

Б.М. МЕДНИКОВ

ИЗБРАННЫЕ  
ТРУДЫ

Организм. Геном. Язык

**Б.М.Медников.** Избранные труды: Организм, геном, язык. М.: Т-во научных изданий КМК. 2005. 452 с.

Предлагаемая вниманию читателей книга носит название “Организм, геном, язык”, что последовательно отражает различные аспекты научных интересов ее автора — Бориса Михайловича Медникова (1932–2001) — замечательного биолога, ученого-энциклопедиста, теоретика и популяризатора биологической науки. В сборнике представлены работы разных лет, рассматривающие как частные, так и общие вопросы биологии, лежащие в основе сохранения биологического разнообразия. Кроме того, публикуются главы оставшейся незавершенной монографии, посвященной поиску аналогий в механизмах биологической и культурной эволюции.

Издание адресовано биологам и самому широкому кругу читателей.

*Научный редактор:* д.б.н. М.В. Мина

*Составители:* д.б.н. К.А. Савваитова

д.ист.н. М.Б. Медникова

*Издание осуществляется при поддержке  
Программы фундаментальных исследований Президиума РАН  
«Научные основы сохранения биоразнообразия России»*

# Содержание

ПРЕДИСЛОВИЕ ( <i>Д.С.Павлов</i> ) .....	4
ВВЕДЕНИЕ ( <i>Б.Я.Виленкин, М.В.Мина</i> ) .....	6
1. Биологическая разнокачественность кормовых организмов как фактор, определяющий рост рыб и состав промысловых комплексов .....	7
2. Экологические формы рыб и проблема симпатрического видообразования .....	18
3. Влияние температуры на развитие пойкилотермных животных .....	26
4. О форме связи между температурой и продолжительностью развития пойкилотермных животных .....	37
5. Ненаследственная изменчивость и ее молекулярный механизм .....	47
6. Чистый эксперимент, строгий судья гипотез .....	60
7. Термолабильность развития пойкилотермных организмов и ее молекулярный механизм .....	66
8. О реальности высших систематических категорий позвоночных животных .....	84
9. Геном и язык (параллели между эволюционной генетикой и сравнительным языкознанием) .....	90
10. Температура как фактор развития .....	103
11. Геносистематика и типология .....	145
12. Геном как целое .....	155
13. Современное состояние и развитие закона гомологических рядов наследственной изменчивости .....	161
14. Закон гомологической изменчивости .....	168
15. Об основных принципах теоретической биологии .....	204
16. Монофилия органического мира и эволюция экосистем .....	213
17. Проблема видообразования и адаптивные нормы .....	222
18. Размышления об эволюции .....	235
19. Гены и мемы – субъекты эволюции .....	244
20. Молекулярные основы концепции биологического вида .....	260
21. Н.В.Тимофеев-Ресовский и аксиоматика теоретической биологии .....	278
22. Главы из неопубликованной книги “Аналогия. Параллели между биологической и культурной эволюцией” .....	286
23. Аксиомы биологии .....	332
БИБЛИОГРАФИЯ ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ РАБОТ Б.М. МЕДНИКОВА .....	444

# 1. Биологическая разнокачественность кормовых организмов как фактор, определяющий рост рыб и состав промысловых комплексов

Вопрос о факторах, влияющих на темп роста рыб, до сих пор остается дискуссионным. Многочисленными исследованиями, проведенными разными авторами, окончательно не выяснено, какие факторы следует считать определяющими: абиотические (температура, соленость и т.д.) или биотические (например, количество, калорийность и доступность пищевых объектов). Несомненно, столь сложное явление, как рост организма, обусловлено рядом факторов, каждый из которых в конкретных условиях может стать определяющим. Настоящая работа посвящена анализу одного из факторов роста пелагических рыб, которому, как нам кажется, до сих пор не уделяли должного внимания.

По ряду причин удобнее начать с конкретного примера. И.И. Николаев (1956), изучая причины медленного роста, слабой упитанности и быстрого полового созревания балтийской салаки (*Clupea harengus membras* L.), пришел к выводу, что это явление нельзя объяснить недостатком пищи, так как планктон Балтийского моря достаточно обилен. Фактором, обуславливающим медленный рост салаки, по И.И. Николаеву, являются низкие зимние температуры (ниже 2 °С), при которых салака не питается. Зимние перерывы в питании приводят к тому, что четырехлетняя салака едва достигает длины 16–17 см, одновозрастная же норвежская сельдь — 29–30 см.

Гипотеза И.И. Николаева, несомненно, серьезно обоснована. Тем не менее она не объясняет ряда фактов. В частности, в Балтийском море, помимо мелкой расы сельди, обитает крупная так называемая гигантская салака (*Riesenstruibling*), достигающая на пятом году жизни 27–28 см длины (Световидов, 1952). Другой планктофаг Балтики — килька *Sprattus sprattus balticus* (Schn.) — в трехлетнем возрасте достигает 12–13 см длины (Световидов, 1952; Казанова, 1960), тогда как близкая форма — *S. sprattus phalericus* (Risso), обитающая в Черном море, едва достигает 7–9 см длины (Световидов, 1952; Асланова, 1954). Почему же термический режим Балтийского моря не препятствует росту крупной расы салаки или кильки? Добавим, что сельдь Пенжинского залива Охотского моря, термический режим которого несравненно суровее, отличается гораздо более высоким темпом роста, а именно:

Возраст	Длина, мм									
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+
Салака (Копорская губа)	–	143	157	171	179	184	–	–	–	–
Пенжинская сельдь 52) (по Световидову, 1952)	62	129	183	227	258	279	294	305	316	325

Медников Б.М. 1962. Биологическая разнокачественность кормовых организмов как фактор, определяющий рост рыб и состав промысловых комплексов // Вопросы ихтиологии. Т.2. Вып.2 (23). С.299–308.

Существенно, что на втором году жизни салака крупнее, но затем пенжинская сельдь обгоняет ее. Эти и ряд других подобных фактов заставляют предположить, что основным фактором, определяющим темп роста и максимальные размеры пелагических рыб, является качественный состав их пищи, точнее, — размеры и вес объектов их питания.

В настоящее время большинством исследователей (Грезе, 1939, и др.) принято, что рыбы-планктофаги, за редким исключением, не являются пассивными фильтраторами, как полагал, например, Вундер (Wunder, 1932), а хватают пищевые объекты поодиночке. От хищников их отличают (Ивлев, 1955) лишь размеры предпочитаемых объектов. По В.С. Ивлеву, мера асимметрии<sup>1</sup> кривой встречаемости разноразмерных организмов в рационе для планктофагов положительна, а для хищников отрицательна. Следовательно, подавляющее большинство пелагических рыб следует отнести к категории хватателей (Беклемишев, 1952) или же охотников (Зернов, 1949). Фильтраторы, как мы уже отмечали, редки. Это толстолобик [*Hypophthalmichthys molitrix* (Val)], питающийся фитопланктоном (Боруцкий, 1950), веслонос (*Polyodon spathula* Walb.) (Кофойд, по Никольскому, 1954), китовая акула (*Cetorhinus maximus* Gunn.). Питание последнего вида сходно с питанием усатых китов.

Любопытно, что активно передвигающиеся фильтраторы встречаются лишь среди мелких животных (Rotatoria, Copepoda, Cladocera, Mysidacea, Appendicularia) и среди самых крупных (киты); животные-фильтраторы, заполняющие этот размерный разрыв, — сидячие или малоподвижные. Быть может, фильтрование пищи энергетически выгодно лишь для самых крупных и самых мелких подвижных животных. Но в данный момент нас интересуют хвататели. Анализ ряда работ В.С. Ивлева (1944, 1945, 1960 и др.), в которых рассматривается зависимость рационов рыб от средней концентрации кормов, неравномерности их распределения и длины “охотничьего пути”, позволяет прийти к выводу, что планктофаги-хвататели могут питаться организмами лишь определенных размеров; верхний предел размера жертвы определяется раскрытием зева, нижний — частотой отцеживающей сети из жаберных тычинок. В то же время питание очень мелкими организмами, хотя бы и задерживающимися жаберными тычинками, невыгодно для планктофага, так как при соответствующей дисперсии жертв энергетические затраты на их поиск не покрываются энергией, заключенной в рационе<sup>2</sup>. Отсюда следует, что пелагическая рыба может достигнуть определенного размера лишь при наличии соответствующих ей кормовых организмов, так как питание другими физически невозможно или энергетически невыгодно. Рассмотрим с этой точки зрения питание салаки и других пелагических рыб, предварительно выделив обычные размерные группы их пищевых объектов:

1) мезопланктон (Copepoda, Cladocera и др.), размеры порядка нескольких миллиметров и ниже;

2) макропланктон (Euphausiidae, Hyperiididae, Mysidae), размеры порядка 1–3 см;

3) микронектон (креветки, крупные Gammaridae, молодь рыб), размеры свыше 3 см.

По Г.В. Болдовскому (1941), сельдь Баренцева моря, нагуливающаяся в условиях, которые мы считаем близкими к оптимальным для данного вида, питается в основном

<sup>1</sup> Мера асимметрии  $S$  определяется по формуле  $S = \sum a/n\sigma^3$ , где  $a$  — отклонения от среднего размера жертв;  $\sigma$  — среднее квадратичное отклонение;  $n$  — число вариантов.

<sup>2</sup> Длина “охотничьего пути” ( $l$ ) не увеличивается пропорционально измельчанию жертв, так как она растет согласно формуле  $l = v(t_a + t_b)$ , где  $v$  — средняя скорость рыбы во время питания;  $t_a$  — время, потраченное на охоту;  $t_b$  — время, расходуемое на заглатывание жертв (Ивлев, 1944). Естественно,  $t_b$  никогда не может быть равно нулю или хотя бы приближаться к нему.

Euphausiidae (65% пищевого комка) и *Calanus finmarchicus* IV–V стадий (27,6%). Вселившись в Балтийское море, североатлантическая сельдь попадает в другие условия, так как в этом водоеме нет Euphausiidae и крупных Galanoida. Самые крупные веслоногие Балтийского моря — *Limnocalanus grimaldii* и *Pseudocalanus elongatus* — едва достигают 0,35 и 0,087 мг (Боднек, 1953), другие формы (*Acartia*, *Centropages*, *Eurytemora*, *Bosmina*) еще мельче. До достижения 10–11 см длины балтийская сельдь вынуждена питаться мелкими рачками, переходя затем на нектобентосных Mysidae, заменяющих Euphausiidae (Сушкина, 1953) (рис. 1). Попадая в такие условия, сельдь может приспособиться к ним двумя путями — превратиться в мелкую, быстро созревающую салаку, так как дальнейший рост энергетически невыгоден; или же, сохранив высокий темп роста, стать хищником, потребляющим микронектон. Действительно, гигантская салака питается колюшкой, молодь салаки, килькой (Schneider, 1908; Берг, 1948; Световидов, 1952); хищный образ ее жизни не вызывает сомнений.

Возможно, подобным путем приспособления к разным кормовым объектам осуществлялась дифференциация на мелкие и крупные расы сельди, населяющей Белое море. Все разнообразие беломорских сельдей (Тамбовцев, 1957) можно подразделить на мелких, созревающих на 2–3-м году, и крупных, созревающих на 4–5-м году жизни. Подобную аналогию между салакой и беломорской сельдью проводит Н.А. Дмитриев (1958).

Наиболее наглядно связь между ростом пелагических рыб и составом их пищи можно проследить на примере каспийских сельдевых рода *Alosa* и *Clupeonella*. Мелкий каспийский мезопланктон (*Eurytemora grimmeri*, *Calanipeda aquaedulcis*, *Cercopagis*, *Evadne*) потребляется тюлькой *Clupeonella delicatula caspia* Svet., достигающей 60–90 мм длины (Барышева, 1951). По мере увеличения размеров каспийских представителей рода *Alosa* из их питания исчезают мезопланктеры, а затем и макропланктеры (Mysidae). Крупнейшая сельдь Каспия — черноспинка — хищник, потребляющий в основном тюльку (рис. 2).

Все сказанное не ново. Г.С. Карзинкин (1952) убедительно показал, что подростки мальки щуки уже не могут питаться планктоном. Известны случаи (Тюрин, 1935), когда окунь, обитающий в озерах, где нет других рыб, разделяется на мелкую расу, питающуюся планктоном (обычно самцы), и крупную (преимущественно самки), потребляющую мелких представителей своего вида. Судак уже на X этапе развития (45–60 мм длиной) становится хищником, хотя может потреблять креветок и Mysidae, если они есть в водоеме (Константинов, 1955), и отстаёт в росте, если микронектонные организмы ему недоступны, как показывает Н.И. Сыроватская (1959). Г.Г. Винберг (1956) называет это явление биологической неравноценностью кормов и высказывает предположение, что «питание зоопланктоном, начиная с известных размеров рыб, может быть связано с низким

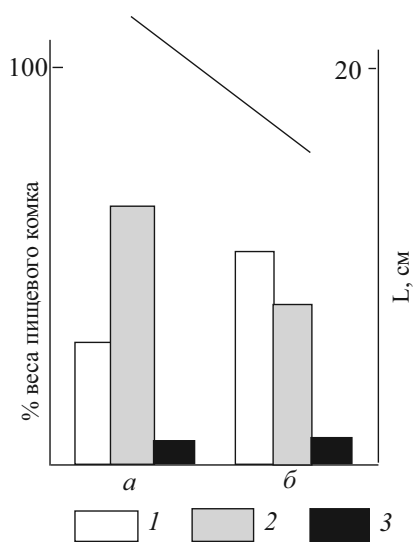


Рис. 1. Состав пищи и размеры мурманской сельди (а) и балтийской салаки (б) на четвертом году жизни (по Болдовскому, 1941; Сушкиной, 1953). 1 — мезопланктон, 2 — макропланктон, 3 — микронектон. Пунктирная линия — абсолютная длина рыбы.

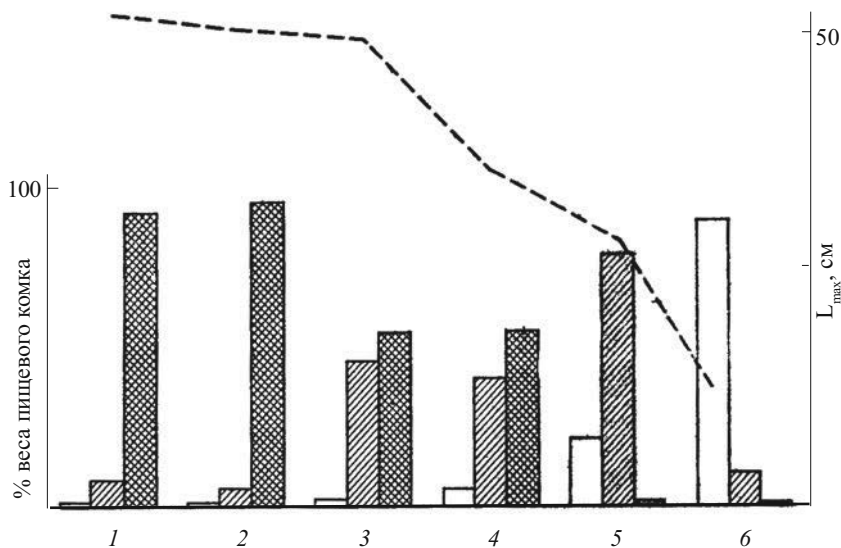


Рис. 2. Состав пищи и максимальные размеры каспийских пелагических рыб (по Остроумову, 1947; Световидову, 1952). 1 — черноспинка; 2 — аграханская сельдь; 3 — долгинская сельдь; 4 — большеглазый пузанок; 5 — каспийский пузанок; 6 — тюлька. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

темпом роста”. Большинство исследователей считает возрастную изменчивость питания лишь функцией роста; на деле, очевидно, эти явления взаимообусловлены.

Биологической разнокачественностью кормовых организмов удовлетворительно объясняются различия в темпе роста рыб, обитающих в разных условиях. Так, например, становится ясным, почему озерные формы мало позвоночных сельдей мельче океанических: 9-летняя олоторская сельдь достигает 40,7 см длины, а сельдь оз. Нерпичьего — 31,0 см (Световидов, 1952). Та же закономерность наблюдается у жилых и проходных лососевых, потребляющих планктон. Красная (*Oncorhynchus nerka*) в открытом море достигает 56 см длины, жилая форма оз. Кроноцкого — только 24,3 см (Крохин, Крогиус, 1936).

Массовые планктонные организмы материковых водоемов, как правило, мельче морских; особенно это относится к важнейшим кормовым объектам рыб — веслоногим рачкам. По всей вероятности, именно поэтому рыбы-планктофаги пресных вод гораздо мельче морских, причем они характеризуются быстрым созреванием и коротким жизненным циклом (снеток, укля, ряпушка) или же медленным темпом роста (синец). Последний вид, находясь в весьма благоприятных кормовых условиях Рыбинского водохранилища, в десятилетнем возрасте достигает лишь 32 см (Юровицкий, 1958). Исключения из этого правила редки. Так, например, байкальский омуль значительно крупнее других планктоноядных сигов. Но следует учесть, что этот вид обитает в благоприятных условиях оз. Байкал, где вегетационный сезон продолжительнее (Световидов, 1934) и развиваются крупные пелагические рачки (*Macrohectopus branickii*) или в больших концентрациях — мелкие (*Epischura baicalensis*). Данные Я.Г. Потакуева (1954) свидетельствуют, что взрослый омуль питается *Epischura*, если концентрация этого рачка достигает 30–35 тыс. экз./м<sup>3</sup>; если же она снижается, то омуль переходит на заменяющую пищу. При численности *Epischura* ниже 10 тыс. экз./м<sup>3</sup> омуль питается бокоплавами и молодью голомянок. Очевидно, затраты энергии на поиск

*Erischura* при такой концентрации не покрываются энергией рациона даже при низком температурном режиме оз. Байкал.

Общеизвестно, что тепловодные (южнобореальные и тропические) планктеры, особенно веслоногие рачки, значительно мельче холодноводных. А.К. Гейнрих (1961) указывает, что в тропическом планктоне преобладают *Copepoda* размером 0,36–0,54 мм, реже 0,54–0,91 мм; бореальные *Copepoda* (*Calanus finmarchicus*, *C. cristatus*, *C. plumchrus*) в 5–10 раз крупнее. Отсюда следует, что тропические и субтропические планктофаги должны быть значительно мельче бореальных. Так оно в действительности и есть: по Т.С. Рассу (1960), основным промысловым видом-планктофагом северобореальных вод Северной Атлантики и Северной Пацифики является сельдь (максимальные размеры до 50 см); в южнобореальном комплексе преобладают такие рыбы, как сардина, килька, анчоус, размеры которых колеблются от 15 до 25 см. Наиболее резко это явление выражено в тропических водах, где к мелким планктофагам — сельдевым — прибавляются летучие рыбы. Питание планктоном для крупных тропических рыб тем более невыгодно, что содержание жира в нем резко снижается (Богоров, 1960), а траты энергии на обмен, напротив, возрастают из-за высокой температуры воды, несмотря на адаптивное снижение интенсивности обмена (Винберг, 1961).

Вероятно, именно этим объясняется снижение темпа роста пелагических рыб, обитающих на южных границах своих ареалов. Примером может быть снижение темпа роста скумбрии (*Scomber scombrus* L.) по Акеру (Aker, 1961) и Лисснеру (Lissner, 1937) в широтном направлении — от Северной Атлантики до Босфора и Черного моря (рис. 3). Можно предполагать, что причина медленного роста черноморских холодолюбивых форм (шпрот, мерланг) именно в составе пищи, а не в прямом воздействии колебаний температуры, как считает Ю.Г. Алеев (1956).

Прямым следствием измельчания планктеров и планктофагов в теплых водах является увеличение численности рыб со смешанным питанием и среднеразмерных хищников, потребляющих мелкую рыбу. Вспомним в связи с этим, что в Черном море ставрида представлена мелкой планктоноядной расой и крупной — хищной. Подобное явление было отмечено у балтийской сельди.

Все изложенное можно суммировать в виде следующего положения: с опреснением и потеплением водоема мельчают планктонные организмы; следствием этого является измельчание планктоноядных рыб. Естественно, возникает вопрос, чем объяснить измельчание планктеров в теплых и пресных водах? Можно, разумеется, предположить, что мы наблюдаем результат прямого влияния температуры (Бо-

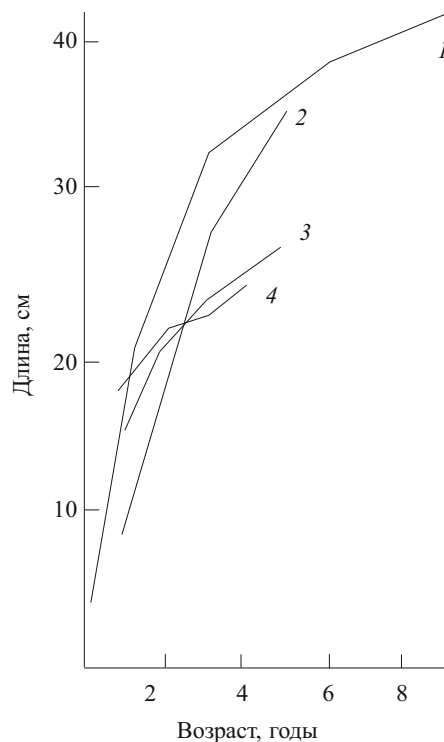


Рис. 3. Темп роста макрели (по Акеру, 1961). 1 — Северное море, 2 — Бретань, 3 — Босфор; 4 — Адриатика.



горов и Преображенская, 1934). Но возможна и другая причина, а именно: измельчение в низких широтах и в пресных водах представителей начального звена пищевых цепей — фитопланктона. По Н.В. Морозовой-Водяницкой (1957), фитопланктон Черного моря можно разделить на три размерные группы:

1) размер клеток выше 50 мк — диатомовые (*Rhizosolenia*, *Coscinodiscus*, *Chaetoceros*), перидиниевые (*Ceratium*, *Peridinium*);

2) размер клеток 20–50 мк — диатомовые (*Cyclotella*), перидиниевые (*Exuviaella cordata*, *Gonyaulax*);

3) размер меньше 20 мк — Coccolithophoridae, мелкие Dinoflagellata.

В водах морей с резко выраженными сезонными изменениями поочередно преобладают виды то одной, то другой группы, но в более высоких широтах преобладают виды первой группы — крупные диатомовые. Южнобореальные, в особенности опресненные водоемы (Каспийское море и др.), характеризуются преобладанием в фитопланктоне видов II группы (*Exuviaella cordata*). Наконец, в тропических широтах главную роль играют мельчайшие Coccolithophoridae<sup>3</sup>, жгутиковые и мелкие диатомовые (Рейли — Riley, 1957; Геншель — Hentschel, 1928). Так, по данным Хэзл (Hasle, 1959), на станциях в экваториальной зоне встречено 42 вида диатомовых, 53 — Dinoflagellata и 33 — Coccolithophoridae, причем большинство диатомовых принадлежит к мелким видам — до 50 мк. Исключения (вроде гигантской тропической диатомеи *Ethmodiscus rex*) сравнительно редки.

Естественно, что Calanoida бореальных вод — грубые фильтровальщики и хвататели (Беклемишев, 1954). Тепловодные Calanoida способны вследствие своих незначительных размеров и более тонкого устройства фильтровального аппарата потреблять в пищу более мелкие водоросли. А.К. Гейнрих (1958) указывает, что “в тропической области, в отличие от умеренной, растительными копеподами, кроме диатомей, используются в значительной мере Coccolithophoridae и Silicoflagellata. При этом в отличие от умеренных широт, кроме сравнительно крупных, используются и очень мелкие (менее 11 мк длиной) диатомеи”. Тот же автор указывает, что в питании Calanoida менее 1 мм длиной (преобладающих в тропическом планктоне) преобладают диатомеи мельче 11 мк, т.е. принадлежащие к III размерной группе. К.В. Беклемишев (1961) тоже приходит к выводу, что “рачки меньших размеров не поедают или слабо поедают крупные клетки или клетки, объединенные в колонии”, а крупные Calanoida не улавливают водоросли мельче 10 мк.

В водах наших южных морей, где в зависимости от сезона развиваются разные фитопланктонные комплексы, большое развитие получают Calanoida, способные потреблять разные по величине водоросли. Так, черноморская *Aractia clausi* (Петипа, 1959) может потреблять диатомей и Dinoflagellata размером от 100 до 5 мк. Замечательно, что *Calanus helgolicus* — крупнейший веслоногий рачок Черного моря, по данным того же автора (Петипа, 1960), потребляет ночесветок *Noctiluca miliaris*, служащих, таким образом, промежуточным пищевым звеном между ним и мелкими водорослями.

Сказанное заставляет предположить, что причиной измельчения тепловодных и пресноводных Calanoida является не только прямое воздействие температуры, но и состав пищи. Заметим в связи с этим, что тонкие фильтраторы — Cladocera — также характерны для пресных вод. В море наблюдается массовое развитие лишь таких тепловодных видов, как *Penilia avirostris*, который может отфильтровывать частицы не крупнее 8 мк.

<sup>3</sup> Численность их может быть невелика, иногда она уступает численности диатомовых (Хэзл — Hasle, 1960), но продукция весьма значительна вследствие быстрого темпа размножения (Морозова-Водяницкая, 1957).

Вопрос о причине преимущественного развития в тропических и материковых водах мелких, но интенсивно размножающихся автотрофов остается открытым. Едва ли единственной причиной может быть температура, скорее всего для объяснения этого явления следует привлечь также сезонные колебания освещенности и биогенных элементов.

Логическим развитием всех изложенных соображений является следующее положение: длина пищевых цепей массовых пелагических организмов возрастает от полюсов к экватору. Приведем несколько подобных примеров. Самый распространенный планктофаг Арктического бассейна — сайка (Клумов, 1937). Питается она, судя по предварительным данным С.К. Клумова, как фито-, так и зоопланктоном; по характеру питания ее следует отнести ко второму или третьему звену пищевой цепи. Сайкой питаются почти все хищные рыбы, ластоногие и китообразные (в частности, белуха) высоких широт Арктики. Поэтому пищевая цепь, идущая от первичных продуцентов — фитопланктонных водорослей, — к наиболее крупным конечным звеньям<sup>4</sup> (белуха), содержит всего 3–4 звена:

фито- и зоопланктон → сайка → белуха.

Пищевые цепи пелагиали boreальных вод Атлантики и Пацифики большей частью четырехчленные. Примером могут служить пищевые взаимоотношения сельди, питающейся планктонными ракообразными. Сельдь потребляется акулами, дельфинами и некоторыми китами-полосатиками. Разумеется, это не исключает наличия более коротких и более длинных цепей.

В тропических водах пищевые цепи самые длинные, так как зоопланктоном здесь питаются мелкие рыбы (сардины, анчоус), которых потребляют крупные (тунцы, хищные сельдевые, золотые макрели) и кальмары. Рыбы, достигающие в низких широтах размеров североатлантической сельди, уже не планктофаги, а хищники, т.е. принадлежат уже не к третьему, а к четвертому звену пищевой цепи. Эти организмы в свою очередь служат пищей акулам и особенно крупным кальмарам. В тропиках нет гигантских планктофагов, кроме редко встречающейся китовой акулы *Rhinodon*. Усатые киты, зимующие в теплых водах, здесь не питаются. Самый распространенный кит тропиков — кашалот — питается последними членами пищевых цепей — гигантскими кальмарами и акулами (Слепцов, 1955).

В водах высоких широт Антарктики мы найдем, вероятно, самую короткую пищевую цепь, ведущую от фитопланктона к гигантским планктофагам. Их соединяет самый обычный вид Антарктики — рачок *Euphausia superba*. По данным Беркли (Barkley, 1940), этот рачок питается почти исключительно фитопланктоном, сам же он — основной компонент питания пингвинов, ластоногих (тюлень-крябед) и китов, вплоть до самого крупного из когда-либо существовавших животных — синего кита.

Развиваемые в настоящей статье положения в значительной мере гипотетичны, так как не подкреплены соответствующими расчетами. Причина этому — недостаток современной гидробиологической методики, оперирующей средними величинами численности и биомассы кормовых объектов. По В.С. Ивлеву (1955), рацион рыбы  $r$  можно выразить формулой  $r = R \cdot [1 - 10^{-kp + c\xi}]$ , где  $R$  — максимально возможный рацион;  $p$  — плотность популяции жертв;  $k$  и  $c$  — коэффициенты пропорциональности,  $\xi$  — показатель агрегатности распределения жертв. В своих работах планктологи молчаливо исходят из

<sup>4</sup> Под конечными звеньями пищевой цепи мы подразумеваем животных, изымаемых из водоема или поступающих в кругооборот органического вещества лишь в процессе посмертной деструкции.

положения, что  $\xi = 0$ , т. е. кормовые объекты распределены абсолютно равномерно. Но это далеко не так. Практически — чем крупнее планктонный организм, тем выше показатель его агрегатности; известно, что Euphausiidae, Mysidae и другие макропланктонные организмы держатся стайками;  $\xi=0$  и для Copepoda, и Cladocera. Приблизительный подсчет (мы его опускаем) приводит к парадоксальному выводу: пресноводный планктон при условии равномерного распределения не может покрыть расход энергии на добычу его рыбами такого размера, как синец, чудский сиг или рипус. Отсюда становится ясной необходимость определить показатель агрегатности кормовых объектов промысловых рыб. Эта величина соответствует (Ивлев, 1955) среднему квадратичному отклонению от средней биомассы:

$$\xi = \sqrt{\frac{\sum a^2}{n}}$$

Основываясь на этом, можно предложить простейший способ определения показателя агрегатности: если ранее планктологи довольствовались взятием одной пробы, то теперь следует брать несколько в одном горизонте и определять не только среднюю биомассу, но и отклонения от нее. Недостаток времени на станциях, вероятно, не позволит в большинстве случаев многократно увеличить число проб, поэтому предпочтительнее определять показатель агрегатности по формуле

$$\xi = \sqrt{\frac{\sum a^2}{n-2}}$$

(Урбах, 1960). Минимальное число проб, необходимое для достаточной точности определения этой величины, вероятно, следует устанавливать эмпирически, руководствуясь положениями о достаточной численности выборки, принятыми биометрией.

Второе необходимое условие, как указывает В.С. Ивлев, — соответствие объема пробы ареалу разового питания изучаемых объектов, и здесь устанавливать этот объем следует эмпирически. Разумеется, резкое увеличение числа обрабатываемых проб замедлит обработку материала, но и этого можно избежать, применяя экспресс-методы обработки проб (Медников, 1961; Медников и Старобогатов, 1961).

В настоящей статье речь идет о пелагических рыбах, но несомненно, что биологическая разнокачественность кормов оказывает существенное влияние и на рост бентофагов. Об этом свидетельствует, в частности, такой факт: плотва, питающаяся планктоном и донными ракообразными, отличается медленным ростом по сравнению с плотвой тех водоемов, где основной компонент ее пищи — моллюски (Желтенкова, 1949). В этом случае вопрос лишь усложняется другими факторами (наличие убежищ и другие формы конституциональной защищенности жертв); анализ этих факторов дан Е.В. Боруцким (1960).

Развиваемые положения в ряде случаев могут иметь практическое значение. Это видно из следующего примера. Как известно, в Аральском море практически не было планктонных рыб, в последнее десятилетие в этот водоем вселили балтийскую салаку. Результат этого мероприятия на первый взгляд казался успешным (Коновалов и др., 1958): салака превратилась в крупную быстрорастущую расу типа “гигантского стремлинга”. Но все авторы, изучавшие планктон Аральского моря, отмечали его крайнюю количественную и качественную бедность. Данные Н.К. Лукониной (1960) позволяют считать, что годовая продукция аральского планктона в десятки раз меньше планктонной продукции Азовского моря — водоема сходной площади, солености и местоположения. Отсюда ясно, что планктофагов в Арале мало, по всей вероятности, потому, что там их и не может быть. Возможно, салака в Арале, кроме бокоплавов (Коновалов и др., 1958), потребляет мальков других рыб. Поэтому акклиматизация салаки (рыбы невысокой ценности, но могущей нанести вред ценным рыбам) в Арале была непродуманным мероприятием, об успехе его

следует сожалеть более, чем о неблагоприятном исходе. Подобные случаи не столь редки. Напомним, в частности, что северные сиги, пересаженные в оз. Севан, также не стали питаться планктоном, а перешли на питание бокоплавами, став конкурентами севанских форелей; соответственно возросли темпы их роста.

Все изложенное убеждает нас в том, что размеры рыб и темп их роста, хотя и определяются пищевыми отношениями, но не во всех случаях могут свидетельствовать о размерах кормовой базы. Равным образом биомасса планктона без учета размеров составляющих ее планктеров и дисперсии их распределения не может характеризовать условия нагула планктофагов. Нам представляется, что количественные исследования в этом направлении пролили бы свет на многие невыясненные черты биологии рыб и других водных животных.

## Литература

- Алеев Ю.Г. 1956. О некоторых закономерностях роста рыб // *Вопр. ихтиологии*. Вып.6. С.75–95
- Асланова Н.Е. 1954. Шпрот Черного моря // *Тр. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. х-ва и океаногр. (ВНИРО)*. Т.28. С.75–101.
- Барышева К.П. 1951. Питание обыкновенной кильки в среднем Каспии // *Тр. Мосрыбвуза*. Вып.4.
- Беклемишев В.Н. 1952. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Сов. наука. 698 с.
- Беклемишев К.В. 1954. Питание некоторых массовых планктонных копепод в дальневосточных морях // *Зоол. журн.* Т.33. Вып. 6.
- Беклемишев К.В. 1961. О значении колониальности для планктонных диатомей // *Тр. Ин-та океанол. АН СССР*. Т.51.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.-Л.: изд-во АН СССР Т.1. 468с.
- Богоров В.Г. 1960. Географические зоны в пелагиали центральной части Тихого океана // *Тр. Ин-та океанол. АН СССР*. Т.41.
- Богоров В.Г., Преображенская Е.Н. 1934. Биомасса планктеров Баренцева моря, ч. II – Copepoda // *Бюлл. ВНИИ морск. рыбн. х-ва и океаногр. (ВНИРО)*. № 2.
- Боднек В.М. 1953. Зоопланктон средней и южной части Балтийского моря и Рижского залива // *Тр. ВНИИ морск. рыбн. х-ва и океаногр. (ВНИРО)*. Т.26.
- Болдовский Г. В. 1941. Пища и питание сельдей Баренцева моря // *Тр. Полярн. н.-и. ин-та рыбн. х-ва и океаногр. (ПИНРО)*. Вып.7.
- Боруцкий Е.В. 1950. Материалы о питании амурского толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.) // *Тр. Амурск. ихтиол. экспед. 1945–1949 гг.* Т.1.
- Боруцкий Е.В. 1960. О кормовой базе // *Тр. Ин-та морфол. животных АН СССР*. Вып.13.
- Винберг Г.Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск: изд-во Бел. гос. универ-та. 250 с.
- Винберг Г.Г. 1961. Новые данные об интенсивности обмена у рыб // *Вопр. ихтиологии*. Т.1. Вып.1 (18).
- Гейнрих А.К. 1958. О питании морских копепод в тропической области // *Докл. АН СССР*. Т.119. № 5.
- Гейнрих А.К. 1961. О вертикальном распределении и суточной миграции копепод в районе к юго-востоку от Японии // *Тр. Ин-та океанол. АН СССР*. Т.51.
- Грезе Б.С. 1939. Экспериментальные исследования над потреблением планктона окунем-сеголетком // *Изв. ВНИИ оз. и речн. рыбн. х-ва. (ВНИОРХ)*. Т.21.
- Дмитриев Н.А. 1958. Различие и сходство биологических признаков беломорских сельдей и балтийской салаки // *Тр. ВНИИ морск. рыбн. х-ва и океаногр. (ВНИРО)*. Т.34.
- Желтенкова М.В. 1949. Состав пищи и рост некоторых представителей вида *Rutilus rutilus* (L.) // *Зоол. ж.* Т.28. Вып.3.
- Зернов С.А. 1949. Общая гидробиология. М.–Л.: изд-во АН СССР. 587 с.
- Ивлиев В.С. 1944. Время охоты и проходимый хищником путь в связи с плотностью популяции жертвы // *Зоол. журн.* Т.23. Вып.4.

- Ивлев В.С. 1945. Плотность и распределение пищи как факторы, определяющие размеры рациона рыб // Зоол. журн. Т.24. Вып.2.
- Ивлев В.С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат. 252 с.
- Казанова И.И. 1960. Биология и промысел кильки в северной части Балтийского моря // Тр. ВНИИ морск. рыбн. х-ва и океаногр. (ВНИРО). Т.42.
- Карзинкин Г.С. 1952. Основы биологической продуктивности водоемов. М.
- Клумов С.К. 1936. Сайка [*Boreogadus saida* (Ledech)] и ее значение для некоторых жизненных процессов Арктики // Изв. АН СССР. № 5.
- Коновалов П.М., Маркова Е.Л., Бинтинг Э.Л. 1958. Акклиматизация балтийской салаки в Аральском море // Рыбн. х-во. № 3.
- Константинов К.Г. 1955. Выявление потенциальных возможностей питания рыб путем морфологического анализа (преимущественно на примере окуневых) // Зоол. журн. Т.34. Вып.2.
- Крохин Е.М., Крогиус Ф.В. 1936. Озерная форма красной (*Onocorhynchus nerka*) из Кроноцкого озера на Камчатке // Докл. АН СССР. Т.4(13). № 2(106).
- Луколина Н.К. 1960. Динамика популяции *Diptomus salinus* Dadaу в Аральском море // Зоол. журн. Т.39. Вып.2.
- Медников Б.М. 1961. Модификация метода Бродского-Баскакова для ускоренного счета планктона // Научн. докл. высш. шк. Сер. биол. № 1.
- Медников Б.М., Старобогатов Я.И. 1961. Рэндом-камера для подсчета мелких биологических объектов // Тр. Всес. гидробиол. об-ва. Т.11.
- Морозова-Водяницкая Н.В. 1957. Фитопланктон в Черном море и его количественное развитие // Тр. Севаст. биол. ст. Т.9.
- Николаев И.И. 1956. Условия питания и рост салаки // Тр. Балтийск. НИИ морск. рыбн. х-ва и океаногр. (БалтНИРО). Вып.2.
- Никольский Г.В. 1954. Частная ихтиология. 2 изд. М.: Сов. наука. 459 с.
- Остроумов А.А. 1947. Питание долгинской сельди [*Caspialosa brashnikovii* (Bor)] и большеглазого пузанка [*Caspialosa saposhnikovi* (Grimm)] в Северном Каспии // Тр. Волго-Каспийск. научн. рыбхоз. ст. Т.9. Вып.1.
- Петипа Т.С. 1959. Питание веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbrecht // Тр. Севаст. биол. ст. Т.11.
- Петипа Т.С. 1960. Роль ночесветки *Noctiluca miliaris* Sur. в питании *Calanus helgolicus* Claus // Докл. АН СССР. Т.3. № 4.
- Потакуев Я.Г. 1954. Питание и пищевые взаимоотношения планктоноядных рыб озера Байкал. Автореф. дис. ... канд. биол. н. М.
- Расс Т.С. 1960. Промыслово-географические комплексы Атлантического и Тихого океанов и их сопоставление // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. Т.31.
- Световидов А.Н. 1934. О росте байкальских сегов и хариусов // Докл. АН СССР. Т.8. № 9.
- Световидов А.Н. 1952. Сельдевые (Clupeidae) // Фауна СССР. Т.2. Вып.1. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С.1–331.
- Слепцов М.М. 1955. Биология и промысел китов дальневосточных морей. М.
- Сушкина А.П. 1953. Питание салаки Балтийского моря и Рижского залива // Тр. ВНИИ морск. рыбн. х-ва и океаногр. (ВНИРО). Т.26.
- Сыроватская Н.И. 1959. О зависимости темпа роста судака на первом году жизни от характера его пищи // Биол. основы рыбн. х-ва. Томск.
- Тамбовцев Б.М. 1957. Биология и современное состояние промысла беломорских сельдей // Материалы по компл. изуч. Белого моря. Вып.1.
- Тюрин П.В. 1935. Материалы к познанию биологии окуня (*Perca fluviatilis* L.) озера Чаны // Докл. АН СССР. № 2–3.
- Урбах В.Ю. 1960. О вычислении дисперсии при статистической обработке результатов малого числа наблюдений // Докл. АН СССР. Т.130. № 1.
- Юровицкий Ю.Г. 1958. Биология синца Рыбинского водохранилища. Автореф. дис. ... канд. биол.н. М.
- Aker E. 1961. Untersuchungen über die Biologie der Makrele (*Scomber scomber* L.) in der Nordsee // Ber. Dtsch. wiss. Kommis. Meeresforsch. Bd.16. H.2.
- Barkley E. 1940. Nahrung und Filterapparat des Wahlkrebses *Euphausia superba* // Z. Fischerei und der Hilf. Bd.1.

- 
- Hasle G.R. 1959. A quantitative study of phytoplankton from the equatorial Pacific // Deep-Sea Res. Vol.6. No.1.
- Hasle G.R. 1960. Plankton Coccolithophorids from the Subantarctic and Equatorial Pacific // Nytt. mag. bot. No.8. .
- Hentchel E. 1928. Die Grundzuge der Planktonverteilung im Sudatlantischen Ocean // Int. Rev. Hydrobiol. Bd.21.
- Ivlev V.S. 1960. On the utilization of food by planktophage fishes // Bull. Math. Biophys. Vol.22. No.4.
- Lissner H. 1937. Zur Biologie der Makrele des Bosporus // Int. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrograph. Bd.36. H.1–2.
- Riley G.A. 1957. Phytoplankton of the north central Sargasso sea, 1950–1952 // Limnol. Oceanogr. Vol.2. No.3.
- Schneider G. 1908. Die Clupeiden der Ostsee // Rapp. Proc. verb. Vol.9.
- Wunder W. 1932. Wie fangen planktonfressende Fische ihre Nahrungstiere? // Z. vergl. Physiol., Bd.17.

## 2. Экологические формы рыб и проблема симпатрического видообразования

В настоящее время значительная часть ученых, разрабатывающих вопросы изменчивости видов, придерживается точки зрения, впервые изложенной в 1870 г. Вагнером и обстоятельно развитой Майром (E. Mayr, 1942) и его многочисленными последователями (Cain, 1954 и др.). Основой этих построений является признание географической изоляции как важнейшего фактора видообразования. Географические расы, обособляющиеся до степени подвидов, а затем и видов, — единственный материал для эволюции; экологических рас или не существует, или же они ненаследственны. В единой, не разделенной географическими преградами, популяции дивергенция вида невозможна, так как скрещивание неизбежно ликвидирует ее.

Стройная и хорошо аргументированная система взглядов Майра прочно овладела умами многих систематиков. В то же время ряд ученых выступил еще до Майра против подобной переоценки географических факторов. И.И. Шмальгаузен (1939) справедливо указывает, что нельзя противопоставлять географическую и экологическую изоляцию, так как сами географические расы — не что иное, как реакция вида на разные условия. Особенно резко против построений Вагнера и Майра выступили экологи, которые никак не могли признать отсутствие экологических наследственных рас и отсюда невозможность симпатрического видообразования. Этот “бунт экологов” имеет серьезные основания. Критический обзор посвященной этому вопросу литературы дан Ю.М. Оленовым (1961), поэтому мы можем лишь вкратце перечислить основные возражения сторонников симпатрического видообразования:

1. Хотя негеографические внутривидовые группировки изучены слабо (к ним относят виды-двойники, “биологические” виды, сезонные расы, экологические формы и просто фенотипические ненаследственные изменения), это еще не дает основания категорически отрицать существование экологических рас.

2. В равной степени нельзя утверждать, что скрещивание внутри популяции препятствует процессу дивергенции. Разные внутривидовые группировки могут размножаться в разное время; существуют и другие механизмы, препятствующие скрещиванию.

3. Естественный отбор при соответствующей интенсивности неизбежно должен устранять все промежуточные формы (Оленов, 1961), что должно способствовать дивергенции.

С этой точки зрения любопытно изучить возможность симпатрического видообразования у рыб. Есть все основания полагать, что подвижность и наружное оплодотворение, характерные для большинства представителей этой группы, препятствуют изоляции. Действительно, в любой значительной сводке можно найти примеры межвидовых и межродовых гибридов, дающие весь ряд переходов от стерильности к ненарушенной плодовитости. Тем не менее многие ихтиологи (Worthington, 1940; Meyers, 1960, 1960a; Nymann, 1940; Fryer, 1960; Lowe, 1959 и др.) являются ревностными сторонниками симпатрического видообразования. Из них Майерс (1960a) считает основным фактором симпатрического видообразования пищевую специализацию. Фрайер,

а также Вольтерек (R. Woltereck, 1931), Уортингтон и Ньюманн приходят к выводу, что важнее другие факторы: возникновение экологических рас, впоследствии расщепляющихся на виды, может быть обусловлено особенностями размножения — откладка икры на разном субстрате и в разные сроки и нерестовое поведение способствуют расщеплению популяции. Лоув (R.H. Lowe, 1958) указывает, что у африканских тилапий (*Tilapia*, Cichlidae) дивергенция возникает и закрепляется лишь вследствие особенностей нерестового поведения, так как пища обитающих совместно видов одинакова (фитопланктон). Свездсон (Svdrson, 1949), отрицающий возможность симпатрического видообразования, тем не менее высказывает мысль, что части популяции с обособленным нерестом могут дивергировать до полного видового обособления, но если они питаются одними и теми же объектами, один вид неизбежно вытеснит другой. Поэтому пищевая специализация — необходимое условие для того, чтобы экологические (сезонные) расы могли обособиться до степени самостоятельных видов. Этот же автор на примере сигов рода *Coregonus* показывает крайнюю неизученность экологических рас у рыб, хотя не со всеми его выводами можно согласиться<sup>1</sup>.

Здесь мы не ставим перед собой задачу дать исчерпывающий анализ негеографических таксономических единиц ниже вида, а постараемся показать на ряде конкретных примеров один из возможных путей дивергенции внутривидовых экологических рас вплоть до полного видового обособления.

Многими исследователями подмечена способность рыб образовывать живущие совместно экологические расы, наиболее четким отличительным признаком которых является темп роста. Вид при этом распадается на медленно- и быстрорастущие группировки. Очень часто медленно растущая форма созревает на год или больше ранее быстрорастущей. Обычно тугорослые рыбы менее упитаны, иногда имеют более темную окраску и всю жизнь проводят неподалеку от нерестилищ. Быстрорастущие, напротив, покидают районы нереста; их нагульный ареал значительно шире. Часто соотношение полов у этих рас неодинаково: у тугорослых преобладают самцы, у быстрорастущих — самки. Не менее значительны различия в питании: тугорослые, как бы задерживаясь на раннем этапе развития, питаются мелкими бентосными и планктонными формами, быстрорастущие, напротив, осваивая новые районы нагула, переходят на питание более крупными формами, часто становятся хищниками и иногда — каннибалами, потребляющими собственную молодь и особей тугорослой расы.

Пожалуй, трудно найти отряд или даже семейство рыб, на базе которого нельзя было бы привести подобных примеров. Общеизвестны, например, расы сельди. По всей вероятности, возникновение карликовых самцов лососевых — явление того же порядка. Среди сиговых также можно найти подобные примеры, даже если оставить в стороне род *Coregonus* s. str., систематика которого до сих пор представляется неясной. Укажем в частности, на крупные формы европейской ряпушки — *Coregonus albula* L. (рипус — *C. albula* infr. *ladogae* Pravdin и килец — *C. albula* infr. *kiletz*). Сибирская ряпушка — *C. sardinella* Val. из Енисея распадается на крупную, быстрорастущую форму, питающуюся мизидами, бокоплавами и морскими тараканами (*Mesidothea*) и мелкую, основными объектами питания которой являются *Copepoda* и *Cladocera* (Боброва, 1958).

Быстро- и медленно растущие формы отмечены у многих карпообразных. Темноокрашенные тугорослые группировки описаны для аральской плотвы — *Rutilus rutilus*

<sup>1</sup> В частности, с тем, что Свездсон считает *Coregonus albula* и *C. lavaretus* не видами, а собраниями видов-двойников.



*aralensis* Berg (Берг, 1949; Гладков, 1934), леща — *Abramis brama* (L.) (Берг, 1926, 1949), сома — *Silurus glanis* L. (Берг, 1949), сазана — *Cyprinus carpio* L. (Берг, 1926), жереха — *Aspius aspius* (L.) (Берг, 1949), окуня — *Perca fluviatilis* L.<sup>2</sup> Экологические расы сазана Пролетарского водохранилища в последнее время изучены Г.С. Юрьевым (1961), который выделяет в этом водоеме темноокрашенную тугорослую форму (средняя длина до конца чешуйного покрова 310 мм) и светлую быстрорастущую (375 мм). Эти группировки связаны переходами; возникли они за 7–8 лет. Тот же автор справедливо указывает, что нельзя провести резкой границы между понятиями экологической морфы, признаки которой не наследуются (фенотипические изменения), и экологической расы с наследуемыми признаками.

Число подобных примеров можно было бы многократно умножить. Так, Л.С. Иванов (1960) сообщает, что в популяции барабульки (*Mullus barbatus* L.), обитающей по болгарскому побережью, можно выделить группировки, состоящие из крупных и мелких рыб, причем у крупных соотношение полов сдвигается в сторону преобладания самок. Значительная часть популяции угря *Anguilla anguilla* (L.) не входит в реки, а достигает половозрелости в эстуариях; среди таких рыб преобладают самцы (Берг, 1949). Крупная хищная и мелкая планктоноядная расы отмечены у черноморской ставриды *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev (Алеев, 195; Шавердов, 1961).

Лучше всего процесс дивергенции можно проследить на примере обыкновенного окуня (*P. fluviaticus* L.). Детально изучивший внутривидовую изменчивость этого вида В.В. Покровский (1951) пришел к выводу, что окунь на огромном протяжении своего ареала образует лишь один подвид — *P. fluviatilis flavescens* Mitchill (Северная Америка и, возможно, крайний северо-восток Евразии). В то же время хорошо известна способность этого вида образовывать крайне разнообразные экологические формы (экотипы, *infraspecies*, *morphs* *auct.*), причем все многообразие их можно свести к двум основным — мелкая, медленно растущая, многотычинковая форма, питающаяся зоопланктоном и мелкими представителями бентоса, и крупная, быстрорастущая форма, ведущая хищный образ жизни. Мелкую форму В.В. Покровский называет *P. fluviatilis inf. gracilis* Cuv. et Val; нетрудно видеть, что она соответствует *m. phragmiteti* Л.С. Берга (1949). Часто обе формы встречаются вместе, например, в Онежском озере (Гуляева, 1951), Гошалковском водохранилище (Suskiwicz, 1961), озерах Лукомль и Нещердо (Воронин, 1957), Енисее (Красикова, 1958), оз. Убинском (Свидерская, 1930). Напротив, в сильно заросших озерах нередко остается лишь мелкая, темноокрашенная, питающаяся зоопланктоном форма, как то было подмечено еще О.А. Гриммом (1989). По данным О.А. Поповой (1960), в дельте Волги окунь представлен двумя группировками с разным темпом роста, причем у тугорослой формы рыбы встречены в 22,8 % желудков, а у быстрорастущей — в 91,8 % желудков. Замечательно, что у быстрорастущей формы на 2-м году жизни созревает 100 % самцов и 89 % самок, у медленно растущей — 63 % самцов и 7,7 % самок, что приводит к неравномерному соотношению полов в популяциях.

Интересны данные П.В. Тюрина (1935), исследовавшего окуня оз. Чаны. В этом водоеме встречаются как крупная, так и мелкая формы окуня; среди первой доминируют самки (83 % общей численности), среди второй — самцы (58 %). Отрицая необходимость разделения популяций чанского окуня на расы, П.В. Тюрин приходит к выводу, что крупные особи — лишь часть популяции мелких, перешедших на хищное питание (в

<sup>2</sup> Все эти группировки Л.С. Берг именует *m. phragmiteti* или камышовыми морфами. Заметим, что согласно ему же (Берг, 1948), их следует именовать не морфами, а формами (*forma*), так как они закономерно возникают у разных видов рыб.

частности, своей молодью). Так как самки растут быстрее и созревают медленнее самцов, они должны преобладать среди крупных особей.

Можно предложить следующую схему распада первоначально однородной популяции на совместно живущие экологические расы. По всей вероятности, этому процессу благоприятствует растянутость нереста, вследствие чего выходящая из икринок молодь попадает в резко различные условия; это способствует неравномерности роста. Тугорослые рыбы и после наступления половозрелости сохраняют ювенильный характер питания, у других меняется состав пищи, так как они становятся способными поедать более крупных животных вплоть до молоди своего вида. У многих рыб самки растут быстрее и созревают позже самцов; ясно, что большая часть их пополняет состав крупной расы, в поисках крупных объектов питания покидающей места рождения и расширяющей нагульный ареал. Если же нерест крупной и мелкой форм проходит в разные, хотя бы и близкие сроки, возникают сезонные расы, закрепляющие происшедшие в популяции изменения. Нетрудно видеть, что этот процесс носит приспособительный характер, улучшающий кормовую базу вида, и полезен для вида в целом, несмотря на то, что между формами и экологическими расами могут быть отношения типа хищник – жертва (например, у окуня). По всей вероятности, не встретит возражений тезис, что процесс дивергенции вида на экологические морфы может наблюдаться лишь у рыб-эврифагов и факультативных хищников типа окуня; стенофаги вообще и облигатные хищники (судак, щука) гораздо менее способны к образованию подобных внутривидовых группировок.

Мы переходим к гораздо более спорному вопросу: могут ли экологические расы при совместном существовании в результате дальнейшей дивергенции обособиться до самостоятельных видов? Несомненно, противники симпатрического видообразования дадут на этот вопрос отрицательный ответ. Но если бы мы нашли подмеченные выше признаки экологических форм у близких видов, обитающих совместно в ограниченном ареале, гипотеза о симпатрическом видообразовании получила бы поддержку. И такие случаи имеются.

В оз. Байкал обитает эндемичное семейство голомянок (Comphoridae), представленное двумя видами — большой и малой голомянкой [*Comphorus baicalensis* (Pall.) и *C. dybowskii* Korotneff]. Эти виды несомненно сформировались в самом Байкале (Талиев, 1955) и обитают совместно в толще вод этого пресноводного моря. Как показывают их русские названия, виды Comphoridae различаются прежде всего величиной: самки большой голомянки достигают 198 мм длины, малой — лишь 158 мм (Талиев, 1955). Большая голомянка гораздо более упитанна, чем малая, жирность ее достигает 25% и более. Примечательно соотношение полов у того и другого вида. Разные авторы приводят различные цифры: по Д.Н. Талиеву (1955), процент самцов у малой голомянки колеблется от 11,7 до 20,7. Е.А. Коряков (1958) в последних работах склоняется к тому, что соотношение полов у малой голомянки близко 1:1. Напротив, в популяции большой голомянки 97–98% самок; самцы этого вида мелкие, быстросозревающие и недолго живущие.

Не менее любопытные результаты получаются при сопоставлении питания этих видов. Малая голомянка, по данным Я.Г. Потакуева (1954), питается в основном пелагическим бокоплавом *Macrohectopus branickii* (68 % рациона); большая — хищник и отчасти каннибал: 60 % ее рациона составляют мальки малой голомянки и собственного вида.

Как следует из вышесказанного, параллели между характерными особенностями видов голомянок и экологических рас окуня настолько полны, что их нельзя объяснить

иначе, чем сходным путем возникновения. По всей вероятности, в геологически недавнее время в Байкале существовал какой-то представитель семейства Cottosomorphoridae, полностью перешедший к жизни в пелагиали и вследствие этого ставший живородящим. Этот вид был представлен двумя экологическими формами, аналогичными таковым у обыкновенного окуня. Дальнейшая дивергенция форм на протяжении ряда поколений привела к их видовому обособлению с сохранением ряда признаков внутривидовых группировок (инверсия соотношения полов). Целый комплекс признаков обоих видов позволяет формально выделить их в особое семейство Comorphoridae; такой процесс, весьма характерный для рыб больших озер, Майерс (1960) называет чрезмерной (supralimital) специализацией.

Вероятно, подобный процесс видового обособления экологических форм происходил и у других байкальских Cottoidei. Д.Н. Талиев (1955) называет подобные виды “близнецами”<sup>3</sup>. Таковы *Asprocottus pulcher* Taliev и *A. megalops* (Gratzianov), *Abyssocottus godlewskii* (Dyb.) и *A. pallidus* (Taliev), *Batrachocottus multiradiatus* (Berg) и *B. nikolwskii* (Berg), *Cottoco mephorus grewingkii* (Dyb.) и *C. comephoroides* (Berg); везде первым мы упоминаем вид, который мог произойти от мелкой расы родоначального вида. К сожалению, питание байкальских широколобок, за исключением последней пары видов, изучено недостаточно полно.

Не менее наглядным примером являются иссыккульские представители рода *Leuciscus*. В этом озере обитают два вида ельцов — *Leuciscus schmidti* (Herzenstein) — иссыккульский чебак и *L. bergi* (Kaschkarov) — иссыккульский чебачок; виды эти настолько близки, что В.В. Васнецов (1949) считал их возрастными группами одного вида. Тем не менее, исследования И.А. Пивнева (1951, 1958 и др.) позволяют считать их “хорошими”, вполне самостоятельными видами. *L. bergi* — мелкая форма, самцы которой на 5-м году жизни достигают 126 мм, а самки 121 мм длины. Напротив, у *L. schmidti* 5-летние самцы мельче самок того же возраста (232 и 237 мм). У чебачка в популяции 75 % самцов и 25 % самок, у чебака, напротив, преобладают самки (Турдаков, 1956). Иссыккульский чебачок 1-й год жизни питается планктоном, а по достижении 8–13 мм длины переходит на питание водорослями (*Chara*, *Cladophora*), а также детритом. Бедный качественно и количественно планктон Иссык-Куля (Рылов, 1935) не может целиком покрыть потребности многочисленной популяции чебачка. Чебак *L. schmidti* до 16 см длины питается также харой (Пивнев, 1951; Васнецов, 1949; Турдаков, 1956), но затем переходит на питание крупными моллюсками (*Limnaea auricularia*) и отчасти рыбой.

Примечательно и то, что по данным И.А. Пивнева (1958), иссыккульский чебачок в свою очередь образует экологические формы (затонные, или камышовые), вполне аналогичные т. *phragmiteti*, описанным у многих форм рыб Л.С. Бергом.

Мы привели наиболее яркие примеры “видов-близнецов”, возникших, по нашим представлениям, симпатрически из экологических форм родоначальных видов; разумеется, подобный путь видообразования кажется вероятным для многих других. В частности, вероятно образование подобным путем большого и малого амударьинских лопатоносов *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni* (Bogdanov) и *P. hermanni* (Kessler); из них первый (крупный) вид питается мелкой рыбой (*Namachilus* и др.), второй является бентофагом (Никольский, 1938). Укажем на *Hemibarbus labeo* (Pallas) и *H. maculatus* Bleeker (Амур и реки Китая), памирских лжеосманов — *Schizopygopsis stoliczkai*

<sup>3</sup> Не следует смешивать с видами-двойниками (sibling species) Майра. Термин Д.Н. Талиева предполагает происхождение от общего предка; термин Майра, как указывает и редактор русского перевода В.Г. Гептнер, подчеркивает лишь внешнее сходство, не обязательно обусловленное родством.

Steindachner и *Sch. stoliczkai* infr. *sewerzowi* Herzenstein, возможно, также золотого и серебряного карася — *Carassius carassius* (L.) и *C. auratus hiberno* (Bloch).

Возникает вопрос: почему случайное скрещивание не препятствует дивергенции форм при их совместном обитании. Ответов на него может быть несколько. Прежде всего, как указывалось выше, естественный отбор при соответствующей его интенсивности отсеивает все нежелательные комбинации генотипов. Кроме того, сторонники аллопатрического видообразования, несомненно, преувеличивают роль изоляции в трех измерениях и преуменьшают значение таковой в четвертом измерении — времени. Обитающие совместно экологические формы могут нереститься в несколько разные сроки, что практически исключает массовое скрещивание; единичные помеси отсеиваются отбором. В этом нас убеждает общеизвестный факт, что рыбы на протяжении периода нереста, как правило, различаются по линейным размерам, весу и соотношению полов. Е.А. Коряков (1956) указывает, что максимум появления на свет личинок малой голомянки приходится на весну (апрель–май), а большой — на осень (октябрь). Естественно предположить, что так же резко разделяются периоды оплодотворения самок. Экологические расы вида-предка голомянок были в то же время сезонными расами.

Здесь уместно вспомнить, что тропические рыбы нередко характеризуются чрезвычайно растянутым периодом нереста, что весьма благоприятствует возникновению совместно обитающих рас, а в дальнейшем — симпатрических видов. Быть может, именно это способствовало возникновению в крупных тропических озерах целых “букетов” симпатрических видов. Противники негеографического видообразования склонны в подобных случаях допускать вслед за Майром многократную колонизацию образовавшимися в изоляции видами новых ареалов; но подобное объяснение выглядит искусственным, особенно когда привлекается для объяснения возникновения и внутривидовых форм. В качестве примера подобной колонизации Майр приводит крупную и мелкую формы нильского окуня *Lates*, обнаруженные во многих озерах Африки Уоррингтоном. Вопреки мнению Майра, дивергенцию вида на подобные формы представить гораздо легче, чем двукратную колонизацию.

Наконец, не исключена возможность, что физиологические механизмы, препятствующие скрещиванию, могут развиваться на раннем этапе дивергенции. Одним из таких приспособлений может быть гиногенез или ложное скрещивание, первоначально обнаруженное у *Mollienisia formosa* (Hubbs, Hubbs, 1932) и серебряного карася (*Carassus auratus gibelio*) (Головинская и Ромашов, 1947). Последние работы Н.И. Николюкиной (1946, 1960) и Д.Д. Ромашова и К.А. Головинской (1960) заставляют предположить, что это явление — не такая уж большая редкость: самки *Caspialosa*, *Rutilus*, *Leuciscus*, *Scardinius*, *Diptychus*, *Alburnus*, *Carassus*, *Nemachilus* и *Lucioperca* в условиях эксперимента проявляют способность к гиногенезу. Д.Н. Талиев (1955) предполагал наличие гиногенеза у голомянок; хотя последние данные (Коряков, 1955) как будто не подтверждают эту гипотезу, нет оснований отрицать ее для других рыб.

Возникает вопрос, почему же в одних случаях экологические расы дивергируют до степени видов, в то время как в других случаях этого не наблюдалось? Вероятно, для подобной дивергенции требуется долгий период существования обособленной популяции и наличие свободных ниш в биоценозах; подтверждением этому может быть усиление видообразования в больших озерах, существующих большой срок, чем обычные водоемы. Срок этот может быть не так уж велик — по Майерсу (1960), потребовалось не свыше 10000 лет, чтобы в оз. Ланао (о-в Минданао Филиппинского архипелага) возникли эндемичные виды и даже роды карповых; вряд ли Иссык-Куль намного старше Ла-

нао. Но возраст большинства наших озер и рек значительно меньше даже этой, ничтожной с точки зрения геолога, величины.

Подобные положения могут показаться гипотетическими, но следует помнить, что гораздо легче объяснить причину какого-либо явления, чем то, почему это явление, несмотря на благоприятные условия, все-таки не произошло.

Подводя итоги вышесказанному, можно предположить, что материалом для симпатрического видообразования у рыб являются внутривидовые группировки, характеризующиеся различным темпом роста. Различие в размерах определяет пищевую специализацию, а также неравномерность полового созревания; из них первое явление снижает напряженность пищевых взаимоотношений, второе — затрудняет скрещивание и благоприятствует дальнейшей дивергенции. Подобный процесс в ряде поколений может привести к видовому обособлению внутривидовых форм без какой бы то ни было географической изоляции. Не исключена возможность, что подобный тип дивергенции присущ другим животным, в частности беспозвоночным (гаммариды Байкала, моллюски великих африканских озер), но в данном случае пищевой специализации может и не наблюдаться, особенно у всеядных, а также растительноядных рыб. Все это лишь предположения; только детальное изучение питания и пищевых взаимоотношений и иных сторон биологии подобных видов может подтвердить распространение нашей гипотезы на другие группы животных.

## Литература

- Алеев Ю.Г. 1957. Ставриды (*Trachurus*) морей СССР // Тр. Севастопольск. биол. ст. Т.9. С.167–242.
- Берг Л.С. 1926. Современное состояние аральского рыбного хозяйства // Изв. Отд. прикладн. ихтиол. Т.5. Вып.1. С.5–165.
- Берг Л.С. 1948–1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 468 с.
- Боброва Н.Н. 1958. Сибирская ряпушка — *Coregonus sardinella* Valenciennes // Изв. Всес. н.-и. ин-та озern. и речн. рыбн. х-ва. Т.44. С.179–189.
- Вагнер М. 1870. Дарвин и его закон переселения. СПб.
- Васнецов В.В. 1949. К познанию биологии рыб озера Иссык-Куль // Тр. Всес. гидробиол. о-ва. Т.1. С.132–145.
- Воронин Ф.Н. 1957. Изменчивость окуня некоторых озер БССР // Уч. зап. Белорусск. гос. ун-та. Вып. 33, сер. биол. С.229–243.
- Гладков Н.А. 1934. Рыбохозяйственное обследование Камышлыбашских озер // Тр. Аральск. отд. ин-та морск. рыбн. х-ва. Т.3. С.7–152.
- Головинская К.А., Ромашов Д.Д. 1948. Исследование по гиногенезу у серебристого карася // Тр. Ин-та пруд. рыбн. х-ва. Т.4. М.
- Гримм О.А. 1899. Рыбы Валдайских озер и их лов // Вестн. рыбопром. № 2.
- Гуляева А.М. 1951. Материалы по биологии окуня Онежского озера // Тр. Карело-Финск. отд. Всес. н.-и. ин-та озern. и речн. рыбн. х-ва. Т.3. С.150–168.
- Иванов Л.С. 1960. Биологична характеристика на барбунята (*Mullus barbatus ponticus* Essipov), ловена по българского крайбрежие // Тр. Центр. научно-исслед. инстит. рибов. и рибол. Т.3. С.41–89.
- Коряков Е.А. 1955. О плодовитости и типе нерестовой популяции у голомянок (Pisces, Comephoridae) // Докл. АН СССР. Т.111. № 5. С.1111–1114.
- Коряков Е.А. 1958. Бычкообразные рыбы Байкала (Cottoidei) // Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне оз. Байкал. Иркутск.
- Красикова В.А. 1958. Окунь *Perca fluviatilis* L. р. Енисея (промыслово-биологический очерк) // Вопр. ихтиол. Вып.10. С.99–110.
- Никольский Г.В. 1938. Рыбы Таджикистана. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 226 с.

- Николюкин И.И. 1946. О чисто матроклинном потомстве при некоторых скрещиваниях костистых рыб // Докл. АН СССР. Т.52. № 4. С.373–376.
- Николюкин И.И. 1960. Отдаленная гибридизация в рыбоводстве // Отдаленная гибридизация растений и животных. М.
- Оленов Ю.М. 1961. Некоторые проблемы эволюционной генетики и дарвинизма. М.-Л.: изд-во АН СССР.
- Пивнев И.А. 1951. Иссыккульский чебачок (морфология, биология, промысел). Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Фрунзе.
- Пивнев И.А. Локальная изменчивость иссыккульского чебачка *Leuciscus bergi* Kaschkarov // Уч. зап. биол.-почв. ф-та Киргизск. ун-та. Вып.7. С.211–223.
- Покровский В.В. 1951. Материалы по исследованию внутривидовой изменчивости окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Тр. Карело-Финск. отд. Всес. н.-и. ин-та озерн. и речн. рыбн. х-ва. Т.3. С.95–149.
- Попова О.А. 1960. Некоторые особенности экологии щуки и окуня в дельте Волги // Вопр. ихтиол. Вып.15. С.55–70.
- Потакуев Я.Г. 1954. Питание и пищевые взаимоотношения планктоноядных рыб озера Байкал. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н.
- Ромашов Д.Д., Головинская К.А. 1960. Гиногенез и отдаленная гибридизация у рыб // Отдаленная гибридизация растений и животных. М.
- Рылов В.М. 1935. Некоторые количественные и качественные данные о зоопланктоне озера Иссык-Куль // Тр. Киргизск. комплексн. экспед. АН СССР. Т.3. Вып.2.
- Свидерская А.К. 1930. Возраст и темп роста окуня (*Perca fluviatilis* L.) из озера Убинского // Тр. Сибирск. научн. рыбохоз. ст. Т.5. Вып.1. С.153–168.
- Талиев Д.Н. 1955. Бычки-подкаменщики Байкала (Cottoidei). М.-Л.: АН СССР, Вост.-Сиб. фил.
- Турдаков Ф.А. 1956. Очерки биологии промысловых рыб озера Иссык-Куль // Ихтиол. сб. Ин-та зоол. и паразитол. АН КиргССР. С.3–66.
- Тюрин П.В. 1935. Материалы к познанию биологии окуня (*Perca fluviatilis* L.) озера Чаны // Докл. АН СССР. Т.1. Вып.2–3. С.186–189.
- Шавердов Р.С. 1961. О крупной ставриде Черного моря // Рыбн. х-во. № 8. С.14–19.
- Шмальгаузен И.И. 1939. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.
- Юрьев Г.С. 1961. Морфология сазана (*Cyprinus carpio* L.) Пролетарского водохранилища // Вопр. ихтиол. Т.1. Вып.2(13). С.243–252.
- Cain A.I. 1954. Animal Species and their Evolution. L.
- Fryer G. 1960. Evolution of Fishes in Lake Nyasa // Evolution. Vol.14. No 3. P.396–399.
- Hubbs C.L., Hubbs L.C. 1932. Apparent parthenogenesis in nature, in a form of fish of hybrid origin // Science. Vol.76. P.628–630.
- Lowe (McConnell) R.H. 1959. Breeding behaviour patterns and ecological differences between *Tilapia* species and their significance for evolution within the genus *Tilapia* (Pisces, Cichlidae) // Proc. Zool. Soc. London. Vol.132. Pt.1. P.1–30.
- Mayr E. 1942. Systematics and the origin of species. N.-Y.
- Myers G.S. 1960. The endemic fish fauna of Lake Lanco, and the evolution of higher taxonomic categories // Evolution. Vol.14. No 3. P.323–333.
- Myers G.S. 1960a. Fish evolution in Lake Nyasa // Evolution. Vol.14. No.3. P.394–396.
- Ньманн В. 1940. Artbildungsvorgänge bei Forellen (*Saimo lacustris* und *S. carpio*) // Biol. Zentralbl. Bd.66. S.77–81.
- Suskiewicz T. 1961. Perch (*Perca fluviatilis* L.) in the reservoir of Coczalkowice // Acta hydrobiol. Vol.25. P.272–283.
- Worthington E.B. 1940. Geographical Differentiation in Fresh Waters // I. Huxley (ed.). New Systematics. Oxford.

# 3. Влияние температуры на развитие пойкилотермных животных

## 3.1. Показательные групповые уравнения развития

Из всех абиотических факторов внешней среды, влияющих на распространение, образ жизни и развитие организмов, наиболее важным является температура. Значение этого фактора тем более велико, что он определяет ряд других (плотность и вязкость воды, концентрацию растворенных в ней газов, влажность воздуха и т.д.). Теплокровные (гомойотермные) животные менее зависят в своем развитии от температуры, но при этом несут существенную энергетическую нагрузку, направленную на сохранение внутренней среды на постоянном уровне. Псевдогомойотермные животные (термин Л.А. Зенкевича, 1951) морских глубин, пещер и отчасти почвенные обитают при постоянной или почти постоянной температуре внешней среды, но для этого им пришлось удалиться от торных дорог эволюции. Наконец, громадное большинство организмов (все растения и подавляющее большинство таксонов животных) пойкилотермны и в своей жизни вынуждены приспособляться тем или иным способом к изменениям температуры. Влияние последней на скорость всех жизненных процессов и, в частности, развития, общеизвестно. Один перечень литературы, посвященный этому вопросу, занял бы целые тома, и, тем не менее, проблема еще далека от разрешения.

Речь идет о количественной трактовке явления. Все авторы приходят к согласному выводу, ежечасно подтверждаемому практикой: в самых общих чертах повышение температуры ускоряет развитие организмов; скорость развития растет, продолжительность его фаз уменьшается. Пожалуй, лишь эта, ставшая азбучной, истина разделяется всеми исследователями без исключения. Форма связи температуры со скоростью (или продолжительностью) развития остается неясной, но отнюдь не из-за недостатка гипотез и математических моделей. До сих пор не было предложено уравнения, которое с достаточной точностью описывало бы интересующую нас связь для всех объектов. Ниже приводятся наиболее важные попытки подобного рода; при этом мы не претендуем на полноту анализа.

Вероятно, наиболее ранним и до сих пор еще многими разделяемым является мнение о гиперболической связи температуры и развития, сформулированное Эттингеном (Oettingen, 1878) для растений и неоднократно выдвигавшееся под названиями “правила суммы температур” Блунка (Blunck, 1923), постоянства числа градусодней (Reibisch, 1902), суммы эффективных температур (Glenn, 1922; Кожанчиков, 1961 и др.). Эта зависимость выражается уравнением

$$(u - k) t = \text{const}, \quad (1)$$

где  $u$  — температура в градусах Цельсия;  $k$  — константа, обозначающая порог развития, ту температуру, при которой развитие прекращается;  $t$  — длительность развития. Нетрудно увидеть в этом выражении типичное уравнение гиперболы:

$$y = \frac{a}{x}, \quad (2)$$

где  $a$  — константа. Обращенная величина продолжительности развития (скорость развития), согласно уравнению гиперболы, — линейная функция, коэффициент которой

$$k = \frac{\overrightarrow{OA}_y}{\overrightarrow{OA}_x} \quad (3)$$

именуется коэффициентом лабильности (Кожанчиков, 1948). К сожалению, произведение температуры на продолжительность развития не является константой. Соответственно, график скорости развития — линия не прямая, а скорее сигмоидальная (Janisch, 1927). Это отмечает и И.В. Кожанчиков (1961), указывая, что “сумма эффективных температур не является константой в математическом смысле слова”. Тем не менее, подобные представления широко распространены, особенно среди исследователей, изучающих развитие насекомых, и в данном случае, как мы увидим ниже, не без основания. Нередко для лучшего согласования расчетных данных с экспериментальными применяются модификации Родда (1952), Андреварта (Andrewartha, 1944) и Белерадека (Belehradek, 1935), на которых мы останавливаться не будем. Применение гиперболических уравнений к эмбриональному развитию рыб (сумма градусодней) потеряло смысл, как только обнаружилось, что последняя величина остается постоянной лишь в очень узком диапазоне температуры. Поэтому вычисление суммы градусодней для рыб (исключая, быть может, тресковых) является лишь ярким проявлением инерции мышления.

Нам представляется, что связь между продолжительностью развития и температурой в интервале температур, благоприятном для развития, лучше всего выражается уравнением Аррениуса как наиболее обоснованным с точки зрения термодинамики:

$$\frac{N_2}{N_1} = e^{k\left(\frac{1}{T_2} - \frac{1}{T_1}\right)} \quad (4)$$

где  $T_1$  и  $T_2$  — температуры в градусах Кельвина, соответствующие нижней и верхней границе нормального развития;  $N_1$  и  $N_2$  — соответственно продолжительность развития;  $k$  — константа<sup>1</sup> и  $e$  — основание натуральных логарифмов.

Таути (Tauti, 1925) показал, что в случае сравнительно узкого диапазона температур уравнению можно придать следующую форму:

$$\frac{N_2}{N_1} = e^{k(t_1 - t_2)} \quad (5)$$

где  $t_1$  и  $t_2$  — температуры в градусах Цельсия. Естественно, что если  $t_1 > t_2$ , то

$$k(t_1 - t_2) < 0. \quad (6)$$

Таути и последующие японские авторы употребляли это уравнение в несколько иной модификации:

$$Ne^{kt} = \text{const} \quad (7)$$

(Обозначения те же, что и в уравнениях (5) и (4)).

Теми же авторами было установлено, что выше и ниже температур, благоприятствующих развитию, функция приобретает иную форму.

Для исследования подобных зависимостей удобен графический анализ с применением функциональных (логарифмических и полулогарифмических) шкал. Примером может служить рис. 1: из него следует, что график исследуемой функции в интервале благоприятных температур прямолинеен.

В дальнейшем исследование влияния температуры на развитие пошло разными путями. Ряд авторов (обзор подобных попыток в применении к развитию насекомых дан

<sup>1</sup> Показатель  $k$  расшифровывается как частное от деления энергии активации на газовую константу; естественно, вычислять энергию активации столь сложного процесса, как развитие, подобно тому, как это делают последователи школы Крозье, можно лишь формально.



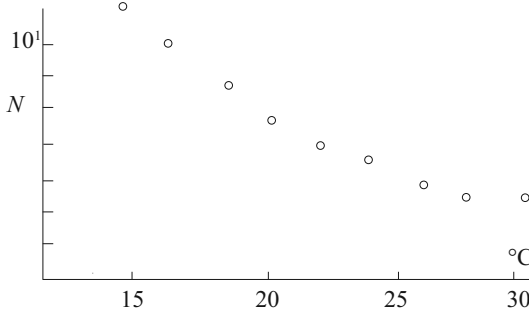


Рис. 1. Влияние температуры на длительность инкубационного периода икры карпа (по Ямамото, 1933). Здесь и на рис. 2, 3, 4, 5 на оси абсцисс температура, °С; на оси ординат продолжительность развития, дни. График полулогарифмический.

Яниша (Janish, 1927) имеет значение, так как подчеркивает противоречивое влияние температуры на жизненные процессы. Продолжительность развития организма — сумма продолжительностей многих тысяч химических реакций, происходящих в его клетках. Как известно, большинство биохимических реакций катализируется ферментами; повышение температуры, ускоряя реакцию, в то же время вызывает обратимую инактивацию катализатора. Поэтому вряд ли можно согласиться с И.В. Кожанчиковым (1961), отрицающим биологическое значение цепных уравнений типа

$$y = \frac{m}{2} (a^x + a_1^{-x}),$$

где  $y$  — продолжительность биологического процесса,  $x$  — температура,  $m$ ,  $a$ ,  $a_1$  — константы. Но головомная трудность определения параметров уравнения Яниша по эмпирическим данным до сих пор отпугивает от него исследователей.

Второе, весьма перспективное, направление, успешно развиваемое Б.П. Ушаковым (1956) и его школой, уводит нас за пределы зоны благоприятных для развития (биокинетических) температур. Исследователи этого направления изучают терморезистентность и термолабильность (анализ этих понятий дан И.В. Ивлевой, 1962) целых организмов, их органов, тканей, клеток и ферментов на границах (чаще всего на верхней границе) условий их существования. Анализ этих работ не является нашей задачей.

В своей работе мы пошли по другому пути, пытаясь найти закономерности влияния температуры на развитие не отдельно взятого организма, а общие, имеющие силу в пределах какой-либо группы пойкилотермных животных. Первоначально нашей целью была разработка новых методов определения продукции планктона разных широт, но полученные результаты имеют, как нам представляется, общебиологическое значение.

Для определения формы связи температуры с продолжительностью метаморфоза веслоногих рачков (Calanoida) нами был применен графический анализ (Медников, 1962). Все доступные нам литературные данные о продолжительности науплиальных и копеподитных стадий были нанесены на полулогарифмический график. В результате получилась неожиданно простая линейная функция, которую можно было трактовать как показательную. В согласии с уравнением Аррениуса-Таути мы выразили ее уравнением

$$N_i = A e^{k' t}$$

Шовэном — Chauvin, 1942) пытался найти уравнение, удовлетворяющее продолжительность развития при всех температурах, в том числе и отличающихся от оптимальных. Ценность большинства этих попыток вслед за Шовэном следует признать сомнительной. Разумеется, можно практически любую кривую выразить, например, интерполяционным многочленом с любой степенью приближения, но все эти уравнения будут носить формальный характер; они не вскрывают биологических закономерностей и, в лучшем случае, пригодны лишь для интерполяции. По всей вероятности, лишь цепная формула