезных для человека животных в спячку впадают насекомые, паразитирующие на вредителях сельского хозяйства (осы), и насекомые-хищники (жуки — божьи коровки и жужелицы), летучие мыши и ежи, также истребляющие насекомых, и некоторые виды пушных зверей — сурки, барсуки. Вследствие этого биологические особенности животных, впадающих в спячку, — время появления их и продолжительность пребывания в активном состоянии, ограниченность периода размножения, величина смертности в период активной жизни и спячки, привязанность к месту обитания и многие другие моменты — определяют также сроки и размер вредной и полезной деятельности. Так, например, для многих видов насекомых-вредителей было установлено, что условия зимовки влияют на их смертность в период спячки и на подготовку к размножению летом. В годы после мягкой и благоприятной для спячки зимы они появлялись часто в огромном количестве и приносили большой вред, в то время как после сильных морозов и других неблагоприятных для зимовки явлений встречались сравнительно редко.

Влияют условия зимовки и на численность некоторых грызунов. В связи с условиями зимней спячки часто меняется также численность некоторых полезных животных — например, насекомых-хищников или паразитирующих на вредителях. От сроков пробуждения и размножения некоторых грызунов зависит время заболевания людей чумой, а длительность периода активности комаров, москитов и клещей определяет время распространения ими инфекционных заболеваний: малярии, желтой лихорадки, лейшманиозов, весенне-летнего и осеннего энцефалита, сыпнотифозных лихорадок, возвратного клещевого тифа и пироплазмозов.

Таким образом, понимание особенностей спячки животных в разных условиях, в частности изучение влияния этих условий на пробуждение и засыпание, на смертность во время спячки и подготовку к процессу размножения, несомненно представляет не только теоретический, но и большой практический интерес.

В следующих главах этой книги мы осветим подробно все поставленные во введении вопросы.

---

21606

Периодические изменения среды, в которой живет животное, обуславливают периодические явления его жизни и все, даже ничтожнейшие обстоятельства этих явлений.

*Н. А. Северцов.* «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии».

Читатель этой книги, ознакомившись с содержанием предыдущей главы, может представить себе обилие видов животных самых различных групп, впадающих зимой или в период летней засухи в состояние оцепенения. В этой главе будут изложены данные о том, где и при каких обстоятельствах протекает спячка различных животных в природе.

## Зимняя спячка

Остановимся прежде всего на условиях зимней спячки. Все виды беспозвоночных животных, не обладающих способностью поддерживать температуру тела на постоянном уровне, проводят зиму в состоянии оцепенения. Но при этом не всегда зимуют взрослые, половозрелые животные: у большого числа видов беспозвоночных взрослые животные, отложив яйца летом или осенью, погибают, и зимуют их яйца, личинки или куколки. Условия зимовки различных стадий развития беспозвоночных неодинаковы, так как физиологические особенности их организма и, в частности, их стойкость к действию низкой температуры весьма различны. Остановимся на условиях зимовки наземных беспозвоночных: насекомых, паукообразных и наземных моллюсков (улиток и слизней).

## Зимняя спячка насекомых

Наиболее хорошо изучены условия зимней спячки в природе насекомых — в особенности тех видов, которые являются вредителями сельскохозяйственных и технических культур или переносят заразные болезни. Некоторые данные собраны также по отношению к наиболее часто встречающимся видам бабочек и жуков. Обзорная табличка о местах зимовки 139 изученных видов насекомых, при-

водимая Ходсоном (1937), говорит о том, что 91 вид относится именно к этим двум отрядам (51 бабочка и 40 жуков).

Ряд видов дневных бабочек проводит зиму в спячке в состоянии взрослого насекомого, появляясь весной в первые же теплые дни. Так перезимовывают самки коричнево-красной крапивницы, черной с широкой белой каймой по краю крыльев траурницы (рис. 1) и светлоричневой репейницы. Прячась с осени обычно под отставшей корой и в дуплах деревьев, эти бабочки иногда залетают также в жилые помещения и другие строения, где и проводят зиму. Оплодотворенные с осени, бабочки этих видов вскоре после пробуждения откладывают яйца и после этого умирают. Хорошо известная всем лимонно-желтая крушинница, или лимонница, также проводит зиму в состоянии оцепенения, причем и в этом случае перезимовывают обычно лишь оплодотворенные самки. Эта бабочка оживает из спячки ранней весной, одним из первых видов.

А. Н. Формозов наблюдал однажды пробуждение из спячки крушинницы во время весенней оттепели. Бабочка лежала на земле, слегка прикрытая несколькими опавшими листьями. Когда солнце согрело ее, она зашевелилась, выпрямилась, подняв крылья, и начала ползать по листьям.

Для многих ярко окрашенных и хорошо заметных видов дневных бабочек хорошо известны сроки их исчезновения осенью и пробуждения весной, для некоторых из них даже установлено, при какой температуре воздуха они появляются весной. Подробные данные по этому вопросу приведены в табл. 2.

Таблица 2

Продолжительность пребывания в спячке и температура воздуха, при которой происходит пробуждение бабочек (по Брунбауэру, 1883)

| Вид бабочки             | Длительность спячки в днях | Температура воздуха, при которой наблюдается пробуждение |
|-------------------------|----------------------------|----------------------------------------------------------|
| Павлиний глаз . . . . . | 166                        | + 5,9°                                                   |
| Многоцветница . . . . . | 190                        | + 8,1°                                                   |
| Траурница . . . . .     | 193                        | + 8,4°                                                   |
| Крапивница . . . . .    | 193                        | + 8,6°                                                   |
| Крушинница . . . . .    |                            | +11,4°                                                   |

Мы видим, что некоторые виды одного и того же рода могут отличаться продолжительностью периода спячки, повидимому, потому, что их пробуждение происходит при разной температуре.

Естественно, что сроки впадения в спячку и температура, при которой происходит пробуждение, меняются в зависимости от

широты места; чем короче период зимы, тем меньше период спячки и тем при более низкой температуре происходит пробуждение. Приводим ряд данных о сроках пробуждения и засыпания павлиньего глаза в пунктах, расположенных в разных климатических поясах (табл. 3).

Таблица 3

Сроки пробуждения и длительность спячки у павлиньего глаза в разных пунктах (по Брунбауэру, 1883)

| Г о р о д         | Страна<br>или область | Про-<br>буждение | Начало<br>спячки | Длитель-<br>ность спячки<br>в днях |
|-------------------|-----------------------|------------------|------------------|------------------------------------|
| Берн . . . . .    | Швейцария             | 1 апреля         | 20 октября       | 162                                |
| Вроцлав . . . . . | Польша                | 1 апреля         | 16 октября       | 166                                |
| Калуга . . . . .  | РСФСР                 | 23 апреля        | 11 октября       | 193                                |
| Москва . . . . .  | РСФСР                 | 23 апреля        | 8 октября        | 197                                |

Перезимовавшие бабочки некоторых видов хорошо отличаются от вышедших из куколок летом более бледной окраской. Особенно ярко выражена эта разница у траурницы (*Vanessa Antiopa*) (см. рис. 1). Цвет крыльев «летних» траурниц—интенсивно черный, ши-



Рис. 1. Крапивница налево, траурница направо.

рокая кайма по краю крыльев окрашена в светложелтый, лимонный цвет. У перезимовавших бабочек окраска крыльев более светлая и цвет каймы почти белый. Это изменение в окраске, повидимому, связано не с действием холода, но объясняется тем, что, прячась на время спячки в щели, под кору деревьев и в прочие убежища, бабочки теряют часть окрашенных чешуек, покрывающих их крылья.

Ряд наблюдений проведен над условиями зимовки ночных бабочек, многие из которых являются вредителями сельскохозяйственных растений. Но так как вести наблюдения над этими видами, мелкими по размерам, окрашенными в темные и серые тона и лета-



ющими ночью, значительно труднее, чем над яркоокрашенными и крупными дневными, точных данных об условиях их зимовки и сроках впадения в оцепенение и пробуждения значительно меньше.

Интересные наблюдения были проведены над условиями зимовки небольшой красивой совки (*Scoliopteryx libatrix*). Эту бабочку нашли в погребе одного из домов, покрытую по всему телу ледяной коркой. Тем не менее, весной она ожила. Саратовский энтомолог Сахаров (1928) 23 марта собрал в подвале под домом 30 экземпляров этих бабочек, находившихся в состоянии спячки. Среди них были и самцы и самки. Бабочки переносили без вреда для себя охлаждение в течение 12 часов до  $-5,75^{\circ}$ ,  $-11,1^{\circ}$ , но погибли при охлаждении до  $-17,35^{\circ}$ . Один из вредителей зеленых насаждений — маленькая тополевая моль в Москве и ее окрестностях зимует, по наблюдениям Румянцева (1934), под корой деревьев и в жилых помещениях. Вышедшие в июле из коконов бабочки этого вида уже с начала августа начинают прятаться на зимовку и к сентябрю все впадают в спячку. В этих убежищах моль проводит в оцепенении всю зиму.

На стволах деревьев моли прячутся в трещинах и углублениях толстой коры. Обследование, произведенное в январе 1932 г., показало, что в условиях Москвы на одном стволе зимует от 2 до 15 экземпляров, причем в некоторых парках и садах (например, Александровский сад у стен Кремля) плотность молей весьма высока — от 11 до 14 экз. на 1 дерево. Пробуждение молей весной происходит, когда температура воздуха в тени достигает  $+13^{\circ}$ ,  $+15^{\circ}$ . В 1932 г. первое их появление было отмечено 6 мая, причем вылет с мест зимовок длился несколько дней подряд.

Далеко не все бабочки проводят зимы во взрослом состоянии. Большое число видов зимует на стадии яйца, личинки или куколки.

Яйца, личинки и куколки бабочек, обычно еще более стойкие к охлаждению, чем взрослые насекомые, зимуют в самых различных условиях. Многие бабочки откладывают яйца прямо на кору веток и стволов деревьев (непарный шелкопряд, шелкопряд-монашенка, зимняя пяденица и многие другие).

Условия спячки бабочек, зимующих на стадии гусеницы в природных условиях, изучены для сравнительно небольшого числа видов. Наблюдения над зимовкой гусениц пшеничной совки велись Сахаровым. Бабочки этого вида откладывают яйца на землю. За осенние месяцы в яйце развивается гусеница, которая хорошо видна через тонкую оболочку яйца. Гусеница остается зимовать в оболочке яйца и лишь весной выходит из него. Таким образом, эта крошечная личинка, длиной не более 1 миллиметра, защищенная от внешнего мира лишь тонкой оболочкой яйца, проводит на поверхности земли под снегом всю зиму. Подростшие гусеницы пшеничной совки, прошедшие одну-две линьки, уже теряют свою холодостойкость. У других бабочек гусеницы зимуют на более поздних стадиях.

Озимая совка — массовый вредитель сельского хозяйства в условиях Юга и Юго-Востока СССР — также зимует на стадии гусеницы. Часть гусениц озимой совки, вполне развившихся до наступления осени, уходит на зимовку в нижние слои почвы на глубину 13,5—18 см, другие же, появившиеся из яиц в более поздние сроки, долго кормятся на растениях на поверхности земли и уходят на зимовку обычно недоразвитыми. Они зимуют в верхних слоях почвы на глубине не более 9 см и обычно гибнут к весне. Естественно, что на сроки залегания в спячку и условия переживания гусениц в глубоких слоях почвы оказывают значительное влияние колебания температуры почвы по сезонам и высота снежного покрова (Сахаров, 1928).

Бабочка златогузка зимует на стадии гусеницы в особых «зимних гнездах», которые она делает на ветвях деревьев и стеблях растений поздней осенью. Эти гнезда, сплетенные из паутины, выделяемой гусеницами, особенно хорошо заметны поздней осенью, когда листья растений опадут или засохнут. В каждом гнезде зимует обычно несколько гусениц, а иногда даже несколько десятков. Точных данных о том, при каких условиях гусеницы златогузки впадают в спячку



Рис. 2. Сосновый шелкопряд—бабочка и гусеница.

и пробуждаются весной, нет, но имеются интересные наблюдения над их активностью при разной температуре в лабораторных условиях. Оказывается, что они поедают корм и двигаются даже при температуре  $+5,0^{\circ}$  и лишь при температуре  $+1,25^{\circ}$  впадают в полное оцепенение.

В своеобразных условиях зимуют гусеницы соснового шелкопряда (рис. 2). Гусеницы этой бабочки приносят большой вред, поедая хвою сосны на молодых и тонких ветках, и тем самым не только нарушают рост и развитие деревьев, но даже вызывают их гибель — при большом числе гусениц. Одна гусеница в среднем уничтожает за период своего существования около 800 игол хвой, и в некоторые годы, когда происходило массовое размножение этого вредителя, погибли тысячи гектаров прекрасного строевого леса.

Выходя из яиц, отложенных бабочками на хвое и коре деревьев в конце лета, гусеницы не успевают развиться полностью в осенний период и с наступлением холодов спускаются по стволам осен на землю и, забираясь под покров мха, устилающий подножие деревьев, и в трещины и углубления верхних слоев почвы, впадают там в спячку. Весной гусеницы пробуждаются, после того как

температура почвы достигнет  $+4^{\circ}$ ,  $+5^{\circ}$ . Они снова поднимаются на деревья и продолжают свое развитие. В условиях Средней Европы гусеницы окукливаются обычно в июне — июле второго лета их жизни, и к осени из коконов уже выходят бабочки, но на севере, где лето сравнительно короткое (Швеция, Финляндия), гусеницы не успевают развиться полностью в течение этого периода и зимуют на этой стадии второй раз.

Многие дневные бабочки также зимуют на стадии гусениц и куколок. Так, например, белая с черными жилками на крыльях

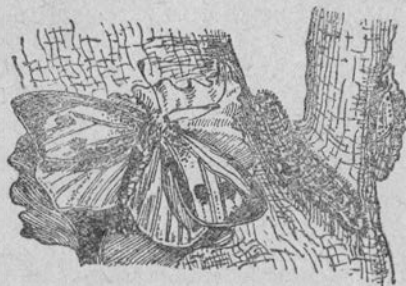


Рис. 3. Капустница, сидящая на листе, её гусеница и куколка — вверху, боярышница — внизу.

боярышница (*Aporia crataegi*) (рис. 3), отложив летом яйца на листья яблони, черемухи, боярышника, сливы и других плодовых деревьев, погибает. Вышедшие из яиц в конце лета гусеницы перед наступлением холодов окутывают лист шелковичными паутинками, выделяемыми ими, и в этом убежище проводят зиму. На одном листе обычно зимует несколько гусениц, иногда даже от 30 до 90 штук.

Перезимовывают в состоянии куколок дневные бабочки других видов. Так, например, у капустницы (*Pieris brassicae*) (рис. 3), обычно дающей 2—3 поколения в течение года, гусеницы последнего поколения окукливаются осенью и зимуют в этом состоянии. Их куколки, беловато-зеленого цвета с черными пятнышками и черточками, прикрепленные к стволам деревьев, стеблям растений и кустарников, забора и стенам строений, перезимовывают таким образом в условиях резкого понижения температуры воздуха, без всякой защиты от холода.

Своеобразны условия зимовки гусениц некоторых видов бабочек семейства мешочниц (*Psychidae*). Эти гусеницы сооружают себе в период питания на растениях чехлики, в которых и проводят всю свою жизнь, в них они и зимуют, окукливаясь только весной. Эти чехлики не служат поэтому специальным убежищем для зимовки, но, очевидно, в известной мере защищают гусениц и куколок от различных врагов и, в частности от птиц, ибо они сооружаются из частей тех же растений, на которых кормится личинка, и обычно незаметны на их фоне.

Так, у бабочки (*Amicta quadrangularis*) гусеницы делают из тонких стебельков кормового растения — саксаульчика Литвиноза чехлики, напоминающие по строению четырехугольный сруб колодца

(откуда и произошло видовое название *quadrangularis*); эти чехлики с трудом можно обнаружить на четырехугольных стеблях растения (см. рис. 4).

В конце зимы 1953—54 гг. автор и Г. Н. Скворцов находили зимующих гусениц этого вида на кустиках саксаула в каменистых пустынях Туркмении, в 70 км на северо-восток от Красноводска<sup>1</sup>.

Из жуков во взрослом состоянии зимует относительно большое число видов, остальные проводят зиму на стадии личинок и куколок. Некоторые жуки проводят зимнюю спячку под камнями и бревнами, лежащими на земле.

Красные с черными точками на надкрыльях «божьи коровки» с осени прячутся под опавшие листья и камни, в мох и под кору деревьев, где в зависимости от широты местности и климатических условий проводят в спячке от 5 до 7 месяцев. Иногда во время оттепелей они появляются из своих убежищ зимой. Так, 5 февраля 1903 г. при температуре  $+0,6^{\circ}$  их наблюдали близ Одессы. Радзиевская (1939) обнаружила массовое скопление «божьих коровок» (*Brumus octosignatus*) в Средней Азии. Они обычно скопляются на гребнях холмов огромными массами, до 2—3 м в поперечнике и толщиной до 3—4 см.

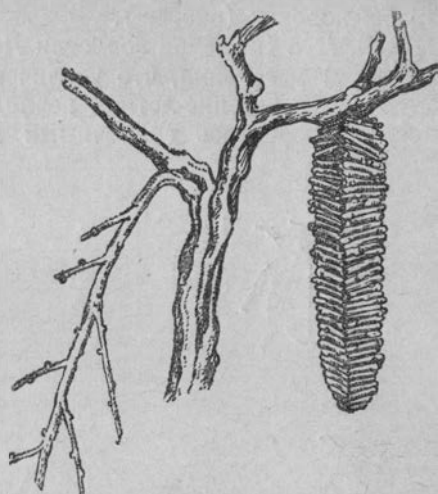


Рис. 4. Чехлик—убежище мешечницы (*Amicta quadrangularis*), в котором гусеницы проводят осень и зиму (март 1954 г., Зап. Туркмения).



Рис. 5. Семиточечная божья коровка и ее личинки.

Места зимовок многолетни, здесь вся почва усеяна остатками погибших жуков, иногда слоем до 8—10 см. Зимовка устраивается под кустами так, что опадающие листья прикрывают жуков сверху. Виды родов *Coccinella* и *Adalia* зимуют в значительно меньшем количестве—от нескольких десятков до нескольких сот экземпля-

<sup>1</sup> Определение видов по чехликам любезно произвел проф. Л. З. Захаров, а сведения об образе жизни мешечниц сообщил проф. И. В. Кожанчиков.



ров (Радзиевская, 1939). Интересен факт неодинаковой смертности в спячке черных и светлоокрашенных жуков, установленный для божьих коровок (рис. 5а).

Я. Я. Лус (кафедра зоологии Латвийского государственного университета) установил, что увеличение численности черных жуков в популяции в весенне-летний период происходит в связи с тем, что быстрее нагреваясь солнечными лучами в утренние и вечерние

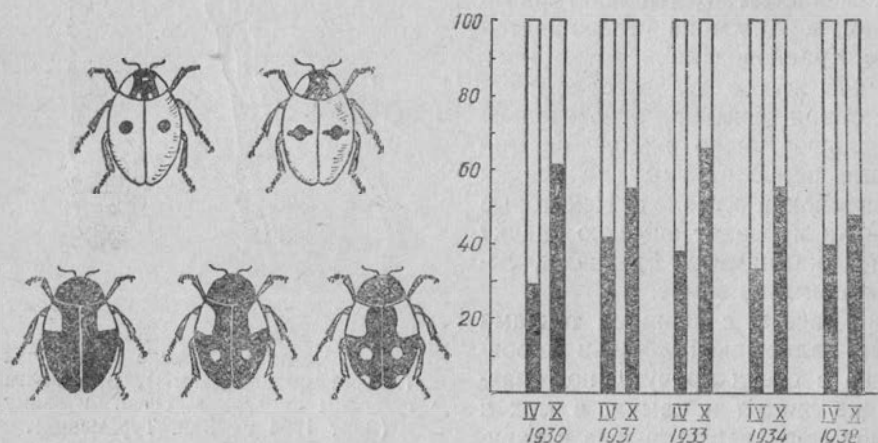


Рис. 5а. Цветные вариации двухточечной божьей коровки и их неодинаковая смертность в спячке: по оси ординат — соотношение черных и светлых форм в процентах при весеннем и осеннем учетах.

часы, они более активны, чем обычно окрашенные, поэтому более интенсивно размножаются. Гибель черных коровок в осенне-зимний период видимо связана с этой же особенностью. Нагреваясь в местах своих зимовок в период оцепенения во время оттепелей в большей степени, чем красные жуки, они быстрее расходуют свои жировые резервы и гибнут от истощения.

Жуки-усачи зимуют обычно в верхних слоях древесины и под корой деревьев. Кустарниковый усач прячется осенью под корой сосен, другой вид — под корой дубов, выгрызая в верхнем слое древесины небольшие углубления, в которые и заползает.

Некоторые виды жуков проводят зимнюю спячку в земле. Так,

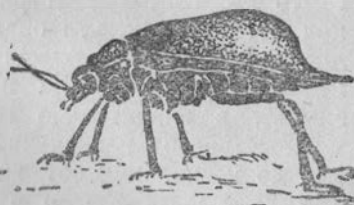


Рис. 6. Жук-медляк.

например, черные жуки-медляки (рис. 6), встречающиеся в большом количестве в южных районах нашего Союза, зимуют в нижних слоях почвы. Так, в январе 1933 г. при раскопке нор полевок в



полюнной степи в Благодарненском районе, Ставропольского края, мною были найдены два оцепеневших медляка на глубине 28 и 39 см в промерзшей почве, оживших при отогревании.

Перезимовывает во взрослом состоянии в земле вредитель картофеля американский колорадский жук (см. рис. 7). Этот вредный вид, широко распространенный в Соединенных Штатах и на юге Канады, неоднократно завозился в Европу вместе с картофелем еще в прошлом столетии (см. Фридерикс, 1932).

Во время первой мировой войны американцы завезли колорадского жука, поставляя картофель в Южную Францию, откуда он быстро расселился по всей стране, нанося ее сельскому хозяйству огромный ущерб.

Позднее этот вредитель был завезен в Италию и, наконец, после второй мировой войны — в Западную Германию.

В 1950 г. заокеанские империалисты, чтобы подорвать продовольственные ресурсы Германской Демократической Республики и Чехословакии, предприняли ряд специальных диверсий, сбрасывая колорадских жуков с самолетов на территорию этих демократических государств.

Поэтому знание особенностей образа жизни этого вредителя картофеля важно и для населения западных республик Советского Союза.

В помощь человеку, истребляющему колорадских жуков на своих полях, иногда приходят и силы природы, ограничивающие их размножение или способствующие массовой гибели насекомых во время зимовки.

Обычно в условиях умеренного климата колорадский жук дает два поколения, причем именно жуки последнего поколения, выходя из куколок в конце лета, не успевают отложить яйца и прячутся в землю с наступлением холодов на глубину нескольких десятков сантиметров, иногда — 60—70 см. Там они проводят в спячке несколько месяцев, пока температура почвы не повысится снова до 15°.

Поэтому-то в странах с суровой и длительной зимой и прохладным летом, где почва промерзает на глубину до одного метра, колорадский жук не может вообще размножаться и расселяться.

В северных районах он дает лишь одно поколение, в более теплой зоне — два и, наконец, на юге — три поколения в год. Одна самка может отложить свыше двух тысяч яиц; поэтому понятно, что при благоприятных условиях плотность жуков, их куколок и личинок может достигнуть на картофельных полях 3—5 млн. на один гектар, а потомство одной самки может в течение года уничтожить около тридцати тонн картофеля.



Рис. 7. Колорадский жук.

Другие виды жуков зимуют на разных стадиях развития. Яркие, зеленые блестящие жуки бронзовки зимуют на стадии личинок. У темносинего, с металлическим отливом жука-навозника в спячку также впадают личинки. Этот всем хорошо известный вид жука prepares для личинок специальные камеры из навоза, которые он устраивает в норках, расположенных на глубине от 20 до 50 см в земле. Эти камеры в виде вытянутого и изогнутого цилиндра расположены вокруг главного вертикального хода, по которому жуки носят навоз (рис. 8). Выйдя из яиц, отложенных по одному в каждой камере, и выгрызая постепенно стенки камер, навоз которых служит им пищей, личинки не успевают полностью развиться до осени и с наступлением холодов впадают в спячку.

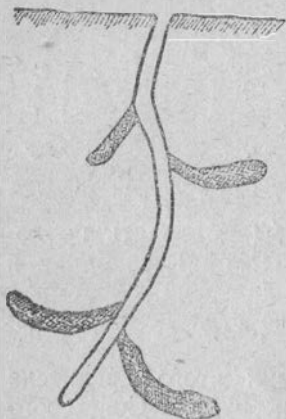


Рис. 8. Нора навозного жука. В боковых камерах, наполненных навозом, зимуют личинки.

Только весной они пробуждаются снова и снова начинают выгрызать стенки своего жилища, пока не достигнут предельных размеров и не образуют куколку.

Хорошо всем известные майские жуки проводят 3 года своей жизни в стадии личинки и лишь на 4-е лето окукливаются, превращаясь к осени во взрослых насекомых. Жук перезимовывает одну зиму и гибнет на следующее лето. Поэтому при раскопках зимой в земле всегда находят и зимующих личинок и жуков, причем число личинок в несколько раз больше, чем жуков (рис. 9).

Условия зимовки майского жука описывает Сахаров (1928) на основании раскопок, произведенных 2 апреля 1927 г. в учебно-

опытном лесничестве в Кузнецком районе, Саратовской обл. Во время раскопки песчаная почва, еще промерзшая на глубину от 15 до 20 см, была покрыта сверху слоем снега в 75 см. На глубине 125 см от поверхности температура почвы была  $+1,5^{\circ}$ . Один майский жук был найден на глубине 50 см, первая личинка была обнаружена на глубине 70 см. Другие личинки — в возрасте 2 и 3 лет были найдены уже на большой глубине — от 100 до 150 см.

Жуки-долгоносики, многие виды которых вредят сельскому хозяйству, зимуют на разных стадиях развития. Так, например, у яблоняного и свекловичного долгоносиков в спячке зимуют и личинки, и куколки, и взрослые жуки. Об условиях зимовки свекловичного долгоносика — вредителя сахарной свеклы на Украине интересные данные приводят Иванов и Савченко (1936). Несмотря на залегание в спячку жуков, куколок и личинок, обычно к весне в почве удается обнаружить лишь жуков; часть личинок и куколок в почве осенью заканчивает метаморфоз, а остальные гибнут в период зимовки от грибка зеленой мюскардины.

Сроки впадения в спячку других видов жуков мало изучены, но известно, что многие из них встречаются в активном состоянии до поздней осени. Хищные жуки, в частности жужелицы, бывают деятельны дольше всех других видов, питаясь в этот период впадшими в спячку растительноядными насекомыми.

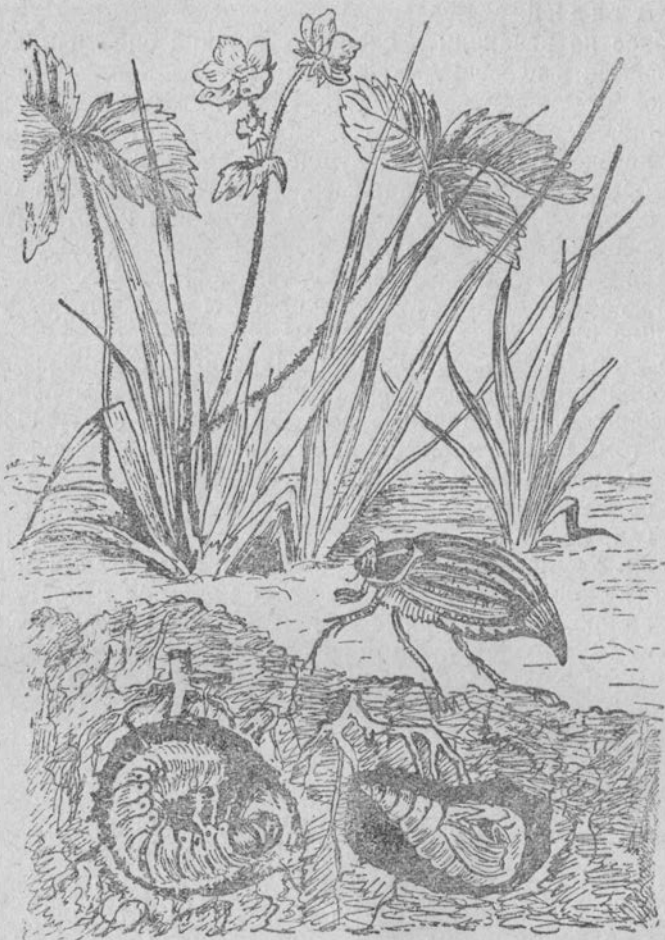


Рис. 9. Майский жук, его личинка и куколка.

Говоря о зимнем оцепенении разных стадий развития бабочек и жуков, как и других насекомых, следует помнить, что во многих случаях состояние этих зимующих форм было бы неправильно называть просто спячкой.

Установлено, что даже при содержании их осенью или зимой в оптимальных условиях температуры и влажности, при избытке

корма, яйца, зимующие личинки (гусеницы) и куколки этих насекомых не становятся активными и не завершают цикла развития в обычный для летнего периода срок. Такая остановка развития называется «диапаузой», однако она всецело определяется влиянием внешних условий в период, предшествующий формированию диапаузирующих стадий.

Подробнее на различии и сходстве явлений спячки и диапаузы мы остановимся в главе IV этой книги.

Об условиях спячки других насекомых имеются также интересные сведения. В своеобразных условиях проводят зиму маленькие и нежные насекомые — тли, живущие на листьях и стеблях растений. Некоторые виды тлей, например, представители рода *Chermes*, в наших широтах зимуют во взрослом состоянии на открытом воздухе, прикрепившись к коре или почкам хвойных деревьев. Эти маленькие насекомые, размером меньше булавочной головки, таким образом могут переносить резкие понижения температуры воздуха, происходящие в условиях нашей зимы.

Другие виды тлей, выделяющие пахучую и сладковатую жидкость, которой питаются муравьи, перезимовывают в муравейниках, куда их осенью с наступлением холодов переносят муравьи, заботящиеся о том, чтобы и зимой получать вкусную пищу, которую дают им эти маленькие насекомые.

Мухи—обитатели жилищ человека—зимуют на разных стадиях развития. Так, например, в условиях Москвы, по данным Ванской (1942), наша комнатная муха проводит зиму в стадии взрослого насекомого, куколки и личинки. Личинки прячутся с наступлением холодов в землю, под мусорные ящики, в кучи навоза и т. д., где часть из них окукливается, а имаго проводят спячку обычно в неотапливаемых и жилых помещениях. Другой вид мухи, по данным Е. С. Смирнова, зимует исключительно на стадии взрослого насекомого. Эти мухи прячутся на зимовку под отставшую от ствола кору деревьев, в щелях стен строений и часто между оконными рамами. Весной этот вид (*Protophormia terrae-novae*) появляется из спячки раньше всех других видов мух.

Мухи других видов, часто встречающихся в жилищах человека, зимуют на стадии личинки. С осени, уже полностью развившиеся, личинки уходят в землю иногда на значительную глубину. Весной, сразу после пробуждения из оцепенения, личинки окукливаются, не принимая дополнительно пищи.

Интересные наблюдения произведены над условиями спячки комаров, некоторые виды которых распространяют возбудителей малярии — плазмодиев.

Два наиболее хорошо изученных вида комаров — обыкновенный и малярийный проводят зимнюю спячку во взрослом состоянии. При этом в состояние оцепенения впадают только самки комаров, самцы погибают в течение лета.



Для зимовки комары выбирают сырые и темные помещения, в частности, погреба и подвалы. При отсутствии этих убежищ они прячутся в других подходящих местах, в нежилых строениях, а иногда даже в домах. В Семиречье, в районе Каратала, зимующих самок малярийного комара находили в войлочных кибитках казахов.

Зимуют комары также в различных естественных убежищах: в лесных районах — в дуплах деревьев и прикорневых ямах, пещерах, обрывах, норах грызунов и т. д. (Беклемишев, 1944).

Перед впадением в спячку в организме комаров происходит ряд характерных изменений. К этому времени в их теле развивается жировая ткань. Накопление запаса жира у разных комаров происходит не одновременно и зависит от того, когда они успеют напиться крови.

В табл. 4 приведены данные о встречаемости самок малярийного комара с развитой жировой тканью (осенью 1933 г.) в Сыр-Дарьинской области.

Таблица 4

Число самок малярийного комара (*Anopheles maculipennis*) с развитой жировой тканью (по Беклемишеву, Виноградской и Митрофановой, 1934)

| Месяц            | Всего<br>исследовано<br>комаров | Число самок с жиром<br>(в % к общему числу) |
|------------------|---------------------------------|---------------------------------------------|
| Июль—август . .  | 311                             | 4,5                                         |
| Сентябрь . . . . | 66                              | 52,1                                        |

Перед началом спячки, в октябре, жировое тело развито уже у всех самок. Перед спячкой самки комаров приготавливаются также к весеннему периоду размножения: в их теле в это время развиваются яичники.

Некоторые другие виды комаров проводят зиму в состоянии личинки, зимую на дне водоемов. Так же в состоянии личинки перезимовывают в воде комары рода *Chironomus* — т. н. «мотыли» — червячки кроваво-красного цвета, которые употребляются в качестве корма для аквариумных рыб.

Необходимо указать, что в зависимости от климатических условий комары одного и того же вида могут проводить зимний период на разных стадиях. Так, например, хотя обыкновенный комар обычно зимует на стадии взрослого насекомого, в Швейцарии зимой встречаются также личинки этого вида.

Для двух видов малярийного комара, зимующих на стадии личинки, — *Anopheles bifurcatus*, широко распространенного в Европе и Азии, и среднеазиатского вида (*Anopheles pulcherrimus*) — наблюдениями В. Н. Беклемишева и его сотрудников была также установ-



лена способность подготовки к спячке с осени взрослых насекомых.

Самки комаров этих видов в условиях Сыр-Дарьинской области и Семиречья, так же как и самки зимующего во взрослом состоянии *Anopheles maculipennis*, к осени сильно жиреют. По наблюдениям М. Ф. Шленовой (1933) в районе Каратала (Семиречье) процент ожиревших самок *Anopheles bifurcatus* составлял в августе всего 10,3%, в начале сентября повысился уже до 74% и, наконец, к началу октября достиг 100%. Точно так же у *A. pulcherrimus* в Сыр-Дарьинской области процент ожиревших самок от 4,8 в июле — августе возрос к сентябрю до 59,4. С наступлением холодов комары этих двух видов прячутся, как и *A. maculipennis*, в различных убежищах, но не переживают зимы, погибая в самом начале периода спячки. В более теплых районах, в Палестине и в Северной Индии (Пенджаб), эти виды комаров уже переносят зиму во взрослом состоянии (имаго).

Продолжительность зимнего оцепенения комаров и их личинок в странах умеренного климата составляет от 5 до 6 месяцев — с ноября по май.

У некоторых видов комаров, например, у встречающегося в субтропических странах комара (*Aedes aegypti*) — переносчика желтой лихорадки, — перезимовывают отложенные с осени яички, а взрослые насекомые погибают с наступлением холодов.

Из прямокрылых насекомых большинство видов не зимует во взрослом состоянии, погибая осенью после откладки яиц.

Так, например, саранча после массовых передвижений и перелетов, которые она совершает летом, с наступлением холодов откладывает в землю яйца в виде так называемых «кубышек» и затем гибнет. Но некоторые виды прямокрылых в условиях умеренного климата проводят зиму на стадии личинки. Как известно, у прямокрылых при развитии насекомого не происходит полного превращения через стадии — червообразная личинка — неподвижная куколка — взрослое насекомое, — как это бывает у бабочек, жуков и многих других насекомых. Их личинка, выходя из яйца, по строению своего тела похожа на взрослых насекомых, хотя и отличается от них размерами, окраской и соотношением частей тела и некоторыми физиологическими особенностями. По мере роста, сопровождаемого периодической линькой, сбрасыванием старого хитинового покрова, личинка все больше и больше делается похожей на взрослых насекомых. Такие личинки впадают зимой в состояние спячки. Впадение в зимнее оцепенение у них происходит обычно на стадии личинки 3-го возраста, т. е. после второй линьки, и лишь изредка на стадии личинки 2-го возраста. С наступлением холодов, в конце августа или начале сентября, они опускаются с травы, на которой обычно сидят, на землю и прячутся между стеблями растений в прикорневой их части. Пробуждаются из спячки только в апреле, но в южных районах появляются на верхних частях растений в теп-

лые дни зимы. Во время этих пробуждений они поедают сухую растительность, и таким образом их спячка в условиях теплого климата и бесснежной зимы тянется с перерывами.

В своеобразных условиях зимует полевой сверчок, ближайший родственник нашего обычного домового сверчка. Эти прямокрылые нередко встречаются в полях и на лугах, где они живут в неглубоких норках. Ходы этих норок начинаются на поверхности земли отверстием, обычно выходящим около какого-нибудь кустика или стебля растения. Под землей ход норы тянется обычно на расстояние от 30 и до 40 см и кончается на глубине от 20 до 40 см от поверхности земли тупиком, в котором сверчок и проводит период спячки.

Раскапывая зимой норки этих насекомых, зоолог Перен (Regen, 1906) установил, что почва на этой глубине почти всегда промерзает, и температура воздуха в норках колеблется в течение декабря — февраля от 0 до  $-2^{\circ}$ , понижаясь иногда даже до  $-3^{\circ}$ .

Сверчки, находящиеся в спячке, обычно сидят в норке, повернувшись головой к выходу, совершенно неподвижно, плотно прижав к телу ножки и крылья. В каждой норке зимует только один сверчок. Некоторые из них гибнут в спячке, в частности, их поедают кроты, которые иногда прорывают свои ходы через норки сверчков. Срок залегания в спячку и пробуждения сверчков зависит не только от температуры воздуха, но и от интенсивности согревания поверхности почвы солнечными лучами. Вследствие этого наклон поверхности земли и толщина снежного покрова имеет большое значение для сроков пробуждения сверчков, так же как и всех других животных, зимующих в верхних слоях почвы.

Уховертки прячутся на зимовку под кору деревьев, под кучи сухих листьев и встречаются в строениях и жилых домах.

У большинства видов перепончатокрылых насекомых, к которым относятся пчелы, осы, шмели и муравьи, в зимнюю спячку впадают только самки, обладающие целым рядом особенностей, позволяющих им проводить зиму в состоянии оцепенения, в частности, наличием запаса жира в теле. Самки шмелей и ос проводят зиму в своих норках или гнездах, находящихся обычно в земле, на глубине до 15—20 см. Таким образом, гнезда ос и шмелей находятся в промерзающем слое почвы, тем не менее, они благополучно перезимовывают в этих условиях.

Медоносные пчелы могут впасть в оцепенение при понижении температуры воздуха, но в естественных условиях они не впадают в зимнюю спячку и живут в этот период за счет запаса корма (меда и перги), собранного в течение лета.

Муравьи зимуют в подземной части своих муравейников, куда уходят с наступлением первых холодов. Некоторые виды муравьев проводят зиму в активном состоянии, так как почва на глубине, где они зимуют, охлаждается незначительно и во всяком случае не промерзает; другие виды впадают в состояние спячки.

Впадают в спячку и клопы. Интересные данные о спячке клопа-черепашки (рис. 10) в Средней Азии собраны Д. М. Федотовым, К. В. Арнольди и А. А. Передельским. У этого вида подготовка к спячке происходит в основном в долинах — на посевах, где вышедшие в этом году из яиц клопы заканчивают развитие и накапливают резервы жира в тканях и крахмал в кишечнике (см. далее). В конце июня главная масса черепашки летит в горы, где на высоте 1800—2500 м над уровнем моря и происходит ее впадение в оцепенение, хотя температура воздуха еще достаточно высока. В сентябре это состояние покоя нарушается осенней миграцией клопов, во время которой они распределяются по местам зимовок. Весной, по пробуждении—в начале апреля, клопы снова мигрируют на посевы, и к середине апреля в горах можно обнаружить лишь их небольшую часть, остающуюся здесь круглый год и питающуюся дикими злаками. На большой высоте (2000—2400 м) пробуждение черепашек происходит несколько позднее. Условия зимовки влияют на смертность черепашки в спячке. Так, например, в 1942 г. в долине близ Шахризаба смертность клопов была равна всего 4,8% (на 136 клопов в зимовке мертвых 7), в предгорьях на высоте 1200 м — 8,9% и в горах (200—2300 м) — 42,4%.

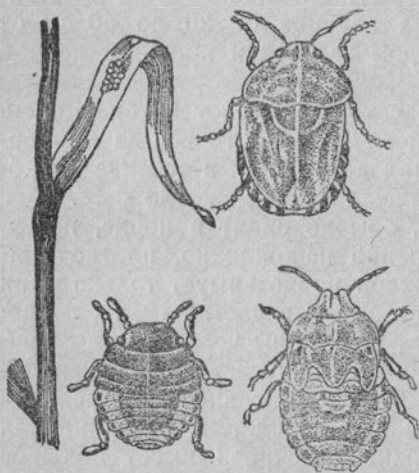


Рис. 10. Клоп-черепашка—имаго, яйца и личинки (по Смольяникову, 1939).

В долинах Киргизии в 1943 г. смертность клопов на зимовке составляла в среднем 42,5%, доходя в отдельных случаях до 60—72%.

Условия, способствующие гибели черепашки в период зимовки на Юге Украины, недавно выяснены Г. И. Чуевой (1950), которая изучала особенности образа жизни этого вредителя в полесных полосах. Учет численности черепашки в осенний период (август—октябрь 1940 г.) и весной (апрель 1941 г.) в лесополосах разного типа и возраста показал не только большое различие в плотности клопов здесь осенью, но и, что самое главное, привел к выводу о неодинаковой их смертности в период спячки в разных условиях.

Значительные колебания плотности черепашки в старых лесополосах (возраста 42—46 лет) осенью — от 51 до 270 насекомых на 1 кв. м — безусловно зависят от конструкции полос. Очевидно, что наибольшее число черепашек собирается осенью на зимовку в малорядные, хорошо прогреваемые солнцем полосы, где их плотность доходит до 270 особей на 1 кв. м.

На широких полосах и в кварталах лесного массива черепашек значительно меньше и, наконец, в сырых местах их плотность падала до 5 на 1 кв. м.

При повторном учете весной 1941 г. было установлено, что резкие колебания смертности черепашки во время зимовки — от 14,2 до 72,8% — вполне закономерны.

Очевидно, это различие в смертности клопов в период зимовки определяют два обстоятельства:

А) Толщина слоя подстилки, состоящей из листьев, веток и прочего растительного мусора, под которым и прячутся на зимовку клопы.

Смертность составляла:

|                         |     |        |              |       |
|-------------------------|-----|--------|--------------|-------|
| на толщине подстилки от | 0,5 | до 0,9 | см . . . . . | 51,2% |
| " " " "                 | 0,4 | " 1,4  | см . . . . . | 40,8% |
| " " " "                 | 1,5 | " 1,9  | см . . . . . | 36,7% |
| " " " "                 | 2,0 | " 2,4  | см . . . . . | 29,8% |

Б) Много- или малорядность полос, влияющая на задержание снега в плохо продуваемых ветром широких полосах и, наоборот, способствующая его сдуванию с почвы в малорядных полосах.

Смертность черепашек в малорядных полосах, где тонкий слой снега не предохранял подстилку и почву от промерзания, составляла от 64,3 до 74,5%, в то время как в широких полосах и лесных массивах она колебалась в пределах от 7,5 до 24,8%.

Таким образом, малорядные, осенью хорошо прогреваемые солнцем, лесополосы являются своеобразной ловушкой для черепашек, гибнущих в них зимой.

Некоторые сведения получены о спячке хищного неарктического вида клопов (*Perillus bioculatus*), который нападает на яйца, личинок и взрослых колорадских жуков, вредящих картофелю. Этот клоп прячется на зимовку в конце сентября или начале октября — в зависимости от срока наступления первых заморозков. Обычно клопы забираются под кучи опавших листьев или мусора, но часто их находят и внутри зданий. Как правило, они зимуют группами от 2 до 5 экз. Пробуждение клопов от спячки происходит весной, сейчас же после оттаивания поверхности земли.

Заканчивая описание зимовки насекомых в природе, необходимо отметить, что появились некоторые исследования, говорящие о большом значении влажности для переживания насекомых в спячке. Ходсон (Hodson, 1937) установил, что в местах зимовки насекомых влажность субстрата часто близка к насыщенной, вследствие чего и воздух насыщен водяными парами. Добывая зимующих насекомых, он неоднократно находил на них капли воды, например, на мухах (*Pyrellia serena*) и вокруг них — иней. В его опытах с градиентом влажности (от 0 до 30% в концах длинной клетки) жуки (*Ceratomegilla fuscilabris* и *Hippodamia unversgens*) и муравьи (*Camponotes herculeanus*) перед спячкой выбирали зону значительной влажности (10—20%), а клопы (*Lygus pratensis*)



и мухи (*Pyrellia serena*) еще более высокую (30% — от 39 до 51% всех насекомых) и лишь клопы (*Leptocoris trivittatus*) оказались «сухолюбивы» (34—48% всех насекомых выбирают зону около 0%). Ходсон считает, что повышение влажности, уменьшая испарение, препятствует гибели насекомых в результате высыхания, особенно весной, при пробуждении. К сходным выводам пришел на основании своих опытов с божьими коровками (*Coccinella septempunctata*) Бальцер (1938).

Если условия зимовки насекомых относительно изучены, то о спячке в природе других наземных беспозвоночных собрано значительно меньше данных.

### Зимняя спячка пауков и клещей

Многие виды пауков перезимовывают на стадии яйца, но некоторые из них проводят зиму в спячке во взрослом состоянии. Они прячутся под корой деревьев, под корнями.

Пауки-тарантулы, встречающиеся в степной и лесостепной полосе нашего Союза и живущие в особых норках, которые они выкапывают в почве, на зиму углубляют их, доводя до непромерзающего слоя почвы, и там впадают в спячку в сотканной из паутины камере. В теплом климате Палестины, по данным Шулова (1939), различные виды пауков, зимующие на разных стадиях развития, вообще не впадают в длительное оцепенение, питаются остающимися также активными мелкими насекомыми; лишь в ночные часы, когда температура воздуха падает до 0° и ниже, они оцепеневают, снова пробуждаясь днем.

Некоторые виды иксодовых клещей, паразитирующие на диких и домашних животных и нападающие на человека, зимуют в почве на различных стадиях своего развития в виде личинок, нимф и имаго. С наступлением теплых дней они выбираются из своих убежищ и нападают на своих хозяев — теплокровных животных и человека.

Своеобразен годичный цикл жизни некоторых видов иксодовых клещей, паразитирующих на зимоспящих грызунах. Так, паразитирующие на малом суслике *Rhipicephalus schulzei* в Западном Казахстане, по данным Кондрашкиной (1951), проводят зиму в оцепенении в гнездах своего хозяина. 3 апреля 1950 г. Кондрашкина (1951) нашла в двух гнездах суслика оцепеневших клещей этого вида, еще не сосавших крови, и собирала их в норах поздно осенью в течение всего сентября. Ни на одном из видов млекопитающих, в том числе и хищников, активных в зимний период, также нельзя обнаружить клещей, хотя с мая их собирали на хорьках, лисицах, корсаках, волках, зайцах, сайгаках и домашних животных (Кондрашкина, 1951, Кондрашкина, Кукин и Козин, 1955).

Еще более интересные данные о цикле жизни паразитов тьяньшаньских сурков — клещах *Ixodes crenulatus* (Афанасьева, 1951). Ввиду того, что в высокогорьях Тянь-Шаня спячка сурков



тянется очень долго и период их активности составляет не более 4—5 месяцев (Кайзер, 1938, 1940), да и в это время температура воздуха в горах не поднимается высоко, а следовательно, условия для развития клещей в шерсти сурков неблагоприятны, *Ixodes crenulatus* завершает полный цикл развития только в течение 3—4 лет (Афанасьева, 1951).

С этим связана и способность клещей этого вида переживать без пищи в течение длительного периода — до 9 месяцев, и их стойкость к переохлаждению — на стадии нимфы — до  $-15,4^{\circ}$ ,  $-16^{\circ}$ .

В то же время в условиях Сталинградской и Астраханской областей и Западного Казахстана, где сурки давно истреблены человеком, *Ixodes crenulatus* паразитируют даже летом на других видах млекопитающих; они обычны и в зимний период на зайцах и хищных зверях (хорьки, лисы, корсаки, енотовидные собаки и волки), встречаясь на них в активном состоянии с кишечником, наполненным кровью (Шатас, 1952, Кондрашкина, Кукин, Козин, 1955).

Так резко изменяется образ жизни иксодовых клещей в зависимости от того, паразитируют ли они на зимоспящих или гомотермных млекопитающих. Вероятно, паразитологам в будущем придется выделить из этих двух «биологических форм» *Ixodes crenulatus* самостоятельные виды, подобно тому как Холодковский (1908) и Кожанчиков (1945, 1948) выделяли «биологические виды» различных растительноядных насекомых, относимых ранее к одной форме и питающихся на разных растениях, или тому, как платяная и головная вши, несомненно произошедшие от одной формы, ныне относятся к отдельным видам (Алпатов, 1945).

Маленькие клещи (*Allothrombium fuliginosum*), питающиеся как яйцами и личинками насекомых, так и взрослыми насекомыми, зимуют, по наблюдениям Румянцева (1933), в верхних слоях почвы, недалеко от основания ствола деревьев, во мху, в зарослях сухой травы и под опавшими листьями, иногда на глубине 10—15 см от поверхности земли.

### Зимняя спячка моллюсков

Некоторые наблюдения проведены над зимней спячкой сухопутных моллюсков и слизней.

Большие виноградные улитки (рис. 111), встречающиеся в большом количестве в Средней и Южной Европе, зимуют на кустах и деревьях, на склонах канав и ям, под опавшей листвой и во мху.

Другой наземный вид — лесная улитка осенью зарывается в почву на глубину от 3 до 10 см в сухих местах, защищенных от дождя, — под широкими и густыми деревьями, под камнями и т. п. Начало зимнего оцепенения улиток сопровождается закрыванием отверстия раковины плотной известковой крышечкой, прикрепленной к «ноге» улитки. Эта крышечка остается закрытой до весны (см. 1-е изд., стр. 36).

Изложив приведенные выше данные об условиях спячки наземных беспозвоночных, необходимо подчеркнуть, что даже те виды, которые зимуют в верхних промерзающих слоях почвы, обычно не испытывают действия сильных морозов. Мы уже приводили выше данные об условиях спячки сверчков, по которым на глубине 30 см температура почвы не понижалась зимой ниже  $-3^{\circ}$ . По данным

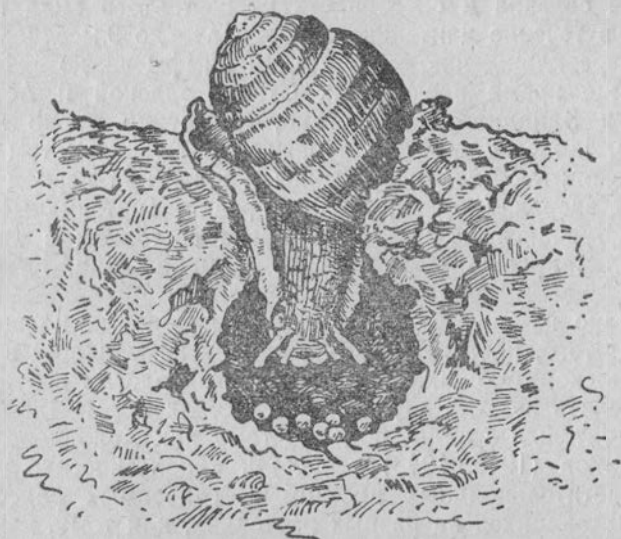


Рис. 11. Виноградная улитка откладывает яйца.

Ралль (1931), в условиях полупустынь Западного Казахстана в декабре 1930 и в январе 1931 г. при понижении температуры воздуха на поверхности земли до  $-18-26,9^{\circ}$  температура почвы на глубине в 40 см не понижалась за этот период ниже  $-6,0-8,9^{\circ}$ , а на глубине 80 см — ниже  $-3,6-4,0^{\circ}$ . Эта плохая проводимость тепла почвой зависит от многих причин, в частности, от ее состава и от влажности. Значительно влияет на температуру почвы также толщина и плотность снегового покрова. Во время сильных морозов снег, являясь плохим проводником тепла, защищает почву от действия холода. Так как толщина слоя снега в ложбинах и впадинах обычно больше, чем на ровном месте, то защитное действие снега особенно сказывается в этих углублениях рельефа (см. 1-е изд., стр. 36—37).

#### **Зимняя спячка водных беспозвоночных**

Чрезвычайно своеобразны условия зимовки водных беспозвоночных. Многие из них при наступлении холодов прячутся в ил на дне прудов, озер и рек и там проводят в оцепенении зиму. Так зимуют медицинские пиявки, водяные жуки-вертячки, водолюбы и плавунцы, водяные клопы, личинки и куколки многих насекомых

и водные моллюски. Водные улитки — прудовик и катушка, летом плавающие в воде и часто поднимающиеся на поверхность, чтобы захватить в легкие воздух (рис. 12), осенью спускаются на дно водоемов и зарываются в тину.

Улитки разных видов и разного возраста впадают в оцепенение, повидимому, в разное время. Так, по Баркову (1846), 6 октября

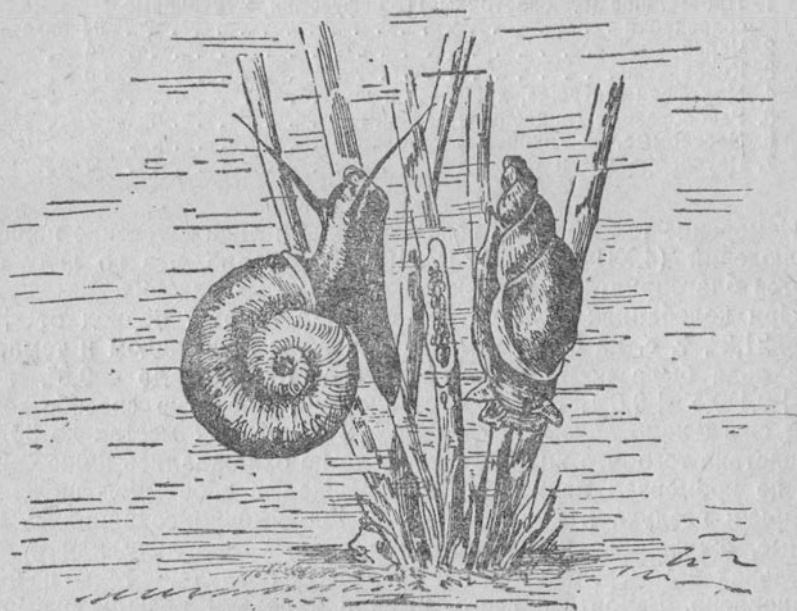


Рис. 12. Водные моллюски—катушка и прудовик на растениях в водоеме.

улитки-лужанки не встречались в воде, повидимому, уже закопавшись в тину, хотя прудовики и катушки плавали еще в большом количестве. Во время обследования, произведенного в этом же пруду через 7 дней — 13 октября, катушки встречались уже в меньшем количестве, а из прудовиков в воде плавали лишь прудовики мелких и средних размеров. Крупные же экземпляры неподвижно лежали на дне пруда среди растений. В большинстве случаев все эти животные, зимующие на дне водоемов, не подвергаются опасности замерзнуть, так как обычно вода не промерзает до дна.

В совершенно иных условиях должны зимовать животные, населяющие верхние и средние слои воды, где происходит промерзание. Чрезвычайно интересные наблюдения по этому вопросу были проведены С. А. Зерновым и его сотрудниками (1928). В течение зимы 1926—1927 гг. из двух прудов, расположенных на территории Тимирязевской сельскохозяйственной академии (Петровско-Разумовское, Москва), периодически брались пробы льда на разной

глубине. Вследствие небольшой глубины прудов пробы брались также из придонного слоя вместе с вмерзшими в лед растениями—пузырчаткой и элодеей. Куски льда помещались в стеклянные банки, и велись наблюдения за появлением организмов в воде.

В этих пробах были найдены 117 видов беспозвоночных, сохранившихся в этих условиях живыми; в их числе:

|                                                                             |    |      |
|-----------------------------------------------------------------------------|----|------|
| 1. Простейшие (одноклеточные) — инфузории, жгутиковые, солнечники . . . . . | 34 | вида |
| 2. Черви . . . . .                                                          | 4  | „    |
| 3. Коловратки . . . . .                                                     | 30 | „    |
| 4. Моллюски (катушка, лужанка) и др. . . . .                                | 5  | „    |
| 5. Ракообразные (циклопы и дафнии) . . . . .                                | 7  | „    |
| 6. Насекомые, их личинки и куколки . . . . .                                | 26 | „    |
| 7. Паукообразные и тихоходки . . . . .                                      | 4  | „    |

Измерение температуры воздуха, воды и льда в течение периода наблюдений (4.XII 1926—12.IV 1927) показало, что во льду создаются благоприятные для зимовки животных условия.

При колебаниях температуры воздуха за этот период от  $+9,0$  до  $-21,2^{\circ}$ , т. е. на  $30,2^{\circ}$ , температура воды подо льдом и температура льда была почти постоянной (лед от  $+0,1$  до  $-0,9^{\circ}$ , вода от  $+0,1$  до  $+0,6^{\circ}$ ). Этому постоянству температур способствовал слой снега надо льдом, доходивший в некоторых местах до 30 см. Вследствие того что нижние слои льда не охлаждались ниже  $-0,4^{\circ}$ , лед не промерзал полностью, а содержал в себе многочисленные пузырьки воздуха и капельки воды. Где именно сохранились животные, оживавшие при оттаивании льда, — во льду или в этих капельках незамерзшей воды и пузырьках воздуха, — точно не было установлено. Вероятнее всего, именно капельки воды и пузырьки воздуха заключали в себе оцепеневших животных, которых С. А. Зернов назвал «пагон», т. е. обитатели льда, — от греческого слова *παῖος* — лед.

Своеобразны условия зимнего оцепенения животных, обитающих в водоемах, часто образующихся в стволах сломанных или дуплистых деревьев от дождей или таяния снега. Эти небольшие водоемы, вернее лужицы, сохраняют обычно воду в течение всего лета. В них живет большое количество видов животных, начиная с простейших и кончая лягушками. Брандт (1934) изучил условия существования животных в таких водоемах в стволах буков. Он произвел, в частности, несколько наблюдений над перезимовыванием животных в этих условиях. 27 декабря 1933 г. из 3 водоемов были взяты пробы льда с вмерзшей в них опавшей листвой. Через сутки, в талой воде, были обнаружены живые личинки комаров, жгутиковые и простейшие.

Через два месяца (24/II) в воде из проб, оставленной в аквариумах, были обнаружены рачки (дафнии), коловратки и многочисленные простейшие. Рачки и коловратки появились, повидимому, из зимовавших во льду яиц.



## Зимнее оцепенение рыб

Позвоночные животные, впадающие в зимнюю спячку, проводят период оцепенения в весьма своеобразных условиях. Из наших видов пресноводных рыб осенью впадают в состояние оцепенения карпы, караси и сомы. Когда температура воды понижается до  $+4^{\circ}$ ,  $+6^{\circ}$ , они зарываются в тину и ил на дне водоемов и лежат там неподвижно, не принимая пищи. Точно так же впадают в оцепенение зимой речные угри, однако у этих рыб зимняя спячка менее глубока, чем у карповых рыб. Повидимому, в этом состоянии угри могут питаться; известны случаи их поимки зимой, причем при вскрытии желудков в них была обнаружена пища.

Наши осетровые рыбы: осетр, стерлядь, белуга — также зимуют в состоянии оцепенения на дне водоемов в ямах — «на ятови». При этом обычно на поверхности их тела во время спячки выделяется большое количество слизи, которая летом постепенно смыывается водой. Эта слизь, покрывая тело рыб, как бы изолирует их от внешней среды.

По наблюдениям научных работников Полярного института (Мантейфель и Болдовский, 1938), в таком состоянии полуоцепенения находится в зимние месяцы океанская сельдь, скопляющаяся с осени в большом количестве в заливах побережья Ледовитого океана. Косяки сельди в несколько сотен тысяч экземпляров стоят совершенно неподвижно на мелких местах заливов, причем, повидимому, в это время сельдь не питается.

В Японском море зимуют в заливе Петра Великого, у острова Аскольда, на мелководной банке, камбалы, собираясь сюда со всего залива и ложась на дне тесными рядами. В это время камбала не питается, как показали исследования желудков (Шмидт, 1936).

Обычно пресноводные водоемы, в которых живут рыбы, — пруды, озера и реки не промерзают до дна, и температура воды в них всегда выше  $0^{\circ}$ . Но образование льда на поверхности играет губительную роль, когда рыба зимует в небольших водоемах, в воде которых иногда нехватает кислорода. Образование льда в этих условиях препятствует проникновению воздуха снаружи, и если зимующих в водоеме рыб и других животных много, то они потребляют весь кислород раньше, чем вскрывается лед. Этому также способствует разложение органических остатков — ила. Поэтому из-за отсутствия кислорода и накопления в воде углекислоты и других вредных продуктов рыба в этих случаях часто гибнет во время зимовки. Эта массовая гибель рыбы во время зимы подо льдом — «замор» — наблюдается, например, в среднем течении и низовьях Оби, где ее притоки, протекая через торфяные болота, вносят много органических веществ и окислов железа, которые интенсивно поглощают кислород из воды. Для борьбы с «заморами» во льду таких водоемов необходимо пробивать проруби, особенно над известными местами зимовки рыбы.



Довольно своеобразны условия зимовки земноводных. Лягушки, относящиеся к видам, живущим в летнее время в водоемах (озерная и прудовая), осенью прячутся в ил и тину на дне прудов и озер. В быстро текущих и незамерзающих речках они остаются активными до более позднего времени. Пробуждение из спячки зеленой лягушки Московской области происходит, по данным П. В. Терентьева (1925), в мае (13 мая в 1922 г. и 17 мая в 1923 г.).

Прудовая лягушка выходит из состояния оцепенения несколько позднее (18 мая в 1922 г. и 24 мая в 1924 г.). Лягушки, живущие летом на суше — бурая травяная и остромордая, по данным Терентьева (1925) и Банникова (1940), тоже зимуют на дне водоемов, собираясь туда осенью и зарываясь в ил и тину. Здесь лягушки сидят в характерной позе, поджав задние ноги и закрывая передними голову (рис. 13).

Особенно часто собираются лягушки на зимовку под обрыви-



Рис. 13. Травяная лягушка в спячке (по Банникову, 1940).

стыми берегами ручьев и речек<sup>1</sup>. Это постепенное передвижение лягушек из мест их летнего обитания в водоемы тянется до поздней осени. Так, например, 13 октября 1920 г. травяные лягушки еще наблюдались на суше.

Весной травяные лягушки выходят из состояния оцепенения раньше всех других видов земноводных. В окрестностях Москвы первые экземпляры травяной лягушки в 1917—1923 гг. наблюдались между 21 марта и 23 апреля (Терентьев, 1925). Банников (1940) указывает наиболее ранние сроки появления травяной лягушки в Московской области 6 апреля (1934 г.) и 7 апреля (1938 г.), но подчеркивает, что основная масса их появляется уже после ледохода (например, в 1934 г. — 16 апреля). Травяные лягушки иногда зимуют на суше. В частности, есть данные о нахождении на земле в состоянии спячки молодых травяных лягушек, вышедших из головастика в этом году. В качестве мест зимовок на суше для них указывают ямы, кучи хвороста, подвалы строений и низкие дупла деревьев. Банников (1940) предполагает, что эти места зимовок «вынужденные», т. е. наблюдаются у тех особей, которые не успевают добраться до водоемов и, как правило, здесь и гибнут.

Некоторые данные собраны по зимовке жаб в условиях природы. Барков, производя в 1843 г. регулярные наблюдения за зелеными жабами на большой плотине около мельничного пруда, встречал их в значительном количестве до конца октября. В конце этого

<sup>1</sup> Иногда на зимовке лягушек наблюдается «замор», подобный отмеченному выше для рыб (Терентьев, 1926).

месяца взрослые жабы стали встречаться очень редко, зато ловились в большом количестве молодые, развившиеся из икры, отложенной в этом году. Последний раз жаба была поймана 1 ноября, и затем, несмотря на ежедневные обходы до наступления морозов, Барков не встречал более этих животных. Весной 1844 г. первые жабы были обнаружены между 14 и 21 апреля. Таким образом, продолжительность спячки у них была равна пяти с половиной месяцам.

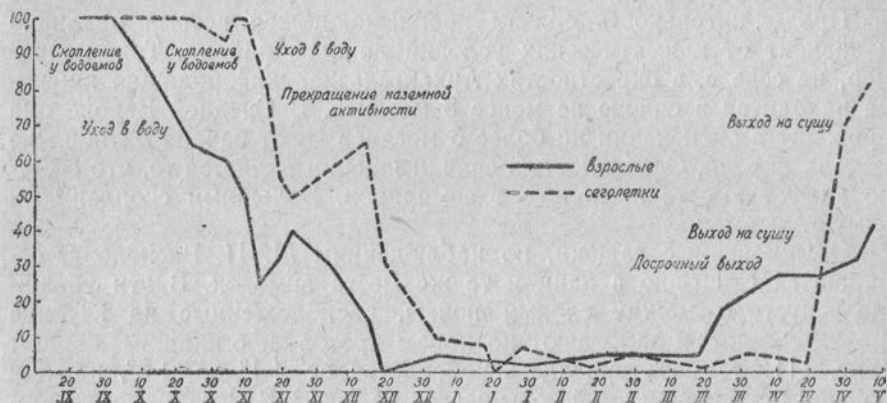


Рис. 14. Цикл активности травяной лягушки в течение года (по Банникову, 1940).

В степных и лесостепных районах нашего Союза зеленые жабы, встречающиеся в большом количестве, зимуют, повидимому, в нежилых норах грызунов, в которых они летом обычно проводят дневные часы. Серая жаба в окрестностях Москвы, по Терентьеву, впадает в спячку в земле, под корнями деревьев и под камнями. Часто жабы прячутся на зимовку в щели каменных стен. Появляются серые жабы весной, в апреле — мае; Барков указывает срок пробуждения в 1841 г. — 4 апреля, в 1844 г. — 21 апреля (окрестности Вроцлава, Польша).

По Терентьеву, под Москвой первые серые жабы были пойманы в 1919 г. — 23 мая, в 1920 г. — 20 апреля, в 1921 г. — 12 апреля, в 1924 г. — 18 апреля (см. также рис. 14).

В противоположность лягушкам хвостатые земноводные — тритоны (гребенчатый и обыкновенный), живущие летом в водоемах, осенью выходят из них и зимуют на суше — в щелях и норах в земле, под камнями и корнями деревьев. В таких же условиях зимуют близкие к тритонам огненные саламандры — черные с огненно-желтыми пятнами земноводные, встречающиеся в Средней и Южной Европе. Эти красивые животные, обитающие во влажных и тенистых местах, под старыми пнями, между корнями растений и во мху, в зарослях папоротников, в норах и трещинах почвы, на зиму забираются в расщелины между скалами, в пещеры и углубления почвы, причем иногда вместе зимует несколько экземпляров.

Наземные пресмыкающиеся — ящерицы и змеи всегда зимуют на суше. Во мху и под опавшими листьями, в расщелинах и земляных норах, под пнями и корнями деревьев и, наконец, в дуплах многие исследователи находили зимующих змей и ящериц. Даже ужи, живущие летом на берегах водоемов, обычно уходят на зимовку в сухие места.

Продолжительность спячки пресмыкающихся весьма различна и зависит от климатических условий данного района. Так, например, на севере, в окрестностях Архангельска, живородящая ящерица находится в спячке не менее 8 месяцев. В Средней Европе она проводит в оцепенении не более 6 месяцев — от начала октября до начала апреля. Особенностью спячки ящериц является то, что обычно зимует вместе несколько экземпляров. Большими скоплениями зимуют и змеи.

Обыкновенные гадюки, по наблюдениям М. П. Распопова, собираются ежегодно в одни и те же места зимовок. В эти убежища — пустоты между слоями почвы, расположенные на глубине 1,5—2 м, — они заползают по норам кротов и сгнившим корням (рис. 11). Температура здесь колеблется от  $+1^{\circ}$  до  $+3^{\circ}$ , но при большом скоплении змей повышается на  $1-2^{\circ}$ . Залегание на зимовку происходит (под Москвой) в середине октября, пробуждение — в конце марта — начале апреля (Распопов, 1935).

Пустынные и степные виды змей часто зимуют в глубоких норах грызунов. На «Черных землях» Астраханской области, т. е. в 100—200 км на юго-запад от Волжской дельты, в течение пяти лет подряд (1949—1953) мы наблюдали ранней весной, обычно в теплые дни конца марта и начала апреля, появление из нор малых сусликов ящеричных змей (*Malpolon monpelessulans*) и узорчатых и четырехполосых полозов (*Coluber dionae* и *C. quatuorlineata*). При этом ящеричные змеи всегда просыпались от спячки на 1—2 недели раньше полозов.

Еще позднее появлялись из спячки песчаные удавчики (*Eguch miliaris*), встречающиеся на песчаных участках «Черных земель», хотя прогревание почвы здесь происходило быстрее, чем на степных биотопах.

Обыкновенные ужи (*Natrix natrix*), обитающие летом во влажных местах, на берегах водоемов, также зимуют в различных убежищах в сухой почве как поодиночке, так и группами.

В сентябре 1951 г., а теплой и сухой осенью 1953 г. — в конце октября мы наблюдали такое переселение двух видов ужей — обыкновенного (*Natrix natrix*) и водяного (*N. tessellata*) в Лиманском районе, Астраханской области, с берегов волжского ильменя на песчаную возвышенность — Боровский бугор, покрытый зарослями песчаной полыни, верблюжьей колючки и других степных растений. Ужи удалялись от берега ильменя на расстояние до несколь-

ких сот метров и, пробираясь через густые прибрежные заросли тростника, камыша и окаймлявшие водоем кусты гребенщика и лоха, прятались на зимовку, иногда группами, в норы многочисленных здесь грызунов, в частности гребенщиковых песчанок. Так, в конце сентября 1951 г. у одной из таких нор, на расстоянии 150 м от берега ильменя, автор в течение трех дней наблюдал одновременно по три-пять ужей, гревшихся на солнце и уходивших в нору при приближении человека, и выловил здесь 7 экземпляров обоих видов.

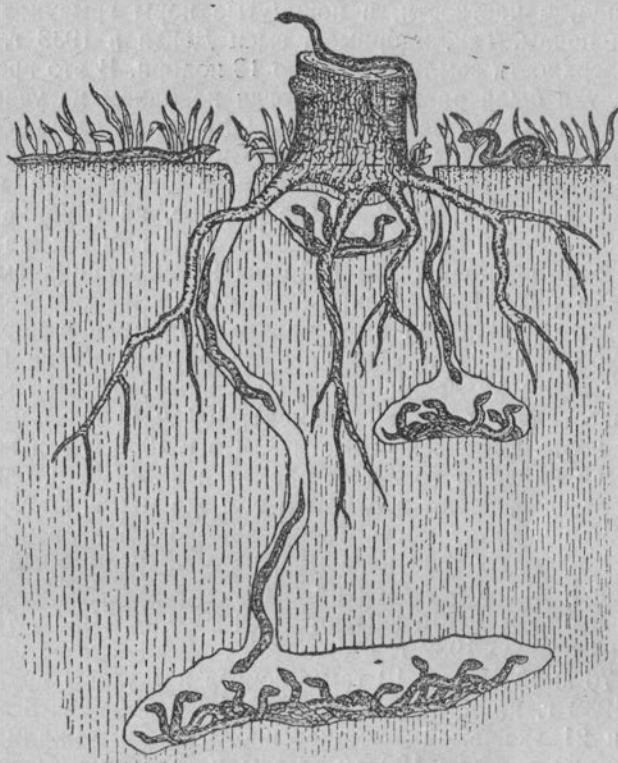


Рис. 15. Зимовка гадюк (по Распопову, 1935).

26 октября 1953 г. около другой норы, на расстоянии 300 метров от берега водоема, было замечено одновременно 9 ужей разных размеров и разной окраски — от обыкновенных черных, лишенных красных пятен на голове, до нормально окрашенных, серовато-зеленых водяных ужей. Некоторые из них только окончили линьку и были покрыты блестящей мягкой кожей.

Раскопав 28 октября эту нору, мы добыли в ней на небольшой глубине, в разветвлениях старого хода норы грызуна-слепушонки, пять ужей. К сожалению дальнейшей раскопке нор нам препят-



ствовала необычайная сухость и твердость грунта, очевидно, и явившаяся причиной выбора ужами для зимовки места, столь удаленного от берега водоема.

Длительность периода спячки ужей изменяется в зависимости от климатических условий, характерных для данной местности, — от 2,5—4 месяцев на Юге Европы до 8,5 месяцев на Северо-Востоке (по Шибанову, 1939).

Приводим также некоторые данные о зимовке змей в Северной Америке. С наступлением холодов змеи начинают прятаться в зимние убежища, в частности, в покинутые норы грызунов и другие углубления почвы. Так, например, змеи Декэя в 1933 г. наблюдались на поверхности земли только до 18 ноября. В это время температура воздуха была равна  $+7^{\circ}$ . Тогда на одном из участков произвели раскопку земли на глубину до 90 см и на площади в 2,7 м<sup>2</sup>. При этом были найдены в норах крыс и туннелях, сделанных осами, 62 экз. этих змей. Они находились в оцепенении и лежали, свернувшись в клубок, по 2—6 экз. вместе, на глубине от 15 до 75 см от поверхности почвы. 10 декабря 1934 г. в тех же туннелях, сделанных осами, снова были найдены 97 зимующих змей Декэя, причем среди них 11 помеченных летом. Таким образом удалось установить, что из этих 11 змей только 6 пришли в норы из ближайших окрестностей, передвигаясь на расстояние не более чем 4,5—6 м от места их ловли летом, остальные же 5 змей встречались летом на расстоянии от 55 м (1 змея), 409 м (1 экз.) и до 1201 м (3 экз.) от норы. Интересно отметить, что в 1933 г. эти помеченные змеи не были найдены во время раскопки зимовки и, следовательно, они не всегда зимуют в одном и том же месте. Авторы установили, что змеи находят места общих зимовок, двигаясь по следам, которые оставляет их тело на земле, по запаху, который выделяется их кожей и долго остается на следу.

Иногда в одном месте зимуют змеи разных видов, так, например, поздней осенью 1932 г. в большой крысиной норе были найдены вместе 76 змей Декэя, 10 таммописов и 1 уж. В другом случае в январе 1933 г. на площади в 9,9 м<sup>2</sup> были найдены 8 экз. гремучей змеи и 21 экз. змей — «мокассинов». Змеи лежали клубками по 2—3 экз. на глубине 120 см от земли. Там же были найдены 2 полоза, находившиеся отдельно от других змей.

### Зимняя спячка млекопитающих

Условия спячки в природе млекопитающих изучены довольно детально. Особенно много наблюдений было сделано по отношению к грызунам, многие виды которых являются вредителями сельского хозяйства. Одним из хорошо изученных в этом отношении видов является хомяк — грызун, величиной с крысу, широко распространенный в Европе и Азии (рис. 16). В период с конца сентября до начала октября хомяки готовят себе зимние норы, часто предста-



вляющие собой довольно сложное сооружение с несколькими ходами, камерами и отнорками. Уже в конце октября хомяки закрывают выходы из нор землей. 31 октября при осмотре нескольких нор, в которых жили хомяки, была найдена лишь одна с открытым ходом, отверстия выходов всех нор были забиты свежевыброшенной землей. Раскопки, произведенные в январе, дают ясное представление о структуре зимовочной норы хомяка (рис. 17).

Камера с гнездом, в которой находится хомяк во время спячки, расположена в зависимости от глубины промерзания почвы на глубине от 50 (Германия) до 100—180 см (степные и лесные районы СССР). Гнездо хомяка состоит из сухих стеблей различных растений и образует большой шар, заполняющий камеру. Зверек лежит внутри этого шара, свернувшись клубком, поджав передние и задние лапки и заднюю часть туловища к голове.



Рис. 16. Хомяк (по Виноградову и Громову, 1952).

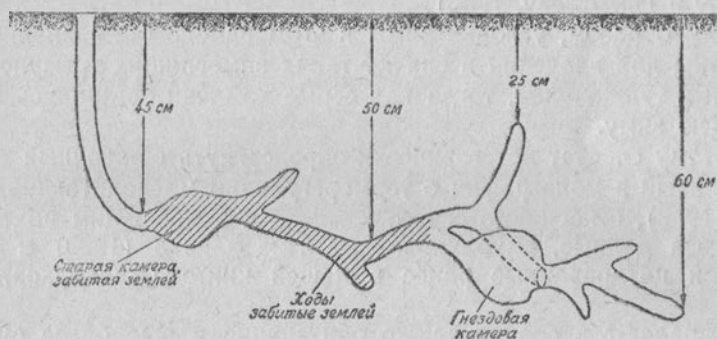


Рис. 17. Зимняя нора хомяка.

В противоположность другим грызунам, впадающим в спячку, хомяк не спит всю зиму непрерывно. Неоднократно отмечались случаи пробуждения и выхода из нор хомяков среди зимы. При раскопке норы хомяка (см. рис. 17) 22 января была найдена кучка свежевыброшенной на снег земли у выхода из норы, повидимому, недавно открывавшейся и снова закрытой хозяином. А. Н. Формозов также наблюдал в окрестностях г. Горького в декабре—феврале при температуре воздуха  $-5$ — $-10^{\circ}$  следы хомяков на снегу, переходивших из одних нор в другие, иногда на расстояния до 100—200 м.

В связи с периодическим пробуждением хомяков в середине зимы характерной особенностью условий их зимовки является наличие запасов корма в специальных камерах, которые поедаются ими во время пробуждения. Запасы корма (зерна ржи, пшеницы, ячменя и овса, клубни картофеля) осенью достигают  $6\frac{1}{4}$  кг, а иногда и больших размеров. О том, что эти запасы действительно поедаются в период спячки, можно судить по зимним раскопкам: в январе в норах обнаружено значительно меньшее количество корма и свежееобглоданные клубни картофеля.

Маленькие серые хомячки, широко распространенные в лесостепной и степной части нашего Союза, совсем не впадают в спячку зимой; так, например, в условиях Украины И. Г. Пидопличко ловил их на снегу и встречал их остатки в погадках и желудках хищных птиц в декабре—феврале. Ю. М. Ралль (1931) наблюдал их передвижения по поверхности земли в Волжско-Уральской степи при температуре  $-16,7-18,1^{\circ}$ .

Зимой 1951—52 и 1952—53 гг. серые хомячки ловились все время в количестве 3,8—5,2% от общего числа грызунов в ильменной подзоне Астраханской области, на том же Бэровском бугре, где с конца июля по март находились в спячке суслики, а с конца октября до марта впадали в оцепенение многочисленные здесь тушканчики—емуранчики (см. табл. 6, по Калабухову, Крючкову, Мокроусову, Пряхину и Тимофееву, 1955).

Таким образом, условия зимы в этом районе были вполне благоприятны для впадения в спячку таких зимоспящих грызунов, как суслики и тушканчики, тогда как серые хомячки оставались активными всю зиму.

Поэтому следует категорически опровергнуть ошибочный взгляд, высказанный в монографии о терморегуляции млекопитающих Слонима (1952), относящего серого хомячка к зимоспящим видам, несмотря на данные, опубликованные Пидопличко (1930) и Ралль (1931) и цитированные ранее в нашей книге (Калабухов, 1936, 1946).

Не впадают в спячку также обитающие в еще более суровых условиях степей Северного Казахстана, Западной Сибири и Забайкалья два других вида хомячков — даурский (*Cricetulus barabensis*) и джунгарский (*C. songarus*), которые не только активны в течение всей зимы (Некипелов, 1941), но и обладают характерным для многих деятельных зимой зверьков и птиц свойством изменять окраску по сезонам, одевая осенью вместо буро-серого белый мех с черной полоской на спине (см. Афонская, 1943).

Наблюдения Некипелова (1941) разъясняют приспособительное значение этой смены окраски у джунгарского и даурского хомячков, ибо в отличие от других активных зимою мышевидных грызунов они не передвигаются под снегом, а бегают по его поверхности, протаптывая дорожки шириной до 4 см, идущие к многочисленным норкам-кладовым с запасами пищи,

находящимися иногда на расстоянии до 200—500 м от жилой норы. Джунгарские хомячки в суровых зимних условиях Северного Казахстана даже размножаются, принося в течение зимы по 1—2 выводка (Крыльцов, 1955).

Из других видов хомяков впадает в спячку предкавказский средний хомячок (*Mesocricetus raddei* Sat.), широко распространенный в степной зоне Предкавказья, вплоть до нижнего течения Кумы на востоке и устья Дона на западе.

Яковлев и Колесников (1954), изучая периодические явления жизни этого вида на левом берегу Дона, близ Ростова, установили значительную изменчивость сроков залегания этих грызунов в спячку и времени их пробуждения из оцепенения как в разные годы, так и в один и тот же сезон. Так, в 1948 г. последних хомячков они наблюдали на поверхности земли 10 ноября, а в 1951 г. ловили их до 10 декабря. Первых пробудившихся от спячки зверьков весной 1949 г. они обнаружили в конце марта, но в то же время при раскопке нор добывали спящих хомячков вплоть до 14—17 апреля.

Раскопка нор предкавказских хомячков в осенне-зимний период показала, что они не готовят себе запасов пищи на зиму, что так характерно для млекопитающих, не впадающих в зимнюю спячку или впадающих в неглубокое оцепенение с перерывами (см. выше для обыкновенного хомяка).

По данным Беме (1935), в Предкавказье эти хомячки запасают в норах на зиму зерно хлебных культур, семена подсолнечника, тыквы и арбузов и картофельные клубни — в количестве до 16 кг, причем часть этих запасов, по наблюдениям Радищева (1924), остается неиспользованной и весной.

Различны сроки залегания в спячку и пробуждения близкого к предкавказскому хомяку южного вида того же рода — малоазиатского хомячка (*Mesocricetus auratus* Waterh), обитающего в СССР в Закавказье и в горной части Дагестана.

По данным Шидловского (1940, стр. 43), длительность спячки хомячка находится в прямой зависимости от высоты его обитания. В нагорной Армении он залегает в спячку в конце октября или в первой декаде ноября, тогда как в Кахетии в первой декаде декабря 1939 г. его обнаружили в норе с небольшим запасом свежей травы в полубудствующем состоянии.

Беме (1925) указывает, что на Хунзахском плато (юго-западная часть Дагестана) хомячки также впадают в спячку в конце октября и просыпаются в марте, причем в период пробуждения поражают наблюдателей своим истощенным видом.

Переходя к явлениям зимней спячки гомойотермных животных — млекопитающих, мы отнюдь не случайно привели первым описание неодинаковой степени проявления способности впадать в оцепенение у хомяков — одной систематической группы грызунов. Именно в ее пределах можно найти виды, обитающие зимой в сход-

ных суровых условиях, однако вовсе не впадающие в оцепенение, как серый, даурский и джунгарский хомячки, виды, впадающие в неглубокую спячку, оцепенение которых сопровождается перерывами и пробуждениями, как обыкновенный хомяк, и, наконец, формы, у которых при определенных внешних условиях оцепенение тянется непрерывно и длительно, как предкавказские хомячки.

Различие в способности заготавливать запасы, ярко выраженное при сравнении трех мелких хомячков, обыкновенного хомяка и предкавказского, также подчеркивает тесную связь между спячкой и кормовыми условиями зимовки животных.

Эта различная степень развития приспособлений, необходимых животным для впадения в спячку, как мы увидим в дальнейшем, ярко выражена у всех других зимоспящих животных.

Приведенные факты опровергают необоснованные и механистические взгляды некоторых биологов (Машталер, 1940, Эмме, 1946) на явления спячки, как на простое сохранение зимоспящими живот-

ными примитивных черт организации, сближающее их с пойкилотермными формами — низшими позвоночными и беспозвоночными.

К грызунам, впадающим в глубокую не прерывающуюся в течение зимы спячку, принадлежат сурки — крупные зверьки, населяющие горные и степные районы Европы и Азии. Был проведен ряд наблюдений за спячкой горного сурка, обитателя высокогорных районов Алып. Живущие на алыпийских лугах на высоте от 2000 до 4000 м над уровнем моря, они здесь же выкапывают норы, ходы которых тянутся иногда на глубину до 2—3 м.

В конце хода расположена камера с гнез-

дом, в которой сурки и проводят период зимней спячки. Подстилка гнезда зимней норы сурка обычно состоит из свежесушенной травы, которую сурки начинают заготавливать со второй половины лета. В каждой норе зимует целая семья сурков, в которую входят обычно взрослые самец и самка и молодые сурки, родившиеся в этом году. Так как гнезда сурков расположены на большой глубине, температура воздуха зимой в них обычно не падает ниже 0°. Продолжительность спячки сурков в зависимости от высоты их обитания различна: в высокогорных районах, где продолжительность зимы больше, чем в долинах, они спят 7—8 месяцев, в долинах период оцепенения несколько короче.

Степные сурки — байбак (рис. 18), встречающийся в степной части нашего Союза, на восток от Днепра до Северного Казахстана, и тарбаган, распространенный в степях Центральной Азии, Монголии и Маньчжурии, также впадают в спячку. Эти зверьки зимуют



Рис. 18. Степной сурок — байбак.



в норах (рис. 19—20), расположенных на глубине от 2 до 5 м и поэтому недоступных промерзанию. Как и альпийские сурки, байбаки впадают в спячку целыми семьями.

В период подготовки к спячке в норы собираются не только самец, самка и молодые сурки, родившиеся в этом сезоне, но иногда и неполовозрелые сурки, родившиеся в предыдущем году. Таким образом в одной норе впадает в спячку от 2 до 7 сурков (Тихвинский, 1934) и даже до 12—15 (Губарь и Дукельская, 1935).

Сроки залегания в спячку и пробуждения для байбаков в южной части нашего Союза установлены целым рядом исследователей. Данные о залегании последних байбаков и пробуждении первых из спячки в Каменной степи (Воронежская область) по Огневу и Воробьеву (1924) следующие:

| Годы           | Засыпание   | Пробуждение |
|----------------|-------------|-------------|
| 1918 . . . . . | 20 сентября | 7 апреля    |
| 1919 . . . . . | 16 "        | 6 "         |
| 1920 . . . . . | 14 "        | 24 марта    |
| 1921 . . . . . | 11 "        | 24 "        |

Таким образом, продолжительность периода спячки составляет от 6 мес. 10 дней до 6 мес. 17 дней. В районах с более холодной и длительной зимой продолжительность спячки больше, что подтверждают точные данные о сроках залегания и пробуждения сурков в 1931—32 гг. в Шихирдановском районе, Чувашской АССР, полученные Тихвинским (1934). В результате наблюдения за 6 семьями сурков было установлено, что залегание в спячку и пробуждение у разных животных происходит в разные сроки. Момент окончательного закрытия нор осенью отмечался в период с 29 августа по 12 сентября, а момент выхода из нор весной у тех же семей — с 9 по 19 апреля.

Итак, продолжительность спячки у разных семей колебалась от 211 до 229 дней, т. е. от 7 мес. и 8 дней до 7 мес. 15 дней. Наблюдения показали также, что семьи, имеющие молодых сурков, васыпали позднее и просыпались раньше на несколько дней, чем семьи, состоявшие только из взрослых сурков. У сибирских сурков ход норы углубляется в землю постепенно, идя в направлении, противоположном склону холма или горы. Глубина расположения

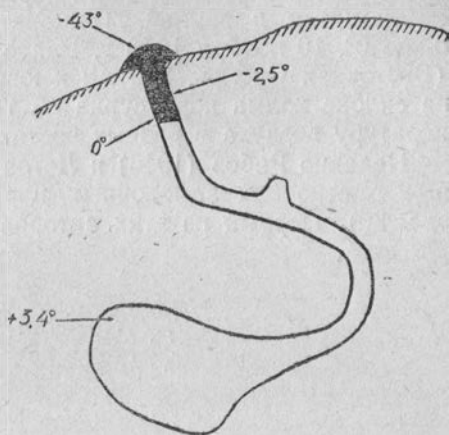


Рис. 19. Распределение температуры в норе тарбагана во время спячки (по Раддэ, 1857).



гнездовой камеры под поверхностью склона колеблется от 2 до 2,5 м. От входа камера удалена на 5—6 м. Диаметр камеры — около 70 см. Выходная часть норы на протяжении 4—5 м забивается камнями и землей. Температура воздуха в норе не падает ниже 0°. 10 ноября 1856 г. Раддэ раскопал в окрестностях Соктуя (Восточная Сибирь, 200 км к югу от Нерчинска) расположенную на склоне холма нору сурка — тарбагана, измеряя при этом температуру воздуха в разных частях норы (Раддэ, 1857).

Недавно Рябов (1946) и Летов (1950) опубликовали новые данные о строении зимовочных нор забайкальских тарбаганов (см. рис. 20). Первый из этих авторов провел также измерения темпе-

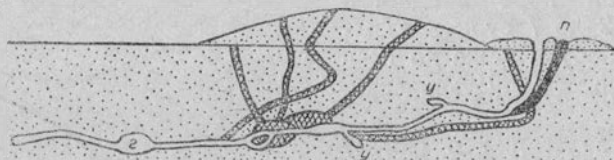


Рис. 20. Строение зимовочной норы тарбагана. Разрыта весной: г — гнездовая камера, п — зимняя пробка у — уборные (по Летову, 1950).

ратуры в 12 гнездах со спящими грызунами и обнаружил, что при колебаниях температуры воздуха на поверхности земли от  $-41^{\circ}$  до  $-4^{\circ}$  температура воздуха в гнезде изменялась всего от  $+4$  до  $+8^{\circ}$ .

| Дата             | Температура<br>воздуха | Температура<br>в гнезде |
|------------------|------------------------|-------------------------|
| 9 января . . . . | $-41^{\circ}$          | $+7^{\circ}$            |
| 11 " . . . .     | $-36^{\circ}$          | $+6^{\circ}$            |
| 20 февраля . . . | $-18^{\circ}$          | $+4^{\circ}$            |
| 28 " . . . .     | $-11^{\circ}$          | $+8^{\circ}$            |
| 2 марта . . . .  | $-12^{\circ}$          | $+8^{\circ}$            |
| 6 " . . . .      | $-8^{\circ}$           | $+4^{\circ}$            |
| 10 " . . . .     | $-6^{\circ}$           | $+6^{\circ}$            |
| 15 " . . . .     | $-6^{\circ}$           | $+8^{\circ}$            |
| 18 " . . . .     | $-7^{\circ}$           | $+7^{\circ}$            |
| 21 " . . . .     | $-4^{\circ}$           | $+6^{\circ}$            |
| 2 октября . . .  | $-5^{\circ}$           | $+6^{\circ}$            |
| 6 апреля . . . . | $-9^{\circ}$           | $+5^{\circ}$            |

Тарбаганы залегают в спячку целыми семьями. Число зимующих в одной норе зверьков колеблется от 2 до 16. Рябов (1946), раскопав 12 зимних нор, находил в них от 3 до 6 грызунов, в среднем 4,4 сурка на нору.

Этот вид сурков также не делает запасов.

Время залегания в спячку зависит не только от широты местности, но и от распространения по вертикали. В горных районах, на альпийских лугах гор Азин, сурки спят более долгий срок, чем в долинах. В Кош-Агачском районе (Алтай) спячка сурков тянется

с конца сентября до начала апреля, т. е. около 7 месяцев (Корзинкина, 1935). В окрестностях Томска Г. Иогансен (1920) наблюдал не вставших еще в спячку сурков 19 октября и отметил их пробуждение 11 апреля. В Северо-Восточной Сибири сурки проводят в спячке от 8 до 8,5 мес. (Огнев, 1926).

Длительность периода залегания в спячку, по Рябову (1946), зависит от температурных условий осени. Поэтому залегание сурков в Забайкалье происходило:

| Годы           | Начало     | Конец     | Длительность |
|----------------|------------|-----------|--------------|
| 1940 . . . . . | 9 сентября | 6 октября | 29 дней      |
| 1941 . . . . . | 27 "       | 9 "       | 13 "         |
| 1942 . . . . . | 12 "       | 18 "      | 36 "         |
| 1943 . . . . . | 21 "       | 8 "       | 18 "         |

Янушко (1951) приводит данные о спячке среднеазиатского сурка Мензбира (*Marmota Menzbieri Kasch.*), обитающего на альпийских лугах Западного Тянь-Шаня, где этот вид был обнаружен впервые проф. Д. Н. Кашкаровым и назван им в честь известного русского зоолога М. А. Мензбира<sup>1</sup>.

Активность этих сурков резко сокращается со второй половины августа, а со середины сентября они уже начинают впадать в спячку, изнутри забивая свои норы землей. Тем не менее, в теплые дни единичные зверьки наблюдались на поверхности земли еще до 20 октября.

Просыпаются сурки, когда еще лежит снег, и Янушко наблюдал иногда их выход из нор через слой снега. Сроки пробуждения отдельных зверьков (как и залегания) на разной высоте, на северных и южных склонах и т. д. значительно колеблются — от середины марта до середины апреля.

Иногда сурки Мензбира зимуют не в тех норах, в которых они обитают летом, видимо, в связи с перекочевками в поисках корма, характерными и для других горных видов сурков.

Суслики — грызуны, близкие по строению тела и образу жизни к суркам, широко распространенные в горных, лесостепных, степных и пустынных районах Европы, Азии и Америки, также впадают в зимнюю спячку. Так как эти зверьки, встречаясь в большом количестве, играют важную роль в жизни человека, являясь вредителями сельского хозяйства и распространителями чумы, условия их спячки в природе изучены довольно детально.

Большинство видов сусликов, встречающихся в степных районах нашего Союза, начинает рыть зимние норы в начале лета. В отличие от сурков каждый суслик зимует в отдельной норе. Вначале вырывается наклонный ход, идущий на глубину от 1 до 1,5 м и

<sup>1</sup> И. Лаптев (1951) в статье о Н. Ф. Кашенко ошибочно включил сурка Мензбира в число видов животных, описанных этим зоологом (см. Уч. зап. Томск. гос. университета, 15, стр. 62).

заканчивающийся шарообразной камерой с гнездом. Затем от этой камеры вырывается другой ход, сначала горизонтальный, а затем поднимающийся вверх и оканчивающийся тупиком на глубине 30—40 см от поверхности. Земля из вертикального хода идет на забивку наклонного (рис. 21). Таким образом, суслик впадает в спячку, закрыв старый ход и подготовив новый, который он открывает весной. Поэтому весной суслики всегда появляются из вертикальных выходов. Так как эти выходы открываются ими изнутри, у выхода вертикальной норы никогда не бывает кучки земли. Впервые этот способ приготовления зимовочной норы был отмечен В. Э. Мартино (1915), изучавшим образ жизни широко распростра-

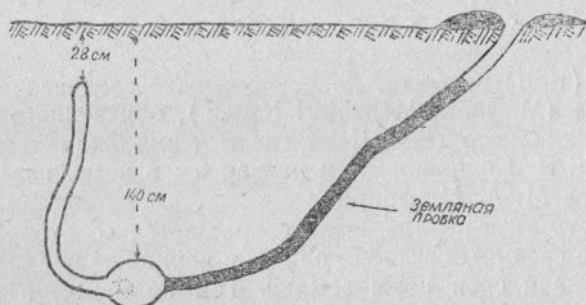


Рис. 21. Зимняя нора малого суслика. Разрыта в августе 1927 г. (по Калабухову, 1936).

ненного в наших степях малого суслика. Эту особенность образа жизни сусликов и строения их «весенних» нор можно использовать при подсчете числа проснувшихся из спячки грызунов (см. Варшавский, 1952, Лисицын и Миронов, 1953).

Однако этот способ достоверен лишь в первые дни после пробуждения сусликов, так как одни из них в дальнейшем погибают от разных причин, в частности, становятся добычей хищных птиц и млекопитающих, другие покидают зимовочные норы и поселяются в новых (см. Ралль, 1934) и, наконец, даже те грызуны, которые остаются обитателями «веснянок», как, например, самки перед появлением молодняка, иногда делают из нор запасные вертикальные выходы. По всем этим причинам число «веснянок» уже не соответствует числу сусликов вскоре после пробуждения основной массы грызунов, и цифры учета, полученные по «веснянкам», будут значительно выше, чем действительная плотность сусликов на той же площади.

Об этом несоответствии числа открытых «веснянок» количеству пробудившихся от спячки сусликов говорят данные детальных наблюдений Лисицына и Карпушева (1954), отлавливавших этих зверьков в 1951—1952 гг. на учетных площадках после появления на них «веснянок» (табл. 5).

Таблица 5

Появление „веснянок“ малого суслика в течение периода его активности (по Лисицыну и Карлушеву, 1954)

| Месяц            | Декада | 1951 г., Утта<br>9 га—127 сусликов | 1952 г., Халхута<br>5 га—41 суслик |
|------------------|--------|------------------------------------|------------------------------------|
| Март . . . . .   | I      | —                                  | 3                                  |
|                  | II     | 20                                 | 15                                 |
|                  | III    | 38                                 | 20                                 |
| Апрель . . . . . | I      | 17                                 | 2                                  |
|                  | II     | 4                                  | —                                  |
|                  | III    | —                                  | —                                  |
| Май . . . . .    | I      | —                                  | —                                  |
|                  | II     | —                                  | —                                  |
|                  | III    | 3                                  | —                                  |
| Июнь . . . . .   | I      | 7                                  | 1                                  |
|                  | II     | 12                                 | —                                  |
|                  | III    | 2                                  | —                                  |
| Июль . . . . .   | I      | 1                                  | —                                  |

Приведенные в табл. 5 данные подтверждают, что действительно период пробуждения сусликов весной (в зависимости от их пола, возраста, степени упитанности и других причин, на которых мы остановимся подробнее в главе III этой книги), может растянуться почти на месяц. Эпштейн (1954) указывает, что пробуждение сусликов на «Черных землях» в 1949 г. происходило в течение 35 дней, в 1950 г. — 32 дня, в 1951 г. — 19 дней, в 1952 г. — 35 дней, в 1953 г. — 43 дня и в 1954 г. — 25 дней. В 1948 г., когда первые грызуны проснулись особенно рано (см. стр. 56), период пробуждения здесь растянулся до 43 дней. После него «веснянки» не появляются вплоть до времени расселения молодняка и залегания в спячку взрослых зверьков, когда резко возрастает роющая активность всех сусликов; раскопка новых или ремонт старых нор иногда сопровождается сооружением вертикальных выходов из них, полностью выведенных на поверхность земли.

Отлов сусликов капканами около всех ранее обнаруженных «веснянок», разумеется, не препятствовал набеганию на эти небольшие площадки (9 и 5 га — т. е.  $300 \times 300$  м и  $200 \times 250$  м) с прилегающей территории как расселившихся молодых сусликов, так и сооружавших зимовочные норы взрослых самцов и самок, чего не учли Лисицын и Карлушев.

У сусликов, живущих на склонах холмов и гор, вертикального выхода часто не бывает, и они выходят весной через наклонный ход. Из иных особенностей строения зимовочных нор необходимо отметить также интересные приспособления, защищающие сусликов от затопления в момент открывания норы весной талой водой. Эти

приспособления — расположение камеры выше входа в нору у малого суслика, обитающего на склонах Бэровских бугров (по наблюдениям И. М. Мамонтова), «водоотводные каналы», описанные для неарктического колумбийского суслика, и «спасательные камеры», найденные у этого же вида и у сибирского длиннохвостого суслика (рис. 22). Характерно, что эта особенность строения нор отмечена у двух последних, близких видов сусликов, живущих преимуще-

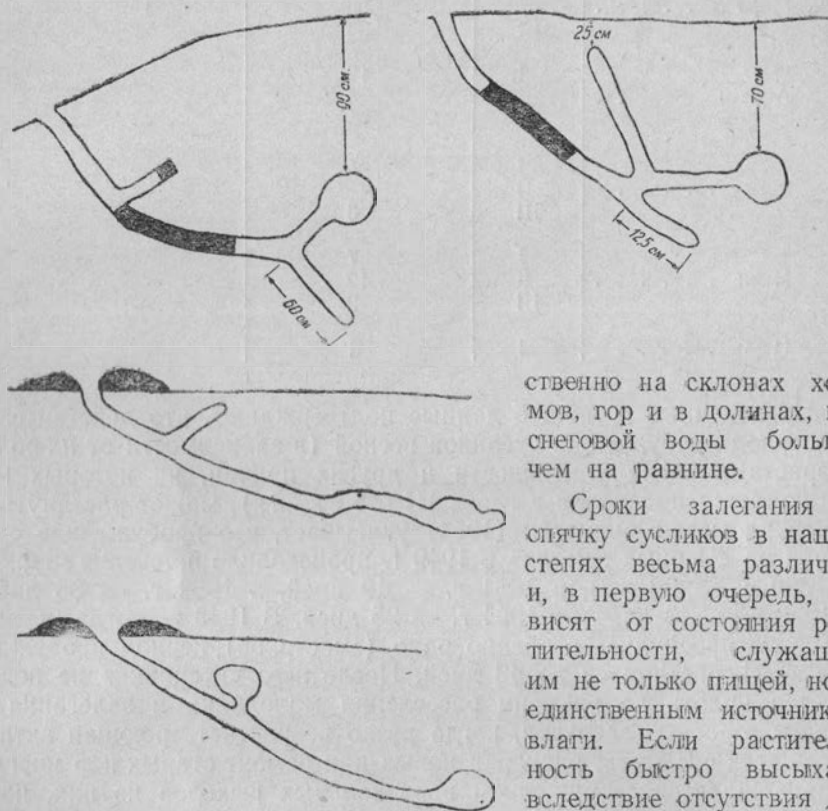


Рис. 22. Приспособления в норах сусликов, защищающие их от заливания весной талой водой. Внизу — спасательные камеры у сибирского длиннохвостого суслика. Навверху — водоотводные каналы у колумбийского суслика.

ственно на склонах холмов, гор и в долинах, где снеговой воды больше, чем на равнине.

Сроки залегания в спячку сусликов в наших степях весьма различны и, в первую очередь, зависят от состояния растительности, служащей им не только пищей, но и единственным источником влаги. Если растительность быстро высыхает вследствие отсутствия дождей, суслики впадают в спячку в июне — июле; если же выпадающие дожди сохраняют растения в свежем состоянии, залегание в спячку про-

исходит в августе — сентябре. Таким образом у сусликов зимней спячке иногда предшествует «летняя». Условия этого своеобразного явления мы опишем в дальнейшем. Срок залегания сусликов в спячку зависит не только от широты местности и климатических условий лета, но и от пола и возраста грызунов. Как показали наблюдения целого ряда исследователей, раньше всех



в спячку впадают обычно взрослые самцы. Так, например, у малого суслика в степях Юго-Востока Европейской части СССР самцы исчезают с поверхности земли в начале июня. Затем, после окончания кормления молодых и подготовки зимних нор — в июле — в спячку впадают взрослые самки. И, наконец, позднее всех залегают молодые зверьки, родившиеся в этом году. Эта разница в сроках залегания взрослых самцов и молодняка составляет от 1,5 до 2 месяцев.



Рис. 23. Суслик в норе во время спячки.

Срок пробуждения сусликов от спячки связан с освобождением земли от снега, и поэтому пробуждение зверьков на склонах холмов, обращенных к северу и поэтому дольше покрытых снегом, происходит позднее, чем на склонах, обращенных на юг и обогреваемых солнцем в течение дня, причем эта разница достигает 13—20 дней. Сроки пробуждения сусликов также зависят от их пола и возраста (Калабухов, 1936, 1946).

Первыми пробуждаются самцы, позднее выходят из спячки самки.

Шейкина (1955) в своей интересной работе, выполненной в 1949 году в Западном Казахстане, показала, что массовое пробуждение взрослых самцов происходит на несколько дней ранее, чем взрослых самок, а последних — ранее, чем перезимовавших молодых грызунов.

В 1935, 1944 и 1948 гг. в связи с ранней весной в Ростовской и Сталинградской областях и Ставропольском крае малые суслики проснулись от спячки в конце января — начале февраля. Лавровский и Шатас (1948) и Рашкевич (1949) приводят такие сроки пробуждения сусликов в эти годы:

|                 |            |                 |            |
|-----------------|------------|-----------------|------------|
| 1933 г. . . . . | 20 марта   | 1945 г. . . . . | 17 марта   |
| 1935 г. . . . . | 18 февраля | 1946 г. . . . . | 23 февраля |
| 1942 г. . . . . | 27 марта   | 1948 г. . . . . | 20 января  |
| 1944 г. . . . . | 5 февраля  |                 |            |

Эпштейн (1955) указывает следующие сроки пробуждения малых сусликов разного пола на «Черных землях» Астраханской области в разные годы (см. также рис. 24).

| годы           | Пробуждение первых<br>грызунов |            | Последний срок<br>пробуждения |
|----------------|--------------------------------|------------|-------------------------------|
|                | самцы                          | самки      |                               |
| 1948 . . . . . | 22 января                      | 5 февраля  | 5 марта                       |
| 1950 . . . . . | 24 февраля                     | 28         | 27                            |
| 1951 . . . . . | 7 марта                        | 13         | 25                            |
| 1952 . . . . . | 22 февраля                     | 26 февраля | 27                            |
| 1953 . . . . . | 19                             | —          | 2 апреля                      |
| 1954 . . . . . | 19 марта                       | —          | 12                            |

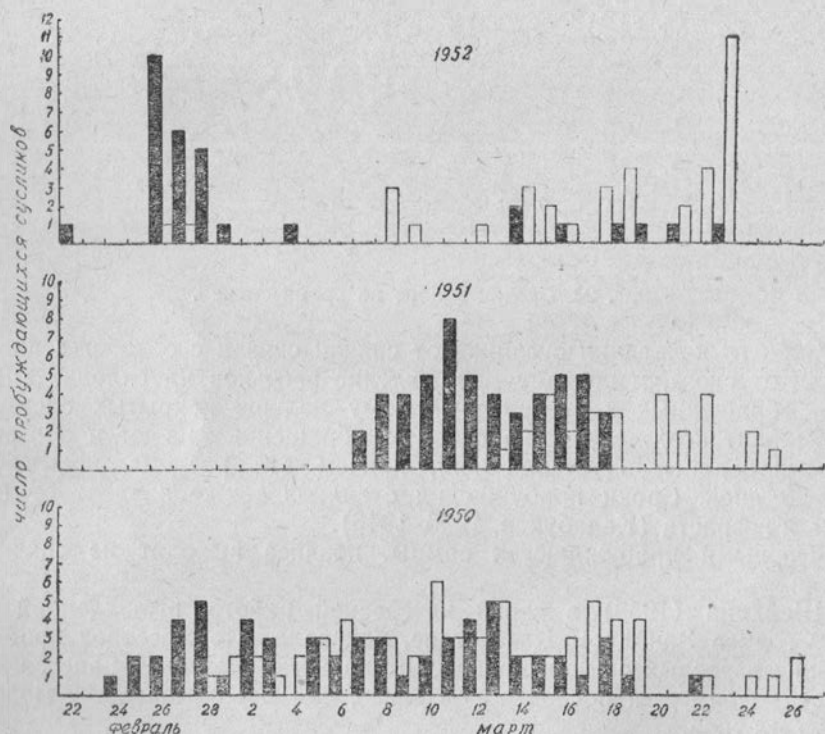


Рис. 24. Сроки пробуждения самцов и самок сусликов (по Эпштейну, 1955).

■ самцы, □ самки.

В зависимости от всех этих колебаний в сроках залегания и пробуждения спячка сусликов даже в те годы, когда они не впадают в «летнюю спячку», тянется от 200 до 250 дней, т. е. от 6,5 до 7 месяцев. Так, по Шоу (1925), у колумбийского суслика эти колебания в продолжительности спячки составляют от 204 до 238 дней, по Раллю, Флегонтовой и Шейкиной (1933), для малого суслика

в условиях Западного Казахстана — от 215 до 250 дней. Так как суслики проводят период спячки в полном оцепенении, не пробуждаясь периодически, как хомяки, они обычно не собирают на зиму никаких запасов. Лишь некоторые виды, как, например, населяющий горы и степи Сибири от Алтая до Сихотэ-Алиня и до Камчатки длиннохвостый суслик, производят осенью заготовку корма и складывают его в норе, но обычно они поедают этот корм уже после пробуждения, когда на поверхности земли еще нет достаточного количества пищи. Запасы корма у этого суслика, по наблюдениям Плятер-Плохоцкого (1934), достигают 6 кг зерна (пшеницы, гречи, ячменя и льна). Эти суслики залегают в спячку довольно поздно, так, А. Н. Формозов наблюдал в Монголии их активными еще 25 сентября, хотя накануне выпал большой снег и температура воздуха утром была  $-17,5^{\circ}$ .



Рис. 25. Бурундук.

Из грызунов, близких к сусликам и суркам, в зимнюю спячку впадают также бурундуки — красивые коричнево-рыжие зверьки с 5 черными полосками на спине и длинным пушистым хвостом (рис. 25). Этот грызун, широко распространенный по таежной части нашего Союза, — начиная с Башкирии и Горьковской области и кончая Дальним Востоком, — роет свои норы под корнями деревьев и пней и в них проводит в спячке 5—6 месяцев (с октября по март). Характерной для бурундука является заготовка



Рис. 26. Соня-полчек.

на зиму запасов корма: кедровых орехов и вблизи от посевов — зерен пшеницы, ячменя и подсолнухов. Эти запасы достигают иногда 8 кг. Видимо, этот корм поедается бурундуком во время кратковременных перерывов спячки, происходящих, по данным Плятер-Плохоцкого, в теплые дни.

Из других грызунов впадают в спячку сони, тушканчики и близкие к тушканчикам маленькие зверьки — мышевки. В лесных и лесостепных районах нашего Союза живут четыре вида сонь: большая, размером несколько меньше крысы, одноцветно окрашенная

соня-полчек (рис. 26), встречающаяся в Западной Европе, в Европейской части СССР, на Кавказе и в Закавказье; светлокоричневая с черными полосками, идущими от носа через глаза к ушам, лесная соня, распространенная там же, где и полчек, кроме того, встречающаяся на Алтае и в горах Средней Азии; похожая на лесную по окраске, но не имеющая такого пушистого хвоста садовая соня и, наконец, маленькая, серовато-коричневая орешниковая соня.

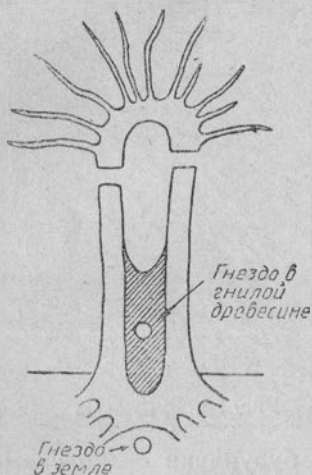


Рис. 27. Зимние гнезда соня-полчка в гнилом стволе ивы и под ее корнем (по Спангенбергу).

Два последних вида встречаются в лесных и лесостепных районах Европейской части СССР и в Западной Европе. Эти зверьки живут летом в дуплах деревьев, в необитаемых гнездах птиц и в выстроенных ими самими лиственных гнездах, а на зиму прячутся в места, более укрытые от холода. Часто они прячутся под корни пней и деревьев, прорывая по ходу корней норки в земле глубиной от 40 до 100 см. Спангенберг (1930) указывает, что в Закавказье полчек часто устраивает свое зимнее гнездо под корнями деревьев, прорывая туда ход из дупла через прогнившую древесину (рис. 27). В таких гнездах Спангенберг находил в Закавказье в январе и феврале 1925 г. по нескольку экземпляров полчков, находившихся в спячке.

Прячутся сони также в кучи сухих листьев, скопляющихся в кустарнике, в мох, иногда их находят в сооружениях человека, в соломенных и камышевых крышах, скирдах сена и т. д. Сроки впадения в спячку и пробуждения сонь в условиях нашей страны мало изучены.

Спангенберг в окрестностях Ленкорани (Закавказье) находил в 1929 г. полчков в состоянии спячки еще 4, 14 и 23 мая, и только с 29 мая ему стали встречаться проснувшиеся полчки. В 1933 г. в этом же районе Спангенберг поймал первого полчка 30 мая, массовый выход этих зверьков наблюдался 14 июня. Залегание в спячку в Закавказье происходит в ноябре. Таким образом, продолжительность спячки полчков равна примерно 6 месяцам. Пробуждение лесных сонь происходит в равнинной части Советского Союза в апреле. Спангенберг (1925) в окрестностях ст. Водяной Южн. ж. д. (Харьковская обл.) в мае 1923 г. находил этих зверьков уже активными и наблюдал их течку. Залегание в спячку лесных сонь происходит в конце сентября. Спангенберг (1925) встречал взрослых и молодых сонь в 1923 г. в активном состоянии до конца августа. Пидопличко (1930) приводит случай поимки *Duromys nitedula*

в окрестностях г. Умани 29 августа 1927 г. Мне и В. В. Раевскому удалось проследить ход залегания лесных сонь в спячку в Тарасовском районе, Каменской области, в 1926 году. В 1925 году, работая в этом районе до 2 сентября, мы неоднократно ловили зверьков до 1 сентября включительно. В 1926 г. сони встречались нами и ловились также в течение всего августа и в первой половине сентября. Последние два зверька были пойманы 11 сентября, и с этого срока мы уже не встречали их ни разу и не находили никаких других следов их активности. Ниже приводятся данные, характеризующие встречаемость лесных сонь в августе, сентябре и октябре 1926 г.

| Период                      | Число пойманных<br>или встреченных сонь |
|-----------------------------|-----------------------------------------|
| С 1 по 15 августа . . . . . | 18                                      |
| „ 16 „ 31 „ . . . . .       | 16                                      |
| „ 1 „ 11 сентября . . . . . | 6                                       |
| „ 12 „ 30 „ . . . . .       | 0                                       |
| „ 1 „ 16 октября . . . . .  | 0                                       |

Имеются данные о том, что иногда лесные сони пробуждаются зимой во время оттепелей.

Сроки впадения в спячку орешниковой и садовой сонь, которые встречаются значительно реже, чем два предыдущих вида, совершенно не изучены. В Московской области орешниковая соня впадает в спячку, повидимому, в конце августа — начале сентября. Б. П. Мантейфель нашел этого зверька в спячке в гнезде, лежащем на земле среди мха и сухих листьев, в конце августа 1923 г. в окрестностях г. Серпухова. 12 сентября 1934 г. орешниковая соня была найдена спящей в куче сухих листьев в смешанном лесу с подлеском из орешника в окрестностях дер. Федосино (близ ст. Переделкино, Брянской ж. д., Московской обл.). В то же время А. Н. Формозов (1925) нашел 4 молодых активных орешниковых сонь в гнезде 8 сентября 1922 г. в окрестностях г. Горького.

Сроки появления из спячки орешниковой сонь также не изучены. Во всяком случае в конце апреля и начале мая этот зверек уже активен. Садовая соня, по данным А. Н. Формозова, иногда бывает активна зимой.

Тушканчики, встречающиеся в степной части нашего Союза, большой земляной заяц и емуранчик, по наблюдениям Фенюка (1929), проводят зимнюю спячку поодиночке в норах, глубина которых больше глубины летних нор, доходя для большого земляного зайца до 220 см.

Пробуждение этих зверьков происходит, как только стает снег, т. е. в те же сроки, что и у сусликов, — в марте для степей Юго-Востока СССР. При ранней весне тушканчики пробуждаются ино-



гда даже в конце февраля. Залегание в спячку тушканчиков происходит, повидимому, значительно позднее, чем у сусликов, а именно в конце сентября и даже начале октября. Так, в 1927 и 1928 гг. Фенюк наблюдал активных земляных зайцев и емуранчиков до 25—30 сентября. Мне и В. В. Раевскому в 1926 г. в Тарасов-



Рис. 28а. Тушканчики: А — тарбаганчик, Б — большой земляной заяц, В — мохноногий тушканчик, Г — емуранчик.

ском районе, Каменской области, приходилось встречать и ловить земляного зайца до конца сентября.

Фенюк приводит также данные о раскопке нор со спящими большими тушканчиками в декабре—январе. Зверьки находились в состоянии спячки в гнезде, расположенном на глубине от 100 до 250 см, сидя спиной к выходу, свернувшись в клубок и совершенно оцепенев.

Советским исследователям удалось установить, что в пределах довольно специализированной группы тушканчиков имеются ви-

ды, резко отличающиеся особенностями протекания спячки:

а) степные виды, впадающие в спячку лишь с наступлением холодов, — например, большой и малый тушканчики (*Allactaga jaculus* и *A. elater*) и земляной зайчик — тарбаганчик (*Alactagulus acoution*);

б) виды песчаных биотопов, впадающих в оцепенение несколько ранее, например, мохноногий тушканчик (*Dipus sagitta*), емуранчик

(Scirtopoda telum) и тушканчик Лихтенштейна (*Eremodipus Lichtensteinii*);

в) южные виды, или географические формы видов песчаных пустынь, совсем не впадающие в спячку, как южный мохноногий тушканчик (*Dipus sagitta*) и гребнепалый (*Paradipus stenodactylus*) в Юго-Восточных Кара-Кумах.

Эти особенности связаны и с другими приспособлениями к условиям существования. Первая группа — тушканчики с пятипалой задней конечностью, вторая и третья — зверьки с тремя пальцами на задних лапках и с жесткими щетками волос на них, облегчающими передвижение по сыпучему песку. Для первой и второй групп характерно сооружение в осенний период зимовочных нор или спе-

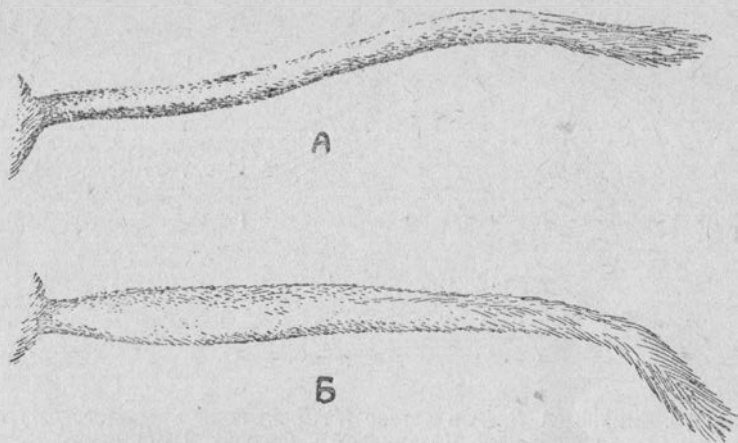


Рис. 286. Запас жира под кожей хвоста у емуранчиков. А—хвост тощего зверька, Б—хвост грызуна с запасом жира (по фото М. В. Воинственского).

циальных «камер спячки», а также накопление значительных запасов жира. Емуранчик к осени накапливает столько жира под кожей, что его хвост утолщается (рис. 286).

Различие в поведении географических форм одного и того же вида обнаружили Казанцева и Фенюк (1937) и Виноградов и Аргиропуло (1938), изучавшие мохноногих тушканчиков,— первые — в Волжско-Уральских песках (Новый Ушатаган, Западный Казахстан), а вторые — в Юго-Восточных Кара-Кумах (Репетек, Туркменская ССР). Северные тушканчики осенью, еще обитая в неглубоких летних норах, сооружают себе в глубине песчаных холмов зимние убежища (рис. 29). В Кара-Кумах же они круглый год живут в норах, гнезда которых расположены на глубине 2,5—3 м, что защищает их от разрушения при сдувании песка, способствуя и то же время поддержанию в них прохлады летом и, наоборот, температуры не ниже  $+15^{\circ}$  зимой.

В Западном Казахстане в оцепенение впадают не все зверьки сразу. В 1935 году вблизи Нового Уштагана, когда все взрослые грызуны залегли в спячку между 30 октября и 8 ноября, а 13 и 17 ноября были раскопаны зимние норы со спящими зверьками (см. рис. 29, А и В), часть молодых грызунов оставалась активной еще 17 ноября, хотя температура ночью падала до  $-17^{\circ}$  и песок промерзал на глубину 15—20 см (Казанцева и Фенюк, 1937).

В Кара-Кумах же Виноградов и Аргиролуло (1938) и Стальмакова (1945) наблюдали мохноногих и гребнепалых тушканчиков активными в самое холодное время года — ноябре—январе, при понижении температуры воздуха ночью до  $-20,7-26,8^{\circ}$ .

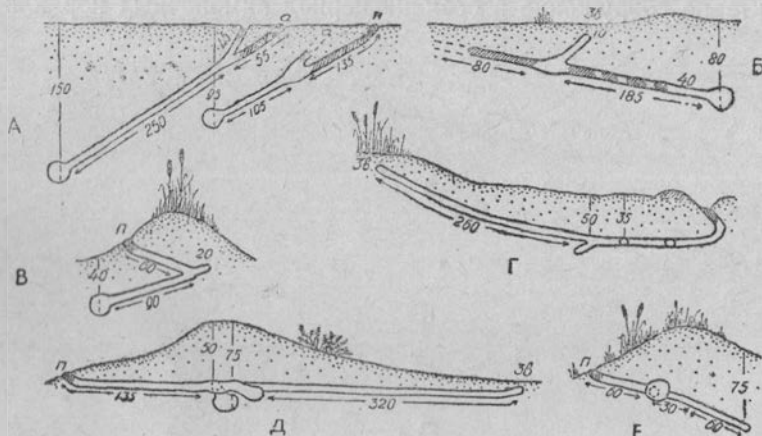


Рис. 29. Зимние (А, Б, В) и летние (Г, Д, Е) норы мохноногого тушканчика (по Казанцевой и Фенюку, 1937).

Эти авторы связывают отсутствие спячки у мохноногого и гребнепалого тушканчиков в Кара-Кумах с передвижением сдуваемого ветром песка, неминуемо приводящим к разрушению их нор. Отмечено также отсутствие у них жировых резервов. Обитающий здесь же тушканчик Лихтенштейна, сооружая свои норы в зарослях кустарников, на уплотненной почве, впадает в спячку.

При изучении в течение 1951, 1952 и 1953 гг. особенностей образа жизни грызунов в ильменной подзоне Правобережья Волги (Калабухов, Крючков, Мокроусов, Пряхин и Тимофеев, 1955) было обнаружено, что три обитающих там совместно мелкие тушканчики — пятипалые: тарбаганчик (*Alactagulus acontion*) и малый тушканчик (*Allactaga elater*), а также трехпалый емуранчик (*Scirtopoda telum*) — впадают в спячку в разное время года<sup>1</sup> (см. табл. 6).

<sup>1</sup> Еще два вида встречающихся здесь крупных тушканчиков — большой и мохноногий — добывались лишь единичными экземплярами и поэтому не включены в таблицу 6.

Таблица 6

Встречаемость емуранчиков, тарбаганчиков и малых тушканчиков в разные периоды (согласно данным отлова капканами, по Калабухову, Крючкову, Мокроусову, Прахину и Тимофееву, 1955)

|                            |      | 1951 г.         |                             |                        |                      |                  |                   | 1952 г.            |                        |                   |                |                   |                    | 1953 г.           |                   |                        |                   |                    |                        |                    |
|----------------------------|------|-----------------|-----------------------------|------------------------|----------------------|------------------|-------------------|--------------------|------------------------|-------------------|----------------|-------------------|--------------------|-------------------|-------------------|------------------------|-------------------|--------------------|------------------------|--------------------|
|                            |      | с 14 по 17 июля | с 31 августа по 5 сен. твля | с 26 сен. по 5 октября | с 31 ок. по 6 ноября | с 1 по 5 декабря | с 21 по 26 января | с 24 по 29 февраля | с 29 марта по 4 апреля | с 27 по 31 апреля | с 5 по 12 июля | с 9 по 16 октября | с 18 по 24 октября | с 6 по 13 декабря | с 9 по 19 февраля | с 28 марта по 4 апреля | с 10 по 16 апреля | с 29 мая по 2 июня | с 27 апреля по 25 июля | с 23 по 30 октября |
| Добыто всего грызунов. . . |      | 283             | 148                         | 492                    | 118                  | 43               | 43                | 103                | 218                    | 77                | 325            | 762               | 62                 | 187               | 50                | 110                    | 417               | 277                | 831                    | 156                |
| Емуран-<br>чиков           | абс. | 248             | 85                          | 224                    | 0                    | 0                | 0                 | 0                  | 154                    | 53                | 222            | 463               | 38                 | 0                 | 0                 | 41                     | 357               | 238                | 679                    | 2                  |
|                            | в %  | 87,1            | 57,0                        | 45,3                   | 0,0                  | 0,0              | 0,0               | 0,0                | 70,6                   | 68,8              | 62,2           | 60,7              | 61,2               | 0,0               | 0,0               | 37,2                   | 85,6              | 85,9               | 81,7                   | 1,2                |
| Тарбаган-<br>чиков         | абс. | 2               | 1                           | 8                      | 14                   | 1                | 0                 | 0                  | 7                      | 1                 | 1              | 30                | 1                  | 1                 | 0                 | 0                      | 7                 | 3                  | 3                      | 8                  |
|                            | в %  | 0,8             | 0,7                         | 1,7                    | 12,0                 | 2,4              | 0,0               | 0,0                | 3,2                    | 1,3               | 0,3            | 3,9               | 1,6                | 0,6               | 0,0               | 0,0                    | 1,9               | 1,1                | 0,3                    | 5,1                |
| Малых<br>тушкан-<br>чиков  | абс. | 2               | 0                           | 0                      | 0                    | 0                | 0                 | 0                  | 0                      | 0                 | 2              | 2                 | 2                  | 0                 | 0                 | 1                      | 6                 | 2                  | 2                      | 17                 |
|                            | в %  | 0,8             | 0,0                         | 0,0                    | 0,0                  | 0,0              | 0,0               | 0,0                | 0,0                    | 0,0               | 0,6            | 0,2               | 3,2                | 0,0               | 0,0               | 0,9                    | 1,4               | 0,7                | 0,2                    | 10,9               |

Преобладающий здесь вид — емуранчик залегает в спячку в конце октября, в то время как тарбаганчики и малые тушканчики встречаются до ноября, а тарбаганчики — даже до начала декабря. В этот период мы ловили и наблюдали тарбаганчиков и в других районах Правобережья Волги, например, в окрестностях поселков Трусово, Приволжье и Тинаки, хотя обычные здесь емуранчики исчезали с поверхности земли в конце октября.

Таким образом, продолжительность спячки емуранчиков в этой зоне составляет около 4,5 месяцев (ноябрь, декабрь, январь, февраль и первая половина марта (см. табл. 6), а тарбаганчиков — всего три месяца (вторая половина декабря, январь, февраль и первая половина марта).

Н. Я. Мокроусов, в течение октября 1952 г. наблюдая в вечерние часы (21—23 ч.) встречаемость разных видов тушканчиков с автомобиля, проследил ход залегания емуранчиков в спячку на этом же участке (табл. 7).

Проведенные Г. А. Кондрашкиным в Астраханской области и Г. Н. Скворцовым в Туркменистане наблюдения над условиями зимовки тарбаганчиков говорят о тесной зависимости сроков впадения в спячку и пробуждения этих тушканчиков от температуры среды.

Таблица 7

Залегание емуранчиков в спячку в октябре 1952 г.  
(по Н. Я. Мокроусову)

| Числа<br>месяца | Маршрут<br>в км | Встречено тушканчиков разных видов |                                          |                           |                    |
|-----------------|-----------------|------------------------------------|------------------------------------------|---------------------------|--------------------|
|                 |                 | Емуран-<br>чиков                   | Больших<br>тушкан-<br>чиков <sup>1</sup> | Малых<br>тушкан-<br>чиков | Тарбаган-<br>чиков |
| 12              | 16,0            | 14                                 | 7                                        | 0                         | 3                  |
| 14              | 12,5            | 9                                  | 6                                        | 0                         | 9                  |
| 21              | 12,5            | 2                                  | 0                                        | 2                         | 4                  |
| 25              | 15,0            | 0                                  | 1                                        | 0                         | 4                  |

Эти исследователи установили, что тарбаганчики впадают в спячку не в гнездовой камере, расположенной относительно глубоко, в непромерзающем слое почвы, а в поверхностно устроенных «камерах спячки» (см. рис. 30). Скворцов (1955), раскопав 33 норы с гнездовыми камерами и тарбаганчиками во время спячки, ни в одной из них не нашел грызунов, обнаружив их в спящем или в активном состоянии в «камерах спячки». О небольшой глубине этих специальных убежищ говорит таблица 8.

<sup>1</sup> Значительная встречаемость больших тушканчиков при учете с автомобиля объясняется тем, что этот вид обитает здесь преимущественно на плотных почвах — по берегам водоемов, по которым (обычно между Бэровскими буграми) проложены и дороги.





Таблица

Глубина расположения гнездовых камер и „камер спячки“  
у тарбаганчиков (по Сковрцову, 1955)

|                                                 | Все-<br>го | На глубине в см |       |       |       |       |       | Сред-<br>нее |
|-------------------------------------------------|------------|-----------------|-------|-------|-------|-------|-------|--------------|
|                                                 |            | 30—40           | 41—50 | 51—60 | 61—70 | 71—80 | 81—90 |              |
| Гнездовые камеры . . .                          | 33         | —               | —     | 9     | 10    | 9     | 5     | 68,0         |
| „Камеры спячки“ со спя-<br>щими зверьками . . . | 21         | 8               | 12    | 1     | —     | —     | —     | 41,5         |
| „Камеры спячки“ с ак-<br>тивными зверьками .    | 8          | 3               | 4     | 1     | —     | —     | —     | 42,8         |

Кондрашкин (1955) обнаружил в некоторых норах по 2—3 «камеры спячки», расположенные на разной глубине (см. рис. 30 А).

«Камеры спячки», по данным Г. Н. Сковрцова, не содержат никакой подстилки, и, будучи расположены в поверхностном слое почвы, охлаждаются скорее, чем гнезда, находящиеся на более значительной глубине. Об этом говорят наблюдения этого автора над одной из камер со спящим тарбаганчиком (табл. 9).

Таблица 9

Температура в норе тарбаганчика в спячке  
(по Сковрцову, 1955)

|                                                                        | 14 февраля |       |       | 15 февраля |       |       |
|------------------------------------------------------------------------|------------|-------|-------|------------|-------|-------|
|                                                                        | Часы суток |       |       | Часы суток |       |       |
|                                                                        | 9          | 14    | 19    | 9          | 14    | 19    |
| Температура воздуха у поверхности<br>почвы . . . . .                   | —1°        | +8°   | +5°   | 0°         | +9°   | +7°   |
| Температура в камере спячки на глу-<br>бине 43 см со спящим зверьком . | +1,1°      | +1,3° | +1,1° | +1,2°      | +1,7° | +1,3° |
| Температура в гнезде на глубине 75 см<br>без грызуна . . . . .         | +4,2°      | +4,7° | +4,3° | +4,3°      | +4,5° | +4,3° |

Г. Н. Сковрцов (1955) полагает, что эти данные, как и результаты некоторых специальных опытов, говорят о том, что тарбаганчики впадают в спячку только при температуре ниже +4°, +5°, просыпаясь при прогревании воздуха или почвы выше этого предела.

Гнездовая подстилка в камерах, расположенных глубоко, способствуя прогреванию здесь воздуха за счет теплоотдачи тела зверька, делает гнездовые камеры непригодными для спячки и приводит к возникновению у этих грызунов способности готовить специальные «камеры спячки» у поверхности почвы, лишённые подстилки.

В условиях длительных зимних оттепелей, как, например, в 1954/55 гг., повышение температуры воздуха и почвы вызывает пробуждение пушканчиков очень рано. Н. Н. Тропин 15 января 1955 г. в ночные часы в том же районе, где мы обнаруживали пробуждение

емуранчиков, тарбаганчиков и малых земляных зайцев в 1952/53 гг. только в марте (см. табл. 6), наблюдал на дороге, освещенной фарами автомашины, бегających зверьков этих видов.

Еще меньше данных об условиях спячки похожих на мышей, но близких по строению черепа и внутренних органов к тушканчикам маленьких зверьков—мышевок, встречающихся в лесной и степной полосе нашего Союза и населяющих горные районы Кавказа и Средней Азии. Они залегают в спячку, повидимому, в начале октября. Пидопличко (1930) приводит факт нахождения остатков зверька в Каменец-Подольском районе в погадках совы, которые были выброшены за период с 1 по 25 сентября 1927 г. Автором и В. В. Раевским этот зверек был пойман 18 сентября 1926 г. в Тарасовском районе, Каменской области. Где мышевки проводят спячку, также неясно, хотя, по наблюдениям К. Н. Благодосклонова (1940), в летний период они обитают обычно в гнилых пнях деревьев.

Виды мышевок, встречающихся в Северной Америке, впадают в спячку, прячась на зиму в своих норках в земле.

Целый ряд наблюдений сделан над условиями спячки в природе ежей. Эти колючие зверьки проводят зиму в оцепенении под пнями деревьев, в ямках и норках, которые они готовят с осени. В эти убежища ежи натаскивают целые кучи сухих листьев, травы и мха. В районах с суровой зимой они обычно всегда готовят себе норы. Так, в окрестностях г. Олонца ежи зимуют в норах со многими выходами. В Чкаловской области, где также стоят холодные зимы, ежи зимуют в наклонных норах, расположенных на глубине до 75 см и имеющих в длину до 150 см. Наоборот, на Юге Украины и Предкавказье они часто зимуют прямо на поверхности земли, изготовляя перед спячкой большие наземные гнезда из травы и листьев и располагая их в ямках и других углублениях почвы под корнями деревьев или между кустами.

Залегание ежей в спячку происходит в зависимости от климата местности не ранее начала октября и не позднее конца ноября. Пробуждение происходит обычно в апреле или начале мая. Сроки залегания в спячку ежей — обыкновенного и распространенного на Юге Европейской части СССР южного ежа — в разных районах сведены нами в первом издании этой книги (табл. 7, стр. 62).

По этим данным, ежи проводят в спячке от 5 до 6,5 месяцев. Еще короче период спячки у ушастого ежа (*Hemiechinus auritus*), отличающегося от нашего обычного более мелкими размерами, белой окраской брюха, более тонкими и мягкими иглами, большими ушами и живущего в степях и пустынях Предкавказья, Закавказья и Средней Азии. Эти зверьки зимуют в норках, которые сами себе вырывают. Сатунин находил этих ежей в зимней спячке в окрестностях с. Кубалы, Муганского района, в то время как в другом месте, в долине р. Болгар-Чая, 26 марта встретил их активными. В Тарасовском районе, Каменской области, мы нашли этого ежика

в состоянии спячки в норке посреди посевов картофеля 9 октября 1926 года.

Летучие мыши проводят зиму в весьма своеобразных условиях. В странах с умеренным климатом (Англия, Германия, Венгрия, Чехословакия, побережье Балтийского моря, Крым, Кавказ и некоторые районы Средней Азии) летучие мыши проводят зиму в состоянии спячки.

Некоторые виды летучих мышей выбирают себе для зимовки расщелины в земле, пещеры, старые погребы и тому подобные убежища, где температура воздуха обычно не падает зимой ниже нуля. В более теплых районах — в Южной Европе и Средней Азии — они часто зимуют под крышами строений и на чердаках домов, в щелях стен и в дуплах деревьев. В этих «зимних квартирах» летучие мыши собираются иногда в большом количестве — от нескольких десятков до нескольких тысяч, причем обычно совместно зимуют несколько видов.

До последнего времени сведения о зимовках летучих мышей в северо-западной части Советского Союза ограничивались указаниями на пещеры близ станции Саблино, Ленинградской области. Зимой здесь находили северных кожанков (*Vespertilio nilssoni*), ушанов (*Plecotus auritus*), единичных усатых ночниц (*Myotis mystacinus*) и ночниц Наттерера (*M. nattereri*). Лишь недавно список зимующих здесь видов пополнил Л. К. Поотс (1950), обнаруживший зимой в пещерах Эстонии, кроме ушанов, северных кожанков и усатых ночниц, водяную ночницу (*M. daubentoni*).

В течение 1952—1954 гг. Стрелков, Прокофьев и Берг (1955), проводившие обследование зимовок летучих мышей в Ленинградской области, тщательно осмотрели Саблинские пещеры и также нашли три новых зимовки рукокрылых (см. таблицу 10).

Эти места массовых зимовок рукокрылых в Ленинградской области являются заброшенными штольнями, вырытыми в обрывах рек для добычи белых кварцевых песков.

Сложные лабиринты ходов, многократно перекрещиваясь, сходясь и вновь расходясь, тянутся под землей на расстоянии от нескольких десятков до нескольких сот метров. Отдельные низкие магистрали чередуются с высокими залами, высота свода которых может достигать 6 м. Очень характерны короткие, слепо кончающиеся боковые тупики.

По полученным данным, в глубинных частях подземелий в течение зимы сохраняется довольно постоянная температура, изменяющаяся лишь в пределах от +3 до +7°. Влажность всех обследованных убежищ очень высока, некоторые штольни частично заливаются водой, особенно во время весеннего таяния снега и обильных осадков осенью.

Точные сроки возникновения пещер установить трудно. Большинство разработок относится, повидимому, к середине и концу

прошлого века. Исключением являются лишь штольни у станции Оредеж, эксплуатировавшиеся в 20-х гг. нашего столетия.

Таблица 10

Состав и количество летучих мышей на обследованных зимовках  
(по Стрелкову, Прокофьевой и Берг, 1955)

| В и д                                                           | М е с т а з и м о в о к |                           |                      |                               |
|-----------------------------------------------------------------|-------------------------|---------------------------|----------------------|-------------------------------|
|                                                                 | Саблинские<br>пещеры    | Оредеж-<br>ские<br>пещеры | Корповские<br>пещеры | Старо-<br>Ладожские<br>пещеры |
| Ушан ( <i>Plecotus auritus</i> L.)                              | 107                     | 23                        | 27                   | 9                             |
| Усатая ночница ( <i>Myotis mystacinus</i> Kuhl.) . . . . .      | 135                     | 1                         | 11                   | 29                            |
| Ночница Наттерера ( <i>M. nattereri</i> Kuhl.) . . . . .        | 26                      | —                         | —                    | —                             |
| Водяная ночница ( <i>M. daubentonii</i> Kuhl.) . . . . .        | 12                      | 5                         | 2                    | 18                            |
| Прудовая ночница ( <i>M. dasycneme</i> Boie.) . . . . .         | 8                       | —                         | —                    | 65                            |
| Сев. кожанок ( <i>Vespertilio nilssonii</i> Keys. et Blas.) . . | 22                      | —                         | 1                    | —                             |
| Всего . . . . .                                                 | 310                     | 29                        | 41                   | 121                           |

Группа пещер близ станции Саблино — крупнейшая из ныне известных зимовок летучих мышей в Ленинградской области как по количеству зимующих зверьков, так и по их видовому разнообразию (табл. 10).

Полученные данные позволяют утверждать, что не менее 6 видов рукокрылых остаются на зимовку в северо-западных районах нашей страны (Ленинградская область и Эстония).

О привязанности летучих мышей к местам зимовок говорит примечание в одной из пещер близ Тарту зимой 1952 г. ушана, помеченного там же во время спячки в 1948 г. (Поотс, 1953).

Зимой 1931—1932 гг. и 1932—1933 гг. Эйзентраут обследовал два места зимовки летучих мышей в подземных пещерах под Берлином и обнаружил в спячке около 4500—5000 зверьков в одной из пещер и несколько сот во второй. Основную массу рукокрылых составляли большие ночницы, среди которых встречались единичные представители других видов ночниц, ушанов и широкоушек. Эти пещеры представляют собой несколько соединенных подземными ходами камер, и летучие мыши находились не только в этих камерах, но и в соединяющих их ходах.

Температура воздуха колебалась в пределах от  $+2,7$  до  $+8^{\circ}$ , при изменении температуры наружного воздуха от  $-3$  до  $-8^{\circ}$ . Иногда летучие мыши прячутся на зимовку в небольшом числе. В середине сентября 1933 г. два ушана были пойманы в кирпичном здании погреба-ледника во дворе Московского университета, где они, повидимому, обосновались на зимовку.



Как и во время дневного сна, летучие мыши в спячке обычно прикрепляются одной или двумя ногами к выступам стен или потолку убежищ, в которых они зимуют, и так висят вниз головой (рис. 31). Но не везде и не все виды летучих мышей впадают в зимнюю спячку там же, где живут летом. По наблюдениям целого ряда авторов, произведенным в Советском Союзе и в Сев. Америке, многие виды летучих мышей с наступлением осени улетают на юг, где и проводят зиму. Перелеты связаны, повидимому, с тем, что в тех районах Сев. Америки и Азии, где живут эти мыши, суровые зимы и отсутствие убежищ от холода делает невозможной зимовку в спячке. Кузякин (1938), изучая изменения температуры воздуха в течение года в дуплах деревьев, в которых летом обитали летучие мыши в Московской области, установил, что температура понижалась в декабре — феврале от  $-9$  до  $-18^{\circ}$ .



Рис. 31. Летучие мыши в спячке.

В то же время факты нахождения зимовок летучих мышей в районах с холодной зимой (см. выше) говорят о том, что при наличии искусственных убежищ (погреба) или естественных (пещеры) некоторые виды рукокрылых зимуют даже в этих широтах.

В окрестностях Ташкента летучие мыши — подковоносы, названные так за форму складок на носу, напоминающих подкову, зимуют, по наблюдениям Мекленбурцева (1935), в подземных пещерах, в обрывистых берегах реки Каракамыш. В спячку они впадают с наступлением первых заморозков — в октябре—ноябре и пробуждаются в середине апреля. Температура воздуха в пещерах, где зимуют эти зверьки, была выше  $0^{\circ}$ . Так, например, 24 января 1934 г. температура воздуха у входа в пещеру была  $-0,6^{\circ}$ , в ее начале  $+3^{\circ}$  и в конце  $+8^{\circ}$ .

В то же время температура воздуха снаружи в 7 час. утра была  $-7,6^{\circ}$ , а иногда в течение января она понижалась до  $-25,0^{\circ}$ . В этой же пещере было найдено несколько экземпляров широкоушки. Желудки мышей обоих видов при вскрытии оказались пустыми, так что спячка у них, повидимому, тянулась непрерывно.

Другие виды летучих мышей, как, например, нетопырь, в окрестностях Ташкента, по данным Мекленбурцева, просыпаются во время оттепелей в течение зимы. Точно так же и в других районах и странах с мягкой и ровной зимой спячка летучих мышей, пови-



Рис. 31а. Зимовка большой ночницы в пещере (по Эйзенрауту, 1933).

димому, неглубока и продолжается не непрерывно. В районе Денбайшира (Англия) были проведены интересные наблюдения над зимовкой другого вида подковоносов. Эти зверьки также зимуют и проводят спячку в пещерах, но, повидимому, периодически просыпаются и ведут активный образ жизни. Так, например, у летучих мышей, собранных в состоянии спячки в ноябре—марте, в желудке и кишечнике были найдены непереваренные остатки насекомых, которыми они, повидимому, питались незадолго до этого. Осмотр пещер показал, что в течение всей зимы в них встречались в большом числе мелкие бабочки и другие насекомые, которые и служили пищей летучим мышам.

Далеко не всюду эти зверьки зимуют в убежищах, хорошо

защищенных от холода. Так, например, в одном из замков в окрестностях Дилленбурга широкоушки проводят зиму в могильном склепе, где температура воздуха часто падала ниже  $0^{\circ}$  и летучие мыши, находившиеся между камнями сводов потолка, были окружены свисавшими ледяными сосульками.

Из хищных млекопитающих впадают в зимнее оцепенение барсук, уссурийская енотовидная собака и медведи. Но у этих зверей наблюдается не настоящая, глубокая зимняя спячка, а только более крепкий, чем обычно, «зимний сон». Температура тела у них при этом, повидимому, не понижается.

Бурый медведь, населяющий лесные и таежные районы нашего Союза, готовит себе зимнее убежище в наиболее глухих и трудно доступных уголках леса, среди густого бурелома, между коряг и пней. Он вырывает берлогу в виде просторной ямы, закрывает сверху корнями деревьев или ветвями, устилает ее сухими листьями, мхом и ветками и залегает в этом убежище. Снег постепенно заносит берлогу, и зимой ее можно найти лишь по отверстию, через которое выходит при дыхании теплый воздух. Сроки залегания в зависимости от района различны: в средней полосе Европейской части нашего Союза медведь залегает во второй половине ноября, в Восточной Сибири — в октябре, на Кавказе и в Средней Азии — иногда даже в декабре. Пробуждение происходит также в разные сроки, в марте—апреле. Сроки залегания у разных животных зависят также от случайных причин; находка запаса пищи (падаль, несжатая полоса или заросли ягод) удлиняет срок пребывания медведя в активном состоянии. Иногда сон медведя очень крепок, и, чтобы пробудить его, требуется некоторое время, в других случаях он сразу просыпается при приближении охотников.

О том, что бурые медведи не впадают в настоящую зимнюю спячку, говорят, в частности, интересные наблюдения Лобачева (1951). Однажды, находясь в 6 м от лежавшего в верхней берлоге медведя, он подсчитал у спящего зверя 12 дыхательных движений вместо 30, производимых в среднем в нормальном состоянии.

Измерение температуры тела в прямой кишке у 5 убитых этим натуралистом зверей, произведенное немедленно после смертельного выстрела, показало, что температура была лишь несколько ниже нормальной, колеблясь в пределах от  $29$  до  $34^{\circ}$ .

Наконец, известны случаи, когда медведи этого вида вообще не засыпают зимой и бродят, нападая на диких и домашних животных, а иногда и на человека — так называемые «шатуны».

С наблюдениями Лобачева (1951) весьма сходны данные о том, что черный медведь в Северной Америке проводит зиму в неглубоких берлогах, лишь слегка присыпанный сверху сухими листьями и снегом. Температура тела медведей несомненно не понижается, так как падающий на мех снег тает.

Собраны также некоторые данные об условиях зимовки белого медведя в Арктике. По наблюдениям местного населения и зимов-

щиков, с осени в берлогу залегают только самки, которые, как и у бурого медведя, рожают детенышей во время зимы.

Белые медведи — самцы, по всей вероятности, не впадают в зимний сон и ведут бродячую жизнь всю зиму (Минеев, 1935).

Черный гималайский медведь, встречающийся в горах Южной и Восточной Азии, зимует обычно в дуплах больших деревьев.

Барсук также относится к животным, у которых нет настоящей спячки. Несмотря на то, что в условиях холодной зимы средней и северной части нашего Союза он обычно не выходит из нор, даже небольшое потепление вызывает его появление на поверхности земли.

В южных районах нашего Союза барсук вообще не впадает в состояние непрерывного оцепенения (см. 1 изд., стр. 67).

### Оцепенение птиц

Заканчивая описание явлений зимней спячки в природе, нельзя не остановиться на некоторых новых фактах, позволяющих включить в число животных, способных впадать в оцепенение в холодное и голодное время года, также представителей второго весьма обширного класса гомойотермных животных — птиц. Мнение о том, что некоторые виды птиц, в частности, ласточки, в осенне-зимний период впадают в спячку, упорно поддерживалось в зоологической литературе двух прошлых веков. Этот взгляд ярко отражен даже в известной детской сказке датского писателя Ганса Христиана Андерсена — «Дюймовочка», в которой описана ласточка, переживавшая в оцепенении в норе крота.

К началу XX века факты нахождения «спящих» ласточек стали рассматриваться лишь как доказательство возможности их кратковременного оцепенения в тех случаях, когда осенью, перед перелетом или во время него, их застигала неблагоприятная погода.

Описание такого впадения в оцепенение деревенских ласточек (*Hirundo rustica*) в долине Дуная в конце сентября 1932 г. приводит Шульпин (1940). Птицы, массами скопившиеся около нескольких домов в одном из населенных пунктов, залезали в щели и различные пустоты, тесно прижимаясь одна к другой. Взяв их в руки можно было обнаружить, что ласточки находятся в состоянии сна, более глубокого, чем обычно ночью, тем не менее они быстро пробуждались и улетали, не проявляя каких-либо признаков угнетения. Автор предполагает, что это своеобразное поведение, будучи реакцией ласточек на ненастную погоду и исчезновение летающих насекомых — постоянной их пищи, способствовало их взаимному согреванию, понижению интенсивности обмена веществ и, тем самым, экономии тепла и резервов энергии.

Считалось вероятным, что при изменении условий в благоприятную сторону состояние неглубокого оцепенения прерывается и сопровождается завершением полета, а при сохранении низкой температуры и бескормицы, очевидно, влечет за собой в дальнейшем

гибель птиц от истощения. Поэтому в первых двух изданиях этой книги вопрос о возможности спячки птиц совсем не рассматривался.

Исследованиями советских ученых (Рюмин, 1939, 1940, Рольник, 1947, 1948) впервые был установлен замечательный факт переживания в состоянии охлаждения птенцов некоторых видов птиц. Рюмин (1939) показал, что однодневные цыплята породы белый лег-

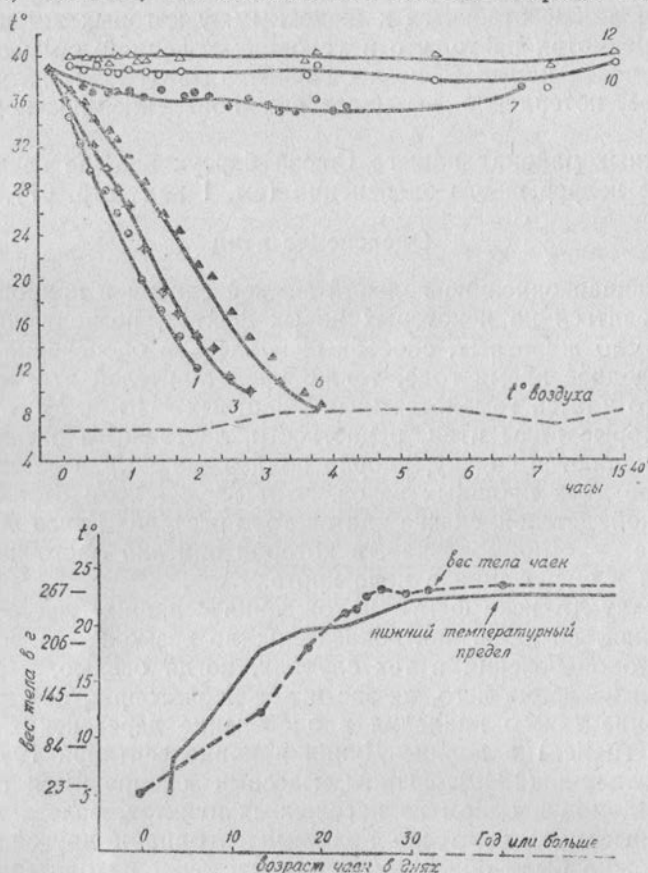


Рис. 32. Изменение температуры тела при охлаждении у птенцов чаек разного возраста (по Рюмину, 1939 — внизу и Рольник, 1948 —верху).

горн могут быть охлаждены без вреда для их дальнейшего существования до температуры тела  $+10^{\circ}$ ,  $+15^{\circ}$ . У однодневных птенцов чаек этот предел лежит еще ниже — около  $+5^{\circ}$ . У птенцов птенцовых птиц, т. е. выходящих из яйца без пухового покрова и прозревающих только несколько дней спустя, — воробьев, крапивников и мухоловок-пеструшек — этот нижний температурный предел жизнедеятельности был также не выше  $+10^{\circ}$ . По данным



Рюмина (1939, 1940) и Рольник (1948), с развитием терморегуляции, т. е. по мере роста птенцов, эта способность к охлаждению у них теряется (см. рис. 32). Рольник (1947), изучая это явление «мнимой смерти» у птенцов некоторых видов птиц северных побережий нашей страны: гаг, чаек, тупиков и чистиков,— наблюдала их полное оцепенение при понижении температуры тела до  $+9$ ,  $+15^{\circ}$  в течение 1—2 часов.

В последние годы были опубликованы новые интересные данные о влиянии низкой температуры и голодания на взрослых особей некоторых видов птиц. Финский зоолог Коскимис (1948, 1950) обнаружил, что взрослые стрижи (*Microtus arus*) при охлаждении и голодании понижают температуру тела до  $25^{\circ}$  и могут выживать в таком состоянии до 4 дней, а молодые (в возрасте 4—5 недель)—еще более длительный срок,— до 9 дней.

У питающихся нектаром цветов обитателей Северной и Южной Америки — крошечных птичек, колибри кратковременное оцепенение в ночные часы и при недостатке корма наблюдали как в неволе, в Лондонском зоопарке (Гексли, Узбб и Бест, 1939), так и в природных условиях, в Чили и Калифорнии (Криг, 1952, Пирсон, 1953).

Наиболее интересные данные были получены Джегером (1949, 1950) в результате наблюдений над одним из американских видов козодоев (*Phalaenoptilus nuttallii*). В течение четырех лет подряд (1946, 1947, 1948 и 1949 гг.) этот автор находил в пустыне Колорадо в углублении одной из скал козодоя в состоянии оцепенения (рис. 33). Птица сидела, плотно прижавшись к скале, повернув голову назад.

Так как козодой не был помечен в первый раз, трудно сказать, наблюдался ли один и тот же экземпляр в 1946 и 1947 гг. Но, будучи помеченной зимой 1947—1948 гг., птица была снова обнаружена зимой 1948 г. и в ноябре 1949 г. Однократное измерение показало, что температура ее тела в состоянии оцепенения была равна  $+17,5^{\circ}$ , т. е. всего на несколько градусов выше температуры

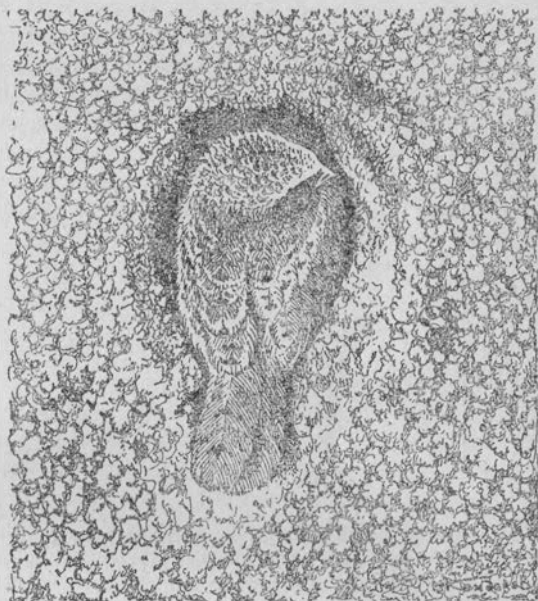


Рис. 33. Козодой в спячке в углублении скалы (по Джегеру, 1950).

внешней среды, вместо  $41,1^{\circ}$  в активном состоянии. Козодой, как показали повторные наблюдения зимой 1947—1948 гг., находился в оцепенении с конца ноября до 22 февраля, т. е. не менее 85 дней подряд, или почти три месяца. В этой местности крики козодоев слышны в ночные часы с февраля по октябрь. Индейцы называют птицу «соня», видимо, зная об этой особенности ее образа жизни.

Некоторые общие экологические черты ласточек, стрижей и козодоев и, прежде всего, их неспособность питаться иначе как на лету и строение тела и ног, препятствующее передвижению по земле, позволяет предполагать, что способность этих видов птиц впадать в оцепенение связана с обычным для них резким изменением

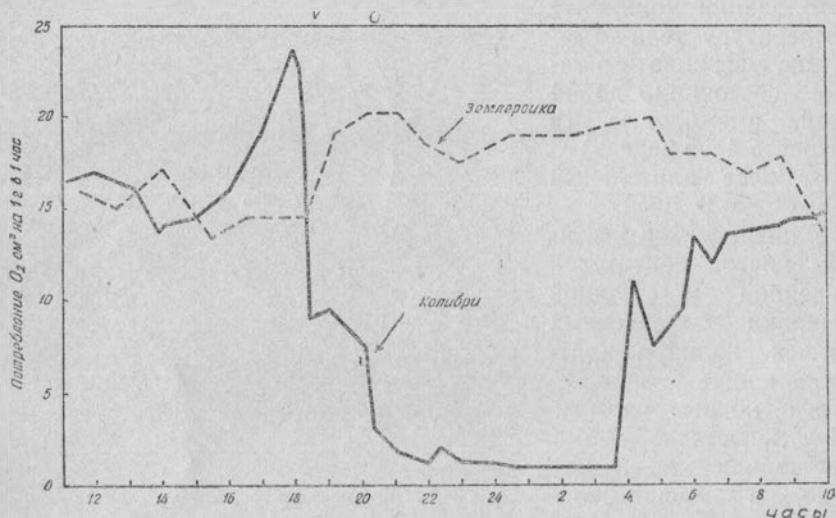


Рис. 34. Суточное изменение интенсивности потребления кислорода у колибри. Для сравнения дана кривая суточных изменений у землеройки (пунктир) (по Пирсону, 1953).

интенсивности жизненных процессов в полете и в покое. Даже питающиеся нектаром цветов колибри получают пищу на лету, опуская при быстрых движениях крыльев, позволяющих им «висеть» в воздухе, свой клюв в чашечку цветка, как это делают бабочки-бражники своим хоботком.

Высказанное предположение подтверждают наблюдения Пирсона (1953), определившего изменение интенсивности потребления кислорода у колибри в течение суток. Он обнаружил, что вечером, спустя 20 минут после прекращения полета и питания, интенсивность дыхания этих птичек резко падает, а к полуночи достигает минимума, составляющего всего  $1/15$ — $1/24$  величины потребления кислорода в дневные часы (рис. 34).

Маршалл (1955), наблюдая козодоев в неволе, установил, что у этих птиц в зимние месяцы при отсутствии корма оцепенение

сопровождается не только понижением температуры тела от  $+37,2^{\circ}$ ,  $+40^{\circ}$  до  $+6^{\circ}$ ,  $+17,5^{\circ}$ , но и резким замедлением дыхательных движений — от 50—67 в 1 мин. до единичных!

Наконец, нужно учесть, что по систематическим признакам колибри и стрижи относятся к одному отряду — стрижеобразных, к которому близок отряд козодоеобразных (см. Шульпин, 1940).

Однако, указанные общие свойства перечисленных птиц проявляются не в одинаковой мере у столь различных по величине и другим морфологическим, экологическим и физиологическим особенностям видов.

Так, у крохотных (вес 2,5—3 г) колибри оцепенение при голодании возможно только в течение нескольких часов, например, в ночной период<sup>1</sup>, у более крупных, накапливающих значительные жировые резервы к осени ласточек и стрижей — в течение нескольких суток, и, наконец, у больших птиц с мягким густым мехом и мощным запасом жира, как козодой, — до 3 месяцев.

В то же время следует предположить, что образование скоплений, подобных описанным выше у ласточек, едва ли будет благоприятствовать долгому переживанию голодающих птиц; оно имеет большее значение именно для кратковременных периодов бескормицы во время перелета, связанных с ухудшением погоды.

### Оцепенение беспозвоночных при высокой температуре

Если условия зимнего оцепенения животных в природе для целого ряда видов более или менее изучены, то значительно меньше известно о «летней» спячке. Это явление обычно связано с наступлением засухи, выгоранием растительности, служащей убежищем или пищей для многих животных, или непосредственным высыханием водоемов, в которых они живут. Лишь у некоторых видов беспозвоночных наблюдались случаи оцепенения, вызванного действием высокой температуры, не сопровождающейся высыханием. Так, например, морские рачки (*Canthocamptus*) в жаркое время года прячутся в ил на дне, образуют вокруг своего тела прозрачную плотную капсулу и впадают в состояние оцепенения, так как обычно они живут при более низкой температуре воды. Точно так же при повышении температуры воды инкапсулируются щетинковый червь (*Claparedella*) и немертина (*Stichostemma*). В большинстве же случаев впадение в оцепенение вызывается высыханием влажной среды или корма, а не непосредственным действием высокой температуры.

Многие виды беспозвоночных, живущие в лужах, маленьких водоемах и на растениях, часто подвергаются высыханию.

Так, например, во мхах, покрывающих почву, стволы деревьев и камни в лесах Средней Европы, живут многие виды червей:

<sup>1</sup> Пирсон указывает, что запас жира у некоторых особей колибри составляет около 1 г, т. е.  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$  всего тела.

коловраток, названных так вследствие наличия у них широкой круглой лопасти у ротового отверстия, вращением которой они загоняют в рот пищу; мелких круглых червей — нематод; своеобразных маленьких животных тихоходок и, наконец, простейших, которые при высыхании мха впадают в оцепенение.

Зоолог Рам (1924), изучавший этих животных, нашел во мхах 119 видов:

|                                      |    |       |
|--------------------------------------|----|-------|
| нематод . . . . .                    | 70 | видов |
| тихоходок . . . . .                  | 19 | "     |
| коловраток . . . . .                 | 19 | "     |
| простейших (одноклеточных) . . . . . | 11 | "     |

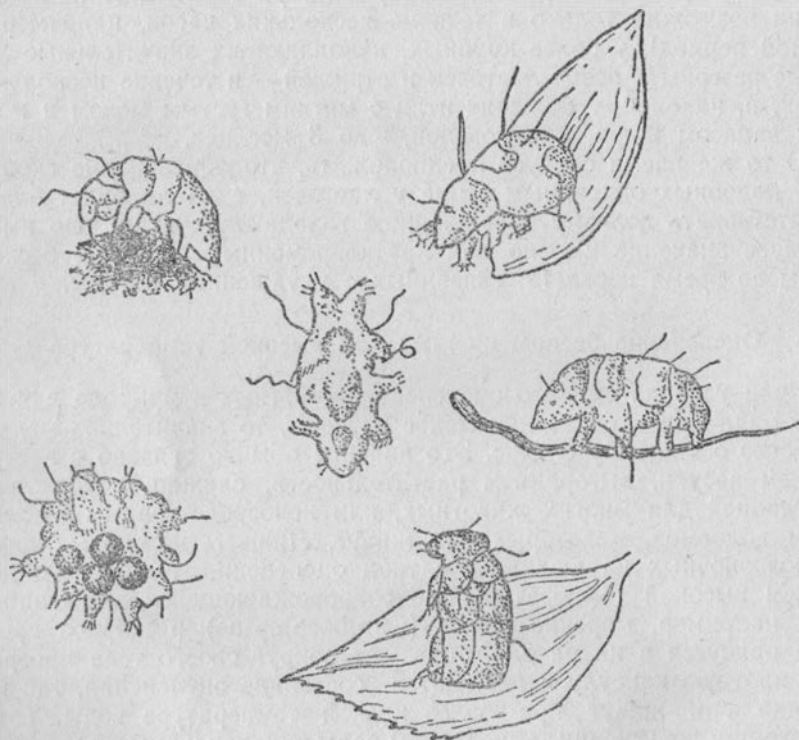


Рис. 35. Тихоходки на мху.

При высыхании мха все эти животные также подсыхают и впадают в оцепенение, которое может длиться иногда несколько месяцев. Однако после дождя или сильной росы эти маленькие существа снова оживают и продолжают свою активную жизнь. О продолжительности пребывания этих животных в высушенном состоянии можно судить по опытам ряда исследователей. Зелинка (1886) открыл живущих в печеночных мхах, покрывающих стволы лиственных деревьев, коловраток (*Callidina*), которые после полного высы-

хания мха сохранялись в сухом состоянии в течение трех месяцев и затем снова оживали. Другой исследователь, Рихтерс (1900), сохранял мох с находившимися в нем тихоходками и коловратками в высушенном состоянии в течение 30 месяцев и наблюдал оживание этих животных через 9, 15, 22 и 30 месяцев. При этом он установил, что разные виды обладают неодинаковой способностью к переживанию в высушенном состоянии: тихоходки одного из видов ожили только после 9—22-месячного хранения и не вернулись в активное состояние после 30-месячного хранения, в то время как 3 других вида тихоходок и один вид коловратки ожили через 30 месяцев.

Периодическое оживание и высушивание снова не вредит этим животным, и известны случаи, когда в экспериментальных условиях одни и те же тихоходки оживали повторно 9—17 раз.

На злаках, в частности на пшенице, встречается один вид нематоды — пшеничная (*Anguilla tritici*). Этот червь в период высыхания созревших зерен, как и луковая нематода (*Ditylenchus allii*) и некоторые другие, впадает в оцепенение и оживает снова только после увлажнения (Кириянова, 1950).

Дождевые черви во время засухи забираются в глубокие слои земли и, окружив себя слизью, образуют вокруг тела капсулу, которая предохраняет их от дальнейшего высыхания. П. Ю. Шмидт (1916), изучая высыхание этих червей в лабораторных условиях, установил, что они могут терять до 73% всей воды, содержащейся в них, или около 61% веса тела, и затем снова оживать.

В лужах и маленьких водоемах, пересыхающих во время летних засух, в оцепенение впадают многие животные. Кроме высыхания простейших, коловраток и нематод, живущих в этих водоемах, известны также факты летнего оцепенения пиявок и водных моллюсков.

По наблюдениям Щеголева (1925), Кулаева (1929) и Лукина (1939), некоторые виды пиявок, живущие в пересыхающих, временных водоемах (*Herpobdella lineata*, *Trocheta quinqueannulata* и *Haemaphysalis sanguisuga*), очевидно, проводят несколько месяцев в период летней засухи, закапываясь в ил.

В. М. Эпштейн сообщил нам, что после высыхания одного из временных водоемов, расположенного на расстоянии 40—50 м от берега р. Донец, в Харьковской области, он нашел на глубине 30 м во влажной почве несколько десятков активных *Haemaphysalis sanguisuga*.

Явление периодического впадения в летнее оцепенение пресноводных моллюсков в пересыхающих водоемах изучено Жадиным (1926, 1933, 1952), Колпаковым (1929) и Шкорбатовым (1950а, 1950б, 1953).

Жадин (1933, 1952) указывает, что свыше 20 видов переднежаберных и легочных брюхоногих и пластинчатожаберных (двустворчатых) моллюсков способны переносить длительное летнее высыхание временных водоемов, пользуясь следующими приспособлениями:



а) зарываясь в ил; б) сохраняясь под отмершими растениями; в) плотно прикрепляясь слизью к почве или растениям; г) образуя слизистую пленку в устье раковины.

По данным Шкорбатова (1950, 1951, 1953), во временных водоемах поймы Дона, в Харьковской области, в период их высыхания жаберные и легочные моллюски (*Viviparus coniectus*, *Bithynia tentaculata*, *B. leachi*, *Galba palustris*, *Anisus spirorbis*, *A. vortex*) проводят в иле, покрытом сухой коркой, несколько месяцев в спячке. В некоторых водоемах, наполняемых осенью дождевой водой, это летнее оцепенение прерывается, снова переходя в спячку только с наступлением холодов. В других водоемах, наполняемых водой только в период разлива Дона весной, летняя спячка непосредственно переходит в зимнюю, и период активной жизни моллюсков здесь длится не более 2—3 месяцев в году.

Французский натуралист Адансон, изучавший животный мир Африки в XVIII веке, первый сделал ряд интересных наблюдений по летней спячке наземных моллюсков. Путешествуя по Сенегалу, он установил, что наземные улитки с началом засухи (сентябрь) зарываются в землю. Отверстие их домика закрывается выделениями, образующими массу, похожую на гипс, и в таком состоянии они находятся в течение 4—5 месяцев, пока не начнется период дождей<sup>1</sup>.

В период засухи в летнюю спячку впадают также некоторые наши виды наземных улиток в Средней Азии и в Закавказье. В июне—августе здесь можно собрать на сухих стеблях растений много улиток, прикрепившихся к ним и находящихся в состоянии оцепенения, оживая при увлажнении.

Цветков (1939) указывает, что в Крыму в летнюю спячку впадает, прикрепляясь к сухим растениям или прячась под камнями и закрывая при этом устье раковины блестящей пленкой из высохшей слизи, три вида наземных моллюсков (*Helicella derbentina*, *H. eichia* и *Zebinus cylindricus*). Имеются также данные о летней спячке слизней (Кэррик, 1939).

Наконец, очевидно, и среди прибрежных видов морских моллюсков есть формы, переносящие длительное высыхание.

Мэттокс (Mattox, 1949), изучая распределение и образ жизни 8 видов брюхоногих моллюсков, обитающих на побережье Атлантического океана, в Порто-Рико, обнаружил среди них несколько форм, которые обычно в течение длительного срока находятся на сухих скалах. Это *Neritina versicolor* и *N. perlonta*, обитающие на скалах немногим выше уровня океана и омываемые водой только при набегании волн, и *Littorina ziczac* и *Tectarius tuberculatus*, заселяющие береговую линию на высоте 60—240 см над уровнем моря и покрываемые водой только при прибое в бурную погоду. Наконец, пятый вид — *Tectarius muricatus* обитает на высоте нескольких метров над уровнем океана, куда никогда не достигает морская волна, и несомненно является типичным наземным видом.

<sup>1</sup> П. Ю. Шмидт («Анабиоз», 1948, стр. 33; 1955, стр. 42) ошибочно считает автора «Histoire naturelle du Sénégal» (1757) англичанином.

Единственный крайне интересный факт оцепенения насекомых при высушивании в условиях природы установили венгерские ученые Гелен (1930) и Себесс фон Цила (1931). Они обнаружили, что во временных водоемах, образующихся в углублении кварцитовых скал после дождей и снова высыхающих под палящими лучами солнца, периодически подсыхают и снова оживают личинки одного из комариков. Эти личинки, представляющие собой по внешнему виду червячков, сидят на дне лужиц, зарываясь в ил. Когда происходит высыхание водоема, они подсыхают вместе с илом и превращаются в сухие комочки. В этом состоянии высыхания их можно сохранять от 3 до 5,5 мес. и затем снова оживать, однако при этом обычно оживают не все личинки, а только их часть.

Монтероссо (1933) установил, что один вид усоногих рачков, так называемые «морские жолуди», встречающиеся на скалах, на побережье Средиземного моря, также периодически подсыхает и впадает в оцепенение. Эти рачки прикрепляются к скалистым берегам и отдельным камням. Их тело окружено известковой раковинкой, состоящей из нескольких пластинок, сросшихся с боков и открытых только сверху (рис. 36). Морские жолуди покрывают камни и берег на таком уровне, что многие из них находятся над поверхностью воды, и только во время сильного волнения волны смачивают их водой. В это время рачки открывают отверстия раковинки и захватывают своими ножками пищу. Все остальное время, пока море спокойно, они пребывают в состоянии оцепенения, находясь над уровнем воды и подсыхая под лучами солнца. В этот период они плотно закрывают створки своей раковины и в таком состоянии переживают без всякого вреда для себя до 50 дней. При пребывании в подсушенном состоянии в течение 100—120 дней многие из них погибают. При менее сильном высушивании, при содержании их во влажном воздухе, рачки выживают в оцепенении до 7 месяцев.

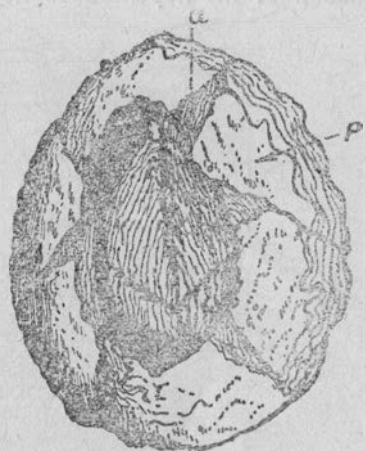


Рис. 36. Морской жолудь (*Chthamalus stellatus*) в состоянии оцепенения (по Монтероссо, 1933).

Также была обнаружена возможность переживания в подсушенном состоянии во время высыхания прудов водных рачков (Мэйкин и Хэбрайт, 1940) и в сухой почве (в течение двух месяцев) мокриц (Коллиндж, 1944).

В тропических странах в период засухи и высыхания водоемов в оцепенение впадают многие виды животных, снова пробуждаясь после возврата периода дождей, соответствующего нашей зиме.

## Летняя спячка рыб, земноводных и пресмыкающихся

Впадают в летнюю спячку и некоторые виды рыб. Впервые это явление было отмечено для живущих в тропических странах двоякодышащих. Эта группа отличается от других рыб тем, что у них на месте плавательного пузыря имеются прекрасно развитые легкие, снабженные богатой сетью кровеносных сосудов. Поэтому эти рыбы дышат не жабрами, которые у них мало развиты, а легкими. Периодически всплывая на поверхность воды, они захватывают в них воздух и затем снова опускаются на дно водоема. Эта особенность позволяет им переживать период засухи, когда вода в неглубоких

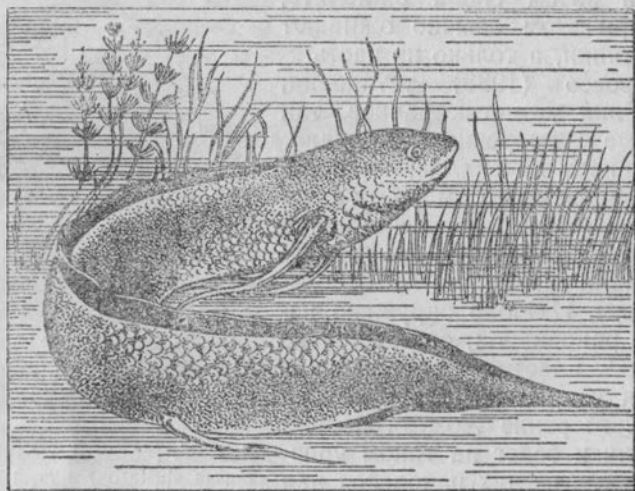


Рис. 37. Протоптерус в активном состоянии.

водоемах высыхает полностью. В настоящее время имеются подробные сведения о спячке двух видов двоякодышащих рыб: африканского протоптеруса и южно-американского лепидосирена. Внешний вид этих рыб очень своеобразен; они имеют вытянутое и гладкое тело, лишенное чешуи, и плавники в форме узких мягких жгутов (рис. 37).

Африканский протоптерус, населяющий притоки Белого Нила, Сенегала, Конго и Замбези и встречающийся в самих этих реках, достигает во взрослом состоянии веса в 3 кг и длины до 1 м. Чаше встречаются рыбы значительно меньших размеров, длина тела которых колеблется от 25 до 60 см. Они встречаются в значительном количестве в речках и маленьких озерах, соединяющихся с реками во время их разлива в период дождей и постепенно пересыхающих с наступлением засухи. Когда уровень воды начинает приближаться ко дну водоема, эти рыбы зарываются в ил. Они пробуравливают своим телом в вязкой тине нору, глубина которой от поверхности

дна доходит до 50—60 см. На дне этой норы рыба свертывается клубком, повернув голову кверху. Через некоторое время все ее тело покрывается густой слизью, которая выделяется кожными железами. С поверхности эта слизь подсыхает и образует вместе с прилегающим слоем ила капсулу, в которой рыба лежит, как в скорлупе (рис. 38). Эта капсула предохраняет протоптеруса от высыхания и, если разломать ее, можно убедиться, что ее стенки внутри и тело рыбы покрыты жидкой слизью. В капсуле, около того места, где к ней прикасается рот рыбы, имеется небольшое отверстие, через которое протоптерус дышит. Так как перед впадением в спячку эти рыбы сильно жиреют, они без всякого вреда переносят пребывание в таком состоянии до 6 месяцев. Известны случаи пересылки протоптеруса в этих капсулах в Европу, где его затем оживляли.

После начала периода дождей рыбы выходят из капсулы и уже через несколько часов возвращаются к обычному образу жизни, плавая и выныривая на поверхность воды, чтобы захватить в легкие воздух. Затем они начинают интенсивно питаться, возмещая потери, понесенные их организмом во время спячки.

В сходных условиях впадает в летнюю спячку южноамериканская двоякодышащая рыба (лепидосирен). Населяя Амазонку и ее притоки и встречаясь в водоемах в саваннах Гран-Чако (Парагвай), эти крупные рыбы (длина тела до 1—1,25 м) с наступлением засухи также делают в иле вертикальную нору, на дне которой они, подобно протоптерусу, впадают в оцепенение. С наступлением периода дождей они снова возвращаются к жизни.

Более редки случаи впадения в летнее оцепенение других видов рыб. Тем не менее, целый ряд фактов говорит о том, что многие из наших обычных рыб также обладают этой способностью переживать период засухи без воды. Вьюны в низовьях Дуная во время разлива часто заходят в маленькие углубления и, оставаясь там после спада воды, зарываются в ил во время засухи, когда эти лужи пересыхают.

В засушливое лето 1911 г. летняя спячка у некоторых видов рыб

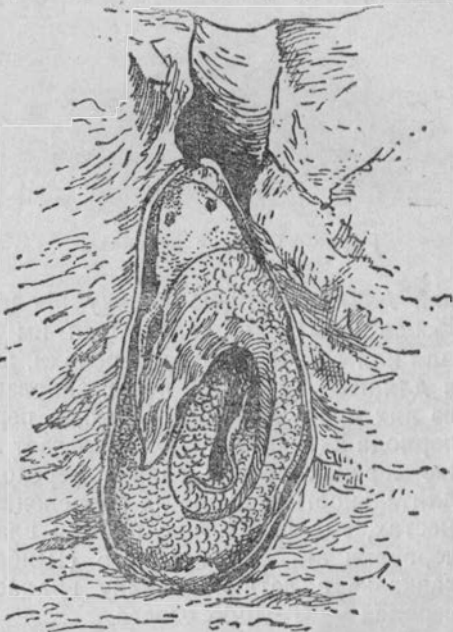


Рис. 38. Протоптерус в норе и капсуле в иле во время летней спячки.



наблюдалась одновременно в двух различных местах — на юге Франции (Шампань) и в окрестностях Вильнюса (Литва). В первом случае во рвах, окружавших один из замков и совершенно пересохших за лето, после осенних дождей появились карпы, лини и окуни. В окрестностях Вильнюса при раскопке небольшого пруда, полностью пересохшего во время засухи, в иле были обнаружены оцепеневшие окуни, которые ожили после того, как их положили в воду (Дофлейн, 1914). Наблюдения за пересыханием водоемов в засушливых районах СССР бесспорно могут дать много новых и интересных данных по этому вопросу.



Рис. 39. Степная черепаха.

В условиях, сходных с обстановкой «летней спячки» рыб, проводят период засухи некоторые виды земноводных и пресмыкающихся, живущие в южных странах. Профессор Харьковского государственного университета академик А. М. Никольский обнаружил, что в степных и пустынных районах Средней Азии в летнюю спячку впадает степная черепаха (рис. 39). После высыхания служащей им пищей растительности, в конце мая или в начале июня, черепахи, выкопав себе глубокие (до 70 см) и длинные (до 2 м) норы, заползают в них и оцепеневают. Часть из них пробуждается осенью, в период дождей, и после некоторого периода активности снова залегает в зимнюю спячку. У большинства же черепах летняя спячка переходит в зимнюю. Таким образом, длительность периода их оцепенения — около 7,5—9 месяцев. В тех местах, где вследствие обилия влаги растительность не высыхает, черепахи активны все лето (Шибанов, 1939). Повидимому, в Закавказье в летнюю спячку впадает второй вид наших наземных черепах — *Testudo graeca*.

Один из видов лягушек, водящихся в Австралии, прячется во время засухи в круглую камеру, которую он prepares в глине, и в этой влажной изнутри капсуле проводит «летнюю спячку». Весьма многочисленные в горах Французской Гвинеи в период дождей (май—август) жабы время засухи проводят в оцепенении в вертикальных расселинах скал, где сохраняется влага (Вильтер, 1955). Гумбольдт, наблюдая во время своих путешествий по Южной Америке впадение в летнюю спячку некоторых видов черепах и аллигаторов, установил, что эти пресмыкающиеся после пересыхания водоемов зарываются глубоко в ил, который обычно сохраняет влагу, подсыхая лишь с поверхности. В таких же условиях проводят период засухи африканские крокодилы. Водяной удав — анаконда, живущий на берегах Амазонки, также прячется во время высыхания водоемов в ил. В Судане (Африка), по наблюдениям Вернера, некоторые виды змей и ящериц также прячутся в период засухи в землю и в ил по берегам рек.



В «летней спячку» в период засухи также впадают некоторые виды млекопитающих.

Адансон впервые установил существование этого своеобразного явления для насекомоядного зверька — тенрека (рис. 40). Эти зверьки, строением и размерами тела, а также наличием иглистого панциря напоминающие наших ежей, встречается на островах, расположенных вдоль восточного побережья Африки (Мадагаскар, Св. Маврикия, Майотт и о. Соединения). Там тенреки населяют предгорья и долины между гор, встречаясь в зарослях кустарников, папоротников и мхов. В этих зарослях они делают свои норы и прорывают подземные ходы. Активный образ жизни зверьки ведут только весной и в начале лета, т. е. после первого дождя до наступления засухи. С наступлением засухи тенреки прячутся в свои норы и проводят там в спячке от 5 до 6 месяцев — с мая по октябрь.



Рис. 40. Тенрек.

Зоолог Рэнд (1935) на Мадагаскаре в 1929—1931 гг. находил тенреков в спячке в июле, августе, сентябре и ноябре. Один тенрек, добытый 18 августа 1929 г., был обнаружен в норе, вход в которую помещался под корнями дерева. Ход норы сначала шел под самой поверхностью земли на протяжении 150 см. Эта часть хода не была забита землей. Затем ход поворачивал вглубь (под углом около 80°). Эта часть хода была плотно забита земляной пробкой и на расстоянии 70 см от поворота заканчивалась гнездовой камерой.

Камера, расположенная на глубине 30 см от поверхности земли, представляла собой овал размером 13×8×7 см. Зверек, оказавшийся самкой, был в состоянии оцепенения и лежал, свернувшись клубком, с закрытыми глазами и холодный на ощупь. Две других самки тенрека, вырытые 20 августа, были найдены в таких же норках, забитых в средней части земляной пробкой.

В обоих случаях открытая, входная часть норы шла горизонтально под поверхностью земли, а часть, забитая землей, углублялась в почву.

Зверьки оказались необыкновенно жирными, их желудки были совершенно пусты, и в норках не было найдено экскрементов. Таким образом, очевидно, что тенреки впадают в настоящую спячку и не делают запасов корма на время оцепенения. Точно так же о непрерывности спячки говорит факт отсутствия у самок, добытых Рэндом, эмбрионов, в то время как у 4 активных самок, пойманных 29 октября (1) и 27 ноября (3), были обнаружены зародыши по 18—25 экз. у каждой. Взрослых зверьков в активном состоянии Рэнд встречал с конца октября (29/X) по март включительно, молодые

зверьки попадались с марта по май. Пробуждение тенреков связано с наступлением дождей.

Явление «летней спячки», наблюдаемое у некоторых видов грызунов, а именно, у сусликов, также связано с наступлением засухи. В Советском Союзе в «летнюю спячку» впадает несколько видов сусликов. Распространенный в песчаных степях и пустынях Средней Азии суслик-песчаник в окрестностях Ташкента, по наблюдениям Д. Н. Кашкарова и Л. В. Соколовой (1927), впадает в «летнюю спячку» в июне. Определяя содержание воды в растениях, служащих пищей суслику, исследователи установили, что к этому времени (конец мая) содержание влаги падает до 4,5—18,0%, тогда как весною, в апреле, во время активного периода в жизни сусликов, содержание воды в растениях составляет от 68 до 77%.

В других районах, где растительность сохраняется свежей до поздней осени, например, в Поволжье, песчаный суслик не впадает в спячку ранее августа.

У сусликов других видов — малого и крапчатого в засушливых районах нашего Юго-Востока также наблюдается впадение в «летнюю спячку». Как было отмечено выше, в северных районах малые суслики обычно полностью залегают в спячку в конце августа, в начале сентября, но в годы засухи полное исчезновение этих грызунов происходит в конце июня или начале июля.

Такого рода раннее залегание наблюдали в степном заповеднике Аскания-Нова в 1921 и 1923 гг. А. А. Браунер и Н. И. Дергунов. Мною залегание в летнюю спячку сусликов этого вида наблюдалось в июне — июле в Тарасовском районе, Каменской области, в 1926 г. и в Заветинском районе, Ростовской области, в 1927—1928 и 1930 гг. В другие годы (1926, 1928, 1929, 1931, 1932) в этих же районах полное залегание сусликов в спячку приходится на конец августа — начало сентября.

В экспериментальных условиях также удалось наблюдать это явление, давая сусликам сухой корм. Опытами было установлено, что высушенный корм вызывает спячку только при температуре ниже  $+22^{\circ}$ , при более высокой температуре оцепенение не наступает. Непосредственные измерения температуры воздуха в норах сусликов в этот период, произведенные в Ремонтнинском районе, Ростовской области, показали, что действительно температура нор в течение суток на глубине 47—107 см не поднимается выше  $+19^{\circ}$ ,  $+22^{\circ}$ , несмотря на то что максимальная температура воздуха на поверхности в этот период колебалась от 27 до  $39,6^{\circ}$ .

Наконец, было установлено также, что еще один из видов сусликов, идущий в Европейской части СССР довольно далеко на север, — до р. Оки в ее среднем и нижнем течении — крапчатый суслик также впадает в период засухи в «летнюю спячку». Так, в 1931 г. в Шихирдановском районе, Чувашской АССР, эти зверьки залегли в спячку в конце июля — начале августа; 6 августа был отмечен последний случай наблюдения активного суслика.

Установлено, что залегание этого вида в летнюю спячку, как и

других сусликов, связано с уменьшением содержания влаги в растениях, служащих ему пищей. На рис. 41 приведены данные В. И. Тихвинского об изменении числа нор, открываемых сусликами за пятидневку на опытной площадке, служащие показателем их активности, и кривая, изображающая изменение массы растительности, скошенной с  $1 \text{ м}^2$ .

Мы видим, что вслед за уменьшением массы растительности, связанным с ее высыханием, резко возрастает кривая роющей деятельности сусликов. Они начинают устраивать себе норы для спячки; к тому периоду, когда вся растительность падает до минимума,

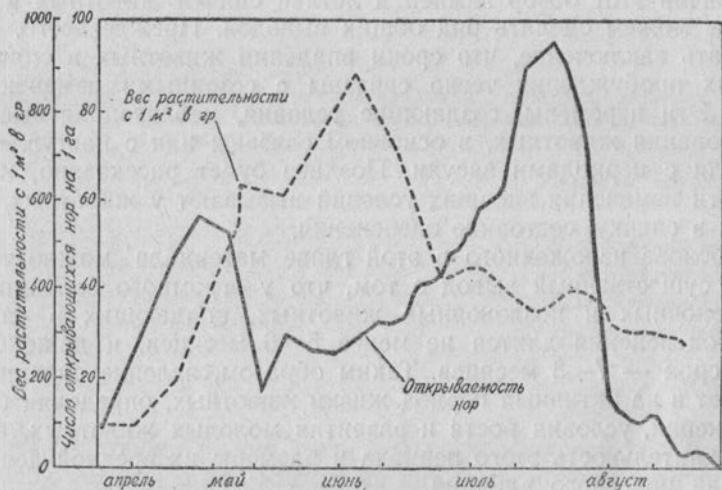


Рис. 41. Зависимость активности крапчатых сусликов от количества влаги в растениях (по Тихвинскому и Сосниной, 1939).

активность сусликов резко уменьшается и к концу августа падает до нуля вследствие их залегания в спячку.

Существенной особенностью летней спячки сусликов является ее непосредственный переход в зимнюю — зверьки не пробуждаются снова осенью, а наоборот, с понижением температуры воздуха впадают в более глубокое оцепенение. Таким образом, в тех случаях, когда наступление засухи вызывает у сусликов это летнее оцепенение, общая продолжительность спячки составляет от 7 (для малого и крапчатого) до 8,5 месяцев (для суслика-песчаника в Средней Азии) в году.

Летняя спячка наблюдается также в холмистых степях западного побережья Соединенных Штатов у колумбийского суслика (*Citellus columbianus*), впадающего в нее в засушливые годы задолго до наступления холодов, иногда даже в июне.

Наконец, несомненно, что наши сурки — байбак (*Marmota bobac*) и длиннохвостый, или красный, сурок (*M. caudata*) в условиях

Средней Азии иногда впадают в спячку очень рано, в конце июля, что наблюдается при высыхании служащих им пищей растений.

Байбак впадает в летнюю спячку в условиях мелкосопочника Левобережья Иртыша (Афанасьев, Бажанов и др., 1953), а длиннохвостый сурок — на нижней границе своей области распространения — южных склонах Киргизского Ала-Тау и в Заилийском Ала-Тау, т. е. в засушливых районах горной степи, на высоте около 1200 м, в то время как в высокогорных районах, на высоте до 3500—4200 м, этот вид впадает в спячку между 20 августа и 18 октября (Бажанов, 1945, Афанасьев, Бажанов и др., 1953).

Закончив этот обзор зимней и летней спячки животных в природе, мы можем сделать ряд общих выводов. Прежде всего, можно сделать заключение, что сроки впадения животных в спячку и сроки их пробуждения тесно связаны с сезонными изменениями погоды. Эти перемены, создающие условия, неблагоприятные для существования животных, в основном связаны или с наступлением зимы или с периодами засухи. Позднее будет рассказано, каким путем эти изменения внешних условий вызывают у животных, впадающих в спячку, состояние оцепенения.

На основе изложенного в этой главе материала можно также сделать существенный вывод о том, что у огромного большинства беспозвоночных и позвоночных животных, впадающих в спячку, период оцепенения длится не менее 5—6 месяцев, и даже более долгий срок — 7—8 месяцев. Таким образом, явление спячки резко влияет и на активный период жизни животных, определяя сроки размножения, условия роста и развития молодых животных, а тем самым, длительность этого периода и размеры их вредной деятельности или полезного влияния.

---

## II. ИЗМЕНЕНИЯ, ПРОИСХОДЯЩИЕ В ОРГАНИЗМЕ ЖИВОТНЫХ ВО ВРЕМЯ СПЯЧКИ

---

Как она схватила меня... схватила, схватила, повалила  
меня наземь, да и все... И как заснул, сам не помню,  
братцы мои. Должно, она самая спячка и есть!

*Л. Н. Толстой «Рубка леса».*

Я сплю всю зиму  
И оттого жирею,  
Пока кто-нибудь  
Не прервет мой сон.

*Марциал.*

Хотя мы хорошо знаем, какие виды животных впадают в зимнюю и летнюю спячку, и для многих из них более или менее точно установлены сроки и условия впадения в оцепенение и пробуждение, сведений о том, как протекает спячка и какие изменения происходят при этом в организме, имеется мало, и они относятся лишь к небольшому числу видов животных.

Целый ряд подробных наблюдений и исследований был произведен над млекопитающими — сурками, сусликами, хомяками, сонями, ежами и летучими мышами, так как именно у этих животных во время спячки происходят наиболее резкие и удивительные перемены.

Зимнюю спячку млекопитающих описывали уже Аристотель, Плиний и другие естествоиспытатели античного мира. Римский поэт и сатирик Марциал дает в стихах, взятых в качестве эпиграфа к этой главе, яркое описание спячки сони-полчка, зверька, которого римляне хорошо знали, так как употребляли его в пищу.

Значительно меньше сведений собрано о спячке земноводных и пресмыкающихся. И, наконец, совсем немного — о спячке рыб и большинства видов беспозвоночных — как потому, что впадение их в оцепенение не привлекло такого внимания, как спячка млекопитающих, так и потому, что мелкие размеры беспозвоночных животных не позволяли детально изучить происходящие в их организме



процессы. Лишь в последнее время применение точных физиологических методов позволило более подробно изучить явление спячки у насекомых и других беспозвоночных.

Так как зимняя и летняя спячка в естественных условиях протекают в таких убежищах, в которых невозможно производить периодические наблюдения за состоянием животных, большинство исследований по физиологии спячки было произведено на животных в условиях неволи. Однако сравнение хода спячки в природе и в условиях лаборатории, которое удалось провести в некоторых случаях, показало, что основные особенности этого явления в природных и близких к ним искусственных условиях одинаковы. Особенности содержания в неволе, связанные, например, с температурой помещения или со степенью упитанности животных, влияют лишь на глубину оцепенения и на его продолжительность, увеличивая или уменьшая их по сравнению с естественными условиями.

Изучение спячки в условиях неволи позволило также проследить происходящие в организме животных изменения, применяя точные приборы и все современные достижения методики физиологических исследований. На основе этих исследований перед биологами и зоологами, изучавшими явления спячки, раскрылась интересная картина своеобразных и иногда удивительных изменений, происходящих в организме животных во время спячки. Остановимся, прежде всего, на описании явлений, происходящих во время зимней спячки, ознакомившись с особенностями этого состояния у разных групп животных.

### Зимняя спячка насекомых

Явления зимней спячки у беспозвоночных лучше всего изучены у насекомых. Целый ряд исследований был произведен на этих объектах русскими учеными Бахметьевым (1899, 1901, 1907), Сахаровым (1927), Кожанчиковым (1930, 1935, 1937, 1939, 1946, 1949, 1950), Лозина-Лозинским (1936, 1937, 1942, 1952), Калабуховым (1933, 1934, 1935, 1936). Поэтому и мы, прежде всего, ознакомимся с этим явлением у насекомых. Излагая данные о явлениях оцепенения у насекомых, следует в первую очередь остановиться на изменениях, происходящих в их теле при температуре выше  $0^{\circ}$ . Это необходимо сделать потому, что при температуре ниже  $0^{\circ}$  в организме животных происходит целый ряд своеобразных процессов, связанных с образованием льда, которые в конце концов вызывают смерть организма, и эти явления мы рассмотрим позднее.

Впадение в оцепенение у большинства насекомых происходит при температуре воздуха ниже  $+10^{\circ}$ . Первая особенность, характеризующая впадение насекомого в спячку,— это его неподвижность. Каждый из читателей может сам проследить это замедление действий при впадении насекомых в спячку. Для этого опыта нужно посадить в тонкий стаканчик, пробирку или стеклянную банку какое-

нибудь насекомое — жука или кузнечика, муху или пчелу, закрыть отверстие банки куском материи или листом бумаги и плотно обвязать ниткой эту крышку вокруг банки. Если затем опустить банку до половины или на три четверти в тарелку с водой, в которую положен снег или несколько кусков льда из погреба, или выставить эту банку на холод, то в течение 10—15 минут можно проследить, как быстро бегающее или летающее насекомое постепенно замедляет свои движения, потом останавливается совсем и, наконец, поджав ножки, впадает в полное оцепенение.

Скорость впадения в спячку и глубина оцепенения зависит от температуры воздуха. Так, например, пчела при температуре воздуха от  $+9$  до  $+7^{\circ}$  сидит неподвижно на вытянутых ножках, но при прикосновении начинает медленно шевелить крыльями и ножками. При температуре от  $+6$  до  $+4^{\circ}$  пчела впадает в более глубокое оцепенение и уже не реагирует на прикосновение. Наконец, при температуре, близкой к нулю, — от  $+2$  до  $-0,5^{\circ}$  пчела впадает в глубокую спячку через 10—15 минут после начала охлаждения. Она сначала перестает двигаться, а затем поджимает ножки к телу и лежит совершенно неподвижно. Впадение в оцепенение всегда сопровождается также понижением температуры тела насекомого до температуры воздуха.

Методика измерения температуры тела насекомых была разработана впервые русским ученым Бахметьевым. В 1899 г. он описал свои опыты по измерению температуры тела насекомых, применив для этой цели явление так называемого «термоэлектричества». Это явление было давно открыто физиками, установившими, что между спаями двух металлов при разности температуры спаев возникает ток. Бахметьев, изготовив такой «термоэлектрический элемент», спаивая тонкие проволочки и включая их в чувствительный гальванометр, стал определять температуру тела насекомых. Такого рода термоэлементы («термопары») в настоящее время широко применяются в физиологических и биологических исследованиях в Советском Союзе и за границей; конструкцию всей установки можно осуществить собственными силами.

Описание применяемых для измерения температуры тела термоэлементов и гальванометров и методики изучения влияния охлаждения на животных, в том числе и на насекомых, дано в книгах Кожанчикова (1937), Калабухова (1951) и Бескровного (1953).

Исследования, произведенные с применением этой методики, показали, что температура тела насекомых в активном состоянии обычно отличается от температуры воздуха. Так, например, во время движений крыльев и всякой мышечной деятельности насекомых происходит повышение температуры их тела иногда на несколько градусов. Таким образом, в активном состоянии насекомые почти всегда имеют температуру тела несколько более высокую, чем температура воздуха. Известно, что это незначительное выделение тепла отдельными насекомыми в тех случаях, когда их много, вызывает

даже согревание воздуха вокруг них. Так, в пчелиных ульях температура воздуха обычно не падает ниже  $+15^{\circ}$ ,  $+20^{\circ}$ . Еще в XVIII веке французский ученый Реомюр (1734) отметил, что при температуре воздуха снаружи в  $-3,75^{\circ}$  температура в улье была равна  $+13,7^{\circ}$ . Но так как при впадении в спячку насекомые перестают двигаться, в этом состоянии их тело имеет такую же температуру, как и окружающий воздух. Поэтому при температуре воздуха от  $+10$  до  $0^{\circ}$  температура тела животных практически всегда равна температуре воздуха.

О том, как изменяется подвижность насекомого с понижением температуры, можно судить по интересным наблюдениям Бахметьева (1901), измерявшего температуру тела бабочки молочайного бражника во время постепенного охлаждения и повторного отогревания. Эти данные приведены в таблице 11.

Таблица 11

Изменение температуры тела и активность молочайного бражника  
(по Бахметьеву, 1901)

| Температура<br>тела | С о с т о я н и е                                |
|---------------------|--------------------------------------------------|
| $+17,6^{\circ}$     | Бабочка быстро машет крыльями                    |
| $+4,0^{\circ}$      | Число взмахов крыльев понизилось до 90 в минуту  |
| $-0,5^{\circ}$      | Остановка движений крыльев                       |
| $-1,0^{\circ}$      | Неподвижна, перенесена в $t^{\circ} +30^{\circ}$ |
| $+1,4^{\circ}$      | Слабые движения крыльями                         |
| $+4,8^{\circ}$      | Снова неподвижна                                 |
| $+7,9^{\circ}$      | Бабочка двигает ножками                          |
| $+8,5^{\circ}$      | Бабочка двигает усиками                          |
| $+12,0^{\circ}$     | Начало ритмичного движения крыльев               |

Изменение температуры тела насекомых при температуре воздуха ниже  $0^{\circ}$  вследствие образования льда в их организме имеет некоторые особенности. Поэтому мы, как уже отмечалось выше, ознакомим читателя с особенностями спячки насекомых при температуре ниже  $0^{\circ}$  несколько позднее, после того как он познакомится с этим явлением при температуре выше нуля. Говоря об условиях впадения насекомых в спячку, необходимо указать, что если охлаждается несколько экземпляров вместе, то, взаимно согревая друг друга, они впадают в спячку несколько позднее, чем одиночные. Иллюстрацией этого влияния взаимного обогревания на скорость впадения в спячку может служить результат наших опытов с пчелами (см. 1-е изд., стр. 88—89).

Каковы же физиологические изменения, происходящие в организме насекомого, впавшего в оцепенение? Прежде всего следует ожидать, что охлаждение тела должно сильно замедлить скорость всех жизненных процессов, в частности дыхания и обмена веществ. Посмотрим, какой ответ на этот вопрос дают результаты физиологических исследований.

Кожанчиков (1935) установил, что зимующие гусеницы бабочек лугового мотылька (*Loxostege sticticalis*) потребляют в оцепенении при  $0^{\circ}$  всего  $17,0 \text{ мм}^3$  кислорода на 1 г веса тела в 1 час по сравнению с  $57,0 \text{ мм}^3$  в состоянии активности при  $+12^{\circ}$ , т. е. понижают интенсивность дыхания в 3,5 раза. Гусеницы кукурузного мотылька (*Praon nubilalis*), по исследованиям того же автора, потребляя при  $+12^{\circ}$   $95,3 \text{ мм}^3$  кислорода на 1 г веса в 1 час, при  $0^{\circ}$  потребляют уже  $21,8 \text{ мм}^3$ , т. е. в 4,5 раза меньше.

Интенсивность потребления кислорода у гусениц кукурузного мотылька при обычной для лета температуре  $+20^{\circ}$  в 12 раз превышает этот же показатель в спячке при  $0^{\circ}$  ( $265,5 \text{ мм}^3$  и  $21,8 \text{ мм}^3$  — см. Кожанчиков, 1935).

Лозина-Лозинский (1942) установил, что гусеница бабочки *Macrothylacia rubi*, поглощая в активном состоянии при  $+12^{\circ}$ ,  $+13,6^{\circ}$  от 14,19 до  $20,87 \text{ мм}^3$  кислорода на 1 г веса в 1 час, в глубоком оцепенении при  $0-0,6^{\circ}$  потребляет его только  $2,63-3,65 \text{ мм}^3$ , т. е. в 6 раз меньше.

У прямокрылых (*Chortophaga viridifasciata*), зимующих на стадии личинки, при температуре от 0 до  $+8^{\circ}$  дыхание также резко замедлялось. При этом не только полностью останавливались дыхательные движения брюшка, но и выделение углекислоты снижалось (по сравнению с активным состоянием при  $+20^{\circ}$ ) в 8—10 раз. Другой обычный вид прямокрылых — сверчок выделяет в активном состоянии при  $+15^{\circ}$   $0,2694 \text{ мг}$  углекислоты на 1 кг веса в 1 час, а в оцепенении при  $0^{\circ}$  этот показатель понижается у него до  $0,0245 \text{ мг}$ , т. е. в 11 раз.

Газообмен в зимней спячке также изучался у одного из видов муравьев, у которых выделение углекислоты и потребление кислорода во время спячки при температуре воздуха от  $+4$  до  $+6^{\circ}$  понижается в 3—5 раз. При этом было установлено, что замедление потребления кислорода и выделения углекислоты происходит в разной степени: потребление кислорода понижается в 3 раза, в то время как выделение углекислоты падает в 4,5—5 раз. В связи с этим меняется соотношение между количеством потребленного кислорода и выделенной углекислоты — так называемый «дыхательный коэффициент» (см. табл. 12).

Дрейер провел также исследование газообмена у муравьев, находившихся в спячке (при температуре воздуха  $+4^{\circ}$ ) и в активном состоянии (при температуре  $+22^{\circ}$ ) в течение целого года, и этими опытами также установил, что выделение углекислоты в спячке

Таблица 12.

Изменение величины потребления кислорода и выделения углекислоты у муравьев (по Дрейеру, 1932)

| Дата       | Состояние                     | Температура воздуха | Выделено $\text{CO}_2$ в $\text{мм}^3$ | Потреблено $\text{O}_2$ в $\text{мм}^3$ | Дыхательный коэффициент |
|------------|-------------------------------|---------------------|----------------------------------------|-----------------------------------------|-------------------------|
| 4 февраля  | Спячка . . . . .              | + 4,0°              | 56                                     | 111                                     | 0,504                   |
| 30 апреля  | Активные . . . . .            | +22,0°              | 236                                    | 270                                     | 0,874                   |
| 13 августа | Активные . . . . .            | +22,0°              | 279                                    | 320                                     | 0,871                   |
| 13 октября | Перед спячкой, малоподвижны . | +18,0°              | 165                                    | 211                                     | 0,782                   |
| 25 ноября  | Спячка . . . . .              | + 4,0°              | 53                                     | 104                                     | 0,509                   |
| 9 февраля  | Спячка . . . . .              | + 4,0°              | 55                                     | 108                                     | 0,509                   |

замедляется больше, чем потребление кислорода. В среднем эти величины были:

$$\text{для } +4^\circ \text{ (спячка)} \quad \frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} = \frac{52}{104} = 0,500;$$

$$\text{для } +22^\circ \text{ (активное состояние)} \quad \frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} = \frac{247}{285} = 0,866.$$

Изменение в соотношении между количеством потребляемого кислорода и выделяемой углекислоты говорит о том, что обмен веществ у насекомых в спячке не только резко замедлен по сравнению с активным состоянием, но имеет также значительные качественные отличия; уменьшенное по сравнению с кислородом выделение углекислоты говорит о том, что в спячке насекомое расходует в основном запас жира, при преимущественном же потреблении углеводов, которыми обычно питаются муравьи в активном состоянии, дыхательный коэффициент близок к единице.

Не менее сильно замедляются в состоянии оцепенения и другие звенья процесса обмена веществ. Исследования по спячке пчел, произведенные автором, показали, что в состоянии оцепенения при температуре от +8 до +2° в организме этих насекомых резко замедляется потребление запаса меда. В этих опытах пчелы брались из улья или из клеточек, где они кормились медом, так что всегда в их зобике и кишечнике содержался запас меда — от 3 до 16 мг сахара (глюкозы) на 1 пчелу.

Если в активном состоянии при температуре воздуха от +15 до +25° этого запаса хватало не более, чем на 1—1,5 суток, и к этому времени все пчелы погибали от голода, то в состоянии спячки при температуре от +8 до +2° потребление меда замедлялось настоль-



ко, что пчелы жили в спячке в течение 7—9 дней, до тех пор пока запас меда в их теле не был израсходован полностью. Специальные исследования живых и умерших пчел в разные периоды спячки показали, что всегда мертвые пчелы не имеют запаса меда или имеют его в ничтожном количестве — менее 1 мг на 1 пчелу; пчелы, оживающие из спячки, содержат в своем теле запас от 1 до 7 мг сахара (меда) на 1 пчелу.

Исследования пчел показали также, что в спячке при сильном понижении температуры воздуха процесс всасывания меда через стенки кишечника пчелы и потребление этой пищи в тканях организма замедляются в разной степени. Если в спячке при температуре воздуха от  $+6$  до  $+10^\circ$  скорости этих процессов еще соответствуют друг другу, и пчелы умирают от голода тогда, когда в их организме совсем не остается меда, то при

температуре от  $+4^\circ$  и ниже запас меда из кишечника поступает в ткани тела пчелы медленнее, чем происходит его потребление. В этих условиях пчелы погибают в спячке из-за отсутствия сахара в тканях их тела и несмотря на имеющийся в кишечнике запас меда. Этот интересный факт был установлен путем определения количества меда (глюкозы) в теле умерших в спячке пчел — отдельно в кишечнике с медовым зобиком и отдельно во всем теле без кишечника и зобика. Сравнение содержания сахара в кишечнике и в теле у пчел, погибших в спячке при температуре  $+3$  и  $+8^\circ$  (рис. 42) ярко иллюстрирует это

своеобразное явление — различную степень замедления физиологически процессов в спячке, приводящую к тому, что при температуре  $+3^\circ$  пчелы погибают от отсутствия сахара в тканях их тела, несмотря на то, что их кишечник и медовый зобик содержат еще значительный запас меда.

Данные, приведенные выше, говорят о том, что процессы дыхания и обмена веществ в организме насекомых, находящихся в состоянии спячки, при температурах, близких к нулю, все же происходят, хотя и со значительно меньшей интенсивностью. Таким образом, в каждый момент насекомые затрачивают на поддержание своего существования в спячке какое-то небольшое количество запасных питательных веществ, накопленных с осени. Но если учесть, что спячка многих видов насекомых, в частности в условиях нашей страны,

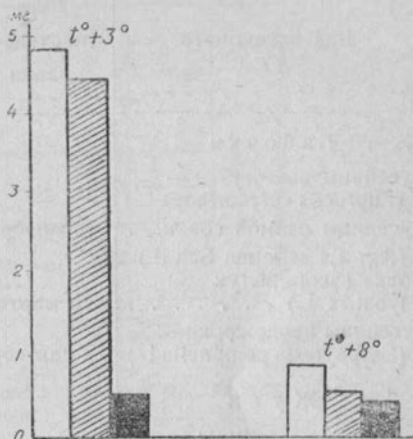


Рис. 42. Содержание глюкозы в теле пчел после смерти в спячке при температуре  $+3^\circ$  и  $+8^\circ$  (по Калабухову, 1933) (заштриховано — зобик и кишечник, черный цвет — ткани тела, не заштриховано — всего на 1 пчелу).

тянется от 5 до 7 месяцев, то следует предположить, что эти запасы питательных веществ должны быть достаточно велики. Каковы же эти запасы и как они расходуются насекомыми во время спячки?

Уже давно было установлено, что у насекомых, впадающих в спячку, к осени чрезвычайно развивается жировая ткань, или так называемое «жировое тело».

У многих насекомых запас жира перед спячкой составляет от 15 до 28% веса тела. В табл. 13 приведен ряд цифр, характеризующих этот запас разных видов насекомых, впадающих в спячку.

Таблица 13

Содержание жира в теле насекомых, впадающих в спячку

| Вид насекомого                                                          | Дата<br>исследо-<br>вания | Количество жира                        |                                          | Автор                                        |
|-------------------------------------------------------------------------|---------------------------|----------------------------------------|------------------------------------------|----------------------------------------------|
|                                                                         |                           | в %<br>веса<br>тела                    | в %<br>веса<br>сухого<br>вещества        |                                              |
| Бабочки                                                                 |                           |                                        |                                          |                                              |
| Гусеницы златогрузки —<br>( <i>Euproctis chrysorrhoea</i> L.)           | —                         | 4,93                                   | 16,44                                    | Сахаров (1928)                               |
| Гусеницы озимой совки .<br>( <i>Agrotis segetum</i> Schiff.)            | 10 ноября                 | 6,42                                   | 22,40                                    | Сахаров (1928)                               |
| Совка ( <i>Scoliopteryx</i><br><i>lybatrix</i> L.) . . . . .            | 23 марта                  | 18,18                                  | 56,31                                    | Сахаров (1928)                               |
| Гусеницы плодовой —<br>( <i>Laspeyresia pomonella</i> L.)               | 12 сентября               | 21,91                                  | 49,76                                    | Ушатинская (1949)                            |
| Жуки                                                                    |                           |                                        |                                          |                                              |
| Личинка усача ( <i>Plagionotus</i><br><i>torquatus</i> L.) . . . . .    | 12 марта                  | 14,36                                  | 30,05                                    | Сахаров (1928)                               |
| Свекловичный долгоносик<br>( <i>Cleonus punctiventris</i> L.)           | Перед<br>спячкой          | 18,70                                  | 45,40                                    | Иванов (1937)                                |
| Гороховая зерновка<br>( <i>Bruchus pisorum</i> L.) . .                  | Осень                     | 20,89                                  | 39,45                                    | Ушатинская (1949)                            |
| Двукрылые                                                               |                           |                                        |                                          |                                              |
| Комар малярийный<br>( <i>Anopheles maculipennis</i><br>Meig.) . . . . . | 15 октября                | 13,6                                   | 36,6                                     | Беклемишев (1944)                            |
| Комар ( <i>Culex pipiens</i> L.) .                                      | Октябрь                   | 27,9                                   | 60,66                                    | Бэкстон (1935)                               |
| Клопы                                                                   |                           |                                        |                                          |                                              |
| Черепашка <i>Eurygaster in-</i><br><i>tegriceps</i> Put.) . . . . .     | 8 декабря                 | —<br>—                                 | 40,50 <sup>1</sup><br>35,40 <sup>2</sup> | Смолянников<br>(1939)                        |
| Черепашка ( <i>Eurygaster in-</i><br><i>tegriceps</i> Put.) . . . . .   | 20 сентября               | 17,9 <sup>1</sup><br>14,8 <sup>2</sup> | 35,3 <sup>1</sup><br>32,5 <sup>2</sup>   | Шумаков,<br>Виноградова<br>и Яхимович (1954) |

<sup>1</sup> Самки.

<sup>2</sup> Самцы.

Высокое содержание жира у насекомых, впадающих в зимнюю спячку, говорит о большом значении этих запасов для переживания насекомых в течение 5—7-месячного оцепенения. К сожалению, сведений о том, как изменяется вес тела насекомых в состоянии спячки, и о том, как расходуется жировой запас, собрано очень мало. Так, по наблюдениям Сахарова, содержание жира у гусениц озимой совы, пребывавших в состоянии оцепенения в течение 5 месяцев (с ноября по март), понизилось незначительно — от 6,42 до 5,24% веса тела, или от 22,4 до 20,77% на сухой вес тела.

По данным Ушатинской (1949), у гусениц яблоневой плодовой гусеницы (*Laspeyresia pomonella*), зимовавших в естественных условиях —

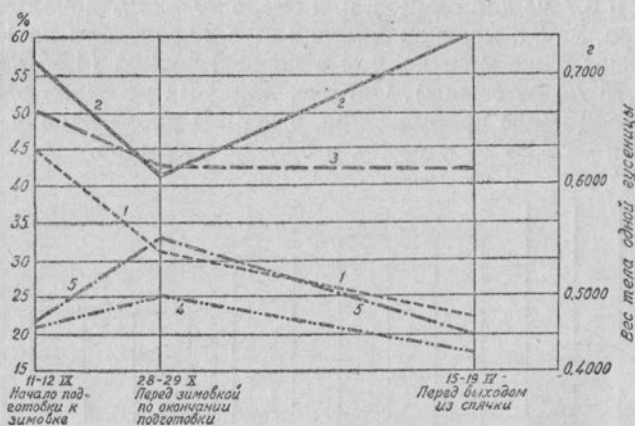


Рис. 43. Изменения в организме зимующих на стволах деревьев гусениц яблоневой плодовой гусеницы.

1. Вес тела гусеницы в граммах. 2. Содержание воды в процентах. 3. Содержание жира в процентах к сухому веществу. 4. Содержание жира в процентах к общему весу. 5. Содержание сухого вещества без жира в процентах к общему весу (по Ушатинской, 1949).

под отставшей корой плодовых деревьев, за период с 11—12 сентября по 15—19 апреля содержание жира в теле уменьшается от 21,91% общего веса тела до 17,5% или от 49,76% до 42% при пересчете на вес сухого вещества. На рис. 43 эти данные изображены графически вместе с кривыми изменения веса тела и содержания воды в организме.

В условиях опыта, близких к условиям зимовки в природе, при температуре 3—5°, Ушатинская (1949) наблюдала у гусениц этого же вида бабочек и у жуков — гороховых зерновок (*Bruchus pisorum*) также незначительное уменьшение запасов жира. У гусениц за 78 дней содержание жира уменьшалось от 21,33 до 19,86% веса тела или от 50,20 до 46,52% сухого веса, а у жуков — за 122 дня — от 20,78 до 18,04% веса тела, т. е. всего от 38,86 до 34,53% сухого веса.

Эти данные Ушатинской (1949), как и результаты изучения сезонных изменений содержания жира в организме 5 видов насекомых,

опубликованные ею позднее (1952), к сожалению, выражены в процентах, без указания на происходящие одновременно изменения веса всего тела. Более детально описан процесс накопления жировых запасов перед зимовкой и их расходования во время оцепенения у комара (*Culex pipiens*) Бэкстоном (1935) и у вредного клопа-черепашки (*Eurygaster integriceps*) Шумаковым, Виноградовой и Яхимовичем (1954) (табл. 14).

Наибольшее количество жира у черепашки накапливается к началу июля, т. е. ко времени ее отлета с посевов в места, где она проводит период летнего покоя и зимовки. Расход жировых запасов за 2,5 месяца «летовки» — с 3 июля по 20 сентября — составляет 5,3 мг для самок и 6,7 мг для самцов, или около 20—28% начального количества жира. За 6,5 месяцев зимовки — с 20 сентября по 1 апреля — клопы теряют даже меньше, чем в первый период (4,35 мг жира — самки и 4,75 мг — самцы). Остаток жировых резервов расходуется за один месяц после пробуждения, в период размножения, с 1 апреля по 3 мая — 5,23 мг у самок и 5,27 мг у самцов.

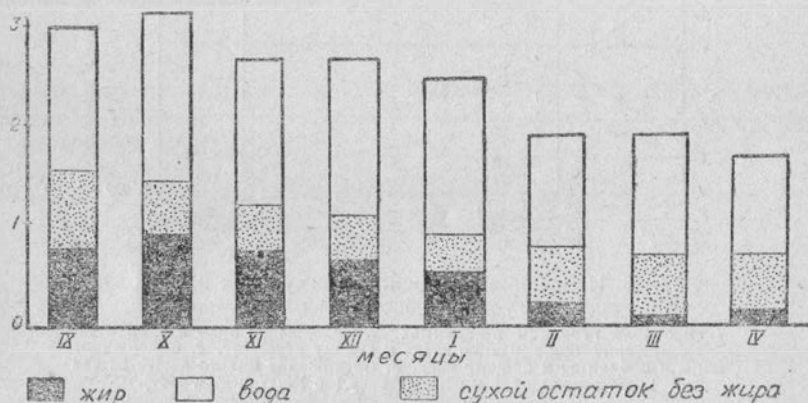


Рис. 44. Изменение веса тела, содержания воды, жира и сухого вещества у обыкновенных комаров в спячке (по Бэкстону, 1935).

Необходимо подчеркнуть, что с накоплением и расходованием организмом черепашки жировых резервов тесно связаны и сезонные изменения ее чувствительности к инсектицидам, в частности, к ДДТ (Федотов и Бочаров, 1952).

У зимующих в природных условиях самок комара, по исследованиям Бэкстона (1935), вес тела и содержание жира во время зимней спячки резко уменьшается. Этот автор исследовал самок комаров, зимовавших в погребе под одним домом, в окрестностях г. Тонбриджа (Кент, Англия). Периодически от 2 до 5 раз в месяц брались пробы по 40—100 комаров.

В результате произведенных в течение периода с сентября по апрель исследований удалось получить интересную картину изменений, происходящих в составе тела зимующих комаров в течение спячки. Полученные данные приведены на рис. 44 и в таблице 14.

Изменение запасов жира у клопа-черепашки (*Eurygaster integriceps*) и комара (*Culex pipiens*)  
(по Шумакову, Виноградовой и Яхимович, 1954 и Бэкстону, 1935)

| Период                                              | Дата        | Вес насекомого<br>в мг |       | Вес жира<br>в мг |       | Содержание жира в % |       |               |       |
|-----------------------------------------------------|-------------|------------------------|-------|------------------|-------|---------------------|-------|---------------|-------|
|                                                     |             | самки                  | самцы | самки            | самцы | к весу тела         |       | к сухому весу |       |
|                                                     |             |                        |       |                  |       | самки               | самцы | самки         | самцы |
| 1. Клоп-черепашка ( <i>Eurygaster integriceps</i> ) |             |                        |       |                  |       |                     |       |               |       |
| Кормление на посевах . . . . .                      | 27 июня     | 117,4                  | 108,6 | 10,91            | 11,29 | 9,3                 | 10,4  | 25,4          | 27,2  |
| Летний покой . . . . .                              | 3 июля      | 131,2                  | 124,0 | 25,58            | 22,68 | 19,5                | 19,1  | 37,1          | 37,3  |
|                                                     | 13 июля     | 130,5                  | 121,4 | 25,18            | 21,85 | 19,3                | 18,1  | 37,9          | 35,7  |
| Перед зимовкой . . . . .                            | 3 сентября  | 125,0                  | 115,5 | 21,00            | 19,52 | 16,8                | 16,9  | 34,4          | 34,0  |
|                                                     | 20 сентября | 120,0                  | 113,5 | 20,28            | 15,98 | 17,9                | 14,8  | 35,5          | 32,5  |
| После пробуждения . . . . .                         | 1 апреля    | 122,5                  | 113,5 | 15,92            | 11,23 | 13,0                | 9,9   | 28,2          | 22,7  |
| Период размножения . . . . .                        | 22 апреля   | 127,0                  | 115,9 | 10,66            | 8,22  | 8,6                 | 7,1   | 24,8          | 18,1  |
|                                                     | 3 мая       | 122,7                  | 110,5 | 9,69             | 5,96  | 7,9                 | 5,4   | 19,4          | 12,2  |
| 2. Комар обыкновенный ( <i>Culex pipiens</i> )      |             |                        |       |                  |       |                     |       |               |       |
| Начало зимовки . . . . .                            | Октябрь     | 3,26                   | —     | 0,91             | —     | 27,9                | —     | 60,6          | —     |
| Спячка . . . . .                                    | Декабрь     | 2,80                   | —     | 0,61             | —     | 23,6                | —     | 40,9          | —     |
| Конец зимовки . . . . .                             | Март        | 2,05                   | —     | 0,13             | —     | 6,3                 | —     | 18,0          | —     |



Мы видим, что происшедшее с октября по март уменьшение веса тела комаров от 3,26 мг до 2,05, т. е. на 37,2% веса тела, происходит, главным образом, за счет израсходованного запаса жира, вес которого составлял в октябре 0,91 мг, или 27,9% веса тела, и в марте — всего 0,13 мг, или 6,3%. Точно также понижается содержание воды с 1,76 до 1,33 мг. О том, что жизнь насекомых поддерживается в спячке исключительно за счет запаса жира, говорят данные о содержании остальных, не содержащих жира, сухих веществ, количество которых почти не менялось в течение зимы.

Наши опыты с пчелами показывают, что запас жира — основной источник, поддерживающий жизнь насекомого в спячке. Эти насекомые, впадая в состояние спячки и находясь в нем без

всякого вреда для себя от 2 до 9 суток, в дальнейшем погибают, так как их организм не имеет запасов жира: содержание жира в теле пчел составляет всего от 1,1 до 2,23% веса тела, или от 4,7 до 10,7% на сухой вес тела. Поэтому пчелы живут в спячке лишь несколько дней, пока не израсходован небольшой запас меда, находящийся в их медовом зобике и кишечнике.

Другим примером использования запаса углеводов в кишечнике для существования в спячке является замечательный факт накопления в осен-

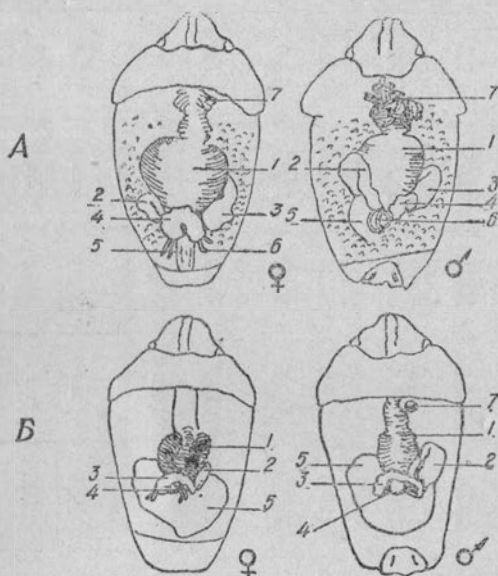


Рис. 45. Запас крахмала в средней кишке клопа-черепашки: А — перед спячкой — в июне (верхние рисунки); Б — во время пробуждения — в марте (нижние рисунки) (по Федотову, 1944).

ний период в средней кишке клопа-черепашки большого количества крахмала (Федотов, 1944). Крахмал из зерен пшеницы, которой питается клоп, заполняет 1-й отдел средней кишки черепашки настолько, что она занимает большую часть полости тела (рис. 45, А). Во время спячки белая рассыпчатая масса зерен крахмала постепенно разрушается и переваривается, и к периоду пробуждения (март) в сжавшейся до небольших размеров средней кишке можно обнаружить лишь небольшое количество тягучей пищевой массы янтарно-желтого цвета (рис. 45, Б). Хотя черепашка имеет, подобно другим клопам, впадающим в спячку, и жировое тело (см. табл. 14), очевидно, что этот крахмал является важным добавочным резервом.

Характерно, что эти пищевые запасы черепашки, по исследованиям М. И. Мейселя, вовсе не содержат бактерий. Величина пищевого запаса у самок черепашки перед спячкой выше, чем у самцов (см. рис. 45, А). По данным Д. М. Федотова, у других проводящих зиму в спячке клопов эти резервы в кишечнике отсутствуют.

Недавно Ушатинская (1949) обнаружила, что один из видов животного крахмала — гликоген накапливается в организме и других видов насекомых в период подготовки к спячке; очевидно, это происходит в результате расходования определенной части жировых резервов. Так, при подготовке к зимовке у клопа-солдатика (*Pyrrhocoris apterus*) содержание гликогена возрастает от 8,95 до 24,13% от веса тела, у куколок бабочки-капустницы (*Pieris brassicae*) — от 10,39 до 16,87%, у гусениц яблоневой плодовой гусеницы (*Laspeyresia pomonella*) — от 15,67 до 38,52% и у личинок жука-щелкуна (*Selatosomus*) — от 12,45 до 38,30%. Во время спячки эти запасы гликогена также расходуются насекомыми.

Существенным и характерным изменением, происходящим во время спячки, является уменьшение содержания воды в теле насекомых (табл. 15 и рис. 43, 44 и 46).

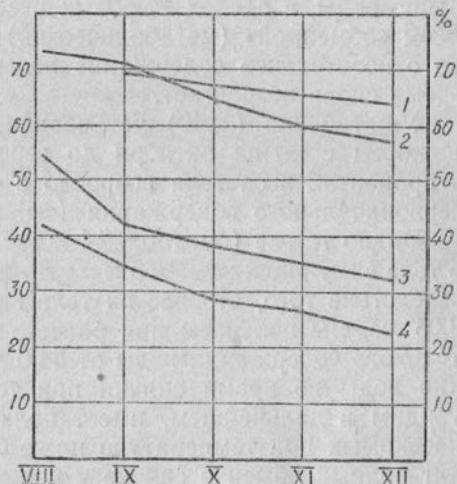


Рис. 46. Изменение содержания воды в личинках жуков по сезонам (по Пэйн, 1927). 1. *Popilla japonica*. 2. *Dendroides canadensis*. 3. *Synchroa punctata*. 4. *Romaleum rufum*.

Таблица 15

Изменение содержания воды в теле личинок *Chortophaga viridifasciata* в течение зимней спячки

| Дата       | Температура воздуха | Число исследованных кобылок | Содержание воды в % к весу тела |
|------------|---------------------|-----------------------------|---------------------------------|
| 10 октября | от +22 до +25°      | 50                          | 72,0                            |
| 5 ноября   | +8,8°               | 15                          | 69,4                            |
| 19 ноября  | +7,0°               | 60                          | 67,3                            |
| 3 декабря  | 0,0°                | 50                          | 65,2                            |
| 22 декабря | 0,0°                | 15                          | 62,8                            |

Ушатинская (1949, 1951) установила, что это уменьшение содержания воды у насекомых происходит в период подготовки к спячке, когда с прекращением питания они освобождаются от остатков пищи в кишечнике и теряют влагу, испаряющуюся при дыхании. Такое понижение содержания воды достигает 7,48% ее начального содержания у гусениц бабочки-капустницы, 9,80% у жуков щавелевого листоеда, 10,88% у личинок жука-щелкуна (*Selatosomus*) и 11,34% у гусениц яблоневой плодовой жоржки. Но так как в период глубокой спячки резкое понижение интенсивности дыхания уменьшает испарение воды, а расход жировых резервов сопровождается образованием «обменной» (метаболической) воды и уменьшением веса тела, то относительное содержание воды в организме насекомых в это время снова возрастает.

Ушатинская (1949) установила, что у гусениц яблоневой плодовой жоржки с конца октября до середины апреля содержание воды в процентах веса тела возросло с 41,86 до 59,57%, т. е. почти до первоначального содержания (см. рис. 43).

Видно также (см. табл. 14 и рис. 44), что хотя содержание воды в теле зимующих комаров к марту падает от 1,76 до 1,33 мг, однако вследствие того, что вес их тела за это время снизился от 3,26 до 2,05 мг, мы получаем при расчете в процентах увеличение относительного содержания воды от 54,0 до 64,9%. Уменьшение содержания воды во время спячки при температуре выше нуля, как мы увидим в дальнейшем, имеет большое значение для переживания насекомых при температуре ниже 0°. Крайне своеобразно происходит водный обмен в спячке у черепашки. Образующаяся в результате распада жира и углеводов вода накапливается в задней кишке, которая к моменту пробуждения клопов раздувается до больших размеров (см. рис. 44, внизу).

Приведенные выше данные о том, что возможность переживания насекомых в состоянии спячки тесно связана с наличием запаса жира в их организме, ставят интересный и мало изученный вопрос о продолжительности спячки. Какова предельная продолжительность спячки насекомых разных видов, связанная с тем, на какой срок может хватить резервов питательных веществ? Как внешние условия, влияющие на глубину спячки и интенсивность израсходования резервных веществ, влияют на смертность насекомых во время спячки? Сведений по этим вопросам почти нет. Неизвестно, сколько времени можно держать в оцепенении при температуре близкой к 0° насекомых как тех видов, о зимней спячке которых мы писали на предыдущих страницах, так и каких-либо других. Неизвестно также, какое количество насекомых впадает в спячку с осени с недостаточным запасом жира и гибнет вследствие этого в течение зимы. Без сомнения, для разных видов насекомых эта продолжительность спячки и величина смертности за время зимовки, зависящие не только от величины запаса жира, характерной для вида, но и от индивидуальных отклонений, будут весьма различны.

Примером минимальной продолжительности спячки, связанной с полным отсутствием запасов жира, может служить пчела, переживающая в спячке не более 5—9 дней. Повидимому, среди насекомых, регулярно впадающих в спячку, также есть виды, продолжительность спячки которых ограничена отсутствием жирового запаса. Так, в условиях Средней Азии самки комара-анопелеса, несмотря на запас жира, который у них накапливается с осени, также не доживают до весны. Для видов, проводящих всю зиму в состоянии спячки и имеющих запас жира, обеспечивающий их на этот период, возможная длительность спячки иногда доходит до 7—8,5 месяцев.

По данным Ушатинской (1949), гусеницы яблоневой плодовой жоржки зимовали на стволах плодовых деревьев не менее 7 месяцев (с 11—12 сентября по 15—19 апреля), а жуки—гороховые зерновки в экспериментальных условиях при температуре от +3 до —1° выжидали (при смертности всего 16—38% от общего числа) в течение 10—12 месяцев (304—355 дней).

Бэкстон (1936), наблюдая комаров, впавших в спячку в сентябре, находил их в оцепенении еще в апреле. Найт (1922), поместив 1 сентября 1921 г. 27 экземпляров травяных клопов в холодильник при температуре от +5 до 0°, нашел 19 мая 1922 г., т. е. через 8,5 месяцев, 16 из них живыми. Точно так же Тифлов и Иофф (1931), содержавшие в погребе без корма при температуре выше 0° блох, встречающихся на некоторых видах степных грызунов, установили, что некоторые из них живут в состоянии оцепенения в течение 10—11 месяцев, причем до 8,5 месяцев (250 дней) дожило 60,7%, а до 10 месяцев (300 дней) — 38,6% всех блох. Совершенно очевидно, что важно знать не только максимальную продолжительность спячки отдельных насекомых данного вида, но и то, какое количество насекомых из общего числа впавших в спячку доживает до весны. Этих данных по отношению к спячке при температуре выше 0° почти нет.

Некоторый материал, собранный по этому вопросу в природных условиях, не может быть использован, так как в естественных условиях смертность насекомых в спячке часто зависит от влияния температуры ниже 0°, от деятельности микроорганизмов (см. Иванов и Савченко, 1936) и многих других причин, не всегда поддающихся точному учету. Несколько позже мы вернемся к этим данным о смертности насекомых во время зимовки, зависящей от действия всей совокупности неблагоприятных факторов в природных условиях.

Из других моментов, оказывающих большое влияние на продолжительность жизни насекомых в спячке при температуре выше 0°, необходимо остановиться на установленной рядом исследователей зависимости величины смертности в течение зимы от условий подготовки к зимовке.

По наблюдениям Сахарова (1928), осенью встречаются гусеницы озимой совки, относящиеся к разным возрастным группам. Вполне развитые гусеницы к этому периоду прячутся в глубокие слои почвы



и там зимуют, гусеницы более молодого возраста дольше остаются на поверхности, где они усиленно кормятся. В связи с этим с наступлением холодов они впадают в спячку в менее глубоких слоях земли. Эти гусеницы отличаются, кроме глубины залегания, меньшим содержанием жира (3,71 вместо 6,42% веса тела, или 14,84 вместо 22,4% сухого веса тела), большим содержанием воды (на 4,27%) и обычно все погибают в течение зимы.

Данные о влиянии периода подготовки к спячке на смертность травяных клопов во время спячки приводит Найт (1922). Этот автор содержал клопов в состоянии спячки в совершенно одинаковых условиях, с тем отличием, что одна из подопытных групп сразу же, 1 сентября, была помещена в холодильник без корма, другая — позднее на 10 дней и третья оставалась активной и получала корм до 1 октября, т. е. в течение целого месяца. Температура воздуха в помещении, в котором содержались спящие насекомые, изменялась: с 1 сентября по 1 октября от +19 до +15,8°, затем до 15 октября понижалась постепенно до +5° и с 15 октября по 15 мая колебалась от +5 до 0°.

Несмотря на совершенно одинаковые условия содержания клопов в спячке, смертность их при разных опытах оказалась различной в зависимости от условий их содержания перед спячкой. Те насекомые, которые были в спячке с 1 сентября, дали наименьшую смертность — 41%, впадшие в оцепенение на 10 дней позднее — 87% смертности и, наконец, те, которые месяц содержались в активном состоянии и получали пищу, почти все погибли (97,8% смертности). На значение подготовки к зимовке другого вида клопа-черепашки для выживания его в спячке указывает и Д. М. Федотов (1944).

Наши опыты с пчелами также показали, что условия их впадения в спячку имеют большое значение для продолжительности жизни этих насекомых в состоянии оцепенения. Однако у пчел, как уже указывалось ранее, продолжительность спячки зависит не от запаса жира, которого у них почти нет, а от количества меда, набранного пчелой в зобик и кишечник. Выводы, сделанные в этом случае, также подчеркивают важную роль условий засыпания. Оказалось, что чем медленнее впадают в оцепенение пчелы, тем большую часть запаса меда они израсходуют до впадения в спячку, и тем меньше меда остается на их дальнейшее существование. Поэтому во всех тех случаях, когда пчелы медленно засыпают, они раньше умирают во время спячки. Так, например, при быстром охлаждении в предварительно охлажденных стеклянных стаканчиках пчелы жили дольше, чем при медленном охлаждении в деревянных клеточках (см. 1-е изд., стр. 100).

Мы отмечали ранее, что на скорость засыпания пчел влияет также взаимное согревание ими друг друга. Если пчелы рассажены поодиночке, они впадают в спячку раньше, чем посаженные в клеточки по 15—20 экземпляров в каждой. Непосредственное определение запаса меда в организме пчел, сидящих вместе и отдельно



в разные периоды засыпания и спячки, показало, что пчелы, сидящие отдельно, значительно медленнее тратят запас меда, чем пчелы, сидящие группой. Поэтому уже через сутки после начала опыта содержание сахара (меда) в теле пчел, сидящих группой, составляет в среднем 22 % количества, бывшего у них в начале опыта, в то время как пчелы-одиночки имеют еще около 45 %, т. е. в два раза большее количество. Рис. 47 изображает это изменение запаса сахара (меда) у пчел, сидящих поодиночке и группой, в течение одних суток.

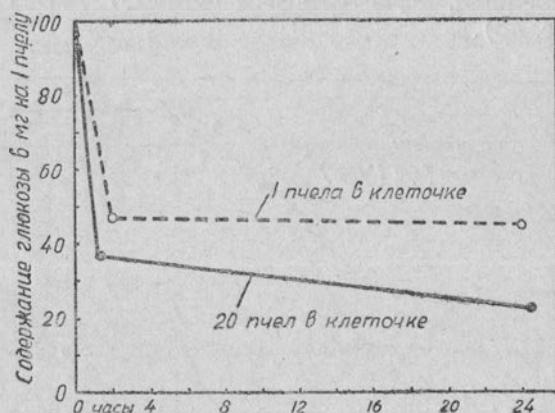


Рис. 47. Изменение запаса меда у пчел, сидящих поодиночке и группами в течение 1 суток спячки (по Калабухову, 1933).

Естественно, что вследствие этого и смертность пчел, сидящих группами и в одиночку резко различается. Табл. 16 приводит данные опытов по изучению продолжительности жизни пчел в спячке при разной плотности.

Таблица 16

Продолжительность жизни пчел в спячке при разной плотности (при  $+0,5^{\circ}$ ,  $+2^{\circ}$ ) (по Калабухову, 1933)

| Число пчел на 1 клетку | Число живых пчел по дням в % к первоначальному числу |      |      |     |     |     | Средняя продолжительность жизни в днях |
|------------------------|------------------------------------------------------|------|------|-----|-----|-----|----------------------------------------|
|                        | 1                                                    | 2    | 3    | 4   | 5   | 6   |                                        |
| 1                      | 100                                                  | 68,1 | 24,8 | 6,4 | 3,5 | 0,5 | 1,52                                   |
| 20                     | 100                                                  | 35   | 3,7  | —   | —   | —   | 0,86                                   |

Мы видим, что взаимное созревание тела пчел, сидящих группой, замедляющее засыпание и ускоряющее трату запаса меда, резко уменьшает продолжительность их жизни в спячке почти в два раза по сравнению с пчелами, сидящими поодиночке.

Оканчивая изложение данных о зимней спячке насекомых при температуре выше нуля, необходимо отметить, что замедление жизненных процессов и прекращение приема пищи всегда останавливает процесс роста и развития у тех насекомых, которые зимуют на стадии личинок. Так, например, у личинок кобылок (*Chortophaga*) рост прекращается в период спячки, возобновляясь снова только весной. О том, что эта остановка связана именно со спячкой, а не с какими-то сезонными изменениями в темпе роста, можно судить по тому, что личинки, перенесенные в комнату, растут в течение всей зимы (рис. 48).

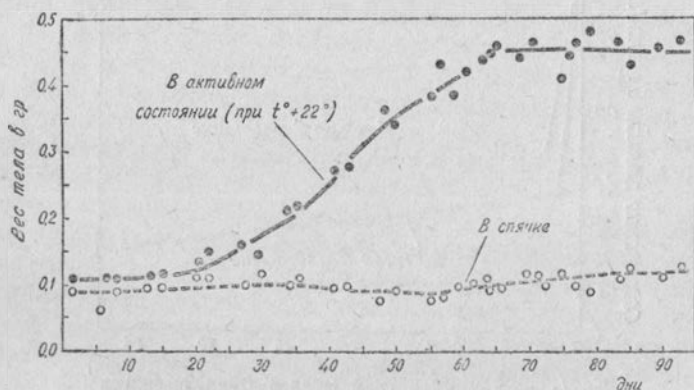


Рис. 48. Остановка в росте в период спячки кобылок (*Chortophaga viridifasciata*).

### Переохлаждение и замерзание насекомых

Изложив основные данные о явлениях спячки насекомых при температуре выше 0°, перейдем к особенностям оцепенения насекомых при температурах ниже 0°. Как уже было сказано, при температуре ниже нуля в организме насекомых происходят новые явления, резко влияющие на физиологические процессы и продолжительность их выживания в спячке. Прежде всего резкие изменения вносит процесс замерзания — образования льда. Но оказывается, что образование льда в теле насекомых при температуре ниже 0° наблюдается не всегда и происходит при вполне определенных и своеобразных условиях.

Изучение изменений температуры тела насекомых при охлаждении их ниже 0° вскрыло много интересных закономерностей. Впервые Бахметьев (1899) установил, что если охлаждать насекомых ниже 0°, то температура их тела вначале понижается до -5°, -9°, а затем снова быстро повышается на несколько градусов, почти до 0° (рис. 49). Лишь после этого снова начинается охлаждение насекомого до температуры холодильника. Это явление, кажущееся на первый взгляд странным, объясняется тем, что вначале — в пер-

вый период понижения температуры (см. рис. 49) жидкости в теле насекомого охлаждаются без образования льда. Происходит так называемое переохлаждение жидкостей — чисто физическое явление, которое наблюдается тогда, когда жидкость охлаждается равномерно. Это явление охлаждения жидкости при температуре ниже  $0^{\circ}$  без образования льда можно наблюдать в воде, если охлаждать воду в тонких пробирках диаметра не более 0,5 см или, что еще лучше, в тонких капиллярных трубочках. У насекомых явление переохлаждения наблюдается всегда, так как их небольшой размер создает условия для равномерного охлаждения жидкостей в их теле.

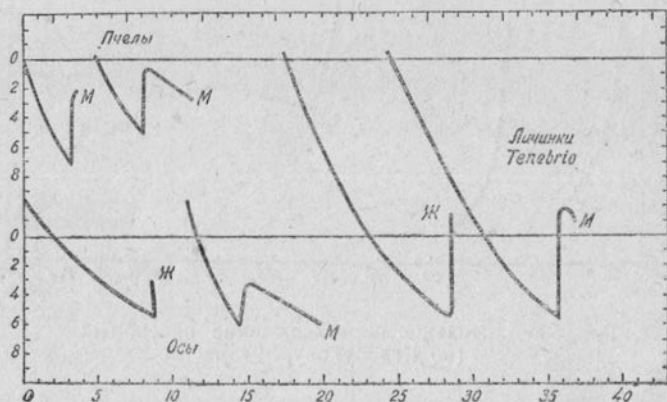


Рис. 49. Изменение температуры тела насекомых при охлаждении ниже  $0^{\circ}$  (по Калабухову, 1933, 1934, 1935) Ж — насекомое ожило, М — насекомое погибло.

Но явление переохлаждения обычно наблюдается короткое время. Через некоторое время после пребывания в этом состоянии, когда температура тела насекомого опустится на несколько градусов ниже  $0^{\circ}$ , начинается образование льда. Этот процесс замерзания сопровождается выделением при переходе воды в лед так называемой скрытой теплоты плавления. Образование льда после переохлаждения происходит сразу во всех частях тела насекомого, поэтому выделившееся тепло повышает температуру тела насекомого на несколько градусов в течение нескольких секунд (см. рис. 49) и лишь вслед за этим насекомое начинает снова охлаждаться, что сопровождается на этот раз промерзанием тела насекомого. Как показали наши исследования, переохлаждение насекомых до температуры ниже нуля не всегда сопровождается последующим образованием льда. Если поддерживать температуру холодильника на 1—2 градуса выше того предела, при котором обычно наступает «скачок», то можно избежать образования льда и держать насекомое в состоянии переохлаждения в течение любого периода времени.

На рис. 50 изображены кривые изменения температуры тела различных насекомых в состоянии такого длительного переохлаждения. Табл. 17 содержит сводку данных по этому вопросу по отношению к целому ряду видов насекомых.

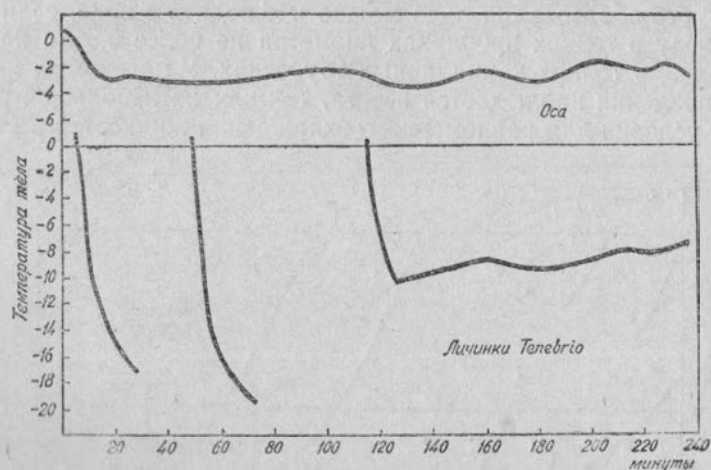


Рис. 50. Длительное переохлаждение насекомых (по Калабухову, 1935).

Таблица 17

Температура переохлаждения для разных видов насекомых

| Виды насекомых                             | Число исследований | Температура переохлаждения |              |         | Автор                      |
|--------------------------------------------|--------------------|----------------------------|--------------|---------|----------------------------|
|                                            |                    | минимальная                | максимальная | средняя |                            |
| I. Бабочки                                 |                    |                            |              |         |                            |
| Боярышница . . . . .                       | 18                 | — 1,7°                     | — 11,0°      | — 6,8°  | Бахметьев (1901)           |
| Репница . . . . .                          | 8                  | — 6,0°                     | — 12,0°      | — 8,9°  | Бахметьев (1901)           |
| Подалирий . . . . .                        | 11                 | — 2,0°                     | — 12,1°      | — 7,0°  | Бахметьев (1901)           |
| Адмирал . . . . .                          | 5                  | — 1,7°                     | — 8,5°       | — 5,4°  | Бахметьев (1901)           |
| Молочайный бражник . . . . .               | 7                  | — 2,3°                     | — 9,1°       | — 6,3°  | Бахметьев (1901)           |
| Совка-гамма . . . . .                      | 2                  | — 7,8°                     | — 10,3°      | — 9,0°  | Бахметьев (1901)           |
| Капустница . . . . .                       | 4                  | — 6,7°                     | — 7,9°       | — 7,3°  | Бахметьев (1934)           |
| Луговой мотылек . . . . .<br>(гусеницы)    |                    | — 3,5°                     | — 30,0°      | —       | Лозина-Лозинский<br>(1933) |
| Кукурузный мотылек . . . . .<br>(гусеницы) | 49                 | — 3,2°                     | — 25,0°      | —       | Лозина-Лозинский<br>(1937) |
| Озимая совка . . . . .                     |                    |                            | — 16,0°      | —       | Лозина-Лозинский<br>(1952) |
| Яблоневая плодожорка . . . . .             |                    |                            | — 23,0°      | —       | Лозина-Лозинский<br>(1952) |

| Виды насекомых                             | Число исследований | Температура<br>переохлаждения |              |          | Автор                      |
|--------------------------------------------|--------------------|-------------------------------|--------------|----------|----------------------------|
|                                            |                    | минимальная                   | максимальная | средняя  |                            |
| II. Жуки                                   |                    |                               |              |          |                            |
| Мучной жук . . . . .                       | 200                | — 1,5°                        | — 6,0°       | — 4,5°   | Пэйн (1927)                |
| Мучной жук . . . . .<br>(личинки)          | 200                | — 5,0°                        | — 8,0°       | — 5,6°   | Пэйн (1927)                |
| Зерновой долгоносик                        | 200                | — 2,2°                        | — 14,0°      | — 6,0°   | Пэйн (1927)                |
| Мучной хрущ . . . . .                      | 2                  | — 5,8°                        | — 7,9°       | — 6,8°   | Калабухов (1934)           |
| Мучной хрущ . . . . .<br>(личинки)         | 13                 | — 11,0°                       | — 19,8°      | — 16,8°  | Калабухов (1934)           |
| Древооточец <i>Oligomerus</i><br>(личинки) | 12                 | — 11,8°                       | — 16,1°      | — 12,6°  | Калабухов (1934)           |
| Древооточец <i>Anobium</i> .<br>(личинки)  | 10                 | — 12,4°                       | — 22,4°      | — 18,3°  | Калабухов (1936)           |
| Бронзовка . . . . .                        | 15                 | — 3,8°                        | — 7,4°       | — 6,0°   | Бахметьев (1901)           |
| Навозник . . . . .                         | 2                  | — 6,5°                        | — 6,6°       | — 6,55°  | Бахметьев (1901)           |
| Жужелица <i>Carabus</i> . . .              | 1                  | —                             | —            | — 2,8°   | Бахметьев (1901)           |
| III. Двукрылые                             |                    |                               |              |          |                            |
| Муха комнатная . . . . .<br>(куколки)      | 10                 | —                             | —            | — 12,12° | Солт (1937)                |
| Малярийный комар .<br>(имаго)              |                    |                               | — 17,0°      |          | Лозина-Лозинский<br>(1952) |
| IV. Перепончатокрылые                      |                    |                               |              |          |                            |
| Пчела . . . . .                            | 21                 | — 1,0°                        | — 9,2°       | — 3,6°   | Калабухов (1933)           |
| Оса . . . . .                              | 20                 | — 2,6°                        | — 6,4°       | — 3,9°   | Калабухов (1934)           |
| Шмель . . . . .                            | 6                  | — 2,1°                        | — 7,8°       | — 4,1°   | Калабухов (1934)           |
| V. Прямокрылые                             |                    |                               |              |          |                            |
| Яйца саранчи . . . . .                     |                    |                               | — 30,0°      |          | Лозина-Лозинский<br>(1952) |
| VI. Клосы                                  |                    |                               |              |          |                            |
| <i>Perillus</i> . . . . .                  | 25                 | — 3,7°                        | — 9,45°      | — 7,68°  | Найт (1922)                |
| <i>Leptocoris</i> . . . . .                | 10                 | —                             | —            | — 16,65° | Солт (1937)                |

Данные таблицы 17 говорят о том, что предельная температура переохлаждения весьма различна у разных насекомых. Специальные исследования ряда авторов (Бахметьев, 1901, Пэйн, 1927, Робинсон, 1927) установили зависимость между температурой переохлаждения и физиологическими особенностями насекомых. В частности оказалось, что большое значение имеет содержание воды в теле насекомого — так называемый «соковый коэффициент», как его



назвал Бахметьев. Так, например, оказалось, что у водяных насекомых (жуков-плавунцов, водяных клопов (*Notonecta*), личинок ручейников и других), содержащих большое количество воды, переохлаждение происходит обычно лишь до температуры  $-1,3$ — $-1,6^{\circ}$ . В связи с этим у одного и того же вида насекомых температура переохлаждения изменяется при изменении содержания воды в теле по сезонам. Мы уже отмечали выше, что во время спячки содержание воды в теле насекомых постепенно понижается и снова возрастает до прежнего уровня ко времени пробуждения (см. рис. 43). Как в связи с этим меняется температура переохлаждения, можно судить по данным Пэйна (1927) для личинок жука-древоточца (табл. 18).

Таблица 18

Изменения точки переохлаждения и содержания воды в теле личинок *Synchroa punctata* (по Пэйн, 1927)

| Показатели                                                | М е с я ц ы |      |      |      |      |       |       |       |       |      |      |      |
|-----------------------------------------------------------|-------------|------|------|------|------|-------|-------|-------|-------|------|------|------|
|                                                           | VII         | VIII | IX   | X    | XI   | XII   | I     | II    | III   | IV   | V    | VI   |
| Средняя температура переохлаждения (в градусах) . . . . . | -2,0        | -3,5 | -3,8 | -7,8 | -8,8 | -12,0 | -17,0 | -22,0 | -14,2 | -9,8 | -8,2 | -2,8 |
| Содержание воды в % веса тела .                           | —           | 54   | 42   | 40   | 38   | 32    | —     | 31,1  | —     | —    | —    | —    |

Эти сезонные изменения температуры переохлаждения, определяющие различную холодостойкость насекомых в разное время года, обычно наблюдаются только у насекомых, выпадающих в зимнюю спячку, так, например, такие изменения наблюдались Пэйном у личинок канадского жука-древоточца и жука *Popilla japonica*, но не были обнаружены у водных насекомых — жуков-плавунцов, водяных клопов-нотонекта, личинок ручейников и т. д.

Рис. 51 изображает изменение средней температуры переохлаждения у этих насекомых по месяцам.

Сезонные изменения холодостойкости связаны не только с изменением содержания воды в организме насекомых, но и с ее состоянием. Часть воды в теле насекомых находится в соединении с коллоидными, прежде всего, с белковыми веществами. Эта вода, соединенная с коллоидами, превращается в лед при температуре значительно более низкой, чем  $0^{\circ}$ , и поэтому чем больше в теле насекомого такой «связанной» воды, тем при более низких температурах наступает замерзание его тела. Количество воды, связанной коллоидами в теле насекомых, меняется по сезонам, причем увеличение количества «связанной» воды происходит, в частности, при

действии низкой температуры. Робинсон (1927) произвел специальные опыты по этому вопросу с двумя видами бабочек. На рис. 52 изображено изменение количества связанной воды (в % к общему содержанию воды) у этих двух видов при постепенном охлаждении их от  $-1,5$  до  $-12,5^{\circ}$ .

Исследования Сахарова показали, что холодостойкость разных видов насекомых зависит, по видимому, также от содержания жира в их теле. Этот автор определял холодостойкость не по минимальной температуре переохлаждения, а по количеству воды, замерзающей при определенной температуре тела насекомого. При этом он установил, что чем больше жира содержится в теле насекомого, тем меньшее количество воды замерзает в его организме при низкой температуре. Так, например, у бабочки совки и жука-усача, у которых запас жира составляет 18,18—14,36% веса их тела, при температуре  $-5,75^{\circ}$  образование льда не происходило совсем, а при температуре  $-11,1^{\circ}$  замерзло всего от 3,53 до 28,91% всей воды. В то же время у пчел, содержащих жира всего 2,66% веса их тела и у майских жуков, содержащих жира всего 6,07% веса тела, при температуре  $-5,75^{\circ}$  замерзло от 36,97 до 74,27% всей воды.

Было также установлено, что степень и длительность переохлаждения жидкостей в теле насекомых (и других животных) зависит не только от их физиологических особенностей, но и от условий, в которых происходит охлаждение. В частности, на степень переохлаждения оказывает большое влияние скорость охлаждения или температура воздуха, при которой происходит охлаждение. Специальные исследования, произведенные автором этой книги, показали, что чем медленнее охлаждать животных, тем до более низкой температуры можно их охладить и тем длительнее можно поддерживать жидкости их тела в переохлажденном состоянии.

Оказалось, что простая дистиллированная вода, взятая в стеклянной пробирке в малом объеме, близком к объему тела насеко-

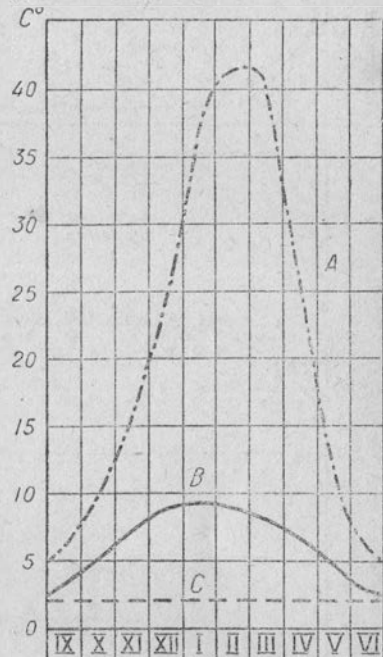


Рис. 51. Изменение точки переохлаждения у насекомых по сезонам (по Пэйн, 1927): A — личинки *Dephrodroides canadensis*, B — *Popilla japonica*, C — водные насекомые.

мых ( $1 \text{ см}^3$ ), не содержащая ни солей, ни белков, влияющих на температуру переохлаждения, совершенно по-разному переохлаждается в зависимости от температуры воздуха, т. е. от скорости охлаждения. На табл. 19 и рис. 53 приведены данные о зависимости температуры и длительности переохлаждения от температуры воздуха. Измерение температуры и в этих опытах производилось термоэлектрическим способом.

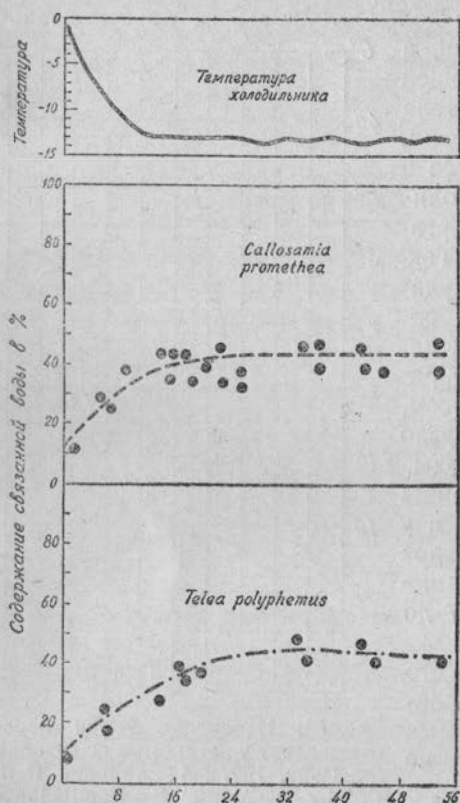


Рис. 52. Изменение содержания связанной воды у насекомых при охлаждении (по Робинсону, 1927).

Эти данные говорят о том, что чем равномернее происходит охлаждение, тем более устойчивым и длительным будет состояние переохлаждения и тем до более низкой температуры можно переохлаждать жидкости в теле животных. Если при температуре воздуха от  $-4,5$  до  $-7^\circ$  температура переохлаждения выше, чем при температуре воздуха от  $-7,5$  до  $-9,7^\circ$ , то это объясняется тем, что жидкость не может иметь температуру более низкую, чем температура воздуха, хотя она и остается переохлажденной в течение нескольких часов. Поэтому верхний график на рис. 53, выражая степень переохлаждения разностью между температурой воздуха и температурой переохлаждения, показывает эту зависимость более отчетливо, чем абсолютные цифры на табл. 17.

Граевский (1940) показал, что у мелких объектов (водных моллюсков) степ-

пень переохлаждения пропорциональна скорости охлаждения. Это различие бесспорно связано с разницей в размерах, так как крупные объекты при быстром охлаждении теряют тепло неравномерно.

Установив эту закономерность, удалось при медленном и постепенном охлаждении и поддержании холодильника на более высоком чем температура «скачка» уровне сохранять насекомых в состоянии переохлаждения без последующего замерзания в течение нескольких часов и даже нескольких суток. На рис. 53 изображены кривые

Длительность и степень переохлаждения 1 см<sup>3</sup> дистиллированной воды в зависимости от температуры (скорости) охлаждения (по Калабухову, 1935)

| Температура<br>воздуха       | Число<br>опытов | Скорость<br>охлаждения<br>в отдельных<br>опытах <sup>1</sup> |       | Число случаев                              |                                                            | Длительность<br>переохлаждения<br>в минутах |                   | Температура<br>переохлаждения |                   |
|------------------------------|-----------------|--------------------------------------------------------------|-------|--------------------------------------------|------------------------------------------------------------|---------------------------------------------|-------------------|-------------------------------|-------------------|
|                              |                 |                                                              |       | Пере-<br>охлаждение<br>без замер-<br>зания | Пере-<br>охлаждение<br>с последую-<br>щим замер-<br>занием | мини-<br>мальная                            | макси-<br>мальная | мини-<br>мальная              | макси-<br>мальная |
| От — 4,5 до — 7,0° . . . . . | 8               | 0,59°                                                        | 0,70° | 7                                          | 1                                                          | 156                                         | 210 <sup>2</sup>  | — 2,83°                       | — 5,75°           |
| „ — 7,5 „ — 9,7° . . . . .   | 17              | 0,60°                                                        | 1,00° | 3                                          | 14                                                         | 4,5                                         | 105 <sup>3</sup>  | — 1,35°                       | — 8,29°           |
| „ — 11,5 „ — 15,0° . . . . . | 9               | 1,12°                                                        | 2,10° | —                                          | 9                                                          | 1,0                                         | 10,0              | — 1,35°                       | — 8,29°           |
| „ — 15,5 „ — 17,5° . . . . . | 19              | 1,33°                                                        | 2,47° | —                                          | 9                                                          | 0,3                                         | 1,0               | — 0,70°                       | — 2,53°           |

<sup>1</sup> Скорость охлаждения — число градусов, на которое понижается температура жидкости в течение 1 минуты.

<sup>2</sup> Замерзание не наступило в течение 210 мин. (3,5 час.).

<sup>3</sup> Замерзание не наступило в течение 105 мин. (1 ч. 45 мин.)

без воды, в воздухе, при охлаждении до температуры, близкой к  $0^{\circ}$ . Этот способ сохранения рыбы в живом состоянии безусловно более перспективен, чем обычно применяемое в рыбном хозяйстве сохранение или перевозка при низкой температуре в воде, ибо в последнем случае рыбы быстро расходуют запасы кислорода, а продуктами обмена веществ загрязняют воду. При сохранении в воздухе дыхание рыб обеспечено в избытке поступающим атмосферным кислородом. Очевидно, что способность выживания рыб в этих условиях тесно связана с их экологическими особенностями. Рыбы, обитающие в придонных, заиленных слоях воды или водоемах, бедных кислородом, как карась и линь, легче переносят эти необычные условия, чем виды, обитающие в верхних слоях и проточных водоемах.

Ознакомившись в экспериментальных условиях с явлениями оцепенения у рыб как в спячке при температуре выше  $0^{\circ}$ , так и при охлаждении и замерзании, а также рассмотрев возможность длительного выживания их в воздушной среде, мы можем остановиться на особенностях, имеющих важное значение для зимовки рыб в естественных условиях. Так как в водоемах зимовка происходит всегда при температуре несколько выше  $0^{\circ}$ , то основным условием, благоприятствующим выживанию рыб, является, очевидно, накопление у них запасов жира, обеспечивающих возможность обмена веществ в период оцепенения.

Кирпичников (1944) впервые показал, что смертность разных форм сазанов — амурского и закавказского (тапараванского), как и разводимого в прудах карпа, крайне неодинакова.

В суровые зимы 1939—1940 и 1940—1941 гг. в прудах Никольского и Валдайского рыбхозов отход годовиков амурского сазана составлял всего 11,2—16,3%, тапараванского сазана — 90,0—92,7% и, наконец, карпа — 95,1—100,0%. Упитанность двух географических форм сазана соответственно была у амурского выше, чем у тапараванского. В дальнейшем Кирпичников и Берг (1952) и Бризинова и Кирпичников (1952) установили, что усиленное питание сеголетков амурских сазанов, карпов и их гибридов в осенний период при низкой температуре среды приводит к накоплению запасов жира до 4,96—5,69%, а во вторую осень у двухлеток — до 12,27—16,49%. Замедление роста при этом, как и уменьшение интенсивности всех жизненных процессов в период зимовки, способствует переживанию рыб, обладающих жировыми резервами, в то время как истощенные особи гибнут, очевидно, в первую очередь.

Так как темпы жиронакопления осенью и глубина оцепенения у разных видов рыб неодинакова, то и потери их в весе в период спячки, повидимому, будут различны. Некоторые виды даже сохраняют способность при низкой температуре воды питаться растительной пищей и поэтому за зиму прибавляют в весе. Эти различия обнаружены Строгановым и Веригиным (1954) при изучении зимовки амурских рыб в условиях Подмосковья.



тели, изучавшие переохлаждение и замерзание животных и растений, пришли к выводу о том, что организм в целом, его ткани, отдельные клетки и одноклеточные животные могут переживать при температуре ниже  $0^{\circ}$  лишь в состоянии переохлаждения, или в некоторых случаях при замерзании небольшой части жидкости. Кристаллизация льда, приводящая к полному замерзанию жидкостей, всегда убивает организм.

Приведенные выше результаты исследований Найта (1922) с травяным клопом, Пэйн (1926—1929) с личинками жуков-древоточцев, Робинсона (1927) с бабочками и жуками и Сахарова (1927) с рядом видов насекомых показали, что их холодостойкость обычно связана с особенностями, препятствующими образованию льда и способствующими переохлаждению жидкостей в их теле (уменьшение содержания воды и т. д. — см. выше). Автор этой книги произвел специальные исследования по изучению переживания насекомых после длительного переохлаждения и замерзания и установил, что если переохлаждение в течение нескольких суток переносится насекомыми без всякого вреда, то образование льда убивает их в течение 5—10 минут.

В табл. 20 приведены результаты этих исследований.

Мы видели, что в большинстве случаев образование льда убивает насекомых через несколько минут после начала замерзания, в то время как в переохлажденном состоянии в условиях опытов они живут часами и сутками. Смерть насекомых при замерзании наступает прежде всего вследствие тех разрушений, которые происходят в их организме при образовании кристаллов льда. Лед разрывает нежные ткани их внутренних органов, разрушает нервную и кровеносную систему и тем самым вызывает смерть. Если лед только начал образовываться, насекомое еще может ожить, если же кристаллы проникли во все органы и образовались в большом количестве, — гибель неизбежна.

Эти взгляды, сложившиеся к моменту выхода в свет первого издания нашей книги, подверглись за истекшие два десятилетия существенным дополнениям. Прежде всего, было установлено, что в некоторых случаях бесспорно удается наблюдать замерзание насекомых, сопровождающееся их последующим оживанием. Лозина-Лозинский (1935, 1937, 1942), исследуя холодостойкость диапаузирующих гусениц лугового мотылька, озимой совки, кукурузного мотылька, садовой совки и яблоневой плодовой, пришел к выводу, что в то время как первые два вида всегда погибают при образовании льда, диапаузирующие гусеницы кукурузного мотылька, садовой совки, яблоневой плодовой и *Macrothylacia rubi* после температурного скачка, последующего понижения температуры тела и длительного пребывания при температуре до  $-30^{\circ}$  могут оставаться живыми.

Солт (1936) также пришел к выводу, что если большинство насекомых может переживать при температуре ниже  $0^{\circ}$  только в

Оживание насекомых после переохлаждения и последующего замерзания (по Калабухову, 1933, 1935)

| Вид<br>насекомого                                        | Переохлаждение без замерзания |                                    |                                                                                      |       |        | Замерзание после переохлаждения |                                    |                                                                                      |       |        |
|----------------------------------------------------------|-------------------------------|------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|-------|--------|---------------------------------|------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|-------|--------|
|                                                          | Число насекомых               | Минимальная<br>температура<br>тела | Продолжи-<br>тельность<br>пребывания<br>при тем-<br>пературе<br>ниже 0°<br>в минутах | Ожило | Умерло | Число насекомых                 | Минимальная<br>температура<br>тела | Продолжи-<br>тельность<br>пребывания<br>при тем-<br>пературе<br>ниже 0°<br>в минутах | Ожило | Умерло |
| Пчела                                                    | 6                             | -1,2 — 3,7°                        | 1—12                                                                                 | 6     | —      | 8                               | -1,0 — 2,6°                        | 0,7—1,5                                                                              | 3     | 5      |
|                                                          |                               |                                    |                                                                                      |       |        | 8                               | -3,0 — 7,3°                        | 0,5—3,0                                                                              | —     | 8      |
| Оса                                                      | 4                             | -0,6 — 3,9°                        | 8—30                                                                                 | 4     | —      | 9                               | -1,2 — 9,5°                        | 2—15                                                                                 | —     | 9      |
|                                                          | 3                             | -3,2 — 4,2°                        | 35—95                                                                                | 3     | —      | —                               | —                                  | —                                                                                    | —     | —      |
|                                                          | 4                             | -2,5 — 3,6°                        | 150—330                                                                              | 4     | —      | —                               | —                                  | —                                                                                    | —     | —      |
| Личинки жука<br><i>Tenebrio molitor</i><br>L.            | 5                             | -9,2 — 17,1°                       | 13—28                                                                                | 5     | —      | 9                               | -7,6 — 15,0°                       | 1—14                                                                                 | —     | 9      |
|                                                          | 3                             | -8,2 — 16,5°                       | 55—83                                                                                | 3     | —      |                                 |                                    |                                                                                      |       |        |
|                                                          | 31                            | -7,5 — 13,0°                       | 225—465                                                                              | 31    | —      |                                 |                                    |                                                                                      |       |        |
|                                                          | 12                            | -3,0 — 11,0°                       | 1320—2880                                                                            | 12    | —      |                                 |                                    |                                                                                      |       |        |
| Личинки жука<br><i>Anobium dome-</i><br><i>sticum</i> L. | 3                             | -7,8 — 11,0°                       | 8—36                                                                                 | 3     | —      | 9                               | -12,4 — 17,1°                      | 0,5—4                                                                                | —     | 9      |
|                                                          | 2                             | -7,2 — 8,9°                        | 160—176                                                                              | 2     | —      | —                               | —                                  | —                                                                                    | —     | —      |

состоянии переохлаждения, то личинки *Plodia interpunctella*, будучи заморожены до затвердевания их тела (24 экз.), оживают после этого и живут все до 5-го дня, лишь после чего начинается гибель части из них или ненормальное закукливание. Так, из 24 подопытных на 5 день погибло 5, а 2 закуклилось, 13-й день погибло еще 8 и закуклилось 3, спустя 3 дня погибли еще 3 гусеницы. О вероятных причинах этой способности переносить заморозание, которой обладают некоторые виды, мы будем говорить далее.

Уже Сахаровым (1927) и позже Солтом (1936) был сделан важный вывод о степени промерзания насекомых в разные периоды их охлаждения. В противовес существовавшему мнению о том, что происходящее одновременно с «температурным скачком» образование льда приводит к полному затвердению тканей, они установили, что при этом замерзает лишь незначительная часть воды, а дальнейший процесс ее кристаллизации вследствие повышения концентрации солей, белков и сахара в жидкостях организма возможен лишь при значительном понижении температуры. Это объясняет, почему во многих случаях наблюдается оживление насекомых и после «скачка», на что обратил внимание еще Бахметьев (1901).

Наконец, получены интересные сведения о роли контактной влажности для заморозания и гибели насекомых при температуре ниже  $0^{\circ}$ . Ряд видов, как установил Ходсон (1936), благодаря хорошо изолирующим плотным или пушистым покровам могут оставаться в переохлажденном состоянии при смачивании их водой, другие, переохлаждаясь до низкой температуры в сухом состоянии, легко замерзают при увлажнении. В результате этого зависимость между влажностью субстрата, в котором зимуют насекомые, и их смертностью в спячке носит сезонный характер: низкая влажность неблагоприятна весной, затрудняя оживание, а более высокая влечет за собой гибель от заморозания в осенне-зимний период (рис. 54).

Учитывая, что насекомые при температуре ниже  $0^{\circ}$ , очевидно, за указанными выше немногими исключениями, переживают только в состоянии переохлаждения, остановимся на тех явлениях, которые происходят в их организме в этих условиях. Исследования, произведенные недавно, показали, что в состоянии переохлаждения

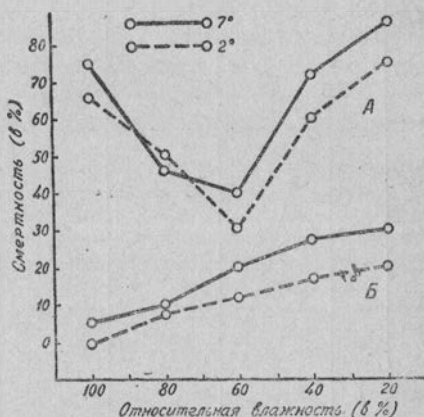


Рис. 54. Зависимость смертности клопов (*Leptocoris trivittatus*) от влажности воздуха (по Ходсону, 1937); А — смертность при  $-14^{\circ}$ , В — процент потери влаги (при предварительном содержании при разной влажности и температуре  $+2^{\circ}$ ,  $+7^{\circ}$  в течение 15 дней).

в организме насекомых физиологические процессы сильно замедлены, но не прекращаются.

Так, пчелы, находящиеся в оцепенении при температуре воздуха  $-3^{\circ}$ , расходуют имеющийся в их теле запас меда. Определяя содержание меда в организме пчел после пребывания их в этих условиях

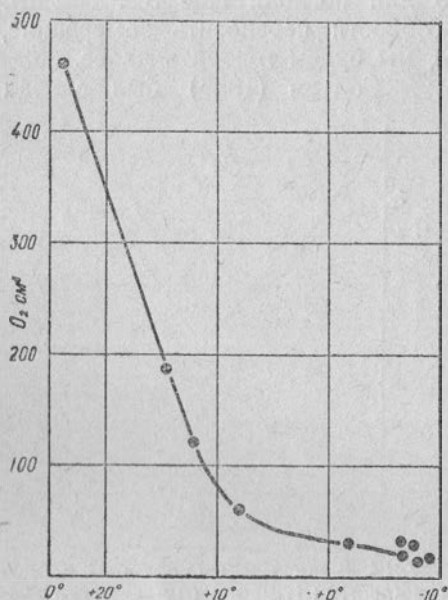


Рис. 55. Потребление кислорода личинками мучного хрущака (*Tenebrio molitor*) при разной температуре (на 1 кг веса в 1 час) (по Калабухову, 1936).

и установил, что у этих насекомых при температуре от  $-6$  до  $-12^{\circ}$  газообмен происходит (табл. 21).

Таблица 21

Потребление кислорода гусеницами кукурузного и лугового мотыльков (по Кожанчикову, 1935)

| Температура   | Потребление кислорода             |                    |
|---------------|-----------------------------------|--------------------|
|               | в $мм^3$ на 1 г живого веса в час |                    |
|               | луговой мотылек                   | кукурузный мотылек |
| $-12^{\circ}$ | —                                 | 2,9                |
| $-6^{\circ}$  | 10,7                              | 15,8               |
| $0^{\circ}$   | 17,0                              | 21,8               |
| $+6^{\circ}$  | 26,6                              | 50,5               |
| $+12^{\circ}$ | 57,0                              | 95,3               |
| $+20^{\circ}$ | —                                 | 265,5              |

Лозина-Лозинский (1942) получил сходные данные при переохлаждении бабочек-крапивниц и некоторых гусениц при температуре от  $-4,6$  до  $-10^{\circ}$  (табл. 21).

Мы видим, что во всех этих случаях интенсивность процесса обмена веществ при температуре ниже  $0^{\circ}$  будет в несколько раз ниже, чем в состоянии оцепенения при температуре выше  $0^{\circ}$  и в десятки раз ниже, чем в активном состоянии. Это замедление физиологических процессов при переохлаждении позволяет насекомым очень медленно расходовать запасы жира во время спячки, как это показали Сахаров (1928), Бэкстон (1935) и Ушатинская (1954).

Лозина-Лозинскому (1942) удалось наблюдать наличие газообмена и у замороженных насекомых. У замерзших (см. выше) гусениц садовой совки (*Mamestra* sp.) и *Macrothylacia rubi* потребление кислорода удалось обнаружить при  $-4,6^{\circ}$ ,  $-10^{\circ}$  (табл. 22).

Таблица 22

Потребление кислорода гусеницами при замерзании (по Лозина-Лозинскому, 1942) в разных опытах

| Температура  | Состояние      | Потребление кислорода в мл <sup>3</sup><br>на 1 г в час |                               |
|--------------|----------------|---------------------------------------------------------|-------------------------------|
|              |                | <i>Mamestra</i> sp.                                     | <i>Macrothylacia<br/>rubi</i> |
| 12,0 — 13,6° | Активное       | 10,59; 16,67                                            | 14,19; 20,87                  |
| 7,8 — 8°     | Оцепенение     | 6,70                                                    | 4,71; 6,92                    |
| 0 — 0,6°     |                | 8,92                                                    | 2,63; 3,65                    |
| — 4,6°       | Переохлаждение | 2,08                                                    | 0,82; 0,86; 1,54              |
| — 4,6°       | Замерзание     | 1,85; 1,97                                              | 1,01; 1,94; 2,30              |
| — 10°        |                | 0,36                                                    | 0,40; 0,65; 0,68              |

Изложив на предыдущих страницах данные об особенностях оцепенения насекомых при температуре выше и ниже  $0^{\circ}$ , следует теперь ответить на поставленный несколько ранее вопрос, какая же часть насекомых из тех, которые впадают в спячку осенью, доживает благополучно до весны. Какова их смертность в спячке и от каких причин она зависит? К сожалению, данных по этому вопросу собрано мало, и лишь часть их относится к видам насекомых, обычно зимующих при низкой температуре. При этом несомненно сказывается резкое влияние различных условий зимовки. Еще Сахаров (1928) показал, что 76,9% зимостойких гусениц озимой совки (*Euxoa segetum*) при зимовке в почве, незащищенной



снеговым покровом, погибает от образования льда, около 6% поражается грибовыми заболеваниями и только 16,9% остается здоровыми. В то же время Лозина-Лозинский (1935) приводит данные о ничтожной смертности гусениц лугового мотылька (*Loxostege sticticalis*) в условиях теплой зимы в степных районах Астраханской области зимой 1932—33 гг., не превышающую 5,2% (табл. 23).

Таблица 23

Число живых и погибших гусениц и куколок лугового мотылька (*Loxostege sticticalis*) 12—13 мая 1933 г.  
(по Лозина-Лозинскому, 1935)

| Объект                                          | Количество, приходящееся на 1 м <sup>2</sup> |                           |                            |                     |
|-------------------------------------------------|----------------------------------------------|---------------------------|----------------------------|---------------------|
|                                                 | Песчаная степь с полынью                     | Старая залежь на суглинке | Целинная степь на суглинке | Склон балки в степи |
| Куколок здоровых . . . . .                      | 16,6                                         | 24,6                      | 8,6                        | 9,0                 |
| „ больных . . . . .                             | 0,1                                          | 0,0                       | 0,0                        | 0,0                 |
| „ мертвых . . . . .                             | 0,4                                          | 1,2                       | 0,7                        | 0,2                 |
| Гусениц здоровых . . . . .                      | 0,1                                          | 0,0                       | 0,0                        | 0,0                 |
| „ с паразитами . . . . .                        | 0,0                                          | 0,4                       | 1,3                        | 1,2                 |
| „ мертвых . . . . .                             | 1,2                                          | 0,6                       | 0,0                        | 0,0                 |
| Коконов пустых свежих . . . . .                 | 4,6                                          | 4,6                       | 0,3                        | 0,0                 |
| „ „ старых . . . . .                            | 21,4                                         | 18,2                      | 5,3                        | 8,0                 |
| „ погрызенных . . . . .                         | 25,5                                         | 5,4                       | 3,0                        | 7,4                 |
| Всего перезимовало (с вылетевшими) . . . . .    | 23,0                                         | 30,8                      | 10,9                       | 10,4                |
| Погибло во время зимовки <sup>1</sup> . . . . . | 1,2                                          | 0,6                       | 0,0                        | 0,0                 |
| Погибло в процентах . . . . .                   | 5,2                                          | 1,9                       | 0,0                        | 0,0                 |

У гусениц кукурузного мотылька в условиях Северной Америки величина смертности во время спячки зависит от того, в каких условиях происходит зимовка. Особенно сильно зависит смертность от распределения зимующих гусениц на растениях разных видов, а также от распределения на разной высоте. Так, например, у гусениц, зимующих на следующих растениях, смертность резко колебалась:

|                                            |               |                                        |
|--------------------------------------------|---------------|----------------------------------------|
| Щирица (амарантус) загнутая . . . . .      | смертность от | 14 до 21 <sup>0</sup> / <sub>0</sub>   |
| Пушистая травка . . . . .                  | „ „           | 9,6 „ 10,9 <sup>0</sup> / <sub>0</sub> |
| Спорыш (птичья гречиха) . . . . .          | „ „           | 0,4 <sup>0</sup> / <sub>0</sub>        |
| Кукуруза — верхняя часть стеблей . . . . . | „ „           | 51 „ 60 <sup>0</sup> / <sub>0</sub>    |
| „ — средняя часть стеблей . . . . .        | „ „           | 19 „ 26,5 <sup>0</sup> / <sub>0</sub>  |
| „ — нижняя часть стеблей . . . . .         | „ „           | 41 „ 43 <sup>0</sup> / <sub>0</sub>    |

<sup>1</sup> В таблице в число погибших во время зимовки не включены поврежденные птицами и другими хищниками, так как они могли быть съедены как во время, так и до зимовки.

Беклемишев (1944) указывает, что так как значительная часть малярийных комаров (*Anopheles maculipennis messae*) во время зимовки гибнет не только от истощения, но и от нападения различных хищников (пауки, жуки), то обычно к периоду их вылета из убежищ, весной, в живых остается не более 25—10% от числа зимовавших самок.

Смертность клопа-черепашки, по приведенным выше данным Д. М. Федотова, К. В. Арнольди, А. А. Передельского и Г. И. Чуевой, также зависит от условий зимовки и колеблется в крайне широких пределах — от 5 до 75%.

Некоторые данные собраны также о видах, для которых зимнее оцепенение не является характерной особенностью. По наблюдениям Тоуэра (1911, 1917) и Брейтенбрехера (1915), у колорадского картофельного жука смертность во время спячки в условиях окрестностей Чикаго равна 20,54%, т. е. 79,46% переживает зимовку благополучно. В то же время погибает большинство жуков, воспитанных в условиях засушливого климата (штат Аризона), но перевезенных в Чикаго и зимующих в тех же условиях, что и жуки местного происхождения; в этом случае, число переживших составляет не более 2,25—7,5%. Гейнис (1935) изучил, как переживает зиму в состоянии оцепенения большой хлопковый долгоносик, вредящий хлопку в Америке. Устанавливая на хлопковых полях большие садки со стенками из проволоочной сетки (120×120×120 см), Гейнис помещал в эти клетки сухую растительность (стебли хлопчатника, солому), на которой обычно зимуют долгоносики, и затем заселял садки определенным количеством жуков. Опыты велись в окрестностях г. Тэллела (штат Луизиана) в течение 16 лет (с 1915 по 1931 г.). В одной серии опытов Гейнис помещал жуков в клетки в разные сроки, чтобы установить, какова их смертность при разной длительности спячки. Сроки впускания жуков в разные клетки менялись от 8 сентября до 3 декабря, интервалы между сроком начала опытов были в 7 дней.

Таблица 24

Число переживших в состоянии оцепенения хлопковых долгоносиков (по Гейнису, 1935)

| Срок начала спячки | Общее число жуков | Число оживших весной | Процент переживания |
|--------------------|-------------------|----------------------|---------------------|
| 1—15 сентября      | 61 460            | 11                   | 0,02                |
| 16—30 " . .        | 73 779            | 261                  | 0,35                |
| 1—15 октября .     | 125 325           | 1531                 | 1,22                |
| 16—31 " . .        | 99 667            | 2405                 | 2,41                |
| 1—15 ноября .      | 60 689            | 915                  | 1,51                |
| 16—30 декабря .    | 9 444             | 123                  | 1,30                |

Мы видим, что чем раньше впадают в оцепенение эти жуки, тем меньшее число их доживает до весны. Впадение в оцепенение в начале сентября сопровождалось такой большой смертностью, что из 61 460 жуков, находившихся в опытах в этих условиях (в течение 15 лет), дожили до весны лишь 11, или 0,02%. Наибольшее число долгоносиков переживает, если впадение в оцепенение происходит в конце октября (2,41%). Впадение в оцепенение в ноябре и декабре сопровождается несколько повышенной смертностью, так как в это время происходят первые заморозки, которые губят жуков, только впадших в оцепенение, скорее, чем находившихся в оцепенении уже несколько дней или недель и, так сказать, «закаленных» по отношению к холоду (см. выше).

Мы видим, что даже при оптимальных условиях процент переживания хлопковых долгоносиков, впадающих в оцепенение в октябре, весьма невелик (2,41%). Гейнис установил, что эта огромная смертность долгоносика связана с его относительно небольшой холодостойкостью. Зависимость величины смертности от минимальной температуры воздуха в течение зимы ясно выражена на табл. 25.

Таблица 25

Минимальная температура воздуха и процент переживших хлопковых долгоносиков (в разные годы, по Гейнису, 1935)

| Минимальные температуры зимы в градусах | Число выживших долгоносиков в процентах | Г о д ы     |
|-----------------------------------------|-----------------------------------------|-------------|
| —17,0                                   | 0,01                                    | 1929 — 1930 |
| —10,0                                   | 0,01                                    | 1924 — 1925 |
| —12,0                                   | 0,02                                    | 1927 — 1928 |
| —11,0                                   | 0,05                                    | 1925 — 1926 |
| —17,5                                   | 0,05                                    | 1917 — 1918 |
| —12,5                                   | 0,11                                    | 1923 — 1924 |
| — 9,0                                   | 0,17                                    | 1916 — 1917 |
| —13,0                                   | 0,31                                    | 1918 — 1919 |
| — 8,0                                   | 0,48                                    | 1919 — 1920 |
| — 6,0                                   | 0,78                                    | 1928 — 1929 |
| — 9,0                                   | 1,38                                    | 1920 — 1921 |
| — 7,0                                   | 1,59                                    | 1922 — 1923 |
| — 5,5                                   | 4,22                                    | 1921 — 1922 |
| — 7,0                                   | 5,34                                    | 1931 — 1932 |
| — 7,0                                   | 6,14                                    | 1915 — 1916 |

По данным Найта (1922), число травяных клопов (*Perillio bioculatus*, доживающих в спячке в естественных условиях до зимы, обычно также составляет не более 5% от числа выпадающих в оцепенение осенью. Даже в оптимальных условиях, во время опытов, произведенных этим автором в лабораторной обстановке при температуре выше 0°, число переживших клопов составляло не более 59% и падало иногда до 13,0—2,2%.

Нестойкими к длительному и сильному охлаждению являются также некоторые виды насекомых — амбарных вредителей, в частности, зерновой и рисовый долгоносики (*Calandra granaria* и *Sitophilus oryzae*). Недавно Ушатинская (1948, 1950) показала, что хотя постепенное охлаждение и вызывает некоторое повышение их холодостойкости — «закалку», описанную еще Сахаровым (1927) для других зимующих в природных условиях насекомых, однако эти жуки не переносят длительного пребывания при температуре значительно ниже 0° (табл. 26).

Таблица 26

Сопrotивляемость охлаждению разных стадий развития зернового и рисового долгоносиков (по Ушатинской, 1950)

| Стадия развития | Зерновой долгоносик |    |     |      |         | Рисовый долгоносик |     |     |         |      |
|-----------------|---------------------|----|-----|------|---------|--------------------|-----|-----|---------|------|
|                 | +5°                 | 0° | -5° | -10° | -15°    | +5°                | 0°  | -5° | -10°    | -15° |
|                 | в днях              |    |     |      | в часах | в днях             |     |     | в часах |      |
| Жуки . . .      | 152                 | 67 | 26  | 14   | 19      | 21                 | 7,5 | 4   | 15      | 3,7  |
| Куколки . .     | 147                 | 47 | 25  | 6    | 16      | —                  | 16  | 4,5 | 27      | 1,6  |
| Личинки . .     | 133                 | 39 | 23  | 6    | 13      | —                  | 17  | 3   | 24      | 2,1  |
| Яйца . . .      | 32                  | 19 | 18  | 2    | 11      | —                  | 7   | 12  | 90      | 7,5  |

Все это позволяет утверждать, что смертность насекомых в спячке обычно весьма высока, и сравнительно небольшое число их переживает в состоянии оцепенения. Дальнейшие исследования должны точно установить эту величину смертности для наиболее многочисленных видов насекомых, в частности, вредящих сельскому хозяйству и переносящих заразные болезни, в зависимости от разных условий зимовки и климатических особенностей разных районов.

Если мы имеем более или менее полные сведения об изменениях, происходящих во время зимней спячки в организме насекомых, то процессы, происходящие в состоянии оцепенения при низкой температуре у других беспозвоночных, почти совершенно не изучены. Так, почти нет сведений о том, как проходит зимняя спячка водных и наземных ракообразных, хотя многие из них, как, например, речной рак, довольно хорошо изучены в физиологическом

отношении и являются одним из обычных видов. Точно так же нет никаких данных о физиологических изменениях, происходящих в спячке у паукообразных — пауков и клещей.

### Зимняя спячка моллюсков

Некоторые сведения собраны относительно изменений, происходящих в зимней спячке у наземных моллюсков. Барков (1846) сделал ряд интересных наблюдений над виноградными улитками. Эти улитки с понижением температуры воздуха до  $+8^{\circ}$ ,  $+10^{\circ}$  плотно закрывают вход в раковину известковой крышечкой и впадают в спячку. Как известно, эти наземные улитки относятся к моллюскам, имеющим легкие, что позволяет им жить на суше в течение всей своей жизни.

По Баркову, пустой в начале спячки желудок улиток постепенно наполняется жидким красно-бурым пищеварительным соком, который выделяет печень. Таким образом, несмотря на то, что улитки во время спячки не питаются, выделение пищеварительных соков происходит хотя и медленно, но непрерывно. Точно так же в спячке не прекращаются сердцебиения, хотя темп их резко сокращается. В то время как при температуре от  $+20$  до  $+25^{\circ}$  число сердцебиений в 1 минуту колеблется от 30 до 40, в состоянии спячки при  $+3,75^{\circ}$  сокращение сердца происходило всего 6 раз в минуту (Барков), а при  $0^{\circ}$  — до 2 в 1 минуту (Ланг, 1910). Ланг также приводит ряд интересных данных о числе сердцебиений в спячке, говорящих о том, что в разные периоды спячки число сердцебиений в 1 минуту при одной и той же температуре различно:

| Температура     |                 | 4—20 декабря | 19—22 января |
|-----------------|-----------------|--------------|--------------|
| $-1,1^{\circ}$  | $-1,25^{\circ}$ | 1,44         | 1,40         |
| $+0,15^{\circ}$ | $+0,6^{\circ}$  | 3,70—3,77    | 2,72—2,74    |
| $+2,0^{\circ}$  | $+2,6^{\circ}$  | 4,08—4,77    | 4,03         |
| $+6,45^{\circ}$ | $+6,5^{\circ}$  | 14,7         | 8,65         |

Таким образом, в конце января спячка улиток была более глубокой, чем в начале декабря.

Замедление процессов обмена веществ у улиток в спячке и скопление выделений, образующихся при этом в полостях их тела, приводит к тому, что за период оцепенения они почти не уменьшаются в весе. Барков, наблюдая в условиях лаборатории спячку 7 экземпляров виноградной улитки и регулярно взвешивая их, установил, что за 3 месяца пребывания в оцепенении (с 6 января по 6 апреля) они уменьшились в весе от 1,1 до 4,4 %, в среднем на 2,6 %.

По данным Кюнкеля (1916), потеря в весе во время спячки у виноградных улиток более значительна. Определяя изменение в содержании воды в их теле во время спячки, он взвешивал улиток без раковины и установил, что тело виноградной улитки теряет до 36—41 % всей воды. Так как вода составляет около 89 % веса тела улитки, эта потеря будет равна 32—36 % веса тела, т. е. значительно



больше, чем по данным Баркова, который взвешивал улиток в раковине.

В состоянии спячки с закрытыми крышечками сухопутные улитки могут переносить охлаждение до температуры ниже  $0^{\circ}$ . В опытах Ределя (1886) они переживали при температуре  $-10^{\circ}$  в течение 10 часов. При этом, как и насекомые, при температуре ниже нуля они находятся в состоянии переохлаждения.

Граевский (1940, 1948) установил, что водные моллюски — прудовики, катушки и лужанки в воздухе переохлаждаются до  $-6,5^{\circ}$  (лужанки),  $-6,1^{\circ}$  (катушки) и  $-2,9^{\circ}$  (прудовики) без всякого вреда для них и могут жить в состоянии переохлаждения неопределенно долгое время. Образование льда после температурного скачка при температуре от  $-1,5$  до  $-2^{\circ}$  также переносится моллюсками в течение 30—60 мин. без вреда, так как очевидно, что при этой температуре замерзает лишь незначительная часть воды. Если образование льда идет при температуре от  $-3$  до  $-3,5^{\circ}$ , то только единичные экземпляры переносят замерзание в течение 1 часа. Все это заставило автора присоединиться к нашему предположению (см. 1-е изд., стр. 39) о том, что водные животные, «вмерзающие» в лед, на самом деле зимуют здесь в каплях незамерзшей воды, а не в состоянии замерзания.

По данным Боденхеймера (1934), переохлаждение улиток может происходить до температуры  $-8^{\circ}$ , но, как и у насекомых, эта способность к переохлаждению в связи с изменениями, происходящими в организме, меняется по сезонам (табл. 27).

Таблица 27

Степень переохлаждения улиток *Helix caesariana depressa* в разные месяцы (по Боденхеймеру, 1934)

|                                              | Декабрь        | Январь         | Февраль        | Март           |
|----------------------------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| Число экземпляров . . . . .                  | 10             | 5              | 6              | 2              |
| Средняя температура переохлаждения . . . . . | $-3,1^{\circ}$ | $-6,4^{\circ}$ | $-0,7^{\circ}$ | $-0,4^{\circ}$ |

Наблюдения ряда авторов показали, что улитки с поврежденными известковыми крышечками, закрывающими раковину, при охлаждении температуры ниже  $0^{\circ}$  погибают быстрее, чем улитки с целыми крышечками.

Пробуждение из спячки, как установил Барков, у улиток происходит не одновременно: несмотря на то, что в его опытах все улитки находились в одинаковых условиях, часть их обычно просыпалась раньше, другие — позднее, причем эта разница составляла иногда 8—10 дней. На пробуждение из спячки, повидимому, влияет не только повышение температуры воздуха, но и повышение влажности. Виноградные улитки быстро пробуждаются из спячки в

середине зимы, если их опустить в воду, температура которой — от  $+15$  до  $+20^{\circ}$ , хотя если их поместить в воздух при той же температуре, пробуждения не происходит.

Бэкер, Бойд, Клэрк и Ронан (1942), изучая обмен веществ у устриц в спячке при  $+4^{\circ}$ , установили, что состав мышц тела у этих моллюсков почти не изменяется в течение первых двух месяцев оцепенения, но к концу спячки происходит потеря около 37% запаса гликогена в мышцах. Содержание воды в мышцах в течение спячки остается почти неизменным, понижаясь к ее концу всего на 2,5%.

### Зимнее оцепенение червей и одноклеточных

Данных о явлениях, происходящих при впадении в оцепенение червей, почти нет. Известно только, по исследованиям некоторых авторов, что они отличаются небольшой холодостойкостью, погибая при температуре воздуха ниже  $0^{\circ}$ . По данным Боденхеймера (1934), червь *Helodrilus* начинает замерзать при температуре тела от  $-0,3$  до  $-1,2^{\circ}$ ; это отсутствие способности к переохлаждению, повидимому, является основной причиной гибели червей при температуре ниже  $0^{\circ}$ .

В оцепенение при температуре ниже  $0^{\circ}$  впадают виды червей, паразитирующих в организме других животных. Так, Барков (1846), вскрывая находившегося в спячке ежа, нашел в его желудке паразитических нематод, которые находились в состоянии оцепенения, но ожили при согревании.

Явление оцепенения у простейших при низких температурах также мало изучено, хотя эти животные в естественных условиях часто подвергаются охлаждению до  $0^{\circ}$  и более низких температур.

Наблюдения некоторых авторов показали, что амёбы и инфузории активны не только при температурах, близких к  $0^{\circ}$ ; даже, если их охлаждать вместе с водой без образования льда, они двигаются и выполняют целый ряд функций при температуре ниже  $0^{\circ}$ . Чемберс и Хэл (1932) установили, что амёбы перестают передвигаться в пространстве лишь при температуре от  $-4$  до  $-5^{\circ}$ , причем и в этих условиях в их теле еще происходит передвижение протоплазмы, сопровождаемое изменением формы и поверхности их тела.

Вольфсон (1935) наблюдал, что инфузории-туфельки передвигаются в воде даже при температуре  $-7^{\circ}$ . Остановка движений ресничек, покрывающих инфузории, и прекращение вращательного движения вокруг оси тела происходило у разных экземпляров при разной температуре — от  $-2,7$  до  $-14,2^{\circ}$ , причем у 10 из 11 наблюдаемых парameций эта остановка происходила при температуре от  $-5,3^{\circ}$  и ниже, а у 8 экземпляров от  $-6,1^{\circ}$  и ниже.

Некоторые виды паразитических простейших, как, например, трипаномы, вызывающие ряд смертельных заболеваний у человека и животных в тропических и экваториальных странах, по исследованиям Метелкина (1927), также оказались весьма стойкими к охлаждению. Трипаномы, вызывающие болезни у рогатого скота

и лошадей, переживают в состоянии переохлаждения при температуре ниже  $0^{\circ}$ . Такого рода способность переживать охлаждение до температуры ниже  $0^{\circ}$  характерна не только для животных микроорганизмов, но и для бактерий. Многие виды этих микроорганизмов переносят охлаждение до весьма низких температур. Палочка брюшного тифа переносит охлаждение до  $-153^{\circ}$  и холерный вибрион — до  $-183^{\circ}$  в течение 7 дней, палочка дифтерии — до  $-190^{\circ}$  в течение 10 дней и гонококки — до  $-195^{\circ}$  в течение 1 суток. Оказалось, что при температурах ниже  $0^{\circ}$  бактерии даже сохраняют способность размножения. Из видов бактерий, живущих в морской воде, многие делятся и образуют новые бактериальные клетки при температуре  $-5^{\circ}$  и  $-7,5^{\circ}$ . Сمارт (1935), выделив из замороженных при температуре  $-10^{\circ}$  ягод и плодов 26 видов бактерий и грибов и засеяв ими питательные среды, помещенные в холодильник при температуре воздуха  $-8,89^{\circ}$ , установила, что при этой температуре 21 вид размножается, хотя деление клеток происходит очень медленно и появление новых микроорганизмов удается обнаружить лишь через несколько месяцев. Очевидно, что во время роста и размножения бактерий при низкой температуре в их организме происходят также физиологические процессы, в частности обмен веществ.

Необходимо отметить, что если изучение оцепенения при охлаждении простейших и бактерий вне организма показало их большую стойкость к действию низкой температуры, то при охлаждении их в организме животных, в которых они паразитируют, результаты часто бывают иными. Этот вопрос будет освещен несколько позднее, после того как будут изложены данные о явлениях зимней спячки у позвоночных, в организме которых паразитируют эти простейшие и бактерии.

Переходим к описанию явлений зимней спячки у позвоночных, не обладающих способностью поддерживать температуру тела на постоянном уровне — рыб, земноводных и пресмыкающихся.

### **Оцепенение при низкой температуре у рыб и земноводных**

Изменения, происходящие в состоянии спячки у рыб, мало изучены. На основании исследований, произведенных в естественных условиях, установлено, что обычно рыбы впадают в состояние оцепенения при понижении температуры до  $+1^{\circ}$ ,  $0^{\circ}$ . Они перестают двигаться, сильно замедляются движения плавников и жабр. Естественно, что при этом они перестают питаться: вскрытие желудков рыб, находящихся в спячке в естественных условиях (сомы, карпы, сельди, камбалы), показало, что в них не содержится пищи.

Гудков и Платонов (1936) установили, что при температуре воды  $0^{\circ}$  (вода со льдом) в состоянии оцепенения караси могут находиться несколько дней, не получая никакой пищи. Но при этом под кожей у них образуются кровоподтеки, и в дальнейшем рыбы погибают. Мартехов (1937) также пришел к сходным результатам, но,

содержа рыб в условиях, когда они не соприкасались со стенками сосуда или льдом, довел их выживание в воздухе до 11 дней. В течение 3 дней в его опытах выживали все рыбы (караси), а в одном из опытов удалось держать в этом «безводном» состоянии и язей. Возможности переживания рыб при температуре ниже  $0^{\circ}$  более ограничены. Этот вопрос давно привлекал к себе внимание биологов и практиков, причем ранее считалось, что можно, заморозив живую рыбу, после оттаивания снова оживить ее. Однако ряд работ, произведенных в течение последнего десятилетия, показал, что оживление замерзшей рыбы невозможно.

Исследования Вейгмана (1929), Бородина (1934), Калабухова и Никольского (1934), Шмидта, Платонова и Персон (1936), а также Лэйта (1938) показали, что образование льда во внутренних органах рыб всегда их убивает. Поэтому при постепенном обмерзании рыб в воде их можно оживить только тогда, когда лед еще не образовался во внутренних органах. Измерение температуры тела замораживаемых рыб (карасей, золотых рыбок, карпов, окуней и угрей) показало, что образование кристаллов льда во внутренних органах начинается при понижении температуры тела до  $-0,4^{\circ}$ ,  $-0,8^{\circ}$  и в этих случаях рыбы уже не оживают. Оживление рыб наблюдается только при образовании льда в поверхностных слоях тела рыбы, когда температура ее тела падает не ниже, чем до  $-0,1^{\circ}$ ,  $-0,3^{\circ}$ . В этом состоянии рыба кажется совершенно вмерзшей в лед, но если разбить ледяную оболочку, окажется, что рыба не затвердела, а только обмерзла снаружи.

Опыты охлаждения рыб без воды в воздухе показали, что и в этом случае промерзание через 45 минут—1 час после понижения температуры тела ниже  $0^{\circ}$  вызывает их смерть. Во всех этих случаях образование льда происходит без предварительного переохлаждения, какое обычно наблюдается у насекомых и других беспозвоночных. При этом, после того как температура тела рыбы понизится до температуры замерзания (от  $-0,1$  до  $-0,3^{\circ}$ ), она в течение довольно длительного времени остается на постоянном уровне, так как постепенное образование льда сопровождается выделением скрытой теплоты плавления и лишь затем, когда промерзнет большая часть рыбы, снова начинается понижение температуры ее тела (рис. 56). Происходящее в организме рыб образование льда без предварительного переохлаждения зависит от наличия влаги на поверхности тела и в жаберной полости. При падении температуры воздуха ниже  $0^{\circ}$  эта вода замерзает и образовавшиеся на поверхности тела кристаллы льда в свою очередь вызывают образование льда внутри тела рыбы. Только у мелких рыб, размером менее 7 см, нам удалось в ряде случаев получить переохлаждение на короткий срок. Рыбы небольших размеров легче переохлаждаются потому, что их тело охлаждается более равномерно, чем тело крупных животных. Об этой зависимости между размером тела рыб и возможностью их переохлаждения можно судить по результатам опытов,



произведенных Калабуховым и Никольским (1934) с рыбами разных размеров, охлаждавшимися в воздухе (рис. 57). Позднее Вейгманн (1936), охлаждая колюшек размером 4—6 см, также наблюдал у них переохлаждение до  $-1,5^{\circ}$ ,  $-3,2^{\circ}$ . Однако во всех этих случаях охлаждения маленьких рыб состояние переохлаждения удается получить лишь на короткий срок — на несколько минут. Длительное явление переживания при температуре ниже  $0^{\circ}$  можно наблюдать, переохлаждая их вместе с водой. Опыты в этом направлении были проведены П. Ю. Шмидтом, Платоновым и Персон (1936). Помещая колюшек и уклек в стеклянную трубку диаметром 3—4 см, наполненную водой, им удалось, подобно автору этой книги (см. табл. 19), переохладить жидкость до  $-2^{\circ}$ ,  $-3^{\circ}$ , а вместе с нею и рыб в течение 2 часов—2 часов 15 минут, после чего они чувствовали себя вполне нормально.

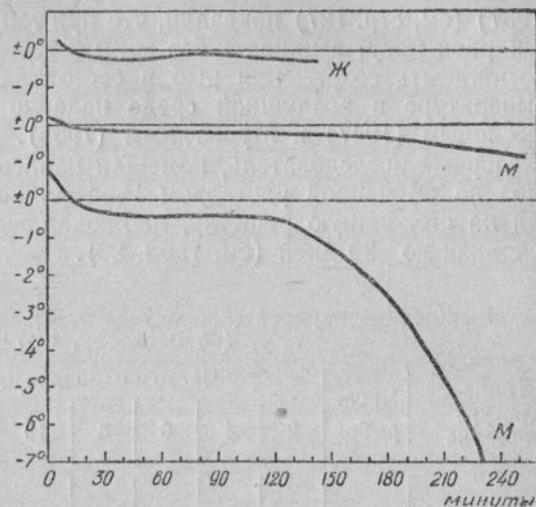


Рис. 56. Изменение температуры тела рыб при замораживании, (Ж— рыба оживла, М — рыба погибла) (по Калабухову и Никольскому, 1934).

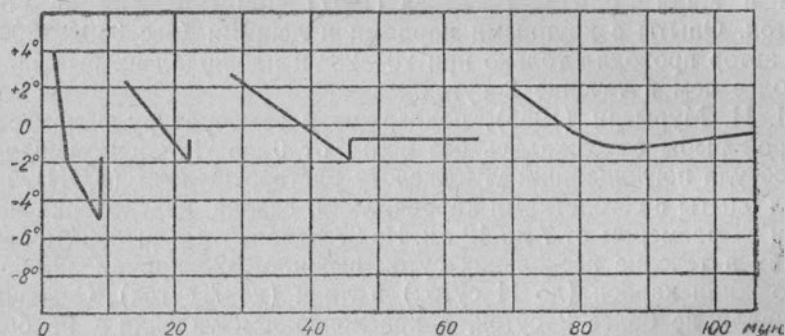


Рис. 57. Изменение температуры тела карасей разной величины при замораживании в воздухе. Вес тела рыб, слева направо: 0,18; 1,75; 7,20 и 19,20 г (по Калабухову и Никольскому, 1934).

Все эти данные позволили советским ученым, установив невозможность длительного сохранения рыб в воде в состоянии оцепенения при температуре близкой к  $0^{\circ}$  или в состоянии переохлаждения



и замерзания при температуре ниже 0°, по-новому подойти к решению этой задачи.

Уже опыты Шмидта и его сотрудников (1936) и Мартехова (1937) (см. стр. 127) показали, что при температуре несколько выше 0° караси могут выживать без воды в течение нескольких дней. Эта возможность сохранения рыб в состоянии оцепенения при низкой температуре в воздушной среде недавно была детально изучена Веселовым (1947) и Мурыгиным (1955).

Первый исследователь, помещая карасей, карпов, лещей и гольянов на смоченной раствором Ринтера вате в стеклянные сосуды или на стеклянную решетку, наблюдал выживание карасей в этих условиях до 20 дней (см. табл. 28).

Таблица 28

Выживание карасей (длина тела 8—15 см) в воздушной среде  
(по Веселову, 1947<sup>1</sup>)

| Температура воздуха | Число рыбок | Число выживших по дням в процентах |      |      |      |      |      |      |      |      |     |
|---------------------|-------------|------------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|-----|
|                     |             | 2                                  | 4    | 6    | 8    | 10   | 12   | 14   | 16   | 18   | 20  |
| +17°, +20°          | 51          | 93,2                               | 72,5 | 19,6 | 7,9  | —    | —    | —    | —    | —    | —   |
| +17°, +20°          | 77          | 96,6                               | 80,4 | 78,6 | 66,8 | 41,9 | 11,8 | —    | —    | —    | —   |
| +3°, +5°            | 65          | 97,0                               | 92,4 | 80,6 | 72,4 | 61,6 | 26,2 | —    | —    | —    | —   |
| +3°, +5°            | 93          | 95,2                               | 91,0 | 85,6 | 82,4 | 78,1 | 68,5 | 54,6 | 35,3 | 22,5 | 5,4 |

Из табл. 28 следует, что при +3°, +5° в течение 10 суток выживают до 61,6—78% всех рыбок. Гольяны оказались менее стойкими и жили в опытах Веселова (1947) при +4°, +5° не более 5 суток. Опыты с крупными карпами и лещами (вес 350—1200 г) этот автор проводил только при 20—23° и наблюдал их выживание не более чем в течение 2 суток.

И. И. Мурыгин (1955), поддерживая температуру в камере, в которой рыбы содержались без воды, от 0 до +5° и помещая на дно сосуда поглощавший углекислоту раствор щелочи (KOH), проводил опыты с сеголетками карася, линя, сазана, красноперки и уклейки — размером от 7 до 12 см. Из 67 подопытных рыбок при этих опытах в течение нескольких суток выжило 32, причем наиболее долго жили караси (до 11 суток) и лини (до 7 суток). Сазанчики выживали не более 2 суток, а красноперки и уклейки — не более нескольких часов.

Эти данные позволяют утверждать, что практическое применение явлений оцепенения у рыб, о котором в свое время писал еще Бахметьев (1912), для их перевозки на большое расстояние может с успехом осуществляться при содержании их

<sup>1</sup> Опыты велись при непрерывной вентиляции сосуда с рыбами.

без воды, в воздухе, при охлаждении до температуры, близкой к  $0^{\circ}$ . Этот способ сохранения рыбы в живом состоянии безусловно более перспективен, чем обычно применяемое в рыбном хозяйстве сохранение или перевозка при низкой температуре в воде, ибо в последнем случае рыбы быстро расходуют запасы кислорода, а продуктами обмена веществ загрязняют воду. При сохранении в воздухе дыхание рыб обеспечено в избытке поступающим атмосферным кислородом. Очевидно, что способность выживания рыб в этих условиях тесно связана с их экологическими особенностями. Рыбы, обитающие в придонных, заиленных слоях воды или водоемах, бедных кислородом, как карась и линь, легче переносят эти необычные условия, чем виды, обитающие в верхних слоях и проточных водоемах.

Ознакомившись в экспериментальных условиях с явлениями оцепенения у рыб как в спячке при температуре выше  $0^{\circ}$ , так и при охлаждении и замерзании, а также рассмотрев возможность длительного выживания их в воздушной среде, мы можем остановиться на особенностях, имеющих важное значение для зимовки рыб в естественных условиях. Так как в водоемах зимовка происходит всегда при температуре несколько выше  $0^{\circ}$ , то основным условием, благоприятствующим выживанию рыб, является, очевидно, накопление у них запасов жира, обеспечивающих возможность обмена веществ в период оцепенения.

Кирпичников (1944) впервые показал, что смертность разных форм сазанов — амурского и закавказского (тапараванского), как и разводимого в прудах карпа, крайне неодинакова.

В суровые зимы 1939—1940 и 1940—1941 гг. в прудах Никольского и Валдайского рыбхозов отход годовиков амурского сазана составлял всего 11,2—16,3%, тапараванского сазана — 90,0—92,7% и, наконец, карпа — 95,1—100,0%. Упитанность двух географических форм сазана соответственно была у амурского выше, чем у тапараванского. В дальнейшем Кирпичников и Берг (1952) и Бризина и Кирпичников (1952) установили, что усиленное питание сеголетков амурских сазанов, карпов и их гибридов в осенний период при низкой температуре среды приводит к накоплению запасов жира до 4,96—5,69%, а во вторую осень у двухлеток — до 12,27—16,49%. Замедление роста при этом, как и уменьшение интенсивности всех жизненных процессов в период зимовки, способствует переживанию рыб, обладающих жировыми резервами, в то время как истощенные особи гибнут, очевидно, в первую очередь.

Так как темпы жиронакопления осенью и глубина оцепенения у разных видов рыб неодинакова, то и потери их в весе в период спячки, повидимому, будут различны. Некоторые виды даже сохраняют способность при низкой температуре воды питаться растительной пищей и поэтому за зиму прибавляют в весе. Эти различия обнаружены Строгановым и Веригиным (1954) при изучении зимовки амурских рыб в условиях Подмосковья.

Проводя в одном и том же зимовальном пруду 6,5—7 месяцев, белые амурь (*Stenopharyngodon idella*) теряют в весе во время зимовки, белые лещи (*Parabramis pekinensis*) мало изменяют свой вес, а толстолобики (*Hypophthalmichthys molitrix*), питающиеся растительным детритом, даже прибавляют в весе.

#### Средний вес тела в граммах

|                 | Октябрь 1951 г. | Май 1952 г. | Октябрь 1952 г. | Май 1953 г. |
|-----------------|-----------------|-------------|-----------------|-------------|
| Белый амур . .  | 193,9           | 173,0       | 742,1           | 633,0       |
| Белый лещ . .   | 67,0            | 67,2        | 209,0           | 191,0       |
| Толстолобик . . | 72,6            | 76,8        | 205,5           | 293,0       |

По наблюдениям Строганова и Веригина (1954), потеря в весе за время зимовки зависит также от размеров тела; более крупные рыбы теряют в весе меньше, чем мелкие.

| Белый амур     |         |                                        |
|----------------|---------|----------------------------------------|
| Период зимовки |         | Уменьшение<br>веса тела<br>в процентах |
| Длина в см     | Вес в г |                                        |
| 26,8           | 465,5   | 8,9                                    |
| 23,8           | 298,5   | 11,2                                   |
| 10,6           | 29,4    | 15,2                                   |

О том, какие изменения происходят во время спячки в организме земноводных, мы знаем довольно много; отчасти это объясняется тем, что лягушки, являясь одним из изблуженных объектов биологических исследований, с физиологической стороны хорошо изучены. Так как обычно в неподвижном состоянии температура тела земноводных отличается от температуры среды не более чем на несколько десятых градуса, понижение температуры воздуха или воды, в которой они находятся, также вызывает быстрое охлаждение тела животного.

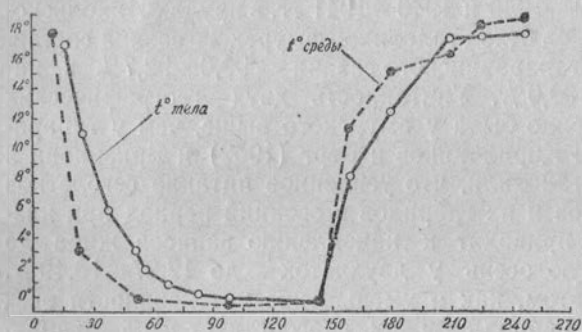


Рис. 58. Изменение температуры тела травяной лягушки при изменении температуры среды (по Эйзен-трауту, 1933).

На рис. 58 изображены кривые температуры тела обыкновенной травяной лягушки при изменении температуры среды, по данным Эйзен-траута (1933). Охлаждение тела лягушки или жабы до температуры  $+8^{\circ}$ ,  $+7^{\circ}$  или ниже вызывает у них состояние оцепенения. Животные становятся неподвиж-

лыми. Изменения температуры тела земноводных отличается от температуры среды не более чем на несколько десятых градуса, понижение температуры воздуха или воды, в которой они находятся, также вызывает быстрое охлаждение тела животного. Животные становятся неподвиж-

ными, закрывают глаза и не реагируют на внешние воздействия. Понижение температуры резко замедляет их дыхание. Чипичиа (1926) приводит следующие данные о числе дыхательных движений у жаб, лягушек и тритонов в состоянии спячки, пробуждения и бодрствования.

Таблица 29

Замедление дыхания в спячке у земноводных (по Чипичиа, 1926)

| Состояние           | Месяцы                | Температура | Число дыханий в 1 минуту |      |        |
|---------------------|-----------------------|-------------|--------------------------|------|--------|
|                     |                       |             | Лягушка                  | Жаба | Тритон |
| Бодрствование . . . | Май                   | + 16°, +19° | 126                      | 134  | 178    |
| Спячка . . . . .    | Март, январь, февраль | +5,5°, + 6° | 73                       | 61   | 127    |
| Пробуждение . . . . | Февраль               | +9,5°, +11° | 81                       | 119  | 170    |

Это сильное уменьшение числа дыханий и понижение температуры тела у земноводных в спячке в свою очередь связано с резким замедлением процессов обмена веществ, в частности газообмена.

Приводим данные об уменьшении потребления кислорода и выделения углекислоты у лягушек во время спячки (табл. 30).

Таблица 30

Изменение интенсивности потребления кислорода (по Кожанчикову, 1948) и выделения углекислоты (по Шульцу, 1876) у лягушек при разной температуре

| Показатель<br>в см <sup>3</sup> на 1 кг<br>в 1 час | Температура среды |      |      |               |     |               |       |       |                 |       |
|----------------------------------------------------|-------------------|------|------|---------------|-----|---------------|-------|-------|-----------------|-------|
|                                                    | 0,0°              | 0,8° | 2,5° | 5,0°,<br>6,1° | 10° | 14,0°,<br>15° | 17,5° | 20,0° | 25,0°,<br>25,5° | 30,0° |
| Потребление кислорода .                            | —                 | —    | 28   | 30            | 40  | 60            | 80    | 105   | 175             | 265   |
| Выделение углекислоты                              | 4,3               | 7,5  | —    | 34,1          | —   | 43,0          | —     | —     | 86,7            | —     |

О замедлении газообмена у животных в состоянии спячки можно также судить, определяя срок, в течение которого они выживают, если их поставить в условия, при которых они не могут получать кислород, т. е. по продолжительности времени, в течение которого наступает ухудшение. Опыты такого рода с лягушками произвел Обер (1881) и получил при этом весьма интересные результаты.

У лягушки, как и у многих видов земноводных, дыхание происходит двумя способами. В основном процесс дыхания происходит в легких, и лягушки даже тогда, когда они находятся в воде, периодически всплывают на поверхность, чтобы захватить воздух, или даже держатся на поверхности воды, высунув наружу конец морды. Но, кроме того, их тонкая кожа, снабженная густой сетью кровеносных сосудов, также несет функцию дыхания: через нее из

воды или из воздуха в кровь поступает кислород и выделяется углекислота. Но газообмен через кожу идет очень медленно, и основную роль в дыхании лягушки играют все же легкие. Поэтому, если поместить лягушку в воду и не давать ей подняться к поверхности, чтобы захватить воздух, она умрет. Обер произвел такой опыт при разной температуре и определил, через какой промежуток времени наступала смерть. Полученные им данные сведены в табл. 31.

Таблица 31

Длительность выживания лягушек под водой (по Оберу, 1881)

| Температура тела        | 29°      | 26,5°    | 21,1°              | 18,5°              | 15,5°               |
|-------------------------|----------|----------|--------------------|--------------------|---------------------|
| Продолжительность жизни | 12 минут | 45 минут | 1 час<br>41 минута | 2 часа<br>18 минут | 3 часа<br>02 минуты |
| Состояние               | Активное |          |                    |                    |                     |

Продолжение табл. 31

| Температура тела        | 13,8°              | 11,8°   | 8°                   | 6°                   | 2°                   |
|-------------------------|--------------------|---------|----------------------|----------------------|----------------------|
| Продолжительность жизни | 4 часа<br>10 минут | 8 часов | 23 часа<br>03 минуты | 29 часов<br>10 минут | 192 часа<br>20 минут |
| Состояние               | Активное           |         | Спячка               |                      |                      |

Мы видим, что в неглубокой спячке при температуре тела  $+8^{\circ}$ ,  $+6^{\circ}$  продолжительность выживания лягушек без воздуха увеличивается до суток, а при температуре тела  $+2^{\circ}$  — даже до 8 суток. Это удивительное явление ясно говорит о том, что при низкой температуре потребление кислорода и выделение углекислоты в организме земноводных резко замедлено. При этом, повидимому, во время спячки кожное дыхание у лягушки начинает играть более значительную роль, чем в активном состоянии, так как то небольшое количество кислорода, которое проникает в кровь через кожу из воды, может быть достаточным для сильно замедленных процессов окисления в организме животного. Повидимому, в связи с этим при температуре  $+2^{\circ}$  так сильно увеличивается продолжительность жизни лягушки под водой. Очевидно, в этих условиях количество кислорода, поступающего через кожу, приближается к количеству, необходимому организму, хотя и не равно ему, так как через 8 суток лягушка гибнет от удушья. В естественных условиях при температуре воды, близкой к  $0^{\circ}$ , обмен, очевидно, еще более замедлен, так как известно, что во время зимовки лягушка проводит на дне водоема несколько месяцев (см. гл. II).

О том, что обмен веществ у земноводных в состоянии спячки сильно замедлен, мы можем судить и по изменению веса тела этих



животных. Барков производил периодически взвешивание 8 зеленых жаб, находившихся у него в состоянии спячки, и пришел к выводу, что за период с 28 декабря по 1 апреля они почти не изменились в весе. Однако он периодически увлажнял землю в садке, в котором они сидели, поэтому можно предполагать, что картину затемняло поглощение воды поверхностью кожи животных. Хольцапфель (1937) показала, что в спячке лягушки (*Rana pipiens*) даже прибавляют в весе за счет поглощения воды кожей<sup>1</sup>.

О том, какие изменения происходят в организме земноводных при температуре ниже нуля, собрано довольно много сведений. Точно так же, как и у рыб, образование кристалликов льда на их влажной коже обычно вызывает замерзание тела земноводных. Тотчас же после падения температуры тела на несколько десятых ниже 0°. Камерон и Броунли (1913, 1914, 1921) установили, что это образование льда в теле лягушек начинается при понижении температуры тела до  $-0,44^{\circ}$ . При этом, как и у рыб, промерзание идет с поверхности, и лед образуется во внутренних частях позднее. Образование льда во внутренних органах убивает животное, поэтому промерзание всегда приводит к гибели лягушек и жаб. В связи с этим минимальная температура тела, при которой земноводные снова оживают, колеблется от  $-1,0$  до  $-1,4^{\circ}$  (см. 11-е изд., стр. 133).

Недавно Мацко (1947, 1948 а, б, в) подробно изучил процесс замерзания у лягушек и пришел к выводу, что у этих земноводных можно различить 4 стадии льдообразования:

1. Образование льда в подкожных полостях, где, очевидно, замерзает только лимфа.
2. Образование льда в мускулатуре конечностей и в полости тела (вначале на печени), затем в глазных яблоках и полости мозга (замерзание ликвора).
3. Отложение льда в значительных количествах в подкожных полостях, в конечностях и полости шеи и начало льдообразования в крови сердца.
4. Глубокое промерзание с понижением температуры тела до  $-1^{\circ}$  при полном промерзании крови и головного мозга.

Мацко (1947, 1948 а, б) считает, что лягушки могут оживать на 1—3 стадиях льдообразования, пока не затронута этим процессом центральная нервная система, и гибнут только при полном промерзании.

Таким образом, не обладая способностью к переохлаждению, жабы и лягушки в противоположность многим видам беспозвоночных не могут переносить значительного понижения температуры воздуха ниже 0° и погибают при промерзании. При учете этих данных становится понятным, почему обычно они зимуют или в воде на дне водоемов (лягушки) или, если на земле, то в местах, где

<sup>1</sup> Установлено, что при температуре около 0° у лягушек прекращается выделение воды почками, и за счет ее поступления через кожу увеличивается вес и содержание воды в тканях органов.

температура воздуха не падает ниже  $0^{\circ}$  (норы в земле у жаб). Следует указать, что, повидимому, некоторые виды земноводных все же обладают способностью переохлаждаться. Несколько опытов, произведенных нами с тритонами, показали, что эти маленькие земноводные, если их обернуть в сухую вату, переохлаждаются до температуры от  $-1,0$  до  $-1,5^{\circ}$ , а при медленном охлаждении могут переохлаждаться до еще более низкой температуры. Эта особенность связана с отмеченной нами ранее зависимостью степени переохлаждения от размеров тела животных. Повидимому, молодые лягушки и жабята также могут переохлаждаться.

Характерно, что в естественных условиях тритоны всегда зимуют не в воде, а на

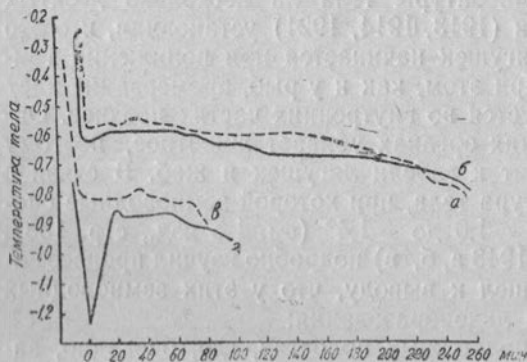


Рис. 59. Замерзание без переохлаждения (а, б) лягушек в обычном состоянии и переохлаждение их при подсушивании при потере воды: б — 26% веса тела, в — 33% веса тела (по Мацко, 1948).

суше, зарываясь в мох, который едва ли предохраняет их от охлаждения до температуры ниже  $0^{\circ}$ . Точно так же, по данным П. В. Терентьева, молодые лягушки, повидимому, зимуют на суше.

Мацко (1947, 1948а) установил, что при подсушивании лягушек до потери ими веса на 20—37% также наблюдается переохлаждение этих земноводных до  $-1,03^{\circ}$ ,  $-1,17^{\circ}$ , после чего у

них наблюдается типичный «температурный скачок» с последующим образованием льда. При этом такие потерявшие часть воды лягушки в некоторых случаях оживали после образования льда, хотя полное промораживание убивало и их (рис. 59).

Во время спячки в организме земноводных происходит ряд изменений в органах размножения. По наблюдениям Фридмана (1898) и Мацетти (1911), у самцов лягушек с наступлением спячки — в октябре — прекращается образование сперматозоидов в семенниках, и только к весне сперматозоиды появляются снова. У жаб Фридман нашел несколько иную картину: сперматогенез во время спячки происходит, но он достигает максимума только после пробуждения, в конце апреля. Это отличие в степени подавления процессов размножения у лягушек и жаб, повидимому, связано с условиями их зимовки и глубиной спячки. Хольцапфель (1937) даже считает, что эти циклические изменения в железах лягушки в течение года и являются скорее причиной спячки, чем ее следствием (см. далее — главу IV).

## Зимняя спячка пресмыкающихся

Об изменениях, происходящих во время зимней спячки у пресмыкающихся, имеется мало данных. По наблюдениям ряда авторов, змеи впадают в глубокое оцепенение лишь при температуре воздуха до  $+3^{\circ}$ ,  $+2^{\circ}$ , но обычно они перестают двигаться при понижении температуры до  $+8^{\circ}$ ,  $+6^{\circ}$ . В активном состоянии температура у этих животных во время движения или пищеварения обычно на несколько градусов выше, чем температура воздуха. Но в спячке, как у рыб и земноводных, она почти равна температуре среды или превышает ее на несколько десятых градуса.

Понижение температуры тела резко замедляет обмен веществ, в частности, газообмен у пресмыкающихся во время спячки. О степени этого замедления можно судить по продолжительности жизни пресмыкающихся без притока кислорода в опытах, произведенных Эдвардсом (1856), который погружал черепах и ящериц в воду при разной температуре (табл. 32).

Таблица 32

Длительность выживания пресмыкающихся под водой  
(по Эдвардсу, 1856)

| В и д              | Т е м п е р а т у р а |           |                   |                     |                     |
|--------------------|-----------------------|-----------|-------------------|---------------------|---------------------|
|                    | 40°                   | 30°       | 20 — 25°          | 10°                 | 0°                  |
| Серая ящерица .    | 6 минут               | 42 минуты | 1 час<br>40 минут | 2 часа<br>03 минуты | 5 часов<br>13 минут |
| Черепаха . . . . . | —                     | —         | 14 часов          | —                   | 124 часа            |
| Состояние          | А к т и в н о е       |           | С п я ч к а       |                     |                     |

При охлаждении до температуры ниже  $0^{\circ}$  в теле пресмыкающихся в противоположность рыбам и земноводным может происходить переохлаждение без образования льда. Это явление переохлаждения, как и у беспозвоночных, легче всего получить, охлаждая животных медленно и постепенно. Таким образом удается переохладить пресмыкающихся до температуры  $-4^{\circ}$ ,  $-6^{\circ}$  (см. табл. 32). При этом, производя охлаждение медленно и поддерживая температуру холодильника на уровне несколько более высоком, чем точка, при которой обычно начинается сопровождаемое температурным скачком образование льда, удается поддерживать это состояние переохлаждения в течение нескольких часов и даже суток (Калабухов, 1934). В табл. 33 сведены некоторые данные о явлении переохлаждения пресмыкающихся.

На рис. 60 изображена кривая изменений температуры тела степной черепахи во время длительного переохлаждения в течение суток.

## Переохлаждение пресмыкающихся

| В и д                  | Число<br>экзем-<br>пляров | Минимальная<br>температура<br>тела | Продолжительность<br>переохлаждения                  | А в т о р           |
|------------------------|---------------------------|------------------------------------|------------------------------------------------------|---------------------|
| 1. Ящерица<br>стенная  | 8<br>6                    | -0,98—1,54°<br>-2,05—4,4°          | 3 минуты—1 час 04 минуты<br>2 минуты—1 час 48 минут  | Вейгманн<br>(1929)  |
| 2. Ящурка              | 3<br>4                    | -3,1—3,5°<br>-4,0—7,8°             | 85 минут—3 часа 35 минут<br>2 часа—3 часа 30 минут   | Родионов<br>(1938)  |
| 3. Степная<br>черепаха | 9<br>10                   | -4,4—5,5°<br>-2,6—5,3°             | 1 час 03 минуты—8 часов<br>25 минут—24 часа 30 минут | Калабухов<br>(1934) |

Ящерицы и черепахи, отогретые после пребывания в состоянии длительного переохлаждения без последующего замерзания, оживают; даже когда охлаждение сопровождалось замерзанием (скачком — см. рис. 60), если отогреть животное через несколько ми-

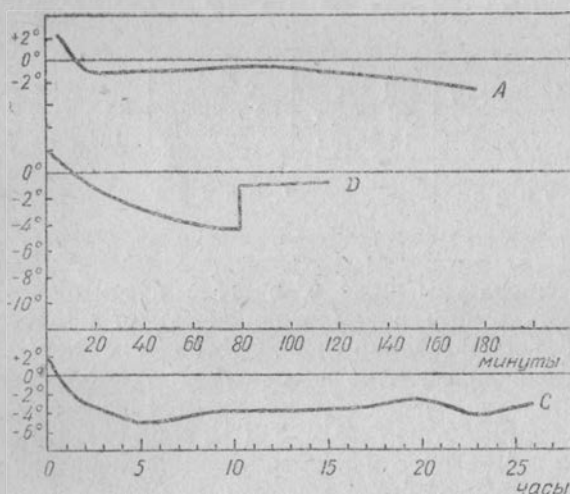


Рис. 60. Изменение температуры тела степных черепах при охлаждении до температуры ниже 0°: А — замерзание без переохлаждения, D — замерзание с переохлаждением, С — длительное переохлаждение без замерзания (по Калабухову, 1935).

ждения ящурки (*Eremias*) потребляют кислород при температуре  $-4,0^{\circ}$ ,  $-7,8^{\circ}$  (см. табл. 34).

нут после начала образования льда, оно оживает. Если же лед образовался в значительном количестве, животное умирает.

Необходимо указать, что при быстром и, следовательно, неравномерном охлаждении пресмыкающиеся могут начать замерзать без предварительного переохлаждения. В этих условиях промерзание внутренних органов также вызывает их гибель.

Родионов (1938) установил, что в состоянии переохла-

Потребление кислорода ящурками при разной температуре  
(по Родионову, 1938)

| Вес в г                                                    | Температура |     |      |         |     |     |       |
|------------------------------------------------------------|-------------|-----|------|---------|-----|-----|-------|
|                                                            | 25°         | 10° | 0°   | -4—4,5° | -5° | -6° | -7,8° |
| Потребление кислорода в см <sup>3</sup> на 1 кг веса в час |             |     |      |         |     |     |       |
| 2,2                                                        | —           | 38  | 10   | —       | —   | —   | —     |
| 2,2                                                        | —           | 55  | 21   | —       | 13  | —   | —     |
| 2,7                                                        | —           | 81  | 12   | 9       | —   | —   | —     |
| 2,7                                                        | —           | 43  | 10   | —       | 9   | —   | 7     |
| 3,0                                                        | —           | 98  | 15   | 7       | —   | —   | —     |
| 3,7                                                        | —           | 89  | 21   | —       | 13  | —   | —     |
| 3,7                                                        | —           | 30  | 9    | 3       | —   | —   | 3     |
| 3,8                                                        | —           | —   | —    | —       | —   | —   | 3     |
| 3,9                                                        | 350         | 70  | 10   | —       | 4   | 4   | —     |
|                                                            | 350         | 63  | 13,5 | 6,3     | 9,7 | 4,0 | 4,2   |

### Зимняя спячка млекопитающих

До сих пор мы ознакомились с изменениями, происходящими во время зимней спячки у животных с переменной температурой тела, у которых зависимость интенсивности жизненных процессов от внешних условий ясно выражена и в активном состоянии. Теперь нам предстоит ознакомиться с явлениями зимней спячки млекопитающих, у которых в активном состоянии температура тела держится обычно на постоянном уровне, изменяясь в пределах 2—3 градусов — от +35 до +38°. Если у животных, не обладающих способностью поддерживать температуру тела на постоянном уровне, как, например, у насекомых и рыб, земноводных и пресмыкающихся, впадение в зимнее оцепенение сопровождается резкими изменениями в организме, то явления зимней спячки у млекопитающих еще более своеобразны. Первый характерный признак впадения в спячку — это оцепенение. Подвижные и энергичные зверьки, какими бывают летом, в период их активной жизни, сурки, суслики, хомяки, сони и ежи, становятся вялыми и малоподвижными, а затем впадают в глубокое оцепенение. В этом состоянии они обычно лежат, свернувшись клубком, поджав голову к брюху между задних ног. На рис. 23 изображен в этой характерной позе суслик, найденный во время спячки в норе.

Это глубокое оцепенение резко отличает состояние зимней спячки млекопитающих от их обычного сна, когда достаточно слегка дотро-



наться до спящего суслика или хомяка, чтобы вызвать его бегство или попытку напасть на человека. В состоянии оцепенения у этих зверьков во время спячки наблюдается еще одно удивительное явление — резкое понижение температуры тела, — они кажутся совершенно холодными наощупь. Это охлаждение млекопитающих в спячке почти до температуры воздуха является одним из самых характерных признаков спячки. Приведем несколько примеров, иллюстрирующих это явление для разных видов млекопитающих, впадающих в спячку при температуре воздуха выше 0°, и полученных путем измерения температуры внутри прямой кишки.

Таблица 35

Температура тела млекопитающих в спячке при температуре выше 0°

| Вид млекопитающего                     | Температура в активном состоянии | Минимальная температура тела в спячке | А в т о р                        |
|----------------------------------------|----------------------------------|---------------------------------------|----------------------------------|
| <b>I. Летучие мыши</b>                 |                                  |                                       |                                  |
| Летучая мышь (вид не указан) . . . . . | + 38,1°                          | + 2,2°                                | Спалланцани (Spallanzani)        |
| Вечерница . . . . .                    | + 37,9°                          | + 0,1°                                | Калабухов                        |
| <b>II. Насекомоядные</b>               |                                  |                                       |                                  |
| Еж . . . . .                           | от + 33,7<br>до + 35,0°          | от + 1,8<br>до + 4,3°                 | Барков (Barkow)                  |
| <b>III. Грызуны</b>                    |                                  |                                       |                                  |
| Сурок . . . . .                        | от + 36<br>до + 38°              | от + 4,6<br>до + 7,6°                 | Дюбуа (Dubois)                   |
| Крanchатый суслик . . . . .            | от + 37,6<br>до + 39,5°          | от + 1,8<br>до + 2,0°                 | Хорват                           |
| Малый суслик . . . . .                 | от + 35<br>до + 38,7°            | от + 0,7<br>до + 1,5°                 | Калабухов                        |
| Хомяк . . . . .                        | от + 37,8<br>до + 39,3°          | от + 4,0<br>до + 5,0°                 | Барков (Barkow)                  |
| Орешниковая соя . . . . .              | от + 38,0                        | + 3,0°                                | Пембри и Уайт (Pembry and White) |
| Соя-полчек . . . . .                   | от + 36,8<br>до + 38,1°          | + 3,7°                                | Чермак (Czermak)                 |

Впадение в спячку и понижение температуры тела у млекопитающих происходит обычно при температуре воздуха ниже +11°, +10°. В этих условиях, при температуре воздуха от +10, +11 до 0°, температура тела спящих зверьков обычно превышает температуру воздуха не более чем на несколько градусов, а в целом ряде случаев лишь на несколько десятых долей градуса. Приведем полученные нами данные измерений температуры тела 115 крапчатых сусликов во время спячки при разной температуре воздуха (Калабухов, 1926).

Температура тела крапчатых сусликов в спячке (по Калабухову, 1926)

| Температура<br>воздуха | Число сусликов (из 15), имевших температуру тела |    |    |    |    |    |     |     |     |     |     |     |     |     |
|------------------------|--------------------------------------------------|----|----|----|----|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|                        | 4°                                               | 5° | 6° | 7° | 8° | 9° | 10° | 11° | 12° | 13° | 14° | 15° | 16° | 17° |
| +10°                   | —                                                | —  | —  | —  | —  | —  | —   | 4   | 3   | 2   | 5   | —   | —   | 1   |
| + 8°                   | —                                                | —  | —  | —  | —  | 2  | 1   | 5   | 4   | 1   | 1   | 1   | —   | —   |
| + 3°                   | 4                                                | 5  | 2  | 1  | 2  | 1  | —   | —   | —   | —   | —   | —   | —   | —   |

Джонсон (1928), измеряя температуру тела 25 сусликов, находившихся в состоянии спячки, при колебаниях температуры воздуха от +4,9 до +8,4°, нашел, что у 40% зверьков температура тела превышала температуру воздуха менее чем на 1°, у 18% — более чем на 1°, но менее чем на 2° и лишь у 32% — более чем на 2°, но менее чем на 4°.

Таким образом, у 68% зверьков разница между температурой тела и температурой воздуха была менее чем в 2°, и у всех менее чем на 4°. Эта зависимость температуры тела млекопитающих в спячке от температуры воздуха позволяет иногда охлаждать их до температуры ниже 0°.

Впервые Хорват (1881) наблюдал у сусликов понижение температуры тела до -0,2°. Затем Бахметьев (1912) получил явление переохлаждения у летучих мышей. В опытах, проведенных нами в 1933—1935 гг., охлаждение млекопитающих при температуре ниже 0° было изучено подробно. В первых опытах, произведенных с летучими мышами, было установлено, что не всегда у них удается получить состояние переохлаждения. Молодые зверьки в возрасте от 1 до 10 дней, еще не покрытые шерстью, при температуре воздуха от -9 до -15° быстро и легко переохлаждаются до температуры от -3 до -7,45°, и лишь затем у них происходит характерный «температурный скачок» вследствие начала образования льда (рис. 61). В противоположность им взрослые летучие мыши при той же температуре воздуха (от -9 до -15°), после того как температура их тела падала до -0,8°, -0,9°, не переохлаждались далее, а начинали сразу замерзать, как это происходит с рыбами или земноводными (см. стр. 129). Температура их тела оставалась при этом на уровне точки замерзания (-0,5°, -0,9°) в течение 2—3 часов и лишь затем, когда они промерзали изнутри, начинала понижаться далее (см. рис. 61). Эти факты позволили предположить, что наличие шерсти у взрослых мышей и их большие размеры препятствуют равномерному охлаждению и переохлаждению. Тогда мы создали условия для равномерного переохлаждения этих зверьков путем медленного и постепенного охлаждения. Опыты переохлаждения взрослых летучих мышей производились уже не при столь низкой температуре

воздуха, от  $-3$  до  $7^{\circ}$ , причем во всех случаях температура холодильника в течение нескольких часов постепенно доводилась до этого минимума. При таком постепенном и медленном охлаждении

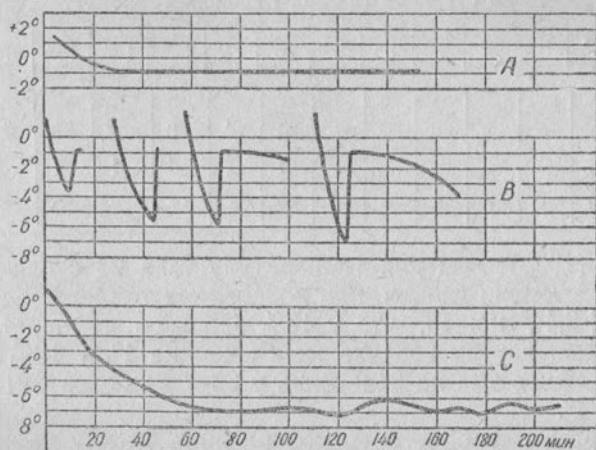


Рис. 61. Изменения температуры тела летучих мышей (рыжих вечерниц) при охлаждении ниже  $0^{\circ}$ : А — замерзание без переохлаждения, В — замерзание после переохлаждения, С — длительное переохлаждение (по Калабухову, 1933, 1935).

взрослые летучие мыши могут быть переохлаждены до температуры тела  $-6,0^{\circ}$ ,  $-7,5^{\circ}$  (рис. 61). В табл. 37 сведены данные о температуре и длительности переохлаждения летучих мышей разных видов и разного возраста.

Таблица 37

Переохлаждение летучих мышей (по Калабухову, 1933, 1935)

| Вид и возраст                                | Число экземпляров | Минимальная температура тела | Длительность переохлаждения в минутах |
|----------------------------------------------|-------------------|------------------------------|---------------------------------------|
| Вечерница рыжая . . .<br>(возраст 1—10 дней) | 14                | от $-2,9$ до $-7,5^{\circ}$  | 5 — 112                               |
| Вечерница малая . . .<br>(взрослые)          | 13                | от $-1,85$ до $-7,5^{\circ}$ | 14 — 500                              |

Смит, Лавлок и Паркс (1954) погружая спящих малоазиатских хомячков (*Mesocricetus auratus*) в охлажденный до  $-4^{\circ}$ ,  $-7^{\circ}$  раствор пропилен — гликола, наблюдали у них также переохлаждение до  $-3^{\circ}$ ,  $-5,5^{\circ}$  в течение 50—70 минут. Температурный скачок наблюдался при  $-5,75^{\circ}$ .

Если поддерживать температуру воздуха несколько выше температуры, при которой обычно начинается образование льда и происходит «температурный скачок», можно сохранять зверьков в со-

стоянии переохлаждения при температуре тела  $-5^{\circ}$ ,  $-7^{\circ}$  в течение нескольких суток (см. рис. 61). Могут ли жить летучие мыши в состоянии переохлаждения еще более длительный срок, нами не было установлено из-за невозможности поддерживать долго температуру холодильника на постоянном уровне. Но иногда понижение температуры ниже  $0^{\circ}$ , видимо, вызывает у зимоспящих млекопитающих (сусликов, тушканчиков и ежей) гибель, хотя при этом и не имеет места образование льда (см. Калабухов, 1933, Мурыгин, 1937, 1948). Наконец, иногда температура воздуха ниже  $0^{\circ}$ , особенно в тех случаях, когда охлаждение происходит быстро, вызывает пробуждение спящих животных.

К этому интересному явлению мы вернемся позднее, когда будем излагать данные о внешних причинах, вызывающих впадение в спячку и пробуждение животных. Необходимо лишь указать, что это пробуждение при резком охлаждении наблюдается обычно не у всех животных. Так, например, Джонсон (1929) и Уэд (Wade, 1930), изучая действие понижения температуры воздуха до  $-1^{\circ}$ ,  $-2,2^{\circ}$  на сусликов, находившихся в спячке, установили, что при этом просыпаются не все зверьки; часть их продолжает находиться в спячке. Эта способность пробуждаться и согреваться при понижении температуры воздуха ниже  $0^{\circ}$  является характерной особенностью млекопитающих, впадающих в спячку, отличающей их от других животных, впадающих в зимнее оцепенение.

Понижение температуры тела млекопитающих в спячке сопровождается резким замедлением всех жизненных процессов, в частности, сильно замедляется дыхание. В то время как в активном состоянии эти животные делают от нескольких десятков до нескольких сот дыханий в минуту, в спячке число их резко падает.

Таблица 38, содержащая данные о числе дыханий у разных видов млекопитающих в активном состоянии и в спячке, иллюстрирует эту зависимость.

Таблица 38

Число дыханий у млекопитающих в спячке

| В и д              | Состояние          | Температура тела в градусах | Дыханий в 1 минуту | Автор          |
|--------------------|--------------------|-----------------------------|--------------------|----------------|
| Сурок . . . . .    | активное<br>спячка | 33—36,2°<br>11,6°           | 20—24<br>2—3       | Дюбуа (1896)   |
| Хомяк . . . . .    | активное<br>спячка | 36,2°<br>5°                 | 32<br>8            | Барков (1896)  |
| Суслик . . . . .   | активное<br>спячка | 35—38°<br>13,4—2,8°         | 100—360<br>15—1    | Джонсон (1928) |
| Еж . . . . .       | активное<br>спячка |                             | 50<br>4—5          | Барков (1896)  |
| Летучая мышь . . . | активное<br>спячка |                             | 96<br>5—6          | Сэсси (1815)   |

Изменения в дыхании сопровождаются не только удлинением периодов между отдельными дыхательными движениями. Характерной для впавших в спячку животных является нерегулярность дыхания, вслед за 5—8 дыханиями обычно наступает пауза, тянущаяся от 4 до 8 минут, в течение которых животное совсем не производит дыхательных движений. Обычно же у активных животных они следуют одно за другим беспрерывно. Кроме того, в спячке изменяется соотношение между длительностью вдоха и выдоха, вдыхание воздуха бывает более коротким, чем выдыхание. Эти изменения в частоте интенсивности дыхания связаны также с изменением объема вдыхаемого воздуха. По исследованиям Дюбуа (1896), сурок в спячке при температуре тела  $+8^{\circ}$  вдыхал в течение 1 часа 11,2 л воздуха, в то время как в активном состоянии при температуре тела от  $+34,0$  до  $+35,4^{\circ}$  он вдыхал от 32,2 до 45,9 л воздуха в час. В связи с этим в спячке резко изменяется интенсивность газообмена, а также соотношение между количеством потребляемого кислорода и выделенной углекислоты.

Сурки потребляют в спячке в 41 раз меньше кислорода, чем в активном состоянии и выделяют углекислоты в 75 раз меньше. Неодинаковое уменьшение интенсивности потребления кислорода и выделения углекислоты отмечено было впервые французскими исследователями Реньо и Резе, которые установили, что у сурка в спячке при температуре тела  $+12^{\circ}$  отношение количества выделенной углекислоты к количеству потребленного кислорода, или так называемый дыхательный коэффициент, равно 0,44, в то время как в активном состоянии при температуре тела  $+34^{\circ}$  этот показатель равен 0,69.

Валентин также наблюдал у сурков в спячке падение дыхательного коэффициента до 0,51—0,44 (вместо 0,80 в норме). Такое же уменьшение дыхательного коэффициента наблюдается в спячке у сусликов, сонь, хомяков, ежей и летучих мышей. Пембри (Pembrey, 1903), наблюдал падение дыхательного коэффициента у ежей в спячке до 0,50, а у сонь — даже до 0,23. Это понижение дыхательного коэффициента объяснялось до последнего времени (см. Фердман, 1936) тем, что при низкой температуре жир в теле животных не окисляется непосредственно до углекислоты и воды, а превращается в углеводы, образование которых из жира требует избытка кислорода. Но Бенедикт и Ли (1938) в опытах с американским видом сурка показали, что уменьшение выделения углекислоты связано с ее удержанием плазмой крови и тканевыми жидкостями при низкой температуре тела. Процессы же окисления в спячке у них, как и в активном состоянии, при голодании, происходят за счет полного сгорания запасов жира; истинный дыхательный коэффициент при этом равен 0,70—0,71.

Кайзер (1953) также показал, что у сусликов дыхательный коэффициент в состоянии глубокой спячки при  $+2^{\circ}$ ,  $+5^{\circ}$  равен 0,703—0,710.



Эти исследования показали несовершенство методики определения количества выдыхаемой углекислоты, примененной предыдущими авторами, которые определяли дыхательный коэффициент в спячке, используя для этой цели респирационные камеры с водой, также поглощающие углекислоту при низкой температуре.

О замедлении процесса газообмена у млекопитающих в спячке можно судить и по продолжительности их выживания без притока кислорода. Уже Маршалл Хэлл (Marshall Hall) (1832) отметил, что летучие мыши и ежи в бодрствующем состоянии, если их опустить в воду, задыхались в течение 2—3 минут, в то время как две спящих летучих мыши пробыли под водой без всякого вреда для них 11 и 16 минут, а спящий еж ожил после пребывания под водой в течение 22—29 минут. Ряд авторов в дальнейшем подтвердил эти наблюдения.

Изучение газообмена у зимоспящих зверьков в состоянии оцепенения объяснило причину резкого понижения температуры тела в спячке. Вычисляя величину теплообразования на основании данных о газообмене, Кайзер (1953) пришел к выводу о том, что суслик в течение спячки за 4126 часов (т. е. 130 суток) выделил тепла всего 70 калорий, в то время как за 330 часов пробуждения и бодрствования в зимний период после спячки (т. е. за 13,7 суток) — 579 калорий. В спячке за сутки величина теплообразования будет равна всего 0,5 калорий, а при пробуждении и бодрствовании — 42 калориям. На рис. 62 эти данные Кайзера представлены графически.

Изучение газообмена в спячке в разных условиях позволяет обнаружить изменения в состоянии животного раньше, чем по другим внешним признакам. Так, указанный выше факт пробуждения некоторых млекопитающих при сильном охлаждении получил подтверждение в опытах Кайзера (1953). В то время как суслик в спячке потреблял при  $+5^{\circ}$  в течение 1 часа (на 1 кг веса),  $19,7 \text{ см}^3$  кислорода, при понижении температуры воздуха до  $+2^{\circ}$  у него наблюдалось возрастание этого показателя почти вдвое — до  $38,9 \text{ см}^3$ .

Мы убедились, что у млекопитающих в состоянии спячки физиологические процессы, в частности обмен веществ, не прекращаются

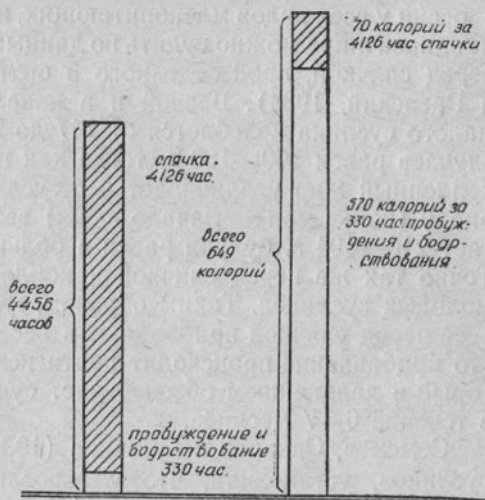


Рис. 62. Соотношение длительности времени спячки и активности и соответственные им затраты энергии у сусликов (по Кайзеру, 1953).

полностью, а только сильно замедляются. Очевидно, что так как зверьки в спячке не принимают пищи, то поддержание этих процессов даже на замедленном уровне должно сопровождаться расходом каких-либо запасных веществ, накопленных в организме животных с осени. Затрата резервных веществ должна сопровождаться уменьшением веса животных. Такая потеря в весе происходит в основном за счет тех запасов жира, которые накапливаются с осени у всех видов млекопитающих, впадающих в спячку. О величине запаса жира можно судить по данным взвешивания малых сусликов перед спячкой, произведенного в степях Предкавказья (Калабухов и Раевский, 1934). Весной и в начале лета вес взрослых самцов малого суслика колеблется от 147 до 212 г и бывает в большинстве случаев равен 160—180 г, тогда как перед залеганием в спячку накопленный жир увеличивает вес сусликов почти вдвое: к этому периоду (конец мая — начало июня) вес тела взрослых самцов достигает 210—404 г, будучи равен в большинстве случаев 230—260 г. Точно так же перед спячкой накапливается запас жира у самок и у молодых сусликов. Таким образом, суслики этого вида при среднем весе перед спячкой прибавляют в весе, примерно, 80—100 г, причем это прибавление происходит почти исключительно за счет жира, который в дальнейшем обеспечивает существование зверьков в спячке в течение 6—7 месяцев.

Семенов, Сахаров и Гришина (1934), экстрагируя жир из малых сусликов, установили, что у взрослых самцов содержание жира составляет весной (28 апреля—1 мая) всего 12,7 г, т. е. при среднем весе зверька 188 г равно 6,74%, уже к 10 июня достигая 102,3 г, или при весе 307 г — 28,8%. У самок накопление резервов идет медленнее и наибольший показатель (59,2 г) достигается лишь к 31 июля, составляя при весе 214 г 27,6%.

Сходное явление накопления и расходования жира наблюдал Бибиков (1952) у даурских сусликов. Этот автор указывает, что вскоре после пробуждения из зимней спячки (3 декада апреля) вес жира составляет у самцов около 10% от веса тела. В годы, благоприятные для спячки, накопление жира достигало 20—25% (1944).

Представляют интерес различия в степени упитанности даурских сусликов различного пола и возраста. Показатель упитанности — отношение веса взрослых самцов даурского суслика к длине тела в конце июля—начале августа, т. е. перед залеганием, был равен, по данным Бибикова (1952), 1,5—1,6 в среднем, а непосредственное определение запаса жира показало, что он равен 150 г. Взрослые самки перед залеганием в спячку имеют около 60—70 г жира, а упомянутое отношение составляет у них в августе около 1,2. У молодых зверьков в октябре (перед залеганием) вес жира не превышает 30—40 г, а отношение веса к длине тела составляет около 1,1.

При сопоставлении показателя упитанности даурских сусликов перед залеганием в зимнюю спячку, выраженного в процентах (отношение веса подкожного и полостного жира к весу зверька), мы полу-

чаем следующие цифры: взрослые самцы — 38 %, взрослые самки — 20—25 %, молодняк 10—15 %. Напрашивается вывод о большом значении упитанности молодых и взрослых сусликов для продолжительности их зимней спячки, так как продолжительность спячки взрослых самцов составляет около 8,5 месяцев, взрослых самок, участвовавших в размножении, — 7 месяцев и молодых сусликов — около 6 месяцев.

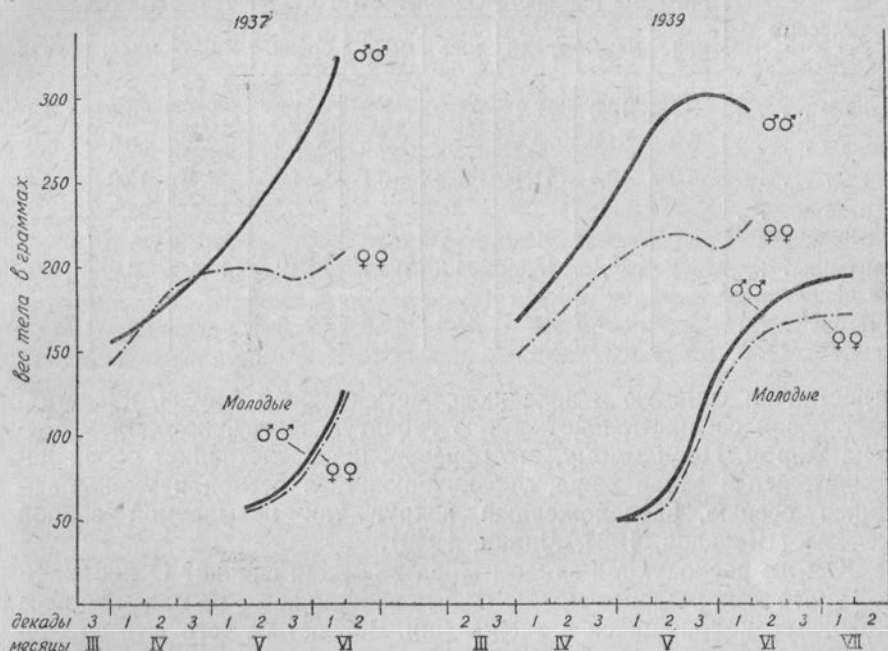


Рис. 63. Изменения веса тела малых сусликов разного возраста и пола в течение периода их активности, отражающие процесс жиронакопления (по Мамонтову, 1939).

Такое накопление запасов жира перед впадением в оцепенение происходит у всех млекопитающих, впадающих в зимнюю или летнюю спячку. Так, например, Камюс и Глей (1901) наблюдали, что вес взрослого самца ежа увеличился с 1 апреля до 2 июля (т. е. за 92 дня) с 510 до 1310 г, т. е. до 256 % первоначального веса, вес взрослой самки с 1 апреля по 8 июля (т. е. за 100 дней) вырос с 640 до 1165 г, т. е. до 182 % первоначального веса. Дубинин и Лешкович (1945) приводят интересные данные определения количества жира в разные периоды у тарбаганов (табл. 39).

Жир отлагается у животных перед спячкой как непосредственно под кожей, где толщина его слоя достигает иногда, например, у сурков, нескольких сантиметров, так и внутри брюшной полости, между петлями кишечника и железами. В грудной полости жир откладывается в большом количестве в так называемой железе спячки, как

ее назвал Барков, предполагавший, что она имеется только у животных, впадающих в спячку. Однако дальнейшие исследования показали, что эта железа, расположенная близ позвоночника и дающая

Таблица 39

Жировые резервы у тарбаганов перед спячкой (по Дубинину и Лешковичу, 1945) в процентах от веса тела

| Месяцы             | Молодые (39 экз.) |       |        | Однолетки (71 экз.) |       |        | Взрослые (65 экз.) |       |        |
|--------------------|-------------------|-------|--------|---------------------|-------|--------|--------------------|-------|--------|
|                    | мин.              | макс. | средн. | мин.                | макс. | средн. | мин.               | макс. | средн. |
| Июнь . . . . .     | 3,7               | 16,8  | 9,2    | 0,9                 | 4,2   | 1,8    | 2,3                | 5,4   | 3,9    |
| Июль . . . . .     | 3,9               | 21,6  | 9,5    | 1,0                 | 3,5   | 1,9    | 2,0                | 3,6   | 3,0    |
| Август . . . . .   | 6,0               | 19,4  | 11,4   | 3,3                 | 6,1   | 4,5    | 4,4                | 15,0  | 9,3    |
| Сентябрь . . . . . | —                 | —     | —      | —                   | —     | —      | 18,3               | 32,8  | 24,9   |
| 1-я половина       |                   |       |        |                     |       |        |                    |       |        |
| Сентябрь . . . . . | 8,3               | 20,1  | 15,5   | 11,8                | 25,4  | 20,2   | 14,4               | 35,6  | 26,0   |
| 2-я половина       |                   |       |        |                     |       |        |                    |       |        |
| Октябрь . . . . .  | —                 | —     | —      | 15,3                | 27,8  | 21,2   | —                  | —     | —      |

отростки на спинную и переднюю часть грудной клетки, представляет собой соединительнотканную губчатую массу, которая заполнена жиром. Повидимому, это образование представляет собой дополнительный запас жира, увеличивающийся весной и уменьшающийся осенью, расположенный вокруг так называемой зубной железы (Шельдон, 1924, Ляпин, 1949).

Как же расходуются запасы жира во время спячки? О постепенной трате этих резервов можно судить прежде всего по падению веса животных, находящихся в оцепенении. Вследствие того что во время спячки дыхание и обмен веществ сильно замедлены, эта потеря в весе происходит очень медленно. Так, например, если во время голодания в активном состоянии сурки, по наблюдениям Скориченко (1891), теряют в среднем 3,76% веса тела за 24 часа, то в состоянии неглубокой спячки потеря в весе за сутки не превышает 0,24—0,35% веса тела, а в глубокой спячке падает до 0,12—0,02%.

По данным Джонсона (1928), суслики теряют в спячке за 1 сутки от 0,48 до 0,18% веса своего тела. Камюс и Глей (1901), взвешивая во время спячки ежа, установили, что он терял в среднем 0,24% веса своего тела за 1 сутки. Но так как спячка тянется несколько месяцев, это медленное падение в весе приводит в конце концов к тому, что за весь период оцепенения животные теряют от  $\frac{1}{3}$  до  $\frac{1}{2}$  веса своего тела. Ниже сведены данные о потере в весе за время спячки для некоторых видов.

|                              |         |        |                      |
|------------------------------|---------|--------|----------------------|
| Сурок теряет за . . . . .    | 163 дня | 35%    | (Валентин, 1857)     |
| Суслик " " . . . . .         | 156 "   | 37—49% | (Джонсон, 1928)      |
| Еж " " . . . . .             | 127 "   | 31,2%  | (Камюс и Глей, 1901) |
| Летучая мышь теряет за . . . | 162 "   | 33,5%  |                      |



При этом потеря в весе происходит не только за счет жировой ткани, но и отчасти вследствие израсходования запасов, содержащихся в других органах. Так, Валентин (1857), сравнивавший относительный вес разных тканей и органов сурка после спячки с данными, полученными при взвешивании органов других сурков перед спячкой, пришел к выводу, что потери в весе разных тканей и органов за время спячки распределяются следующим образом:

|                             |        |             |
|-----------------------------|--------|-------------|
| Жировая ткань . . . . .     | 99,3 % | своего веса |
| „Железа спячки“ . . . . .   | 68,7 % | „ „         |
| Печень . . . . .            | 58,7 % | „ „         |
| Диафрагма . . . . .         | 45,6 % | „ „         |
| Легкие . . . . .            | 44,5 % | „ „         |
| Кожа с подкожной клетчаткой | 35,3 % | „ „         |
| Мышцы . . . . .             | 30,3 % | „ „         |
| Сердце . . . . .            | 27,48% | „ „         |
| Скелет . . . . .            | 11,69% | „ „         |

Следует указать, что в естественных условиях, где животные накапливают перед спячкой обычно больше жира, чем зверьки, живущие в неволе, они не успевают за время спячки израсходовать эти резервы полностью. Впервые Радде (1857) отметил, что сибирские сурки при пробуждении из спячки еще настолько жирны, что охотники ловят их специально из-за жира.

По данным Д. И. Бибикова, весной, вскоре после пробуждения, тарбаганы в Забайкалье имеют значительные запасы неизрасходованного во время зимней спячки жира. В середине апреля взрослые самцы имеют от 60 до 335 г полостного жира (в среднем 169 г), размножающиеся самки — от 35 до 310 г (в среднем 174 г), яловые самки — от 75 до 225 (в среднем 135 г), однолетки — от 65 до 105 г (в среднем 92 г). В процентах к весу зверьков разного пола и возраста содержание жира составляет у самцов 5,1 %, у размножающихся самок — 7,0 %, у яловых самок — 4,6 % и у однолеток — 8,0 % (ср. табл. 39). Довольно большое количество жира остается к весне также у сусликов, хомяков и ежей.

Д. И. Бибиков сообщил нам такие данные о расходовании серыми сурками в Тянь-Шане запасов подкожного и полостного жира: весной, сразу после пробуждения из зимней спячки, сурки имеют весьма незначительные запасы подкожного жира, причем они расходуются полностью в течение первых 2—3 недель наземной активности; в апреле и мае подкожный жир у сурков почти совершенно отсутствует.

По-иному расходуется запас полостного жира, который почти не уменьшается во время зимней спячки. Осенью, перед залеганием, взрослые сурки накапливают до 300—400 г полостного жира, а весной, после выхода из спячки, у них обнаруживали 200—300 г его.

Изменение показателей полостного и подкожного жира у взрослых самцов серого сурка, по Д. И. Бибинову, представлено на рис. 64. Этот исследователь приходит к выводу, что физиологическая значимость подкожного и полостного жира различна. Подкожный



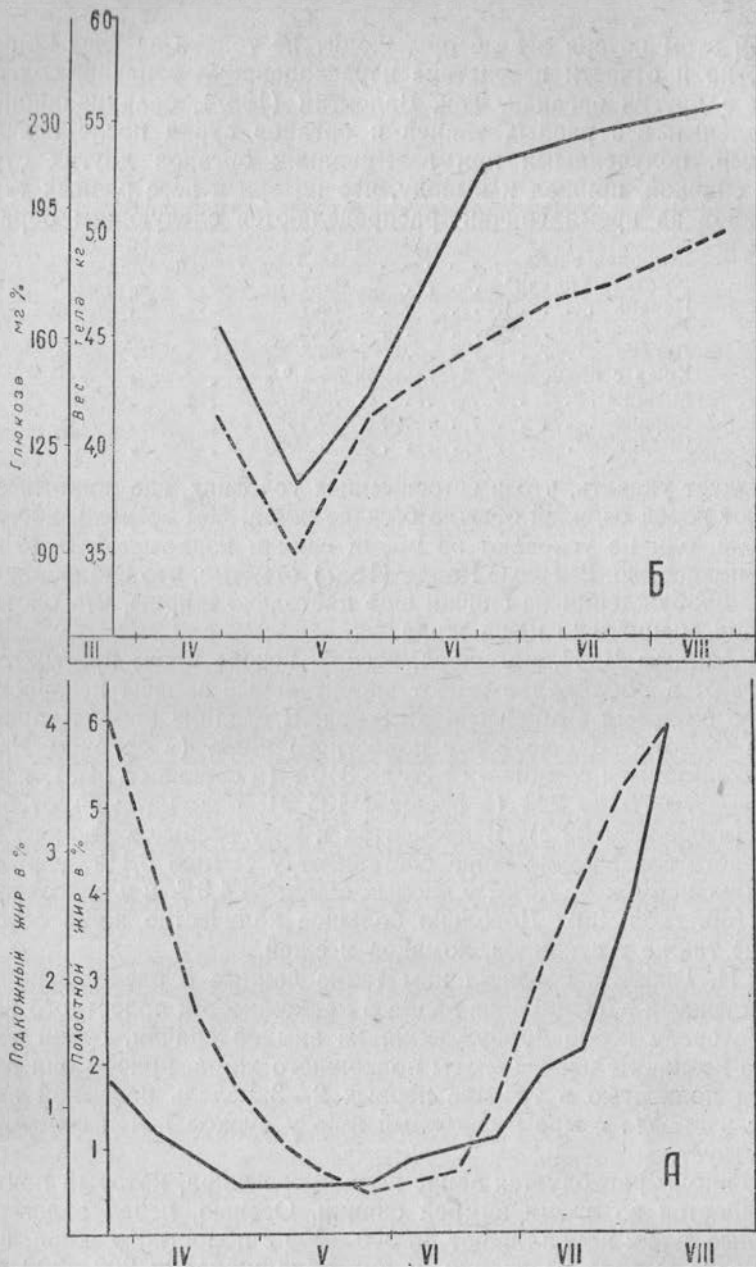


Рис. 64. А — изменение содержания полостного и подкожного жира у самцов серых сурков в весенне-летний период. Пунктир — полостной, сплошная линия — подкожный жир (по Бибикову, 1955); Б — изменение веса самцов серых сурков и содержание глюкозы в их крови. Пунктир — глюкоза, сплошная линия — вес тела (по Трухачеву, 1955).

жир расходуется преимущественно во время спячки, в то время как расщепление полостного жира обеспечивает основные энергетические потребности сурков в ранне-весенний малокормный период активной жизни сурков.

Как уже было отмечено ранее, иногда животные в спячке временно даже прибавляют в весе. Это интересное явление впервые наблюдали у сурков Реньо и Резе (1828), а затем Скориченко (1891). Прибавление в весе на 0,1—0,15% может происходить иногда в течение 3—4 дней (Скориченко, 1891).

Реньо и Резе объяснили это явление тем, что животные в спячке потребляют больше кислорода, чем выделяют углекислоты.

В действительности прибавление в весе может быть связано с задержкой воды в организме спящих животных (Скориченко) или с оседанием влаги на шерсти животных при низкой температуре (Валентин, Бенедикт и Ли). Это было доказано опытами, в которых сурки помещались под колокол, где стоял стаканчик с серной кислотой, поглощавшей пары воды.

Из других особенностей обмена веществ у млекопитающих в спячке следует указать на то, что запасы углеводов в состоянии оцепенения почти не расходуются.

Приведенные выше данные Валентина (1857) о потере веса разными органами и тканями в течение спячки неточно отражают эту закономерность, ибо он умерщвлял грызунов *после пробуждения*. В настоящее время известно, что именно в процессе пробуждения в активном состоянии и происходит расщепление углеводов, в частности, гликогена в печени.

В начальный период спячки запасы гликогена в печени даже возрастают, возможно за счет перераспределения этого углевода, содержащегося также и в мышцах.

Знаменитый французский физиолог Клод Бернар (1872) впервые показал, что действительно в печени сурков во время спячки происходит накопление гликогена. Дюбуа (1891) повторил эти исследования и получил следующие результаты:

У активных сурков на 1000 г печени приходится от 0,0 до 0,20 г гликогена

|          |          |           |        |        |          |    |         |
|----------|----------|-----------|--------|--------|----------|----|---------|
| Сурок на | 4-й день | спячки на | 1000 г | печени | содержит | до | 6,05 г  |
| "        | "        | 7-й       | "      | "      | "        | "  | 8,8 г   |
| "        | "        | 9-й       | "      | "      | "        | "  | 8,65 г  |
| "        | "        | 10-й      | "      | "      | "        | "  | 16,35 г |

Д. И. Бибииков сообщил нам данные об изменении веса печени тарбаганов в активный период их жизни. Известно, что в разные сезоны бодрствования сурков и у сурков разного пола и возраста вес печени различен. Однако изменения веса печени тарбаганов имеют закономерный характер и в какой-то степени отражают сложные процессы обмена веществ. В первую декаду после пробуждения тарбаганов вес печени — наименьший и составляет у самцов 51 г, у самок 47 г и у однолеток 36 г. В дальнейшем при продолжающемся

исхудании тарбаганов, начинается постепенное увеличение размеров и веса печени, что связано с началом питания тарбаганов и пополнением запасов гликогена в печени, израсходованных в первые дни после пробуждения. При накоплении тарбаганами жира вес печени у них резко возрастает и достигает к началу июня у взрослых самцов и яловых самок 132—137 г. К осени по мере накопления жира (см. табл. 37) происходит уменьшение веса печени. С изменениями запасов жира и гликогена у сусликов и сурков в активный период их жизни связано также содержание сахара (глюкозы) в крови. (См. Калабухов и Раевский, 1934, Трухачев, 1955, а также рис. 64).

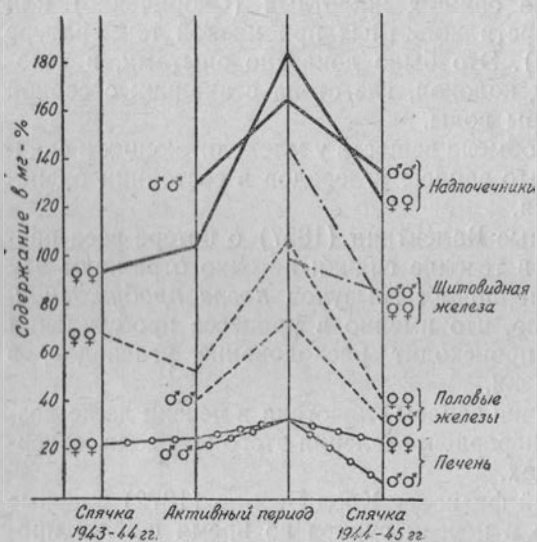


Рис. 65. Изменение содержания аскорбиновой кислоты (витамина С) в органах малых сусликов (по Кратину, Мориной, Решетниковой и Торбиной, 1947).

Из других особенностей обмена веществ у млекопитающих в спячке нужно указать на сдвиги в содержании аскорбиновой кислоты—витамина С. По Кратину, Мориной, Решетниковой и Торбиной (1947), у малых сусликов содержание аскорбиновой кислоты наиболее высоко перед спячкой в надпочечниках, в щитовидной железе и значительно в половых железах. В спячке этот показатель понижается. На высокое содержание аскорбиновой кислоты в крови сусликов перед спячкой указывают Исаакян и Фельбербаум (1949) (см. рис. 85).

Из других изменений, происходящих у млекопитающих в состоянии спячки, необходимо отметить резкое замедление сердцебиения. В табл. 40 сведены данные о числе сердцебиений в состоянии спячки у млекопитающих при разной температуре тела.

На рис. 66 даны записи сердцебиений у сурков в спячке и в бодрствующем состоянии, по Эндрес, Мэтьюс, Тэйлор и Дэйл (1930). Число ударов сердца в состоянии спячки уменьшается в десятки раз, но, тем не менее, даже при температурах, близких к 0°, и ниже 0°, в состоянии переохлаждения (см. данные о летучей мыши), сердце не останавливается совсем. Изменения, происходящие в организме млекопитающих в состоянии спячки, отражаются

## Число сердцебиений у млекопитающих в активном состоянии и в спячке

| В и д              | Состояние           | Темпе-<br>ратура<br>тела | Число<br>сердце-<br>биений<br>в<br>минуту | Автор         |
|--------------------|---------------------|--------------------------|-------------------------------------------|---------------|
| Сурок . . . . .    | активное            | 33—37°                   | 88—140                                    | Дюбуа (1893)  |
|                    | спячка              | 3—11°                    | 3—15                                      |               |
| Суслик . . . . .   | активное            | 35—37,8°                 | 100—350                                   | Джонсон       |
|                    | спячка              | 5—9°                     | 5—19                                      | (1928)        |
| Хомяк . . . . .    | активное            | 36—38°                   | 150—200                                   | Барков (1895) |
|                    | спячка              | 5—7°                     | 12—15                                     |               |
| Летучая мышь . . . | активное            | 37,3°                    | 420                                       | Калабухов     |
|                    | спячка              | 4,1°                     | 16                                        | (1935)        |
|                    | переохла-<br>ждение | —4,33°                   | 8,5                                       |               |



Рис. 66. Изменение числа сердцебиений у сурков  
(по Эндрес, Мэтьюс, Тэйлор и Дэйл, 1930).

Наверху при температуре тела 25,2°

посередине " " " 17,0°

внизу " " " 16,0°

отметчик времени — 1,5 сек.

и на составе их крови. Изменения в обмене веществ и понижение температуры тела вызывают прежде всего повышение содержания углекислоты в крови. Количество же кислорода остается почти постоянным. Приведем данные, иллюстрирующие эту закономерность.

Увеличение содержания углекислоты в крови связано, помимо, с тем, что выделение углекислоты из крови, когда та протекает к легким, при понижении температуры тела происходит значительно слабее, чем в активном состоянии, и поэтому кровь поступает снова в кровообращение с большим запасом углекислоты.

Таблица 41

Содержание газов в крови у млекопитающих в спячке

| Вид   | Состояние        | Температура тела | 100 см <sup>3</sup> крови содержат газа в см <sup>3</sup> |                | Автор        |
|-------|------------------|------------------|-----------------------------------------------------------|----------------|--------------|
|       |                  |                  | Кислород                                                  | Углекислый газ |              |
| Сурок | активное         | 35,8°            | 15,30                                                     | 41,33          | Дюбуа (1896) |
|       | 2-й день спячки  | 10,4°            | 15,44                                                     | 63,23          |              |
|       | 10-й день спячки | 8,8°             | 15,70                                                     | 76,16          |              |
| Хомяк | активное         | 35,3—37,7°       | 18,3—18,4                                                 | 41,1—48,5      | Эндрес 1924) |
|       | спячка           | 10°              | 18,5—19,3                                                 | 59,4—68,4      |              |

Задержка углекислоты в крови приводит к отмеченному выше уменьшению дыхательного коэффициента (Бенедикт и Ли, 1938).

Недавно Персон (1950, 1953, 1952) в лаборатории Х. С. Коштонца детально изучила механизм, определяющий изменение содержания газов в крови крапчатых сусликов. Определяя кислородную емкость и величину адсорбции углекислоты крови бодрствующих и спящих сусликов, а также другие показатели — число эритроцитов, щелочной резерв и активную реакцию крови, она пришла к интересным выводам. Во время спячки содержание углекислоты в крови сусликов возрастает на 40% в связи с тем, что способность крови млекопитающих поглощать этот газ, как впервые показал еще И. М. Сеченов (1879), повышается при понижении температуры (см. рис. 67).

При этом понижении температуры крови влечет за собой как увеличение ее способности просто растворять углекислоту, так и способности связывать этот газ химическим путем ввиду одновременного возрастания щелочного резерва крови в полтора-два раза.

Активная реакция крови (pH), определенная при давлении углекислоты, соответствующей естественным условиям в организме прыгунов, находящихся в бодрствующем состоянии и в спячке, изменяется при переходе в оцепенение от 7,24—7,32 до 7,40—7,46 pH, т. е. в сторону увеличения щелочности.

Если активная реакция крови определена при одном и том же давлении углекислоты, равном 40 мм ртутного столба, то эти изменения будут соответственно: от 7,36 до 7,48—7,51 pH.



Дальнейшее охлаждение до  $+5^{\circ}$ ,  $+6^{\circ}$  снова приводит к уменьшению щелочного резерва и повышению кислотности крови. Эти данные следует сопоставить с выводами о влиянии низкой температуры на увеличение потребления кислорода и пробуждение животных.

Кислородная емкость крови сусликов, по данным Персон (1949, 1950 а), при впадении их в спячку возрастает незначительно — всего на 10%, что связано, повидимому, со столь же небольшим увеличением числа красных кровяных телец (эритроцитов), а, следовательно, и гемоглобина. Исследования Персон (1950б) также показали, что происходящее в спячке у сусликов выделение желудочного сока, которое могло бы значительно повысить кислотность крови, очевидно, компенсируется возрастанием щелочного резерва, а также периодическим выделением мочи, реакция которой в спячке более кислая, чем у бодрствующих грызунов.

Изменения в интенсивности и направлении обмена веществ влияют также на содержание других веществ, растворенных в крови. Так, например, резко уменьшается в спячке содержание сахара в крови. Этот факт был установлен для сурков Дюбуа (1896), который нашел, что у активных сурков при температуре тела от  $35$  до  $35,6^{\circ}$  в 100 г крови содержится от 117 до 214 мг сахара (глюкозы), в то время как в спячке при температуре тела  $+9,2^{\circ}$ ,  $+10,8^{\circ}$  содержание глюкозы падает до 10—70 мг на 100 г крови. Так как сахар является одним из основных источников энергии, понижение содержания его в крови должно резко замедлять интенсивность обмена и теплообразования в теле животного, находящегося в спячке. Фердманн и Файншмидт (1932) установили, что у крпчатых сусликов содержание сахара (глюкозы) в крови, которое в активном состоянии составляет от 145 до 209 мг на 100 г крови, также падало во время длительной спячки до 24—89 мг. Наконец, Вудвард и Кондрис (1945) установили, что у бурундуков содержание глюкозы в крови перед спячкой составляет в среднем 159—180 мг%, а в ноябре—декабре происходит снижение этого показателя до 61—74 мг%.

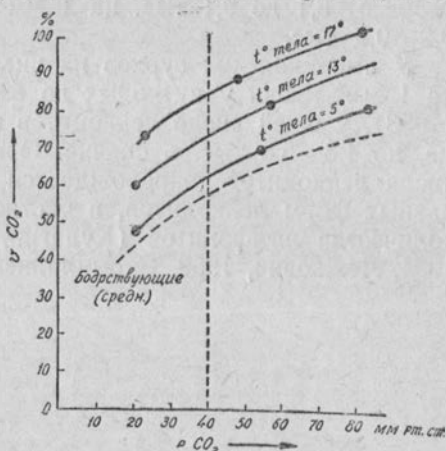


Рис. 67. Влияние температуры на кривую абсорбции углекислоты кровью крпчатых сусликов при температуре тела  $+18^{\circ}$  (по Персон, 1950). Сплошные линии — спящие грызуны, исследованные при разной температуре тела, пунктир — бодрствующие.

В спячке происходит также незначительное изменение содержания гемоглобина и красных кровяных телец в крови. Число белых кровяных телец — лейкоцитов, наоборот, резко уменьшается.

Впервые эти изменения в крови были изучены у сусликов Кулагиным (1897) и сурков Расмуссеном (1916). По Лешковичу (1950), число лейкоцитов у тарбаганов, составляя перед спячкой в сентябре от 5,1 до 9,1 тыс. на 1 мм<sup>3</sup> крови, падает в оцепенении до 0,2—0,9 тыс.

У американских сурков их число падает (в среднем) от 12130 на 1 мм<sup>3</sup> крови у активных до 5955 у спящих. По Суомалайнену (1953), у ежей число лейкоцитов падает от 14,9—13,9 тыс. в норме, до 4,3—5,5 тыс. в спячке. При этом уменьшение абсолютного числа лейкоцитов сопровождается также изменением соотношения разных форм лейкоцитов, в частности, изменением относительного количества лимфоцитов (Кулагин, 1897, Расмуссен, 1916, Руднев, 1934, Лешкович, 1950, Суомалайнен, 1953).

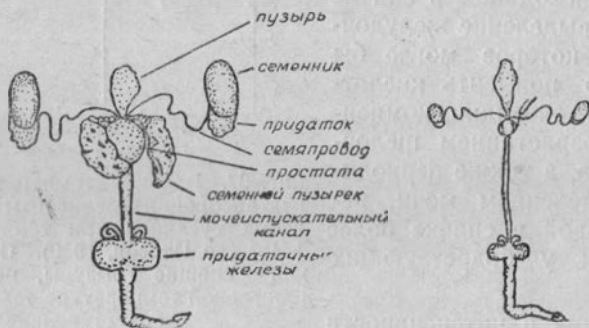


Рис. 68. Сезонные изменения размеров мочеполовой системы самцов луговых собачек (по Энсони, 1953).

Смит, Льюис и Свила (1954) установили, что в спячке у летучих мышей резко изменяется скорость свертывания крови. Если перед спячкой в среднем свертывание крови наступает через 7,4 минуты, то в спячке при +5° после 16 дней оцепенения оно наступает на 149 минуте, а на 50-й день — на 190 минуте. Зверьки, перенесенные в помещение, где температура равна 23°, снижают этот показатель на 2—3-й день после пробуждения до 19—26 мин.

Во время спячки в организме млекопитающих наблюдаются также своеобразные изменения в половых железах.

Наблюдения над сурками и сусликами показали, что вслед за окончанием периода размножения, в начале лета, половые железы самцов резко уменьшаются в объеме, в них прекращается образование семенных клеток — сперматозоидов, и они входят в брюшную полость. В таком состоянии животные впадают в спячку. Весной же они пробуждаются с опущенными в мошонку развитыми семенниками, в которых происходит интенсивный сперматогенез. Таким

образом, во время спячки семенники снова возвращаются в активное состояние.

На рис. 68 и 69 приведены данные, иллюстрирующие эти изменения у сусликов одного из видов неарктических грызунов — луговых собачек (*Spermomys ludovicianus*) по Энсони (1953). Этот процесс сезонных изменений гистологической структуры и функционального состояния половых желез зимоспящих млекопитающих изучен у сурков (Расмуссен, 1917), сусликов (Шоу, 1926, Соколова, 1940), луговых собачек (Энсони, 1953) и ежей (Маршалл, 1911).

У малых сусликов, по данным Соколовой (1940), в ноябре и начале декабря половые железы самцов находятся еще в состоянии гипофункции, а зачатковые клетки — на стадии сперматоцитов первого порядка. Но уже к началу февраля гонады достигают почти полного развития, а железы в первые же дни после пробуждения достигают состояния максимальной активности. Об этих изменениях можно судить по размерам семенников в разные сезоны (табл. 42).

Мы видим, что у сусликов период максимального увеличения размеров семенников совпадает с последними неделями спячки, и после пробуждения быстро начинается их уменьшение. У сурков период наибольшего увеличения желез приходится на первые месяцы после пробуждения.

У самок зимоспящих грызунов цикличность деятельности половых желез также выражена очень ярко (см. рис. 70). У самок сусликов во время спячки подготовка к размножению выражается и в постепенном увеличении размеров матки (Шоу, 1926).

В противоположность этому у ежей, по наблюдениям Маршалла (1911), во время спячки зимой происходит остановка развития сперматозонидов, и активная деятельность половых желез возобновляется лишь через некоторое время после пробуждения. Как влияет период оцепенения на половые железы других млекопитающих, впадающих в спячку, не изучено.

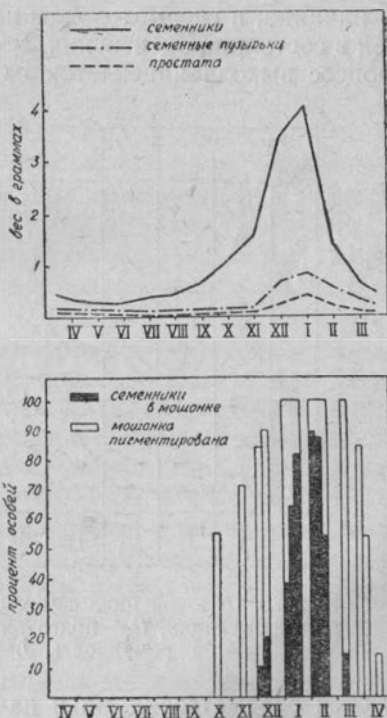


Рис. 69. Сезонные изменения веса семенников и придаточных желез у самцов луговых собачек и сопровождающие их внешние проявления (по Энсони, 1953).

Изменение размера семенников по сезонам (для сурков — вес в процентах к весу тела без кишечника и желудка, для сусликов — ширина и длина в мм)

| В и д         | П е р и о д ы                            |                               |                                        |                                      | Автор                |
|---------------|------------------------------------------|-------------------------------|----------------------------------------|--------------------------------------|----------------------|
|               | перед<br>спячкой<br>(август—<br>октябрь) | спячка<br>(ноябрь—<br>январь) | пробужде-<br>ние<br>(февраль—<br>март) | после про-<br>буждения<br>(март—май) |                      |
| Сурок . . . . | 0,15 — 0,20                              | 0,22 — 0,45                   | —                                      | 0,79 — 1,32                          | Расмус сен<br>(1917) |
| Суслик . . .  | $8,5 \times 14,5$                        | $10 \times 18$                | $13,6 \times 24,3$                     | $11 \times 21,5$                     | Шоу (1926)           |

У летучих мышей с периодом зимней спячки связана одна интересная особенность в процессе размножения. У этих зверьков спаривание происходит с осени, но в это время яйцеклетки не выходят из яичника, и сперматозоиды переживают зиму в матке летучих мышей в состоянии оцепенения. Весной, после пробуждения, происходит процесс выхода яйцеклеток из яичников в матку, яйца оплодотво-

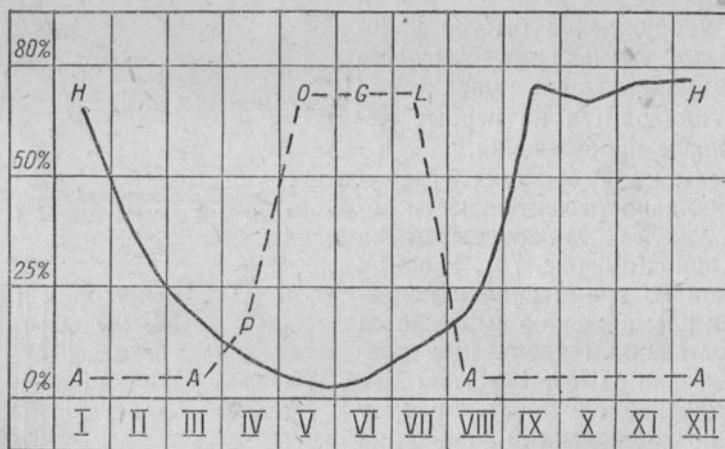


Рис. 70. Половой цикл самок сусликов (по Кайзеру, 1953). А — остановка овуляции, Р — подготовка яичников, О — овуляция, G — беременность, L — лактация, Н — спячка.

ряются сперматозоидами и начинают развиваться. Подробное описание условий переживания сперматозоидов в организме самки во время спячки дал Карл Хартман (1933). Оказывается, что во время шести-, семимесячного пребывания сперматозоидов в матке они окружены густой слизистой жидкостью, которая выделяется стенками матки. В этой жидкости сперматозоиды совершенно неподвижны.

Она содержит также питательные вещества, которые потребляются сперматозоидами, в частности, гликоген, который начинает накапливаться в эпителии стенок матки после спаривания. Низкая температура тела и густая консистенция жидкости, в которой сохраняются сперматозоиды, создают условия для их длительного переживания, а запас гликогена обеспечивает тот минимальный уровень обмена веществ, который необходим для сохранения клеток в живом состоянии. Весной, во время овуляции, жидкость, находящаяся в фолликулах, разбавляет слизь, в которой находятся сперматозоиды, и они, оживая, двигаются по яйцеводам навстречу яйцеклеткам и оплодотворяют их.

Это своеобразное явление переживания сперматозоидов в теле самки наблюдается у огромного большинства видов летучих мышей. Пока установлены лишь два исключения из этой закономерности: у двух южных видов летучих мышей (южноевропейской и американской) спаривание происходит весной, после пробуждения.

Следует напомнить, что стойкость к охлаждению даже до температуры значительно ниже нуля — вплоть до остекленения (витрификации) при  $-90^{\circ}$ ,  $-180^{\circ}$  — характерна для сперматозоидов некоторых видов млекопитающих, не впадающих в спячку, как, например, кроликов и некоторых копытных (Смирнов, 1949, 1950, Биллингем, 1955), а также и птиц (Польге, Смит и Паркс, 1949). На хранении и перевозке спермы в смеси с глицерином при низкой температуре в специальных термосах со льдом основана и современная техника искусственного осеменения домашних животных.

Паркс и Смит (1953) показали, что и ткань яичников белых крыс способна к регенерации после кратковременного охлаждения ее кусочков в глицерине при  $-79^{\circ}$ .

Значительный интерес представляет разрешение вопроса о механизме регуляции полового цикла зимоспящих млекопитающих. Известно, что у многих видов млекопитающих и других позвоночных животных сезонные изменения в развитии и функции половых желез связаны с изменением соотношения длительности дня и ночи в разное время года (Светозаров и Штрайх, 1950, Калабухов, 1951). Зимоспящие зверьки являются формами, цикл размножения которых, очевидно, не зависит от аналогичного действия света, ибо развитие половых желез у них происходит в период глубокой спячки в темных подземных убежищах, а депрессия гонад наступает сразу после кратковременного периода размножения, после пробуждения из спячки, как раз тогда, когда длительность дня резко увеличивается.

Попытки изменить циклику размножения сурков, сусликов и луговых собачек (Джонсон, 1930, Бескровный, 1950, Энсон, 1953) влиянием темноты и света были безуспешны. Все это позволяет предположить, что регуляция цикла размножения зимоспящих зверьков



определяется иным механизмом, возникшим в результате их приспособления к своеобразным условиям зимовки.

Попыткой объяснить этот механизм явились эксперименты М. Г. Фридман, выполненные зимой 1950—1951 гг. в лаборатории кафедры экспериментальной экологии Харьковского государственного университета имени А. М. Горького.

Этот автор исходила из предположения, что стимуляция половых желез зимоспящих зверьков во второй половине периода спячки связана с тем, что к этому времени из накопленных с осени жировых резервов высвобождается запасенный вместе с ними витамин размножения — витамин Е.

Этот витамин, как известно, содержится в значительном количестве в семенах и плодах растений, т. е. в излюбленной пище таких грызунов, как суслики, и обладает способностью легко растворяться в жирах (см. Кудряшов, 1929, Букин, 1944). Поступая в организм сусликов летом, в период накопления жировых резервов, витамин Е может легко аккумулироваться в жиру этих грызунов, а по мере расходования жира во время спячки вступать во взаимодействие с половыми железами.

Кроме того, не следует забывать, что процесс расходования жировых резервов отнюдь не безразличен для повышения активности щитовидной железы (см. Лейтес, 1937, Кратинев и Шкирина, 1947), которое неминуемо должно вызвать общее увеличение интенсивности обмена веществ, а тем самым прямо или косвенно стимулировать и развитие гонад.

М. Г. Фридман и провела опыты, целью которых было установить, как влияет степень жиронакопления у малых сусликов на длительность их спячки и развитие гонад.

Разместив в октябре 1950 г. 13 самок и 10 самцов малых сусликов разной упитанности поодиночке в небольших клеточках электрохолодильника при колебаниях температуры от  $+4$  до  $+6^{\circ}$ , Фридман в конце февраля начала исследовать грызунов, применяя для этой цели гистологическую методику исследования половых желез.

У самок разной степени упитанности (см. табл. 43) в яичниках всегда можно было обнаружить графовы пузырьки с развивающимися яйцеклетками, а иногда и желтые тела, заполняющие полости фолликулов, из которых уже вышли зрелые яйцеклетки.

Совершенно иная картина была ею обнаружена у самцов (см. табл. 43 и рис. 71). Зрелые сперматозоиды в придатках семенников были обнаружены только у сусликов, вес которых к началу опыта был более 300 г. У остальных грызунов в семенниках были найдены только сперматоциты, причем их количество у животных с конечным весом менее 150 г было незначительно.

На рис. 71 данные Фридман для самцов представлены графически. Ее эксперименты позволяют предположить крайнее разнообразие и сложность путей ассимиляции организмом условий внешней среды (Лысенко, 1944). Окончательное подтверждение этих

Влияние упитанности на развитие половых желез у малых сусликов (*Citellus pygmaeus* Pail) (по Фридман, 1955)

| С а м к и        |          |             |                         |                                          |
|------------------|----------|-------------|-------------------------|------------------------------------------|
| Дата умерщвления | Вес в г  |             | Потеря веса в процентах | Результаты гистологического исследования |
|                  | до опыта | после опыта |                         |                                          |
| 12 марта         | 266      | 177         | 31,8                    | Фолликулы с развившейся яйцеклеткой      |
| 14 "             | 260      | 188         | 27,6                    | " " " "                                  |
| 14 "             | 250      | 165         | 34,0                    | " " " "                                  |
| 12 "             | 245      | 163         | 33,6                    | " " " "                                  |
| 17 "             | 220      | 156         | 27,7                    | Обработка не производилась               |
| 14 "             | 220      | 159         | 29,0                    | Фолликулы с развившейся яйцеклеткой      |
| 12 "             | 200      | 120         | 40,0                    | " " " "                                  |
| 17 "             | 200      | 107         | 46,5                    | " " " "                                  |
| 17 "             | 197      | 122         | 38,0                    | Обработка не производилась               |
| 17 "             | 190      | 149         | 21,5                    | " " " "                                  |
| 12 "             | 180      | 109         | 39,3                    | " " " "                                  |
| 14 "             | 175      | 143         | 18,0                    | Фолликулы с развившейся яйцеклеткой      |
| 17 "             | 152      | 121         | 20,3                    | " " " "                                  |

| С а м ц ы  |     |     |      | Наличие сперматозоидов в семенниках | Наличие сперматозоидов в придатках |
|------------|-----|-----|------|-------------------------------------|------------------------------------|
| 26 февраля | 362 | 252 | 30,4 | +++                                 | +++                                |
| 26 "       | 312 | 232 | 25,6 | ++                                  | ++                                 |
| 17 марта   | 300 | 194 | 35,3 | +++                                 | +++                                |
| 12 "       | 282 | 209 | 26,0 | +++                                 | не исследовались                   |
| 14 "       | 265 | 185 | 30,2 | +++                                 | —                                  |
| 2 "        | 257 | 147 | 31,4 | +                                   | —                                  |
| 14 "       | 232 | 145 | 37,5 | +++                                 | —                                  |
| 26 февраля | 230 | 207 | 10,0 | +                                   | —                                  |
| 14 марта   | 195 | 133 | 31,8 | не исследовались                    | —                                  |
| 26 февраля | 188 | 135 | 28,2 | +                                   | —                                  |

Условные обозначения: +++ очень много, ++ много, + мало, — нет.

наблюдений требует прямого изучения сезонных изменений содержания витамина E в жировых резервах зверьков.

Энсоны (1953) в опытах, проведенных с луговыми собачками,

показал, что регуляция цикла размножения у них может быть также связана с периодическим изменением активности надпочечника — железы внутренней секреции, деятельность которой влияет на половой цикл. Определив содержание в моче составной части гормона надпочечника — 17-кетостероида, он установил, что этот показатель возрастает при низкой температуре ( $+5,0^{\circ}$ ,  $+5,5^{\circ}$ ) и резко падает при высокой. В летне-осенний период (июль—сентябрь) у самцов луговых собачек содержание этих веществ в моче (в мг за 24 часа) составляет в среднем 0,193 мг, с колебаниями от 0,113 до

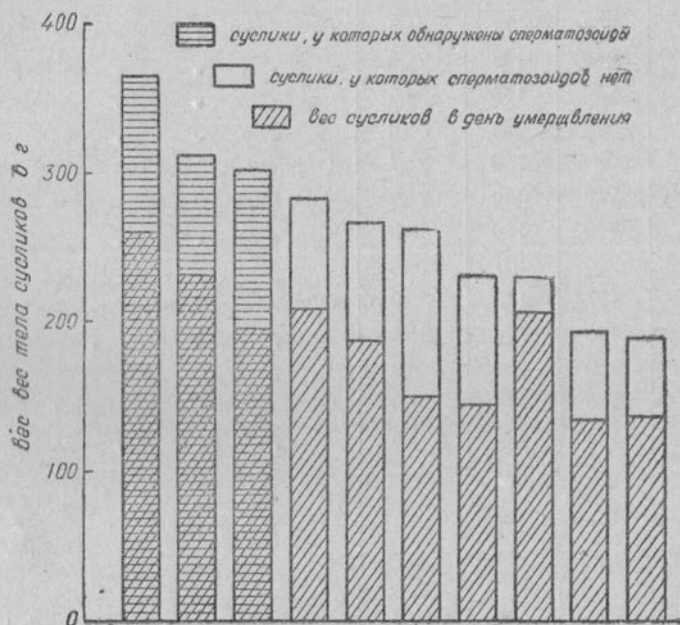


Рис. 71. Влияние степени упитанности сусликов-самцов перед спячкой на подготовку к размножению.

0,335 мг), а в ноябре уже возрастает до 0,323 мг в среднем (от 0,227 до 0,521 мг). Содержание грызунов летом (июль—август) при температуре  $+5,0^{\circ}$ ,  $+5,5^{\circ}$  вызывает через 4—6 дней возрастание этого показателя в среднем до 0,654 с колебаниями от 0,225 до 0,866 мг. О том, что выделение этих веществ мало связано с деятельностью семенников, говорят контрольные определения этого же показателя у самок и кастрированных самцов, для которых были получены показатели, близкие к полученным для самцов в период покоя (колебания от 0,117 до 0,197). Одновременно Энсон (1953) установил наличие закономерных сезонных изменений в *Zona glomerulosa* и *Z. fasciculata* надпочечника. Эти данные направляют внимание исследователей на еще одну возможную сторону зависимости цикла размножения зимоспящих млекопитающих от влияния внеш-

ней среды — на неблагоприятное влияние высокой температуры. Напомним, что активный сперматогенез ранней весной и подавление деятельности половых желез у самцов с наступлением жаркой погоды характерно не только для зимоспящих зверьков, но и для домашних копытных животных и птиц (см. Бухман и Андреевский, 1940, Васильев, 1947, Калабухов, 1951).

Другие железы в организме млекопитающих, впадающих в спячку, в течение годичного цикла их жизни также претерпевают значительные превращения. Наиболее подробно изучены изменения в структуре и функции щитовидной железы, которая, как известно, играет важную роль в регуляции интенсивности обмена веществ и терморегуляции.

Характер этих изменений подробно освещен в работах советских исследователей. Сезонные изменения щитовидной железы у малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) изучены Соколовой (1940) и Кратиновым и Шкириной (1947) и у большого тушканчика (*Allactaga jaculus* Pall.) — Ляпиным (1949).

Соколова (1940) показала, что подавление активности функций щитовидной железы у сусликов начинается еще задолго до впадения грызунов в спячку, в начале лета, и достигает предела в состоянии оцепенения — в октябре, ноябре, декабре. В начале февраля изучение структуры железы говорит об ее активном состоянии, которое в конце апреля достигает, очевидно, своего максимума.

Кратинов и Шкирина (1947), пользуясь реакцией Штернберга, которой определяется наличие гормона щитовидной железы в крови по способности сыворотки крови нейтрализовать действие атропина, изучив сезонные изменения этого показателя у малых сусликов, подтверждают выводы Соколовой (1940).

При этом Кратинов и Шкирина (1947) установили важный факт понижения содержания гормона щитовидной железы в крови сусликов в зимний период и у тех грызунов, которые не впали в спячку. Тем самым было показано, как можно было судить и по данным гистологических исследований других авторов, что понижение активности щитовидной железы — результат подготовки организма к спячке, а не прямого впадения в оцепенение. Эти авторы обратили внимание и на то, что начало подавления функции щитовидной железы имеет место в период наибольшего жиронакопления — в конце лета, и сделали заключение, что именно этот процесс накопления жировых резервов и приводит к понижению деятельности железы.

Ляпин (1949), изучив сезонные изменения щитовидной железы у больших тушканчиков в разные периоды, подтвердил выводы Соколовой (1940) о резких сезонных изменениях в структуре этого органа внутренней секреции, а также, как и Кратинов и Шкирина (1947), обратил внимание на тесную связь между этими изменениями и жиронакоплением. Но в отличие от этих авторов он подчеркнул, что интенсивное образование гормона в ткани железы происходит одновременно с накоплением в ней жира. Его вывод о том,

что гормон щитовидной железы является необходимым звеном в процессе образования жира, не противоречит заключению Кратинова и Шкириной (1947), если принять во внимание, что они учитывали в основном интенсивность накопления жира под кожей сусликов, которое может происходить позднее, чем отложение жира в железах. Как обнаружил Бибилов (1954), полостной жир почти не используется грызунами во время спячки и расходуется в весенний период их повышенной активности. Очевидно, и накопление его происходит в первую очередь.

Эти разносторонние исследования советских биологов раскрыли одну из интересных сторон во взаимоотношении зимоспящих млекопитающих с внешней средой, обнаружив, что период усиленной пищевой активности и накопления запасов жира в конце весны — начале лета, связанный с гиперфункцией щитовидной железы, влечет за собой, повидимому, подавление деятельности этого органа внутренней секреции и тем самым нарушение механизма терморегуляции.

На этом вопросе мы снова остановимся в главе IV.

Во время спячки обычно прекращается рост животных. Волосы и ногти, искусственно удаленные или обрезанные во время спячки, также не вырастают до тех пор, пока животные не пробудятся от оцепенения.

Все указанные изменения в организме зимоспящих млекопитающих теснейшим образом связаны с функциональными сдвигами в деятельности нервной системы.

Исследований в этом направлении проведено еще мало. Так, Арбузов (1950), перерезав блуждающий нерв у двух крапчатых сусликов и удалив верхние шейные симпатические ганглии у 6 сусликов и 3 ежей, помещал их вместе с 3 контрольными сусликами и 2 ежами (у которых на шее были раны, но симпатические нервы или вагус не перерезались) в условия, благоприятные для спячки.

При понижении температуры только до  $+12^{\circ}$  суслики с перерезанными симпатическими нервами, несмотря на наличие в клетках влажного корма, заснули ранее других (9—12 октября) при температуре тела  $+17^{\circ}$ ,  $+20^{\circ}$  и проснулись позднее всех — 28 апреля. У ваготомированных животных спячка началась лишь при понижении воздуха до  $+5^{\circ}$ ,  $+6^{\circ}$  во второй половине ноября, т. е. на месяц с лишним позднее, чем у симпатектомированных, а проснулись они раньше. Ваготомированные зверьки спали 135 дней, симпатектомированные — 207 дней. Недавно Турпаев и Персон (1952) установили, что у крапчатых сусликов, при пробуждении, в крови появляются симпатикоподобные вещества. Очевидно, что реакция зимоспящих млекопитающих на внешние воздействия тесно связаны с изменением состояния симпатической нервной системы.

Исследования Кратинова (1947), Арбузова (1950, 1951, 1952) о влиянии химических веществ на зимоспящих животных весьма



веско подкрепляют вывод о важной роли вегетативной нервной системы в регуляции процессов у зимоспящих млекопитающих.

Также очевидно, что при непрерывной координации и контроле деятельности нервной системы ее высшими отделами — корой головного мозга — эта подготовка организма к впадению в оцепенение и к пробуждению определяется именно взаимоотношениями высших нервных центров с внешней средой, т. е. возникающими условными связями (Быков и Слоним, 1949, Калабухов, 1948). Такое положение подтверждается опытами Понугаевой и Слонима (1953), установивших, что летучие мыши и в спячке, если их содержать в темноте, сохраняют суточный ритм дыхания и теплопродукции (см. рис. 72).

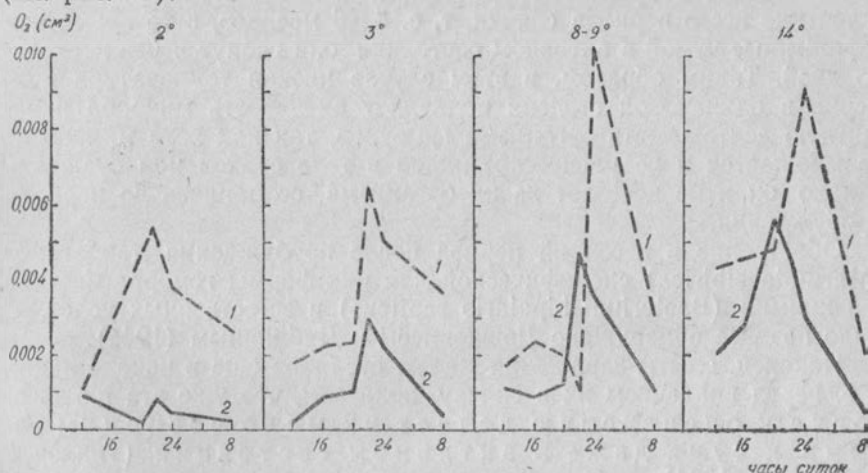


Рис. 72. Сохранение летучими мышами (ушанами) в спячке суточного ритма интенсивности потребления кислорода (по Понугаевой и Слоним, 1953): 1 — одиночки, 2 — в группе.

К этой важнейшей проблеме — механизму регуляции жизнедеятельности животных, впадающих в оцепенение, — мы вернемся в IV главе этой книги.

Интересные данные были получены по вопросу о влиянии впадения в оцепенение на течение инфекционных болезней в организме млекопитающих. Если свободно живущие простейшие и бактерии легко переносят охлаждение до температуры ниже  $0^{\circ}$ , то при охлаждении паразитических микроорганизмов вместе с зараженным ими хозяином наблюдается несколько иная картина. В этих условиях дальнейшая судьба микроорганизма зависит уже не столько от действия низкой температуры на него самого, сколько от того, как подействует охлаждение на защитные реакции организма хозяина. Если охлаждение подавляет более сильно жизнедеятельность организма простейшего или микроба, чем зараженного ими животного,

можно ожидать, что болезнь окончится выздоровлением, и, наоборот, если при низкой температуре микроорганизм окажется более активен, может погибнуть хозяин. Материалов по этому вопросу пока собрано еще не достаточно.

Опыты по изучению действия охлаждения на животных, зараженных какой-либо инфекционной болезнью, были проведены впервые с сурками, которых заражали чумой после впадения в спячку. Было установлено, что у впадавших в спячку сурков чумная инфекция не развивается, а микробы чумы сохраняются в том месте, куда они были введены, и только когда сурок просыпается, заражают весь организм и вызывают его смерть. Опыты заражения чумой малых сусликов в состоянии спячки, произведенные Гайским (1925), показали, что и в этом случае чумная палочка не распространяется во время спячки в организме прызуна, и суслики остаются живыми в течение всего периода спячки, т. е. 5—6 месяцев, в то время как зараженные чумой в активном состоянии они гибнут через несколько дней. Таким образом, в этом случае низкая температура примерно в одинаковой степени подавляет активность микроба и защитную деятельность организма прызунов, так как хотя микроб не размножается и не распространяется в теле сурков или сусликов, однако он и не исчезает из их организма, сохраняясь до периода пробуждения.

Обострение в весенний период после пробуждения тарбаганов (*Marmota sibirica*) специфической для них формы геморрагической септицемии (*Bacterium bipolaris septicus*) в естественных условиях было позднее обнаружено Лешковичем и Дубининым (1944).

Наконец, опыты заражения малых сусликов еще в начале июня, т. е. перед впадением их в спячку, показали, что уже эта подготовка к оцепенению делает их мало восприимчивыми к чуме даже в активном состоянии (Тинкер и Калабухов, 1934).

Из данных этого опыта следует, что из 8 самцов, как известно, залегающих в спячку раньше, чем самки, от чумы пали только 2 прызуна (на 5-й и 16-й дни опыта), а из 6 остальных, забитых на 18-е сутки после заражения, возбудителя чумы удалось обнаружить лишь у одного; в то же время из 8 самок пало 5 (на 3—7-й день), и только у трех, вскрытых на 18-й день, не удалось выделить чумной культуры.

Значительно меньшее влияние на течение инфекционного процесса оказывает заражение сусликов в состоянии спячки туляремией, возбудитель которой, как известно, хорошо сохраняется при низкой температуре и вне организма животных.

Сиволобов (1937), Казанцева и Горохов (1940), Дунаева и Пшеничная (1953), Макаров, Макарова и Багаева (1955) показали, что хроническое течение этой инфекции у малых сусликов (длительностью до 284 суток), в отличие от явлений, имеющих место при заражении тех же грызунов чумой, можно наблюдать в любое время года.

Восприимчивость к чумной инфекции половозрелых малых сусликов (*Citellus rugosus* Pall) перед впадением в спячку  
(по Тинкеру и Калабухову, 1934)

| А. С а м к и |                            |                                         |                       |
|--------------|----------------------------|-----------------------------------------|-----------------------|
| Вес в г      | Доза микробов<br>в тысячах | Длительность<br>жизни суслика<br>в днях | Выделение<br>культуры |
| 137          | 50                         | Более 18                                | —                     |
| 107          | 150                        | 3                                       | +                     |
| 166          | 450                        | Более 18                                | —                     |
| 122          | 1350                       | 7                                       | +                     |
| 189          | 4050                       | 3                                       | +                     |
| 101          | 12150                      | 5                                       | +                     |
| 149          | 36450                      | Более 18                                | —                     |
| 104          | 109050                     | 4                                       | +                     |
| Б. С а м ц ы |                            |                                         |                       |
| 133          | 50                         | Более 18                                | —                     |
| 120          | 150                        | " 18                                    | —                     |
| 172          | 450                        | " 18                                    | —                     |
| 175          | 1350                       | 16                                      | +                     |
| 122          | 4050                       | Более 18                                | —                     |
| 182          | 12150                      | 5                                       | +                     |
| 184          | 36450                      | Более 18                                | +                     |
| 175          | 109050                     | " 18                                    | —                     |

Основываясь на том, что частота бациллоносительства при туляремии у малого суслика весной и летом доходит до 66—75% от числа зараженных животных, тогда как перед залеганием в спячку (в августе) этот показатель падает до 20% (Макаров, Макарова, и Багаева, 1955), можно предположить, что сезонные изменения в восприимчивости, связанные с подготовкой к спячке, имеют место и в этом случае.

При заражении малых сусликов возбудителем бруцеллеза Ширяев (1953) обнаружил у них сохранение инфекции в организме в течение периода спячки до 259 дней, включая и 40 дней после пробуждения из оцепенения.

Учитывая, что возбудители всех этих трех особенно опасных инфекций весьма стойки по отношению к влиянию низкой темпера-

туры и могут сохраняться в организме членистоногих — переносчиков блох (чума) или клещей (туляремия) в осенне-зимний период в течение 6—8 месяцев, можно предположить, что изложенные выше факты говорят о зависимости сезонных изменений в восприимчивости от изменения защитных свойств микроорганизма, определяемых в свою очередь циклическими явлениями в жизни зимоспящих грызунов.

Однако принимая во внимание разную степень приспособленности различных возбудителей инфекционных заболеваний к колебаниям температуры среды, можно предположить и то, что охлаждение больше отразится на микроорганизме, чем на животном, которое заражено им. Эта возможность открывала бы заманчивые перспективы «лечения» некоторых инфекционных заболеваний у животных, впадающих в спячку, действием охлаждения. Опыты такого рода были произведены Калабуховым и Левинсоном (1935). В качестве подопытных животных были взяты летучие мыши, которых заражали трипанозомами — паразитами из группы патогенных простейших, вызывающих в условиях тропической и экваториальной Африки смертельные заболевания людей и скота («сонная болезнь», «нагана»). Был взят вид трипанозом, вызывающий тяжелое заболевание у лошадей. У активных летучих мышей при температуре тела от 35 до 38° трипанозомы быстро размножались в крови, число их в каждой капельке крови достигло сотен тысяч, и на 9—13-й день зверьки умирали. Но в тот период развития болезни, когда число трипанозом в крови уже велико, но еще не достигло максимума, летучих мышей можно «вылечить» охлаждением, если перенести их в холодильник и держать там при температуре воздуха от +3 до +10°. Беря ежедневно капельку крови из кровеносных сосудов на латеральной перепонке спящих летучих мышей, мы наблюдали, как число трипанозом начинало уменьшаться и через несколько дней простейшие совсем исчезали из крови. При температуре воздуха от +10 до +13°, или при температуре тела летучих мышей от +11 до +15°, это освобождение организма от трипанозом происходило в течение 7—12 дней, а при температуре воздуха от +3 до +4° (при температуре тела мышей от +3,5 до +5,6°) — даже в течение 5 дней. Летучих мышей, освободившихся от инфекции, мы отогревали, и после этого они жили в активном состоянии долгое время. Таким образом, в этом случае, повидимому, активность защитных реакций организма летучих мышей была менее подавлена охлаждением, чем активность трипанозом, и паразиты не только не стали размножаться, но даже и те, которые были в крови в начале спячки, погибли полностью.

Янель (1935) провел опыты подобного же рода, заражая сонь (полчков и лесных) возбудителем сифилиса, бледной спирохетой, и успешно их «вылечил», вызвав у них спячку. В этом случае «лечение» тянулось при температуре тела от +10 до +2° в течение нескольких месяцев.

Следовательно, способность противодействовать микроорганизмам в оцепенении играет важную роль в жизни зимоспящих видов (Гайский, 1944).

Свет-Молдавский (1954) показал, что по отношению к патогенным вирусам, стойким к влиянию низкой температуры, можно также наблюдать зависимость течения болезни от влияния этого фактора.

Заражая ужей (*Natrix natrix*) вирусом оспенной вакцины, приспособленной к высокой температуре тела млекопитающих, у которых он вызывает кожное заболевание с образованием гнойных пустул, этот автор наблюдал у ужей при  $+37^{\circ}$  поражение роговицы глаз — кератит, которое развивалось в течение 1—2 суток. При содержании ужей при  $+6^{\circ}$ ,  $+12^{\circ}$  поражения глаз не наблюдалось (длительность опытов — 4—10 суток). Перенос ужей снова в термостат вызвал у них развитие кератита в течение 2 суток.

Заканчивая изложение данных о влиянии оцепенения на патологические процессы в организме зимоспящих млекопитающих, необходимо указать на ряд других интересных фактов.

Финкельштейн и Рухов (1950) вводили крапчатым сусликам перед впадением в спячку вещество, вызывающее рост опухолей у белых мышей — 9,10 диметил, 1—2 бензантрацен (в дозе 1,2 мг, растворенное в подсолнечном масле), и содержали одну часть их в спячке при низкой температуре (от  $+1$  до  $+7^{\circ}$ ), а другую — в отапливаемом помещении. При этом они получили у 2 из 6 грызунов, не впадавших в спячку в течение 7,5 и 9 месяцев, развитие опухолей типа веретенообразной саркомы. У 6 сусликов, находившихся в спячке в течение 4,5 месяцев и проживших всего с начала опыта от 7,5 (пять экземпляров) до 19 месяцев (один), при самом тщательном исследовании ни у одного не было обнаружено никаких признаков злокачественного роста.

Введение бензантрацена только проснувшимся из спячки сусликам также не дало никакого эффекта.

Лайман и Фаусет (1954) получили сходные результаты в опытах с малоазиатскими хомяками (*Mesocricetus auratus*). Развитие опухолей, кусочки которых приживлялись в защечных мешках грызунов, происходило у бодрствующих хомячков в течение 10—20 дней, задерживаясь у спящих при  $+5^{\circ}$  до их пробуждения через 60—70 дней после имплантации.

Изучение влияния на организм ионизирующих излучений также затронуло вопрос о значении оцепенения для реакции на это воздействие.

Уже Граевский (1948, 1954) показал в опытах с бактериями, спорами грибов и семенами кукурузы, что охлаждение их до  $-6^{\circ}$ ,  $-187^{\circ}$  не предохраняет от губительного действия лучей рентгена.

Доул и Дюбуа (1953) установили, что облучение рентгеном сусликов губительно, даже когда оно производилось в спячке при  $+5^{\circ}$ .



Так, доза в 800 г., вызывая гибель активных грызунов спустя 10—30 дней после облучения, также была смертельной и для спящих сусликов, которые погибали, будучи пробуждены спустя месяц после облучения.

### Пробуждение млекопитающих

Пробуждение зверьков из оцепенения происходит обычно или от согревания или, наоборот, как уже было отмечено раньше, при понижении температуры воздуха ниже 0°. Скорость пробуждения бывает различной, но обычно оно происходит очень быстро. Пробуждаясь, животные начинают шевелиться и делать судорожные движения головой и ногами; число дыханий и сердцебиений увеличивается и во время пробуждения даже превышает их количество в бодрствующем состоянии (см. табл. 45).

Таблица 45

Изменение числа дыханий и сердцебиений (в минуту) у сурка при пробуждении (по Дюбуа, 1896)

| В р е м я                   | Температура тела | Число дыханий | Число сердцебиений |
|-----------------------------|------------------|---------------|--------------------|
| 2 часа 15 минут . . . . .   | 11,6°            | 2             | 15                 |
| 3 „ 00 „ . . . . .          | 14,6°            | 26            | 72                 |
| 4 „ 00 „ . . . . .          | 27,0°            | 40            | 152                |
| 5 „ 45 „ . . . . .          | 33,0°            | 20            | 140                |
| На следующий день . . . . . | 36,2°            | 16            | 88                 |

Учащение дыхания и сердцебиений при пробуждении сусликов, хомяков, сонь, ежей и летучих мышей наблюдали другие исследователи. Это приводит к резкому повышению интенсивности окислительных процессов в организме пробуждающихся животных. Во время пробуждения почти полностью расходуется запас гликогена из печени, отложенный там во время спячки. В результате всех этих изменений животные быстро согреваются. В табл. 46 приведены данные об изменении температуры тела при пробуждении. Мы видим, что чем больше животное, тем медленнее повышается температура тела при его пробуждении. Дюбуа, измеряя температуру сурка во рту и в прямой кишке, установил, что при пробуждении температура передней части тела повышается быстрее (рис. 73). Ныне установлено, что это быстрое согревание передней части тела, и в особенности головного мозга, сердца и печени, связано с действием сосудосжимающих нервов, ограничивающих в период пробуждения кровообращение в задней части тела зверьков (Суомалайнен, 1953, Фонтэн, 1955).

Изменение температуры тела во время пробуждения

| Вид                                | Температура тела |         | Продолжительность пробуждения | Скорость повышения температуры тела за 1 час | Автор            |
|------------------------------------|------------------|---------|-------------------------------|----------------------------------------------|------------------|
|                                    | в начале         | в конце |                               |                                              |                  |
| Сурок . . . . .                    | + 7°             | +36°    | 4 часа 30 минут               | 6,4°                                         | Дюбуа (1896)     |
| Суслик крапчатый .                 | + 3°             | +30°    | 2 часа                        | 13,5°                                        | Калабухов (1926) |
| Суслик тринадцатиполосый . . . . . | +10,3°           | +31,0°  | 1 час 20 минут                | 15,4°                                        | Джонсон (1928)   |
| Летучая мышь . . .                 | —                | —       | —                             | 20°                                          | Эдвардс (1829)   |

## Явления летней спячки

Ознакомив читателя с явлениями зимней спячки, перейдем к изложению данных об изменениях, происходящих в организме животных, впадающих в оцепенение в периоды летней засухи. Так как число видов животных, впадающих в летнее оцепенение, сравнительно меньше числа зимоспящих видов и так как большинство их является обитателями тропических и экваториальных стран, физиологических исследований явлений летней спячки почти не производилось. По этой причине сведений об изменениях, происходящих в организме животных в летней спячке, очень мало.

## Образование цист у простейших

Наиболее широко распространено это явление у простейших — одноклеточных животных, которые с высыханием мелких водоемов и растений, на которых они живут, впадают в состояние оцепенения. Вокруг их тела образуется оболочка, называемая цистой, которая изолирует организм от внешней среды и предохраняет его от неблагоприятных воздействий, в частности, от дальнейшего полного высыхания. Процесс образования цист хорошо изучен у многих видов простейших и происходит у них примерно одинаково. При этом животные вытягивают протоплазматическую массу в центр, образуя плотную

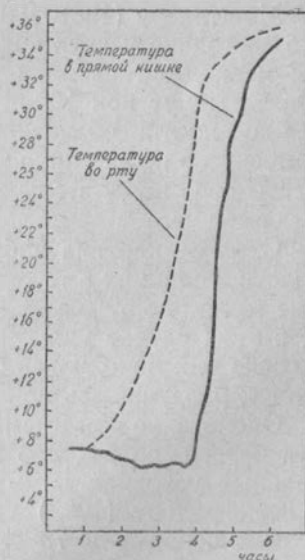


Рис. 73. Изменения температуры у сурков в прямой кишке и во рту при пробуждении, по Дюбуа, 1896.

ческие отростки, при помощи которых они обычно движутся: у инфузорий исчезают реснички, у жгутиковых — жгутикообразные отростки протоплазмы, у амёб — их ложноножки. Превратившись таким образом в шарик из протоплазмы, животное выделяет на поверхности плотную оболочку; в некоторых случаях она прозрачна, в других — сильно уплотнена и не пропускает света. В этой оболочке простейшие могут жить без воды от нескольких месяцев до нескольких лет. Так, например, инфузория (*Mycterotrix tuamotuensis*), живущая во мхах и лишайниках, переживает в состоянии цисты до 6 лет (Форэ-Фремие, 1910). Подобное переживание в почве инфузории (*Balantiophorus minutus*) описал Уотсон (1943).

### Оцепенение при высыхании кишечнорастворимых, червей и их яиц

В сходных условиях переживают при высыхании яйца червей-коловраток. Известны случаи выхода этих животных из яиц, хранившихся в сухом виде в течение 10—12 лет.

Происходит ли во время пребывания простейших в стадии цисты или в яйцах коловраток обмен веществ и каковы другие физиологические изменения, происходящие при высушивании, до сих пор не установлено. Точно так же очень мало сведений имеется об изменениях, происходящих в оцепенении, вызываемом высыханием у других беспозвоночных животных.

Машталеру (1937, 1938, 1940) удалось экспериментально изучить это состояние у двух видов кишечнорастворимых — пресноводной гидры и морской актинии. Оставленные на стекле гидры в течение 60—90 минут при 16° подсыхают, превращаясь в комочек; их щупальцы плотно обвиваются вокруг тела. Если после этого крапково-временного подсыхания гидру перенести в воду, оживление происходит снова, но длительное переживание в подсушенном состоянии невозможно.

Сходная картина наблюдалась при подсушивании актиний. При подсушивании их в течение 20—36 часов при температуре 23° животные теряли до 52% влаги и затем содержались без воды до 72 часов. И в этом случае удалось наблюдать оживление актиний, хотя чем дольше они находились без воды, тем более значительная часть их клеток разрушалась при оживлении.

Оцепенение при высыхании, наблюдаемое также у некоторых видов червей, до сих пор изучено недостаточно. Хотя в экспериментальных условиях Шмидту и Щепкиной (1916), Шмидту (1920) и Виноградову (1923) удалось доказать возможность потери дождевыми червями до 73—78,5% содержащейся в них воды без потери ими жизнеспособности, однако об изменениях в организме тех видов червей, которые впадают в оцепенение при высыхании в условиях природы, известно очень мало сведений. Так, немного нового добавлено к ранее известным наблюдениям над высыханием в зерне пше-

ничных, луковых и других видов нематод — представителей группы прастениеядных паразитических червей.

Известно, что пшеничные нематоды, взятые в созревшем зерне, могут оживать в воде, несколько раз высухать и снова оживать. Предел длительности сохранения жизнеспособности в сухом состоянии для этого вида достигает 10—27 лет (Шмидт, 1948, Кирьянова, 1950). Луковая нематода в сухих чешуйках лука остается жизнеспособной до 3 лет, а паразитирующие на растениях в степном Крыму (Джанкойский район) *Pratylenchus pratensis*, *Wilsonema auriculatus* и некоторые виды родов *Aphelenchus* и *Acrobeles* переживают в сухом состоянии в почве более года (Кирьянова, 1950).

Несколько подробнее изучен процесс высыхания и оживания коловраток — этих микроскопических червей, служащих со времен открытия Левенгука классическим объектом для наблюдения явления анабиоза при высыхании. На изменениях в их организме мы остановимся далее, обсуждая вопрос о высыхании и оживании обитателей мхов и лишайников.

Как указано выше, известно, что пиявки во временных водоемах регулярно выпадают в летнее оцепенение, однако детальных исследований изменений в их организме в этом состоянии проведено очень мало. Кулаев (1929) показал, что из трех представителей рода *Herpobdella*, два — *H. octoculata* и *H. nigricollis*, живущие в постоянных водоемах, не могут терять значительных количеств воды, в то время как обитатель пересыхающих водоемов — *H. lineata* при подсушивании в иле оживает после потери до 50% веса тела.

Эпштейн (1954) изложил данные своих экспериментов с разными видами пиявок, обитающих в постоянных и временных водоемах поймы р. Донца в Харьковской области, целью которых было изучение изменений в содержании воды у этих червей при высыхании. После освобождения пиявок от экскрементов путем выдерживания их в течение 5—7 дней в чистой воде они обсушивались с поверхности тела на фильтровальной бумаге, взвешивались в бюксах и далее помещались в эксикаторы, в которых поддерживалась низкая влажность воздуха при температуре от +16 до +22°. Периодически часть пиявок вынималась из эксикатора, взвешивалась и помещалась в воду для определения жизнеспособности. Кроме того, перед опытом у части пиявок определялось содержание воды в теле, для чего после взвешивания их высушивали при +80°, +90° и досушивали окончательно при +105°.

Для трех видов *Herpobdella* содержание воды составляло:

|                                                          |        |
|----------------------------------------------------------|--------|
| <i>H. lineata</i> (из пересыхающих водоемов) . . . . .   | 77,28% |
| <i>H. nigricollis</i> (из постоянных водоемов) . . . . . | 83,15% |
| <i>H. octoculata</i> . . . . .                           | 82,73% |

Способность к дальнейшей потере воды у *H. lineata* оказалась также более высокой, чем у двух других форм. Она теряла до 20—22% всего веса, а другие виды — не более 7—8% (*H. nigricollis*), 10—11% веса (*H. octoculata*).

Если сопоставить данные о содержании воды перед опытом с цифрами потери веса при высушивании и считать, что эта потеря происходит в основном за счет испарения влаги, то следует признать, что *H. lineata* теряет при высушивании, сохраняя свою жизнеспособность, около 26—29% содержащейся в ее теле воды.

У *Haemoris sanguisuga*, также обитающей в пересыхающих водоемах и переживающей период засухи в иле (см. стр. 79), по данным Эпштейна, содержание воды в теле составляет 80,73%, а предел потери без утраты жизнеспособности при подсыхании равен 27—28% веса тела, или 33—35% всей воды.

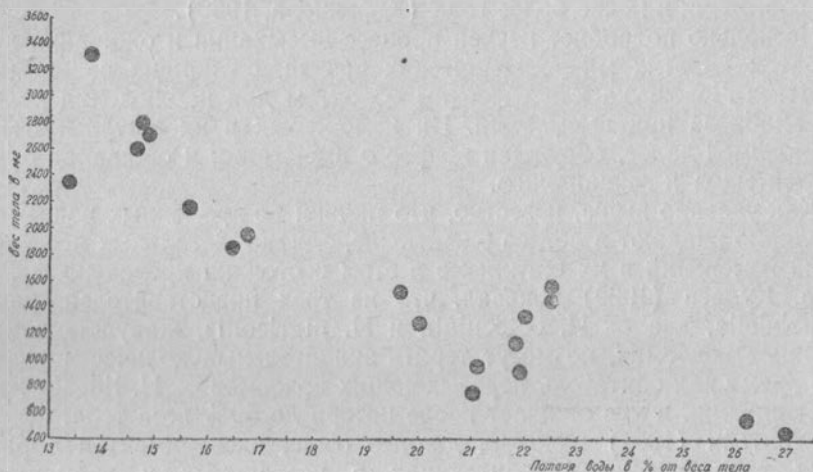


Рис. 74. Зависимость потери воды пиявками (*Haemoris sanguisuga*) от размеров (веса) их тела (по Эпштейну, 1954).

Медицинские пиявки (*Hirudo medicinalis*) при содержании воды 83,27% теряют в весе, сохраняя жизнеспособность, до 36% веса, или 43% всей воды. Наконец, у двух видов пиявок, обитающих только в постоянных водоемах, — *Glossosiphonia complanata* содержание воды было равно 78,34% при способности терять до 21% веса тела, или 26% всей воды, и у *G. concolor* — 79,49% при потере до 17—21% воды.

Опыты Эпштейна (1954) показали также, что скорость потери воды при высушивании у пиявок разных видов и особей разных размеров одного вида обратно пропорциональна величине тела. Очевидно, эта закономерность определяется большей удельной поверхностью тела мелких животных, от которой зависит не только скорость теплоотдачи, но и интенсивность испарения влаги. На рис. 74 эта зависимость представлена для 19 экземпляров *Haemoris sanguisuga*.

Некоторые наблюдения сделаны над оцепенением при высушивании пиявок (*Ozobranchus jantseanus* Oka), живущих на щитах пресноводных японских черепах. Когда черепахи выползают на берег, эти



черви подвергаются высыханию и, как показали наблюдения зоолога Ока (Ока, 1922), открывшего их, могут проводить в подсушенном состоянии несколько дней. При этом длинное тело червя, снабженное по бокам пучками жабр, сморщивается и превращается в круглый, расположенный над присоской буторок, который постепенно подсыхает и делается твердым и плотным. Тем не менее смачивание водой возвращает червя в нормальное состояние, даже если он пробыл подсушенным в течение восьми дней (рис. 75).

### Летняя спячка моллюсков

В естественных условиях, особенно в тропических и экваториальных странах, летняя спячка наземных моллюсков — улиток и слизней весьма распространена. Неоднократно изучались изменения, происходящие в их организме в этом состоянии. В своих лабораторных опытах Кюнкель (1916) показал, что улитки и слизни могут терять без всякого вреда для себя довольно большое количество воды. Как уже отмечалось выше, виноградная улитка, по его данным, во время зимней спячки теряет до 36—41% воды, содержащейся в ее теле (без раковины), а в искусственных условиях — до 50—54%. Лесные улитки оставались живыми после потери до 52% воды, а *Succinea putris* — до 61%.

Глубокое изучение явления выживания наземных моллюсков при высыхании было предпринято на кафедре физиологии животных Харьковского государственного университета А. В. Нагорным (1923). В опытах с виноградными улитками (*Helix pomatia*) он не только показал возможность их выживания при подсушивании в эксикаторах над серной кислотой в течение периода от 105 до 140 дней (в среднем 114,8 дней), но и изучил процессы потери воды и расходования органических веществ у улиток в опячке при разной температуре (табл. 47).

При  $+2^{\circ}$ ,  $+4^{\circ}$  улитки погибали при потере до 40,5—49,9% веса тела, а при  $16^{\circ}$  — до 51,8—55,8%. Это различие связано, видимо, не столько с небольшой разницей в потере воды, сколько с разной интенсивностью расходования запасов органических веществ при разной температуре (табл. 47 и рис. 76)<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Автор этого интересного исследования, сравнивая показатели потери воды без учета изменений веса органического вещества, не сделал этих выводов по отношению к расходованию резервов при высыхании.

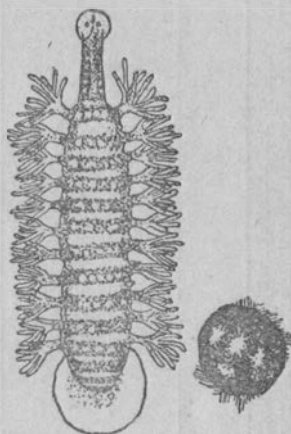


Рис. 75. Черепашья пиявка (*Ozobranthus jantseanus* Ока) (по Ока, 1922). Слева — в активном состоянии, справа — в высушенном состоянии.

Изменение содержания воды, органических веществ и золы в теле виноградных улиток (без раковины) при высушивании (по Нагорному, 1923)

| Температура<br>в градусах |           | +2. +4           |                                        |                  |                                        |                  |                                        |                  |                                        |                  |                                        | +16              |                                        |                  |                                        |
|---------------------------|-----------|------------------|----------------------------------------|------------------|----------------------------------------|------------------|----------------------------------------|------------------|----------------------------------------|------------------|----------------------------------------|------------------|----------------------------------------|------------------|----------------------------------------|
|                           |           | № 2              |                                        | № 7              |                                        | № 8              |                                        | № 3              |                                        | № 4              |                                        | № 6              |                                        |                  |                                        |
| № по порядку              | Дни опыта | Вес в 2 чальному | Вес в про-<br>центах к на-<br>чальному | Вес в 2 чальному | Вес в про-<br>центах к на-<br>чальному | Вес в 2 чальному | Вес в про-<br>центах к на-<br>чальному | Вес в 2 чальному | Вес в про-<br>центах к на-<br>чальному | Вес в 2 чальному | Вес в про-<br>центах к на-<br>чальному | Вес в 2 чальному | Вес в про-<br>центах к на-<br>чальному | Вес в 2 чальному | Вес в про-<br>центах к на-<br>чальному |
| 1                         | 17,23     | 0,0              | 19,60                                  | 0,0              | 19,65                                  | 0,0              | 15,8                                   | 0,0              | 19,95                                  | 0,0              | 19,09                                  | 0,0              | 19,09                                  | 0,0              | 0,0                                    |
| 105                       | —         | —                | —                                      | —                | 10,73                                  | 45,4             | —                                      | —                | —                                      | —                | —                                      | —                | —                                      | —                | —                                      |
| 107                       | 9,10      | 47,1             | 10,03                                  | 48,2             | —                                      | —                | 7,61                                   | 51,8             | 9,61                                   | 51,9             | 11,49                                  | 39,8             | 11,49                                  | 39,8             | 39,8                                   |
| 111                       | —         | —                | —                                      | —                | 9,93                                   | 40,5             | —                                      | —                | —                                      | —                | —                                      | —                | —                                      | —                | —                                      |
| 119                       | 8,62      | 49,9             | —                                      | —                | —                                      | —                | —                                      | —                | —                                      | —                | 10,85                                  | 43,1             | 10,85                                  | 43,1             | 43,1                                   |
| 140                       | —         | —                | —                                      | —                | —                                      | —                | —                                      | —                | —                                      | —                | 8,43                                   | 55,8             | 8,43                                   | 55,8             | 55,8                                   |
| Сухой вес                 | 3,06      | —                | 3,46                                   | —                | 3,29                                   | —                | 2,27                                   | —                | 2,73                                   | —                | 2,56                                   | —                | 2,56                                   | —                | —                                      |
| Вес воды                  | 5,56      | —                | 6,57                                   | —                | 6,64                                   | —                | 5,34                                   | —                | 6,88                                   | —                | 5,87                                   | —                | 5,87                                   | —                | —                                      |
| Вес золы                  | 0,30      | —                | 0,30                                   | —                | 0,35                                   | —                | 0,27                                   | —                | 0,35                                   | —                | 0,32                                   | —                | 0,32                                   | —                | —                                      |
| Вес органических веществ  | 2,76      | —                | 3,16                                   | —                | 2,94                                   | —                | 2,00                                   | —                | 2,38                                   | —                | 2,24                                   | —                | 2,24                                   | —                | —                                      |

Примечание. Подчеркнуты данные для дня смерти.

Остаток органических веществ при  $+2^{\circ}$ ,  $+4^{\circ}$  колеблется от 2,76 до 3,16 г и при  $+16^{\circ}$  — от 2,00 до 2,38 г, количество же воды

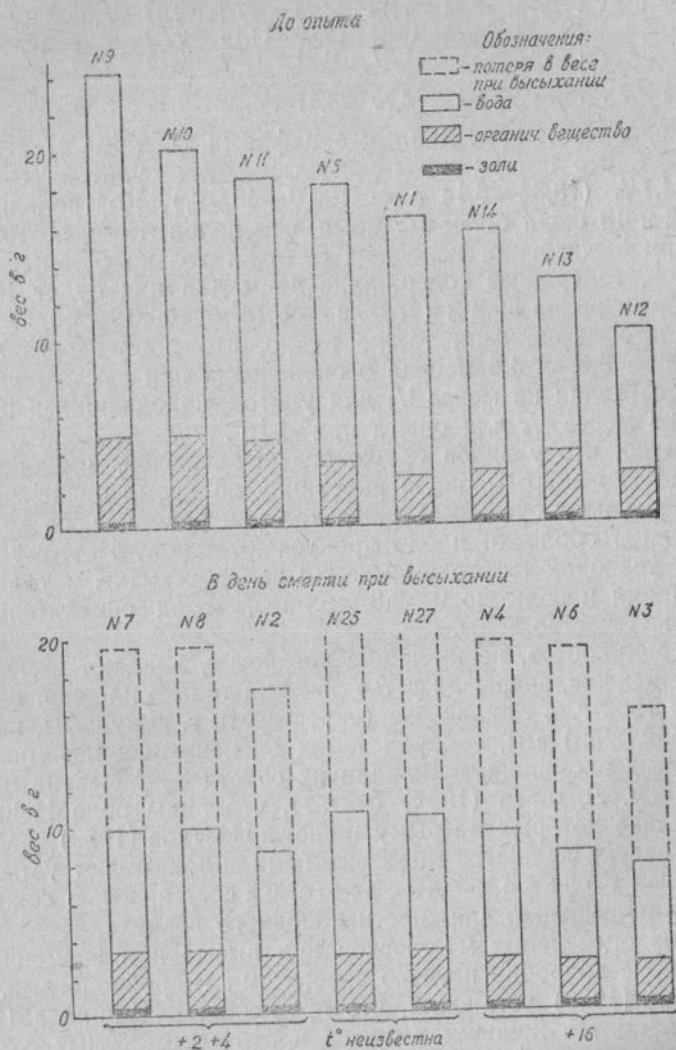


Рис. 76. Изменение веса тела и содержания воды и органического вещества у виноградных улиток (*Helix pomatia* L.) при длительном высушивании (по Нагорному, 1922).

соответственно колеблется от 5,56 до 6,64 г и от 5,34 до 6,88 г; среднее для всех условий опыта — 6,14 г.

А. В. Нагорный определил те же показатели у 8 улиток, содержащихся во влажной среде.

|                                    | № 1   | № 5   | № 9   | № 10  | № 11  | № 12  | № 13  | № 14  | Среднее |
|------------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|---------|
| Вес тела в г . . .                 | 16,39 | 18,20 | 24,54 | 20,23 | 18,78 | 10,02 | 13,07 | 15,74 | 17,12   |
| Сухой вес в г . . .                | 2,50  | 3,44  | 5,16  | 4,98  | 4,62  | 2,63  | 3,81  | 2,84  | 3,39    |
| Вес воды в г . . .                 | 13,89 | 14,76 | 19,38 | 15,25 | 14,16 | 7,39  | 9,26  | 12,90 | 13,36   |
| Вес зола в г . . .                 | —     | —     | 0,37  | 0,34  | 0,30  | 0,18  | 0,26  | —     | 0,29    |
| Вес органических веществ в г . . . | —     | —     | 4,79  | 4,64  | 4,32  | 2,45  | 3,55  | —     | 3,95    |

При сравнении этих данных с цифрами таблицы 47 становится очевидным, что потеря воды при высыхании улиток составляет около 54,1% (13,36—6,14 г = 100,0—45,9%). Контрольные улитки № 12 и 13 были более мелкими, чем подопытные, поэтому, если брать при вычислении исходных величин только остальные 6 экземпляров, то среднее содержание воды для них будет 15,05 г и потеря будет равна 59,2% (15,05 г — 6,14 = 100,0 — 40,8%).

Из этого сравнения также видно, что потеря органического вещества за 3,5 — 4,5 месяца в оцепенении при высыхании значительна, составляя не менее  $\frac{1}{4}$  для улиток, находившихся при +2°, +4°, и не менее  $\frac{1}{3}$  для опыта при +16°.

Очевидно, что у видов брюхоногих моллюсков, имеющих крышечку, плотно закрывающую раковинку во время оцепенения, эта потеря воды идет очень медленно, так как раковина, ее крышечка и внутренние оболочки плохо пропускают влагу. Поэтому в естественных условиях такого высыхания не происходит, и улитки живут без пищи и воды до 9—9,5 месяцев, теряя сравнительно небольшое количество воды.

Виды моллюсков, не имеющие крышечки, впадают в менее глубокое оцепенение, закрывая устье раковин только пленкой из слизи.

Летом 1939 г. в Закавказье (окрестности г. Джульфы, на Араксе, Азербайджан) мы, собирая таких оцепеневших наземных улиток на сухих растениях, оживляли их спустя 3—4 месяца простым смачиванием. Лихарев (1950) считает, что виды рода *Helicella*, о летней спячке которых в Крыму пишет и Цветков (1939), возможно в период засухи делаются неподвижными и закрывают устье пленкой из слизи только в дневные часы, а ночью «оживают» благодаря повышению влажности холодного воздуха.

Явление оцепенения моллюсков при высыхании временных водоемов также подробно изучено советскими гидробиологами. Впервые Жадин (1926) установил, что прудовики — *Limnaea (Galba) palustris* остаются живыми в сухом иле в естественных условиях до 300 дней, а в лаборатории — до 110 дней. 4 прудовика жили у него в эксикаторе над хлористым кальцием даже 120 дней (4 месяца).

Недавно Шкорбатов (1950б, 1951, 1953) детально изучил изменения, происходящие при летнем оцепенении некоторых видов моллюсков из пересыхающих водоемов поймы р. Дона в Змиевском районе, Харьковской области. Его исследования не только

расширили наши представления о явлениях летней спячки у пресноводных моллюсков, но и показали, как это приспособление возникает в результате глубокой взаимосвязи организма и среды у популяций одного и того же вида, живущих в разных условиях. При содержании прудовиков, катушек и лужанок в грунте, влажность которого сначала была около 12% и постепенно уменьшалась до 0,5%, Шкорбатов (1950б) установил резкие различия в способности выживать в этих условиях у видов и популяций одного вида из временных и постоянных водоемов.

Таблица 48

Выживание моллюсков из разных водоемов (по Шкорбатову, 1950б)

| Вид, подвид                                       | Водоем     | Число живых в пробах в процентах по дням |     |    |    |    |    |
|---------------------------------------------------|------------|------------------------------------------|-----|----|----|----|----|
|                                                   |            | 10                                       | 20  | 30 | 40 | 50 | 60 |
| <i>Galba palustris</i><br>var. <i>turricula</i>   | временный  | 100                                      | 100 | 90 | 51 | 44 | 50 |
|                                                   | "          | 100                                      | 100 | 92 | 80 | 66 | 62 |
|                                                   | постоянный | 45                                       | 50  | 21 | 14 | 3  | 0  |
|                                                   | "          | 3,5                                      | 0,7 | 0  | 0  | —  | —  |
| <i>Bithynia leachi</i> ,<br>var. <i>inflata</i>   | временный  | 80                                       | 70  | 64 | 47 | 40 | 40 |
|                                                   | "          | 40                                       | 36  | 39 | 37 | 35 | 30 |
| <i>Bithynia leachi</i> ,<br>var. <i>troscheli</i> | постоянный | 30                                       | 17  | 8  | 0  | —  | —  |
|                                                   | "          | 18                                       | 3   | 2  | 0  | —  | —  |
|                                                   | "          | 6                                        | 3   | 2  | 0  | —  | —  |

Шкорбатов также показал, что потеря воды у моллюсков происходит по-разному в зависимости от степени их приспособленности к периодическому подсыханию. Так, оказалось, что наружная вода, содержащаяся под раковиной, испаряется значительно быстрее, чем внутренняя, содержащаяся в тканях тела. При этом скорость потери наружной воды у форм из временных и постоянных водоемов несколько различна (рис. 77 и табл. 49).

Таблица 49

Потеря воды у лужанок из временных и постоянных водоемов (по Шкорбатову, 1951)

| Вид                    | Водоем     | Содержание воды в процентах к весу тела |            |               |            |
|------------------------|------------|-----------------------------------------|------------|---------------|------------|
|                        |            | До опыта                                |            | Через 50 дней |            |
|                        |            | Наружная                                | Внутренняя | Наружная      | Внутренняя |
| <i>Bithynia leachi</i> | Временный  | 73,3                                    | 75,8       | 53,4          | 73,7       |
| <i>B. tentaculata</i>  | Постоянный | 136,7                                   | 82,1       | 109,5         | 80,9       |



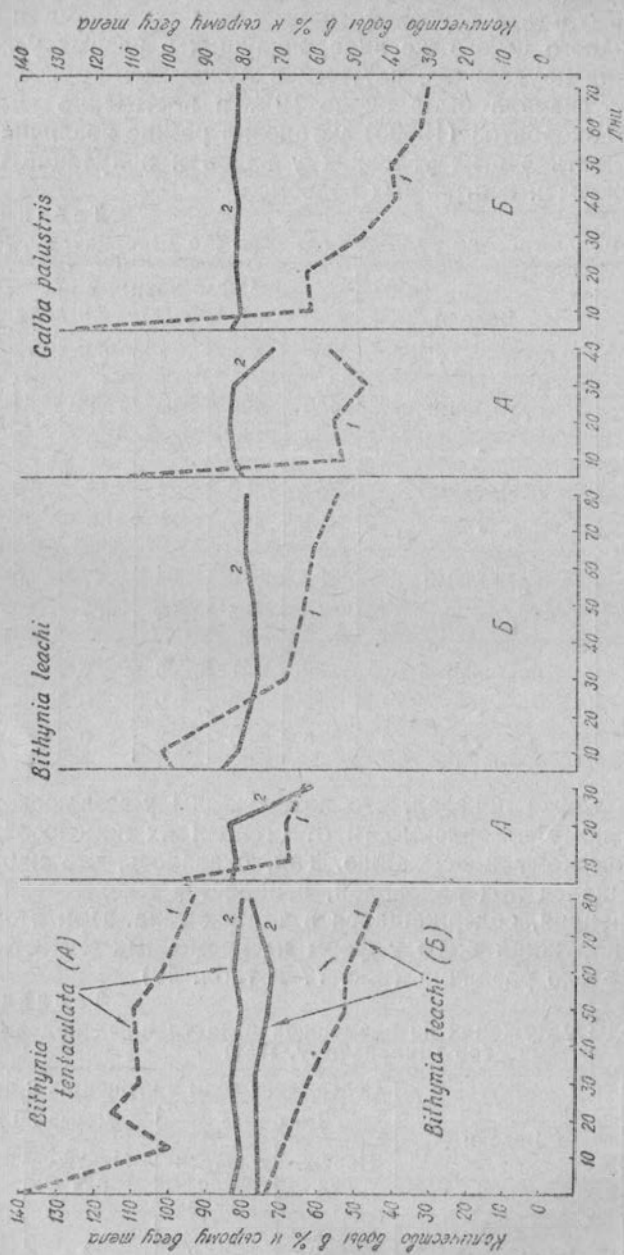


Рис. 77. Изменение содержания наружной и внутренней воды у брюхоногих моллюсков из постоянных и временных водоемов (по Шкорбатову, 1950б, 1951, 1953). (А—постоянные водоемы, Б—временные водоемы. Сплошная линия — внутренняя вода, пунктир — наружная).

Также были подтверждены результаты опытов предыдущих исследователей, говорившие о том, что наличие крышечки у переднежаберных моллюсков (например, лужанок) способствует замедленной потере наружной воды по сравнению с легочными (например, прудовиком), у которых потеря влаги идет интенсивнее (см. рис. 77). Поскольку, во всех опытах Шкорбатова было показано, что несмотря на интенсивную потерю наружной воды, в тканях тела моллюсков, переносящих высыхание при температуре  $+16^{\circ}$ ,  $+25^{\circ}$  в течение 50—80 дней, сохраняется почти начальное количество влаги (73—80%); очевидно, у этих форм оцепенению способствуют другие изменения, а не процесс значительного обезвоживания организма. Так, наблюдения Колпакова (1929) над катушками (*Anisus vortex*) говорят о резком замедлении у них на четвертом месяце жизни без воды частоты сокращений сердца — от 40—50 (нормальной) до 8—10 в минуту. Зернов (1949) указывает на влияние этого периодического замедления жизнедеятельности на образование слоев на раковинке у двустворчатых моллюсков из водоемов степной зоны Африки (род *Spatha*), по которым можно считать число пережитых периодов засухи.

Мы уже отмечали, что на побережье Атлантики, в Порто-Рико, некоторые виды морских моллюсков находятся долгий период без воды. Мэтокс (Mattox, 1949), изучая продолжительность выживания этих моллюсков без воды в экспериментальных условиях, установил, что обитающие в зоне приливов *Nerita versicolor* выживают до 36 дней и *N. perlonta* — 77 дней (11 недель); находящиеся на скалах в полосе высокого прилива *Littorina ziczac* — 213 дней (7 месяцев) и *Tectarius tuberculatus* — 365 дней (12 месяцев); наконец, наземный вид — *T. muricatus* — 521 день (17 месяцев).

Обитающие здесь же в литторальной зоне *Thaïas patula*, *Neritina virginea* и *N. tessellata* выживают без воды только от 9 до 17 дней, т. е. в этом случае, как и в пресноводных водоемах, условия существования неизменно приводят к возникновению приспособлений, способствующих длительному переживанию моллюсков без воды.

Наконец, надо указать, что даже наземные виды слизней, не имеющие раковины, предохраняющей их от высыхания, теряют воду быстрее, чем брюхоногие и двустворчатые моллюски, но они все же выживают после потери до 60—80% воды, содержащейся в их теле (Кюнкель, 1916), и впадают в летнее оцепенение (Кэррик, 1939).

### Летняя спячка насекомых

Если зимняя спячка насекомых изучена у многих видов, то летнее оцепенение у этих беспозвоночных, связанное с наступлением засухи, пока обнаружено лишь в одном случае. В предыдущей главе мы уже приводили данные о явлениях подсыхания в естественных условиях личинок и куколок комариков (*Dasyhelae*

geleiana Seb.). Это интересное явление, открытое Гелен (1930), было затем изучено более детально в лабораторных условиях. Оказалось, что безногие личинки этих насекомых, живущие на дне луж, могут подсыхать так, что внешне будут представлять собой высохшие комочки и в таком состоянии могут пробыть до 5,5 месяцев, снова оживая при помещении в воду. Однако при этом оживают обычно не все насекомые; после 3 месяцев пребывания в подсушенном состоянии снова оживает 90 %, а через 5,5 месяцев погибают все.

Что происходит в организме этих личинок и куколок при высушивании, какое количество воды они при этом теряют, до сих пор не установлено. Неизвестно также, происходит ли в организме в состоянии подсыхания обмен веществ, хотя постепенная гибель их при длительном хранении позволяет предполагать, что умирают они вследствие полного израсходования запаса резервных веществ. Точно так же следует предполагать, что они не подсыхают полностью, так как при сильном высушивании, даже если оно было кратковременным, личинки уже не оживают. Этим исчерпываются наши скудные сведения об этом единственном случае «летней спячки» у насекомых.

### Высыхание усоногих рачков

Точно так же известно очень мало сведений об особенностях летней спячки некоторых ракообразных. Только для одного вида усоногого рачка «морского жолудя» это своеобразное явление изучено довольно детально (Монтероссо, 1933). Часть данных, относящихся к этому виду, — описание условий оцепенения при высыхании у «морских жолудей» в естественной обстановке, — была изложена в предыдущей главе.

Остановимся теперь на некоторых физиологических исследованиях, произведенных Монтероссо.

Вынутые из воды вместе с кусками базальта, к которым они прикреплены, рачки тотчас же начинают медленно замыкать створки своей раковинки и вместе с ними плотную, прикрепленную к раковинке влажную оболочку. Таким образом они совершенно закрывают отверстие раковины и изолируют себя от внешней среды. Эта изоляция от внешних воздействий настолько совершенна, что рачки почти не теряют влагу из своего организма, несмотря на то, что в естественных условиях они находятся днем под палящими лучами солнца. Вопрос о том, в какой степени происходит потеря влаги, остался невыясненным. В состоянии оцепенения рачки дышат, потребляя кислород и выделяя углекислоту. На начальных стадиях оцепенения, после пребывания на воздухе в течение 5—11 дней, рачок потребляет в среднем  $0,070 \text{ см}^3$  кислорода в течение 1 суток и выделяет  $0,019 \text{ см}^3$  углекислоты. В активном состоянии они потребляют  $0,179 \text{ см}^3$  кислорода и выделяют  $0,024 \text{ см}^3$  углекислого газа. Газообмен в глубоком оцепенении не был изучен, но

было установлено, что в полости тела, под оболочкой, закрывающей вход в раковинку, содержится газ, состоящий на 80% из азота и на 20% из углекислоты. Таким образом, весь кислород из воздуха, содержавшегося в этой полости, был израсходован и замещен выделенной животными углекислотой. О резком замедлении процессов обмена веществ в состоянии оцепенения можно судить по тому, что рачки, помещенные в атмосферу чистого азота или чистого водорода, оставались живыми в этих условиях в течение 15—16 дней. Точно так же «морские жолуди», погруженные в вазелиновое масло, не погибали в течение длительного времени. Из 36 рачков, взятых в этом опыте, первые два экземпляра погибли на 28-й день пребывания в вазелиновом масле, еще 3 — на 48-й день, 7 — на 67-й день, 5 — на 85-й день. Остальные рачки погибли между 85-м и 101-м днем с начала опыта.

Все эти удивительные особенности позволяют «морским жолудям» переживать без воды в течение периода от 2 до 4 месяцев. В опытах, продолжительность которых не превышала 60 дней (2 месяца), обычно оживали все «морские жолуди», но при более длительном пребывании на воздухе многие из них погибали.

В табл. 50 приведены данные о числе переживших рачков после опытов различной продолжительности.

Таблица 50

| Число оживших рачков при содержании без воды    |     |     |     |     |     |     |
|-------------------------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| Длительность пребывания на воздухе в днях . . . | 118 | 132 | 143 | 167 | 182 | 211 |
| Число живых рачков в процентах . . . . .        | 96  | 90  | 32  | 30  | 10  | 20  |

В некоторых случаях рачки погибали значительно раньше, чем в сроки, установленные в этих опытах; это было связано с условиями впадения в оцепенение, а также с размерами кусков базальта, к которым рачки были прикреплены, так как небольшие куски быстро высыхали и постепенно отнимали влагу у прикрепленных к ним усонюгих. Об этой разнице в результате опытов можно судить по последним двум цифрам (продолжительность опытов — 182 и 211 дней).

### Высыхание обитателей мха

Из других членистоногих явление оцепенения при высыхании наиболее хорошо изучено у тихоходок — микроскопических животных (рис. 35). Мы уже отмечали интересные факты оживления этих животных после длительного высыхания во мху, в котором они живут. Эта своеобразная особенность тихоходок привлекла внимание исследователей, и опыты высушивания и изучения состояния оцепенения тихоходок неоднократно производились в прошлом.

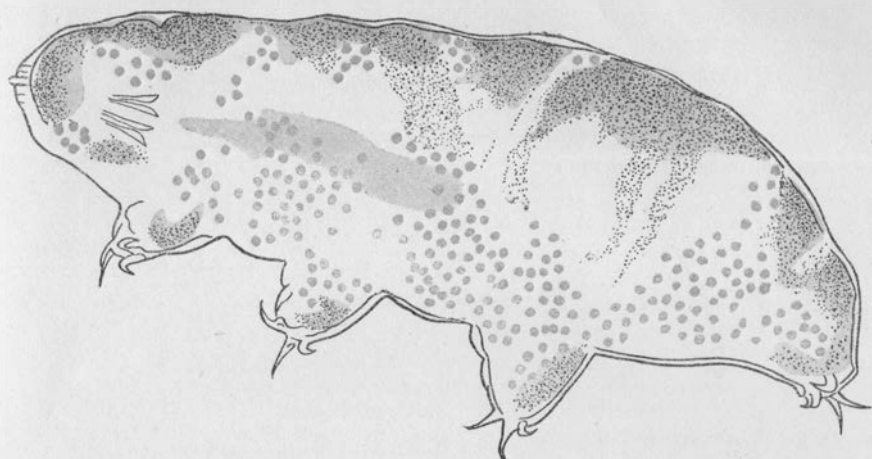
Отсылая читателя к подробному описанию этого явления в книге П. Ю. Шмидта «Анабиоз» (1935, 1948, 1955), мы здесь только вкратце повторим основные выводы, сделанные на основе всех этих наблюдений. Было установлено, что эти маленькие животные действительно обладают способностью терять почти всю воду, содержащуюся в их теле; они оживают после высушивания в течение нескольких часов при температуре выше  $+190^{\circ}$ . Будучи так сильно высушены, тихоходки сохраняют способность к оживлению после хранения их в сухом состоянии в течение периода до 7 месяцев. При этом они могут переносить охлаждение до температуры  $-253^{\circ}$  и находиться в безвоздушном пространстве. Нет ничего удивительного в том, что в естественных условиях, когда эти животные не испытывают таких резких и неблагоприятных воздействий, они могут переживать в подсушенном состоянии в течение периода до 2,5 лет (30 месяцев), как показали исследования Рихтерса (см. предыдущую главу).

Заканчивая описание этого интересного примера оцепенения при высыхании, нужно отметить, что остаются невыясненными два очень важных вопроса. Первый — насколько велика потеря воды организмом тихоходок при высыхании. Этот вопрос имеет непосредственное отношение к следующему — останавливаются ли во время высушивания в организме этих маленьких животных жизненные процессы или продолжают, но в очень замедленном темпе. Если высыхание действительно полное, то невероятно, чтобы жизненные процессы могли происходить в комочке высохшего вещества, и, наоборот, если тихоходки сохраняют определенный процент влаги в теле, то процессы обмена веществ должны происходить в их организме. Повидимому, в естественных условиях так обычно и бывает: полного высушивания не происходит и животные в состоянии оцепенения постепенно расходуют запасы питательных веществ, после чего гибнут. Это следует из данных Рихтерса (1906), по которым тихоходки оживали через 9, 15 и 22 месяца хранения их в сухом мхе, но не ожили через 30 месяцев.

Таковы же опыты Гильберта Рама (1924, 1926). Поместив хранившийся на воздухе уже в течение 6 месяцев сухой мох с тихоходками в жидкий воздух ( $-190^{\circ}$ ) и затем периодически беря пробы мха и увлажняя их, Рам определил число оживающих тихоходок и установил, что уже через 3 месяца пребывания в этом состоянии животные начали погибать; через 10 месяцев их осталось 80%, с 20-го месяца началась их быстрая гибель, и через 22 месяца в пробах не было совсем живых тихоходок (рис. 78). Эти данные говорят о том, что в организме животных в высушенном состоянии при температуре  $-190^{\circ}$  происходили какие-то процессы, приведшие в конце концов к гибели тихоходок.

Попыткой выяснить, происходит ли у тихоходок при высыхании обмен веществ, явились простые по методике, но удачные по замыслу опыты Н. Ф. Лабунец (1950), применившей прижизненное





Тихоходка с резервными клетками, окрашенными нейтральной красной. Наверху—в активном состоянии, внизу—в начале процесса подсыхания. Рисунок Н. Ф. Лабунец.

окрашивание резервных клеток у этих микроскопических животных. Увлажняя лишайники с находившимися в них тихоходками (*Macrobiotus huffelandii*, *Hypsibius oberhauseri* и *H. dujardini* и *Milnesium tardigradum*), она переносила животных затем в водный

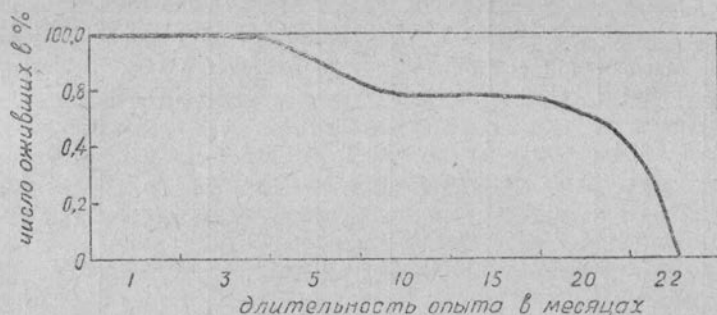


Рис. 78. Отмирание тихоходок и коловраток, сохранившихся в сухом состоянии при  $-190^{\circ}$  (по Раму, 1924).

раствор нейтральной красной краски в концентрации 1 : 200 000. Через 2—3 часа после помещения в раствор у тихоходок прокрашивается глотка и весь кишечник, а через сутки и резервные клетки (см. рис. 79). Через 2—3 дня резервные клетки становятся хорошо видными, прокрашиваясь интенсивно в красный цвет. Окрашенных тихоходок помещали на предметные стекла или на беззольные фильтры в эксикатор над хлористым кальцием при  $+14^{\circ}$ ,  $+15^{\circ}$ . После различных сроков содержания в этих условиях животных снова увлажняли и подсчитывали число резервных клеток у оживших повторно. В табл. 51 и на рис. 79 приведены полученные данные. Они говорят о расходовании резервных клеток у высохших тихоходок при температуре  $+14^{\circ}$ ,  $+15^{\circ}$ , причем степень уменьшения числа клеток прямо пропорциональна длительности опытов.

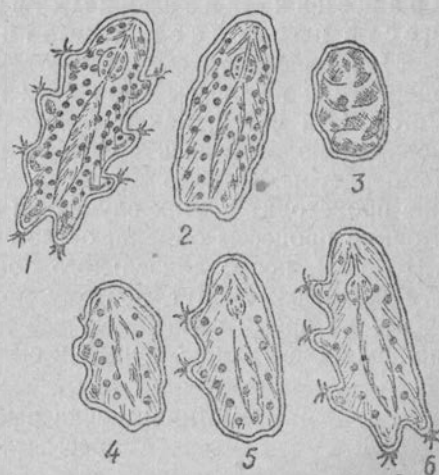


Рис. 79. Уменьшение числа резервных клеток в теле тихоходок после пребывания в высушенном состоянии при  $14 - 15^{\circ}$  (по Лабунец, 1950).

Лабунец (1950) делает вывод о том, что в этих условиях у них не происходит полного прекращения жизненных процессов.

К сожалению, автор этих интересных исследований так и не осуществила вторую часть работы — проведение таких же опытов

Оживание тихоходок после пребывания в сухом состоянии при +14°, +15° (по Лабунец, 1950)

| Род тихоходок  |                  |                | Всего<br>в<br>опыте | Ожи-<br>ло | Ожило<br>в про-<br>центах | Длитель-<br>ность<br>в днях | Среднее число<br>клеток<br>на 1 тихоходку |       |
|----------------|------------------|----------------|---------------------|------------|---------------------------|-----------------------------|-------------------------------------------|-------|
| Hypsi-<br>bius | Macro-<br>biotus | Milne-<br>sium |                     |            |                           |                             | до                                        | после |
| 10             | 5                | —              | 15                  | 1          | 6,6                       | 60                          | 150                                       | —     |
| 21             | 7                | —              | 28                  | 2          | 7                         | 50                          | 180                                       | 8     |
| 12             | 6                | —              | 18                  | 2          | 11                        | 45                          | 160                                       | 10    |
| 6              | 1                | —              | 7                   | 1          | 13                        | 36                          | 170                                       | 15    |
| 16             | 4                | —              | 20                  | 3          | 15                        | 21                          | 150                                       | 20    |
| 12             | 3                | —              | 15                  | 2          | 18                        | 17                          | 190                                       | 18    |
| 8              | —                | 2              | 10                  | 2          | 20                        | 10                          | 180                                       | 18    |
| 8              | 1                | 1              | 10                  | 2          | 20                        | 10                          | 150                                       | 20    |

при температуре значительно ниже 0°, например, при —90°, —180°, что необходимо для окончательного решения вопроса о том, происходит ли анабиоз тихоходок после прекращения жизненных процессов, или обмен веществ протекает и в этих условиях.

Примерно в таком же состоянии находятся наши сведения об оцепенении при высушивании двух групп червей — коловраток и нематод. Эти черви, как и тихоходки, в опытах целого ряда исследований подвергались сильному высушиванию и действию низкой температуры. Однако вопрос о том, насколько полное высушивание происходит в этих случаях и останавливаются ли при этом состоянии процессы обмена, остается открытым. Точно так же, как и тихоходки, после длительного хранения в подсушенном состоянии эти животные гибнут, поэтому можно предполагать, что в их организме во время оцепенения все же происходят какие-то процессы, приводящие в конце концов к смерти.

### Летняя спячка рыб, земноводных и пресмыкающихся

Если явление оцепенения при высушивании у беспозвоночных привлекало к себе внимание ряда исследователей, то изменения, происходящие во время «летней спячки», рыб, земноводных и пресмыкающихся совершенно не изучены, несмотря на все своеобразие и необычайность этого явления. Однако сведения об условиях нахождения оцепеневших животных, о длительности периода спячки и о ходе их пробуждения, которые приведены в предыдущей главе, говорят о том, что и рыбы, земноводные и пресмыкающиеся,

впадающие в «летнюю спячку» в тропических и экваториальных странах, всегда перед впадением в оцепенение изолируют себя от внешней среды, защищаясь от полного высыхания.

Слизистые капсулы, которые образуют вокруг своего тела двоякодышащие рыбы — протоперус и лепидосирен, — норки в земле и трещины в скалах, в которые прячутся земноводные и пресмыкающиеся, — все эти приспособления защищают их от потери влаги.

В какой мере замедляется во время летней спячки у этих животных обмен веществ, также неизвестно, но если учесть, что во время этого периода температура убежищ, в которых они проводят спячку, довольно высока, во всяком случае выше  $+10^{\circ}$ ,  $+15^{\circ}$ , то можно предположить, что интенсивность обмена веществ довольно велика. Наличие специальных отверстий для дыхания в капсулах, в которых прячутся двоякодышащие рыбы, также говорит о том, что газообмен происходит довольно интенсивно. Наконец, большой запас жира у животных перед впадением в спячку, отмеченный, в частности, для протоперус или у степных черепах, и отсутствие его после пробуждения также говорит о больших затратах различных веществ во время оцепенения.

### Явления летней спячки млекопитающих

Изменения, происходящие в организме млекопитающих во время летней спячки, также мало изучены. Автору этой книги удалось получить это явление в экспериментальных условиях у малого и песчаного сусликов и проследить некоторые его особенности. Основным отличием этого явления от зимней спячки является то, что оцепенение наблюдается при температуре воздуха, при которой обычно эти животные бодрствуют. В нашем случае летнюю спячку удалось наблюдать при температуре от  $+12$  до  $+22^{\circ}$ . В этих опытах спячка вызывалась кормлением сухой пищей; подробнее на роли этого фактора мы остановимся несколько позднее.

Через несколько дней после начала кормления сухой пищей суслики становились вялыми, переставали есть и издавать характерный для них свист. Затем они впадали в оцепенение, переставали двигаться и реагировать на внешние раздражения, лежали свернувшись клубком и закрыв глаза. При этом у них, как и в зимней спячке, сильно замедлялось дыхание. В то время как в бодрствующем состоянии спокойно сидящий малый суслик делает от 57 до 87 дыхательных движений в одну минуту, в «летней спячке» дыхание замедлялось до 2—5 в минуту и даже прекращалось на некоторое время (3—5 мин.) совсем. Температура тела животных отличалась от температуры воздуха не более чем на  $1-2^{\circ}$ , а обычно — на несколько десятых градуса. На рис. 80 приведены данные об изменении температуры тела одного из сусликов в летней спячке в связи с изменением температуры воздуха. У разных сусликов

температура тела в спячке колебалась от  $+13$  до  $+21,5^{\circ}$  при изменениях температуры помещения от  $+12$  до  $+20,5^{\circ}$ .

Естественно, что так как температура тела животных в летней

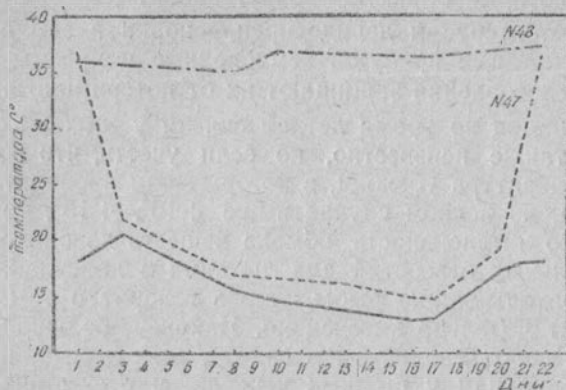


Рис. 80. Изменение температуры тела у малых сусликов в летней спячке (по Калабухову, 1929),

спячке значительно выше, чем в зимней, обмен веществ также происходит достаточно интенсивно. В связи с этим и падение веса у спящих сусликов идет быстрее. Если в зимней спячке при температуре от  $+2$  до  $+8^{\circ}$  суслики теряют от 0,16 до 0,50% своего веса за 1 сутки (Шоу, 1925, Калабухов, 1926, Джонсон, 1928), то в «летней

спячке» эта потеря составляет около 1,1—1,2% за сутки. Однако если сравнить эту потерю с уменьшением в весе сусликов, получавших сухой корм, но не впаавших в спячку, у которых ежедневная потеря в весе составляла от 2,7 до 3,2% веса их тела, то следует сделать вывод, что это замедление интенсивности обмена все же значительно. Кривые падения веса у спящих и бодрствующих сусликов на рис. 80 еще более ясно выражают эту закономерность. Мы видим, что за 15 дней спячки суслики потеряли всего 17—19% веса тела, в то время как бодрствовавшие потеряли: один за 10 дней — 32% и другой за 13 дней—35%. Этот график ясно выражает замедление потери в весе при засыпании. Один из сусликов впал в спячку лишь на 4-й день опыта, и поэтому за первые 3 дня он потерял в весе столько же, сколько и бодрствовавшие все время.

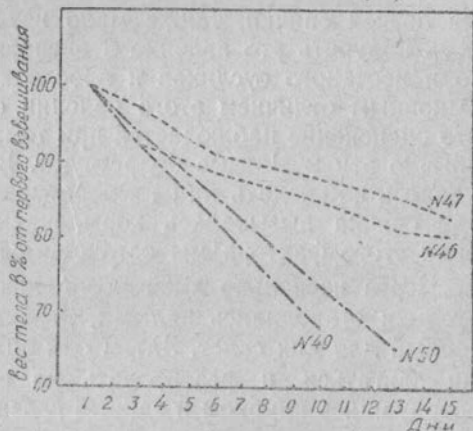


Рис. 81. Падение в весе малых сусликов в летней спячке (по Калабухову, 1929).

Таким образом, летняя спячка млекопитающих отличается от оцепенения, вызванного действием низкой температуры, только степенью



замедления интенсивности физиологических процессов; в летней спячке оцепенение менее глубокое.

Точно так же пробуждение из летней спячки происходит, сопровождаясь явлениями, характерными для пробуждения из зимней спячки. Температура тела животного повышается за 1 час на 12,7—13,5° (в одном случае от 17 до 29,7° и в другом — от 21,5 до 35,0°).

Очевидно, что не столь сильное, как во время зимней спячки, замедление процессов в организме сусликов не позволило бы им проводить в летнем оцепенении долгое время вследствие быстрого израсходования резервных веществ, но в естественных условиях летняя спячка сусликов обычно наблюдается в конце лета и затем с понижением температуры воздуха переходит в глубокую «зимнюю».

Наблюдения над летней спячкой мадагаскарских тенреков, произведенные Рэндом (1935) при раскопке нор, в которых они проводили период оцепенения (см. предыдущую главу), также говорят о том, что и в этом случае «летняя» спячка существенно не отличается от зимней. В двух случаях найденные в своих норках самки тенреков лежали совершенно неподвижно с закрытыми глазами в позе, характерной для других млекопитающих во время спячки, — свернувшись клубком и положив голову между ног. Несмотря на внимательное наблюдение за ними, дыхательных движений обнаружить у них не удалось. Наощупь они были совершенно холодными. Точно так же, как и у наших сусликов, летняя спячка тенреков, по видимому, все же менее глубока, чем настоящее зимнее оцепенение, так как в двух случаях во время раскопки нор, продолжавшейся несколько минут, тенреки проснулись и хотя не пришли в нормальное состояние, однако встали на ноги и реагировали на прикосновение. Через некоторое время они снова впали в оцепенение, но при этом дыхание было заметно, один из них делал примерно 30 вдохов и выдохов в минуту.

Подводя итог данным, изложенным в этой главе, мы должны сделать вывод, что явления «зимней» и «летней» спячки имеют целый ряд характерных общих черт. Вызывается ли состояние оцепенения понижением температуры воздуха или отсутствием корма, является ли оно следствием высыхания растительности или водоемов, в которых живут те или иные виды, или, наконец, вызывается высыханием корма, как это бывает в случае летней спячки млекопитающих, — во всех этих случаях, независимо от того, наблюдается ли это явление в Экваториальной Африке или за полярным кругом, мы наблюдаем в организме животных, находящихся в оцепенении, ряд характерных изменений. Прежде всего — общее оцепенение — прекращение питания, неподвижность и отсутствие реакции на внешние раздражения. Затем характерное для всех животных в спячке, начиная от насекомых и кончая млекопитающими, понижение температуры тела до температуры окружающей

среды. Эти внешние изменения связаны с глубокими изменениями, происходящими в процессе обмена веществ и, в частности, с резким замедлением газообмена. Точно так же резко замедляется кровообращение. В результате всех этих изменений организм оцепеневшего животного очень медленно тратит запасы питательных веществ, в частности жира, накопленные перед началом спячки и являющиеся единственным источником энергии, необходимой для его существования. В этом состоянии он может переносить влияние целого ряда неблагоприятных воздействий, которые в бодрствующем состоянии привели бы к его смерти.

Таким образом, спячка является типичным примером временного угнетения жизненных процессов, позволяющего животному пережить неблагоприятный период.

Степень этого угнетения бывает различной как у разных групп животных, так и в зависимости от тех условий, которые вызывают оцепенение и при которых оно протекает. Так, например, в зимней спячке мы имеем целый ряд переходов от глубокого оцепенения беспозвоночных до некрепкого сна некоторых хищных млекопитающих. Точно так же летнее оцепенение, вызываемое наступлением засушливого периода, всегда менее глубоко, чем зимняя спячка. Но во всех этих случаях в той или иной степени наблюдается угнетение жизненных процессов, которое вызывается изменениями, происходящими во внешней среде в данный период. Это отличается состояние спячки от двух других, близких к ней явлений, — анабиоза и диапаузы.

### Анабиоз и спячка

Термин «анабиоз» происходит от греческих слов «ана» — после, за и «bios» — жизнь и обозначает оживление, воскрешение. Этот термин был впервые предложен биологом В. Прейером (1873) по отношению к явлению оживания высушенных коловраток, тихоходок и нематод, которое описано уже выше. Прейер предполагал, что у этих животных в состоянии высыхания полностью останавливаются все жизненные процессы, а затем после смачивания прерванная жизнь снова возобновляется.

Этот взгляд на явление «анабиоза» как на оживание после полной остановки жизненных процессов нашел свое отражение в работах целого ряда естествоиспытателей XIX и XX веков.

Знаменитый французский физиолог Клод Бернар в своей книге «Жизненные явления, общие животным и растениям» (1878), описывая оживание тихоходок, нематод и коловраток после высыхания, также считал, что в этом случае мы имеем дело с явлением «скрытой жизни», т. е. с полной остановкой жизненных процессов. Известный физиолог Макс Ферворн (1898), останавливаясь на этих замечательных фактах, также считает их примером «потенциаль-

ной жизни», т. е. примером полной остановки жизненных процессов, которая отличается от смерти только тем, что в дальнейшем возможно оживление.

Наконец, П. И. Бахметьев (1912), применявший термин «анабиоз» к явлениям замораживания насекомых и летучих мышей, прямо сравнивал организм в состоянии оцепенения при замораживании с часами, маятник которых остановлен, но которые могут снова в любой момент быть пущены в ход. Представление о том, что явление «анабиоза» является примером полной остановки на время жизненных процессов, нашло отражение в целом ряде работ современных исследователей (П. П. Лазарев, 1927, П. Сахаров, 1932, Клаус, 1932 и др.). Но данные, собранные за последние 30—35 лет, показали, что явление «анабиоза», т. е. оживание после полной остановки жизненных процессов, повидимому, происходит у весьма ограниченной группы организмов. Прежде всего удалось установить, что в огромном большинстве случаев «анабиоз» при замораживании невозможен: после образования льда во внутренних органах организм всегда умирает. Если же животные переживают при низкой температуре в состоянии переохлаждения, то в этом случае жизненные процессы в их организме идут непрерывно. Таким образом, в случае промерзания «анабиоз» не наблюдается, потому что наступает смерть, а в случае переохлаждения или частичного обмерзания этот термин неприемлем, т. к. полной остановки жизненных процессов не происходит. (Подробные данные по вопросу о переживании животных при температуре ниже 0° изложены мною в начале этой главы). Все эти данные позволили П. Ю. Шмидту в его превосходной сводке по вопросу об «анабиозе» прийти к выводу о том, что «такого состояния, когда тело насекомого представляло бы сплошной комок льда и все же могло бы возвратиться к жизни, не наблюдается» («Анабиоз», 4-е изд.). Лозина-Лозинскому (1937, 1942) и Солту (1936) удалось показать возможность переживания некоторых видов насекомых, преимущественно на стадии диапазирующих гусениц (т. е., когда в их организме идет процесс перестройки в результате метаморфоза), в состоянии промерзания. Но и в этом случае, как это установил, изучая их газообмен, Лозина-Лозинский (1942), жизненные процессы в теле замёрзших насекомых несомненно имеют место (см. табл. 22).

В отношении «анабиоза» при высыхании вопрос остается открытым до сих пор. Опыты Рама (1922—1926) показали, что коллатки и тихоходки могут переживать в высушенном состоянии, а также при хранении их в течение многих месяцев при температуре —190° и даже некоторое время при —253°. Казалось бы, эти данные говорят о действительной остановке жизненных процессов. Но установить это точно до сих пор никому не удалось вследствие чисто технических затруднений. Более того, гибель после длитель-

ного хранения сохраняющихся в сухом состоянии и при температуре  $-190^{\circ}$  коловраток и тихоходок позволяет утверждать, что в теле этих животных в этих условиях происходят какие-то процессы, приводящие через некоторое время к их гибели. Кроме того, очевидно, что в естественных условиях, т. е. при значительно менее совершенном высушивании и менее сильном охлаждении, которое удастся получить только в лаборатории, жизненные процессы в организме этих животных, очевидно, еще менее замедлены.

Об этом прямо говорят данные интересных наблюдений над расходом резервных клеток высохшими тихоходками, которых содержали при температуре  $+14^{\circ}$ ,  $+15^{\circ}$ , проведенных в лаборатории кафедры экспериментальной экологии Харьковского госуниверситета Н. Ф. Лабунец (1950).

Однако, пока еще не установлено, происходят или останавливаются полностью жизненные процессы в организме коловраток и тихоходок при высушивании и охлаждении в экспериментальных условиях; следует считать, что только к этим явлениям может быть применен в точном смысле этого слова термин «анабиоз». Возможно также предполагать наличие остановки жизненных процессов у «витрифицированных» организмов (см. Граевский, 1948, Лозина-Лозинский, 1952, 1955).

Следующим примером явлений того же рода может служить «скрытая жизнь» семян растений, спор бактерий и цист простейших, которые могут сохраняться в сухом состоянии десятки лет. Этими тремя группами явлений и исчерпываются, очевидно, примеры «анабиоза» в точном смысле этого слова.

Явления спячки отличаются от состояния «анабиоза» тем, что в спячке, несмотря на то, что это явление происходит часто при температуре, близкой к  $0^{\circ}$  и ниже  $0^{\circ}$ , или сопровождается резким уменьшением содержания воды в организме, жизненные процессы всегда идут непрерывно, хотя и очень замедленно. Поэтому всегда у животных, находящихся в спячке, происходит обмен веществ и происходит трата запасов питательных веществ, накопленных перед спячкой. Эта особенность явлений спячки всегда будет резко отграничивать ее от состояния полной остановки жизненных процессов, которая характерна для состояния «анабиоза».

Необходимо отметить, что Шмидт в своей книге (1935, 1948, 1955) сделал попытку изменить смысл термина «анабиоз», включая в это понятие не только указанные выше группы явлений, отражающие первоначальное понятие об этом состоянии, но и явления зимней и летней спячки и так называемого «осмотического анабиоза» — оцепенения некоторых водных животных, сопровождаемого частичной потерей их телом воды при повышении концентрации солей в водоемах. Эта попытка является явно неудачной, так как представление об анабиозе, сложившееся в течение двух-



сот с лишним лет и окончательно сформулированное в конце прошлого столетия рядом крупнейших физиологов и биологов (Прейер, Клод Бернар, Ферворн, Бахметьев), подразумевает именно полную остановку жизненных процессов, никогда не наблюдаемую в спячке.

### Диапауза и спячка

Явление диапаузы — временное угнетение жизненных процессов у животных в период развития, особенно часто наблюдаемое у некоторых видов насекомых, отличается от явлений спячки тем, что оно происходит в определенные сроки и на определенных стадиях развития, в зависимости от изменения внешних условий в период, предшествующий наблюдаемой остановке развития, т. е. на одной из предыдущих стадий.

Летняя и зимняя спячка, в противоположность этому, всегда вызывается изменением внешних условий в данный период. На этом основном отличии явлений спячки и диапаузы мы еще остановимся в следующей главе.

Это тем более необходимо, что Эмме (1953), несмотря на подробное изложение во втором издании нашей книги (1946, стр. 157—159) взглядов на сущность диапаузы как на остановку развития, вызываемую воздействием внешней среды на организм на предыдущей стадии (например, при формировании яйца в организме самки — стр. 158—159, Калабухов, 1946), игнорируя также оправдавшееся в дальнейшем наше предположение о важной роли света в вызывании диапаузы (там же, стр. 157), позволил себе приписать автору этих строк отрицание зависимости диапаузы от внешних условий.



### III. ВНЕШНИЕ ПРИЧИНЫ, ВЫЗЫВАЮЩИЕ СПЯЧКУ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЖИВОТНЫХ, ВПАДАЮЩИХ В ОЦЕПЕНИЕ

---

Не трудно видеть, что в норме реакции организма вызываются не только существенными для организма агентами внешнего мира, т. е. непосредственно благоприятствующими организму или его разрушающими, но и прямо бесчисленным количеством других агентов, только сигнализирующих первые...

*И. П. Павлов.* «Лекции о работе больших полушарий головного мозга».

В предыдущей главе мы изложили картину изменений, происходящих у животных при впадении в спячку, в период пребывания в ней и при пробуждении. Рассмотрим теперь внешние причины, вызывающие это состояние и влекущие за собой пробуждение. Впадение в спячку вызывают две группы внешних условий.

Первую составляют те, которые прямо влияют на организм, являясь условиями его существования. Вторую же группу представляют те изменения среды обитания, которые, закономерно предшествуют сезонным сдвигам условий существования и поэтому становятся в процессе естественного отбора своеобразными сигналами, как бы предупреждающими животных о наступающих неблагоприятных изменениях.

В последние годы советские ученые провели ряд исследований явлений и причин спячки на основе учения великого русского физиолога И. П. Павлова об условных, внешних раздражителях.

Говоря о первой группе внешних причин, вызывающих оцепенение, — об изменении условий существования, — надо указать, что у одних видов впадение в спячку вызывается понижением температуры внешней среды, а у других — уменьшением количества или полным исчезновением корма.

## Температура среды

Роль понижения температуры как важного фактора, вызывающего впадение животных в зимнюю спячку, была установлена очень давно. Любое животное, впадающее в естественных условиях в зимнюю спячку, во время летней активной жизни при понижении температуры от  $+10$  до  $0^{\circ}$ , также впадает в состояние спячки, которая ничем не отличается от оцепенения, наблюдающегося в зимнее время. Впервые русский естествоиспытатель Паллас (1778) доказал эту роль охлаждения и вызвал летом спячку у нескольких сусликов и ежа, посадив их в ледник. Более того, оказалось, что низкая температура вызывает состояние оцепенения у многих животных, никогда не впадающих в спячку в естественных условиях; так, удалось получить состояние оцепенения у пчел и у некоторых других видов насекомых.

Таким образом, нет никакого сомнения в том, что понижение температуры всегда вызывает состояние спячки у животных, обладающих способностью впасть в оцепенение. При этом не следует забывать, что если пойкилотермные — беспозвоночные, рыбы, земноводные и пресмыкающиеся всегда впадают в оцепенение при любой температуре воздуха ниже  $+10^{\circ}$ ,  $+12^{\circ}$ , то млекопитающие, впадающие в спячку, если их перенести в помещение, температура которого будет ниже  $0^{\circ}$ , начинают просыпаться (см. выше). Это кажущееся странным на первый взгляд явление объясняется тем, что при охлаждении их до температуры ниже  $0^{\circ}$  в организме этих животных происходят некоторые изменения, раздражающие нервные центры, вызывающие пробуждение. Кроме того, это явление пробуждения наблюдается не всегда; в некоторых случаях животные переохлаждаются до температуры ниже  $0^{\circ}$  без образования льда или начинают замерзать. Таким образом, этот своеобразный результат охлаждения спящих млекопитающих до температуры ниже  $0^{\circ}$  не опровергает основного вывода о том, что зимняя спячка у этих животных, как и у беспозвоночных, рыб, земноводных и пресмыкающихся, вызывается действием низкой температуры. В то же время совершенно очевидно, что у всех впадающих в оцепенение животных — беспозвоночных, рыб, земноводных, пресмыкающихся и зимоспящих млекопитающих эта реакция на охлаждение будет неодинаковой в разные сезоны, в зависимости от различной степени подготовленности их организма к спячке.

Это установлено прежде всего по отношению к насекомым. Мончадский (1949) в своем обзоре показал, что у некоторых насекомых, в том числе у комаров, зимующих на стадии насекомого (имаго), нижний температурный предел активности может смещаться в разные сезоны. Если в южных районах нашей страны, где эти насекомые обычно не впадают в спячку (см. Беклемишев, 1944),

такое изменение связано с осенним понижением порога активности нападений на человека, то на севере, например, в низовьях реки Печоры (67° 31' сев. широты), наоборот, наблюдается повышение этого порога. Так, *Aedes communis* и *A. punctor* в начале лета (8—27 июля) нападают на человека при температуре от 3 до 21°, а в начале августа (28 июля — 13 августа) при 7—30°.

Исследования, проведенные на земноводных, еще убедительнее говорят об этой зависимости.

Хольцапфель (1937) впервые обнаружила, что в летние месяцы у лягушек, содержащихся при температуре 0°, не удается наблюдать глубокого оцепенения. В тех же условиях осенью они быстро впадают в спячку.

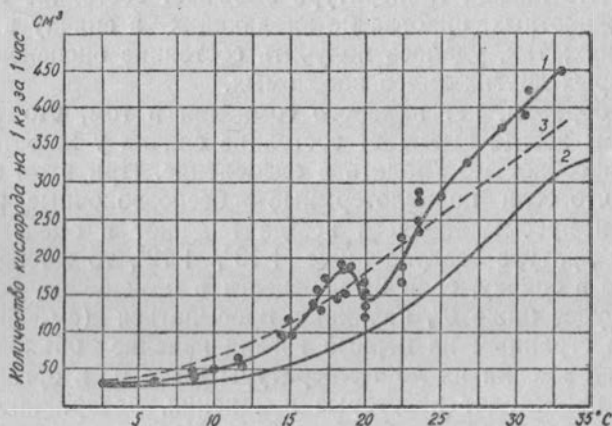


Рис. 82. Влияние температуры на интенсивность потребления кислорода лягушками (по Кожанчикову, 1948): 1 — весной, 2 — зимой, 3 — весной, у лягушек с перерезанным спинным мозгом.

Кожанчиков (1948), сравнив зависимость интенсивности потребления кислорода у остромордых лягушек (*Rana terrestris*) от температуры весной (май—июнь) и в зимний период, получил прямое доказательство проявления у амфибий в летний период некоторых механизмов терморегуляции (см. рис. 82). Эти данные говорят не только о большой стойкости «летних» лягушек к охлаждению и о наличии зоны оптимума при 18—22°, но и о роли нервной системы в механизме сопротивления охлаждению и переживанию, ибо у «летних» лягушек с перерезанным мозгом эта реакция не была выражена так четко.

Наконец, в последние годы под руководством автора этой книги было выполнено изучение сезонных изменений реакции на влияние температуры у зимоспящих грызунов — трех видов сусликов — крапчатого, малого и желтого и двух видов тушканчиков — тарбаганчика и емуранчика.

Сезонные изменения реакции на охлаждение крапчатых и малых сусликов из Харьковской области изучали на кафедре экспериментальной экологии Харьковского государственного университета В. В. Сивков, И. А. Бененсон и Л. С. Иванова. Сезонные изменения тех же показателей у малых и желтых сусликов в Западном Казахстане (Новый Уштаган) изучил В. П. Козакевич, и у двух видов тушканчиков — тарбаганчика и емуранчика — в правобережье Астраханской области — В. М. Михайлов.

В табл. 52 и 53 и на рис. 83 и 84 приведены полученные этими исследователями данные.

Данные таблицы 52 не только говорят о закономерностях сезонных изменений в чувствительности к охлаждению разных видов сусликов, но и подчеркивают связь этих изменений с темпами подготовки к спячке. Так, крапчатый суслик, накапливающий запасы жира значительно медленнее, чем малый (см. Калабухов, 1950), при содержании его в течение часа при  $+5^{\circ}$  в июле, понижает температуру тела всего на  $2,9^{\circ}$ , тогда как у малого суслика в этих же условиях происходит охлаждение на  $7,7^{\circ}$ . Точно так же в условиях Западного Казахстана впадающий ранее в летнюю спячку желтый суслик, по данным В. П. Козакевич, понижает температуру тела при охлаждении в большей степени, чем малый.

На рис. 83 мы приводим данные этих исследователей о зависимости потребления кислорода у трех видов сусликов в разные сезоны от температуры среды; отражая явления химической терморегуляции, эти данные поясняют обнаруженные закономерности колебаний температуры тела. Мы видим, что влияние охлаждения при  $+5^{\circ}$ ,  $+10^{\circ}$ , связанное с подавлением интенсивности потребления кислорода, т. е. интенсивности обмена веществ, почти не имеет места в весенний период, в то время как с начала лета эта зависимость начинает ясно проявляться и особенно резко выражена перед залеганием грызунов в спячку<sup>1</sup>.

Сходные результаты получены В. М. Михайловым для двух видов тушканчиков — емуранчика, впадающего в оцепенение в октябре, и тарбаганчика, активного до начала декабря (см. табл. 6, стр. 63). В табл. 53 приведены данные этого исследователя о сезонных изменениях потребления кислорода при разной температуре.

Данные табл. 53 представлены также на рис. 84, где ярко выражена закономерность, обнаруженная для трех видов сусликов, причем, как и у этих видов, у емуранчика, впадающего в спячку значительно ранее, чем тарбаганчик, нарушение химической терморегуляции при низкой температуре в конце лета выражено резче, чем у второго вида. Более того, как показали интересные исследования Г. Н. Скворцова (1955), впадение в спячку тарбаганчиков в естественных условиях, в Кара-Кумах, возможно только при

<sup>1</sup> Щеглова (1953), проводя такие же исследования у малых сусликов, содержавшихся в неволе, получила сходные результаты для конца лета и осени.

Сезонные изменения стойкости к охлаждению крапчатых, малых и желтых сусликов  
(по Бененсон, Ивановой, Сивкову и Козакевичу)

| В и д               | Место                  | Период      | Изменение температуры тела после содержания<br>в течение 1 часа при температуре |       |       |       |       | Автор                            |
|---------------------|------------------------|-------------|---------------------------------------------------------------------------------|-------|-------|-------|-------|----------------------------------|
|                     |                        |             | +5°                                                                             | +10°  | +15°  | +20°  | +25°  |                                  |
| Крапчатый<br>суслик | Харьковская<br>область | 7—10 апреля | -2,0°                                                                           |       |       |       |       | Бененсон И. А.<br>и Сивков В. В. |
|                     |                        | 12—30 июня  | -1,5°                                                                           | -1,3° | -0,5° | -0,2° | +1,0° |                                  |
|                     |                        | 5—11 июля   | -2,9°                                                                           | -2,9° | -1,0° | +0,1° | +0,7° |                                  |
| Малый<br>суслик     | Харьковская<br>область | 7—10 апреля | -3,0°                                                                           |       |       |       |       | Иванова Л. С.<br>и Сивков В. В.  |
|                     |                        | 12—30 июня  | -5,5°                                                                           | -2,4° | -1,8° | —     | -0,8° |                                  |
|                     |                        | 5—11 июля   | -7,7°                                                                           | -2,3° | -2,0° | —     | -0,8° |                                  |
| Желтый<br>суслик    | Западный<br>Казахстан  | 6—14 апреля | -2,9°                                                                           | -0,7° | -0,3° | 0°    | 0°    | Козакевич В. П.                  |
|                     |                        | 10—19 мая   | -3,7°                                                                           | -1,8° | -0,6° | -0,1° | -0,5° |                                  |
|                     |                        | 11—19 июня  | -5,3°                                                                           | -3,3° | -1,1° | -0,2° | +0,4° |                                  |
| Желтый<br>суслик    | Западный<br>Казахстан  | 10—19 июля  | д а н н ы х н е т                                                               |       |       | -1,4° | -0,6° | Козакевич В. П.                  |
|                     |                        | 6—14 апреля | -2,8°                                                                           | -1,1° | +0,2° | -0,2° | +0,7° |                                  |
|                     |                        | 10—19 мая   | -3,2°                                                                           | -2,4° | -1,2° | -0,3° | +0,2° |                                  |
| Желтый<br>суслик    | Западный<br>Казахстан  | 11—19 июня  | -5,9°                                                                           | -4,7° | -2,7° | -1,4° | -0,9° | Козакевич В. П.                  |
|                     |                        | 10—19 июля  | д а н н ы х н е т                                                               |       |       | -1,6° | -0,5° |                                  |



падении температуры ниже  $+4^{\circ}$ ,  $+5^{\circ}$ . Именно в связи с этой особенностью их реакции на охлаждение Скворцов (1955) наблюдал в сооруженных им искусственных норах определенную зависимость между состоянием зверьков и температурой среды (табл. 54). Для этих опытов он вначале охлаждал зверьков в стеклянных банках с землей, врытых на поверхности земли, вызывая у них оцепенение, а потом помещал их в норы. Наконец, приведенные ранее (табл. 9 на стр. 66) его данные о температуре воздуха в глубоких гнездовых камерах этого вида и в поверхностно устроенных «камерах спячки» (см. также рис. 29) подчеркивают вывод о наличии у этого зверька значительной стойкости к охлаждению, объясняющей активный образ его жизни в Астраханской области, в Туркмении и других районах, и в начале зимы — вплоть до декабря—января (см. табл. 6).

Из табл. 54 следует, что зверьки, помещенные в оцепеневшем состоянии в зимовочные камеры без гнездового материала (№ 4, 6 и 8), спали до конца опыта. Интересно, что 4 зверька, помещенные им в гнездовую камеру (№ 1, 3 и 7), просыпались в течение суток, так как температура в

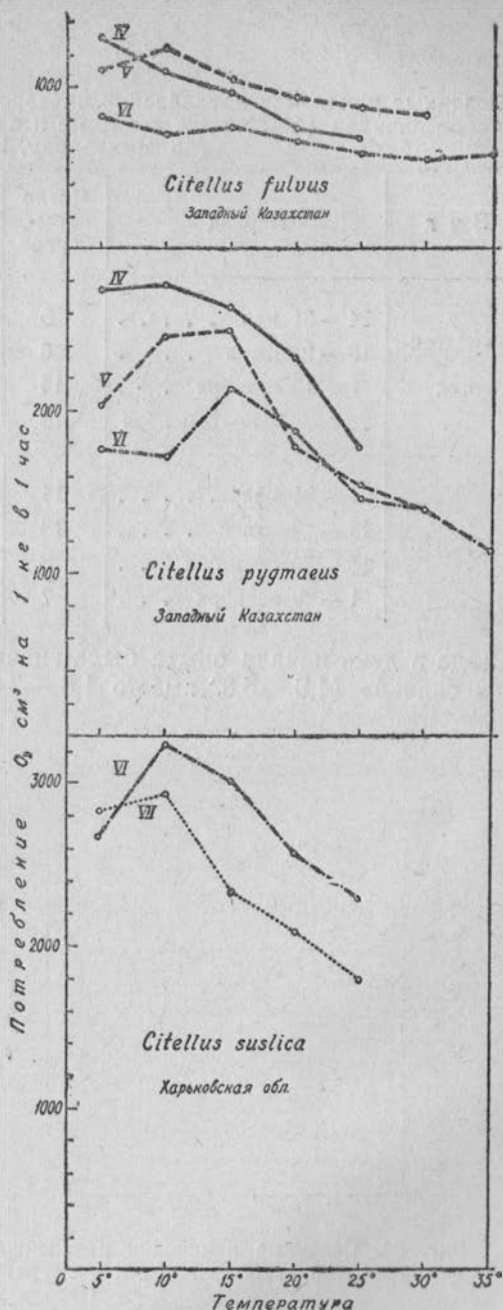


Рис. 83. Сезонные изменения интенсивности потребления кислорода сусликами при разной температуре: крапчатого (по И. А. Бененсон), малого и желтого (по В. П. Козакевичу).

Сезонные изменения потребления кислорода при разной температуре у тарбаганчиков (*Alactagulus acontion*) и емуранчиков (*Scirtopoda telum*) (по Михайлову, 1956)

| В и д       | Период                 | Число грызунов | Потребление кислорода в см <sup>3</sup> на 1 кг веса в 1 час |      |      |      |      |
|-------------|------------------------|----------------|--------------------------------------------------------------|------|------|------|------|
|             |                        |                | 5°                                                           | 10°  | 15°  | 20°  | 25°  |
| Тарбаганчик | 24 — 31 мая . . . . .  | 5              | 4280                                                         | 3776 | 3303 | 2804 | 3531 |
|             | 18 — 22 июня . . . . . | 8              | 3839                                                         | 3925 | 3230 | 1931 | 1596 |
|             | 1 — 10 октября . . . . | 14             | 3069                                                         | 2877 | 2611 | 1992 | 1874 |
|             | 28 октября — 5 ноября  | 13             | 2689                                                         | 3068 | 2015 | 2049 | 1936 |
| Емуранчик   | 24 — 31 мая . . . . .  | 14             | 4126                                                         | 3545 | 3406 | 2863 | 2931 |
|             | 18 — 22 июня . . . . . | 13             | 3857                                                         | 3938 | 3274 | 2061 | 1897 |
|             | 15 — 20 сентября . . . | 8              | 3110                                                         | 2719 | 2709 | 2035 | 1769 |
|             | 1 — 9 октября . . . .  | 7              | 2879                                                         | 2410 | 2213 | 1419 | 1401 |

гнезде в день начала опыта была значительно выше, чем в «камерах спячки» (4,8 — 6,8° вместо 1,6 — 3,0°), или погибали, как № 5.

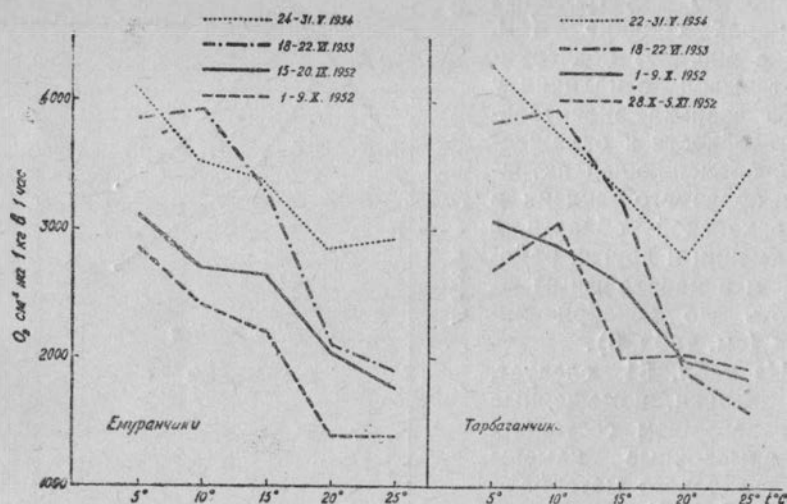


Рис. 84. Сезонные изменения интенсивности потребления кислорода тушканчиками—тарбаганчиками и емуранчиками (по В. М. Михайлову, 1956).

Самка № 2, помещенная в нору зимовочной камеры с подстилкой, проснулась только на 7-й день опыта.

Факт повышения температуры в гнездах к концу опыта

Влияние температуры на состояние тарбаганчиков в искусственных зимних норах в январе 1952 г.  
(по Г. Н. Скворцову, 1953)

| № нор | № зверьков | Пол   | Дата           | Тип камеры | Глубина камеры в см | Гнездо | Температура в камере |       | Результат                                             |
|-------|------------|-------|----------------|------------|---------------------|--------|----------------------|-------|-------------------------------------------------------|
|       |            |       |                |            |                     |        | начало               | конец |                                                       |
| 1     | 1          | самец | 2 — 3 января   | гнездовая  | 75                  | есть   | 6,0°                 | 12,6° | Проснулся 3 января                                    |
|       | —          | —     | "              | зимовочная | 42                  | нет    | 2,0°                 | 2,2°  |                                                       |
| 2     | —          | —     | 6 — 13 января  | гнездовая  | 72                  | есть   | 4,6°                 | 7,0°  | Проснулась 13 января                                  |
|       | 2          | самка |                | зимовочная | 42                  | "      | 4,0°                 | 4,6°  |                                                       |
| 3     | 3          | самка | 6 — 7 января   | гнездовая  | 70                  | есть   | 4,8°                 | 7,0°  | Проснулась 7 января                                   |
|       | 4          | самец | "              | зимовочная | 40                  | нет    | 1,6°                 | 2,0°  |                                                       |
| 4     | 5          | самец | 8 — 19 января  | гнездовая  | 75                  | нет    | 4,8°                 | 7,8°  | Найден павшим 19 января<br>Спал 19 января             |
|       | 6          | самец | "              | зимовочная | 35                  | "      | 2,0°                 | 4,6°  |                                                       |
| 5     | 7          | самец | 14 — 19 января | гнездовая  | 78                  | есть   | 5,6°                 | 6,8°  | Проснулся 15 января и не засыпал<br>Спал до 19 января |
|       | 8          | самка | "              | зимовочная | 35                  | нет    | 3,0°                 | 4,6°  |                                                       |

Г. Н. Скворцов обоснованно объясняет тем, что их глубокое расположение и наличие теплоизолирующей подстилки в гнезде ведет к сохранению тепла, выделяемого зверьками, и пробуждает их. Именно этим низким температурным порогом активности (ниже  $+4^{\circ}$ ,  $+6^{\circ}$ ) Г. Н. Скворцов и объясняет сооружение тарбаганчиками поверхностных «камер спячки» и отсутствие в них гнездового материала.

К другой, крайней группе зимоспящих млекопитающих, у которых даже незначительное понижение температуры воздуха в летний период влечет за собой впадение в оцепенение, относятся, очевидно, виды сусликов, впадающие в летнюю спячку. В экспериментах, посвященных изучению этого явления у малого и желтого сусликов (Калабухов, 1929), показано значение этого сочетания понижения температуры с питанием сухим кормом (см. табл. 55).

К этим особенностям зависимости разных групп животных, впадающих в оцепенение, от температуры среды мы вернемся в дальнейшем, обсуждая вопрос о возникновении спячки как одного из весьма совершенных приспособлений к неблагоприятным условиям существования.

Предположение о том, что низкая температура является основной причиной зимней спячки, отнюдь не опровергается впадением в летнюю спячку многих видов животных.

Удалось установить, что в каждом отдельном случае летней спячки оцепенение животных вызывается влиянием какого-либо одного или нескольких факторов внешней среды, действующих и при относительно высокой температуре, в частности, высыханием среды, в которой обитают животные, — воды, грунта, растительности или высыханием пищи. Таким образом, существование других причин, вызывающих состояние оцепенения при сравнительно высокой температуре, не опровергает того, что при охлаждении спячка вызывается влиянием одного температурного фактора.

### Отсутствие или высыхание корма

Отсутствие корма может также играть очень важную роль в вызывании спячки. При отсутствии пищи некоторые животные впадают в спячку даже тогда, когда температура воздуха выше  $+10^{\circ}$ ,  $+12^{\circ}$ . Точно так же при более низкой температуре голодающие животные впадают в спячку быстрее, чем животные, получающие корм. Так, например, Симпсон (1912), давая суркам, содержащимся в течение зимы в искусственных норах (глубиной около 1,5 м), свежий корм (клевер, морковь, зерно, яблоки), наблюдал, что эти зверьки почти всю зиму были активны, несмотря на то что температура воздуха понижалась иногда значительно ниже  $0^{\circ}$ .

Опыты Джонсона (1929, 1930), проведенные с 228 сусликами при температуре воздуха ниже  $+15^{\circ}$ , показали, что 114 из них,

получавшие все время свежий корм, долго не впадали в спячку и находились в оцепенении в среднем всего в течение 13% времени опытов, в то время как 114, не получавших пищи, быстро засыпали и спали в течение 42,4% времени опытов.

Прекрасным примером зависимости впадения в оцепенение от отсутствия пищи может служить зимний сон бурого медведя. В условиях зоосадов и зоопарков, получая корм, этот зверь никогда не засыпает на зиму. Точно так же и в естественных условиях наличие случайных запасов корма (павшая корова или лошадь, несжатые посевы зерновых, заросли ягод) надолго задерживает засыпание медведя, нашедшего эту пищу.

Переходя к описанию внешних причин, вызывающих оцепенение при относительно высокой температуре среды в условиях летней спячки, мы можем отметить две основных группы факторов, связанных с наступлением засухи. Первая — высыхание той среды, в которой живут животные, действующее на организм животного в целом. Так действует высыхание мелких водоемов на простейших и коловраток, высыхание мхов и других растений — на живущих в них тихоходок, коловраток и угриц, высыхание речек и других водоемов — на рыб и некоторых земноводных, и, наконец, низкая влажность воздуха и почвы — на наземных моллюсков, земноводных и пресмыкающихся.

Вторая — это уменьшение содержания воды в пище. Этот своеобразный механизм вызывания летней спячки, повидимому, встречается только у пресмыкающихся и млекопитающих. Наблюдения в природе показали, что высыхание растений, служащих пищей, вызывает летнюю спячку у растительноядных животных — у степных черепах и у многих видов сусликов в Советском Союзе и в Северной Америке. В 11 опытах, проведенных нами при температуре воздуха от  $+12$  до  $+22^\circ$ , в каждом из которых было по два суслика, — один, получавший влажный корм (зерно и белый хлеб, размоченный в воде), и другой, кормившийся той же пищей в высушенном виде, — животные, получавшие сухой корм, впали в спячку, в то время как контрольные оставались бодрствующими (Калабухов, 1929). Точно так же в одном из опытов, проведенных Джонсоном (1931) при температуре воздуха от  $+10$  до  $+15^\circ$ , девять сусликов, получавших сухой корм, впали в спячку в среднем через 3,8 дня, в то время как 9 других, кормившихся влажной пищей, заснули в среднем через 8,3 дня.

Повидимому, такое же подсыхание корма имело место в случаях, когда некоторые авторы (Манджили, 1807, Бертольд, 1837) наблюдали спячку у соев летом при температуре  $+15^\circ$ ,  $+20^\circ$ .

Останавливаясь на внешних причинах, вызывающих оцепенение животных летом, необходимо подчеркнуть, что представление о том, что летняя спячка вызывается повышением температуры воздуха до  $+25^\circ$ ,  $+35^\circ$ , неправильно. Все те животные, которые впадают в летнее оцепенение, обычно прячутся в ил водоемов, в почву или



в глубокие норы, где температура никогда не повышается так сильно. Более того, опыты, проведенные с сусликами, показали, что у этих млекопитающих кормление сухим кормом вызывает спячку только при температуре ниже  $+22^{\circ}$ . В опытах, проведенных при температуре воздуха от  $+22$  до  $+36^{\circ}$ , ни один из сусликов, получавших сухой корм, не впал в спячку. Влияние температуры воздуха на впадение в летнюю спячку ясно выражено данными, приведенными в табл. 55.

Таблица 55

Продолжительность пребывания малых сусликов, получавших сухой корм в состоянии бодрствования и спячки при разной температуре в процентах (по Калабухову, 1929) <sup>1</sup>

| Состояние                         | Температура опытов           |                              |                              |
|-----------------------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|
|                                   | от $+12$<br>до $+16^{\circ}$ | от $+16$<br>до $+22^{\circ}$ | от $+22$<br>до $+28^{\circ}$ |
| Бодрствование . . . . .           | 39                           | 48                           | 92                           |
| Промежуточное состояние (вялость) | 16                           | 35                           | 8                            |
| Спячка . . . . .                  | 45                           | 17                           | 0                            |

Мы видим, что при температуре воздуха от  $+12$  до  $+16^{\circ}$  продолжительность бодрствования перед засыпанием составляла всего 39 %, в то время как при  $+16^{\circ}$ ,  $+22^{\circ}$  эта величина равнялась 48 %. Наконец, при  $22-28^{\circ}$  суслики вообще не засыпают. Поэтому продолжительность периода спячки при температуре  $+16^{\circ}$ ,  $+12^{\circ}$  была максимальной. Точно так же Уэд (Wade, 1930), ставя опыты кормления сусликов сухим кормом летом, не получил у них состояния спячки.

Наконец, в свете данных, приведенных выше, при обсуждении вопроса о значении температуры среды как внешней причины зимней спячки животных необходимо не забывать о сезонных изменениях в организме, очевидно, не безразличных и для впадения в оцепенение под влиянием высыхания субстрата или пищи.

К сожалению, Исаакян и Фельбербаум (1949), проводя в течение 10 дней свой единственный опыт с тремя желтыми сусликами с целью вызвать у них летнюю спячку кормлением сухой пищей (зерно, кукуруза и пшеница), не указывают, в какое время года они проводили этот опыт. Но указание этих авторов, что все исследования с желтыми сусликами были предприняты в начале мая 1947 г., позволяет предположить, что неудача опыта связана именно с недостаточной подготовленностью зверьков к впадению в оцепенение. Тем не менее и в этом опыте температура тела у трех подопытных сусликов была ниже, чем у трех, получавших влажный корм (от  $33,3$  до  $33,8^{\circ}$  вместо  $35,5-36,1^{\circ}$ ).

<sup>1</sup> Общая продолжительность опытов при данной температуре принимается за 100 %.

В других опытах, давая сусликам сухую пищу с целью определения ее влияния на уровень содержания аскорбиновой кислоты в крови, Исаакян и Фельбербаум (1949) наблюдали, что «животные, потреблявшие сухие семена, были менее активны, вялы и даже не свистели».

Наши опыты были проведены зимой 1927—1928 гг., в ноябре — марте, когда организм грызунов был подготовлен к впадению в оцепенение, и завершены к началу апреля (Калабухов, 1929).



Рис. 85. Зависимость содержания аскорбиновой кислоты у желтых сусликов в крови перед спячкой от степени их упитанности и от рода пищи (по Исаакян и Фельбербаум, 1949).

Надо указать, что наблюдения Исаакян и Фельбербаум (1949) несомненно объясняют причину затруднений, возникающих при экспериментальном получении летней спячки у зимоспящих грызунов. Вслед за Кратиновым, Мориной, Решетниковой и Торбиной (1947), установившими, что у малых сусликов перед спячкой происходит накопление аскорбиновой кислоты в организме (см. рис. 65), Исаакян и Фельбербаум (1949) обнаружили, что в естественных условиях, т. е. при питании степными растениями, в крови желтых сусликов удается обнаружить также значительное содержание витамина С. При этом в крови упитанных грызунов — весом от 700 до 1000 г — его значительно больше, чем у накопивших недостаточные жировые резервы — весом от 300 до 500 г. Наконец, еще меньше аскорбиновой кислоты содержится в крови у грызунов, родившихся в этом году — весом от 150 до 300 г (см. рис. 85).

При кормлении сусликов в неволе как влажной, так и сухой пищей это накопление витамина С, характерное для подготовки к спячке, вероятно, не только приостанавливается; более того, его уровень, видимо, понижается. Кормление части грызунов свежими листьями клевера, люцерны и осоки, т. е. пищей, содержащей значительное количество витамина С, в меньшей степени отражалось на падении уровня его содержания в крови, в то время как у

сусликов, получавших только зерно, этот показатель снижался более чем в два раза (рис. 85).

Видимо, для успешного воспроизведения явления летней спячки у сусликов их надо кормить сухой травой, богатой витамином С, а не зерном, где аскорбиновая кислота не содержится.

Напомним, что, по данным Исаакян и Фельбербаум (1949), содержание аскорбиновой кислоты в листьях клевера и других растений, которыми кормили зверьков, было в начале мая равно 16 мг%; даже при снижении его до 8,9 мг% в июне поедание этого корма в сухом виде, вероятно, могло способствовать поддержанию «готовности» организма к впадению в оцепенение.

### Газовый состав воздуха

Из внешних причин, также вызывающих впадение млекопитающих в состояние оцепенения, необходимо указать на ограничение доступа кислорода. Впервые внимание на это явление обратил Поль Бэр (1870), наблюдавший быстрое впадение в спячку сони при температуре воздуха  $+12^{\circ}$ , после того как зверек был помещен в закрытый стеклянный сосуд, в котором также находился раствор, поглощавший углекислоту. Джайа (1940), уменьшая атмосферное давление и тем самым понижая давление кислорода, вызвал спячку у европейских сусликов. При этом, как и в наших опытах с сухим кормом, вызвать спячку понижением атмосферного давления до 470—240 мм ртутного столба удастся лишь при температуре ниже  $20^{\circ}$  ( $18-12^{\circ}$ ); при более высокой температуре, приближающейся к зоне «нейтральной температуры» суслика (около  $28^{\circ}$ — $30^{\circ}$  и далее), вызвать спячку недостатком кислорода не удастся. Этот результат вполне понятен, если учесть приведенные выше данные о том, что у сусликов в активном состоянии, как и у других гомойотермных животных, понижение температуры в определенных пределах (до  $+10^{\circ}$ ,  $+15^{\circ}$ ) вызывает увеличение потребления кислорода и теплообразования. Следует предполагать, что в опытах Джайа лишь сочетание понижения температуры и недостатка кислорода влекло за собой нарушение этой терморегуляторной функции. При высокой же «нейтральной температуре», когда интенсивность обмена и теплообразования сведены к минимуму, недостаток кислорода не вызывает таких последствий.

Несомненно также, что спячка может быть вызвана у животных накоплением в окружающем их воздухе углекислоты. Дюбуа (Dubois, 1896), давая вдыхать суркам смесь воздуха, в которой содержалось около 45% углекислоты, также получил впадение этих животных в оцепенение. Джонсон (1930), поместив 108 сусликов на ледник в банках, имевших для вентиляции лишь несколько небольших отверстий в крышке, наблюдал у них впадение в спячку через 19% времени, в течение которого велись опыты. В то же время 108 контрольных животных, помещенных в открытых проволочных

клетках, заснули лишь через 49% времени опыта. Но так как в естественных условиях это ограничение доступа воздуха начинается уже тогда, когда животное закроет вход в нору, т. е. уже начнет готовиться к спячке, то нужно предполагать, что эта причина имеет в естественных условиях лишь второстепенное значение. Только для горных видов зимоспящих животных сочетание низкой температуры с пониженным давлением в осенний период может быть важным фактором, влияющим на сроки их залегания в оцепенение.

## С в е т

Среди других изменений во внешней среде, происходящих в естественных условиях по сезонам, крайне важную роль в подготовке организма к спячке играет начинающееся с конца июня сокращение продолжительности дня. Это изменение длительности периода дневного освещения вызывает у многих видов рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих подавление половой деятельности и, наоборот, увеличение продолжительности дня весной влечет за собой восстановление воспроизводительной функции. Хорошо изучен и физиологический механизм этого влияния; через органы зрения и нервную систему свет влияет на одну из желез внутренней секреции — на гипофиз, гонадотропный гормон которого в свою очередь влияет на половые железы. Как установлено исследованиями физиологов и эндокринологов, гипофиз также регулирует и деятельность щитовидной железы, определяющую интенсивность обмена веществ и терморегуляции.

Стир и Тейлор (1939) показали, например, что такие отличия «зимних» и «летних» лягушек, как верхний предел температуры для деятельности сердца ( $26-27^{\circ}$  для «зимних» вместо  $35^{\circ}$  для «летних»), можно изменить инъекциями экстракта гипофиза. Вызывая овуляцию, эти инъекции также повышают летальный порог для сердца «зимних» лягушек до  $31-38^{\circ}$ , так же, как это вызывает прямое введение тироксина. Смит (1950) установил, что у лягушек одновременно с изменениями половых желез по сезонам происходят также закономерные сдвиги уровня сахара в крови и запасов жира и гликогена в тканях. Незнание этих особенностей «зимних» и «летних» лягушек привело Хольцапфель (1937) к ошибочному выводу о независимости их циклики от внешних условий.

До последнего времени специальных экспериментов по изучению длительного влияния света и темноты на зимоспящих животных не производилось, если не считать кратковременных, всего в течение нескольких дней, опытов Джонсона (1930). На его эксперименты с сусликами показали, что получавшие избыток пищи и затемняемые зверьки находились в спячке дольше, чем те, которые оставались на свету (24,4% времени опыта по сравнению с 18,6% в одном и 15,2% по сравнению с 10,4% в другом опыте).

Поэтому в предыдущем издании этой книги мы указали (стр. 157), что «Экспериментальное изучение роли света как одного



из факторов, определяющих циклику зимоспящих животных, является несомненно насущной задачей ближайшего времени». Мы склонны были предполагать, что «эти исследования позволят понять не только механизм подготовки животных к спячке, но и ряд других интересных явлений, как, например, крайне своеобразное и широко распространенное состояние диапаузы» (Калабухов, 1946).

За годы, истекшие со времени выхода второго издания «Спячки животных», на кафедре экспериментальной экологии Харьковского государственного университета был выполнен ряд исследований в этом направлении.

М. А. Бескровный (1952) изучил влияние длительного (по сравнению с естественной сменой дня и ночи) содержания в темноте в сочетании с низкой ( $+5^{\circ}$ ,  $+10^{\circ}$ ) и высокой ( $+20^{\circ}$ ,  $+23^{\circ}$ ) температурой на интенсивность обмена веществ у озерных лягушек (*Rana ridibunda*) в летний период (24 июня — 30 августа). Взяв в качестве показателя интенсивность потребления кислорода и определяя ее величину у лягушек, содержавшихся в течение часа при  $+5^{\circ}$ ,  $+15^{\circ}$  и  $+25^{\circ}$ , Бескровный (1952) установил, что земноводные, содержавшиеся в условиях высокой температуры и темноты в течение 7—25 дней, потребляли кислорода при 25 и  $15^{\circ}$  больше, чем содержавшиеся в условиях естественного освещения. При охлаждении же их до  $+5^{\circ}$  газообмен у них подавлялся в большей степени, чем у контрольных (табл. 56).

Таблица 56

**Влияние пребывания в темноте при высокой и низкой температуре на потребление кислорода лягушками (*Rana ridibunda*) при температуре  $5^{\circ}$ ,  $15^{\circ}$  и  $25^{\circ}$  (по Бескровному, 1952)**

| Условия содержания       |                   | Потребление кислорода в $\text{см}^3$ на 1 кг в 1 час |              |              |
|--------------------------|-------------------|-------------------------------------------------------|--------------|--------------|
| Освещение                | Температура       | $5^{\circ}$                                           | $15^{\circ}$ | $25^{\circ}$ |
| Темнота . . . . .        | $5 - 10^{\circ}$  | 39,2                                                  | 68,9         | 77,0         |
| Естественное освещение . | $5 - 10^{\circ}$  | 35,4                                                  | 59,8         | 101,0        |
| Темнота . . . . .        | $20 - 23^{\circ}$ | 76,6                                                  | 100,3        | 104,1        |
| Естественное освещение . | $20 - 23^{\circ}$ | 88,4                                                  | 92,7         | 100,4        |

Это говорит о том, что отсутствие света в сочетании с высокой температурой способствует подавлению жизнедеятельности земноводных в случае их последующего охлаждения.

Таким же был результат влияния темноты в условиях, сходных с зимовкой — при низкой температуре ( $+5^{\circ}$ ,  $+10^{\circ}$ ). Лягушки, содержавшиеся в этих условиях, потребляли кислорода при низкой



температуре также несколько больше, чем контрольные (39,2 вместо 35,4 см<sup>3</sup> на 1 кг в 1 час). Однако автор склонен объяснить этот результат влиянием освещения лягушек во время опытов в респирационной камере и обращает внимание на то, что при высокой температуре (+25°) у животных, содержавшихся без света, этот показатель был также значительно ниже (77,0 по сравнению со 101,0 для контроля).

Несомненность существенного влияния отсутствия света, особенно ясно выраженная при графическом анализе полученных этим автором данных (рис. 86) очевидна, даже если отказаться от предположения Бескровного (1952) о значении влияния света в момент

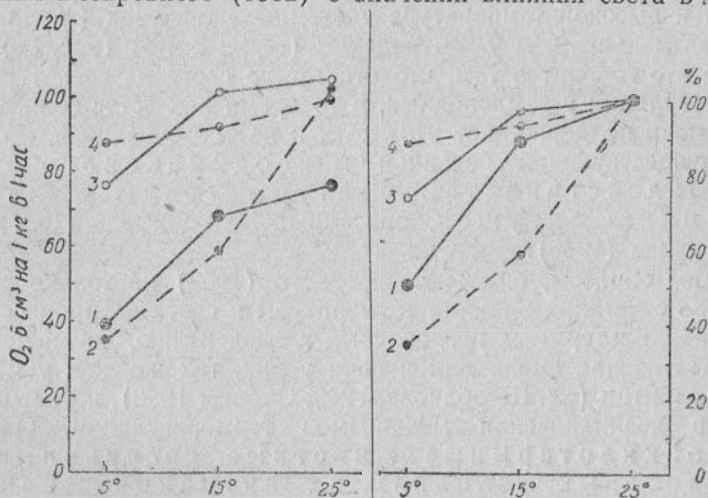


Рис. 86. Влияние содержания лягушек в летний период в темноте при 5—10° (1) и 20—23° (3); и в условиях естественного освещения при 5—10° (2) и 20—23° (4) на потребление кислорода при разной температуре (по Бескровному, 1952).

Слева — в см<sup>3</sup>, справа — в %.

постановки опыта в респирационной камере. Если сравнить данные абсолютных изменений величины потребления кислорода (в см<sup>3</sup> на 1 кг в 1 час) на левой стороне рисунка, то можно убедиться в том, что лягушки после длительного содержания при естественных условиях освещения, но при низкой и высокой температуре (серии 2 и 4), при летней температуре (+25°) потребляли одинаковое количество кислорода. При понижении же температуры до +15° влияние этого длительного содержания при низкой и высокой температуре ясно отражается на интенсивности дыхания, будучи особенно сильно выражено при +5° (рис. 86).

Наоборот, у животных, содержавшихся длительный срок при низкой и высокой температуре, но в темноте (серии 1 и 3), различие в интенсивности потребления кисло-

рода выражено одинаково при всех условиях опыта — при 5, 15 и 25°.

Из этих данных следует, что при чередовании дня и ночи в летний период влияние света поддерживает в действии терморегуляторные механизмы у земноводных, в то время как у животных, содержащихся в темноте, организм значительно в большей степени зависит от влияния температуры среды.

Если выразить потребление кислорода у всех подопытных земноводных при 25° за 100%, то это различие становится еще более очевидным. Различие в интенсивности потребления кислорода при охлаждении до 5° в зависимости от пребывания их перед этим при низкой и высокой температуре у «темных» лягушек (серии 1 и 3) в 2 раза меньше, чем у контрольных (серии 2 и 4) (рис. 86).

Все это говорит о том, что отсутствие света нарушает реакцию терморегуляции у земноводных, в то время как естественная смена дня и ночи поддерживает этот хотя и не совершенный, но несомненно существующий механизм неодинакового ответа на воздействие температуры среды у «летних» и «зимних» лягушек, описанный Хольцшпфель (1937) и Кожанчиковым (1948).

Таким образом, опыты Бескровного (1952) не только вскрыли значение сочетания влияния температуры и света на процесс подготовки пойкилотермных позвоночных к оцепенению, но и показали, что естественная смена дня и ночи у них, так же как у млекопитающих и птиц (см. Щербакова, 1949, Слоним 1952), играет важную роль в возникновении механизмов терморегуляции. Очевидно, что пойкилотермные животные воспринимают в естественных условиях их активной жизнедеятельности, т. е. весной и летом, тепло всегда одновременно со светом и, наоборот, — низкую температуру — с темнотой.

Поэтому, в соответствии с представлениями, обоснованными учением И. П. Павлова об условных раздражителях, следует ожидать, что и реакции животных на смену света и темноты будут носить характер терморегуляции. Изменение соотношения длительности дня и ночи в конце лета и осенью неминуемо влечет за собой нарушение этих терморегуляторных механизмов и подготовку животных к впадению в спячку.

Влияние света на сезонные изменения в организме зимоспящих млекопитающих грызунов, крапчатых сусликов (*Citellus suslica*) — под руководством автора этой книги было изучено Г. Т. Герасименко (1950). 36 грызунов этого вида содержались в разное время года — весной (апрель — май) и осенью (август — сентябрь) при обычной температуре помещения +15°, +20°, но при разных условиях освещения. Одна серия содержалась при естественной смене дня и ночи, а вторая — при укороченном до 8 часов «зимнем» дне. Грызуны получали в изобилии зерно, морковь и траву.

Такое изменение условий освещения прежде всего отразилось на активности сусликов (см. рис. 87). Поэтому при относительно высокой температуре и коротком «зимнем» дне, будучи мало активными, зверьки меньше питались и медленно прибавляли в весе. Так, за месяц, с 6 августа по 7 сентября, у 7 подопытных сусликов прибавление в весе составляло в среднем всего 9,1%, в то время как у 6 контрольных, содержащихся при естественном освещении, — 21,3%.

О влиянии изменения длительности дня на интенсивность обмена веществ говорят данные Герасименко (1950) о потреблении кислорода подопытными и контрольными грызунами (табл. 57).

Данные табл. 57 говорят о том, что содержание сусликов весной при температуре воздуха, обычной для этого периода, но при «зимних» условиях освещения в течение месяца резко понижает интенсивность обмена веществ у них при  $+15^{\circ}$ ,  $+25^{\circ}$ .

В опытах, проведенных Герасименко в августе, эта разница оказалась еще более значительной. Контрольные грызуны потребляли при  $25^{\circ}$  в среднем  $1596,6 \text{ см}^3$  кислорода на 1 кг в 1 час, т. е. значительно ниже, чем «весенние» зверьки, как и следовало ожидать, исходя из данных Бененсон, Прокофьевой, Козакевича и Михайлова о сезонных изменениях

интенсивности потребления кислорода у зимоспящих грызунов (см. стр. 200—201). Но подопытные суслики, содержащиеся в условиях «зимнего», 8-часового дня, еще больше уменьшили интенсивность потребления кислорода, — до  $1220 \text{ см}^3$  на 1 кг в 1 час, или потребляли только 76,4% по сравнению с контролем.

Эти опыты со всей очевидностью говорят о том, что происходящее в естественных условиях в конце лета и осенью сокращение длительности дня играет, очевидно, крайне важную роль в подго-

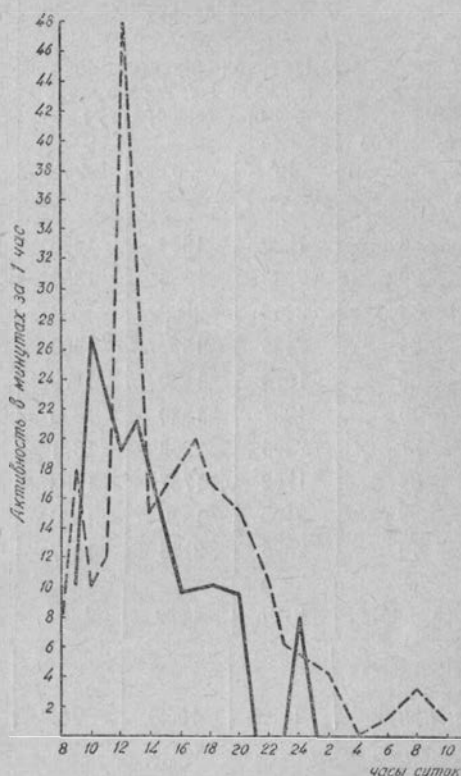


Рис. 87. Влияние «зимнего» дня (8 часов) на активность крапчатых сусликов в летний период (по Герасименко, 1950). Пунктир — естественное освещение, сплошная линия — 8-часовой день.

Потребление кислорода кропчатыми сусликами после содержания их в течение месяца при разной длительности светового дня (по Герасименко, 1950)

(апрель — май, суслики-самцы)

| 8-часовой день                           |                                                                                    |       |      | Естественное освещение |                                                                                    |       |       |
|------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------|-------|------|------------------------|------------------------------------------------------------------------------------|-------|-------|
| №№<br>сусликов                           | Потребление кислорода<br>в см <sup>3</sup> на 1 кг веса в 1 час<br>при температуре |       |      | №№<br>сусликов         | Потребление кислорода<br>в см <sup>3</sup> на 1 кг веса в 1 час<br>при температуре |       |       |
|                                          | 15°                                                                                | 20°   | 25°  |                        | 15°                                                                                | 20°   | 25°   |
| 28                                       | 1929                                                                               | 1821  | 1476 | 18                     | 1902                                                                               | 1500  | 1289  |
| 29                                       | 2325                                                                               | 1955  | 1356 | 19                     | 2657                                                                               | 2468  | 2217  |
| 33                                       | 2443                                                                               | 2082  | 1054 | 20                     | 2061                                                                               | 1995  | 1795  |
| 34                                       | 2466                                                                               | 1860  | 1400 | 21                     | 2286                                                                               | 2213  | 19*2  |
| 35                                       | 1573                                                                               | 1440  | 1379 | 22                     | 1300                                                                               | 2000  | 1800  |
| 36                                       | 1997                                                                               | 1840  | 1690 | 23                     | 2790                                                                               | 1850  | 1665  |
| 37                                       | 2293                                                                               | 2268  | 1371 | 24                     | 2336                                                                               | 1716  | 1545  |
| 38                                       | 1762                                                                               | 1737  | 1293 | 25                     | 2343                                                                               | 2019  | 1794  |
| 39                                       | 2100                                                                               | 1840  | 1526 | 26                     | 1463                                                                               | 1449  | 1304  |
| 40                                       | 2325                                                                               | 2146  | 1517 | 27                     | 1511                                                                               | 2842  | 2558  |
| средние . .                              | 2121                                                                               | 1899  | 1406 |                        | 2245                                                                               | 2005  | 1796  |
| в процентах<br>для контро-<br>ля при 25° | 118,1                                                                              | 105,8 | 78,2 |                        | 125,0                                                                              | 111,6 | 100,0 |

товке организма зимоспящих млекопитающих к впадению в оцепенение.

Опыты М. А. Бескровного и А. А. Благоверовой (в печати), проведенные на обширном материале в несколько сот сусликов в разные сезоны года с целью изучить влияние условий освещения на половой цикл этих грызунов, подтвердили справедливость выводов Герасименко (1950).

Наконец, Шкреб (Škreb, 1954) перенеся находившихся в спячке летучих мышей (рыжих вечерниц — *Nyctalus noctula*) 6 марта в помещение, где температура воздуха колебалась около 20°, наблюдал у них яркую зависимость восстановления полового цикла от условий освещения. Из 8 самок содержавшихся здесь в полной темноте, исследованных на 4-й—15-й дни после переноса в теплое помещение, овуляция была обнаружена лишь у одного зверька, в то

время как у всех семи самок, содержащихся при той же температуре, но при естественном освещении, наблюдалась овуляция.

Так, исследования этих авторов, выполненные как на пойкилотермных позвоночных (лягушки), так и на зимоспящих млекопитающих (суслики и летучие мыши), показали бесспорное значение восприятия этими животными влияния тепла одновременно с воздействием света и, наоборот, понижения температуры — вместе с темнотой.

Тем самым была подтверждена бесспорная необходимость подхода к изучению явлений и внешних причин спячки животных на основе учения И. П. Павлова об условных сигнальных внешних раздражителях.

На это указывали К. М. Быков и А. Д. Слоним (1949) в своей обобщающей статье о кортикальных механизмах физиологии «времени» в организме животных, а также автор этой книги при освещении вопроса о периодических явлениях в жизни животных (Калабухов, 1948).

Нет сомнения, что эти сезонные изменения сочетания влияния света и темноты и высокой и низкой температуры определяют замечательные периодические изменения в терморегуляции у некоторых пойкилотермных животных, зимоспящих и гомойотермных млекопитающих (вероятно, и птиц), о чем говорит сопоставление приведенных выше данных Кожанчикова (1948) и Бескровного (1952) для земноводных; Бененсон, Ивановой, Сивкова, Козакевича, Михайлова и Герасименко (1950) и Щегловой (1953), — для зимоспящих и Слонима и Безуевской (1940), Слонима и Щербаковой (1949), Соколова (1949), Калабухова (1951, 1953), Калабухова, Ладыгиной и Майзелис (1951), Ладыгиной (1952), Волчанецкой (1953), Исаакян и Акчурина (1953), Калабухова и Прякина (1954) — для не впадающих в спячку млекопитающих.

Вероятных путей этого сочетания воздействия света, температуры и некоторых других внешних условий мы подробно коснемся в заключительной части этой главы, характеризуя особенности животных, обладающих способностью впадать в оцепенение.

### **Диапауза и ее отличие от спячки**

Заканчивая этот обзор внешних причин, вызывающих спячку, необходимо остановиться на явлении, которое иногда смешивается со спячкой и которое может быть легко от нее отграничено — на диапаузе. Мы уже отмечали ранее, что в противоположность спячке диапауза — временное угнетение жизненных процессов, резкое замедление развития — происходит под влиянием внешних условий на одной из стадий, предшествующих той, на которой протекает диапауза. Для того чтобы осветить это основное и важное отличие двух явлений, приведем некоторые примеры. Ряд видов насекомых зимует на стадии яйца, личинки или куколки.



У некоторых из них эта зимовка, сопровождающаяся временной остановкой развития, представляет собой пример спячки, вызванной действием внешних условий. Если эти яйца, личинки или куколки с осени поместить в теплое помещение, они будут нормально развиваться и расти в течение зимы. Примером такой зависимости процесса развития от внешних условий может служить остановка зимой развития личинок кобылки (*Chortophaga viridifasciata*) (см. рис. 48). Но в других случаях, помещая яйца, личинок или куколок насекомых с осени в тепло, все же не удается вызвать у них рост и продолжение развития. Примеры такого рода — диапауза у тутового и дубового шелкопрядов — этих полезных видов бабочек, гусеницы которых, соорудив кокон при окукливании, выделяют тончайшую шелковую нить — сырье для производства шелка.

У тутового шелкопряда (*Bombyx mori*) зимовка происходит на стадии яйца (грены), которую самки откладывают осенью, погибая после этого.

Эти яички, отложенные осенью, не развиваются, даже если их поместить в тепло. Только после выхода из них весной гусениц, завершения развития последних до куколки и вылета из них бабочек бивольтинные породы тутового шелкопряда дают первое, весеннее поколение. Грена, отложенная весной этими бабочками, быстро развивается и дает гусениц второго поколения, полученные от которых бабочки уже кладут диапаузирующие, зимующие яйца. Другие породы тутового шелкопряда дают лишь одно поколение, т. е. яйца, отложенные бабочками весной, развиваются не в этом году, а только после зимовки (моновольтинные формы).

У китайского дубового шелкопряда (*Antheraea pernyi*) диапауза происходит на стадии куколки. Перезимовавшие куколки дают бабочек, грена которых развивается без задержки. Вышедшие из яиц гусеницы кормятся на листьях дуба, окукливаются и из коконов этого весеннего поколения вылетают бабочки, которые также откладывают развивающиеся нормально яички. Но гусеницы второго поколения превращаются уже в куколок, которые не развиваются осенью, даже если их содержать при оптимальных условиях (см. Золотарев, 1938, 1947, Миляев и Сидорченко, 1947).

Наконец, уссурийский дубовый шелкопряд (*Antheraea jamatai ussuriensis*), развитие и диапауза которого изучены в отделе экологии Института биологии Харьковского государственного университета В. Г. Шахбазовым (1950, 1952, 1953), как и тутовый шелкопряд, зимует на стадии яйца, но дает только одно поколение в год.

На рис. 88 мы приводим данные Шахбазова (1952, 1953) об изменении интенсивности потребления кислорода во время летнего развития у грены китайского дубового шелкопряда, не имеющего диапаузы, и уссурийского, у которого развитие завершается на 11-й день и переходит в диапаузу, тянущуюся несколько месяцев.

Вскрывая грену уссурийского дубового шелкопряда после этой приостановки развития, Шахбазов обнаружил, что в оболочке находится уже сформировавшаяся гусеница, которая диапаузирует, будучи готовой к выходу из яйца.

Сходна с диапаузой грены уссурийского шелкопряда остановка эмбрионального развития у прямокрылого — кобылки (*Melanoplus differentialis*), которая в естественных условиях откладывает яйца осенью, и выход личинок из них наблюдается только весной. Если

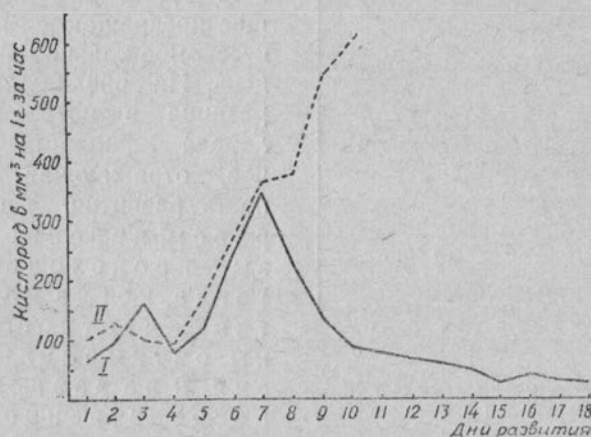


Рис. 88. Потребление кислорода диапаузирующей греной уссурийского дубового шелкопряда (сплошная линия) и развивающейся без диапаузы греной китайского дубового шелкопряда (пунктир) (по Шахбазову, 1952, 1953).

взять и поместить только что отложенные яйца при оптимальной для развития этих насекомых температуре ( $+25^{\circ}$ ), то в течение первых трех недель яйца будут развиваться, но затем развитие останавливается и только через 50—60 дней продолжается снова, оканчиваясь выходом личинки из яйца. Это удивительное явление остановки развития, несмотря на неизменность внешних условий, прекрасно отражает данные о потреблении кислорода яйцами *Melanoplus differentialis* (рис. 89).

Для сравнения нами дана также кривая потребления кислорода при развитии яйцами вида, не имеющего диапаузы, — *Chortophaga viridifasciata* также при температуре  $+25^{\circ}$ .

Сходство с развитием тутового шелкопряда наблюдается при развитии личинок осы (*Sceliphron caementarium*) (рис. 90). Осы этого вида откладывают яйца в течение периода с июля по сентябрь. При этом личинки, вышедшие из яиц, отложенных в июне—июле, не проходят периода диапаузы, быстро развиваются и в течение 19—25 дней превращаются во взрослое насекомое. Личинки,

вышедшие из яиц, отложенных осенью (август—сентябрь), не успевают развиваться и зимуют на этой стадии. Оказалось, что если помещать яйца обоих типов в оптимальные условия развития (температура  $+28^{\circ}$ ), то эта разница сохраняется. Личинки первого типа при этих условиях развиваются в течение 25 дней, в то время как диапаузирующие превращаются во взрослое насекомое только на 110—115-й день. На рис. 90 изображена разница в потреблении кислорода личинками обоих типов, отражающая интенсивность развития. Таким образом, явление диапаузы происходит даже тогда, когда для развития животного созданы оптимальные условия, и не зависит от непосредственного действия внешней среды в данный момент.

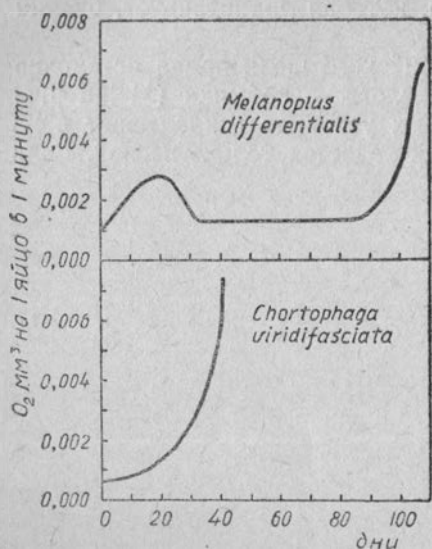


Рис. 89. Потребление кислорода яйцами кобылок (*Melanoplus differentialis* и *Chorotopha viridifasciata*) при  $+25^{\circ}$  (по Бодину, 1932).

Ныне твердо доказано, что диапауза вызывается влиянием внешней среды на насекомых на стадии, предшествующей этой остановке развития; например, для яйца — условиями, воздействующими на организм самки, для куколки — условиями существования личинки. Бесспорно, что внешние условия могут влиять на диапаузу двумя путями. В первом случае содержание диапаузирующих стадий насекомых при высокой температуре несколько сокращает длительность периода диапаузы или даже устраняет ее совсем. Это явление наблюдали у осы (*Sceliphron caementarium*). В естественных

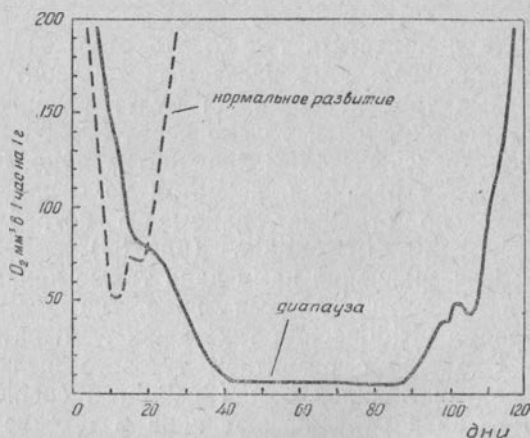


Рис. 90. Потребление кислорода личинками осы (*Sceliphron caementarium*) при нормальном развитии и в состоянии диапаузы (по Бодину, 1932).

условиях личинки начинают развиваться весной, однако если их содержать при  $28^{\circ}$  с осени или в начале зимы, развитие происходит быстрее, и уже к середине зимы они превращаются во взрослых насекомых. Но это наблюдение только говорит о том, что обычно в естественных условиях в период оцепенения зимой диапаузирующих насекомых замедление их развития связано не только с фактором, вызывающим диапаузу, но и с действием понижения температуры, т. е. с впадением в спячку. Период диапаузы сокращается или устраняется, если содержать насекомых при температуре значительно более высокой, чем оптимальная. Такое сокращение наблюдал у ос Бодин (1932) при  $+28^{\circ}$ ,  $+35^{\circ}$ , а затем Астауров (1943) у шелкопрядов (тутового, кольчатого, непарного и античного); им удалось полностью устранить диапаузу шелкопрядов при  $+44^{\circ}$ ,  $+60^{\circ}$ . При этом, естественно, диапауза прерывается лишь при кратковременной экспозиции; при более длительной наступает смерть от перегрева.

Наконец, охлаждение насекомых в состоянии диапаузы ниже той температуры, при которой может происходить развитие, т. е. ниже  $+10^{\circ}$ , действует на яйца, личинок и куколок совершенно специфически, уничтожая причину, вызывающую диапаузу. Если продержать диапаузирующих животных некоторое время при этой низкой температуре и затем снова перенести их в высокую, оптимальную температуру, то они начинают развиваться сразу, не продолжая диапаузы, т. е. охлаждение насекомых до температуры, при которой обычно происходит спячка, сопровождается последующим сокращением срока диапаузы. Это своеобразное действие охлаждения связано, видимо, с тем, что при низкой температуре происходит разрушение продуктов обмена веществ, накопление которых вызывает остановку в развитии насекомых.

Нужно отметить, что у целого ряда практически важных видов насекомых явление диапаузы удается регулировать, понижая температуру для определенных стадий развивающихся организмов. Так, хранение на холоду в зимний период яиц тутового и уссурийского дубового шелкопрядов — необходимое условие для получения весной из грены шелковичных червей (см. Бахметьев, 1901, Астауров, 1943, Шахбазов, 1950, 1952, 1953). Сходное явление — озимость у различных видов растений — также связано с необходимостью воздействия низкой температуры на развивающийся организм на определенной стадии (Лысенко, 1935). О том, что условия температуры в период развития яиц в организме самки и выкармлики гусениц также могут быть причиной возникновения диапаузы, говорят интересные исследования Кожанчикова (1948, 1949, 1950) и Данилевского (1950). Золотарев (1947) и Кожанчиков (1948) также подчеркивают важную роль состава пищи как фактора, способного вызвать диапаузу. Наконец, исследованиями советских биологов в последние годы доказано, что основной причиной, вызывающей диапаузу, является определенное сочетание

длительности дня и ночи в разные сезоны, действующие на личинок и гусениц в период их кормления и развития в естественных условиях или при выкормке «одомашненных» видов.

Данилевский и Гейспиз (1948), Данилевский и Глиняная (1949) и Белов (1951) показали, что число диапаузирующих куколок может резко измениться при изменении соотношения длительности дня и ночи в период выкормки гусениц (табл. 58).

Таблица 58

Влияние условий освещения на гусениц некоторых видов бабочек, на диапаузу их куколок (по Данилевскому и Гейспиз, 1948 и Белову, 1951)

| Вид бабочек                                             | Период опытов          | Число диапаузирующих куколок в процентах при длительности освещения в часах |      |     |     |     |              | Автор                        |
|---------------------------------------------------------|------------------------|-----------------------------------------------------------------------------|------|-----|-----|-----|--------------|------------------------------|
|                                                         |                        | 0                                                                           | 4    | 8   | 12  | 18  | Естественное |                              |
| Капустная белянка ( <i>Pieris brassicae</i> )           | 8 июня—28 июня         | 0                                                                           | 100  | 100 | —   | —   | 0            | Данилевский и Гейспиз (1948) |
|                                                         | 7 июня—27 июня         | 0                                                                           | 41,6 | 100 | —   | —   | 0            |                              |
|                                                         | 23 августа—23 сентября | 68,4                                                                        | 100  | 100 | —   | —   | 100          |                              |
| Щавелевая совка ( <i>Agropusta rumicis</i> )            | июль—август            | 17,1                                                                        | —    | 100 | 100 | —   | 0            | Данилевский и Гейспиз (1948) |
| Дубовый шелкопряд китайский ( <i>Antheraea pernyi</i> ) | 8 июня—25 июля         | 62                                                                          | 40   | 6,2 | 5,4 | —   | 63,7         | Данилевский и Гейспиз (1948) |
|                                                         | май—июнь               | 63,7                                                                        | 84,5 | 100 | 100 | —   | 2,1          |                              |
|                                                         | 26 июля—20 сентября    | —                                                                           | —    | —   | —   | 2,2 | 100          | Белов (1951)                 |

Из табл. 58 следует, что основной причиной диапаузы является определенное соотношение длительности периодов темноты и света.

Так, в июне, когда длительность ночи была менее 6 часов, все гусеницы бабочки-капустницы, кормившиеся при естественном освещении, превращались в куколок, развивающихся без диапаузы, в то время как в августе—сентябре они все диапаузировали. Наоборот, естественное освещение в июне—июле под Ленинградом и в августе—сентябре в Предкавказье, где работал Белов (1951), вызвало развитие 63,7—100% диапаузирующих куколок щавелевой совки и дубового шелкопряда, хотя здесь же в мае—июне Белов при естественном освещении получал их всего 2,1%. Другие внешние условия—температура и питание влияют также на этот результат воздействия света. Так, в июне у гусениц капустницы полное отсутствие света в течение 24 часов не вызвало развития диапау-



зирующих куколок, в то время как в августе — сентябре в тех же условиях их оказалось 68,4%.

О значении изменения соотношения длительности светлого и темного периодов суток особенно ярко говорят опыты Данилевского и Глиняной (1949), проведенные с гусеницами щавелевой совки (*Acronycta rumicis*). При постоянном соотношении длительности «дня» и «ночи» (12 и 12 часов) эти авторы изменяли длительность периода темноты, чередуя, например, «день» и «ночь» 6-часовыми периодами, и показали, что период темноты длительностью менее 6 часов уже не вызывает диапаузы.

Механизм воздействия этих чередований периодов света и темноты на развитие насекомых до последнего времени еще мало изучен. Очевидно лишь то, что это явление связано с определенными изменениями жизнедеятельности организма насекомых в условиях освещения и темноты и, прежде всего, с изменениями обмена веществ.

Это явление фотопериодизма жизнедеятельности широко распространено, — начиная с растений, развитие и размножение которых определяется также длиной светового дня, и кончая примерами зависимости от этой периодики зимоспящих позвоночных, на которых мы останавливались выше, на стр. 208—214.

Данилевский (1950), Белов (1951) и Эмме (1953) дали обзоры по вопросу о влиянии света и темноты как факторов диапаузы насекомых, из которых следует, что непрерывное развитие и смена поколений у них возможны лишь в условиях «длинного» дня. Развитие при коротком периоде освещения всегда вызывает диапаузу, причем критическая длина дня у разных видов и у разных форм в пределах вида различна в связи с их приспособлениями к естественным условиям существования, например, к разным изменениям длины дня на севере и юге.

Из табл. 58 видно, что темнота, т. е. отсутствие периодической смены дня и ночи в течение 24 часов, вновь вызывает развитие некоторых видов без диапаузы (например, капустница и щавелевая совка). Таким образом, очевидно, что диапаузу у насекомых вызывают именно периоды темноты, длящиеся более 9—10 часов, а не непрерывное влияние темноты. Весьма важен и вывод Данилевского (1950) о том, что при температуре ниже предела, благоприятного для активности многих насекомых, именно +15°, чередование света и темноты не влияет на их развитие.

С целью подойти к анализу влияния чередования света и темноты на изменения в организме насекомых, вызывающие диапаузу, Шахбазов и Сиротенко (1949) применили специально разработанную для этой цели на кафедре экспериментальной экологии Харьковского государственного университета методику регистрации пищевой активности гусениц бабочек посредством «фагографа». При изучении поведения гусениц четырех видов — китайского дубово-

го шелкопряда, грушевой сатурнии, сиреневого и глазчатого бражников они установили, что смена дня и ночи резко влияет на их пищевую активность. Так, гусеницы дубового шелкопряда и грушевой сатурнии при естественной смене дня и ночи питаются в основном в светлое время суток, преимущественно в утренние и вечерние часы, в то время как гусеницы глазчатого бражника активны ночью. При изменении условий освещения, например, при содержании гусениц дубового шелкопряда на свету круглые сутки, их пищевая ритмика резко изменяется.

Белов (1951) показал, что действие света на гусениц дубового шелкопряда связано с наличием на поверхности тела чувствительных к свету выростов в виде прозрачных щетинок, вздутых на концах булавообразно, и цилиндрических — так называемых сенсилл. Удаляя их с поверхности тела гусениц, Белов (1951) наблюдал изменение числа диапаузирующих куколок по сравнению с контролем, соответствовавшее содержанию гусениц с неповрежденными сенсиллами в темноте.

Механизм влияния смены дня и ночи при развитии личинок и гусениц на возникновение диапаузы у куколок или на формирование диапаузирующих яиц в организме самок, видимо, и определяется отношением периодов влияния света и темноты, покоя и питания, изменяющим интенсивность и направление процессов обмена веществ, в частности, накопления резервных веществ и выделений секреторных органов насекомых — ферментов и экскретов.

Эти продукты процесса обмена веществ, видимо, и тормозят процесс развития, пока они не будут израсходованы или разрушены.

Накопление этих тормозящих развитие веществ, очевидно, происходит при определенных термических условиях (см. Кожанчиков, 1948, 1949, 1950, Данилевский, 1950) или при питании определенными видами пищи (Золотарев, 1947, Кожанчиков, 1948). Так отражение разнообразных воздействий среды на интенсивность и направление обмена веществ у насекомых приводит к возникновению диапаузы на последующих стадиях развития. Только расходование или разрушение этих накопившихся перед диапаузой продуктов обмена веществ, которое, очевидно, происходит также при определенном соотношении процессов ассимиляции и диссимиляции, в частности при охлаждении, приводит к изживанию диапаузы.

Во всей этой интересной проблеме снова проявляется то важное значение сочетания естественных условий влияния низкой температуры и темноты, с одной стороны, и тепла и света — с другой, которое, видимо, и определяет распространенность явлений фотопериодизма. Следовательно, и в этом случае бесспорно значение влияния на насекомых света как условного раздражителя, воздействие которого закономерно изменяется по сезонам и

в разных широтах одновременно с другими изменениями во внешней среде.

В этом заключается сходство двух сравниваемых нами состояний временного оцепенения — спячки и диапаузы. Однако перечисленные выше особенности резко отличают явление диапаузы от спячки. Тем не менее, зимнее оцепенение насекомых и связанная с этим задержка развития, вызванная действием низкой температуры, часто неправильно называется диапаузой. Можно очень легко установить, является ли замедление развития в данном случае диапаузой или спячкой, поместив животных в условия, оптимальные для их развития.

### Физиологические особенности животных, впадающих в спячку

Дав обзор основных факторов внешней среды, вызывающих спячку, необходимо указать, каким путем они вызывают это состояние у разных групп животных, т. е. вкратце остановиться на физиологическом механизме их действия. Для этого необходимо вначале ознакомить читателя с некоторыми физиологическими особенностями животных, впадающих в оцепенение, по сравнению с животными, не обладающими этой способностью.

Животные, впадающие в спячку при низкой температуре, обладают следующими особенностями, отличающими их от других видов:

1. Способность охлаждаться до низкой температуры (выше и ниже  $0^{\circ}$ ) без нарушения координации между отдельными физиологическими процессами в их организме
2. Наличие запаса питательных веществ, позволяющего проводить в состоянии оцепенения долгое время.
3. Особенности, препятствующие гибели организма при температуре ниже  $0^{\circ}$  в результате образования льда.

Первая отмеченная нами особенность животных, впадающих в спячку, играет очень важную роль. Как показал ряд исследований, многие виды беспозвоночных, не впадающие в спячку в естественных условиях, при охлаждении их до температуры, близкой к  $0^{\circ}$  или ниже  $0^{\circ}$ , через некоторое время погибают от нарушения соотношения между отдельными физиологическими процессами в их организме. Таким примером могут служить пчелы, которые при температуре, близкой к  $0^{\circ}$ , погибают от истощения быстрее, чем при  $+6^{\circ}$ ,  $+8^{\circ}$ , так как запас корма, находящийся в их кишечнике, перестает при низкой температуре всасываться в ткани тела (см. рис. 42).

Робинсон (1926) установил, что амбарные долгоносики в спячке также быстрее погибают при температуре  $+1,6^{\circ}$ , чем при  $+7,2^{\circ}$ . Так, например, 50% смертности рисовых долгоносиков при температуре  $+1,6^{\circ}$  наблюдается через 100 часов (т. е. 4 суток), в то время

как при  $+7,2^{\circ}$  половина долгоносиков гибнет через 240 часов (т. е. 10 суток). Гибель всех насекомых наблюдалась при температуре  $+1,6^{\circ}$  через 150 часов и при  $+7,2^{\circ}$  — через 370 часов. При более низкой температуре, хотя замерзания жидкостей всего тела не происходило, насекомые умирали еще скорее (см. табл. 59).

Таблица 59

Продолжительность охлаждения при разной температуре, вызывающая 100%-ную гибель рисового и зернового долгоносиков (по Робинсону, 1926)

| Температура<br>воздуха | Рисовый долгоносик |                                                 | Зерновой долгоносик |                                                 |
|------------------------|--------------------|-------------------------------------------------|---------------------|-------------------------------------------------|
|                        | Число<br>жуков     | Продолжи-<br>тельность<br>охлаждения<br>в часах | Число<br>жуков      | Продолжи-<br>тельность<br>охлаждения<br>в часах |
| $+7,2^{\circ}$         | 10 534             | 350                                             |                     |                                                 |
| $+1,6^{\circ}$         | 2 306              | 160                                             | 7 250               | 875                                             |
| $-1,1^{\circ}$         | 16 278             | 98                                              | 5 359               | 545                                             |
| $-6,6^{\circ}$         | 15 374             | 14                                              | 7 170               | 100                                             |
| $-12,2^{\circ}$        | 3 243              | 3,5                                             | 3 026               | 70                                              |
| $-17,7^{\circ}$        | 3 519              | 1,5                                             | 4 291               | 2,5                                             |

Определение потери в весе во время спячки у рисового долгоносика при температуре  $+1,6^{\circ}$  и  $+7,2^{\circ}$ , произведенное Робинсоном, показало, что здесь, как и в нашем случае с пчелами, гибель при низкой температуре наступает раньше, чем жуки израсходуют весь запас питательных веществ. Так, при  $+7,2^{\circ}$  долгоносики умирают, потеряв около 24 % веса своего тела, в то время как при  $+1,6^{\circ}$  гибель наступает, когда уменьшение в весе происходит всего на 12 %.

Причина, вызывающая это своеобразное явление, понятна. При понижении температуры тела степень замедления различных физиологических процессов бывает различной. Некоторые из них замедляются в большей степени, чем другие. Мы уже приводили ряд примеров подобного рода. Так, известно, что потребление кислорода в спячке замедляется относительно меньше, чем выделение углекислоты. Точно так же степень замедления процесса обмена в теле пчел меньше, чем степень замедления процесса всасывания меда из кишечника. В целом ряде других случаев установлено это различие в степени замедления разных процессов при охлаждении организма. Определяя, во сколько раз замедляется скорость того или иного процесса при охлаждении животного на  $10^{\circ}$ , можно установить величину так называемого «температурного коэффициента» ( $Q_{10}$ ), установленного впервые Вант Гоффом для химических реакций. Эта величина изменения скорости некоторых процессов при изменении температуры тела на  $10^{\circ}$  приведена в табл. 60.



Очевидно, что если такое несоответствие в степени замедления наблюдается по отношению к процессам, имеющим большое значение для поддержания жизни организма, то животное погибает,

Таблица 60

Изменение скорости различных процессов в одном и том же организме при охлаждении тела животных от  $+10$  до  $0^{\circ}$

| В и д     | Процесс                               | Температурный коэффициент | Автор           |
|-----------|---------------------------------------|---------------------------|-----------------|
| Инфузория | Рост объема клетки .                  | 1,04                      | Алпатов (1935)  |
|           | Сокращение пищевых вакуолей . . . . . | 1,70                      | Алпатов (1935)  |
|           | Темп деления . . . .                  | 2,27                      | Алпатов (1935)  |
| Лягушка   | Дыхание . . . . .                     | 1,75                      | Обер (1881)     |
|           | Сердцебиение . . . .                  | 3,5                       | Баркрофт (1934) |

так как отдельные звенья, обеспечивающие существование его в состоянии оцепенения, будут как бы разорваны. В противоположность этому у животных, впадающих в естественных условиях в состояние спячки, при охлаждении никогда не наступает столь резкого нарушения соотношения скорости разных процессов. Такое нарушение координации между отдельными физиологическими процессами при охлаждении характерно для южных видов рыб, земноводных и пресмыкающихся. Так, Вейгманн (Weigmann, 1929) установил, что аллигаторы (*Alligator mississippiensis*) не переносят длительного охлаждения до температуры  $+4^{\circ}$ ,  $+2^{\circ}$ . В опытах, произведенных им, охлаждение при температуре от  $+4,24$  до  $+1,72^{\circ}$  в течение 4—7 часов вызвало смерть пресмыкающихся. Уже давно было установлено, что у многих теплолюбивых рыб, земноводных и пресмыкающихся деятельность нервной системы нарушается при температуре значительно выше  $0^{\circ}$ , в то время как у близких им видов, впадающих в спячку, координация не нарушается даже в состоянии переохлаждения. Например, у лягушки одного тропического вида нервы перестают передавать раздражение при  $+3,5^{\circ}$ ,  $+8,5^{\circ}$ , в то время как у северных видов земноводных их деятельность прекращается ниже  $0^{\circ}$  (при  $-4^{\circ}$ ,  $-7^{\circ}$ ).

Точно так же млекопитающие, впадающие в спячку, резко отличаются от других своей способностью охлаждаться до температуры, близкой к  $0^{\circ}$ , без нарушения координации между различными процессами. Эта способность резко отличает их от других животных этой группы. В то время как у хищных, копытных, обезьян и многих видов грызунов понижение температуры тела на несколько градусов — до  $+30^{\circ}$ ,  $+25^{\circ}$  обычно вызывает смерть, млекопитающие, впадающие в спячку, переносят понижение температуры тела на  $35^{\circ}$  и даже на  $40^{\circ}$  (в состоянии переохлаждения см. выше). Эта особенность характерна для них и в бодрствующем состоянии.



Наблюдения, произведенные над летучими мышами, ежами, сусликами и сурками (Барков, 1846, Дюбуа, 1896, Джонсон, 1928, Ралль, 1931), показали, что в активном состоянии, в зависимости от упитанности, поведения, температуры воздуха и других причин, температура тела этих животных колеблется от 25 до 42,3°.

Отдельные органы млекопитающих, впадающих в спячку, также отличаются этой своеобразной холодостойкостью. В табл. 61 приведены данные о температуре, при которой происходит остановка движения и отправления функций в органах некоторых видов животных, впадающих и не впадающих в спячку.

Таблица 61

Температура, при которой происходит остановка движения

|                               | В и д           | Температура  | Автор            |
|-------------------------------|-----------------|--------------|------------------|
| Движение лейкоцитов.          | 1. Лошадь       | +15°         | Белерадек (1935) |
|                               | 2. Человек      | +12°         |                  |
|                               | 3. Кролик       | +10°         |                  |
|                               | 4. Лягушка      | +2°, +5°     |                  |
| Сердцебиение                  | 1. Кошка        | +16,5°       | Белерадек (1935) |
|                               | 2. Кролик       | +14°, +15°   |                  |
|                               | 3. Аллигатор    | +3,5°, +8,5° | Вейгманн (1935)  |
|                               | 4. Летучая мышь | ниже -4°     | Калабухов (1935) |
| Проведение возбуждения нервом | 1. Белая крыса  | +9°, +10°    | Чэтфильд (1948)  |
|                               | 2. Кошка        | +7°          | Белерадек (1935) |
|                               | 3. Кролик       | +3,8°, +7,4° |                  |
|                               | 4. Еж           | +1,4°, +6,4° |                  |
|                               | 5. Хомяк        | ниже +2°     | Чэтфильд (1948)  |

Имеется ряд других особенностей, позволяющих млекопитающим, впадающим в спячку, поддерживать в этом состоянии необходимые жизненные функции. Так, например, жир грызунов, впадающих в спячку (сусликов, сурков), застывает только при температуре ниже 0° (-8°, -18°), оставаясь жидким при температуре, характерной для состояния спячки. Эта особенность позволяет жиру спящих зверьков в процессе обмена веществ превращаться в другие соединения и служить для них источником энергии. У млекопитающих, не впадающих в спячку, жир затвердевает при температуре +30°, +25° (Губарев, Быстренин и Луговая, 1939, Ранков и Попов, 1953).

Изложенные взгляды, развитые в первом издании этой книги (стр. 188—192), за истекшее время были подтверждены целым рядом новых исследований. В частности, было обращено внимание

на различную в количественном и качественном отношении характеристику ферментов «холодостойких» и не впадающих в оцепенение животных. Иванов (1938), анализируя роль различных физиологических показателей в холодостойкости насекомых, отметил у холодостойких форм повышенное содержание каталазы. Кожанчиков (1939) обнаружил, что качественно дыхательные ферменты холодостойких и не обладающих способностью переживать при низкой температуре насекомых также различны: для первых характерно наличие дегидраз, связанных с жирами, а для вторых — клеточных оксидаз. Понижение температуры, резко подавляя оксидазы, не влияет на дегидразы, вследствие чего холодостойкие формы могут дышать при понижении температуры и использовать в процессе обмена резервы жира. Различия в термостабильности ферментов в разной степени холодостойких растений, подобные зависимости некоторых других подробно рассмотренных нами физиологических показателей от температуры, привел также Благовещенский (табл. 62).

Таблица 62

Подавление активности каталазы у разных видов растений при охлаждении (по Благовещенскому, 1938)

| В и д               | Q <sub>10</sub><br>(25—15°) | Активность каталазы<br>в процентах<br>при температуре |                   |      |      | Холодостойкость<br>во время морозов<br>до -7° |
|---------------------|-----------------------------|-------------------------------------------------------|-------------------|------|------|-----------------------------------------------|
|                     |                             | 25°                                                   | 15°               | 5°   | -5°  |                                               |
| Хинное дерево . . . | 3,8                         | 100                                                   | 26,3              | 7,0  | 1,8  | Вымерзли                                      |
| Асимина . . . . .   | 2,8                         | 100                                                   | 35,7              | 12,8 | 4,6  | Обмерзли листья                               |
| Саговник . . . . .  | 2,4                         | 100                                                   | 41,7 <sup>1</sup> | 17,3 | 7,3  | " "                                           |
| Самшит . . . . .    | 1,4                         | 100                                                   | 71,4              | 51,0 | 36,4 | Нечувствителен<br>к холоду                    |
| Глициния . . . . .  | 1,2                         | 100                                                   | 83,3              | 69,4 | 57,8 | То же                                         |

Все эти данные подтверждали высказанную впервые нами в 1933 г. и подробно развитую на страницах первого издания этой книги мысль о том, что именно координация, сочетание скоростей различных процессов при низкой температуре и является необходимым условием пребывания организма в длительном оцепенении и последующего оживления.

За годы, прошедшие со времени выхода в свет второго издания нашей книги, опубликованы новые интересные данные по этому вопросу.

Так, Кожанчиков (1946, 1949) убедительно показал в опытах с некоторыми видами насекомых, что отсутствие у них способности

<sup>1</sup> В статье Благовещенского опечатка — напечатано 14,7 („Природа“, 1938, № 2, стр. 40—45).

переносить значительное охлаждение определяется, как он указывал и ранее (Кожанчиков, 1939), тем, что низкая температура подавляет механизм газообмена, обеспечивающий поступление кислорода к клеткам тела насекомого, в большей степени, чем она влияет на интенсивность клеточного обмена веществ. Следовательно, в этом случае у насекомых возникает такое же несоответствие в скорости двух процессов, один из которых необходим для осуществления другого, как и установленное нами для процессов кишечного пищеварения и потребления глюкозы тканями тела пчел (Калабухов, 1933, 1936, 1946). По отношению к позвоночным наша точка зрения была подтверждена Пегелем (1947) и Локотко (1949). Первый, изучая соотношения ферментативной и двигательной деятельности рыбы — ельца (*Leuciscus leuciscus*) и дыхательной и сердечной функций лягушек в пределах от 0°, +5° до +25°, +30°, установил, что такие резкие изменения температуры среды не нарушают координации этих функций у пойкилотермных позвоночных. У теплокровных форм (млекопитающие и птицы) соотношение функций сохраняется только в узких пределах колебаний температуры, при которых не нарушается терморегуляция, а, следовательно, сохраняется постоянство температуры тела.

Локотко (1949) доказала наличие резких нарушений координации дыхания и сердечной деятельности у взрослых кроликов и собак при незначительном охлаждении и перегреве. Интересны данные Локотко (1949) о том, что новорожденные крольчата с неразвитой терморегуляцией способны переносить понижение температуры тела до +10°, +12° без всякого вреда для себя, в то время как для взрослых грызунов этого вида охлаждение тела уже до +24° является смертельным пределом. Эти данные об изменении чувствительности к влиянию температуры новорожденных млекопитающих, как и результаты опытов Рюмина (1939, 1940) и Рольник (1947, 1948) с птенцами различных видов птиц, говорят о большом приспособительном значении способности изменять интенсивность различных жизненных процессов без нарушения их координации не только для пойкилотермных животных и зимоспящих млекопитающих, но и для «теплокровных» млекопитающих и птиц на ранних стадиях их развития.

### Наличие резервных веществ

Вторая не менее важная особенность животных, впадающих в спячку, — это накопление в их организме с осени достаточного запаса питательных веществ, в частности, жира, обеспечивающего их существование во время спячки. Эта особенность не менее важна, чем способность к охлаждению. Целый ряд видов насекомых, рыб, земноводных и пресмыкающихся может быть в эксперимен-

тальных условиях охлажден до температуры, близкой к  $0^{\circ}$  и даже ниже, но, не имея достаточного запаса жира, они быстро погибают от истощения. Поэтому накопление с осени запаса жира является одним из характерных признаков животных, впадающих в спячку. Впервые Дубинин и Лешкович (1945) показали, что тарбаганы, не накопившие к осени вследствие большой зараженности аскаридами жировых резервов, обычно погибают во время спячки. Возможно, роль играют и другие резервные вещества, как в установленном нами факте, относящемся к пчелам (см. стр. 95 и 104). Интересным примером этому могут служить обнаруженная Д. М. Федотовым (1944) способности черепашки накапливать дополнительные резервы в виде крахмала в кишечнике, а также приведенные на стр. 101 данные Ушатинской (1949) о накоплении насекомыми гликогена в начале зимовки за счет превращения в углеводы части жировых резервов.

К сожалению, Ушатинская (1949), излагая данные, приведенные выше, как и опубликованные в другой статье (1952) сведения об изменении содержания воды, жира, гликогена и редуцирующих веществ, т. е. растворимых углеводов-сахаров, в организме нескольких видов зимоспящих насекомых (кулолок капустницы, гусениц яблоневой плодоярки, клопов-солдатиков и жуков — щавелевого листоеда и шелкоуа), выражает все эти показатели в процентах, не приводя абсолютных данных о весе тела и этих веществ. Несомненно, что и содержание воды и количество резервных веществ по сезонам в теле насекомых резко изменяется, поэтому такое выражение результатов анализа состава тела насекомых не позволяет рассмотреть динамику происходящих процессов, как это сделано для виноградных улиток Нагорным (1922) и для клопа-черепашки Шумаковым, Виноградовым и Яхимович (1954), выражавшими содержание этих компонентов в теле в абсолютных цифрах (см. табл. 14 на стр. 99 и табл. 47 на стр. 176).

Наконец, не нужно забывать, что накопление перед спячкой жировых резервов и, наоборот, их расходование во время оцепенения несомненно являются у многих зимоспящих животных регулятором интенсивности процессов обмена веществ.

Это установлено не только для зимоспящих грызунов, — исследованиями Кратинова и Шкириной (1947), Козакевича, Михайлова, Ивановой, Бененсон и Сивкова — для сусликов<sup>1</sup> и тушканчиков, но и для хищников — енотовидных собак (см. Соколов, 1949а). Вероятно, и у некоторых видов насекомых, как, например, у малярийного комара или клопа-черепашки, накопление запасов жира в конце лета и в осенний период, т. е. задолго до наступления холодов, влечет за собой подавление их активности (Беклемишев, 1944, Федотов, 1944, Шумаков, Виноградов и Яхимович, 1954).

<sup>1</sup> См. также данные Филатовой (1949) о зависимости основного обмена от степени упитанности желтых сусликов.



У млекопитающих, впадающих в спячку, это влияние накопления и расходования жировых резервов на интенсивность обмена веществ, очевидно, взаимосвязано с функцией щитовидной железы (см. Кратинов и Шкирина, 1947,— для сусликов; Ляпин, 1949,— для тушканчиков и Соколов, 1949б,— для енотовидных собак).

Имеются также данные об обратной зависимости между степенью накопления жировых резервов, являющихся у насекомых источником гормона половой зрелости, и интенсивностью обмена веществ (см. Петровская, 1940, Кузнецов, 1948, 1953, Федотов и Бочарова, 1952).

Дальнейшее выяснение этой вероятной роли накопления и расходования жировых резервов в регуляции интенсивности обмена веществ и у других животных, впадающих в оцепенение, безусловно раскроет новые стороны процессов спячки.

### Способность к переживанию при температуре ниже 0°

Способность к переохлаждению до температуры ниже 0° без образования льда в организме или замерзание с образованием льда, но с последующим оживлением, характерны далеко не для всех впадающих в зимнюю спячку животных. Так, например, способности к переохлаждению нет у животных, зимующих в воде,— как у беспозвоночных, так и у рыб и земноводных. Также гибнут при переохлаждении до температуры ниже 0° суслики, тушканчики и ежи, т. е. зимоспящие зверьки (Калабухов, 1933, 1936, 1946, Мурыгин, 1937, 1948). Но для большинства видов наземных беспозвоночных и позвоночных эта особенность довольно характерна и связана с целым рядом других, рассмотренных нами ранее.

Минин (1939), ссылаясь на нашу статью (1934), в которой показана возможность переохлаждения ниже 0° белых мышей, приписал ее автору нелепое утверждение, что любые виды млекопитающих могут оживать после переохлаждения. Подробное изложение этого вопроса в статьях об анабиозе при температуре ниже 0° (1933—1935) и на страницах 1-го издания этой книги (1936) не дает повода смешивать возможность переохлаждения жидкостей организма ниже 0° без образования льда с возможностью переживания животных в этом состоянии. В этой же статье<sup>1</sup> сказано, что все 8 белых мышей, переохлажденные без образования льда в их теле до — 3,7°, — 7,1°, погибли.

В первом издании «Спячки животных» (1936), на стр. 188—192, рассмотрен и вопрос о нарушении координации функций, влекущей

<sup>1</sup> Докл. Акад. наук СССР, 1934, т. I, № 7, стр. 419.



к гибели при температуре даже выше  $0^{\circ}$  различных животных, в том числе пчел, южных видов насекомых, земноводных, пресмыкающихся и гомойотермных млекопитающих.

Возможность оживания насекомых после промерзания, установленная Лозина-Лозинским (1937, 1939, 1942) и Солтом (1937), очевидно, связана с тем, что в этих случаях не наблюдается полного промерзания, так как, по данным Робинсона (1926), Сахарова (1928), Лэйта и Гехенио (1937), замерзание плазмы в клетках происходит, видимо, при значительно более низких температурах, чем начальная температура их замерзания. Лозина-Лозинский (1942) приводит свои данные для гусениц садовой совки, прямо говорящие об этом.

Таблица 63

Количество образующегося льда и выживание гусениц садовой совки  
(по Лозина-Лозинскому, 1942)

| Температура<br>охлаждения | Длительность<br>охлаждения<br>(в часах) | Количество<br>замерзшей воды<br>в теле (в процентах) | Ожило гусениц<br>(в процентах) |
|---------------------------|-----------------------------------------|------------------------------------------------------|--------------------------------|
| $-4,6^{\circ}$            | 24                                      | 50,07                                                | 100                            |
| $-11^{\circ}$             | 24                                      | 56,09                                                | 100                            |
| $-11^{\circ}$             | 240                                     | 56,80                                                | 100                            |
| $-21^{\circ}$             | 2                                       | 83,27                                                | 90                             |

Если учесть, что в теле диапаузирующих насекомых, которые чаще обладают, очевидно, способностью промерзать без повреждения их организма, содержится малое количество воды, то нужно думать, что ее замерзание даже до 50—80% не может повлечь за собой существенных разрушений в тканях и клетках, т. е. здесь снова проявляется одна из важных зависимостей — зависимость между холодостойкостью и общим количеством воды в тканях, установленная как на растительных, так и на животных объектах (см. из последних работ: Иванов, 1938, Лозина-Лозинский, 1937, Ходсон, 1937, Солт, 1936).

Остается сказать несколько слов о способности организма переживать при крайне низких температурах в сжиженных газах — углекислоте ( $-80^{\circ}$ ) и кислороде ( $-190^{\circ}$ ). Лозина-Лозинский (1937) держал гусениц кукурузного мотылька при  $-78,5^{\circ}$ ,  $-80^{\circ}$  в течение 30 минут и после этого, наблюдая их в течение месяца, обнаружил, что половина их осталась живой. В дальнейшем (1942) он охлаждал до  $-190^{\circ}$  куколок бабочки Павлиний глаз и яйца кобылки (*Calliptamus*). Длительность экспозиции была от 10 минут до 1 часа, и после отогревания было обнаружено, что и яйца и куколки не погибли сразу; у последних наблюдалось даже потребление кислорода.

Представляет большой интерес также вывод о возможности переживания в состоянии сильного охлаждения — до  $-78^{\circ}$ ,  $-183^{\circ}$  (температура твердой углекислоты и жидкого кислорода) сперматозоидов различных видов позвоночных: лягушек (Лэйт и Ходал, 1938, Граевский, 1948), птиц (Шаффнер, 1942, Соколовская, 1947, Польге, Смит и Паркс, 1949) и млекопитающих — кроликов, баранов и быков (Смирнов, 1949, 1950, Биллингем, 1955). Смирнов содержал спермии кроликов при температуре  $-78^{\circ}$  в течение 32 дней и при искусственном обсеменении крольчих получил от них нормальное потомство. Он же получил ягнят от овец, обсемененных сперматозоидами баранов, содержавшимися при  $-78^{\circ}$  в течение 53 часов.

Эти данные подтверждают предположения ряда исследователей о несомненной возможности переживания протоплазмы при крайне низких температурах в так называемом «витрифицированном», т. е. «остеклененном» состоянии. Лэйт показал, что вода при быстром охлаждении может сразу из состояния переохлаждения переходить в состояние остекленения, при котором не образуется кристаллов льда и не происходит повреждения тканей и клеток.

Приведенные Лозина-Лозинским (1937, 1942, 1952), Граевским (1948), Граевским и Стрелиным (1947), Смирновым (1949, 1950), Лэйтом и Гехенио (1936, 1937, 1938) и Биллингемом (1955) данные ставят перед исследователями крайне интересную задачу: детально выяснить, каково же состояние организмов, переживших охлаждение до температуры  $-80^{\circ}$ ,  $-190^{\circ}$ , т. е. какую роль при этом играют переохлаждение, замерзание и витрификация воды.

### Особенности животных, впадающих в летнюю спячку

Переходя к особенностям животных, впадающих в летнее оцепенение, необходимо отметить, что они, прежде всего, как и животные, впадающие в зимнюю спячку, обладают способностью изменять в довольно широких пределах температуру своего тела, понижая ее в состоянии оцепенения до температуры среды. Точно так же все они перед впадением в оцепенение накапливают в своем организме запас питательных веществ, в частности запас жира. Наконец, характерной для животных, впадающих в летнюю спячку, является способность их организма терять довольно большое количество воды. Эта особенность выражена в разной степени — от почти полного высыхания коловраток до своеобразного «водного голодания» степных черепах или сусликов.

Шкорбатов (1950, 1951, 1953) установил, что и в пределах одной группы животных, впадающих в летнее оцепенение при высыхании, — в данном случае брюхоногих моллюсков, — можно обнаружить неодинаковые приспособления к выживанию их в безводной среде. На рис. 77 и в табл. 48 (стр. 179—180) приведены его данные, говорящие о том, что два близких вида лужанок (*Bithynia tentaculata*) из постоянных водоемов, содержащие в организме много воды,

выживают в оцепенении длительный срок, не теряя значительного количества влаги, в то время как обитающие во временных водоемах *B. leachi* содержат меньше воды с самого начала и теряют ее значительно больше. Естественно, что во втором случае замедление процесса обмена веществ должно быть большим, чем в первом. Очевидно, этот способ приспособления к переживанию в условиях высыхания водоема наиболее выгоден для организма, особенно если учесть высокую температуру, при которой происходит летняя спячка, и длительность оцепенения моллюсков, обитающих в пересыхающих водоемах, которые остаются сухими и осенью.

### Некоторые особенности млекопитающих, впадающих в спячку

Особенности, отмеченные нами, характерны для животных, впадающих в оцепенение. Но отдельные группы животных имеют еще ряд характерных физиологических особенностей, отличающих их от близких к ним видов, не впадающих в спячку. Таково, например, наличие у не впадающих в спячку млекопитающих явления так называемой «химической терморегуляции», т. е. усиления обмена веществ и теплообразования при понижении температуры, приводящего к тому, что при разной температуре образуется разное количество тепла, которое возрастает, например, у крысы от 591 калорий при 30—32° до 1573 калорий при —10°. Эту особенность ранее считали основным отличием млекопитающих, не впадающих в спячку, от зимоспящих. Но уже во II издании этой книги мы указали, что у зимоспящих млекопитающих — европейского суслика, сони-полчка, хомяка и ежа, как это установили Джелинео (1938) и Слоним, Безуевская и Жила (1940), в активном состоянии летом эта способность повышать интенсивность обмена выражена отнюдь не в меньшей степени, чем у видов, не впадающих в спячку, и отсутствует лишь при температуре, близкой к 0°. Приведенные на рис. 83 и 84 и в табл. 53 данные Ивановой, Бененсон, Козакевича и Михайлова по сезонным изменениям интенсивности потребления кислорода у трех видов сусликов (крапчатого, малого<sup>1</sup> и желтого) и двух видов тушканчиков (емуранчика и тарбаганчика) полностью подтверждают вывод о том, что в активный период жизнедеятельности зимоспящие зверьки не отличаются по характеру химической терморегуляции от не впадающих в спячку. Более того, исследования, проведенные автором этой книги и его сотрудниками (Калабухов, 1950, 1951, 1953, Калабухов, Ладыгина и Майзелис, 1951, Ладыгина, 1952, Волчанецкая, 1953, Калабухов и Пряхин, 1954), показали, что и у некоторых не впадающих в спячку млекопитающих — мышей и хомяков, полевок и песчанок наблюдаются сезонные изменения интенсивности обмена, весьма сходные с изменениями у зимоспящих. В табл. 64 и на рис. 91 мы приводим эти данные для 8 видов мышевидных грызунов.

<sup>1</sup> См. также для этого вида данные Щегловой (1953).

Потребление кислорода мышевидными грызунами в разные сезоны при разной температуре среды (по Калабухову, 1951, 1953; Ладыгиной, 1952 Волчанецкой 1953, Калабухову и Пряхину, 1954)

| Вид грызуна<br>и место<br>исследования                                        | Период<br>исследования | Число особей | Потребление кислорода<br>в см <sup>3</sup> на 1 кг в 1 час |        |        |        |        |        |        |
|-------------------------------------------------------------------------------|------------------------|--------------|------------------------------------------------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
|                                                                               |                        |              | 0°                                                         | 5°     | 10°    | 15°    | 20°    | 25°    | 30°    |
| Домовая мышь—<br><i>Mus musculus</i><br>(Харьковская<br>область)              | июль—август            | 14           | —                                                          | 7744,7 | —      | 5687,4 | —      | 3413,5 | —      |
|                                                                               | октябрь—               | 12           | —                                                          | 8776,3 | —      | 6884,8 | —      | 4036,5 | —      |
|                                                                               | ноябрь—                | 16           | —                                                          | 8714,6 | —      | 6428,9 | —      | 3814,7 | —      |
|                                                                               | январь—<br>февраль     |              |                                                            |        |        |        |        |        |        |
| Желтогорлая<br>мышь— <i>Apodemus flavicollis</i><br>(Харьковская<br>область)  | сентябрь—              | 10           | 3665                                                       | 4253   | 2992   | 3156   | 2399   | 2847   | —      |
|                                                                               | октябрь—               |              |                                                            |        |        |        |        |        |        |
|                                                                               | февраль—март           | 10           | 4428                                                       | 4112   | 3388   | 2664   | 2408   | —      | —      |
|                                                                               | июнь—июль              | 10           | 4174                                                       | 4528   | 4324   | 3837   | 3014   | —      | —      |
| Песчанка по-<br>луд.— <i>Meriones meridianus</i><br>(Астраханская<br>область) | октябрь—               | 8            | —                                                          | 3859   | 3417   | 3080   | 2679   | —      | —      |
|                                                                               | ноябрь—                |              |                                                            |        |        |        |        |        |        |
|                                                                               | январь—                | 10           | —                                                          | 3775,7 | 3480,2 | 3088,0 | 2904,6 | 2441,6 | —      |
|                                                                               | февраль—               |              |                                                            |        |        |        |        |        |        |
| Песчанка гребен-<br>щикова— <i>M. tataricus</i><br>(Астраханская<br>область)  | май—июнь               | 7            | —                                                          | 4193   | 3774   | 2688   | 1545   | 1383   | —      |
|                                                                               | октябрь—               | 10           | —                                                          | 4139   | 3254   | 3658   | 2848   | 2069   | —      |
|                                                                               | ноябрь—                |              |                                                            |        |        |        |        |        |        |
|                                                                               | январь—                |              |                                                            |        |        |        |        |        |        |
| Песчанка гребен-<br>щикова— <i>M. tataricus</i><br>(Астраханская<br>область)  | февраль—               | 16           | —                                                          | 2344   | 2143   | 1775   | 1593   | 1420   | —      |
|                                                                               | июнь—                  | 9            | —                                                          | 2120   | 2027   | 1587   | 1490   | 1202   | —      |
|                                                                               | октябрь—               | 7            | —                                                          | 2532   | 2325   | 1811   | 1915   | 1618   | —      |
|                                                                               | ноябрь—                |              |                                                            |        |        |        |        |        |        |
| Хомячек серый—<br><i>Cricetulus migratorius</i><br>(Закавказье)               | июль—август            | 7            | 5593                                                       | —      | —      | 3300,7 | —      | —      | 1832   |
|                                                                               | декабрь—               | 3            | 4799                                                       | —      | —      | 2482,5 | —      | —      | 1769   |
|                                                                               | январь—                |              |                                                            |        |        |        |        |        |        |
|                                                                               | февраль—               |              |                                                            |        |        |        |        |        |        |
| Хомячек мышевид-<br>ный— <i>Calomyscus bailwardi</i><br>(Закавказье)          | июль—август            | 2            | 7825                                                       | —      | —      | 3881,5 | —      | —      | 1747,5 |
|                                                                               | декабрь—               | 2            | 9168                                                       | —      | —      | 4580   | —      | —      | 2251,7 |
|                                                                               | январь—                |              |                                                            |        |        |        |        |        |        |
|                                                                               | февраль—               |              |                                                            |        |        |        |        |        |        |
| Полевка серая—<br><i>Microtus arvalis</i><br>(Сталинская<br>область)          | весна                  | 10           | 6801                                                       | 6719   | 5746   | 4620   | 3748   | 3390   | —      |
|                                                                               | лето                   | 13           | 6188                                                       | 5726   | 4660   | 4266   | 3133   | 3089   | —      |
|                                                                               | осень                  | 12           | 7496                                                       | 6306   | 5628   | 4887   | 3549   | 3649   | —      |
|                                                                               | зима                   | 4            | 6824                                                       | 6148   | 4778   | 4195   | 3628   | 3274   | —      |
| Полевка рыжая—<br><i>Clethrionomys glareolus</i><br>(Харьковская<br>область)  | весна                  | 5            | 6198                                                       | 6191   | 4802   | 3876   | 3153   | 3072   | —      |
|                                                                               | лето                   | 8            | 6916                                                       | 5326   | 4743   | 4136   | 3433   | 3267   | —      |
|                                                                               | осень                  | 11           | —                                                          | —      | —      | 4592   | 4268   | 3550   | —      |
|                                                                               | зима                   | 8            | 4863                                                       | 3466   | 3617   | 3359   | 3269   | 3048   | —      |

Изучение потребления кислорода по сезонам проводили: у домовой мыши—Ладыгина, у желтогорлой мыши и песчанок—Калабухов, у хомячков—Майзелис и у полевок—Волчанецкая.

Приведенные данные говорят о несомненном разнообразии сезонных изменений зависимости интенсивности обмена веществ

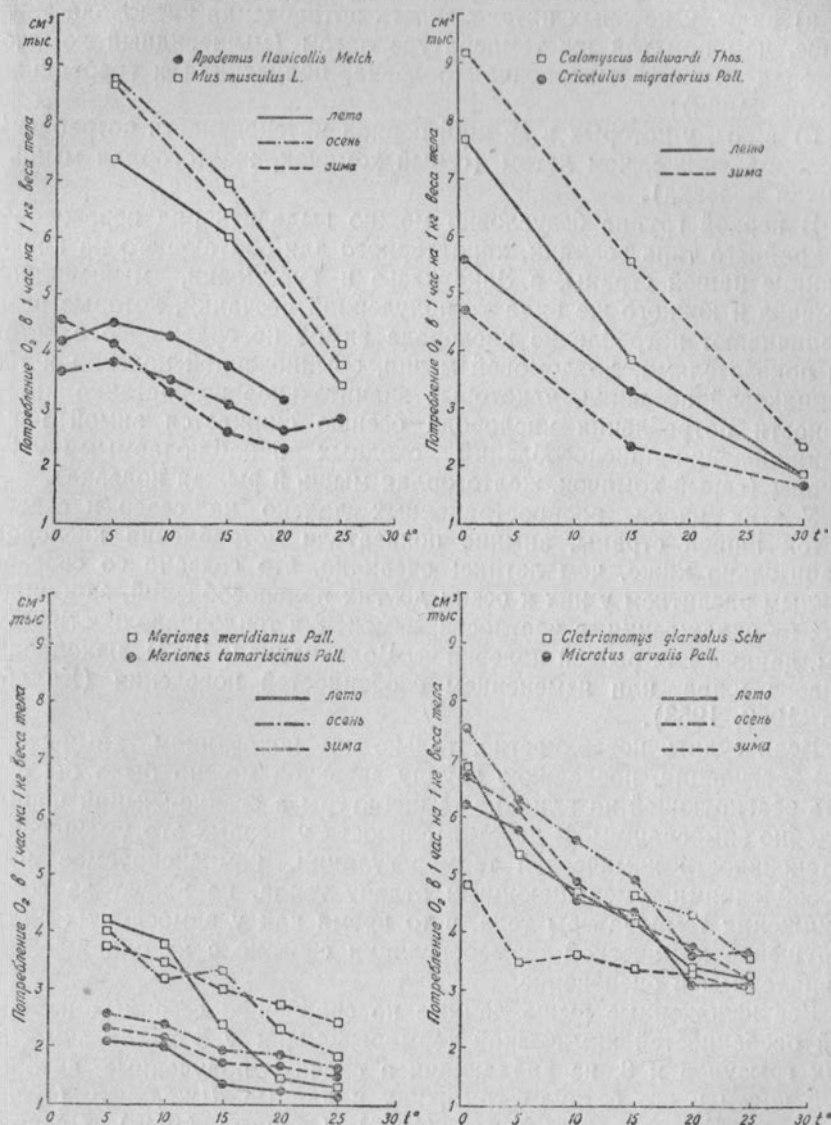


Рис. 91. Сезонные изменения интенсивности потребления кислорода у грызунов, не впадающих в спячку: мышей, хомячков, песчанок и полевок (по Калабухову, 1951, 1953, Калабухову и Пряжину, 1954, Ладыгиной, 1952 и Волчанецкой, 1953).

у не впадающих в спячку мышевидных грызунов от влияния температуры в пределах даже одной изученной нами группы.



Характер их реакции на влияние температуры в разные сезоны можно разбить на две категории:

а) виды, у которых интенсивность потребления кислорода зимой выше, чем при той же температуре летом (мышевидный хомячок, домовая мышь, обыкновенная полевка, полуденная и гребенщикова песчанки);

б) виды, у которых в зимний период интенсивность потребления кислорода ниже, чем летом (серый хомячок, желтогорлая мышь и рыжая полевка).

В первой группе безусловно можно выделить ряд переходов — от крайнего типа реакции, характерного для обитающего на южной границе нашей страны, в Закавказье и Туркмении, мышевидного хомячка и южного же вида — полуденной песчанки, которые резко увеличивают потребление кислорода зимой по сравнению с летними показателями, до домовая мышь, обыкновенной полевки и гребенщиковой песчанки, у которых значительное возрастание интенсивности потребления кислорода осенью снижается зимой ввиду возникновения приспособлений, сходных с наблюдаемыми у 2-й группы (серый хомячок, желтогорлая мышь и рыжая полевка).

У этих видов, распространенных далеко на север и северо-восток нашей страны, зимние показатели потребления кислорода значительно ниже, чем летние; очевидно, это связано со своевременным развитием у них к осени других приспособлений, защищающих от охлаждения, в частности, изменения теплопроводности меха (см. данные для рыжей полевки — Волчанецкая, 1953), накопления запасов жира или изменением особенностей поведения (Калабухов, 1950, 1953).

Если судить поверхностно, только по показаниям химической терморегуляции, последнюю группу зверьков можно было бы считать реагирующей на влияние температуры в осенне-зимний период подобно зимоспящим. В действительности у первых это уменьшение интенсивности химической терморегуляции, компенсируемое приспособлениями, уменьшающими отдачу тепла, не влечет за собой понижения температуры тела, в то время как у зимоспящих видов нарушение химической терморегуляции связано с их охлаждением и впадением в оцепенение.

Все изложенные выше данные по сравнению сезонных изменений особенностей химической терморегуляции у 5 видов зимоспящих грызунов и 8, не впадающих в спячку, полученные автором этой книги и его сотрудниками, как и данные Джелинео (1938), Слонима, Безуевской и Жила (1940), Слонима (1945), Слонима и Шербаковой (1949), Соколова (1949), Кайзера (1953) и Щегловой (1953), не позволяют считать особенности этого физиологического механизма основным отличием зимоспящих и не впадающих в спячку млекопитающих.

Укажем, что и абсолютная величина основного обмена, т. е. минимальная интенсивность обмена веществ в покое и при темпе-

ратуре среды, не вызывающей явления химической терморегуляции, у зимоспящих зверьков в период их активности, как это показано Кайзером (1953), мало отличается от той же величины у не впадающих в спячку видов (табл. 65).

Таблица 65

Интенсивность обмена у разных видов млекопитающих  
(по Кайзеру, 1953)

| Вид                        | Вес в кг | Выделено калорий     |                                  |
|----------------------------|----------|----------------------|----------------------------------|
|                            |          | на 1 кг<br>в 24 часа | на 1 м <sup>2</sup><br>в 24 часа |
| Коза . . . . .             | 36,0     | 22,2                 | 734                              |
| Собака . . . . .           | 14,0     | 34,6                 | 745                              |
| Кролик . . . . .           | 2,6      | 45,0                 | 619                              |
| Сурок . . . . .            | 1,9      | 56,4                 | 616                              |
| Еж . . . . .               | 0,68     | 84,0                 | 684                              |
| Хомяк . . . . .            | 0,31     | 105,6                | 753                              |
| Суслик . . . . .           | 0,24     | 105,6                | 660                              |
| Соня-полчок . . . . .      | 0,13     | 120,0                | 598                              |
| "    садовая . . . . .     | 0,044    | 197,0                | 695                              |
| Белая мышь . . . . .       | 0,024    | 240,0                | 870                              |
| Соня орешниковая . . . . . | 0,019    | 312,0                | 832                              |

Все эти данные позволяют утверждать, что у не впадающих в спячку и у зимоспящих млекопитающих в период активности последних, т. е. весной и летом, нельзя обнаружить особого различия в зависимости температуры тела от влияния температуры среды, т. е. в механизме химической терморегуляции. Лишь к осени, вслед за происшедшими в их организме глубокими изменениями, происходит нарушение этого механизма, как бы превращающее их из гомойотермных животных в пойкилотермных.

Более очевидны некоторые отличия этих двух групп млекопитающих по характеру физической терморегуляции, т. е. по особенностям, определяющим интенсивность теплопотерь их организма. Напомним, что у зимоспящих зверьков процесс смены шерстного покрова с летнего на зимний происходит не в короткий период — в конце лета, а тянется довольно долго, захватывая и время оцепенения (см. Кузнецов, 1949, Дубинин, 1945, Ильина, 1949, Хансон, 1954). Таким образом, понижение температуры воздуха осенью в тех местах, где зверьки не впадают в летнюю спячку, безусловно захватывает животных, не обладающих этим важнейшим средством

защиты от холода. Бенедикт и Ли (1938) отметили другую, крайне важную, особенность млекопитающих (впадающих в спячку, на которой останавливались и ранее старые авторы, но о которой редко вспоминали в последние годы. Для сурков, как и для других зимоспящих грызунов, характерно плохое кровоснабжение и периферии и внутренних органов, которое, по мнению американских исследователей, определяет недостаточность поступления к тканям и клеткам кислорода, а также удаления оттуда продуктов обмена. Вероятно, этот фактор влияет также на низкую величину теплообразования у зимоспящих в осенне-зимний период при низкой температуре. Эти отличия связаны и с тем, что при охлаждении крови в капиллярах поверхности легких в ней остается часть углекислоты, поступающая обратно в кровообращение. Это накопление углекислоты, как показали специальные исследования Эндреса (1926), ведет к повышению кислотности крови, которое вызывает у млекопитающих, впадающих в спячку и не обладающих этой способностью, совершенно различные результаты. У первых, как показал еще ранее Дюбуа (1896), повышение кислотности крови вызывает замедление дыхания, так как дыхательный центр в мозгу наркотизируется при повышении кислотности крови. В противоположность этому у млекопитающих, не впадающих в спячку, повышение кислотности крови вызывает раздражение дыхательного центра и учащение дыхания. Таков сложный механизм действия охлаждения на млекопитающих, относящихся к этим двум группам.

Повидимому, пробуждение при температуре ниже  $0^{\circ}$  также тесно связано с этим механизмом, так как при очень больших концентрациях углекислоты и резком повышении кислотности крови дыхательный центр снова начинает раздражаться. Вероятно и кормление сухой пищей вызывает у млекопитающих летнюю спячку вследствие повышения кислотности крови. При отсутствии влаги в корме происходит уменьшение содержания воды в крови, которое приводит к ряду биохимических изменений в ее составе. Одним из результатов этих изменений является повышение кислотности, которое, как и в случае зимней спячки, вызывает состояние оцепенения.

### Железы внутренней секреции

Ряд авторов выдвинул предположение о том, что явление спячки связано с определенными отличиями в функции желез внутренней секреции у млекопитающих, впадающих в спячку (Адлер, 1925). Но глубокое изучение этого вопроса, произведенное рядом авторов, в частности Бруманом (1929), Джонсоном (1926, 1930, 1931), Уйбераллем (1934) на основе большого числа точных опытов с удалением и пересадкой желез внутренней секреции и с введением их экстрактов, показало, что железы внутренней секреции и в частности щитовидная железа не играют роли первичного фактора спячки. Наоборот, изменения, происходящие в них у впадающих

в спячку млекопитающих, являются следствием спячки или подготовки к ней, вызванной влиянием внешних условий — температуры или света (см. выше).

Все же некоторые исследователи утверждали, исходя из представления о независимости сезонных изменений в эндокринных железах от влияния внешней среды, что спячка — циклическое явление, не зависящее от внешних условий.

Наиболее четко эту в корне ошибочную концепцию сформулировали некоторые зарубежные биологи. Так, Хольцапфель (1937), убедившись в том, что лягушки в разные сезоны года по-разному реагируют на охлаждение, и не произведя глубокого анализа взаимной зависимости этих изменений от влияния внешней среды, подобного тому, который сделали Кожанчиков (1948), Бескровный (1952) и Смит (1950), пришла к выводу о том, что «Спячка, вероятно, одна из фаз сезонного цикла, который является функцией, присущей самому животному, и не зависит от внешней среды» (стр. 84).

Эмме (1946) в своем обстоятельном обзоре о физиологических процессах у зимоспящих млекопитающих, собрав подробную литературу по этому вопросу и высказав в статье ряд ценных соображений (например, о значении жиронакопления в подготовке к спячке, и, наоборот, о значении расходования жировых резервов, для пробуждения зверьков), не только не подверг критике эти автогенетические концепции зарубежных ученых, но и сам сформулировал положение о том, что: «Наступление и прекращение состояния спячки являются результатами определенных внутренних изменений, протекающих в теле гетеротермных млекопитающих» (Эмме, 1946, стр. 120).

И далее, рассмотрев данные о влиянии внешних условий, вызывающих оцепенение, он счел нужным утверждать, что: «Для гетеротермных млекопитающих животных значение внешних факторов состоит в том, что они лишь способствуют наступлению и протеканию этого состояния» (там же, стр. 121).

Столь же неверная точка зрения по этому вопросу была высказана Кратиновым (1947) — автором ряда интересных статей о сезонных изменениях в организме сусликов, на которые мы неоднократно ссылались выше. Уже в статье о сезонных изменениях функции щитовидной железы (Кратин и Шкирина, 1947, стр. 257) было сказано: «Можно предполагать, что сезонная ритмика деятельности щитовидной железы у млекопитающих, впадающих в спячку, тесно связана с сезонной сменой уровня жирового обмена, причем эта связь осуществляется по принципу ауторегуляции».

Таким образом, авторы игнорировали несомненную зависимость процессов жиронакопления у зимоспящих грызунов перед впадением в оцепенение от особенностей их поведения, которые, как показано Варшавским (1938, 1941), Калабуховым (1939, 1950, 1954), Тихвинским и Сосниной (1939), Лешковичем и Дубининым (1945),



Мироновым, Ширановичем, Пушницей и Павловым (1952) и Мовчаном (1953), теснейшим образом связаны с влиянием внешней среды.

В тезисах доклада на VII Всесоюзном съезде физиологов Кратинов (1947, стр. 295—296) еще более четко изложил свои взгляды на сущность явлений зимней спячки. Так, в 1 тезисе он прямо пишет: «В то время как экологи приписывают основную роль в наступлении спячки факторам внешней среды, физиологи склоняются к мысли, что ведущее значение в ритмической смене спячки и активности имеют внутренние факторы организма».

Полностью противоречит обширным фактическим данным и содержание 3-го тезиса: «Подтверждением этого положения (о ритме, сложившемся в процессе эволюции вида — *Н. К.*) служат многолетние наблюдения различных авторов (Бочарников и др.), а также данные, полученные нами. Они показали, что залегание в спячку малого суслика происходит закономерно из года в год, в один и тот же период, независимо от внешних условий (температурных, степени сухости кормовых растений на станциях обитания сусликов)» (подчеркнуто нами — *Н. К.*).

В этом тезисе Кратинов (1947) прямо искажает обширные материалы о колебаниях сроков залегания и пробуждения сусликов. Чтобы опровергнуть это необоснованное утверждение, мы можем сослаться лишь на приведенные выше данные о крайне раннем впадении в летнюю спячку малого суслика в некоторые годы, полученные Браунером и Дергуновым (1923) в Аскании-Нова и нами в Каменской области, на данные Кашкарова и Лейн-Соколовой (1927) для желтого суслика, а также на данные о резких колебаниях срока пробуждения сусликов в Ростовской, Сталинградской и Астраханской областях в разные годы, собранные Калабуховым (1929, 1936), Лавровским и Шатас (1949), Рашкевичем (1949) и Эпштейном (1955), — см. стр. 55—56 и 85—86.

В 9-м тезисе Кратинов пишет: «Приписывая доминирующую роль в механизме спячки млекопитающих ритмической смене физиологического состояния регулирующих систем организма, мы полагаем, что факторы внешней среды, не влияя на уже установившийся, характерный для данного вида ритм спячки и бодрствования, могут только в некоторой степени ускорять или замедлять наступление спячки или пробуждение».

Наконец, в 4-м тезисе этот автор утверждает следующее: «Анализ литературных данных также показывает, что в различных частях ареала распространения малого суслика, заметно отличающихся в экологическом отношении, залегание в спячку и пробуждение происходят в близкие сроки».

Здесь Кратинов (1947) совершенно игнорирует не только данные о разных сроках пробуждения и залегания в зимнюю спячку грызунов одного вида в разных широтах, как и наличие летней спячки только в юго-восточных засушливых районах обитания некото-



рых видов сусликов (см. стр. 85—86 этой книги), но и данные о непадении в спячку некоторых видов зимоспящих зверьков на юге их ареала, установленном, например, для мохноногого тушканчика в Туркмении (см. Виноградов и Арпиропуло, 1938), а также сведения о зимовке на севере нашей страны части популяции разных видов легучих мышей и о перелете на юг основной их массы (см. стр. 68—71).

Так, этот автор, в своих работах о сезонных изменениях содержания аскорбиновой кислоты и запасов жира в организме сусликов показавший, что в период активности происходит накопление этих веществ, являющихся результатом ассимиляции животными внешних условий,— в данном случае растительной пищи,— не сделал из этих исследований правильных выводов.

Этот автор игнорировал данные о влиянии сезонных изменений соотношения длительности дня и ночи на регуляцию цикла деятельности щитовидной железы, на чем основано управление процессом линьки у птиц и млекопитающих (Светозаров и Штрайх, 1940, Ларионов, 1951, 1945, Афонская, 1943). В последующих исследованиях советских биологов это важное значение изменений длительности дня и ночи для регуляции деятельности щитовидной железы было полностью подтверждено (Афонская, 1949, Беляев и Уткин, 1949, Беляев, 1950, Новиков и Благодатская, 1948).

Наконец, теперь нам известны приведенные выше данные Энсо-ни (1953), говорящие о прямом влиянии охлаждения на функцию надпочечников, гормон которых в свою очередь регулирует деятельность щитовидной железы и интенсивность терморегуляции.

Быков и Слоним (1949, стр. 11) в статье, на которую мы уже выше ссылались, подчеркнули всю неприемлемость точки зрения «некоторых физиологов (Адлер, Уйбералль, Кратинев и др.)», объясняющих впадение в спячку лишь эндогенными влияниями. Здесь же они указывают: «Несомненно гетеротермия и ее сезонное появление является отражением сезонных метеорологических явлений в окружающей среде».

Этим примером, иллюстрирующим всю сложность разрешения вопроса о механизме действия внешних условий на внутренние изменения в организме животных, впадающих в спячку, мы и закончим предпоследнюю главу.

## IV. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

---

Толчок, необходимый для того чтобы вывести животных из спячки, зависит не от абсолютной степени теплоты, но строго соразмеряется с климатом данной местности.

Ч. Дарвин, „Путешествие вокруг света на корабле „Бигль“.

Заканчивая обзор явлений зимней и летней спячки животных, можно сделать ряд выводов. Прежде всего очевидно, что впадение в спячку и пробуждение всегда связано с изменениями во внешней среде, и в особенности — с сезонными изменениями климата. Эти перемены, создающие условия, неблагоприятные для существования животных, в основном связаны с наступлением зимы или с периодами бескормицы или летней засухи.

Впадают ли животные в оцепенение зимой или летом, наблюдается ли спячка у микроскопического животного или у млекопитающего в любой из частей земного шара — во всех случаях оцепенение вызывается действием определенных внешних условий. Таким образом, явление спячки является одним из характерных примеров тесной зависимости животных от внешней среды.

Но мы видим также, что в спячку впадают только определенные виды животных, отличающиеся целым рядом особенностей: с одной стороны, физиологических, позволяющих им впасть в состояние оцепенения и проводить в нем длительный срок, и, с другой стороны, экологических — определяющих необходимость этого впадения.

Итак, спячка является своеобразным приспособлением к неблагоприятным условиям определенных видов животных, обладающих характерными экологическими и физиологическими особенностями. Это свойство играет важную роль, обеспечивая существование этих видов в периоды, когда во внешней среде наступают изменения, неминуемо ведущие к их гибели. Понижается ли температура воздуха или наступает период бескормицы, высыхает ли водоем или исчезает влага из растений, служащих пищей, — животные реагируют на эти изменения временным прекращением своей активной жизни, впадением в спячку.

Способность впадать в спячку является результатом процесса эволюции определенных видов животных и одним из своеобразных биологических приспособлений, возникших у самых различных форм, обитающих в различных частях света. Мы не можем пока сказать, каким путем возникло это приспособление, но можно утверждать, что возникновение спячки у разных групп животных связано с разными причинами. Так, например, несомненно, что у беспозвоночных, рыб, земноводных и пресмыкающихся, вообще не обладающих способностью поддерживать температуру тела на постоянном уровне, это свойство не имело большого значения для возникновения явлений спячки. Значительно более важным было появление способности сохранять при понижении температуры тела правильные соотношения между скоростью отдельных физиологических процессов. Не менее важную роль играло появление у них свойства накапливать запасы жира и других питательных веществ, необходимых для поддержания их жизни во время оцепенения. Когда возникли эти качества, сказать трудно.

Мы уже видели, что из млекопитающих впадают в спячку виды, своеобразные по своей физиологической организации, в частности сохранившие способность понижать температуру тела до температуры окружающей среды.

Сходные особенности терморегуляции характерны для двух больших групп млекопитающих, сохранившихся без значительных изменений с третичного периода — однопроходных (утконос и ехидна) и неполнозубых (ящеры, ленивцы и т. д.).

У этих австралийских и южноамериканских форм, как и у млекопитающих, впадающих в спячку, температура тела весьма зависит от температуры среды, что показали исследования Соутерленда (1901), Альмейда (1925), Эйзенраута (1932) и других. Так, например, у утконосов и ехидны температура тела иногда понижается до  $+22^{\circ}$ ,  $+24^{\circ}$ .

Сравнение этих двух групп млекопитающих, впадающих в спячку, с одной стороны, и однопроходных и неполнозубых — с другой, позволяет предположить, что возникновение спячки у этих животных связано с концом третичного периода. В это время в связи с охлаждением земли в северных и умеренных широтах млекопитающие разделились на две группы, резко отличные по своему образу жизни зимой: первую — животных, поддерживающих температуру тела на постоянном уровне, остающихся зимой активными, и вторую — впадающих в спячку. Для первой группы, очевидно, наиболее важным было возникновение особенностей физической терморегуляции, препятствующих отдаче тепла (густой и теплый меховой покров) и способствующих быстрому согреванию наиболее охлаждаемых периферических частей тела (кровоснабжение).

Для второй — главными свойствами были: способность прово-

дить в состоянии оцепенения при низкой температуре длительное время без нарушения координации жизненных функций и накапливать в период активной жизни большие резервы питательных веществ для существования в спячке.

Напомним, что, вероятно, резервы, в особенности жировые, не только являются энергетическими запасами, но и играют роль своеобразного депо других необходимых для зимоспящих животных веществ, в частности стимуляторов размножения — гормона половой зрелости у насекомых (Иванов и Мещерская, 1935, Петровская, 1940) и витамина *E* у млекопитающих (см. данные Фридман на стр. 160—163).

Роль накопления жировых резервов у зимоспящих млекопитающих как фактора, регулирующего функцию щитовидной железы и тем самым интенсивность обмена веществ и терморегуляции, также несомненна (Кратинев и Шкирина, 1947, Ляпин, 1949, Соколов, 1949), как и вероятность сходного же влияния жиронакопления на других зимоспящих животных, например, на насекомых (см. данные для малярийного комара — Беклемишев, 1944 и клопа-черепашки — Федотов, 1944).

О том, что явление спячки у млекопитающих возникло очень давно, говорит интересная находка спящих сусликов в слое вечной мерзлоты. Виноградов (1948), описав три найденных трупа сусликов в долине р. Дириныюрях, в бассейне р. Индигирки (Северо-Восток Сибири, 64° 20' с. ш. и 142° в. д.), указывает на то, что вместе с сусликом здесь же, на глубине 12,5 м, были обнаружены остатки дикой лошади, шерстистого носорога, северного оленя и лисицы, а также пыльца липы, березы, ивы, ольхи, злаков и ворсянковых. Возраст указанных отложений определяется автором в 10—12 тысяч лет. Но так как Пидопличко (1950) считает, что шерстистый носорог был истреблен человеком и упоминает об охоте на него в Приуралье даже в X веке нашей эры, возраст этой находки может быть уменьшен.

Зверьки были найдены в типичной позе спящих грызунов, с дугообразно изогнутой спинкой и прижатыми к брюшку головой, лапами и хвостом. В шерсти одного из них были найдены вши, а в кишечнике — нематоды.

Морфологические особенности грызунов позволили выделить их в особый вид — *Citellus glacialis* Vin., близкий к сибирским и американским длиннохвостым сусликам (*Citellus undulatus*—*C. parryi*), особенности спячки которых описаны выше.

Эта находка подтверждает справедливость нашего предположения, высказанного еще два десятилетия тому назад (Калабухов, 1936), о возникновении явлений спячки именно в период, когда в умеренном и северном поясах земного шара происходили климатические изменения, связанные как с похолоданием, так и с резким ухудшением условий питания для животных в зимний период. Тот факт, что остатки зимоспящих грызунов были обнаружены вместе

с остатками шерстистого носорога, ярко иллюстрирует это расхождение путей приспособления к холодному времени года у различных групп млекопитающих.

Наконец, некоторые данные говорят и о возможном пути возникновения спячки у животных. Мы уже отмечали ранее, что у некоторых зверьков, например, у летучих мышей, наблюдается одновременно и миграция и спячка; одна часть популяции, видимо, найдя благоприятные условия, может оставаться на зимовку в местах, где они проводят летний период, в то время как другие особи мигрируют на юг.

Сходное явление было изучено детально у бабочек в Англии. При этом было установлено, что, как правило, на месте размножения остаются бабочки, уже зимовавшие один период, в то время как появившиеся в этом году мигрируют на значительное расстояние на юг (Флинн, 1943). По другим данным, зимовку на месте летнего существования проводят или более слабые или не имеющие инстинкта миграции бабочки (Элиот, 1943).

Таково же разделение популяций черепашки (см. Федотов, 1944, стр. 25). Очевидно, что такая дифференциация на зимоспящих и мигрирующих особей может привести к возникновению в результате дальнейшего отбора форм, резко отличающихся уже рядом других особенностей, подобно дифференциации форм насекомых, развивающихся с диапаузой и без нее, или «озимых» и «яровых» растений, по целому ряду иных признаков. И в этой дифференциации у беспозвоночных также играет важную роль степень накопления жировых резервов, холодостойкость и другие вновь приобретенные в процессе филогенеза свойства, подобные отличиям впадающих и не впадающих в спячку млекопитающих, о которых мы уже упоминали выше. Представление о том, что способность впадать в спячку является новым свойством ряда форм животных, возникающим несомненно у самых различных групп животных, было нами особо подчеркнуто во II издании «Спячки животных» (1946, стр. 174), ибо Машталер (1940) выдвинул предположение, что способность впадать в спячку является палеоадаптацией, т. е., иными словами, сохранением примитивных черт предков современных животных.

По его стопам пошел и Эмме (1946, стр. 122), утверждавший, что зимоспящие млекопитающие — группа как бы отставшая в развитии свойств терморегуляции от прочих представителей этого класса. Он прямо пишет: «Другая часть млекопитающих в процессе эволюции не выработала совершенной терморегуляции», утверждая далее: «Поскольку зимняя спячка оказалась в высшей степени полезной, необходимость в дальнейшей эволюции терморегуляторных механизмов в пределах данной группы животных, видимо, отпала».

О таких представлениях Быков и Слоним (1949, стр. 9) справедливо писали в своей статье: «Отзвуки этих примитивных взглядов можно встретить и в наши дни (Эмме, 1946)».



Представление о спячке как о сложном приспособлении, сложившемся в процессе эволюции различных форм животных как под прямым воздействием условий существования, так и при несомненной роли различных внешних факторов, играющих роль сигнальных, условных раздражителей, всецело подкрепляет замечательную мысль Дарвина, высказанную им век с четвертью тому назад («Путешествие на корабле «Бигль», 1839, глава V).

Рассмотрев несовпадение сроков пробуждения из спячки некоторых видов животных в разных зонах Южной Америки, великий натуралист приходит к взятому в качестве эпиграфа к этой главе выводу о том, что в разных условиях климата спячку вызывает или прекращает действие внешних условий разной интенсивности, предваряя этим одно из основных положений своей теории — об относительности приспособлений, об их тесной зависимости от конкретных условий среды. Все изложенные выше данные подтверждают то, что эта способность впадать в оцепенение является относительно новой и безусловно прогрессивной ступенью в развитии животного мира, позволяющей большому числу видов переживать неблагоприятные периоды в их жизни.

### Экологические особенности животных, впадающих в спячку

Если еще не достаточно выяснены пути возникновения спячки животных в процессе филогенеза, то зато можно указать, какие экологические особенности характеризуют современные виды животных, впадающих в спячку.

Первая и основная черта в экологии животных, впадающих в спячку, — это ограниченность периода активной жизни. Чем больше продолжительность спячки, тем в более сжатые сроки происходят все явления в активный период жизни животных. Продолжительность спячки прежде всего накладывает свой отпечаток на процесс размножения. Наиболее резко выражена эта зависимость у насекомых, где от длительности зимы зависит число поколений и количество потомков во время лета.

Так, по Клейну (1932), в зависимости от широты местности у бабочки-капустницы число поколений и количество потомков (вычисляя смертность на стадии личинки и куколки) меняется следующим образом (табл. 66).

Это относится и к млекопитающим. Виды, впадающие в спячку, размножаются не чаще 1 раза в лето, тогда как близкие к ним формы приносят по 2—3 поколения в год.

Так, например, сурки, суслики, бурундуки размножаются 1 раз в год, в то время как белка размножается 2, а иногда и 3 раза в лето (Формозов, Наумов, Кирис, 1934). Наконец, многие другие

виды грызунов дают по 3—5 поколений в год, размножаясь и зимой. Мы можем сделать и другой важный вывод о том, что сокращение периода размножения, вызванное спячкой, не только не мешает данному виду занимать свое место в биоценозе, но, быть может,

Таблица 66

Число поколений и количество потомков одной самки капустницы  
(по Клейну, 1932)

| Место                           | Количество поколений | Количество вышедших самок |
|---------------------------------|----------------------|---------------------------|
| Хельсинки (Финляндия) . . . . . | 1                    | 3                         |
| Париж (Франция) . . . . .       | 2                    | 20                        |
| Марсель . . . . .               | 3                    | 43                        |
| Неаполь (Италия) . . . . .      | 5                    | 122                       |
| Яффа (Палестина) . . . . .      | 7                    | 2827                      |

даже является условием, позволяющим поддерживать его численность на более или менее постоянном уровне. Мы знаем, что непрерывное размножение увеличивает численность животных в геометрической прогрессии. При непрерывном размножении в условиях теплого климата Палестины одна самка капустницы и ее потомки дают за год 2827 новых самок.

Точно так же млекопитающие, размножающиеся непрерывно, как, например, мышевидные грызуны, могут дать многочисленное потомство. Так, потомство одной самки обыкновенной полевки в лабораторных условиях за 14 месяцев достигло 283 экземпляров (Рериг и Кнохе, 1916).

Но эти виды, обладающие способностью быстро размножаться, в то же время испытывают действие ряда условий, вызывающих их большую смертность. Хищные животные, паразиты, болезни, неблагоприятные климатические факторы и многие случайные причины уличтожают большую часть этих животных, и обычно общая их численность остается на сравнительно низком уровне. Если за некоторый период «массового размножения» число этих животных значительно возрастает, то вслед за ним наступает период их массовой гибели, снова сводящий их число к прежнему уровню.

В противоположность этому численность многих животных, впадающих в спячку, остается более или менее постоянной. Короткий срок размножения и небольшое число потомков, таким образом, позволяет этим видам существовать, хотя и обуславливает отсутствие у них «массовых размножений».

Относительно постоянная численность животных, впадающих в спячку, связана, видимо, с тем, что у большинства видов величина смертности в условиях спячки, зависящая от сравнительно ограниченного числа причин (длительность спячки, минимальные

температуры и т. д.), более постоянна, чем гибель от разнообразных причин в активном состоянии. Лишь у насекомых и других беспозвоночных, зимующих в поверхностных слоях почвы и на растениях, величина смертности во время спячки резко колеблется, и поэтому численность их также испытывает большие колебания.

Впадение в спячку и пробуждение из нее определяет не только длительность периода активности, но и те сроки, в которые происходят те или иные биологические явления в жизни животных. Чем

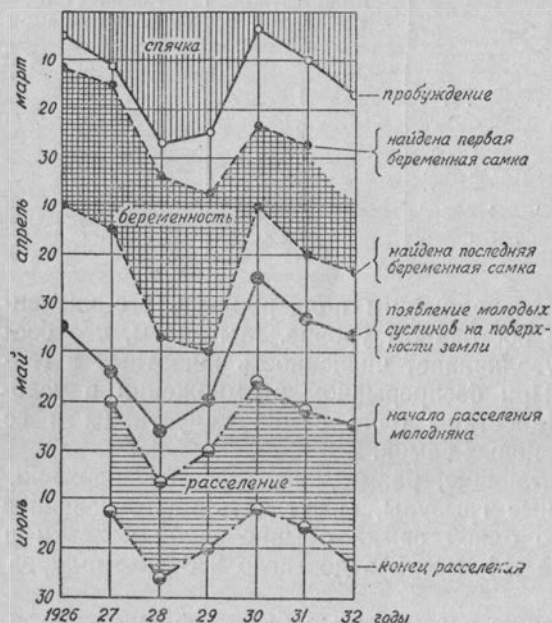


Рис. 92. Зависимость сроков наступления различных биологических явлений у малых сусликов от времени их пробуждения из спячки (по Калабухову и Раевскому, 1934).

позднее происходит пробуждение, тем на более поздний срок смещаются все моменты в активном периоде их жизни.

Так, например, у малого суслика связанное с ходом весны изменение сроков пробуждения смещает все последующие биологические моменты (спаривание, беременность, рождение и расселение молодых сусликов) иногда на несколько недель (рис. 92). Через эти последовательные звенья срок пробуждения малых сусликов определяет также начало чумной эпизоотии среди этих грызунов, начинающейся после расселения молоднякa в ста-

рые норы, где иногда сохраняются блохи, хранящие чумную инфекцию с предыдущего года (Калабухов, 1929).

Недавно Хансен (1954) показал, что у северо-американских сусликов сезонный ритм линьки мехового покрова всецело зависит от годового цикла жизнедеятельности.

Среди этих видов, объединенных систематиками в 7 подродов, можно выделить 3 группы, резко отличающихся по характеру линьки мехового покрова.

К первой группе относятся суслики, линька у которых происходит один раз в году и идет диффузно, — т. е. более или менее равномерно по всей поверхности тела. Вторая группа — суслики, также линяющие однократно, но с четкой картиной смены меха на раз-

ных частях тела. Наконец, у третьей группы линька происходит дважды, будучи связана с наличием у них четкой смены зимнего и летнего мехового покрова, с хорошо выраженными «фигурами линьки».

Линька сусликов подрода *Citellus* идет по первому типу, у под родов *Callospermophilus*, *Otospermophilus* и *Poliocitellus* — по второму, и, наконец, подроды *Ammospermophilus*, *Ictidomys* и *Xerospermophilus* — линяют дважды в год. При этом, в то время как весенняя линька у них начинается с головы и оканчивается у основания хвоста, осенью ход смены меха — обратный.

Суслики первой группы — северные или горные виды, находящиеся в спячке около семи месяцев, сезонная смена меха для которых не имеет поэтому никакого приспособительного значения. Наоборот, зверьки третьей группы — южные виды, большинство которых не впадают совсем в спячку, а некоторые, если и впадают в оцепенение, то лишь на короткий срок. Суслики второй группы занимают промежуточное положение по особенностям их жизни и географического распространения, будучи более близкими в систематическом отношении к грызунам первой группы.

Кратковременность активного периода жизни делает животных, впадающих в спячку, весьма привязанными к местам своего обитания, и поэтому эти виды обычно не передвигаются на большие расстояния (за исключением некоторых видов летучих мышей).

### **Практическое значение особенностей животных, впадающих в спячку**

Если целый ряд основных экологических особенностей животных, впадающих в спячку, так тесно связан с впадением в оцепенение, то и для животных, имеющих значение для человека, их особенности, связанные со спячкой, часто влияют на размер приносимых ими пользы или вреда. Мы уже указывали, что продолжительность периода оцепенения и величина смертности во время спячки часто определяют численность вредных насекомых. Период развития чумных эпизоотий на сурках и сусликах, влекущих за собой часто заболевания людей, также связан со сроками пробуждения грызунов из спячки. Срок выхода из оцепенения иксодовых клещей определяет время заражения людей клещевым энцефалитом, возвратным тифом и риккетсиозами. Таких примеров можно было бы привести очень много. Во многих случаях эта связь определенных явлений в жизни вредных или полезных животных со спячкой уже учтена человеком в его практической деятельности. Так, например, в борьбе с сосновым шелкопрядом используется то, что гусеницы его вскоре после выхода из яиц спускаются с деревьев зимовать на землю (см. главу II). Зимой или ранней весной, до пробуждения вредителя, на кору сосен одеваются кольцою полоски клейкой бумаги, которые препятствуют гусеницам подняться наверх. Пробуждаясь весной, перезимовавшие гусеницы не могут подняться к веткам, хвоей которых они питаются, и гибнут внизу без пищи.



Исследования Федотова и Бочаровой (1952) показали, что процесс накопления запасов жира у клопов-черепашек в начале лета резко изменяет их чувствительность к ДДТ.

Смертность клопов от опыления дустом, содержащим 5,5% ДДТ, в первые дни отложения жировой ткани составляет около 40%, в то время как уже полностью накопившие жировые резервы черепашки перед отлетом с полей практически нечувствительны к яду.

Сходные данные получены Ягужинской (1949) для самок малярийного комара (*Anopheles maculipennis messae*), чувствительность которых к действию ДДТ резко уменьшается по мере накопления жировых резервов осенью.

Изучение чувствительности различных видов насекомых и клещей—вредителей зерновых запасов к воздействию низкой температуры позволило Ушатинской (1954) разработать эффективные приемы профилактической обработки зернохранилищ и дезинсекции зараженного зерна влиянием холода. Длительность морозного периода во многих краях и областях Советского Союза и относительно высокая чувствительность амбарных вредителей к охлаждению позволяют надеяться на успешное применение на практике этих результатов детального изучения холодостойкости насекомых и клещей.

Мы уже упоминали ранее, что у зимоспящих грызунов в связи с циклическими изменениями их жизнедеятельности не только при впадении в спячку, но и в летний период, также зависящими от сроков пробуждения и залегания, изменяется и их отношение к отравленным приманкам. Так, например, малые суслики — самки в период беременности и лактации неохотно берут овес с фосфидом цинка, и их смертность поэтому ниже, чем самцов (см. Калабухов, Калиман, Мумрий и др., 1950, Калабухов, 1952).

Мокеева (1955) считает, что малые суслики в период пробуждения более стойки к фосфиду цинка, чем летом, перед залеганием их в спячку. По данным И. А. Бененсон, накопление запасов жира крапчатыми сусликами перед спячкой и связанные с этим другие физиологические изменения в их организме (с 17 июля по 2 августа), наоборот, резко понижают их чувствительность к действию фосфида цинка (см. рис. 93).

Оцепенение при низкой температуре также применено для сохранения насекомых — хищников или паразитов, которые истребляют вредных насекомых. Содержа на холоде «божьих коровок», паразитических ос, яйцеедов и другие виды, истребляющие вредителей, в нужный момент их оживляют и рассылают на места, где появились вредные насекомые. Охлаждая вышедших из яиц шелковичных червей при температуре от +1 до +5°, можно их сохранять живыми в состоянии оцепенения в течение почти целого месяца, причем за 28 дней погибает всего 14% гусениц (В. В. Алпатов, 1931). Возможность длительного хранения шелковичных червей без корма при низкой температуре представляет несомненный прак-



тический интерес, так как иногда они выходят из яиц раньше, чем распустятся листья шелковицы или дуба, которыми они питаются (Миляев и Сидорченко, 1947, Шахбазов, 1953).

Мы уже указывали, что опыты такого рода производились и с рыбами, сохраняющимися живыми при температуре 0°, в воде со льдом или без воды в течение нескольких дней (Гудков и Платонов, 1936, Мартехов, 1937, Веселов, 1947, Мурыгин, 1955). В биологических лабораториях широко применяется продление спячки лягушек, пойманных весной, охлаждением, для того чтобы затем, перенося их в высокую температуру, получать летом в любое время от них икру и изучать развитие головастиков.

На основе данных о холодостойкости определенных видов или пород животных должны решаться задачи их акклиматизации в северных районах. Так, данные об успешной акклиматизации в средних и северных районах СССР некоторых видов амурских рыб (Кирпичников, 1944, Кирпичников и Берг, 1952, Бризинова и Кирпичников, 1952, Строганов и Веригин, 1954) и о неудачном расселении в северных и южных районах РСФСР и Украины истребляющей личинок малярийного комара теплолюбивой рыбки гамбузии (Соколов, 1940) показали всю важность изучения способности акклиматизируемых видов рыб переносить зимовку в новых условиях.

К срокам пробуждения, залегания и смены мехового покрова приурочен промысел впадающих в спячку грызунов — сурков, сусликов, бурундуков и хомяков.

Физико-химические свойства жира зимоспящих млекопитающих делают его крайне ценным сырьем для приготовления жидких сортов мыла, применяемых в текстильной и медицинской промышленности. Этот жир, особенно при низкой температуре, может применяться также для смазки частей машин и точных приборов, и, наконец, издавна употребляется в качестве основы при составлении мазей и эмульсий для лечения ран и некоторых кожных заболеваний (см. Сахаров, Семенов и Гришина, 1934, Губарев, Быстренин и Луговая, 1939, Ранков и Попов, 1953).

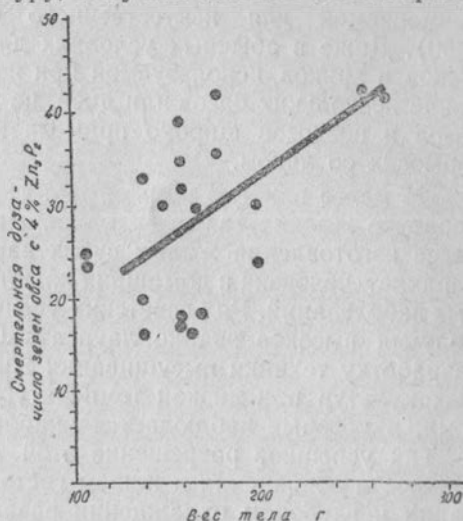


Рис. 93. Смертельная доза (число зерен овса с 4% фосфида цинка) для сусликов разной степени упитанности (по И. А. Бененсон, 1954).

М. А. Бескровный в лаборатории кафедры экспериментальной экологии, изучая влияние света и температуры на половой цикл степных сурков-байбаков (*Marmota bobac*) — промысловых зимоспящих грызунов, разведение которых в неволе до сих пор считалось невозможным, впервые получил от них в условиях клеточного содержания в 1952 г. потомство.

Важным практическим достижением последних лет явилось также применение техники глубокого охлаждения — до температуры  $-78^{\circ}$ ,  $-183^{\circ}$  — для длительного сохранения в живом состоянии и перевозки на далекое расстояние спермы млекопитающих, применяемой для искусственного обсеменения (Смирнов, 1949, 1950). Даже в обычных условиях для сохранения спермы баранов, быков и хряков, используемой при искусственном обсеменении в течение нескольких часов или дней, на животноводческих фермах колхозов и совхозов широко применяется методика охлаждения ее в термосах со льдом.

Не менее важную роль играет глубокое охлаждение, — при температуре жидких газов, — одновременное с высушиванием, в процессе изготовления живых сухих вакцин, прививка которыми предохраняет человека и домашних животных от различных инфекционных заболеваний. Ряд советских ученых — медиков и ветеринаров — получил высокое звание лауреата Сталинской премии именно за разработку техники высушивания живых авирулентных бактериальных культур при низкой температуре, т. е. в условиях, сходных с теми, в которых наблюдается анабиоз коловраток и тихоходок.

Так успешное разрешение этой теоретической проблемы — возможности сохранения в живом состоянии долгий срок при высушивании и глубоком охлаждении различных организмов — позволило советским ученым создать новое мощное средство защиты от болезней — живые сухие вакцины.

Наконец, приведенные нами на стр. 165—169 результаты экспериментов «лечения», зимоспящих животных от инфекционных заболеваний и задержки развития злокачественных опухолей, естественно вызвали в последнее время попытки охлаждать с терапевтической целью млекопитающих, не впадающих в спячку, в том числе и человека. Обзор этих исследований дан Шмидтом (1948) и Биллингемом (1955), а некоторые интересные иллюстрации методики таких экспериментов имеются в статье Пинчера (1954).

Охлаждение организма крупных млекопитающих и человека производится после подготовки путем инъекций веществ, действующих угнетающе на нервную систему и тем самым и на обмен веществ (хлорпромазин, фенэрген, их смесь — т. н. «литический коктейль» и т. д.). Затем поверхность тела больного окружается кольцами резиновых трубок, по которым циркулирует ледяная вода. В некоторых случаях кровь из кровеносной системы через стеклянные и резиновые трубки пропускают для охлаждения через камеру холодильника.

Таким путем удается понижать температуру тела человека до 26°. Эта «искусственная спячка» применяется для хирургических целей, резко уменьшая вероятность послеоперационного шока, а также для сложных и длительных операций на сердце. Указанные приемы применяются Лабори и Хегенером в госпитале Вождар, в Париже, и Делормом, Россом и Броком — в Англии.

Операции на сердце при гипотермии — понижении температуры тела больных — с успехом проводят советские хирурги А. И. Бакулев, А. А. Вишневский, П. А. Куприянов, Е. И. Мешалкин и другие. Для охлаждения на пациента надевают удобный костюм из прорезиненной ткани, между двумя слоями которой циркулирует вначале холодная, а при обогревании — теплая вода.

Охлаждение пациентов таким путем также применяется для лечения шизофрении и, наконец, в безнадежных случаях рака — для облегчения страданий умирающих.

Изучение проблемы спячки позволяет осветить еще один вопрос, живо интересующий специалистов в области медицинской зоологии и бактериологии, — вопрос о времени возникновения тесных связей между различными бактериями и паразитическими животными и их хозяевами — млекопитающими.

Так, например, очевидно, что возникновение энзоотических очагов чумы там, где основным хранителем этой инфекции оказались грызуны, впадающие в спячку, — сурки и суслики (Монголия, Маньчжурия, Северная Америка — Ралль, 1944, Фенюк, 1944, Калабухов, 1949), — явление более позднее, чем образование чумных очагов, существование которых определяется сохранением инфекции в организме грызунов, не впадающих в спячку, например, у крыс — в Индии и Южном Китае, или песчанок — в Иране и Африке. Хотя песчанки, по мнению палеозоологов, и являются грызунами, приспособление которых к условиям пустыни — явление сравнительно недавнее, однако факт происхождения их, в свою очередь, от грызунов, не впадавших в спячку, примитивных форм, подобных некоторым видам хомяков, не вызывает сомнения.

Очевидно, что сурки и суслики получили инфекцию или от своих предков, не впадавших в спячку, или были вовлечены в круговорот распространения чумной инфекции позднее, при возникновении контактных связей между ними и южными, не впадающими в спячку грызунами, в зоне степей и полупустынь. Об этом же говорит и отсутствие способности ображивать глицерин у чумного микроба, выделяемого из организма не впадающих в спячку грызунов в Южной Азии и Африке (так называемые глицерин — негативные штаммы *B. pestis*).

Чумный микроб, выделенный из организма сурков и сусликов, обладает таким свойством; повидимому, это связано с его приспособлением к существованию в организме зимоспящих грызунов, жидкий жир которых содержит глицерин в значительно большем количестве, чем твердые жиры зверьков, не впадающих в спячку (Туманский и Соколова, 1951).

Таким образом, особенности животных, впадающих в спячку, представляют интерес не только для натуралистов-биологов, но и для практиков, ведущих борьбу с вредными видами животных, — животноводов, медиков и ветеринаров.

Укажем и на практические проблемы, которые до сих пор остались неразрешенными, несмотря на то что проведенное изучение различных сторон явления оцепенения животных под влиянием внешних условий открыло новые пути успешного применения этих знаний в практических целях.

Так, со времен Бахметьева (1896, 1912), стремившегося обосновать возможность перевозки рыбы в живом состоянии, но в замороженном виде, транспортировка этого ценного пищевого продукта почти не изменилась. Живую рыбу попрежнему возят в вагонах в воде. Естественно, что в целях экономии емкости количество воды составляет только около  $\frac{3}{4}$  всего объема вагона, и рыба быстро гибнет от недостатка кислорода в воде и накопления в ней углекислоты и других продуктов обмена веществ.

В то же время опыты Мартехова (1937), Веселова (1947) и Мурыгина (1955) обосновали полную возможность перевозки некоторых видов рыб без воды, в воздухе, где легче создать необходимые условия аэрации их жаберной полости.

В Саратовской областной газете «Коммунист» от 15 июня 1954 г. была опубликована заметка: «Вагоны для перевозки живой рыбы», из которой следует, что в изготавливаемых Брянским заводом вагонами для перевозки рыбы в воде имеются превосходные компрессорные установки для аэрации воды, но вмещают эти вагоны из-за большого объема воды всего по 8 тонн рыбы. Очевидно, что, пользуясь столь совершенной техникой вентиляции при содержании рыбы без воды, можно было бы транспортировать ее в значительно больших количествах.

### Задачи дальнейших исследований

Многие из интересных вопросов, возникающих при ознакомлении с явлениями спячки, все же до сих пор недостаточно изучены. Так, например, не установлено, какова максимальная продолжительность пребывания животных в непрерывном состоянии спячки, можно ли при температуре, близкой к  $0^{\circ}$  или ниже  $0^{\circ}$  (в состоянии переохлаждения, частичного замерзания или витрификации)<sup>1</sup> сохранять животных живыми в течение нескольких лет. Много неясного еще осталось в явлениях летней спячки. Не изучено, как влияет спячка на продолжительность жизни животных, как долго жили бы животные того же вида, если бы они были поставлены в условия, препятствующие впадению в спячку.

<sup>1</sup> В свое время привлекая внимание наблюдения Каптерева (1936) над оживлением ряда организмов из «вечной мерзлоты» не могут быть приняты во внимание, так как в этой зоне температура лишь немногим ниже  $0^{\circ}$ , и не известно, не захватывало ли эту полосу периодическое оттаивание почвы.

Большой теоретический и практический интерес представляет дальнейшее изучение влияния условий внешней среды, вызывающих и прекращающих состояние оцепенения, и ответных реакций организма животных в свете учения великого русского физиолога И. П. Павлова. Обнаруженные за последние годы сложные механизмы ассимиляции организмом условий внешней среды, о которых мы писали в предыдущей главе этой книги, могут быть окончательно раскрыты только при анализе роли сигнальных раздражителей, как бы предупреждающих животных о наступлении неблагоприятных изменений во внешней среде (см. Быков и Слоним, 1949, Калабухов, 1948).

Из других вопросов следует обратить особое внимание на некоторые до сих пор не изученные стороны процесса накопления и расходования жировых резервов у всех впадающих в оцепенение животных и, в частности у насекомых и млекопитающих, как фактора, регулирующего, вероятно, не только интенсивность обмена веществ, но и цикл размножения этих видов.

Этот краткий обзор мало изученных сторон зимней и летней спячки, разумеется, далеко не полон.

Нет сомнения в том, что в дальнейшем еще многие новые и интересные закономерности, связанные с удивительным явлением оцепенения, так широко распространенным среди животных, будут раскрыты новыми исследованиями.

---



Ввиду ограниченного объема мы не могли дать развернутого списка литературы по всем разделам книги, подобно приведенным в конце каждой из глав 1-го издания. Поэтому мы перечисляем в следующем списке только:

1. Сводки и монографии, имеющие обобщающий характер.
2. Важнейшие из работ по оценению различных групп животных.

Прочие литературные источники читатель может найти на страницах 1-го и 2-го изданий этой книги (1936, 1946).

## 1. Обзорные работы и монографии о явлениях оцепенения различных организмов

(в хронологическом порядке)

1. Barkow H. C. L., 1846. Der Winterschlaf nach seinen Erscheinungen im Tierreich. Berlin, 1—525.
2. Скориченко Г. Г., 1891. Угнетение жизни (старое и новое о зимней спячке). СПб., 1—89.
3. Dubois R., 1896. Physiologie comparée de la marmotte. (Etude sur le mécanisme de la thermogenese et du sommeil chez les mammifères). Annales de l'Université de Lyon, XXV, Paris, 1—268.
4. Холодковский Н. А., 1897. О спячке у животных. В журнале «Мир Божий», перепечатано в 1923 г. в сборнике «Биологические очерки».
5. Кулагин Н. М., 1897. Зимняя спячка животных. Естествознание и география, 3, 69—77.
6. Бахметьев П. И., 1901. Experimentelle entomologische Studien. B. I. Leipzig, 1—160; 1907. — B. II, 1—944.
7. Никольский А. М., 1909. География животных. Харьков, 1—262.
8. Rasmussen A. T., 1916. Theories of hibernation. Americ. Natur., 50, N. 598, 609—625.
9. Нагорный А. В., 1923. К вопросу о связывании воды в живых и мертвых организмах. Уч. зап. Харьковского госуд. университета, т. I, отд. I, 1—36.
10. Chapman R. N., 1931. Dormancy (Глава в книге «Animal ecology with especial reference to insects»). McGraw Hile, 122—127.
11. Johnson G. E., 1931. Hibernation in mammals. Quart. Rev., 6, 4, 439—461.
12. Gorer F. A., 1931. The physiology of hibernation. Biol. Reviews, vol. 5, 213—230.
13. Никитин В. М., 1933. Анабиоза. Харків.
14. Eisentraut M., 1933. Winterstarre, Winterschlaf und Winterruhe. Mitteil. Zool. Mus. Berl., 19, 48—63.
15. Monterosso B., 1933. L'anabiosi nei cirripedi e il problema della vita latente (ipobiosi). Ricerche morfologiche, biologiche e sperimentale in Chthamalus stellatus (Poli) var. depressa Darwin. Arch. Zool. Ital., 19, 17—379.
16. Шмидт П. Ю., 1935. Анабиоз. 2-е издание. Биомедгиз, М., 1—295.
17. Калабухов Н. И., 1936. Спячка животных. Биомедгиз, 1—204.

18. Benedict F. G. and Lee C., 1938. Hibernation and marmot physiology. *Carn. Inst. Publ.* 497, 1—239.
19. Luyet B. and Geheunio P., 1938. The lower limit of vital temperatures. *Biodynamica*, 33.
20. Luyet B. and Geheunio P., 1939. The physical state of protoplasm at low temperatures. *Biodynamica*, 48, 1—127.
21. Лозина-Лозинский Л. К., 1942. Выносливость насекомых к заморзанию. *Природа*, 3-4, 65—67.
22. Калабухов Н. И., 1946. Спячка животных. 2-е изд. Сов. наука, 1—181.
23. Эмме А. М. 1946. Физиологические процессы у зимнеящих млекопитающих. *Успехи современной биологии*, XXII, 1(4), 111—124.
24. Граевский Э. Я., 1948. Стеклообразное состояние протоплазмы в условиях глубокого охлаждения. *Успехи современ. биологии*, XXV, 2, 185—202.
25. Шмидт П. Ю., 1948. Анабиоз. 3 изд., 1—376.
26. Калабухов Н. И., 1948. Периодические явления в жизни животных. *Наука и жизнь*, 4, 9—12.
27. Быков К. М. и Слоним А. Д., 1949. Кортикальные механизмы физиологии «времени» в организме животных и человека. *Сб. Опыт изуч. периодич. изменений физиолог. функций в организме. Изд-во Акад. наук СССР*, 3—38.
28. Быков К. М., 1950. Развитие идей И. П. Павлова (Задачи и перспективы). *Научн. сессия, посвящ. физиологич. учению И. П. Павлова, АН СССР*, 13—53.
29. Бирюков Д. А., 1951 Влияние внешней среды на нервную деятельность. *Наука и жизнь*, № 6, 19—21.
30. Слоним А. Д., 1952. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. *Изд-во Акад. наук СССР*, 1—327.
31. Лозина-Лозинский Л. К., 1952. Жизнеспособность и анабиоз при низких температурах у животных. *Изв. Естественно-научн. института имени Лесгафта*, XXV, 3—32.
32. Бескровный М. А., 1953. Практикум по экологии животных. *Изд-во ХГУ*, 1—232.
33. Eisentraut M., 1953. Der Winterschlaf, ein Problem der Wärmeregulation. *Rev. Suisse Zool.* 60, 3, 411—426.
34. Kayser Ch., 1953. L'hibernation des Mammifères. *Ann. biol.* 29, 3, 109—150.
35. Граевский Э. Я., 1954. О биологическом действии ионизирующих излучений. *Усп. совр. биол.*, 37, 2, 158—176.
36. Лозина-Лозинский Л. К., 1955. Письмо в редакцию. *Вопросы философии*, 2, 252—253.
37. Шмидт П. Ю., 1955. Анабиоз, 4-е изд. 1—436 (со статьей Лозина-Лозинского Л. К. Жизнеспособность и анабиоз при низких температурах у животных).
38. Herter K., 1956. Winterschlaf. *Handb. Zoolog.* Bd. 8, Liefer. 1, Teil 4, стр. 1—59.

## 2. Оцененение различных групп животных

(Список в алфавитном порядке)

### А. Спячка насекомых

1. Бахметьев П. И., 1899. Собственная температура пчел и вообще насекомых. *Русский пчеловодный листок*, XIV, 3, 4.
2. Беклемишев В. Н., 1944. Экология малярийного комара. *Медгиз*.
3. Buxton P. A., 1935. Changes in the composition of adult *Culex pipiens* during hibernation. *Parasitology*, 27, 2, 263—265.
4. Hodson A. C., 1937. Some aspects of the role of water in insect hibernation. *Ecol. Monogr.*, 7, 271—315.
5. Иванов П. П. и Мещерская К. А., 1935. Физиологические отличия половозрелых личинок насекомых от неполовозрелых и циклические изменения их свойств. *Арх. биологических наук*, 37, 3, 785—826.
6. Иванов С. П., 1938. Про значення індексів холодостійкості. *Зб. праць від. екології Інституту зоології Акад. наук УРСР*, 5, 181—195.

7. Иванов С. П. и Савченко Е. И., 1936. Развитие свекловичного долгоносика в почве в связи с холодостойкостью различных его стадий. Защита растений, 1, 5—14.

8. Калабухов Н. И., 1939. Материалы по изучению оцепенения (спячки и «анабиоза») у пчел, *Apis mellifera* L. Зоологический журнал, XII, 4, 121—153.

9. Калабухов Н. И., 1934. «Анабиоз» у позвоночных и насекомых при температуре ниже 0°. Докл. Акад. наук СССР, серия I, 7, 419—426.

10. Кожанчиков И. В., 1935. Дыхание насекомых при температуре ниже 0°. Докл. Акад. наук СССР, III (VIII), 8 (68), 369—372.

11. Кожанчиков И. В., 1936. К вопросу о жизненном температурном оптимуме VII. Физиологическая характеристика стено- и эуритермии насекомых. Зоологический журнал, XV, 2, 217—243.

12. Кожанчиков И. В., 1937. Экспериментально-экологические методы исследования в энтомологии. Л., 1—208.

13. Кожанчиков И. В., 1939. Термостабильное дыхание как условие холодостойкости насекомых. Зоологический журнал, XVIII, 1, 86—97.

14. Кожанчиков И. В., 1948. Зимовка и диапауза чешуекрылых насекомых семейства *Orgyidae* (Lepidoptera, Insecta). Изв. Акад. наук СССР, серия 6, 653—673.

15. Кожанчиков И. В., 1950. Особенности зимовки и диапаузы непарного шелкопряда (*Osneria dispar*). Докл. Акад. наук СССР, XXIII, 3, 605—607.

16. Лозина-Лозинский Л. К., 1937. Холодостойкость и анабиоз у гусениц кукурузного мотылька. Зоологический журнал, XVI, 4, 614—641.

17. Mellanby K., 1939. Low temperature and insect activity. Proc. Royal. Soc., B, 127, 473—487.

18. Мончадский А. С., 1949. О типах реакции насекомых на изменение температуры окружающей среды. Изв. Акад. наук СССР. Серия биол., 2, 171—200.

19. Петровская О. А., 1940. К вопросу о наличии гормонов у насекомых. Тр. молодых научных работников Московского областного клинического института, 3—16.

20. Payne N., 1926. Freezing and survival of insects at low temperatures. Quart. Rev. Biol. 1, 2, 270—282.

21. Радзиевская С. Б., 1939. К вопросу о зимовках божьих коровок и борьбе с хлопковыми тлями. Вопросы экологии и биоценологии. В. 4, 268—275.

22. Robinson W., 1926. Low temperature and moisture as factors in the ecology of rice and granary wheewils. Techn. Bull. Univ. Minnes., 4, 3—43.

23. Robinson W., 1927. Water binding capacity of colloids, a definite factor in winter hardiness of insects. Journ. Econ. Entomol., 20, VI, 80—88.

24. Савицька З., 1938. Динаміка кількості води та жиру в тілі комах. Зб. праць від. екології Інституту зоології і біології Академії наук УРСР. Вып. 5, 145—160.

25. Сахаров Н. Л., 1928. К изучению холодостойкости насекомых. Журнал опытной агрономии Юго-Востока. VI, 2, 1—20.

26. Salt R. W., 1936. Studies on the freezing process in insects. Techn. Bull. Univ. Minn. Agr. Exp. St. 116, 1—41.

27. Солодовников О. П., 1950. Цикл развития жирового тела и связь его с плодовитостью у комаров — *Anopheles maculipennis*, *A. superpictus* и *A. hyrcanus*. Зоологический журнал, XXIX, 6, 545—556.

28. Sebeş v. Zilah, 1931. Anabiotische Dipteren. Arch. Hydrobiol., XXIII, 310—329.

29. Ушатинская Р. С., 1948. Значение резкого и постепенного понижения температуры в холодоустойчивости амбарного долгоносика (*Calandra granaria*). Зоологический журнал. XXVII, 6, 495—502.

30. Ушатинская Р. С., 1949. Направление некоторых процессов, протекающих в теле насекомых при низкой температуре. Докл. Акад. наук СССР, LXVIII, 6, 1101—1104.

31. Ушатинская Р. С., 1950. Общая сопротивляемость холоду верных долгоносиков — *Calandra granaria* и *Sitophilus oryzae*. Изв. Акад. наук, серия биол., 1, 17—28.

32. Ушатинская Р. С., 1951. Физиологические и экологические основы холодостойкости насекомых. Автореферат диссертации. Зоологический институт Акад. наук СССР, 1—26.

33. Ушатинская Р. С., 1952. Направление некоторых физиологических процессов в теле насекомых в подготовительный к зимовке период. Изв. Акад. наук. Серия биол., 1, 101—114.

34. Ушатинская Р. С., 1953. Пищевые резервы в кишечнике вредной черепашки (*Eurygaster integriceps*) в период покоя и их биологическое значение. Докл. Акад. наук СССР, ХСIII, 4, 737—740.

35. Ушатинская Р. С., 1954. Биологические основы использования низких температур в борьбе с вредителями зерновых запасов (насекомые и клещи). Изд. Ак. наук СССР, 1—87.

36. Федотов Д. М., 1944. Наблюдения над внутренним состоянием вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.). Докл. Акад. наук СССР, XLII, 9, 423—426.

37. Федотов Д. М., 1949. Методика прогнозов численности вредной черепашки по внутреннему состоянию. Докл. ВАСХНИЛ, 9.

38. Федотов Д. М. и Бочарова О. М., 1952. Изменение морфофункционального состояния вредной черепашки под воздействием препарата ДДТ. Зоологический журнал, XXXI, 4, 528—537.

39. Flunn J. E., 1943. Hibernation versus migration. Entomologist, 76, 190—191.

40. Шумаков Е. М., Виноградова Н. М. и Яхимович Л. Р., 1954. Динамика накопления и траты жировых резервов у вредной черепашки. Зоологический журнал, XXXIII, 1, 87—101.

41. Чуева Г. И., 1950. К экологии вредной черепашки (*Eurygaster integriceps* Put.) в условиях ползащитных полос. Тр. научно-исследовательского института биологии ХГУ, 14—15, 47—65.

42. Ягужинская Л. В., 1949. Действие ДДТ на самок *Anopheles macleodensis messae*. Медицинская паразитология, XVIII, 5, 420—429.

#### Б. Диапауза насекомых

43. Астауров Б. Л., 1943. Термоактивация как явление и как способ устранения эмбриональной диапаузы. Журн. общей биологии, IV, 6, 313—344.

44. Белов П. Ф., 1951. Изучение стадийности в развитии китайского дубового шелкопряда в связи с управлением его вольтичностью. Сб. Дубовый шелкопряд. Изд-во ВАСХНИЛ, 5—61.

45. Данилевский А. С. и Гейспиз К. Ф., 1947. Влияние суточной периодичности освещения на сезонную цикличность насекомых. Докл. Акад. наук СССР, IX, 2, 337—340.

46. Данилевский А. С. и Глинная Е. И., 1949. О влиянии соотношения темных и светлых периодов суток на развитие насекомых. Докл. Акад. наук СССР, XVIII, 4, 785—788.

47. Данилевский А. С., 1950. Фотопериодизм и его роль в экологии насекомых. II экологическая конференция. Тезисы докладов, ч. II, Киев, 45—48.

48. Золотарев Е. Х., 1947. Диапауза и развитие куколок китайского дубового шелкопряда *Antherea pernyi*. Зоологический журнал, 26, 6.

49. Золотарев Е. Х., 1948. Биология диапаузы дубового шелкопряда. Сб. Культура дубового шелкопряда в СССР. Изд-во ВАСХНИЛ, 48—63.

50. Кожанчиков И. В., 1949. Черты влияния отрицательной температуры на эмбриональное развитие насекомых. Журнал общей биологии, X, 1, 50—67.

51. Милев А. П. и Сидорченко Б. М., 1947. Дубовый шелкопряд. Сельхозгиз.

52. Шахбазов В. Г., 1950. Уссурийский дубовый шелкопряд в Приморском крае. Докл. Всес. Акад. сельскохоз. наук им. В. И. Ленина, вып. 1, 36—40.
53. Шахбазов В. Г., 1952. Методика вивчення дихання дубового шовкопряда та інших комах. Праці Інст. зоол. Акад. наук УРСР, VII, 148—153.
54. Шахбазов В. Г., 1953. Уссурийский дубовый шелкопряд в Приморском крае и опыт его акклиматизации на Украине. Автореферат диссертации. Изд-во Харьковского государственного университета, 1—16.
55. Шахбазов В. Г. и Сиротенко М. Д., 1949. Методика изучения суточной активности личиночной стадии бабочек (Lepidoptera). Докл. Акад. наук СССР, XV, 4, 585—588.
56. Эмме А. М., 1944. Диапауза у насекомых. Успехи современной биологии, XVIII, 1, 56—71.
57. Эмме А. М., 1953. Некоторые вопросы теории диапаузы насекомых. Успехи современной биологии, XXXV, 3, 398—424.

## В. Оцепенение других беспозвоночных

1. Афанасьева О. В., 1951. Цикл развития клещей *Ixodes crenulatus* Koch. Тр. Среднеазиатского научно-исследовательского противочумного института. 1, 119—127.
2. Божко М. И., 1936. Тардиграда Европейской части СССР. Праці Науково-дослідницького зоолого-біологічного інституту ХДУ.
3. Божко М. П., 1937. Тардигради басейну р. Дінця; їх розподіл за біотопами. Праці науково-дослідницького зоолого-біологічного інституту ХДУ, 4, 267—275.
4. Граевский Э. Я., 1940. К вопросу о холодостойкости пресноводных животных. Зоологический журнал, XIX, 3, 407—421.
5. Граевский Э. Я., 1948. Холодостойкость пресноводных беспозвоночных. Зоологический журнал, XXVII, 1, 17—26.
6. Жадин В. И., 1926. К биологии моллюсков пересыхающих водоемов. Русский гидробиологический журнал, V, 1—2.
7. Жадин В. И., 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Опред. по фауне СССР, 46, Изд-во Акад. наук СССР, 1—376.
8. Зернов С. А., 1928. О зимовке водных организмов во льду и мерзлой земле. Русский гидробиологический журнал. VII, 1—2, 1—8.
9. Зернов С. А., 1949. Общая гидробиология. 2-е изд.
10. Кирьянова Е. С., 1950. Круглые черви-нематоды (растительноядные и почвенные виды). Животный мир СССР, ч. III. Зона степей, 477—491.
11. Колпаков Е. В., 1929. О некоторых моллюсках в пересыхающих водоемах Юго-Востока Союза. Работы Волжской биологической станции. X, 4.
12. Кондрашкина К. И., 1951. К биологии клещей (*Rhipicephalus Schulzei* Olen). Тр. института «Микроб». 1, 206—219.
13. Кондрашкина К. И., Кукин В. М. и Козин М. М., 1955. Паразитирование иксодовых клещей на некоторых диких и домашних млекопитающих Западного Казахстана в зимний период. Тр. института «Микроб». II.
14. Künkel K., 1916. Zur Biologie der Lungenschnecken. Heidelberg.
15. Лабунец Н. Ф., 1950. Исследование анабиоза при высыхании тихоходок (Tardigrada) путем прижизненного окрашивания. Докл. Акад. наук СССР, XXI, 5, 981—984.
16. Лихарев И. М., 1950. Наземные моллюски. Животный мир СССР. Ч. III. Зона степей, 466—470.
17. Лукин Е. И., 1929. Биологические заметки о пиявках бассейна р. Донца. Тр. Харьковского товариства дослідників природи, 52, 1, 33—76.
18. Mattox N., 1949. Effect of drying on certain marine snails from Puerto Rico. Ecology, 30, 2, 242—244.
19. Масловский А. Д., 1950. Данные к характеристике пересыхающих водоемов. Тр. научно-исследовательского института биологии ХГУ, 14—15, 233—240.
20. Машталер Г. А., 1940. Роль фенотипической и генотипической приспособленности в эволюции организмов. Одесса, 47.



21. Ока А., 1929. Vertrocknung und Wiederbelebung bei einer Süßwasser-Hirudinea. Zool. Anz., 54, 92—94.

22. Rahm G., 1924. Beitrag zur Kenntnis der Moostierwelt der preussischen Rheinlande. Arch. f. Naturgeschichte, 90, 153—214.

23. Цветков Б. Н., 1939. Новые данные о моллюсках Крыма. Сб. тр. зоологического музея МГУ, V, 171—182.

24. Шатас Я. Ф., 1952. Эколого-фаунистический очерк иксодовых клещей Сталинградской и северных районов Астраханской областей в связи с новостройками. Зоологический журнал, XXXI, 1, 30.

25. Шкорбатов Г. Л., 1950а. Очерк фауны жаброногих ракообразных временных водоемов. Тр. научно-исследовательского института биологии ХГУ, 14—15, 241—250.

26. Шкорбатов Г. Л., 1950б. Влияние условий среды на физиологические особенности близких форм пресноводных моллюсков. Докл. Акад. наук СССР, XX, 6, 1061—1063.

27. Шкорбатов Г. Л., 1951. Эколого-физиологические особенности близких форм пресноводных животных, обитающих в разной среде. Автореферат диссертации. Изд-во ХГУ, 1—13.

28. Шкорбатов Г. Л., 1953. Эколого-физиологические особенности и условия существования близких форм пресноводных животных. Зоологический журнал, XXXII, 5, 793, 803.

29. Эпштейн В. М., 1954. Некоторые особенности водного обмена пресноводных пиявок. Зоологический журнал, XXXIII, 3, 549—555.

#### Г. Оцепенение простейших

30. Ефимов В. В., 1922. Вымерзание и переохлаждение простейших. Арх. Русского протистологического общества, 1, 153—168.

31. Метелкин А. А., 1927. Влияние охлаждения и переохлаждения и замораживания на трипанозом. Русский журнал тропической медицины, 8, 1—26.

#### Д. Оцепенение рыб, земноводных и пресмыкающихся

1. Банников А. Г., 1940. Экологические условия зимовки травяной лягушки (*Rana temporaria*) в Московской области. Сб. студенческого кружка МГУ, XVI, 41—62.

2. Бескровный М. А., 1952. Зависимость некоторых эколого-физиологических особенностей лягушки озерной (*Rana ridibunda*) от температуры и света. Зоологический журнал, XXXI, 3, 413—418.

3. Бризинова П. Н. и Кирпичников В. С., 1952. К проблеме повышения зимостойкости сеголетков карпа, амурского сазана и их гибридов. 2. Обмен веществ, жирность и упитанность гибридов и сазанов. Зоологический журнал, XXXI, 6, 897—905.

4. Веселов Е. А., 1947. Длительность выживания рыб в воздушной среде. Докл. Акад. наук СССР, VIII, 7, 1547—1550.

5. Weigmann R., 1929. Die Wirkung starker Abkühlung auf Amphibien und Reptilien. Ztschr. Wiss. Zool., 134, 1, 641—692.

6. Weigmann R., 1930. Weitere Untersuchungen über die Kältebeständigkeit poikilothermen Wirbeltiere. Ztschr. Wiss. Zool., 136, 1, 195—209.

7. Weigmann R., 1936. Zur Kältebeständigkeit poikilotherme Tiere. Untersuchung an Schnecken und Fischen. Biol. Zbl. 56, 5/6, 301—322.

8. Vilter V., 1955. Ecologie de l'hibernation Saisonnière du *Nectophrynois des occidentalis*, crapand vivipare des Monts du Nimba en Guinée française. Compt. rend. Soc. biol., 149, 1-2, 24—26.

9. Гудков В. и Платонов Г., 1936. Опыты по охлаждению рыбы. Рыбное хозяйство СССР, 6, 38—40.

10. Калабухов Н. И. и Никольский Г. В., 1934. Возможен ли анабиоз у рыб при замораживании? Рыбное хозяйство СССР, 2, 24—26.

11. Кирпичников В. С., 1944. Зимостойкость амурского сазана в условиях северной и средней полосы Европейской части СССР. Докл. Акад. наук СССР, XLIII, 1, 37—41.
12. Кирпичников В. С. и Берг Р. Л., 1952. К проблеме повышения зимостойкости сеголетков карпа, сазана и их гибридов. Зоологический журнал, XXXI, 4, 595—604.
13. Кожанчиков И. В., 1948. Сезонные различия реакции газообмена остромордой лягушки (*Rana terrestris*) на термические влияния. Докл. Акад. наук СССР, Н. серия LXII, 3, 429—431.
14. Кротов А. В., 1937. Где зимует днепровская сельдь? Природа, 3, 98—99.
15. Luyet A. and Hodar E., 1938. Revival of frog spermatozoa vitrified in liquid air. Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med. 39, 433—434.
16. Мантейфель Б. П. и Болдовский В., 1938. О зимовке сельди (*Clupea harengus*) Баренцова моря в связи с вопросом о причинах зимних заходов ее в губы Мурманского побережья. Тр. научного института морского рыбного хозяйства, вып. 1, 88—100.
17. Мартехов П. Ф., 1937. Новые данные о практическом применении анабиоза у рыб. Тр. Новосибир. зоосада, т. I.
18. Мацко С. Н., 1947. Анабиоз при охлаждении и замораживании у позвоночных животных. VII Всесоюзный съезд физиологов, биохимиков и фармакологов. Тезисы, 626—629.
19. Мацко С. Н., 1948а. К вопросу о состоянии позвоночных животных при замерзании. Докл. Акад. наук СССР, LIX, 3, 617—620.
20. Мацко С. Н., 1948б. Восстановление жизненных функций у подвергнутых замораживанию позвоночных животных в зависимости от содержания в теле воды. Докл. Акад. наук СССР, LIX, 2, 401—404.
21. Noble G. K. and Klausen H. I., 1936. The aggregation behaviour of *Storeria Dekayi* and other snakes, with especial reference to the sense organs involved. Ecol. Monogr., 6, 2, 271—316.
22. Пегель В. А., 1947. Температура и соотношение функций у животных. VII Всесоюзный съезд физиологов, биохимиков и фармакологов. Тезисы, 629—630.
23. Распопов М., 1935. К биологии гадюки. Бюллетень зоопарков и зоосадов, 1—2.
24. Родионов В. М., 1938. Некоторые данные по газообмену у рептилий в состоянии переохлаждения. Бюллетень Московского общества испытателей природы, XLVII, 2, 182—187.
25. Свет-Молдавский Г. Я., 1954. Вирусная инфекция и температура тела. Осповакцинный кератит у ушей (*Natrix natrix*) при разной температуре тела. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, XXXVII, 4, 64—66.
26. Соколов Н. П., 1940. Гамбузия и ее использование в борьбе с малярией. Ташкент, 1—62.
27. Stier T. and Taylor H. 1939. Seasonal variation in behaviour of the intact frog heart at high temperature. Journ. Cell Comp. Physiol., 14, 3, 309—312.
28. Smith C. L., 1950. Seasonal changes in blood sugar, fat, body glycogen and genads in common frog, *Rana temporaria*. J. Exp. Biol., 26, № 4.
29. Строганов Н. С. и Веригин Б. В., 1954. Материалы к вопросу об акклиматизации амурских рыб в Европейской части СССР. Зоологический журнал, XXXIII, 1, 127—135.
30. Терентьев П. В., 1924. Очерк земноводных (Amphibia) Московской губернии. ГИЗ, 1—96.
31. Holzapfel R. A., 1937. The cyclic character of hibernation in frogs. Quart. Rev. Biol., XII, 1, 65—84.
32. Шмидт П. Ю., Платонов Г. П. и Персон С. А., 1936. Об анабиозе рыб при переохлаждении воды. Докл. Акад. наук СССР, III (XIII), 6(101), 305—308.
33. Шмидт П. Ю., 1936. Миграции рыб. Биомедгиз.
34. Черномордиков В. В., 1951. Значение температуры для жизнедеятельности пресмыкающихся. Автореферат диссертации. Изд-во МГУ, 1—13.

1. Adler L., 1920. Schilddrüse und Wärmeregulation. Arch. Exp. Pathol. 86, 159.
2. Anthony A., 1953. Seasonal reproductive cycle in the normal and experimentally treated male prairie dog, *Cynomys ludovicianus*. J. Morph., 93, 2, 331—369.
3. Арбузов С. Я., 1950. Влияние частичной симпатектомии и ваготомии на течение зимней спячки у гетерогенных животных. Докл. Акад. наук СССР, LXXIII, 6, 1305—1309.
4. Арбузов С. Я., 1950. Пробуждающее действие симпатомиметических аминов и аналептиков на зимнеящих животных. Докл. Акад. наук СССР, LXXIV, 4, 859—862.
5. Арбузов С. Я., 1951. Токсичность симпатомиметических аминов и аналептиков при воздействии на животных, впадающих в спячку. Докл. Акад. наук СССР, LXXVI, 1, 153—155.
6. Арбузов С. Я., 1952. Влияние химических веществ на зимнеящих животных. Успехи современной биологии, XXXIII, 1, 117—143.
7. Афанасьев А. В., Бажанов В. С., Корелов М. Н., Слудский А. А. и Страутман Е. И., 1953. Звери Казахстана. Алма-Ата, 1—536.
8. Афонская Р. И., 1943. О зависимости сезонной смены окраски меха у джунгарских хомячков от температуры и условий освещения. Зоол. журн., XXII, 2, 102—108.
9. Афонская Р. И., 1949. Влияние температуры и света на сезонную смену меха некоторых млекопитающих. 2. Влияние света и температуры на линьку зайца-беляка. Тр. Моск. зоопарка, IV, 58—65.
10. Бажанов В. С., 1945. Летняя спячка у сурков. Вестник Казахского филиала Акад. наук СССР, 2(5), 32—33.
11. Бахметьев П. И., 1912. Как я нашел анабиоз у млекопитающих. Природа, 5, 606—622.
12. Беляев Д. К., 1950. Роль света в управлении биологическими ритмами млекопитающих. Журн. общ. биол., XI, 1, 39—51.
13. Беляев Д. К. и Уткин Л. Г., 1949. Влияние сокращенного светового дня на сроки созревания меха у лисиц. Журн. «Каракулеводство и звероводство», 2, 59—62.
14. Бибииков Д. И. и Жирнова Н. М., 1955. Сезонные изменения некоторых эколого-физиологических особенностей у серого сурка в Тянь-Шане. Зоол. журн., XXXIV.
15. Billingham C. E. 1965. The resistance of mammals and their tissues to low temperatures. New Biolog. 18, 72—95.
16. Варшавский С. Н., 1952. Современная методика учета численности сусликов и больших песчанок. Сб. «Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных». АН СССР, 47—67.
17. Виноградов Б. С. и Аргиропуло А. И., 1938. Очерк зимней фауны юго-восточных Кара-Кумов. Природа, 6, 60—72.
18. Виноградов Б. С., 1948. О нахождении трупов ископаемых сусликов в вечной мерзлоте бассейна р. Индигирки. Докл. Акад. наук СССР, LXII, 4, 553—556.
19. Волчанецкая Г. И., 1953. Сезонные изменения реакции некоторых видов полевок на влияние температуры среды и связь этих изменений с восприимчивостью грызунов к инфекциям. Автореферат диссертации. Изд-во ХГУ, 1—12.
20. Гайский Н. А., 1926. Чума у сусликов по времени года. Вестн. микробиологии и эпидемиологии. V.
21. Гайский Н. А., 1944. Инфекция и иммунитет у животных, залегающих в зимнюю спячку. Изв. Иркутского гос. противочумного института, V, 82—121.
22. Gaja I., 1940. La pression barometrique et le sommeil hivernal. Bull. Ac. Royal Serbe, Sc. Mat. et Natur. B. Sc. Nat., 6, 185—199.

23. Gaja J. 1953. Hypothermie, hibernation et poikilothermie experimentale. Biol. Med. 42, 543.
24. Гершензон С. М., 1945. Роль природного добору в поширенні і динаміці меланізму у хом'яка. Научн. конф. Киевск. гос. унів., 50—54.
25. Герасименко Г. Т., 1950. Влияние света на некоторые сезонные изменения в организме крапчатого суслика (*Citellus suslica*). Докл. Акад. наук СССР, LXXI, 3, 581—584.
26. Горохов В. И. и Казанцева А. Л., 1940. Хроническое течение туляремии у суслика (*Citellus pygmaeus*) и значение его как хранителя туляремийного вируса. Вестник микробиологии и эпидемиологии, XIX, 1, 92—95.
27. Губарев Е. М., Быстренин А. И. и Луговая Л. В., 1939. О роли жиров в спячке животных. Вестник микробиологии и эпидемиологии. XVIII, 1—2, 133—138.
28. Дубинин В. Б. и Лешкович Л. И., 1945. Жировые резервы тарбаганов и их зараженность аскаридами перед впадением в спячку. Зоологический журнал, XXIV, 6, 373—378.
29. Джелинео Ст., 1938. Прилози познавaнью термогенеза и терморегуляції презимара. I. Терморегуляція и термогенез у текуниці (*Citellus citellus*) за време лета. Глас Српск. Крал. Акад. CLXXVII, 1 разр. 87, Б. 11, 3—25.
30. Джелинео Ст., 1940. Производня теплоте и текуниці (*Citellus citellus*) у јесен пре зимског сна. Глас. Српск. Крал. Акад., CLXXXIII, 1 разр. 91, Б. 7, 251—276.
31. Дунаева Г. Н. и Пшеничная Л. А., 1953. Экспериментальное изучение восприимчивости и инфекционной чувствительности к туляремии малого суслика. Вопросы краевой общей и экологической паразитологии и медицинской зоологии, VIII, 136—143.
32. Doull J. and Dubois K., 1953. Influence of hibernation on survival time and weight loss of X-irradiated ground-squirrels. Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 84, 2, 367—370.
33. Ducuing I. 1954. Pour ou contre l'hibernation? Presse Medicale, 62, 2, 21—22.
34. Eisentraut M., 1934. Der Winterschlaf der Fledermäuse mit besonderer Berücksichtigung der Wärmeregulation. Ztschr. Morph. Oekol., 29, 2, 231—267.
35. Endres G., 1924. Die physikalisch-chemische Atmungsregulation bei Winterschlafende Warmblütern. Ztschr. Ges. exp. Med., 43, 3—4.
36. Endres G., Matthews B., Taylor H. and Dale A., 1930. Observations on certain physiological processes of the Marmot., I, II, III, IV, V. Proc. R. Soc. B, 107, 222—241.
37. Jahnelt F., 1935. Ueber den Einfluss des Winterschlafes auf die Syphilisspirochaeten in Gehirn und den inneren Organen des Siebenschläfer. Arch. Dermat., 171, 187—203.
38. Исаакян Л. А. и Фельбербаум Р. А., 1949. Физиологические исследования желтого суслика (*Citellus fulvus*) при впадении в летнюю спячку. Сб. Опыт изучения периодических изменений физиологических функций, I, 194—213.
39. Исаакян Л. А. и Акчурин Р. И., 1953. Сезонные изменения газообмена у хищных млекопитающих. Сб. Опыт изучения регуляции физиологических функций, II, 217—223.
40. Исмагилов М. И., 1955. О спячке суслика-песчанника (*Citellus maxims Pall.*) на острове Барса-Кельмес. Зоол. журн., XXXIV, 2, 454—459.
41. Johnson G. E., 1930. Food, light, confined air, precooling, castration and fatness in relation to production of hibernation. Biol. Bull., 59, 1, 114—127.
42. Казанцева Ю. М. и Фенюк Б. К., 1937. К экологии мохноногого тушканчика. Ученые записки Саратовского государственного университета. Биол. серия I (XIV), 134—166.
43. Калабухов Н. И., 1929а. Летняя спячка сусликов (*Citellus pygmaeus* и *C. fulvus*). Тр. лаборатории экспериментальной биологии Московского зоопарка, V, 163—176.
44. Калабухов Н. И., 1929б. Расселение сусликов как причина чумной эпизоотии. Гигиена и эпидемиология, 2, 51—55.



45. Калабухов Н. И., 1933. Анабиоз у животных при температуре ниже 0°. I. Действие низких температур на летучих мышей (*Chiroptera*). Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол., XII, 2, 243—255.
46. Калабухов Н. И., 1935. Анабиоз у животных при температуре ниже 0°. II. Условия переохлаждения организма животных. «Зоологический журнал», XIV, 1, 97—111.
47. Калабухов Н. И. и Левинсон Л. Б., 1936. Действие низкой температуры на трипанозом (*Trypanosoma equiperdum*) в организме млекопитающих. Докл. Акад. наук. 1(X), 1(78), 44—48.
48. Калабухов Н. И., 1950. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Ч. I. Дивергенция некоторых эколого-физиологических признаков близких форм млекопитающих. Харьков, 1—267.
49. Калабухов Н. И., 1951. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных. Сов. наука, 1—218.
50. Калабухов Н. И., 1953. Сезонные изменения реакции желтогорлых мышей на воздействие условий среды. Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир., отд. биол., LVIII, 3, 25—39.
51. Калабухов Н. И., 1954. Эколого-физиологические особенности географических «форм существования вида» и близких видов животных. Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол., LIX (1), 9—22.
52. Калабухов Н. И., Ладыгина Н. М., Майзелис М. Р. и Шилова Т. И., 1951. Сезонные изменения в организме некоторых видов мышей и хомячков. 2-я экологическая конференция. Киев, Тезисы докладов, 4—3, 92—93.
53. Калабухов Н. И., Калиман П. А., Михеева Е. С., Мумрий В. И., Свистельникова А. А., Миронов Н. И., Коннова А. М., Бородин О. А., Павлов А. Н., 1950. Изучение поедаемости малым сусликом разных приманок с различными ядами и эффективность применения этого способа борьбы с сусликами. Ростов-на-Дону, 1—19.
54. Калабухов Н. И., Бочарников О. И., Коннова А. М., Клименко И. З., Лисицын А. А., Миронов Н. И., Бородин О. А., Мокроусов Н. Я., Тимофеев М. А., Ладыгина Н. М., Михайлов В. М., Мовчан О. Т., Савельева И. А., Тимофеев Ю. Ф. и Эпштейн В. М., 1953. Итоги производственного применения овса с фосфидом цинка в борьбе с малым сусликом в условиях Черных Земель. Сб. научн. работ Приволжской противозпид. ст., вып. 1, 5—50.
55. Калабухов Н. И., 1952. К вопросу о роли различных рецепторов в поисках пищи у грызунов. Зоологический журнал, XXXI, 4, 564—570.
56. Калабухов Н. И. и Пряхин В. А., 1954. Некоторые эколого-физиологические особенности песчанок гребенщиковой и полуденной. Зоологический журнал, XXXIII, 5.
57. Калабухов Н. И., Крючков М. И., Мокроусов Н. Я., Пряхин В. А. и Тимофеев Ю. Ф., 1956. Сезонные изменения распределения численности грызунов на Бэровском бугре в ильменной подзоне Правобережья Волги. Сб. научных работ Астраханской противозпидемической станции, вып. II.
58. Кашкаров Д. Н. и Лейн-Соколова Л. В., 1927. Экологические наблюдения над желтым сусликом (*Citellus fulvus*). Ташкент, 1—20.
59. Кодис Ф. К., 1902. Переохлаждение организма животных. Изв. Акад. наук СССР. XVII, 3, 129—143.
60. Кондрашкин Г. А. и Едыкина В. С., 1956. Очерк экологии земляных зайчиков дельты Волги. Сб. «Грызуны и борьба с ними», вып. 5.
61. Кратинев А. Г., 1947. Спячка млекопитающих и сезонная динамика функционального состояния вегетативной нервной системы. VII Всесоюзный съезд физиологов, биохимиков и фармакологов. Тезисы, 295—296.
62. Кратинев А. Г. и Шкирина А. Т., 1947. О сезонной динамике функции щитовидной железы у малого суслика (*Citellus pygmaeus*). Изв. Акад. наук СССР. Серия-биол., 2, 251—258.
63. Кратинев А. Г., Морина В. В., Решетникова И. С. и Торбина Е. А., 1947. Сезонная динамика содержания аскорбиновой кислоты в



органах малого суслика (*Citellus pygmaeus*). Изв. Акад. наук СССР. Серия биол., 2, 259—263.

64. Крыльцов А. И., 1955. О подснежном размножении мышевидных грызунов в Северном Казахстане. Бюлл. Моск. о-ва исп. прир., LX (2), 3—8.

65. Кулагин Н. М., 1897. К вопросу о строении желудка и крови у сусликов (*C. citellus*) во время спячки. Изв. Московского сельскохозяйственного института, 1.

66. Лавровский А. А. и Шатас Я. Ф., 1948. Причины колебаний плодовитости малого суслика (*Citellus pygmaeus*). Сб. Фауна и экология грызунов, вып. 3, 191—202.

67. Ладыгина К. М., 1952. Сезонные изменения реакции домашних мышей (*Mus musculus*) на воздействие температуры среды. Зоологический журнал, XXXI, 5, 736—742.

68. Летов Г. С., 1950. Строение жилищ тарбагана. Изв. Иркутского государственного противочумного института. VIII, 46—63.

69. Лешкович Л. И. и Дубинин В. Г., 1944. Течение геморрагической септицемии (пастереллеза) у тарбаганов в осенний период. Журнал микробиологии и эпидемиологии, 12, 30—33.

70. Лешкович Л. И., 1950. Лейкоцитарная картина крови тарбагана. Изв. Иркутского государственного противочумного института, VIII, 72—87.

71. Лисицын А. А. и Миронов Н. И., 1953. К вопросу экологии и происхождения песчанок Северо-Западного Прикаспия. Сб. научн. раб. Приволжской противозид. ст., вып. 1, 110—130.

72. Лисицын А. А. и Карпушев А. М., 1954. Некоторые особенности периодики жизнедеятельности малого суслика в условиях Черных земель. Тр. Всесоюзного совещания по грызунам.

73. Локотко В. О., 1949. Взаимоотношение сердечной и дыхательной функции у холоднокровных и теплокровных животных при изменении температуры их тела. Автореферат диссертации. Томский государственный университет, 1—7.

74. Лобачев С. В., 1951. Охота на медведя. Воениздат.

75. Ляпин Н. И., 1949. Гистологические изменения некоторых желез внутренней секреции в течение годового цикла жизни у большого тушканчика — *Allactaga jaculus*. Автореферат диссертации. Саратовский зоо-ветеринарный институт, 1—13.

76. Lyman C. and Leduc E., 1953. Changes in blood sugar and tissue glycogen in the hamster during the arousal from hibernation. J. Cell. Comp. Physiol., 41, 3, 471—491.

77. Lyman C. and Chatfield P., 1953. Hibernation and cortical electrical activity in the woodchuck. Science, 117, 3046, 533—534.

78. Lyman C. and Fawcett D., 1954. The effect of hibernation in the growth of sarcoma in the hamster. Cancer Research., 14, 1, 25—28.

79. Макаров Н. И., Макарова Е. П. и Багаева В. Т., 1955. Сезонная и возрастная инфекционная чувствительность малого суслика к туляремии. Зоол. журн., XXXIV, 3, 652—657.

80. Мовчан О. Т., 1953. Некоторые экологические особенности малого суслика (*Citellus pygmaeus*) на северной и южной границах его ареала. Сб. научных работ Приволжской противозидемической станции, 1, 154—177.

81. Мокеева Т. М., 1955. Сезонные особенности отношения малого суслика к зерновым приманкам с фосфидом цинка. Тезисы докл. 4-е Совещание по изуч. вредн. и промысл. грызунов. Зоол. инст. Акад. наук СССР, 61—63.

82. Мурыгин И. И., 1937. К вопросу о выживании млекопитающих, впадающих в спячку при температуре 0°. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, IV, 2, 109—111.

83. Мурыгин И. И., 1948. Сущность явлений анабиоза при замерзании. Тр. Астраханского государственного медицинского института, IX, 73—78.

84. Михайлов В. М., 1956. Сезонные изменения терморегуляции у емуранчика (*Scirtopoda telum*) и тарбаганчика (*Alactagulus acontion*). Зоол. журн., XXXIV, 6.

85. Новиков Б. Г. и Благodatская Г. В., 1948. Механизм развития сезонных покровительственных окрасок. Докл. Акад. наук СССР, LXI, № 3, 577—580.
86. Odar I., 1955. Vergleichende Untersuchungen über Inselorgan und Leber von Siebenschläfer in Wach- und Schlafzustande. Ztschr. Zellforsch., 41, 3-4, 351—360.
87. Ольянская Р. И. и Слоним А. Д., 1947. О приспособлении организма к очень низким температурам среды. Известия Акад. наук СССР, серия биол., № 2, 245—250.
88. Parkes A. and Smith A., 1953. Regeneration of rat ovarian tissue grafted after exposure to low temperatures. Proceed. R. Soc. B, 140, 901, 455—470.
89. Персон Р. С., 1952. Связывание углекислоты кровью и щелочно-кислотное равновесие у суслика крапчатого в период бодрствования и спячки. Труды Института морфологии животных Акад. наук СССР, 6, 173—185.
90. Персон Р. С., 1950. Желудочная секреция во время спячки как фактор регулирования щелочно-кислотного равновесия крови. Докл. Акад. наук СССР, XXII, 5, 989—992.
91. Пидопличко И. Г., 1951. О ледниковом периоде. Вып. II. Биологические и географические особенности европейских представителей четвертичной фауны, стр. 264, изд. АН УССР, Киев.
92. Pincher Ch. 1954. The effect of low temperature on animals. Discovery, 15, № 11, 443—445.
93. Понугаева А. Г. и Слоним А. Д., 1953. Суточный режим теплопродукции у летучих мышей во время зимней спячки. Сб. «Опыт изучения регуляции функций», II, 155—161.
94. Поотс Л. К., 1950. О зимовках летучих мышей в Эстонии. Природа, 10, 116—117.
95. Polge C. Smith A. and Parks A., 1949. Revival of spermatozoa after vitrification and dehydration at low temperatures. Nature, 164, № 4172, 666.
96. Ралль Ю. М., 1932. Заметки о терморегуляции бодрствующих сусликов (*Citellus pygmaeus*). Вестн. микробиологии и эпидемиологии, XI, 3, 197—207.
97. Rasmussen A., 1915. The oxygen and carbon dioxide content the blood during hibernation in the woodchuck. (*Marmota monax*) Am. Journ. Physiol., 39, 1, 20—30.
98. Rasmussen A., 1917. Seasonal changes in the interstitial cells in the testis in the woodchuck. (*Marmota monax*). Am. Journ. Anat., 22, 475—509.
99. Rand A. L., 1935. On the habits of some Madagaskar mammals. J. Mammal., 16, 2, 89—104.
100. Rankoff G. and Popoff A., 1953. Untersuchungen über das Fett von *Citellus citellus*. Докл. Болг. Ак. наук, 7, № 1, 9—12.
101. Рашкевич Н. А., 1949. Влияние теплой зимы 1947—1948 гг. на пробуждение сусликов. Природа, 11, 63—64.
102. Рябов Н. И., 1948. Материалы к биологии забайкальского сурка (*Marmota sibirica*) в зимний период. Зоологический журнал, XXVII, 3, 245—250.
103. Сахаров И. Л., Семенов Н. М. и Гришина Е. А., 1934. К вопросу комплексного использования сусликов. Социалистическое зерновое хозяйство, 2.
104. Сеченов И. М., 1879. О поглощении угольной кислоты соляными растворами и кровью.
105. Сиволобов В. Ф., 1937. Туляремия у спящих сусликов. Вестник микробиологии и эпидемиологии, XVI, 3—4, 312—316.
106. Скворцов Г. Н., 1955. Об условиях зимней спячки земляного зайчика (*Alactagulus acontion*) в Туркмении. Сб. Грызуны и борьба с ними, IV, 39—51.
107. Škreb N., 1954. Experimentelle Untersuchungen über die äusseren Ovulationsfaktoren bei der Fledermaus *Nyctalus noctula*. Naturwissensch., 41, 20, 484.
108. Слоним А. Д., 1945. Суточная и сезонная периодика активности и терморегуляции у летучих мышей. Изв. Акад. наук, Серия биол., 3, 308—322. Изд-во Акад. наук СССР, 1—327.

109. Слоним А. Д. и Безуевская Р. А., 1940. Сезонные изменения терморегуляции. Физиологический журнал СССР, XXVIII, 4, 330—334.
110. Слоним А. Д., Безуевская Р. А., Жила Е. С., 1940. Материалы к сравнительной физиологии терморегуляции. VI. К физиологии терморегуляции у грызунов и насекомых. Бюлл. экспериментальной биологии и медицины, X, 1—2, 38—39.
111. Слоним А. Д. и Шербакова О. П., 1949. Обмен веществ и физиологические особенности зимнего сна у барсука. Сб. Опыт изучения периодического изменения физиологических функций, 167—185.
112. Smith A., Lovelock I. a. Parkes A., 1954. Resuscitation of hamsters after supercooling or partial crystallisation at body temperature below 0°C. Nature, 173, № 4415, 1136—1137.
113. Smith D. E., Lewis G. S. and Svihla G. 1954. Prolongation of clotting time in the dormant bat (*Myotis lucifugus*). Experientia, 10, № 5, 218.
114. Смирнов И. В., 1949. Сохранение спермы сельскохозяйственных животных посредством глубокого охлаждения. Сов. зоотехния, 4.
115. Смирнов И. В., 1950. Глубокое охлаждение семени сельскохозяйственных животных. Журнал общей биологии, XI, 3, 185—197.
116. Соколов Е. А. 1949а. Сезонные изменения в основном обмене у енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides*). Тр. Московского пушно-мехового института, II, 3—27.
117. Соколов Е. А., 1949б. Сезонные изменения в гистологической структуре щитовидной и половой желез у енотовидной собаки. Тр. Московского пушно-мехового института, II, 28—51.
118. Соколова Л. В., 1940. Сезонная изменчивость желез внутренней секреции (половой и щитовидной) у малого суслика (*Citellus pygmaeus*). Тр. молодых научных работников Московского областного клинического института, 22—23.
119. Стальмакова В. А., 1945. К экологии гребнепалого тушканчика в Кара-Кумах. Изв. Туркменского филиала Акад. наук СССР, 3—4, 136.
120. Стрелков П. П., Прокофьева И. В. и Берг В. И., 1955. Зимовка летучих мышей в Ленинградской области. Природа, 10.
121. Shaw W. T., 1921. Moisture and altitude as factors in determining the seasonal activities of the Townsend ground-squirrel. Ecology, 2, 189—192.
122. Shaw W. T., 1925. The hibernation of the Columbian ground-squirrels. Canad. Field. Natural., 39, 3—4, 56—61, 79—82.
123. Shaw W. T., 1925. Observations on the hibernation of ground-squirrels. J. Agr. Res., 31, 8, 761—769.
124. Shaw W. T., 1926. A short season and its effect upon the preparation for reproduction by the Columbian ground-squirrel. Ecology, 7—2, 136—139.
125. Simpson S., 1912. The food factor in hibernation. Proc. Soc. Exp. Biol. Med., 9, 92—93.
126. Sheldon E., 1924. The so called hibernating gland in mammals, a form of adipose tissue. Anat. Record., V, 28, 5, 331—347.
127. Suomalainen P. и Petri E., 1952. Histophysiology of the pancreas in the hibernating Hedgehog. Experientia, 8, 435.
128. Suomalainen P., 1953 (1954). Further investigations on the physiology of hibernation. Sitzungsberichte Finnisch. Akad. Wissensch., 131—144.
129. Траут И. И., 1948. Материалы по периодическим явлениям в жизни малого суслика (*Citellus pygmaeus*). Тр. научной конференции, посвященной 25-летию юбилею института «Микроб», II, 183—198.
130. Тихвинский В. И., 1934. Результаты стационарного изучения экологии сурка в Волжско-Камском крае. Уч. зап. Казанского государственного университета, 94, 8, 93—125.
131. Тихвинский В. И. и Соснина Е. Ф., 1939. Опыт исследования экологии крапчатого суслика методом «экологических индикаторов». Вопросы экологии и биоэкологии, 7, 141—156.
132. Туманский В. М. и Соколова Н. М., 1951. Об отношении чумного микроба к глицерину. Тр. Ин-та «Микроб», I, 75—78.

133. Турпаев Т. М. и Персон Р. С., 1952. Участие симпатической нервной системы в пробуждении сусликов из состояния спячки. Труды института морфологии животных. Акад. наук СССР, 6, 144—147.

134. Фердман Д. Л. и Файншмидт О. Н., 1932. До біохімії зимової сплячки. Наук. зап. Українського біохімічного інституту, 5, 2, 20—57.

135. Фердман Д. Л., 1936. Данные о биохимии зимней спячки. Успехи современной биологии, V, 3, 431—450.

136. Фенюк Б. К., 1929. Еще о биологии тушканчиков и мерах борьбы с ними. Материалы к познанию фауны Нижнего Поволжья, III, 1—52.

137. Филатова Л. Г., 1949. Основной обмен у млекопитающих — обитателей полупустыни. Сб. Опыт изучения регуляции физиологических функций, 1, 95—103.

138. Финкельштейн Е. А. и Рухов Г. А., 1950. Крапчатый суслик как объект экспериментально-онкологических исследований. Природа, 12, 50—52.

139. Fontaine M., 1955. Le réveil des hibernants. Naturalia, № 18, 29—34.

140. Hansen R., 1954. Molt pattern in ground-squirrels. Proceed. Utah Akad. Sc., 31, 57—66.

141. Шейкина М. В., 1955. Ход пробуждения от зимней спячки сусликов разного пола и возраста. Сб. Грызуны и борьба с ними, IV, 20—27.

142. Ширяев Д. Т., 1953. Экспериментальный бруцеллез у малого суслика. Сб. научных работ Приволжской противоэпидемической станции, 1, 220—238.

143. Щеглова А. И., 1953. Изменение обмена веществ у грызунов при низких температурах среды. Сб. Опыт изучения регуляции физиологических функций, II, 19—34.

144. Эпштейн В. М., 1955. Некоторые данные о пробуждении малого суслика от зимней спячки в центрально-степной подзоне Северо-Западного Прикаспия. Сб. Грызуны и борьба с ними, V.

145. Яковлев М. Г. и Колесников И. М., 1954. Некоторые новые данные по распространению и экологии предкавказского хомяка в Ростовской области. Зоологический журнал, XXXIII, 3, 693—700.

146. Янушко И. А., 1951. Заметки по биологии сурка Мензбира (*Marmota Menzbieri Kaschk.*). Зоол. журн., XXX, 6, 1, 629—635.

#### Ж. Оцепенение птиц

1. Jaeger E. C., 1950. Our desert neighbours. Stanford University Press. (стр. 200. «The Poorwill's secret revealed»).

2. Huxley J. S., Webb C. S. and Best A. T., 1939. Temporary poikilothermy in birds. Nature, 143, 683.

3. Koskimies I., 1950. The life of the swift, *Micropus apus* L., in relation to the weather. Ann. Acad. Sc. Fennica, Series A, IV, Biol., 15, 101—135.

4. Krieg H., 1940. Der Kältestarre Kolibri. Naturwiss. Rundschau, 5, 25—26.

5. Marshall I. T., 1955. Hibernation in captive goatsuckers. Condor, 57, 3, 129—134.

6. Pearson O., 1953. The metabolism of hummingbirds. Scient. American., 188, 1, 69—72.

7. Рольник В. В., 1947. Явления «мнимой» смерти у птиц. Зоологический журнал, XXVI, 4, 345—350.

8. Рольник В. В., 1948. Развитие терморегуляции у некоторых птиц Севера. Зоол. журн., XXVII, 6, 535—546.

9. Рюмин А. В., 1939. Изменение чувствительности организма птиц к температуре. Вопросы экологии и биоценологии, 7, 113—139.

10. Рюмин А. В., 1940. Значение температуры в онтогенезе и филогенезе животных. Успехи современной биологии, XII, 3, 504—515.

11. Шульпин А. М., 1940. Орнитология. Изд-во ЛГУ.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

|                                                                   | Стр. |
|-------------------------------------------------------------------|------|
| Из предисловия к первому изданию . . . . .                        | 5    |
| Из предисловия ко второму изданию . . . . .                       | 5    |
| Предисловие . . . . .                                             | 7    |
| Введение . . . . .                                                | 11   |
| I. Условия спячки животных в природе . . . . .                    | 17   |
| II. Изменения, происходящие в организме животных во время спячки  | 89   |
| III. Внешние причины, вызывающие спячку и физиологические особен- |      |
| ности животных, впадающих в оцепенение . . . . .                  | 194  |
| IV. Заключение . . . . .                                          | 240  |
| Литература . . . . .                                              | 254  |

НИКОЛАИ ИВАНОВИЧ КАЛАБУХОВ

СПЯЧКА ЖИВОТНЫХ

Редактор *И. Я. Базилянская*  
Техредактор *Я. Т. Чернышенко*  
Корректор *В. М. Потапов*

Подписано к печати 17/VII 1956 г. БЦ 11910. Формат 60×92<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Объем: 8,38 б. л., 16,75 п. л., 18,5 уч.-изд. л. В 1 п. л. 42.000 зн. Заказ № 797. Тираж 5.000.  
Цена в переплете 10 руб. 75 коп.

Типография Изд-ва Харьковского ордена Трудового Красного Знамени государственного университета им. А. М. Горького. Харьков, Университетская ул., 16.



# ЗАМЕЧЕННЫЕ ОПЕЧАТКИ

| Страница | Строка    | Напечатано           | Должно быть            |
|----------|-----------|----------------------|------------------------|
| 65       | Рис. 30   | на левобережье       | в центральной части    |
| 168      | 5 сверху  | микроорганизма       | макроорганизма         |
| 169      | 4 снизу   | —6°                  | —66°                   |
| 259      | 6 "       | crapand              | crapaud                |
| 260      | 14 "      | genads               | gonads                 |
| 261      | 23 "      | 1955.                | 1956.                  |
| 261      | 8 сверху  | гетерогенных         | гетеротермных          |
| 263      | 15 снизу  | противоэпидемической | противогумной станции, |
|          |           | станции, вып. II.    | вып. I.                |
| 263      | 17 "      | 1956                 | 1955                   |
| 264      | 26 сверху | Тр. Всесоюзного со-  | Сб. „Грызуны и борьба  |
|          |           | вещения по грызунам  | с ними“, У.            |
| 265      | 5 "       | Schlifzustande       | Schlafzustande         |
| 267      | 26 "      | 1955                 | 1956                   |

Н. И. Калабухов. Спячка животных.

Цена 10 руб. 75 коп.

