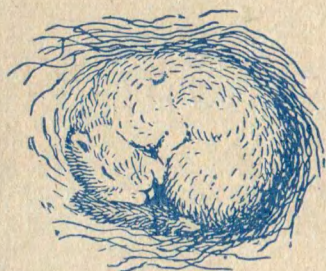


Н. И. КАЛАБУХОВ

# СПЯЧКА ЖИВОТНЫХ



СОВЕТСКАЯ НАУКА

1946



**Тарбаган в спячке.**  
**(Рентгенограмма Л. И. Лешкович, Забайкалье, ноябрь 1944 г.)**

Н. И. КАЛАБУХОВ  
(Лаборатория экологии Московского зоопарка)

---

# СПЯЧКА ЖИВОТНЫХ

*(Издание 2-е, дополненное)*

*63 рисунка в тексте*

---

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО  
СОВЕТСКАЯ НАУКА  
МОСКВА 1946





Всякий, кто хотя бы однажды видел ежа или муху, находящихся в спячке, невольно задавал себе вопрос, какие же глубокие изменения происходят в их организме, если такой суетливый и энергичный зверек, как еж, становится неподвижным и холодным, и если быстро летающая и надоедливая муха впадает в полное оцепенение.

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 сводки по зимней спячке, но весьма небольшого размера, 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» дал небольшую статью на эту же тему П. Ю. Шмидт. В своей книге «Сезонные явления в природе» целую главу о спячке написал И. И. Полянский (1925)<sup>1</sup>. Но все эти статьи освещали условия и явления спячки крайне сжато и, кроме того, останавливались обычно лишь на спячке млекопитающих. За границей был издан целый ряд отдельных книг, посвященных спячке. Но и эти работы или носили специальный характер, или были изданы еще в прошлом столетии. Так, например, книга фран-

---

<sup>1</sup> Переиздана в 1937 г. Ю. И. и В. И. Полянскими с дополнениями.

цузского физиолога Рафаэля Дюбуа (1896) в основном содержит данные собственных исследований автора по зимней спячке некоторых видов млекопитающих. Единственная по охвату всего современного автору фактического материала по спячке беспозвоночных и позвоночных животных книга Баркова была издана девяносто лет тому назад (в 1846 г.) и теперь представляет, пожалуй, лишь исторический интерес.

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

*Н. Калабухов.*

15 V 1936

---

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 целый ряд дополнений не только фактического материала по уже освещенным вопросам, но и раскрывающих некоторые недостаточно ранее исследованные 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 даже несколько меньший, чем в первом издании, автору пришлось сократить некоторые места 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...).

Когда автор получил предложение подготовить к печати эту книгу, перед ним возник вопрос, насколько своевременно ее переиздание в эти дни. Но трезвая оценка проблемы в целом, и, в частности, обострение целого ряда практических вопросов, связанных с вредом, приносимым впадающими в спячку животными, численность которых значительно воз-

росла за эти годы, заставили нас признать это переиздание не лишним. Вспомнились также: замечание одного известного патолога нашей страны, изучавшего в трудные месяцы 1942 г. явления алиментарной дистрофии, о значительном сходстве в потере тканевых резервов разными органами с расходом их в состоянии спячки, горячие споры, возникшие на одном всесоюзном совещании в 1944 г., об эпидемиологическом значении недостаточно изученного явления сохранения инфекции в теле грызунов в период спячки и некоторые иные факты, говорящие о значительном теоретическом и практическом интересе этой проблемы для биологов, патологов, эпидемиологов и работников сельского и пушного хозяйства и в наше время — время напряженного восстановления разрушений, причиненных войной.

Поэтому автор и подготовил эту книгу к печати, надеясь, что ее появление будет встречено с интересом и принесет некоторую пользу как для разрешения некоторых практических вопросов, так и для постановки новых исследований.

*Н. КАЛАБУХОВ.*

*Лаборатория экологии Московского зоопарка*

---

## І. ВВЕДЕНИЕ

---

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

*Крылов*

Сезонные изменения климата и происходящие в связи с ними перемены в составе и количестве растительности резко влияют и на животных. Во время зимы и в периоды летней засухи огромное 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 грызунов, 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 (птицы и млекопитающие) возрастает интенсивность обмена веществ в организме и вследствие этого увеличивается теплообразование. Поэтому, несмотря на понижение температуры воздуха, температура тела животных остается постоянной. Это интересное явление — приспособление интенсивности дыхания и обмена веществ к сезонным изменениям температуры воздуха подробно изучено для млекопитающих югославским физиологом Джелинео (1933, 1935, 1938) и для птиц им же (Джелинео, 1940) и Риддлем и Бенедиктом (1934).

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 перекачываются на более значительные расстояния, совершая иногда передвижения на десятки и сотни километров. Так кочуют осенью в долины горные животные — дикие бараны, козы и антилопы и, наоборот, весной уходят снова наверх. Так странствуют в поисках корма северные олени и лоси, белка и некоторые виды птиц. Наконец, многие виды регулярно совершают эти передвижения на расстояниях до нескольких тысяч километров (перелеты птиц).

### **Спячка животных**

Своеобразным и интересным приспособлением к переживанию 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 и в том числе даже некоторые рыбы, которые оцепеневают в илу 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 поэтому их жизнь поддерживается лишь за счет запасов питательных веществ, накопленных в организме перед спячкой в виде жира и других резервов. Эта 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 интересными являются другие особенности животных, впадающих в спячку. В состоянии оцепенения они переносят неблагоприятные условия, которые вызывают у других животных смерть. Так, например, млекопитающие, впадающие в спячку, переносят охлаждение их тела до температуры в



—5°,—7°, в то время, как виды, не впадающие в спячку, обычно умирают при охлаждении их тела на несколько градусов ниже +37°, +38°. Еще более стойки к низким температурам 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 ранее и привлекает сейчас 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 образуется вокруг организма оболочка, представляющая уплотненный наружный слой протоплазмы и называемый цистой. При понижении температуры воды или при образовании льда инфузории, амёбы и другие простейшие также впадают в оцепенение, оставаясь в илу 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, при высыхании влаги переживают в подсушенном состоянии черви — коловратки и микроскопические животные — тихоходки. Точно так же периодически подсыхают и оживают снова живущие на выступах скал на берегу моря и покрытые сверху плотно закрывающейся оболочкой рачки — морские желуды.

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 состояние 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 и лини.

Наконец, как мы уже 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 так-

же 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 (Barkow, 1846). В конце февраля в окрестностях Бреслава (Силезия) на плотине 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 указать, что собирались лишь взрослые насекомые, зимовавшие во взрослом состоянии, учет видов, зимующих в виде яиц, личинок и куколок, не производился.

Но не только среди насекомых и других беспозвоночных так широко распространено явление зимней спячки. Среди позвоночных также велико число видов, впадающих в состояние оцепенения с наступлением холодов. В качестве 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 обл. встречается 315 видов наземных позвоночных:

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

Если исключить из этого списка редкие, случайно отмеченные виды, залетные виды птиц или виды, встречавшиеся ранее, но отсутствующие в настоящее время (выхухоль, хорек, перевязка, летяга), мы получим несколько меньшее число видов. Учтя эти изменения, посмотрим, какова судьба этих видов в зимний период<sup>1</sup> (табл. 1).

Таблица 1

В каких условиях зимуют	Остаются активными в течение зимы	Впадают в спячку или зимний сон	Улетают 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 учесть все виды животных, впадающих в зимнюю спячку — как на суше, так и в водоемах — насекомых, ракообразных, паукообразных, моллюсков, рыб, земноводных, пресмыкающихся и млекопитающих — то мы 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 учесть, 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 животных, остающихся в бодрствующем состоянии.

В «летнюю» спячку в умеренных и южных районах нашего Союза впадает значительно меньшее число видов 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.

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

ми. 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, регулярно в период летней засухи впадают в оцепенение уже десятки видов беспозвоночных и позвоночных.

Естественно, что при таком широком распространении явления спячки она наблюдается и у многих видов, имеющих практическое значение. Впадают в спячку многие вредители 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 числе и приносили большой вред, в то время как после периода сильных морозов и других неблагоприятных для зимовки явлений, они встречались сравнительно редко. Также влияют условия зимовки 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 заболеваний людей чумой, а длительность периода активности комаров, москитов и клещей определяет время распространения ими инфекционных заболеваний: малярии, желтой лихорадки, лейшманиозов, весенне-летнего и осеннего энцефали-

та, сыпнотифозных лихорадок, возвратного клещевого тифа и пироплазмозов.

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

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

---

## II. УСЛОВИЯ СПЯЧКИ ЖИВОТНЫХ В ПРИРОДЕ

---

«Она делает гнездо в мягком, сухом мху,  
В норе глубокой и прочной  
И спит здесь в безопасности и тепле  
Долгую унылую зиму.»

*Мэри Хауитт*

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

Необходимо отметить, что наблюдений по этому вопросу сделано сравнительно мало. Если для некоторых видов места и условия их зимовки или летнего оцепенения более или менее известны, то для большинства животных, впадающих в спячку, не изучены ни сроки залегания и пробуждения, ни условия, в которых они впадают в оцепенение, проводят спячку и пробуждаются.

Все же сведения, собранные до последнего времени, дают интересную картину условий спячки животных в природе.

### **Зимняя спячка**

Остановимся прежде всего на условиях зимней спячки. Все виды беспозвоночных животных, не обладающих способностью поддерживать температуру своего 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 низких температур 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, приводимая Ходсоном (1937), говорит о том, что 91 вид относится именно к этим двум отрядам (51 бабочка и 40 жуков).

Целый 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 светло-коричневой

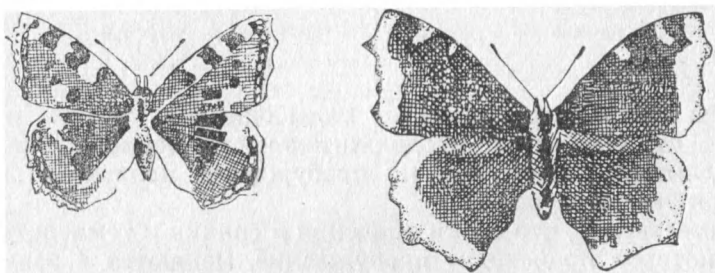


Рис. 1.

Крапивница налево, траурница направо (по Брэму).

репейницы. Прячась с осени обычно под отставшей корой и в дуплах деревьев, иногда эти бабочки 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, бабочка зашевелилась, выпрямилась, подняв крылья, и начала ползать по листьям.

Для многих окрашенных и бросающихся в глаза видов дневных бабочек хорошо известны сроки их исчезновения

осенью и пробуждения весной, для некоторых из них даже установлено при какой температуре воздуха они появятся весной. Подробные данные по этому вопросу приведены в сводке Брунбауэра (табл. 2).

Таблица 2

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

№ п. п.	Вид бабочки	Длительность спячки в днях	Температура воздуха в °С, при которой наблюдается пробуждение
1	Павлиний глаз . . . . .	166	+ 5,9
2	Многоцветница . . . . .	190	+ 8,1
3	Траурница . . . . .	193	+ 8,4
4	Крапивница . . . . .	193	+ 8,6
5	Крушинница . . . . .		+11,4

Мы видим, что некоторые виды одного и того же рода могут отличаться по продолжительности 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. Брунбауэр приводит 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).**

Город	Страна или область	Пробуждение	Начало спячки	Длительность спячки в днях
Берн . . . . .	Швейцария	1 апреля	20 октября	162
Бреславль . . . . .	Силезия	1 апреля	16 октября	166
Калуга . . . . .	РСФСР	23 апреля	11 октября	193
Москва . . . . .	РСФСР	23 апреля	8 октября	193

Перезимовавшие бабочки некоторых видов хорошо отличаются от вышедших из куколок летом по своей более блед-

ной окраске. Особенно ярко выражена эта разница у траурницы *Vanessa Antiopa* (см. рис. 1). Цвет крыльев «летних» траурниц интенсивно черный и широкая кайма по краю крыльев окрашена в светложелтый, лимонный цвет. У перезимовавших бабочек окраска крыльев более светлая и цвет каймы почти совершенно белый. Это изменение в окраске, повидимому, связано не только с действием охлаждения, но и с тем, что, прячась при впадении в спячку в щели, под кору деревьев и в прочие убежища, бабочки теряют часть окрашенных чешуек, покрывающих их крылья.

Ряд наблюдений сделан 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 летающими ночью, значительно труднее, чем над ярко окрашенными и крупными дневными, точных данных об условиях их зимовки и сроках их впадения в оцепенение и пробуждения значительно меньше.

Интересные наблюдения были сделаны над условиями зимовки небольшой красивой совки *Scoliopteryx libatrix*.

В 1882 г. Ромер нашел эту бабочку в погребе одного из домов, покрытую по всему телу ледяной коркой. Тем не менее весной эта бабочка 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 также 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.

Но 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 свои 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 были сделаны 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 и 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 — один из массовых вредителей сельского хозяйства в условиях юга и юго-востока СССР, зимует также 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 оказывает сильное влияние колебание температуры почвы по сезонам и высота снежного покрова (Сахаров, 1928).

Бабочка златогузка зимует на стадии гусеницы в особых «зимних гнездах», которые они делают на ветвях деревьев и стеблях растений поздней осенью. Эти гнезда, сплетенные из паутины, выделяемой гусеницами, особенно хорошо заметны поздней осенью, когда листья растений отпадут или засохнут. В каждом гнезде зимует обычно несколько гусениц, а иногда даже по несколько десятков. Точных данных о том, при каких условиях гусеницы златогузки впадают в спячку 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  $t^{\circ} +1,25^{\circ}$  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 хвои, и в некоторые годы, когда происходило массовое размножение этого вредителя, погибли тысячи гектар прекрасного строевого леса.

Выходя из яиц, отложенных бабочками на хвое и коре деревьев в конце лета, гусеницы не успевают развиваться полностью в осенний период и с наступлением холодов спускаются по стволам сосен 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 достигает  $+4^{\circ}$ ,  $+5^{\circ}$ . 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 коротко (Швеция, Финляндия), гусеницы не успевают развиваться 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 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*)

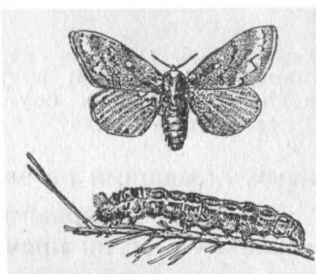


Рис. 2.  
Сосновый шелкопряд бабочка и гусеница.

(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, забoram и стенам строений, переживают таким образом в условиях резкого понижения температуры воздуха, без всякой защиты от холода.

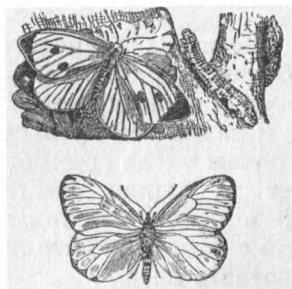


Рис. 3.

Капустница, сидящая на листе, ее гусеница и куколка — вверху и боярышница — внизу.

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 (см. 1-е изд., стр. 24—25).

Красные с черными точками на надкрыльях «божьи коровки» с осени прячутся под опавшие листья и камни, в мох и под кору деревьев, 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  $t^0 +0,6^0$  их наблюдали близ Одессы. Радзиевская (1939) обнаружила интересный факт массового скопления «божьих коровок» в Средней Азии. Один из видов обычно скопляется на гребнях холмов огромными массами, до 2—3 м в поперечнике и толщиной до 3—4 см. Этот выбор мест определяется, очевидно, необходимостью хорошей аэрации.



Рис. 4.

Семиточечная божья коровка и ее личинка (по Шмейлю).

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 несколь-



ких десятков до нескольких сот экземпляров (Радзиевская, 1939). Интересен факт неодинаковой смертности в спячке черных и светло-окрашенных жуков, установленный для божьих коровок (рис. 5).

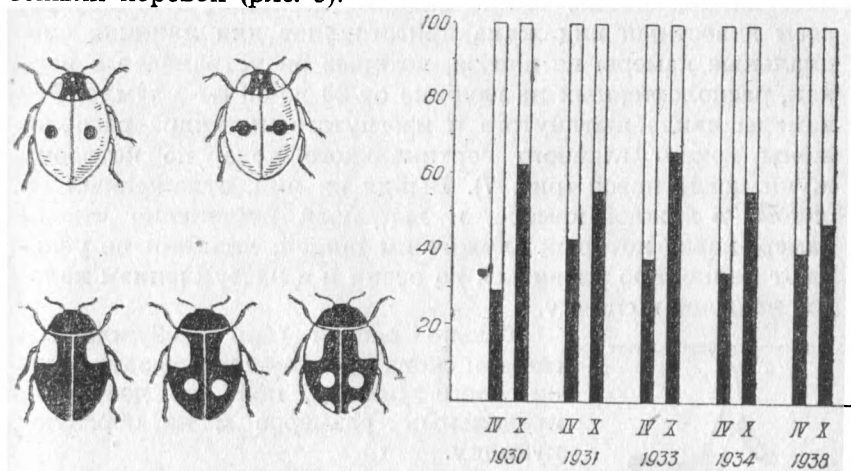


Рис. 5.

Цветные вариации двухточечной божьей коровки и их неодинаковая смертность в спячке (по Тимофееву-Рессовскому, 1940); по оси ординат — соотношение черных и светлых форм, в процентах при весеннем и осеннем учетах.

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 они заползают.

Некоторые виды жуков проводят зимнюю спячку в земле. Так, например, черные жуки-медляки (рис. 6), встречающиеся в большом количестве в южных районах нашего Союза, зимуют в нижних слоях почвы. Так, в январе 1938 г. при раскопке нор полёвок в полынной степи в Благодарненском районе Ставропольского края мною были найдены два оцепеневших медляка на глубине 28 и 39 см в промерзшей почве.



Рис. 6.

Жук медляк (по Фау-секу).

Перезимовывает во взрослом состоянии в земле вредитель картофеля американский колорадский жук (см. 1 изд., стр. 25).

Другие виды жуков зимуют на разных стадиях развития. Яркоселенные блестящие жуки бронзовки зимуют на стадии личинок. У темносинего, с металлическим отливом жука-навозника в спячку также впадают личинки. Этот хорошо всем 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. 7). 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.

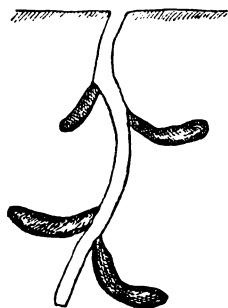


Рис. 7.

Нора навозного жука. В боковых ходах камеры, наполненные навозом, в которых зимуют личинки (По Брэму).

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 и к осени превращаются в взрослых насекомых. Жук перезимовывает одну зиму и гибнет на следующее лето. Поэтому при раскопках зимой в земле всегда находятся и зимующие личинки и жуки, причем число личинок в несколько раз больше, чем жуков (рис. 8).

Условия зимовки майского жука описывает Сахаров (1928) на основании раскопок, произведенных 2-го 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 большей глубине, от 100 до 150 см.

Жуки-долгоносики, многие виды которых вредят сельскому хозяйству, зимуют на разных стадиях развития. Так, например, у яблонного 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 приво-

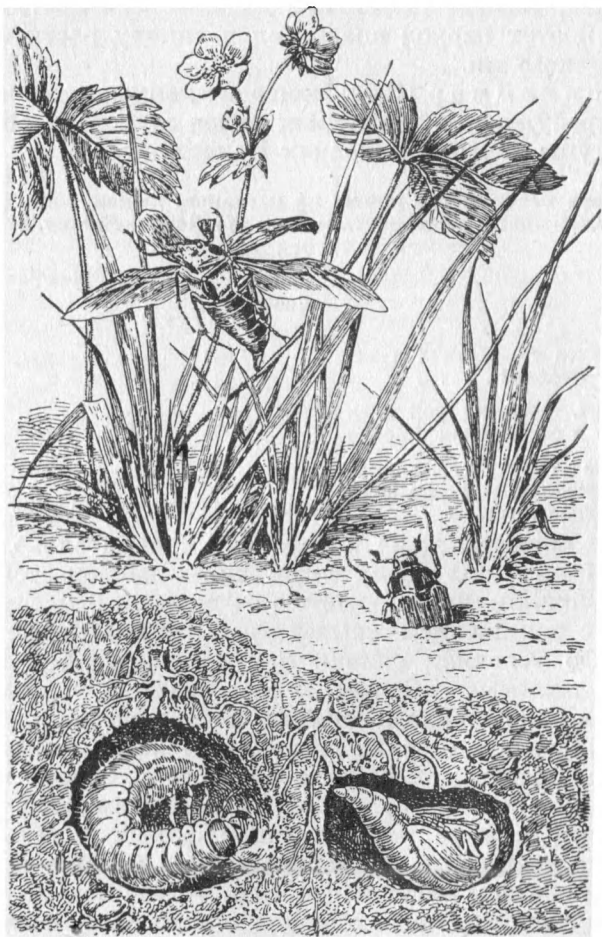


Рис. 8.  
Майский жук и его личинки (по Шмейлю).

дят Иванов и Савченко (1936). Несмотря на залегание в спячку жуков, куколок и личинок, к весне обычно в почве удается обнаружить лишь жуков, вследствие того, что часть личинок и куколок в почве осенью заканчивает метаморфоз, а остальные гибнут в период зимовки от грибка зеленой мюскардины.

Сроки впадения в спячку разных 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, питаюсь в этот период впадшими в спячку растительноядными насекомыми.

Боденхеймер (1934) приводит данные о зависимости сроков пробуждения некоторых видов жуков из спячки от температуры почвы в условиях Палестины.

Таблица 4

**Температура поверхности почвы на песчаных дюнах близ Тел-Авива (Палестина) и активность жуков (по Боденхеймеру, 1934).**

Виды	<i>Octodon multi-dentatus</i>	Скарабей	<i>Pimelia</i>	Медляк
Число месяцев пребывания в активном состоянии . . . . .	8	7	6	10
Температура, ниже которой жуки остаются в оцепенении в почве	+15,5°	+11,5°	+12,0°	+11,5°
Минимальная температура, при которой животные встречаются на поверхности почвы . . . . .	+25,0°	+18,0°	+22,0°	+14,0°

Таким образом, даже в условиях сравнительно теплого климата Палестины у этих видов жуков наблюдается период «зимней спячки» длительностью от двух до 6 месяцев, связанный с понижением температуры почвы ниже +11,5°, +15,5°. 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 *Protophorma tergae-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 возбудителя малярии — плазмодия.

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. Но за отсутствием этих убежищ они прячутся в других подходящих местах в нежилых строениях и иногда даже в домах. В Семиречье в районе Каратала зимующих самок малярийного комара находили в войлочных кибитках казаков.

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

Таблица 5  
Число самок малярийного комара *Anopheles maculipennis* с развитой жировой тканью (по Беклемишеву, Виноградской и Митрофановой, 1934).

Месяц	Всего исследовано комаров	Число самок с жиром (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.

Запас жиров в теле самки обыкновенного комара перед спячкой, по данным исследований, произведенных в условиях Англии (Бэкстон, 1935), составляет 27,9% всего тела (0,91 мг из 3,26). 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. Точно так же в состоянии личинки перезимовывают в воде и 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 средне-азиатского вида *Anopheles pulcherrimus*, наблюдениями В. Н. Беклемишева и его сотрудников был также установлен интересный факт 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.

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, как например, у встречающегося в субтропических странах комара *Aedes aegypti*, пе-



носящего желтую лихорадку, 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 делает 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 у некоторых американских видов прямокрылых. Американский зоолог Бодин произвел ряд наблюдений над спячкой одного из видов кобылок, встречающегося в окрестностях г. Филадельфии (штат Пенсильвания). Эти кобылки зимуют 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 иногда появляются на верхних частях растений в теплые дни в течение зимы. Во время этих пробуждений они поедают сухую растительность, и таким образом их спячка в условиях теплого климата Атлантического побережья Северной Америки 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 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 Реген (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°, понижаясь иногда даже до —3°.

Сверчки, находящиеся в спячке, сидят в норке, обычно 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 вследствие поедания их кротами, которые иногда прорывают свои ходы через норки сверчков. Срок залегания в спячку и пробуждения сверчков зависит не только от температуры воздуха, но также 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, имеющих обычно в земле, на глубине до 15—20 см. Таким образом, гнезда ос и шмелей находятся в промерзающем слое почвы, и тем не менее они благополучно перезимовывают в этих условиях.

Хотя медоносные пчелы могут впадать 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 они уходят с наступлением первых холодов. Некоторые виды муравьев проводят зиму в активном состоянии, так как почва на глубине, где они зимуют, охлаждается незначи-

тельно и во всяком случае не промерзает; другие виды впадают в состояние спячки.

Впадают в спячку и клопы.

Крайне интересные данные по спячке клопа-черепашки (рис. 9) в Средней Азии собран 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

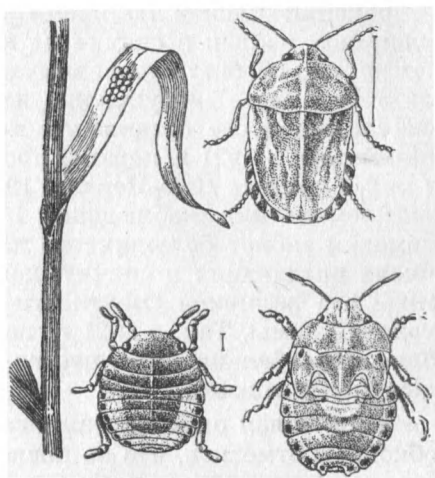


Рис. 9.

Клоп-черепашка — имаго, яйца и личинки (по Смольяnnикову, 1939).

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 питающихся 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 (2000—2300 м) — 42,4%.

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

Найт (1922) наблюдал спячку хищного травяного клопа, который нападает на яйца личинок и взрослых колорядских жуков, вредящих картофелю в Северной Америке. Этот вид начинает прятаться 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 также и внутри зданий. Повидимому, в северных районах Соединенных Штатов зимовка в помещениях играет большую роль в сохранении клопов во время сильных морозов. Однажды клоп был найден в спячке на коре яблони. Найт установил также, что обычно клопы зимуют не поодиночке, а группами от 2 до 5 экз. Пробуждение клопов из спячки происходит сейчас же после оттаивания поверхности земли. В штате Миннесота в 1921 г. первый проснувшийся клоп был найден 7 мая, а в штате Нью-Йорк в 1915 г. — 17 апреля. На основании семилетних наблюдений Найт считает, что во время зимовки гибнет большинство клопов, и лишь около 5%, от числа впадающих в спячку, доживают до весны. В разные годы эта величина смертности различна, в зависимости от условий зимы. Так, в 1921 г., после мягкой зимы, весной наблюдалось большое количество клопов по сравнению с предыдущими годами.

Заканчивая описание зимовки насекомых в природе необходимо отметить, что за последние годы появились 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 herculcanus* перед спячкой выбирали зону значительной влажности (10%—20%), а клопы *Lygus pretensis* и мухи *Pyrellia serena* еще более высокую (30% — от 39 до 51% всех насекомых) и лишь клопы *Leptocoris trivittatus* оказались «сухолобивы» (34—48% всех насекомых выбирают зону около 0%). Ходсон считает, что повышение влажности, уменьшая испарение, препятствует гибели насекомых в результате высыхания, и особенно весной, при пробуждении. К сходным выводам пришел на основании его опытов с божьими коровками — *Coccinella septempunctata* Бальцер (1938).

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

### **Зимняя спячка паукообразных**

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

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 паутин 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  $0^{\circ}$  и ниже, они оцепеневают, снова пробуждаясь днем.

Иксодовые клещи, 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.

Маленькие клещи *Allothrombium fuliginosum*, питающиеся яйцами и личинками насекомых, и поедающие также взрослых насекомых, 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 сантиметров от поверхности земли.

### **Зимняя спячка моллюсков**

Интересные наблюдения сделаны над сухопутными моллюсками и слизняками.

Большие виноградные улитки (рис. 10), 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 Регена, изучавшего условия спячки сверчков и установившего, что на глубине 30 см температура почвы не понижалась зимой ниже  $-3^{\circ}$ . По данным Ралль (1931) в условиях полупустынь Западного Казахстана в декабре 1930 и в январе 1931 г. при понижении температуры воздуха на поверхности земли до  $-18^{\circ}$ — $-26,9^{\circ}$ , температура почвы на глубине в 40 см не понижалась за этот период ниже  $-6,0^{\circ}$ — $-8,9^{\circ}$ , а на глубине 80 см — ниже  $-3,6^{\circ}$ — $-4,0^{\circ}$ . Эта плохая проводимость тепла почвой зависит от многих причин, в частности от ее состава и от

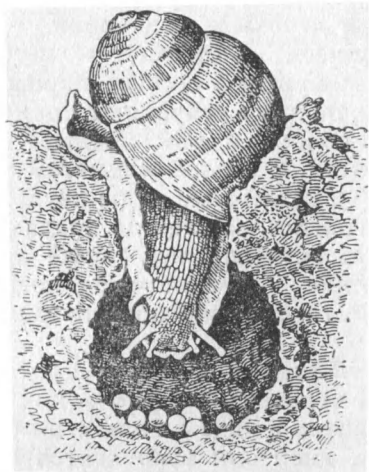


Рис. 10.

Виноградная улитка откладывает яйца (по Шмейлю).

влажности. Весьма сильно 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 это 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 водяные моллюски. Водяные улитки — прудовик и катушка, летом плавающие в воде и часто поднимающиеся на поверхность, чтобы захватить в легкие воздух (рис. 11), осенью спускаются на дно водоемов и зарываются в тину.

Улитки разных видов и разного возраста впадают в оцепенение, повидимому, в разное время. Барков наблюдал, что 6 октября 1843 г. 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 лежали на дне пруда среди растений неподвижно. В большинстве случаев все эти животные, зимующие на дне водоемов, не подвергаются опасности замерзнуть, так как обычно вода не промерзает до дна.

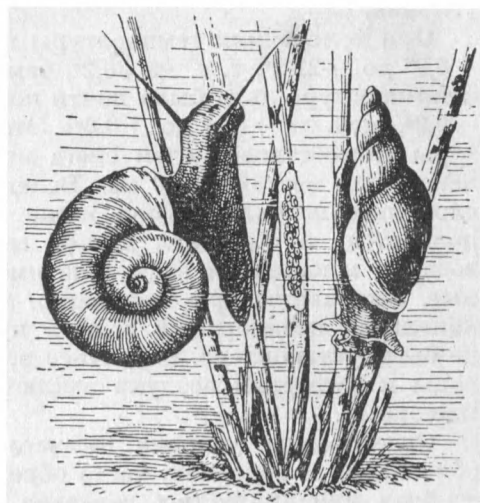


Рис. 11.

Водные улитки (прудовик и катушка) на растениях в водоеме (по Шмейлю).

В совершенно иных условиях должны зимовать животные, населяющие верхние и средние слои воды, где происходит промерзание. Чрезвычайно интересные наблюдения по этому вопросу были произведены С. А. Зерновым и его сотрудниками (1928). В течение зимы 1926—1927 г. г. 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 вмержшими в лед растениями — пузырчаткой и элодеей. Куски льда помещались в стеклянные банки и затем велись наблюдения за появлением организмов в воде, образовавшейся после таяния.

В этих пробах были найдены 117 видов беспозвоночных, сохранившихся в этих условиях живыми и 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  $+9,0^{\circ}$  до  $-21,2^{\circ}$ , т. е. на  $30,2^{\circ}$ , температура воды под льдом и температура льда была почти постоянной (лед от  $+0,1^{\circ}$  до  $-0,9^{\circ}$ , вода от  $+0,1^{\circ}$  до  $+0,6^{\circ}$ ). Этому постоянству температуры способствовал слой снега над 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, что именно капельки воды и пузырьки воздуха заключали в себе оцепеневших животных.

Своеобразны условия зимнего оцепенения животных, обитающих в водоемах, часто образующихся в стволах сломанных или дуплистых деревьев от дождей или таяния снега. Эти небольшие водоемы или вернее лужицы сохраняют обычно воду в течение всего лета. В этих лужицах 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 была взята проба льда с вмержшей в нее опавшей листвой. Через сутки в воде, взятой из одного водоема, были обнаружены живые личинки комаров хирономид, а в других пробах — 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 совершенно неподвижно, не принимая пищи. Точно так же впадают в оцепе-



нение зимой речные угри, но у этих рыб зимняя спячка менее глубока, чем у карповых рыб. В частности, повидимому, в этом состоянии угри питаются, 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 обычно летом постепенно смывается 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 океаническая 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 сельди не питаются.

В таких же условиях зимуют в заливе Петра Великого, близ Владивостока 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 поэтому температура воды в них всегда выше 0°. Поэтому образование льда на поверхности играет губительную роль лишь в тех случаях, когда рыба зимует в небольших водоемах, вода которых иногда содержит недостаточно кислорода. Образование льда в этих условиях препятствует проникновению воздуха снаружи, и если количество зимующих в водоеме рыб и других животных значительно, они потребляют весь запас кислорода раньше, чем наступает весна и вскрыется лед. Этому также способствует разложение органических остатков — ила. Поэтому из-за отсутствия кислорода и накопления в воде углекислоты и других вредных продуктов, рыбы в этих случаях иногда гибнут во время зимовки. Это явление массовой гибели рыб во время зимы подо льдом, носящее название «замора», иногда наблюдается в больших реках, например, в среднем течении и низовьях Оби, где притоки этой реки, протекая через торфяные болота, вносят под лед много органических веществ и окислов железа, которые во время зимы интенсивно поглощают кислород из воды.

## Зимняя спячка земноводных

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.).

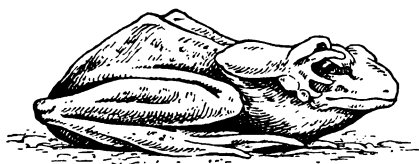


Рис. 12.

Травяная лягушка в спячке (по Банникову, 1940).

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. 12).

Особенно часто собираются лягушки на зимовку под обрывистыми 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 X 1920 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 г. 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 (в 1938), но подчеркивает, что основная масса их появляется уже после ледохода (например, в 1934 г. 16 апреля). Травяные лягушки иногда зимуют также и на суше. В частности, есть данные о нахождении на земле в состоянии спячки молодых травяных лягушек, вышедших из головастиков 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 «вынужден-

---

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

ные», т. е. наблюдаются у тех особей, которые не успели добраться до водоемов, и, как правило, здесь они погибают.

Некоторые данные собраны по зимовке жаб в условиях природы. Барков, производя в 1823 г. регулярные на-

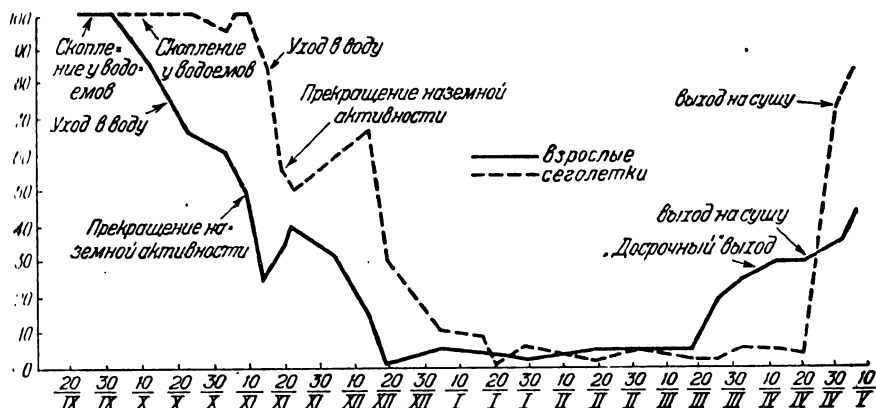


Рис. 13.

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

блюдения за зелеными жабами на большой плотине около мельничного пруда, встречал их в значительном количестве до конца октября. В конце этого 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.

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. Весьма 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.

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.

В противоположность лягушкам хвостатые земноводные — тритоны (гребенчатый и обыкновенный), живущие летом в водоемах, осенью выходят из них и зимуют на суше — в щелях и норках 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.

### **Зимняя спячка пресмыкающихся**

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

Продолжительность спячки пресмыкающихся весьма различна, в зависимости от климатических условий данного района. Так, на севере, например, в окрестностях Архангельска живородящая ящерица находится в спячке не менее 8 месяцев. В Средней Европе они проводят в оцепенении не более 6 месяцев — от начала октября до начала апреля. Из особенностей спячки ящериц необходимо отметить, что обычно они зимуют вместе по несколько экземпляров.

Точно так же большими скоплениями зимуют обычно 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. 14). Температура здесь колеблется от  $+1^{\circ}$  до  $+3^{\circ}$ , но при большом скоплении змей повышается на  $1^{\circ}$ — $2^{\circ}$  выше. Залегание на зимовку происходит (под Москвой) в середине октября, пробуждение — в конце марта — начале апреля (Распопов, 1935).

Обыкновенные ужи, обитающие, как известно, во влажных местах и на берегах водоемов, зимуют тоже в сухих убежищах на глубине 35—40 см, обычно поодиночке, и лишь иногда группами по несколько экземпляров. Длитель-

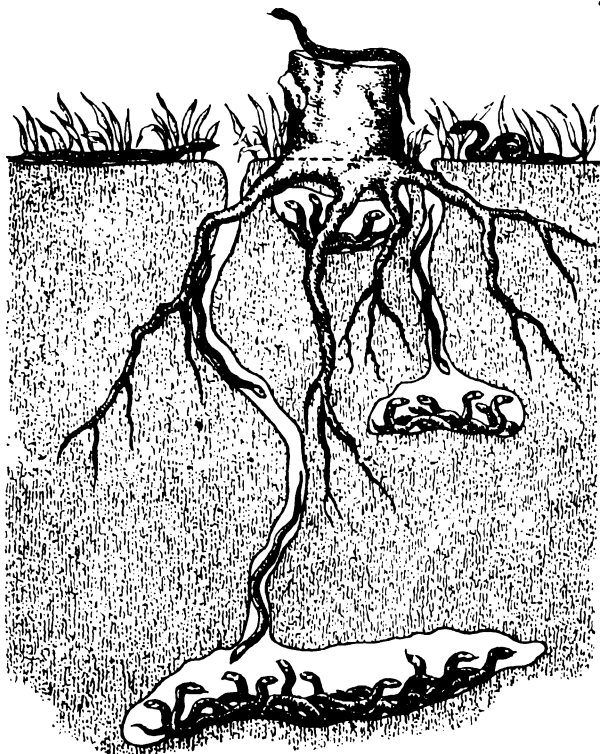


Рис. 14.

Зимовка гадюк (по Распопову, 1935).

ность периода спячки ужей изменяется, в зависимости от климатических условий, от 2,5—4 месяцев в южной Европе до 8,5 на северо-востоке (Гехт, по Шибанову, 1939). Нобль и Клаузен (1936) приводят данные о зимовке некоторых видов в штате Нью-Йорк. С наступлением холодов змеи начинают прятаться в зимние убежища, в частности в покинутые норы грызунов и в другие углубления почвы. Так, например, змеи Декя в 1933 г. наблюдались на поверхности земли до 18 ноября, а после этого срока их нельзя было найти. В это время температура воздуха была равна  $+7^{\circ}$ . Тогда на одном из участков была произведена раскопка земли на глубину до 90 см и на площади в 2,7 м. 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 самых туннелях, сделанных осами, снова были найдены 97 зимующих змей Декзя, 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 Декзя, 10 таммописисов и 1 уж. В другом случае в январе 1933 г. в одном месте на площади в 9,9 м<sup>2</sup> были найдены 8 экз. гремучей змеи и 21 экз. змей — «мокасинов». Змеи лежали клубками по 2—3 экз. на глубине 120 см от земли. Там же были найдены 2 полоза, находившихся отдельно от других змей.

### Зимняя спячка млекопитающих

Условия спячки в природе млекопитающих изучены довольно детально. Особенно много наблюдений было сделано



Рис. 15. Хомяк.

по отношению к грызунам, многие виды которых являются вредителями сельского хозяйства. Одним из хорошо изученных в этом отношении видов является хомяк — грызун, размером с крысу, широко распространенный в Европе и Азии (рис. 15).

Подробное описание условий спячки хомяка в природе дано Эйзентаутом (1928). С конца сентября — начала октября хомяки готовят себе зимние норы, которые представляют собой часто доволь-

но сложное сооружение с несколькими ходами, камерами и отпорками. 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. 16).

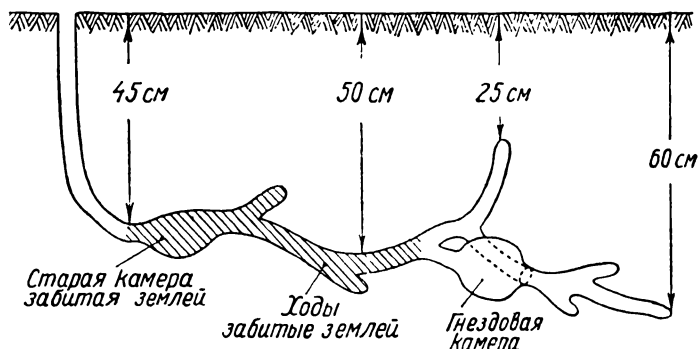


Рис. 16.

Зимняя нора хомяка (по Эйзенрауту, 1928).

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.

В противоположность другим грызунам, впадающим в спячку, хомяк не спит всю зиму непрерывно. Случаи пробуждения и выхода из нор хомяков среди зимы неоднократно отмечались. При раскопке норы хомяка (см. рис. 16) 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  $-5^{\circ}$ — $-10^{\circ}$  следы хомяков на снегу, переходивших из одних нор в другие, иногда на расстоянии 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 6¼ кг, иногда еще 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 свежепогрызенные 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. Пидопличка 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°.

К грызунам, впадающим в настоящую, глубокую и непрерывающуюся в течение зимы спячку, принадлежат сурки — крупные зверьки, населяющие горные и степные районы Европы и Азии. Целый ряд наблюдений был сделан по спячке горного сурка, обитателя высокогорных районов Альп. Живя на альпийских 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 гнездом, в которой сурки и проводят период зимней спячки. Подстилка гнезда зимней норы сурка обычно состоит из свежесушеной 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. 17), встречающийся в степной части нашего Союза на восток от Днепра до северного Казахстана, и тарабаган, распространенный далее по степям Центральной Азии, Монголии и Маньчжурии, также впадают в спячку. Эти зверьки зимуют в своих норах (рис. 18), расположенных на глубине от 2 до 5 м, и поэтому недоступ-



ных промерзанию. Так же как и альпийские сурки, байбаки впадают в спячку целыми семьями.

В период подготовки к спячке в норы собираются не толь-



Рис. 17.

Степной сурок — байбак (по Виноградову, 1933).

ко самец, самка и молодые сурки, родившиеся в этом сезоне, но и иногда и неполовозрелые сурки, родившиеся в предыдущем году. Таким образом в одной норе впадает в спячку

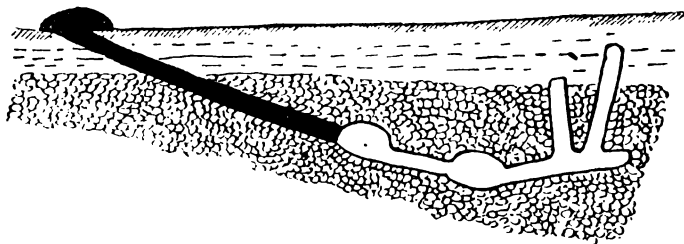


Рис. 18.

Зимняя нора сурка (по Корзинкиной, 1935).

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. Залегание последних и пробуждение первых

байбаков из спячки в Каменной Степи (Воронежская область) по Огневу и Воробьеву (1924):

	Засыпание	Пробуждение
В 1918 г.	20 сентября	7 апреля
В 1919 г.	16 "	6 "
В 1920 г.	14 "	24 марта
В 1921 г.	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, о чем говорят точные данные о сроках залегания и пробуждения сурков в 1931/32 г. 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 течение периода от 29 августа до 12 сентября, а момент выхода из нор весной у тех же семей от 9 до 19 апреля.

Таким образом 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 за этими сурками показали также, что семьи сурков, имеющие молодых, засыпали позднее и просыпались раньше на несколько дней, чем семьи, состоявшие только из взрослых сурков.

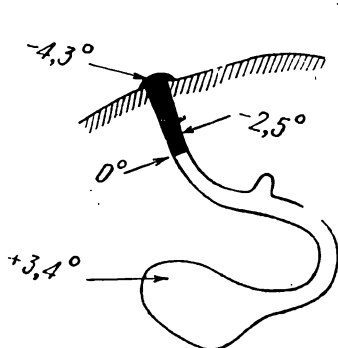


Рис. 19.

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

У сибирских сурков, в связи с холодными и длительными зимами, период активной жизни еще короче и условия, в которых они проводят спячку, несколько отличаются от условий спячки байбаков. Норы этих зверьков, живущих обычно в горах, построены довольно своеобразно. Ход норы углубляется в землю постепенно, идя в направлении, противоположном склону холма или горы. Глубина расположения 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 — тарабагана, измеряя при этом температуру воздуха в разных частях норы (Раддэ, 1856). На рис. 19 приведены полученные данные.

Сибирские сурки, как и другие их виды, залегают в спячку целыми семьями от 2 до 16 экз. и не делают запасов корма. Время залегания в спячку зависит не только от широты местности, но также и от распространения по вертикали. В горных районах, альпийских лугах, гор Азии 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. Иоганзен (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).

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 числе, 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

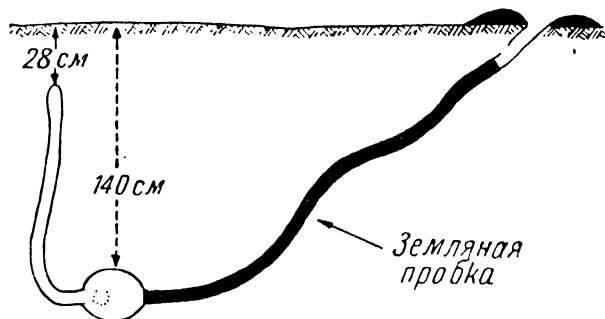


Рис. 20.

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

начале лета. В противоположность суркам суслики зимуют каждый в отдельной норе. Вначале вырывается наклонный

ход, идущий на глубину от 1 до 1,5 м, и заканчивающийся шарообразной камерой с гнездом. Затем от этой камеры вырывается ход и другой сначала горизонтально, а затем поднимающийся вверх и оканчивающийся тупиком на глубине 30—40 см от поверхности. Земля из вертикального хода идет на забивку наклонного (рис. 20). Таким образом суслик впадает в спячку, закрыв старый ход и подготовив новый, который он открывает весной. Поэтому всегда весной суслики

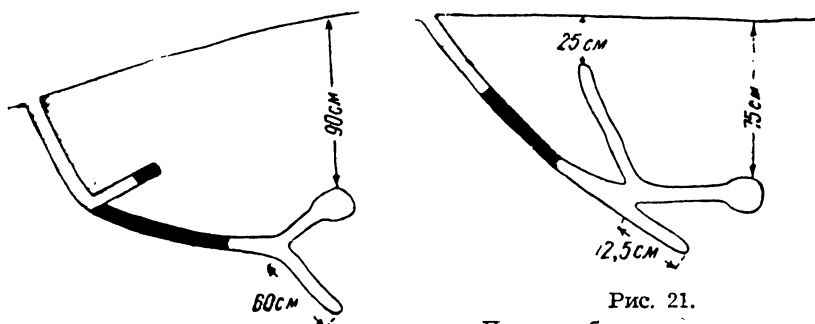
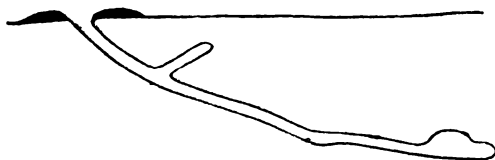
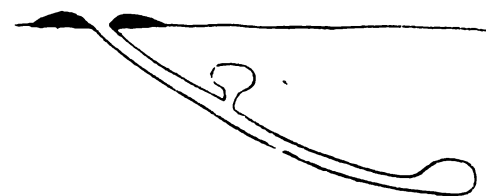


Рис. 21.

Приспособления в норах сусликов, защищающие от их заливания весной талой водой.



Наверху — водоотводные каналы у колумбийского суслика (по Шоу, 1925);



Внизу — спасательные камеры у сибирского суслика (по Плятер-Плохоцкому, 1935).

Появляются из вертикальных выходов. Так как эти выходы открываются сусликом изнутри, у выхода вертикальной норы никогда нет кучки земли. Впер-

вые этот способ приготовления зимовочной норы был отмечен В. Мартино (1915), изучавшим образ жизни широко распространенного в наших степях малого суслика в Саратовской обл. У сусликов, живущих на скатах холмов и гор, вертикального выхода часто не бывает, суслики выходят

весной через наклонный ход. Из других особенностей строения зимовочной норы сусликов необходимо отметить интересные приспособления, защищающие суслика от затопления норы в момент ее открывания весной талой водой. Эти приспособления — так называемые «водоотводные каналы», описанные Шоу (1925) для северо-американского колумбийского суслика, и «спасательные камеры», найденные Шоу у этого же вида и затем обнаруженные Плятер-Пло-



Рис. 22.

Колумбийский суслик в норе во время спячки (по Шоу, 1925).

хоцким (1934) у сибирских длиннохвостых сусликов (рис. 21). Характерно, что эта особенность строения норы отмечена только у этих близких видов сусликов, живущих преимущественно на склонах холмов и 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, в зависимости 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 происходит 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 це-

лого 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.

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. Эту особенность впервые отметил американский зоолог Шоу (Shaw, 1925), по данным которого эта разница может достигать 13—20 дней. Так, например, в 1912 г. он наблюдал появление первых сусликов (*Citellus columbianus*) на юго-западном склоне цепи холмов в окрестностях Пулмана (штат Вашингтон), уже свободном от снега в это время — 1 марта, а на северо-восточном только 11 марта. В 1913 г., когда зимой выпали глубокие снега, пробуждение сусликов на юго-западном склоне началось 21 февраля, а на северо-восточном только 13 марта. Сроки пробуждения сусликов также зависят от их пола и возраста, раньше всех пробуждаются старые самцы, затем старые самки и, наконец, позднее всех — молодые суслики, как это показали наблюдения Шоу (1925) над американскими сусликами, Зверева над сибирским краснощеким сусликом, Ралля, Флегонтовой и Шейкиной, Калабухова и Раевского над малым сусликом. Таким образом срок пробуждения в зависимости от рельефа поверхности земли и от пола и возраста сусликов может растянуться на 10—15 дней, а иногда на еще более долгий срок. Естественно, что срок пробуждения сусликов меняется также в связи с ходом весны, чем раньше тает снег, тем раньше пробуждаются суслики. Так, например, по нашим данным (Калабухов и Раевский, 1934) для малого суслика в Заветинском районе Ростовской области начало пробуждения в период между 1926 и 1932 г. отмечалось в следующие сроки:

1926 г. . . . .	6 марта	1930 г. . . . .	5 марта
1927 г. . . . .	11 „	1931 г. . . . .	10 „
1928 г. . . . .	27 „	1932 г. . . . .	17 „
1929 г. . . . .	25 „		

В 1933 и 1935 г. в связи с ранней весной в ряде районов Ростовской области и Ставропольского края суслики

проснулись в конце февраля. В зависимости от всех этих колебаний в сроках залегания и пробуждения сусликов спячка сусликов даже в те годы, когда наличие свежей растительности не вызывает впадения их в «летнюю спячку», тянется от 200 до 250 дней, т. е. от 6,5 до 7 месяцев. Так, по Шоу (1925) у американского суслика эти колебания в продолжительности спячки составляют от 204 до 238 дней, по Раллю, Флегонтовой и Шейкиной (1933) для малого суслика в условиях Западного Казакстана 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-Алтая и до Камчатки длиннохвостый суслик производит осенью заготовку корма и складывает 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 до 6 кг зерна (пшеницы, гречи, ячменя и льна). Эти суслики залегают в спячку довольно поздно, так, А. Н. Формозов наблюдал в Монголии этих зверь-

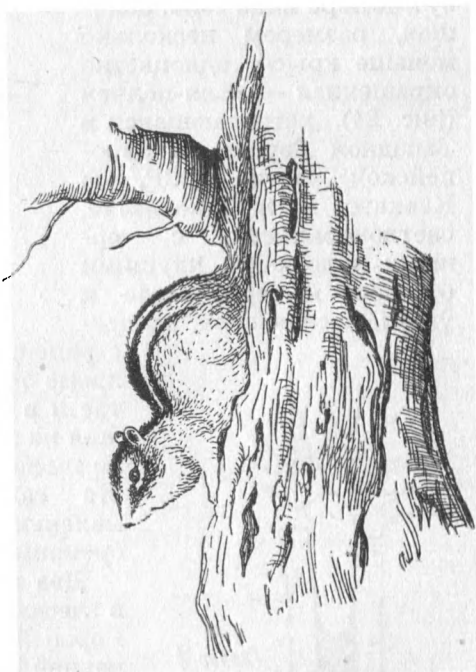


Рис. 23. Бурундук.

ков активными еще 25 IX, хотя накануне выпал большой снег и температура воздуха утром была — 17,5°. Из других грызунов, близких к сусликам и суркам, в зимнюю спячку впадают бурундуки — красивые коричнево-рыжие зверьки с 5 черными полосками на спине и длинным пушистым хвостом (рис. 23). 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 и по март). Характерной особенностью для бурундука является заготовка 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-Плохотского 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. 24), встречающаяся в Западной Европе, в Европейской части СССР, на Кавказе и в Закавказье, светлокоричневая с черными полосками, идущими от носа и через глаза к ушам, лесная соня, распро-



Рис. 24. Соня-полчек.

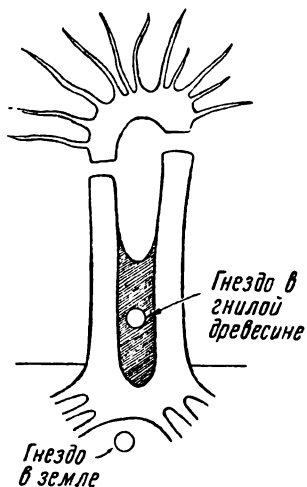


Рис. 25.

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

страненная там же, где и полчек и, кроме того, встречающаяся на Алтае и в горах Средней Азии, похожая на лесную соню по окраске, но не имеющая такого пушистого хвоста садовая соня и, наконец, маленькая, серовато-коричневая орешниковая соня.

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. Очень часто они прячутся под корнями пней и деревьев, прорывая по ходу корней норки в земле на глубину от 40 до 100 см. Спангенберг (1930) указывает, что в Закавказье полчек часто делает свое



зимнее гнездо под корнями деревьев, прорывая туда ход из дупла, через прогнившую древесину (рис. 25). В таких гнездах Спангенберг находил в Закавказье в январе и феврале 1925 г. по несколько экземпляров полчков, находившихся в спячке.

Прячутся сони также в кучи сухих листьев, скопляющихся в кустарнике, в мох и, наконец, 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 нашего Союза 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 нашего 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. Пидопличка (1930) приводит случай поимки *Dromomys 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 Ростовской 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 сонь в августе, сентябре и октябре 1926 г.

**Число встреченных и пойманных лесных сонь  
в августе-октябре**

Период	Число пойманных или встреченных сонь
1/VIII—15/VIII	18
16/VIII—31/VIII	16
1/IX —11/IX	6
12/IX —30/IX	0
1/X —16/X	0

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

Сроки впадения в спячку орешниковой и садовой сони, которые встречаются значительно реже, чем два предыдущих вида, совершенно не изучены. В Московской области орешниковая соня впадает в спячку, повидимому, в конце августа — в 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

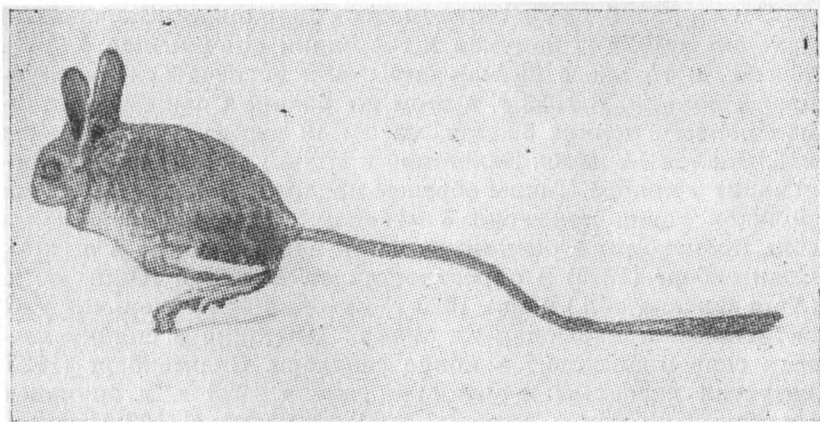


Рис. 26.

Малый тушканчик (по Виноградову, 1933).

г. Серпухова. 12 сентября 1934 г. орешниковая соня была найдена спящей в куче сухих листьев в смешанном лесу с подседом из орешника в окрестностях дер. Федосино (близ ст. Переделкино Брянской ж. д. Моск. 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 сони 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.

Условия зимней спячки в природных условиях тушканчиков (рис. 26) и близких к ним маленьких грызунов-мышевок совсем почти не изучены. Тушканчики, встречающиеся в степной части нашего Союза, большой земляной заяц, емуранчик и земляные зайчики, по наблюдениям Фенюка (1929), проводят зимнюю спячку поодиночке в норах, глубина

которых больше, чем глубина летних нор, доходя для большого земляного зайца до 220 см. Пробуждение этих зверьков происходит как только тает снег, т. е. в те же сроки, что и сусликов — в марте месяце для степей юго-востока СССР. При ранней весне тушканчики пробуждаются иногда даже в конце февраля. Залегание в спячку тушканчиков происходит, повидимому, значительно позднее, чем у сусликов, 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 Тарасовском районе Ростовской области приходилось встречать и ловить земляного зайца до конца сентября.

Фенюк приводит также данные о раскопке нор со спящими тушканчиками в декабре-январе. Зверьки находились в состоянии спячки в гнезде, расположенном на глубине от 100 до 250 см, свернувшимися в клубок и совершенно оцепеневшими.

Еще меньше данных об условиях спячки похожих на мышей, но близких по строению черепа и внутренних органов к тушканчикам маленьких зверьков-мышевов, встречающихся в лесной и степной полосе нашего Союза и населяющих также горные районы Кавказа и Средней Азии. Они залегают в спячку, повидимому, в начале октября. Пидопличка (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. Мною и В. В. Раевским этот зверек был пойман в 1926 г. в Тарасовском районе Ростовской области 18 сентября. Где они проводят спячку, также неясно, хотя по наблюдениям К. Н. Благосклонова (1940) в летний период они обитают обычно в гнилых пнях деревьев.

Виды мышевов, 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 себе готовят с осени. В эти убежища ежи натаскивают целые кучи сухих листьев, травы и мха. В районах, где зима суровая, они обычно всегда готовят себе норы. Так, в Северном крае (б. Олонецкой губернии) ежи зимуют в норах многими выходами. В Оренбургском крае, где также стоят холодные зимы, ежи зимуют в наклонных норах, расположенных на глубине до 75 см и имеющих в длину до 150 см. Наоборот, в Южной Украине и Предкавказьи 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 кустов.

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 в южных районах 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 и большими ушами и живущего в степях и пустынях Предкавказья, Закавказья и Средней Азии. Эти зверьки зимуют в норках, которые они сами себе вырывают. С а т у н и н 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 Ростовской 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 районах с умеренным климатом (Англия, Германия, Венгрия, Моравия, 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 погреба и тому подобные убежища, где температура воздуха обычно не падает зимой ниже нуля. В более теплых районах — в Южной Европе и в 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. Так, в окрестностях Ленинграда близ станции Саблино летучие мыши зимуют в пещерах, скопляясь там в большом количестве. Основная масса зверьков состоит из кожанов, кроме того, в большом числе встречаются ушаны и единичные ночницы.

Зимой 1931—1932 г. и 1932—1933 г. Эйзен траут обследовал два места зимовки летучих мышей в подземных пещерах под Берлином и обнаружил в одной из пещер около

4500—5000 зверьков в спячке и несколько сот во второй. Основную массу рукокрылых составляли большие ночницы и единицами среди них встречались другие виды ночниц,

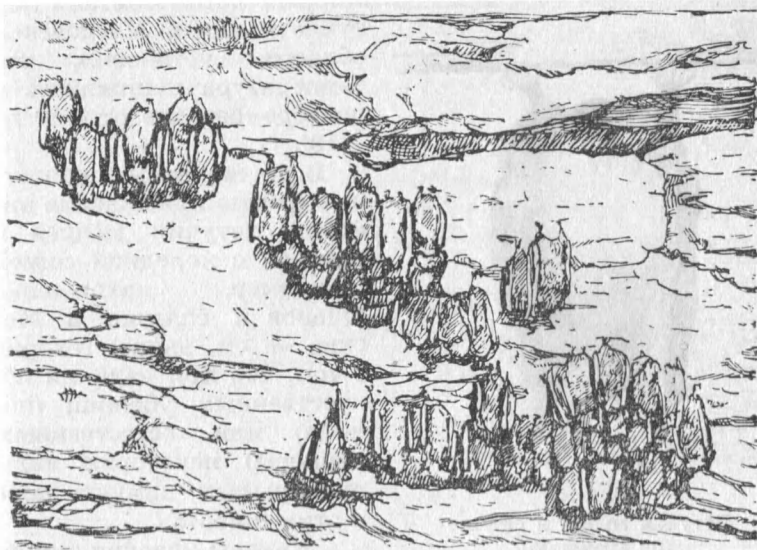


Рис. 27.

Зимовка большой ночницы в пещере (по Эйзентрауту, 1933).

ушаны и широкоушки. Эти пещеры представляют собой несколько соединенных подземными ходами камер, и летучие мыши находились не только в этих камерах, но и в соединяющих их ходах. Но 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 прицепляются одной или двумя ногами к выступам стен или потолку убежищ, в которых они зимуют, и так висят вниз головой (рис. 28). Но не всюду и не все виды летучих мышей впадают в зимнюю спячку в тех местах, где они живут летом. По наблюдениям целого ряда авторов, произведенным как в Северной Америке, так и в нашем Союзе, 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. К у з я к и н (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  $-9^{\circ}$  до  $-18^{\circ}$ .

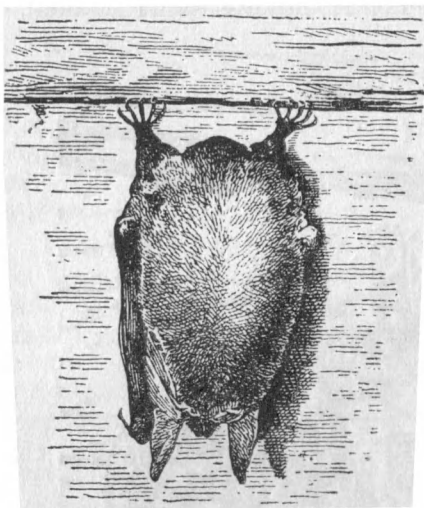


Рис. 28.  
Летучая мышь в спячке  
(по Шмейлю).

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

Каковы условия зимовки летучих мышей в тех районах, где они регулярно впадают в спячку? По этому вопросу имеется сравнительно небольшой материал. Как правило, температура воздуха в этих убежищах не падает ниже  $0^{\circ}$ . Эйзен траут (1934), производя обследование зимовок летучих мышей под Берлином зимой 1931—1932 г. (см. выше), установил, что в пещерах, где находились в спячке эти зверьки, температура воздуха колебалась в пределах от  $+2,7^{\circ}$  до  $+8^{\circ}$ , при изменении температуры наружного воздуха от  $-3^{\circ}$  до  $-8^{\circ}$ .

В окрестностях Ташкента (Узбекистан) летучие мыши — подковоносы, названные так за форму складок на носу, напоминающих подкову, зимуют по наблюдениям Мекленбургцева (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°. В этой же пещере были найдены несколько экземпляров широкоушки. Желудки мышей обоих видов при вскрытии оказались пустыми, так что спячка у них, повидимому, тянулась беспрерывно.

Другие виды летучих мышей, как, например, нетопирь в окрестностях Ташкента по данным Мекленбургцева просыпаются во время оттепелей в течение зимы. Точно так же и в других районах и странах с мягкой и ровной зимой спячка летучих мышей, повидимому, неглубока и продолжается не беспрерывно. В районе Денбайшира (Англия) были сделаны 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, так хорошо защищенных от холода. Так, например, в одном из замков в окрестностях Дилленбурга широкоушки проводят зиму в могильном склепе, где температура воздуха часто падает ниже 0° 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 не наблюдается настоящей, глубокой зимней спячки, а только «зимний сон» более крепкий, чем обычно. Температура тела у них при этом, повидимому, не понижается.

Бурый медведь, населяющий лесные и таежные районы нашего Союза, готовится себе зимнее убежище в наиболее глухих и трудно доступных уголках леса, среди густого бурелома, между коряг и пней. Он вырывает свою берлогу в виде просторной ямы, закрывает сверху или 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 зале-

гания 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. Наконец, известны случаи, когда медведи не впадают в зимний сон и бродят зимой, нападая на других животных<sup>1</sup>.

Некоторые данные собраны об условиях зимовки белого медведя в Арктике. По наблюдениям местного населения и зимовщиков с осени в берлогу залегают только самки, которые так же, 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, 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 беспозвоночных при высокой температуре**

Если условия зимнего оцепенения животных в природе более или менее изучены для целого ряда видов, значительно меньше данных собрано по «летней» спячке. Известно, что это явление связано обычно с наступлением засухи, вы-

---

<sup>1</sup> Бенедикт и Ли (1938) приводят 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.



горанием растительности, служащей убежищем или пищей для многих животных, или непосредственным высыханием водоемов, в которых они живут. Лишь для некоторых видов беспозвоночных известны случаи их оцепенения, вызванные 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 и маленьких водоемах и на растениях, весьма часто подвергаются высыханию.

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

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

нематод . . . . .	70 видов
тихоходок . . . . .	19 „
коловраток . . . . .	19 „
простейших (одноклеточных) . . .	11 „

При высыхании мха все эти животные также подсыхают и впадают в оцепенение, которое может продолжаться иногда в течение нескольких месяцев. Но стоит пройти дождю или выпасть сильной росе, как 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 высыхания мха сохранялись в сухом состоянии в течение трех месяцев и затем снова оживали. Другой исследователь Рихтерс (1900) сохранял мох с находившимися в них тихоходками и коло-

вратками в высушенном состоянии в течение 30 месяцев и наблюдал оживание этих животных через 9, 15, 22 и 30 месяцев. Но при этом он установил, что разные виды обладают неодинаковой способностью к переживанию в высушенном состоянии; тихоходки одного из видов оживали только после 9—22-месячного хранения и не вернулись в активное состоя-

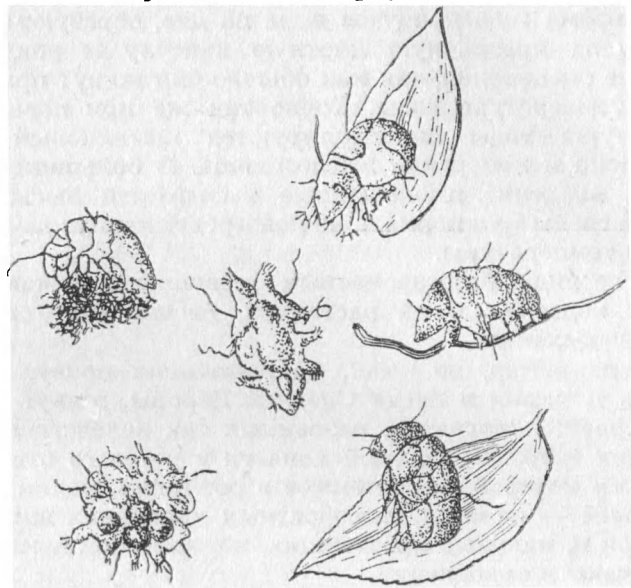


Рис. 29.

Тихоходка на мху (по Мариусу).

ние 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 — пшеничные угрицы, которые в период созревания и подсыхания зерен всегда впадают в неподвижное состояние и оживают снова лишь после увлажнения зерна.

Дождевые черви во время засухи забираются в глубокие слои земли и, окружив себя слизью, образуют вокруг тела капсулу, которая предохраняет их от дальнейшего высыхания. При этом, по наблюдениям ряда авторов, они умень-

падают в размерах — примерно на  $\frac{1}{3}$  длины тела. Это укорочение связано с потерей воды. 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 насекомых. Геллеи (1930) и Себес (1931) установили, что в таких водоемах периодически подсыхают и снова оживают личинки одного из комариков. Эти личинки, представляющие по внешнему виду червячков, сидят на дне лужиц, зарываясь в ил. Когда происходит высыхание водоема, они подсыхают вместе с илом и представляют собой сухие комочки. В этом состоянии высыхания их можно сохранять от 3 до 5,5 месяцев и затем снова оживать, но при этом обычно оживают не все личинки, а только их часть.

Монтеросо (1933) установил, что один вид усоногих рачков, так называемые «морские жолуди», встречающиеся на скалах на побережье Средиземного моря, также периодически подсыхают и впадают в оцепенение. Эти рачки живут прикрепленными к скалистым берегам и отдельным камням. Их тело окружено известковой раковинкой, состоящей из нескольких пластинок, сросшихся с боков и открытых только сверху (рис. 30). 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 же остальное время, пока море спокойно, они, находясь над уровнем воды и подсыхая под лучами солнца, проводят в состоянии оцепенения. В этот период они плотно закрывают створки своей раковины и в таком состоянии пережи-

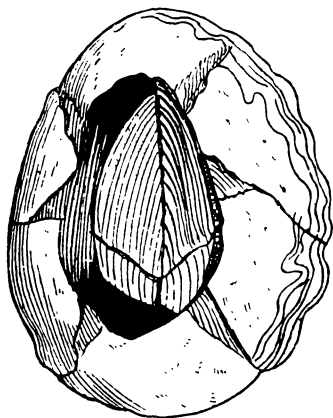


Рис. 30.

Морской жолудь (*Chthamulus stellatus*) в состоянии оцепенения (по Монтеросо, 1933).

вают 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.

Недавно 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 во время периода засухи и высыхания водоемов в оцепенение впадают многие виды животных, пробуждаясь снова после возврата периода дождей, соответствующего нашей зиме.

Французский зоолог А д а н с о н, изучавший животный мир Африки в конце XVIII века, первый сделал ряд интересных наблюдений по летней спячке. Во время своих путешествий 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.

Также в летнюю спячку в период засухи впадают некоторые наши виды наземных улиток в Средней Азии и в Закавказьи. В июне-августе можно собрать много улиток на сухих стеблях растений, прикрепившихся к ним и находящихся в состоянии оцепенения, оживающих при увлажнении. Имеются данные и о летней спячке слизней (Кэррик, 1939).

### **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 водоемах высыхает полностью. В настоящее время имеются подробные сведения о спячке двух видов двоякодышащих рыб: африканского протоптеруса и южноамериканского лепидосирена. По внешнему виду обе эти

рыбы очень своеобразны, их тело, вытянутое и гладкое, без чешуи, плавники имеют форму узких мягких жгутов (рис. 31).

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. Но наиболее часто встречаются рыбы значи-

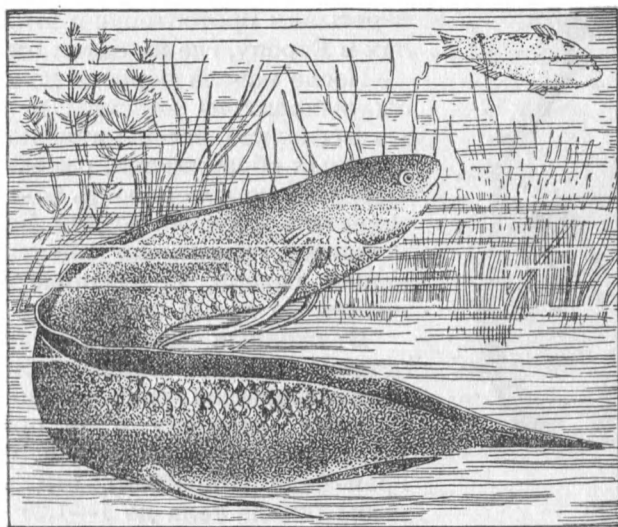


Рис. 31.

Протоптерус в активном состоянии (по Брэму).

тельно 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 начинают зарываться 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 вверх. 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. 32). 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 ко-

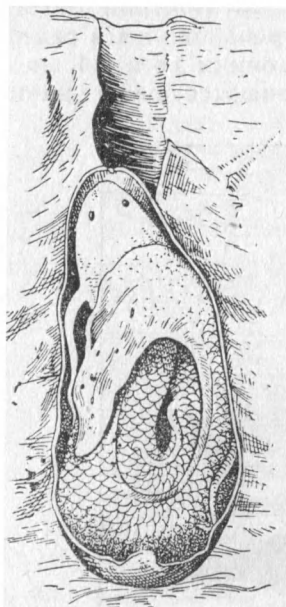


Рис. 32.

Протоптерус в норе и капсуле в илу во время летней спячки (по Гессе, 1913).

торое 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 протоптерус в этих капсулах в Европу, где их затем оживляли.

После начала периода дождей рыбы выходят из капсулы и уже через несколько часов начинают вести обычный образ жизни, плавать и выныривать 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 южно-американская 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 илу 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, когда эти лужи пересыхают во время засухи.

В засушливое лето 1911 г. летняя спячка у некоторых видов рыб наблюдалась одновременно в двух совершенно разных местах: на юге Франции (Шампань) и в окрестностях Вильно (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 Вильно при раскопке небольшого пруда, совершенно пере-

сохшего во время засухи, в илу были обнаружены оцепеневшие окуни, которые ожили после того, как их положили в воду (Дофлейн, 1914). Наблюдения за пересыханием водоемов в засушливых районах СССР могут, без сомнения, дать много новых и интересных данных по этому вопросу.

В условиях, сходных с обстановкой «летней спячки» рыб, проводят период засухи некоторые виды земноводных и пресмыкающихся, живущих в тропических странах.

Один из видов лягушек, водящихся в Австралии, прячется во время засухи в круглую камеру, которую она prepares в глине, и в этой влажной изнутри капсуле проводит «летнюю спячку». В ил на берегах и дне пересыхающих водоемов прячутся во время летнего оцепенения некоторые виды пресмыкающихся, живущие в тропических странах. Известный исследователь и путешественник Александр Гумбольдт во время своих путешествий по Южной Америке, наблюдая 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.

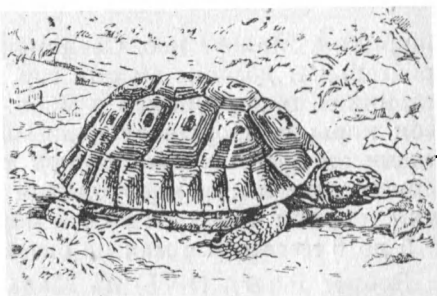


Рис. 33.  
Степная черепаха.

В степных и пустынных районах Средней Азии в летнюю спячку впадает степная черепаха (рис. 33). Вслед за высыханием служащей ей пищи 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 залегает в зимнюю спячку снова после некоторого периода активности. У большинства же черепах летняя спячка переходит в зимнюю. Таким образом длительность периода их

оцепенения около 8 месяцев. В тех местах, где вследствие обилия влаги растительность не высыхает, черепахи активны все лето (Шибанов, 1939). Повидимому, в Закавказьи в летнюю спячку впадает второй вид наших наземных черепах — *Testudo graeca*.

### Летняя спячка млекопитающих

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

А дансон впервые установил существование этого своеобразного явления для насекомоядного зверька —

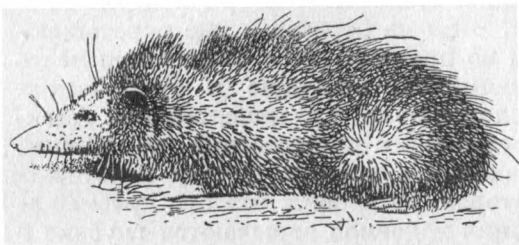


Рис. 34.

Тенрек (по Брэму).

тенрека (рис. 34). Эти зверьки, по строению и размерам тела и наличию иглистого панцыря напоминающие наших ежей, встречаются 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 он делает свои норы и прорывает подземные ходы. Активный образ жизни он ведет только весной и в начале лета, т. е. после первого дождя и 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.

Зоолог Рэнд (1935) на Мадагаскаре в 1929—1931 г. 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 м. 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, вырытых 20 ав-



густа, 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 были необыкновенно жирны, 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 41 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 — именно у сусликов, также связано с наступлением засухи. Американский зоолог Шоу (1925) установил, что в холмистых степях Западной части Соединенных Штатов колумбийские суслики почти всегда залегают в спячку еще задолго до наступления холодов — в июне и в начале августа. Сопоставляя в течение лета сроки залегания сусликов с особенностями лета, Шоу установил, что впадение в спячку происходит вслед за высыханием растительности, служащей пищей сусликам. В нашем Союзе в «летнюю спячку» впадают несколько видов сусликов. Распространенный в песчаных степях и пустынях Средней Азии суслик песчаник в окрестностях Ташкента, по наблюдениям Д. Н. Кашкарова и Д. В. Соколовой (1927), впадает в «летнюю спячку» в июне месяце. Определяя содержание воды в растениях, служащих пищей суслику, эти исследователи установили, что к этому времени (конец мая) содержание влаги падает до 4,5%—18,0%, в то время, как в весенний период в апреле — во время жизни сусликов содержание воды в растениях составляет от 68 до 77%.

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

У сусликов других видов — малого и крапчатого, в засушливых районах нашего Юго-Востока также иногда наблюдается впадение в «летнюю спячку». Как это было от-

мечено выше, обычно малые суслики 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 г.г. А. А. Браунер и Н. И. Дергунов. Мною залегание в летнюю спячку сусликов этого вида наблюдалось в июне-июле в Тарасовском районе Ростовской области в 1926 г. и в Заветинском районе в 1927—1928 и 1930 г.г. В другие годы (1926, 1928, 1929, 1931, 1932) в этих же районах полное залегание сусликов в спячку приходится в конце августа — начале сентября.

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

Наконец, недавно было установлено, что еще один из видов сусликов, идущий в Европейской части СССР довольно далеко на север — до р. Оки и 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 так же, как и у других сусликов, связано с уменьшением содержания влаги в растениях, служащих ему пищей. На рис. 35 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, и затем к тому периоду, когда вся

растительность падает до минимума, 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

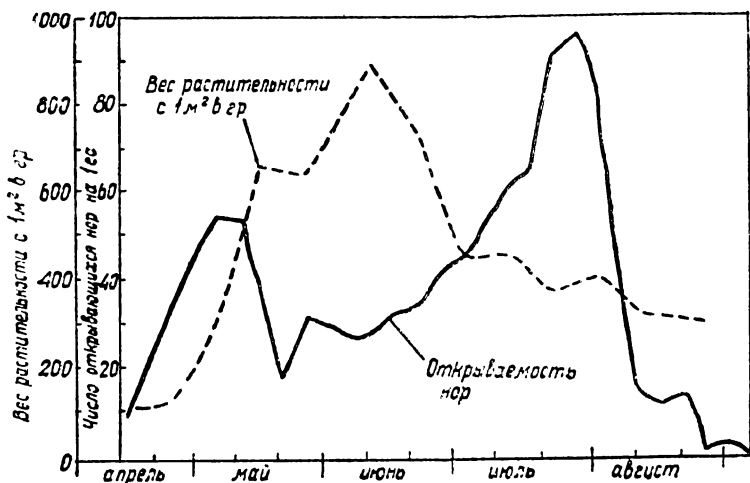


Рис. 35.

Зависимость активности крапчатых сусликов от количества влаги в растениях (по Тихвинскому, 1936).

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) и до 8,5 месяцев (для суслика-песчаника в Средней Азии) в году.

Закончив этот обзор зимней и летней спячки животных в природе, мы можем сделать ряд общих выводов. Мы можем, прежде всего, 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 увязаны или с наступлением зимы или с периодами засухи. О том, каким путем эти изменения внешних условий вызывают у животных, впадающих в спячку, состояние оцепенения, мы расскажем несколько позднее.

На основе изложенного в этой главе материала мы можем также сделать еще один 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 и условия роста и развития молодых животных.

---

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

---

«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 весьма 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 сонно-полчка, зверька, которого римляне хорошо знали, так как употребляли его в пищу.

Значительно меньше сведений собрано по спячке земноводных и пресмыкающихся. И, наконец, совсем мало данных было собрано по спячке рыб и большинства видов беспозвоночных отчасти потому, что впадение их в оцепенение не привлекло такого внимания, как спячка млекопитающих, и также вследствие того, 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 протекает в таких убежищах, в которых невозможно производить периодические наблюдения за состоянием животных, большинство исследований по физиологии спячки

было произведено на животных в условиях неволи. Но 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 другие 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 русским ученым П. И. Бахметьевым (1898—1912), энтомологами Бодином (1928—1932), Нелли Пейн (1926—1928), Робинзоном (1927—1928), Сахаровым (1927), Лозина-Лозинским (1936, 1937, 1942) и Калабуховым (1933, 1934, 1935, 1936). Поэтому и мы, прежде всего, ознакомимся с этим явлением у насекомых. Излагая данные о явлениях оцепенения у насекомых, раньше всего следует 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 тон-

кий 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

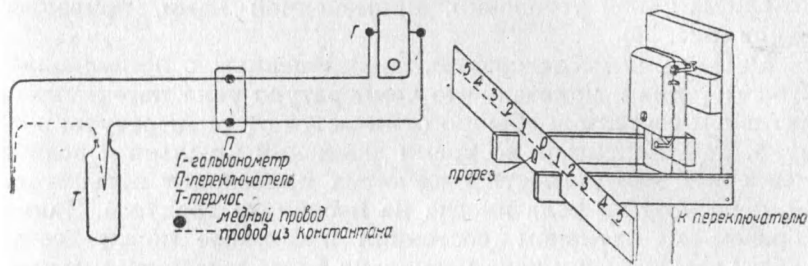


Рис. 36.

Термоэлектрическая установка для измерения температуры тела животных (по Калабухову, 1935).

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  $+9^{\circ}$  до  $+7^{\circ}$  сидит неподвижно на вытянутых ножках, но при прикосновении начинает медленно шевелить крыльями и ножками. При температуре от  $+6^{\circ}$  до  $+4^{\circ}$  пчела впадает в более глубокое оцепенение и уже не реагирует на прикосновение. И, наконец, при температуре, близкой к нулю, градусов — от  $+2^{\circ}$  до  $-0,5^{\circ}$  пчела быстро 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 1898 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 нашем Союзе и за границей, причем конструкция всей установки может быть проведена собственными силами.

Схема такой установки, примененной нами, приведена выше (рис. 36).

Целый ряд исследований, произведенных с применением этой методики, показал, 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. И поэтому при температуре воздуха от  $+10^{\circ}$  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 табл. 6.

Изменение температуры тела насекомых при температуре воздуха ниже  $0^{\circ}$  вследствие образования льда в их организме происходит с некоторыми своеобразными особенностями. Поэтому, мы, как уже отмечали 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 они охлаждаются не поодиночке, а по не-



сколько экземпляров вместе, то, взаимно согревая друг друга, 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).

Таблица 6

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

Температура тела	Состояние
+17,6°	Бабочка быстро машет крыльями.
+ 4,0°	Число взмахов крыльев понизилось до 90 в минуту.
-- 0,5°	Остановка движений крыльев.
— 1,0°	Неподвижна, перенесена в t° +30°.
+ 1,4°	Слабые движения крыльями.
+ 4,8°	Снова неподвижна.
+ 7,9°	Бабочка двигает ножками.
+ 8,5°	Бабочка двигает усиками.
+12,0°	Начало ритмичного движения крыльев.

Какие же физиологические изменения происходят 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. Американский зоолог Бодин (1923) изучал зимнюю спячку у личинок кобылки *Chortophaga*. Он установил, что у этих прямокрылых в спячке в условиях, близких к условиям зимовки в природе (в садках выставленных наружу), при температуре воздуха от 0° до +8° резко замедляется дыхание: полностью останавливаются дыхательные движения брюшка и понижается в 8—10 раз выделение углекислоты (по сравнению с активным состоянием при t° +20°). По данным Регена (1906), сверчки выделяют в спячке при 0° всего 0.0245 мг CO<sub>2</sub> на 1 кг веса в 1 час, в то время как в активном состоянии при +15° эта величина равна 0,2694 мг, т. е. в 11 раз больше. Для муравьев недавно Дрейер (1932) также установил, что выделение углекислоты и потребление кислорода во время спячки при температуре воздуха от +4° до +6° понижается в 3—5 раз. При этом было установлено, что замедление потребления кислорода и выделения углекислоты происходит в разной степени; потребление кисло-

рода понижается в 3 раза, в то время как выделение углекислоты падает в 4,5—5 раз. В связи с этим меняется отношение между количеством потребленного кислорода и выделенной углекислоты — так называемый «дыхательный коэффициент».

Таблица 7

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

Дата	Состояние	Температура воздуха	Выделено CO <sub>2</sub> мм <sup>3</sup>	Потреблено O <sub>2</sub> мм <sup>3</sup>	Отношение CO <sub>2</sub> дыха- O <sub>2</sub> тельный коэффи- циент
4/II	Спячка . . . . .	+ 4,0 <sup>0</sup>	56	111	0,504
30/IV	Активные . . .	+22,0 <sup>0</sup>	236	270	0,874
13/VIII	Активные . . .	+22,0 <sup>0</sup>	279	320	0,871
17/X	Перед спячкой, малоподвижны .	+18,0 <sup>0</sup>	165	211	0,782
25/XI	Спячка . . . . .	+ 4,0 <sup>0</sup>	53	104	0,509
9/II	Спячка . . . . .	+ 4,0 <sup>0</sup>	55	108	0,509

Дрейер провел также исследование газообмена у муравьев, содержащихся в спячке (при температуре воздуха +4°) и в активном состоянии (при температуре +22°) в течение целого года, и в этих опытах также установил, что выделение углекислоты в спячке замедляется более, чем потребление кислорода. В среднем эти величины были:

для + 4° (спячка)  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} = \frac{52}{104}$  или дыхательн. коэффициент 0,500

для + 22° (активное состояние)  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} = \frac{247}{285}$  или дыхательн. коэффициент 0,866

Это 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, так как при потреблении углеводов, которыми обычно питаются муравьи в активном состоянии, кислород почти весь выделяется в виде углекислоты и тогда дыхательный коэффициент близок к единице. Не менее сильно замедляются в состоянии оцепенения и другие звенья процесса обмена веществ. Исследования по спячке пчел, про-

изведенные мною, показали, что в состоянии оцепенения при температуре от  $+8^{\circ}$  до  $+2^{\circ}$  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  $+15^{\circ}$  до  $+25^{\circ}$  этого запаса хватало не более, чем на 1—1,5 суток, и к этому времени все пчелы погибли от голода, в состоянии спячки при температуре от  $+8^{\circ}$  до  $+2^{\circ}$  потребление меда замедлялось настолько, что пчелы жили в спячке в течение периода до 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, оживавшие из спячки, содержат в своем теле запас от 1 до 7 мг сахара (меда) на 1 пчелу.

Произведенные с пчелами исследования показали также, что в спячке при сильном понижении температуры воздуха процесс всасывания меда через стенки кишечника пчелы и потребление этой пищи в тканях организма замедляется в разной степени. Если в спячке при температуре воздуха от  $+6^{\circ}$  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. Сравнивая содержание сахара в кишечнике и в теле у пчел, погибших в спячке при температуре  $+3^{\circ}$  и  $+8^{\circ}$  (рис. 37), мы можем видеть яр-

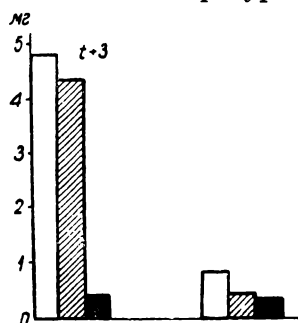


Рис. 37.

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).

кую иллюстрацию этого своеобразного явления — различной степени замедления физиологических процессов в спячке, приводящих 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 нам с несомненностью 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 уменьшенной 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, тянется от 5 до 7 месяцев, следует предполагать, что эти запасы питательных веществ должны быть достаточно велики. Каковы же эти запасы и как они расходуются насекомыми во время спячки?

Таблица 8

Содержание жира в теле насекомых, впадающих в спячку

Вид	Дата исследо- вания	Количество жира		Автор
		в % веса тела	в % су- хого веса тела	
Бабочки				
1. Гусеницы златогузки .	—	4,93	16,44	Сахаров (1928)
2. Гусеницы озимой совки . . . . .	10/XI	6,42	22,40	Сахаров (1928)
3. Совка <i>Scoliopteryx</i> . .	23/III	18,18	56,31	Сахаров (1928)
Жуки				
4. Личинка усача <i>Plagio- notus</i> . . . . .	12/III	14,36	30,05	Сахаров (1928)
5. Свекловичный долго- носик . . . . .	Перед спячкой — осень	18,7	45,40	Иванов (1937)
Двукрылые				
6. Комар <i>Culex</i> . . . . .	X	27,9	60,66	Бэкстон (1935)
Клопы				
7. Черепашка <i>Eurygaster</i>	8/XII	—	40,50 <sup>1</sup> 35,40 <sup>2</sup>	Смоляников (1939)

<sup>1</sup> Для самок.

<sup>2</sup> Для самцов.

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

У многих насекомых этот запас жира перед спячкой составляет от 15% до 28% веса тела. В табл. 8 приведен ряд цифр, характеризующих этот запас жира у разных видов насекомых, впадающих в спячку.

Это 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 весьма мало. Так, по наблюдениям Сахарова, содержание жира у гусениц озимой совки, пробывших 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).

У зимующих в природных условиях самок комара по точным 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.

Комары предварительно взвешивались на точных весах, затем высушивались при 105° и взвешивались снова для определения содержания воды. Затем в высушенных комарах определялось содержание жира, который извлекался эфиром в аппарате Сокслета.

Вес оставшихся

после удаления жира сухих остатков также учитывался. 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. 38 и в табл. 9.

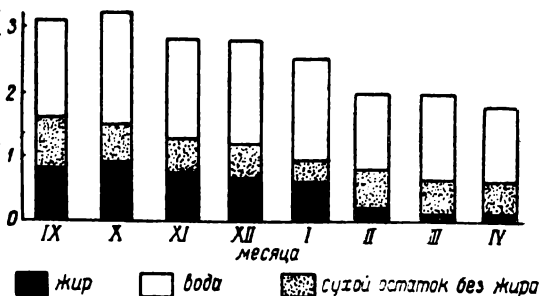


Рис. 38.

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

Таблица 9

**Вес тела, количество воды и содержание жира у комаров (*Culex ripiens*) вначале, середине и конце спячки (по Бэкстону)**

	Месяц	Вес тела	Воды	Жи­ра	Сухого вещества, не содержа- щего жира
Абсолютные цифры в мг	Октябрь	3,26	1,76	0,91	0,59
	Декабрь	2,80	1,63	0,66	0,51
	Март	2,05	1,33	0,13	0,59
Соотношение в ‰	Октябрь	100	54,0	27,9	18,1
	Декабрь	100	58,2	23,6	18,2
	Март	100	64,9	6,3	28,8

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, главным образом, происходит за счет израсходованного запаса жира, вес которого составлял в октябре 0,91 мг или 27,9% веса тела, а в марте всего 0,13 мг или 6,3%. Точно так же понизилось содержание воды от 1,76 до 1,33 мг. О том, что жизнь насекомых поддерживается в спячке исключительно за счет запаса жира, говорят данные о содержании остальных сухих веществ — не содержащих жира, количество которых почти не менялось в течение зимы.

Мы можем также судить о том, что запас жира является основным источником, поддерживающим жизнь насекомого в спячке, по опытам с пчелами. Эти насекомые, впадая в состояние спячки и проводя в нем без всякого вреда для себя период 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 осенний 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. 39). Во

время спячки белая рассыпчатая масса зерен крахмала постепенно разрушается и переваривается и к периоду про-

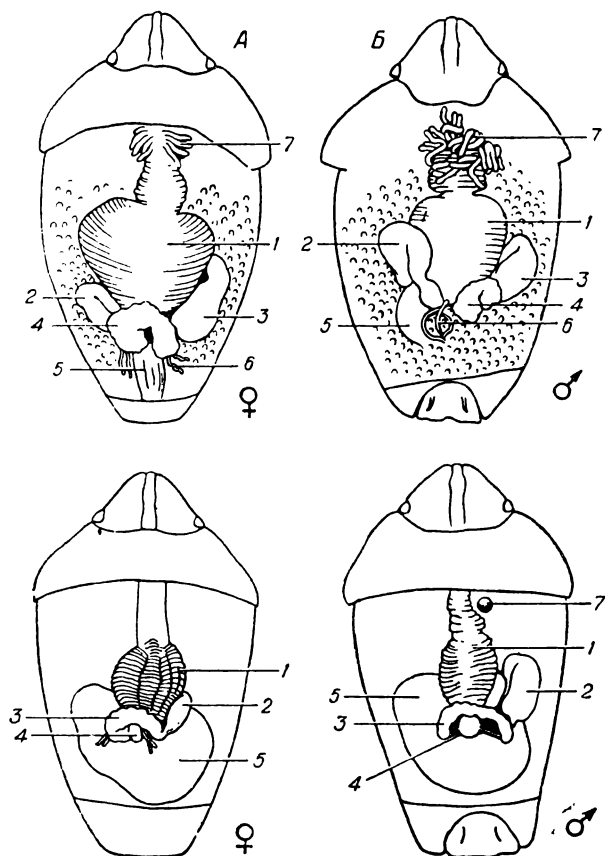


Рис. 39.

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

буждения (март) в сжавшейся до небольших размеров средней кишке можно обнаружить лишь небольшое количество тягучей пищевой массы янтарно-желтого цвета (рис. 39). Хотя черепашка имеет, подобно другим клопам, впадающим в спячку, и жировое тело (см. табл. 8), очевидно, этот крахмал играет немаловажную роль в виде добавочного резерва. Характерно, что эти пищевые запасы черепашки, по исследованиям М. И. Мейселя, совершенно не содержат бактерий. Величина пищевого запаса у самок черепашки перед

спячкой выше, чем у самцов (см. рис. 39, А). По данным Д. М. Федотова, у других проводящих зиму в спячке клопов эти резервы в кишечнике отсутствуют.

Весьма существенным и характерным изменением, происходящим во время спячки, является уменьшение содержания воды в теле насекомых. Так, по данным Бэкстона, содержание воды в теле комаров с октября по март уменьшается от 1,76 до 1,33 мг (см. табл. 9). У других видов насекомых впадение в спячку сопровождается более значительным уменьшением количества воды в их теле. Бодин установил этот факт для кобылок (табл. 10).

Таблица 10

**Изменение содержания воды в теле личинок *Chortophaga viridifasciata* в течение зимней спячки в 1919 г. (по Бодину, 1921)**

Даты	Температура воздуха	Число исследованных кобылок	Содержание воды в ‰ к весу тела
10/X	от + 22° до + 25°	50	72,0
5/XI	+ 8°	15	69,4
19/XI	+ 7,5°	60	67,3
3/XII	0,0	50	65,2
22/XII	0,0	15	62,8

Точно так же уменьшение содержания воды в теле насекомых во время спячки было установлено Нелли Пэйн (1927) для личинок жуков-древоточцев (рис. 40).

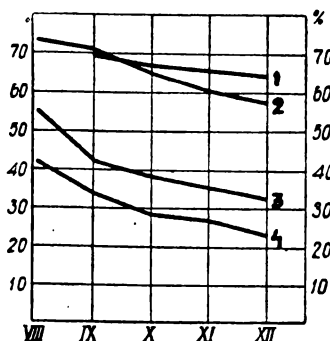


Рис. 40.

Изменение содержания воды в личинках жуков по сезонам (по Пэйн, 1927).

1 — *Popilla japonica*, 2 — *Dendroides canadensis*, 3 — *Synchroa punctata*, 4 — *Romaleum rufum*.

Эта потеря воды связана с испарением влаги насекомыми при дыхании. Необходимо отметить, что мы не можем точно указать истинную величину потери воды насекомыми за время спячки, так как происходящий во время спячки распад запасов жира в их организме сопровождается образованием некоторого количества так называемой «обменной» (метаболической) воды, которая частично возмещает потерю воды испарением. Кроме того, необходимо указать, что вычисление содержания воды в процентах к весу тела не всегда



может дать представление об уменьшении количества воды в теле насекомого к концу спячки, вследствие того, что насекомые за этот период сильно теряют в весе, за счет израсходования запаса жира. Так, например, по данным Бэкстона (см. табл. 9), содержание воды в теле зимующих комаров к марту падает от 1,76 до 1,33 мг. Но так как вес тела комаров за это время снизился от 3,26 до 2,05 мг, то при расчете в процентах мы получаем увеличение относительного содержания воды от 54,0 до 64,9%. Это 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. 39, 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, влияя на глубину спячки и интенсивность израсходования резервных веществ, влияют на смертность насекомых во время спячки. Данных по этому вопросу почти нет. Неизвестно, сколько времени можно держать в оцепенении при температурах близких 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 отличны.

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, по данным Бодина, личинки кобылок периодически просыпаются в теплые зимние дни и едят, в тех случаях, когда он помещал их на

зимовку без корма, все личинки погибали к весне. Самки комара — анофелеса в условиях Средней Азии, 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.

Так, Бэкстон (1936), исследуя 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  $+5^{\circ}$  до  $0^{\circ}$ , нашел 19 мая 1922 г., т. е. через 8,5 месяцев, 16 из них живыми. Точно так же Тифлов и Иофф (1931) содержали в погребе, без корма при температуре выше  $0^{\circ}$ , 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) 60,7%, а до 10 месяцев (300 дней) дожили 38,6% всех блох. Но совершенно очевидно, что важно знать не только максимальную продолжительность спячки отдельных насекомых данного вида, но главным образом то, какое количество насекомых из общего числа впавших в спячку доживает до весны. Этих данных по отношению к спячке при температуре выше  $0^{\circ}$  почти нет.

Некоторый материал, собранный по этому вопросу в условиях природы, не может быть использован, так как в этих естественных условиях смертность насекомых в спячке часто зависит от влияния температуры ниже  $0^{\circ}$ , от деятельности микроорганизмов (см. Иванов и Савченко, 1936) и многих других причин, не всегда поддающихся точному учету. Мы вернемся к этим данным о смертности насекомых во время зимовки от действия всей совокупности неблагоприятных факторов в природных условиях несколько позднее.

Из других моментов, имеющих большое значение для продолжительности жизни насекомых в спячке при температуре выше  $0^{\circ}$ , 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 более высоких

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.

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 IX была помещена в холодильник без корма, другая позднее на 10 дней и третья оставалась активной и получала корм до 1 X, т. е. в течение целого месяца. Температура воздуха в помещении, в котором содержались спящие насекомые, изменялась: с 1 IX по 1 X от  $+19^{\circ}$  до  $15,8^{\circ}$ , затем до 15 X понижалась постепенно до  $+5^{\circ}$  и с 15 X по 15 V колебалась от  $+5^{\circ}$  до  $0^{\circ}$ .

В этих опытах, 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%, те же, которые впали в оцепенение на 10 дней позднее, погибли на 87% и 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 их 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. Хотя у пчел, как уже это было указано ранее, продолжительность спячки зависит не от запаса жира, которого у пчел 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 большее количество 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 экз. 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.

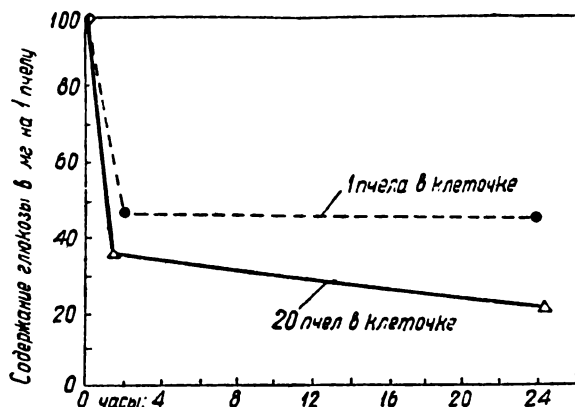


Рис. 41.

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

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. 41 изображает это изменение запаса сахара (меда) у пчел, сидящих поодиночке и группой, в течение одних суток.

Естественно, что вследствие этого и смертность пчел, сидящих группами и в одиночку резко разнится. Табл. 11 приводит данные этих опытов по изучению продолжительности жизни пчел в спячке при разной плотности.

Таблица 11

**Продолжительность жизни пчел в спячке при разной плотности (при +0,5°, +2°) (по Калабухову, 1933)**

Число пчел на 1 клетку	Число живых пчел по дням в % первоначально						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 согревание тела, замедляющее засыпание и ускоряющее трату запаса меда, резко уменьшает продолжительность 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, о спячке которых мы уже неоднократно упоминали, процесс роста останавливается 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 потому, что личинки, перенесенные в комнату, растут в течение всей зимы (рис. 42).

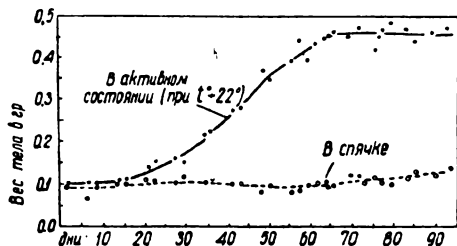


Рис. 42.

Остановки в росте в период спячки у кобылок *Chortophaga viridifasciata* (по Водину, 1923).

### Переохлаждение и замерзание насекомых

Изложив основные данные о явлениях спячки насекомых при температуре выше  $0^{\circ}$ , перейдем к особенностям оцепенения насекомых при температурах ниже  $0^{\circ}$ . Как это 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  $0^{\circ}$  наблюдается не всегда и происходит при вполне определенных и своеобразных условиях.

Изучение изменений температуры тела насекомых при охлаждении их ниже  $0^{\circ}$  вскрыло много интересных закономерностей. Впервые Бахметьев (1898) установил, что, если охлаждать насекомых ниже  $0^{\circ}$ , температура их тела вначале понижается до  $-5^{\circ}$ ,  $-9^{\circ}$ , а затем снова быстро повышается на несколько градусов, почти до  $0^{\circ}$  (рис. 43). И лишь затем начинается снова охлаждение насекомого до температур

холодильника. Это явление, кажущееся на первый взгляд странным, объясняется тем, что вначале — в первый период понижения температуры (см. рис. 43) 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 охлажде-

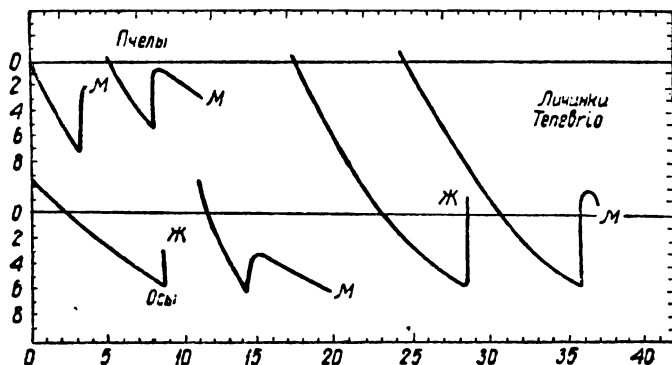


Рис. 43.

Изменение температуры тела насекомых при охлаждении ниже  $0^{\circ}$  (по Калабухову, 1933, 1934, 1935).

Ж — насекомое оживло, М — насекомое погибло.

ния жидкости при температуре ниже  $0^{\circ}$  без образования льда можно наблюдать на 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.

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. И этот процесс заморзания сопровождается выделением так называемой скрытой теплоты плавления, выделяемой при переходе воды в лед. Так как образование льда после переохлаждения происходит сразу во всех частях тела насекомого, выделившееся тепло повышает температуру тела насекомого на несколько градусов в течение нескольких секунд (см. рис. 43) и лишь вслед за этим насекомое начинает снова охлаждаться, что сопровождается на этот раз промерзанием тела насекомого. Но как показали наши исследования, пере-

охлаждение 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», можно избежать образования льда и держать насекомое в состоянии переохлаждения в течение любого периода времени.

На рис. 44 изображены кривые изменения температуры тела различных насекомых в состоянии такого длительного переохлаждения.

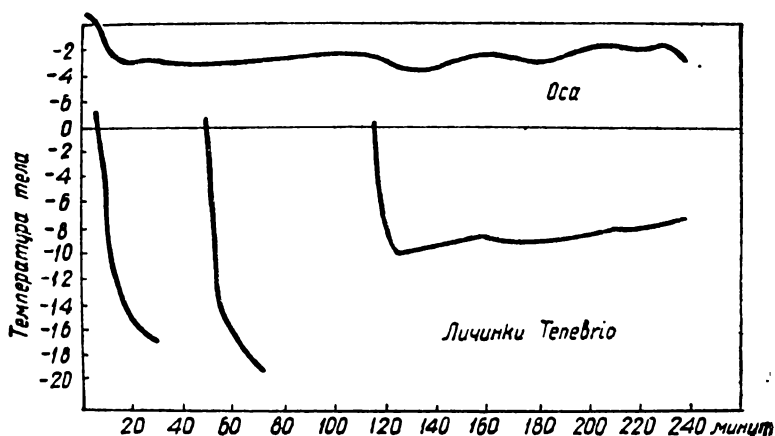


Рис. 44.

Длительное переохлаждение насекомых (по Калабухову, 1935).

Какова же минимальная температура, до которой можно охладить насекомых разных видов без образования льда в их теле. Табл. 12 содержит сводку данных по этому вопросу по отношению к целому ряду видов насекомых.

Данные табл. 12 говорят о том, что предельная температура переохлаждения весьма различна у разных насекомых. Специальные исследования ряда авторов (Бахметьев, 1901, Пэйн, 1927, Робинсон, 1928) установили зависимость температуры переохлаждения от физиологических особенностей 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  $-1,3^{\circ}$ — $-1,6^{\circ}$ . В связи с этим у одного и того же вида насекомых температура переохлаждения изменяется при измене-

Таблица 12

## Температура переохлаждения для разных видов насекомых

	Виды насекомых	Число исследований	Температура переохлаждения			А в т о р
			Минимальная	Максимальная	Средняя	
I. Бабочки						
1	Боярышница . . . . .	18	— 1,7 <sup>0</sup>	— 11,0 <sup>0</sup>	— 6,8	Бахметьев (1901)
2	Репница . . . . .	8	— 6,0 <sup>0</sup>	— 12,0 <sup>0</sup>	— 8,9	Бахметьев (1901)
3	Подалирий . . . . .	11	— 2,0 <sup>0</sup>	— 12,1 <sup>0</sup>	— 7,0	Бахметьев (1901)
4	Адмирал . . . . .	5	— 1,7 <sup>0</sup>	— 8,5 <sup>0</sup>	— 5,4	Бахметьев (1901)
5	Молочайныйбразжник	7	— 2,3 <sup>0</sup>	— 9,1 <sup>0</sup>	— 6,3	Бахметьев (1901)
6	Совка-гамма . . . . .	2	— 7,8 <sup>0</sup>	— 10,3 <sup>0</sup>	— 9,0	Бахметьев (1901)
7	Капустница . . . . .	4	— 6,7 <sup>0</sup>	— 7,9 <sup>0</sup>	— 7,3	Бахметьев (1934)
8	Луговой мотылек . (гусеницы)		— 3,5 <sup>0</sup>	— 30,0 <sup>0</sup>	—	Лозина-Лозинский (1933)
9	Кукурузный мотылек (гусеницы)	49	— 3,2 <sup>0</sup>	— 25,0 <sup>0</sup>	—	Лозина-Лозинский (1937)
II. Жуки						
1	Мучной жук . . . . .	200	— 1,5 <sup>0</sup>	— 6,0 <sup>0</sup>	— 4,5	Пэйн (1927)
2	Мучной жук . . . . . (личинки)	200	— 5,0 <sup>0</sup>	— 8,0 <sup>0</sup>	— 5,6	Пэйн (1927)
3	Зерновой долгоносик	200	— 2,2 <sup>0</sup>	— 14,0 <sup>0</sup>	— 6,0	Пэйн (1927)
4	Мучной хрущ . . . . .	2	— 5,8 <sup>0</sup>	— 7,9 <sup>0</sup>	— 6,8 <sup>0</sup>	Калабухов (1934)
5	Мучной хрущ . . . . . (личинки)	13	— 11,0 <sup>0</sup>	— 19,8 <sup>0</sup>	— 16,8 <sup>0</sup>	Калабухов (1934)
6	Древоточец <i>Oligo-</i> <i>merus</i> (личинки) .	12	— 11,8 <sup>0</sup>	— 16,1 <sup>0</sup>	— 12,6 <sup>0</sup>	Калабухов (1934)
7	Древоточец <i>Anobium</i> (личинки)	10	— 12,4 <sup>0</sup>	— 22,4 <sup>0</sup>	— 18,3 <sup>0</sup>	Калабухов (1936)
8	Бронзовка . . . . .	15	— 3,8 <sup>0</sup>	— 7,4 <sup>0</sup>	— 6,0 <sup>0</sup>	Бахметьев (1901)
9	Навозник . . . . .	2	— 6,5 <sup>0</sup>	— 6,6 <sup>0</sup>	— 6,55 <sup>0</sup>	Бахметьев (1901)
10	Жужелица <i>Carabus</i> .	1	—	—	— 2,8 <sup>0</sup>	Бахметьев (1901)
III. Двукрылые						
1	Муха комнатная . . (куколки)	10	—	—	— 12,12 <sup>0</sup>	Солт (1937)
IV. Перепончатокрылые						
1	Пчела . . . . .	21	— 1,0 <sup>0</sup>	— 9,2 <sup>0</sup>	— 3,6 <sup>0</sup>	Калабухов (1933)
2	Оса . . . . .	20	— 2,6 <sup>0</sup>	— 6,4 <sup>0</sup>	— 3,9 <sup>0</sup>	Калабухов (1934)
3	Шмель . . . . .	6	— 2,1 <sup>0</sup>	— 7,8 <sup>0</sup>	— 4,1 <sup>0</sup>	Калабухов (1934)
V. Кланы						
1	Травяной клоп . . . . .	25	— 3,7 <sup>0</sup>	— 9,45 <sup>0</sup>	— 7,68 <sup>0</sup>	Найт (1922)
2	Клоп <i>Leptocoris</i> . .	10	—	—	— 16,65 <sup>0</sup>	Солт (1937)



Таблица 13

Изменения точки переохлаждения и содержания воды в теле личинок *Synchroa ripicata* (по Пэйн)

	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI
Средняя температура переохлаждения . . .	— 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	—	—	—	—

нии 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 только после пробуждения (см. рис. 40). Как в связи с этим меняется температура переохлаждения можно судить по данным Пэйн (1927) для личинок жука древооточца (табл. 13).

Эти сезонные изменения температуры переохлаждения, определяющие различную холодостойкость насекомых в разное время года, наблюдаются обычно только у насекомых, выпадающих в зимнюю спячку, так, например, такие изменения наблюдались Пэйн для 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.).

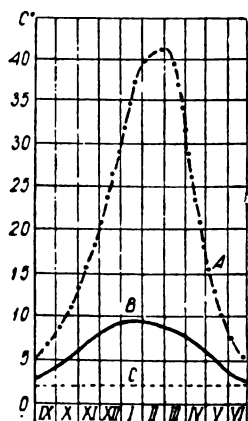


Рис. 45.

Изменение точки переохлаждения у насекомых по сезонам (по Пэйн, 1927).

А — личинки — *Dendroides canadensis*. В — *Popilla japonica*. С — водные насекомые.

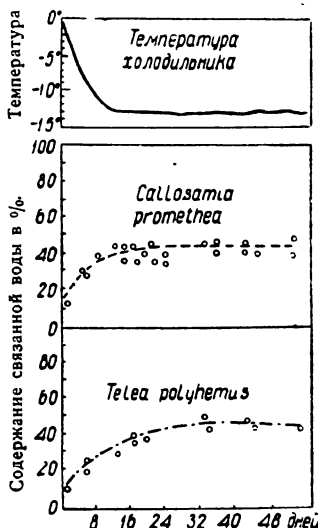


Рис. 46.

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

Рис. 45 изображает это 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. По исследованиям американского энтомолога Робинсона (1926), часть воды в теле насекомых нахо-

дится в соединении с коллоидными, в частности, повидимому, с белковыми веществами. Эта вода, соединенная с коллоидами, превращается в лед при температуре значительно более низкой, чем  $0^{\circ}$ , и поэтому, чем более 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. Робинзон (1928) произвел специальные опыты по этому вопросу с двумя бабочками. На рис. 46 изображено изменение количества связанной воды (в % к общему содержанию воды) у этих двух видов при постепенном охлаждении их от  $-1,5^{\circ}$  до  $-12,5^{\circ}$ .

Исследования Сахарова показали, что холодостойкость разных видов насекомых зависит также, повидимому, 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, запас жира у которых составляет 18,18—14,36% веса их тела, при  $t^0 -5,75^{\circ}$  образование льда не происходило совсем, а при  $t^0 -11,1^{\circ}$  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  $t^0 -5,75^{\circ}$  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 жидкость и тела в переохлажденном состоянии.

Оказалось, что простая дистиллированная вода, взятая в стеклянной пробирке в малом объеме, близком к объему тела насекомых ( $1\text{ см}^3$ ), не содержащая ни солей, ни белков,

влияющих на температуру переохлаждения, совершенно поразному переохлаждается в зависимости от температуры воздуха, т. е. от скорости охлаждения. На табл. 14 и рис. 47 приведены эти данные о зависимости температуры и длительности переохлаждения от температуры воздуха. Измерение температуры и в этих опытах производилось термоэлектрическим способом.

Эти данные говорят о том, что чем равномернее происходит охлаждение, тем более устойчивым и длительным будет состояние охлаждения и тем до более низкой температуры можно переохладить жидкости в теле животных. Если при температуре воздуха от  $-4,5^{\circ}$  до  $-7^{\circ}$ , температура переохлаждения выше чем при температуре воздуха от  $-7,5^{\circ}$  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. 47, выражая степень переохлаждения разностью между температурой воздуха и температурой переохлаждения, показывает более отчетливо эту зависимость, чем абсолютные цифры на табл. 14.<sup>1</sup>

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

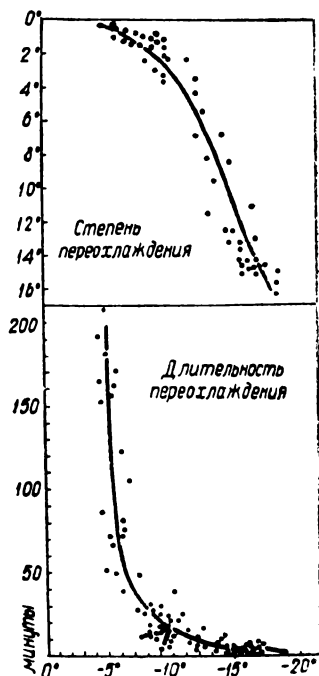


Рис. 47.

Зависимость степени переохлаждения воды от длительности и скорости охлаждения (по Калабухову, 1935).

<sup>1</sup> Граевский (1940) показал, что у мелких объектов (водных моллюсков) степень переохлаждения пропорциональна скорости охлаждения. Это различие бесспорно связано с разницей в размерах, не позволяющих крупным объектам при быстром охлаждении терять тепло равномерно.

Таблица 14

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

Температура воздуха	Число опытов	Скорость охлаждения отдельных опытов <sup>1</sup>	Число случаев		Длительность переохлаждения в минутах		Температура переохлаждения	
			переохлаждения без замерзания	переохлаждение с последующим замерзанием	минимум	максимум	минимум	максимум
от — 4,5° до — 7,0°	8	0,59°	7	1	156	210 <sup>2</sup>	— 2,83°	— 5,75°
от — 7,5° до — 9,7°	17	0,60°	3	14	4,5	105 <sup>3</sup>	— 1,35°	— 8,29°
от — 11,5° до — 15,0°	9	1,12°	—	9	1,0	10,0	— 1,35°	— 8,29°
от — 15,5° до — 17,5°	19	1,33	—	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 срока 210 мин. (3,5 час.).

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

суток. На рис. 44 изображены кривые температуры тела разных насекомых при таком длительном переохлаждении.

Если обратиться к данным об условиях зимовки насекомых в природе и вспомнить о том, что обычно они впадают в оцепенение при температуре воздуха от  $+10^{\circ}$  до  $+5^{\circ}$ , т. е. обычно еще задолго до начала первых заморозков, станет очевидным, что охлаждение их организма до температуры ниже  $0^{\circ}$  происходит весьма медленно в течение нескольких дней или даже еще больший срок. Таким образом создаются условия, наиболее благоприятные для переохлаждения жидкостей в их теле. Кроме того, убежища, в которых многие виды проводят период оцепенения, обычно расположены в таких местах, температура которых понижается сравнительно постепенно, вследствие плохой проводимости тепла (например, в почве), в пнях, в древесине деревьев. Вывод о том, что в естественных условиях насекомые, впадающие в зимнее оцепенение при понижении температуры воздуха ниже  $0^{\circ}$ , в огромном большинстве случаев переохлаждаются, имеет большое значение. Тем не менее среди биологов было весьма распространено представление о том, что насекомые промерзают в спячке полностью и тем не менее снова оживают весной.

П. И. Бахметьев также предполагал, что насекомые могут ожить после полного промерзания жидкостей в их теле. Но взгляды Бахметьева не были подтверждены дальнейшими исследованиями. В то время как этот автор утверждал, что насекомые могут оживать после полного затвердения жидкостей в их теле, целый ряд исследователей, изучивших 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 связана обычно 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

Т а б л и ц а 15  
Ожигание насекомых после переохлаждения и последующего заморзания (по Калабухову, 1933—1935).

Вид насекомого	Переохлаждение без заморзания					Заморзание после переохлаждения				
	Число насекомых	Минимальная t° тела	Продолжитель- ность пребыван. при t° ниже 0° в минутах	Ожи- ло	Умер- ло	Число насекомых	Минимальная t° тела	Продолжи- тельность пребывания при t° ниже 0° в минутах	Ожи- ло	Умер- ло
1. Пчела	6	— 1,20 — 3,70	1 — 12	6	—	8	— 1,0 — 2,60 — 3,00 — 7,30	0,7 — 1,5 0,5 — 3,0	3	5 8
2. Оса	4 3 4	— 0,60 — 3,90 — 3,20 — 4,20 — 2,50 — 3,60	8—30 35—95 150—330	4 3 4	— — —	9 —	— 1,20 — 9,50 —	2 — 15 —	—	9
3. Личинки жука— Tenebrio molitor L.	5 3 31 12	— 9,20 — 17,10 — 8,20 — 16,50 — 7,50 — 13,00 — 3,00 — 11,00	13—28 55—83 225—465 1320—2880	5 3 31 12	— — — —	9	— 7,60 — 15,00	1 — 14	—	9
4. Личинки жука— Anobium dome- sticum L.	3 2	— 7,80 — 11,00 — 7,20 — 8,9	8—36 160—176	3 2	— —	9 —	— 12,40 — 17,10 —	0,5—4 —	—	9 —

насекомых после длительного переохлаждения и замерзания и установил, что, если переохлаждение в течение до нескольких суток переносится насекомыми без всякого вреда, образование льда в течение 5—10 минут убивает их.

На табл. 15 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, повреждая в частности 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 истекшее десятилетие 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 гусеницы, пришел к выводу, что в то время, как первые два вида всегда погибают при образовании льда, диапаузирующие гусеницы кукурузного мотылька, садовой совки, яблоневой плодовой гусеницы и *Macrothylacia rubi* после температурного скачка и 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 могут переживать при температуре ниже  $0^{\circ}$  только в 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-й день погибло 5, а 2 закуклилось, на 13-й день погибли еще 8 и закуклилось 3 и спустя еще 3 дня погибли еще 3 гусеницы. О вероятных причинах этой способности переносить замерзание, которой обладают некоторые виды, мы будем говорить далее.

Крайне важный вывод был сделан Солтом (1936) о степени промерзания насекомых в разные периоды их охлаж-



дения. В то время, как ранее считалось, что происходящее одновременно с «температурным скачком» образование льда приводит к затвердению тканей, Солт установил, 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 П. И. Бахметьев.

Наконец, крайне интересные данные получаем о роли контактной влажности для замерзания и гибели насекомых при температуре ниже  $0^{\circ}$ . В то время как ряд видов, как это установил также Ходсон (1936), благодаря хорошо изолирующим плотным или пушистым покровам, могут оставаться в переохлажденном состоянии при их смачивании водой, другие, переохлаждаясь до низкой температуры, в сухом состоянии, легко замерзают при их увлажнении. В результате этого зависимость между влажностью субстрата, в котором зимуют насекомые, и их смертностью в спячке носит сезонный характер: низкая влажность неблагоприятна, затрудняя оживание весной, а более высокая влечет за собой гибель от замерзания (рис. 48).

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 в организме насекомых

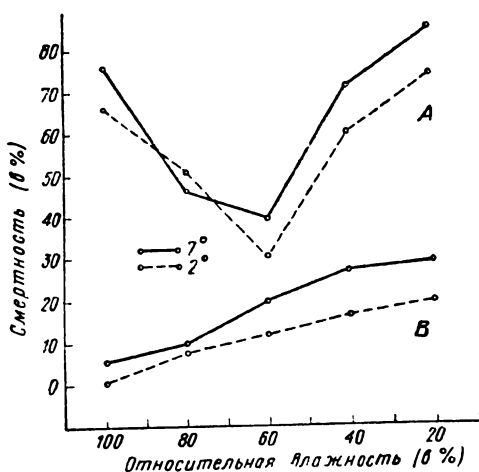


Рис. 48.

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  $+2^{\circ}$  и  $+7^{\circ}$  в течение 15 дней).

физиологические процессы сильно замедлены, но тем не менее они 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 в течение 2 часов (т. е. после впадения в оцепенение) и спустя 20 часов, автор этой книги установил, что содержание меда в их теле за этот срок понизилось от 4,63 мг на 1 пчелу до 3,87 мг или на 17% (Калабухов, 1933). Точно так же было установлено, что личинки жука чернотелки потребляют кислород в состоянии переохлаждения при температуре  $-1,5^{\circ}$  до  $-10,0^{\circ}$ . Для сравнения на рис. 49 приведено также несколько определений, произведенных при температуре выше  $0^{\circ}$ .

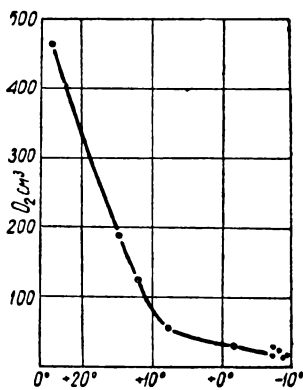


Рис. 49.

Потребление кислорода личинками мучного жука при низкой температуре на 1 кг веса в час (по Калабухову, 1934).

Мы видим, что даже при температуре  $-10^{\circ}$ , личинки дышат, хотя интенсивность газообмена весьма замедлена по сравнению с температурой выше  $0^{\circ}$ .

Кожанчиков (1935) повторил этот опыт с гусеницами двух видов бабочек — лугового и кукурузного мотылька и установил и для этих насекомых, что при температуре  $-6^{\circ}$  до  $-12^{\circ}$  газообмен происходит (табл. 16).

Таблица 16

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

Температура	Потребление кислорода	
	в мм³ на 1 г живого веса в 1 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  $-4,6^{\circ}$  до  $-10^{\circ}$  (табл. 17).

Мы видим, что во всех этих случаях интенсивность процесса обмена веществ понижается при температуре ниже  $0^{\circ}$  в несколько раз по сравнению с состоянием оцепенения при температуре выше  $0^{\circ}$ , и в десятки раз по сравнению с активным состоянием. Это замедление физиологических процессов при переохлаждении позволяет насекомым весьма медленно расходовать запасы жира во время спячки, как это показали приведенные выше данные Сахарова и Бэкстона.

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. 17).

Таблица 17

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

Температура	Состояние	Потребление $O_2$ в $mm^3$ на 1 г в час.	
		<i>Mamestra</i> sp.	<i>Macrothylacia rubi</i>
$+12,0^{\circ} + 13,6^{\circ}$	Активные	10,59 ; 16,67	14,19 ; 20,87
$+ 7,8^{\circ} + 8^{\circ}$ $+ 0^{\circ} - 0,6^{\circ}$	Оцепенение	6,70 8,92	4,71 ; 6,92 2,63 ; 3,65
$- 4,6^{\circ}$	Переохлаждение	2,08	0,82 ; 0,86 ; 1,54
$- 4,6^{\circ}$ $- 10^{\circ}$	Замерзание	1,85 ; 1,97 0,36	1,01 ; 1,94 ; 2,30 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 вопрос, поставленный несколько ранее, о том, какая же часть насекомых из тех, которые впадают в спячку осенью, доживают благополучно до весны. Какова их смертность в спячке и от каких причин она зависит? К сожалению, данных по этому вопросу собрано

чрезвычайно мало и, кроме того, эти данные собраны по отношению к видам, 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 во время зимовки благополучно. В то же время жуки, воспитанные в условиях засушливого климата (штат Аризона), но перевезенные в Чикаго и зимующие в тех же условиях, что и жуки местного происхождения, погибают в большинстве, число переживших составляет не более 2,25—7,5%.

Бэрбер (1924) установил, что у гусениц кукурузного мотылька в условиях Северной Америки величина смертности во время спячки сильно 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 %
Пушистая травка . . . . .	„ „ 9,6% „ 10,9%
Спорыш (птичья гречиха) . . . . .	„ „ 0,4%
Кукуруза — верхняя часть стеблей . . . . .	„ „ 51 % „ 60 %
„ — средняя часть стеблей . . . . .	„ „ 19 % „ 26,5%
„ — нижняя часть стеблей . . . . .	„ „ 41 % „ 43 %

Интересные данные по этому вопросу были опубликованы американским энтомологом Гэйнисом (1935). Этот исследователь изучал, как переживает зиму в состоянии оцепенения большой хлопковый долгоносик, один из видов, сильно вредящий хлопку в Америке. Устанавливая на хлопковых полях очень большие садки со стенками из провололочной сетки (120×120×120 см), Гэйнис помещал в эти клетки сухую растительность (стебли хлопчатника, солому), на которых 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 Гэйнис помещал жуков в клетки в разные сроки, чтобы установить, какова их смертность при разной длительности спячки. Сроки впуска жуков в разные клетки менялись от 8 сентября до 3 декабря, интервалы между сроками начала опытов были в 7 дней. В табл. 18 сведены данные о числе жуков, оживших весной из спячки в зависимости от срока впадения в оцепенение.

Таблица 18

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

Срок начала спячки	Общее число жуков	Число ожив- ших весной	Процент переживания
1 — 15/IX	61 460	11	0,02
16 — 30/IX	73 779	261	0,35
1 — 15/ X	125 325	1531	1,22
16 — 31/ X	99 667	2405	2,41
1 — 15/XI	60 689	915	1,51
16 — 3/XII	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 опыте в этих условиях (в течение 15 лет), дожили до весны лишь 11, или 0,02%. Наибольшее число долгоносиков переживает, если впадение в спячку происходит в конце октября (2,41%). Впадение в оцепенение в ноябре, декабре сопровождается несколько повышенной смертностью, так как в это время происходят первые заморозки, которые более легко губят жуков, только впадших в спячку, чем находившихся в оцепенении уже несколько дней или недель и, так сказать, «закаленных» по отношению к действию холода (см. выше).

Таблица 19

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

Минимальные температуры зимы	Процент выживших долгоносиков	Год
— 17,0°	0,01	1929—30
— 10,0°	0,01	1924—25
— 12,0°	0,02	1927—28
— 11,0°	0,05	1925—26
— 17,5°	0,05	1917—18
— 12,5°	0,11	1923—24
— 9,0°	0,17	1916—17
— 13,0°	0,31	1918—19
— 8,0°	0,48	1919—20
— 6,0°	0,78	1928—29
— 9,0°	1,38	1920—21
— 7,0°	1,59	1922—23
— 5,5°	4,22	1921—22
— 7,0°	5,34	1931—31
— 7,0°	6,14	1915—16

Мы видим, что даже при оптимальных условиях при впадении в оцепенение в октябре процент переживания хлопковых долгоносиков весьма невелик (2,41%). Гэйнис 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. 19.

По данным Найта (1922) число травяных клопов, доживающих в спячке в естественных условиях до зимы, обычно также составляет не более 5% от числа впадающих в оцепенение осенью. Даже в оптимальных условиях, в опытах, 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%.

Смертность клопа-черепашки, по приведенным выше данным Д. М. Федотова, К. В. Арнольди и А. А. Передельского, также в зависимости от условий зимовки колеблется в крайне широких пределах: от 5 до 72%.

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. В частности, 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 самых 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 животные с понижением температуры воздуха до +8°—+10° плотно закрывают вход в ра-

ковину известковой крышечкой и впадают в спячку. Как известно, улитки относятся к моллюскам, имеющим легкие, что и позволяет наземным улиткам жить на суше в течение всей своей жизни.

По наблюдениям Баркова, пустой вначале спячки желудок 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  $+20^{\circ}$  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/XII	19—22/I
— $1,1^{\circ}$ — $1,25^{\circ}$	1,44 раз	1,40 раз
+ $0,15^{\circ}$ + $0,6^{\circ}$	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 Кюнклея (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. Если учесть, что вода составляет около 89% веса тела улитки, то эта потеря 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 могут находиться в состоянии переохлаждения. По данным Боденхеймера (1934), переохлаждение может происходить до температуры  $-8^{\circ}$ , но, как и у насекомых, эта способность к переохлаждению, в связи с другими изменениями, происходящими в организме, меняется по сезонам (табл. 20).

Таблица 20

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

Месяц	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, если известковые крышечки, закрывающие раковину, повреждены, улитки при охлаждении температуры ниже  $0^{\circ}$  погибают быстрее, чем с целой крышечкой.

Пробуждение из спячки, как это 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. Для пробуждения из спячки, повидимому, большую роль играет 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 равна от  $+15^{\circ}$  до  $+20^{\circ}$ , хотя, если их поместить в воздухе при той же температуре, пробуждение не происходит.

Некоторые данные по спячке водных моллюсков получены недавно Граевским (1940), Бэкером, Бойдом, Клэрком и Ронан (1942). Первый установил, что прудовики, катушки и лужанки при охлаждении их в воздухе переохлаждаются до  $-6,5^{\circ}$  (лужанки),  $-6,1^{\circ}$  (катушки) и  $-2,9^{\circ}$  (прудовики) без всякого вреда для них и могут в состоянии переохлаждения жить неопределенно долгое время. Образование льда — после температурного скачка при температуре от  $-1,5^{\circ}$  до  $-2^{\circ}$  переносятся моллюсками тоже в течение 30—60 мин. без вреда, так как очевидно, что при этой тем-



пературе замерзает лишь незначительная часть воды. Если же образование льда идет при температуре от  $-3^{\circ}$  до  $-3,5^{\circ}$ , только единичные экземпляры переносят замерзание в течение 1 часа. Все это заставило автора присоединиться к 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.

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 почти неизменно, понижаясь к ее концу всего на 2,5%.

Данных о явлениях, происходящих при впадении в оцепенение видов 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 *Nelodrilus* начинает замерзать при температуре тела от  $-0,3^{\circ}$  до  $-1,2^{\circ}$ , это отсутствие способности к переохлаждению, по-видимому, является основной причиной гибели червей при температуре ниже  $0^{\circ}$ .

В оцепенение при температуре ниже  $0^{\circ}$  впадают также 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 изучено также весьма мало, хотя эти животные в естественных условиях весьма 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  $0^{\circ}$ , но 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  $-4^{\circ}$  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 инфузорий, и прекраще-

ние вращательного движения вокруг оси тела происходило у разных экземпляров при разной температуре от  $-2,7^{\circ}$  до  $-14,2^{\circ}$ , причем у 10 из 11 наблюдаемых парамедий эта остановка происходила при температуре от  $-5,3^{\circ}$  и ниже, и у 8 экз. 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, также оказались весьма стойкими к охлаждению по исследованиям Метелкина (1927). 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 также 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  $-7,5^{\circ}$ . С м а р т (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 удастся установить 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, часто результаты бывают иными. Этот вопрос будет освещен несколько позднее, после того как будут изложены данные о явлениях зимней спячки у позвоночных, в которых паразитируют эти простейшие и бактерии.

Переходим к описанию явлений зимней спячки у позвоночных, не обладающих способностью поддерживать тем-

пературу 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, известно, что обычно рыбы впадают в состояние оцепенения при понижении температуры до  $+1^{\circ}$ ,  $-0^{\circ}$ . Они перестают двигаться, сильно замедляют движение плавниками и жабрами. 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 пища.

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 также 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, потом после оттаивания снова оживить ее. Но 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) и Лэйта (1938) показали, что образование льда во внутренних органах рыб всегда их убивает. Поэтому при постепенном обмерзании рыб в воде их возможно оживить снова только тогда, если 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. Оживание рыб наблюдается только при образовании льда в поверхностных слоях тела рыбы, когда температура ее тела падает не ниже, чем  $-0,1^{\circ}$ ,  $-0,3^{\circ}$ . В этом состоянии рыба кажется совершенно вмерзшей в лед, но, если разбить ледяную обо-

лочку, оказывается, что рыба не затвердела, а только обмерзла снаружи.

Опыты охлаждения рыб без воды в воздухе показали, что и в этом случае промерзание через 45 мин. — 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 заморзания ( $-0,1^{\circ}$  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, начинается снова понижение температуры ее тела (рис. 50). 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

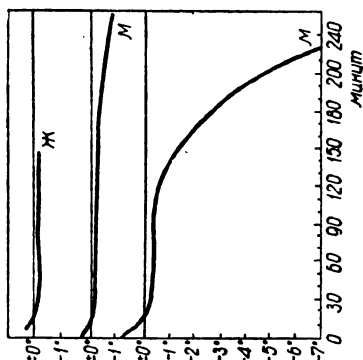


Рис. 50.

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

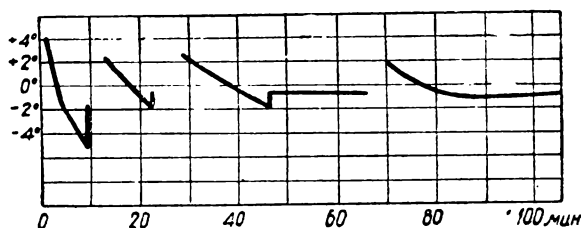


Рис. 51.

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).

тела рыбы. Только у мелких рыб размером менее 7 см нам удалось в ряде случаев получить переохлаждение на корот-

кий 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 К а л а б у х о в ы м и Н и к о л ь с к и м (1934) с рыбами разных размеров, охлаждавшимися в воздухе (рис. 51). Позднее Вейгманн (1936), охлаждая колюшек размером 4—6 см, также наблюдал у них

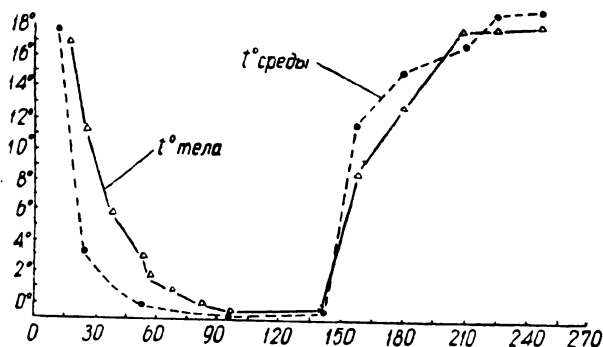


Рис. 52.

Изменения температуры тела травяной лягушки при изменении температуры среды (по Эйзенрауту, 1933).

переохлаждение до  $-1,5^{\circ}$ ,  $-3,2^{\circ}$ . Но во всех этих случаях охлаждения маленьких рыб, состояние переохлаждения удается получить лишь на короткий срок — на несколько минут. Длительное явление переживания при температуре ниже  $0^{\circ}$  возможно получить, 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—5 см, наполненную водой, им удалось подобно автору этой книги (см. табл. 14) переохладить жидкость до  $-2^{\circ}$ ,  $-3^{\circ}$ , а вместе с нею и рыб в течение 2 час. — 2 ч. 15 м., после чего они чувствовали себя вполне нормально.

О том, какие изменения происходят во время спячки в организме земноводных, мы знаем довольно много, отчасти потому, что лягушки, являясь одним из излюбленных объектов для биологических исследований, хорошо изучены и с физиологической стороны. 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, вызывает также быстрое охлаждение тела животного. На рис. 52 изображены кривые изменения температуры тела для нашей обыкновенной травяной лягушки при изменении температуры среды по данным Эйзен-траута (1933). Охлаждение тела лягушки или жабы до температуры  $+8^{\circ}$ ,  $+7^{\circ}$  и ниже вызывает у них состояние оцепенения. Животные делаются неподвижными, закрывают глаза и не реагируют на внешние воздействия. Понижение температуры также резко замедляет у них дыхание. Чиличча (1926) приводит следующие данные о числе дыхательных движений у жаб, лягушек и тритонов в состоянии спячки, пробуждения и бодрствования.

Таблица 21

**Замедление дыхания в спячке у земноводных (по Чиличча, 1926)**

Состояние	Месяц	Температура	Число дыханий в минуту		
			Лягушка	Жаба	Тритон
Бодрствование . . .	V	$+16^{\circ} + 19^{\circ}$	123	134	178
С п я ч к а . . . . .	III, I, II	$+5,5^{\circ} + 6^{\circ}$	73	61	127
Пробуждение . . .	II	$+9,5^{\circ} + 11^{\circ}$	81	119	170

Это сильное уменьшение числа дыханий и понижение температуры тела у земноводных в спячке в свою очередь связаны с резким замедлением процессов обмена веществ и в частности газообмена. Шульц (1876) приводит интересные данные об уменьшении выделения углекислоты у лягушек во время спячки (табл. 22).

Таблица 22

**Замедление выделения углекислоты у лягушки в спячке (по Шульцу, 1876)**

Температура воздуха . . . . .	25,5 <sup>0</sup>	14 <sup>0</sup>	6,1 <sup>0</sup>	0,8 <sup>0</sup>	0,0 <sup>0</sup>
Температура тела . . . . .	23,3 <sup>0</sup>	14,5 <sup>0</sup>	6,4 <sup>0</sup>	1,5 <sup>0</sup>	1,0 <sup>0</sup>
Выделение CO <sub>2</sub> в см <sup>3</sup> (на 1 кг веса тела в 1 час) . . . . .	86,75	43,03	34,17	7,50	4,31

О замедлении газообмена у животных в состоянии спячки можно также судить, определяя срок, в течение которого они выживают поставленные в условия, при которых они не могут получать кислород, т. е. по продолжительности

**Длительность выживания лягушек**

Температура тела . . . . .	29 <sup>0</sup>	26,5 <sup>0</sup>	21,1 <sup>0</sup>	18,5 <sup>0</sup>
Продолжительность жизни .	12 м.	45 м.	1 ч. 41 м.	2 ч. 18 м.
С о с т о я н и е	А к т и в н о е			

времени, в течение которого наступает удушье. Опыты такого рода с лягушками произвел Обер (1881) и получил при этом весьма интересные результаты.

У лягушки, как и у многих других 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 поэтому основную роль в дыхании лягушки играют все же легкие. Поэтому, если поместить лягушку в воду и препятствовать ей подняться к поверхности, чтобы захватить воздух, она умирает. Обер произвел такой опыт при разной температуре и определил, через какой промежуток времени наступала смерть. Полученные им данные сведены в табл. 23.

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 замедлены. 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 уже быть достаточным для сильно замедленных процессов окисления в организме животного. И, повидимому, в связи с этим при температуре  $+2^{\circ}$  так сильно увеличивается продолжительность жизни лягушки под водой. Повидимому, в этих условиях количество кислорода, поступающего через кожу, весьма близко к потребности в нем организма, хотя и не равно ему, так как через 8 суток ля-

Таблица 23

под водой (по Оберу, 1881)

15,5°	13,8°	11,8°	8°	6°	2°
3 ч. 02 м.	4 ч. 10 м.	8 ч.	23 ч. 03 м.	29 ч. 10 м.	192 ч. 20 м.
Активное			Спячка		

гушка гибнет от удушения. В естественных условиях при температуре воды, близкой к  $0^{\circ}$ , очевидно, обмен 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 также судить по изменениям 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. Но так как он периодически увлажнял землю в садке, в котором они сидели, можно предполагать, что картину затемняло поглощение воды поверхностью кожи животных. Хольцапфель (1937) показала, что в спячке лягушки (*Rana ripiens*) даже прибавляют в весе, именно 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  $0^{\circ}$ . 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, так же, как и у рыб, промерзание идет с поверхности, и лед образуется во внутренних частях позднее. Образование льда во внутренних органах убивает животное и поэтому промерзание всегда убивает лягушек и жаб. В связи с этим минимальная температура тела, при которой земноводные снова оживают, колеблется от  $-1,0^{\circ}$  до  $-1,4^{\circ}$  (см. 1-е изд., стр. 133).

Таким образом, не обладая способностью к переохлаждению, жабы и лягушки в противоположность многим видам беспозвоночных не могут переносить значительного понижения температуры воздуха ниже  $0^{\circ}$  и погибают при промерзании. Исходя из этих данных, понятно, что обычно они зимуют или в воде на дне водоемов (лягушки) или, если на земле, то в местах, где температура воздуха не падает ниже  $0^{\circ}$  (норы в земле — жабы). Следует указать, что, повидимому, некоторые виды земноводных все же обладают способ-

---

<sup>1</sup> Впервые Дональдсон и Шоэмакер (1900) установили, что при температуре около  $0^{\circ}$  у лягушек прекращается выделение воды почками и за счет ее поступления через кожу увеличивается вес и содержание воды в тканях органов.



ностью переохлаждаться. Несколько опытов, произведенных нами с тритонами, показали, что эти маленькие земноводные, если их обернуть в сухую вату, переохлаждаются до температуры  $-1,0^{\circ}$  до  $-1,5^{\circ}$  и 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, и молодые лягушки и жабы также могут переохлаждаться.

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

Во время спячки в организме земноводных происходит ряд изменений в органах размножения. По наблюдениям Фридмана (1898) и Мадетти (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 все же он достигает максимума 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 пресмыкающихся, имеется весьма 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  $+8^{\circ}$ ,  $+6^{\circ}$ . Температура у этих животных в активном состоянии во время движения или пищеварения обычно повышается на несколько градусов по сравнению с температурой 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 и в частности газообмен у пресмыкающихся во время спячки. О степени этого замедления можно судить по продолжительности жизни пресмыкающихся без притока кис-

лорода в опытах, произведенных Эдвардсом (1856), который погружал черепах и ящериц в воду при разной температуре (табл. 24).

Таблица 24

**Длительность выживания пресмыкающихся под водой  
(по Эдвардс, 1856)**

В и д	40°	30°	20°—25°	10°	0°
1. Серая ящерица . .	6 м.	42 м.	1 ч. 40 м.	2 ч. 03 м.	5 ч. 13 м.
2. Черепаха . . . . .	—	—	14 ч.	—	124 ч.
С о с т о я н и е	А к т и в н о е			С п я ч к а	

При охлаждении до температуры ниже 0° в теле пресмыкающихся, в противоположность рыбам и земноводным, может происходить переохлаждение без образования льда. Это

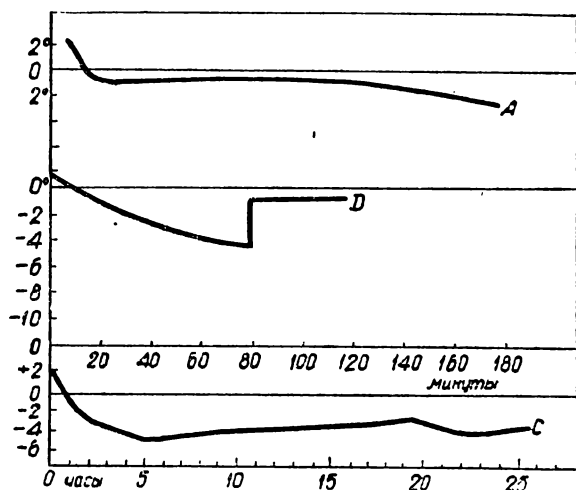


Рис. 53.

Изменения 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).

явление переохлаждения так же, как и у беспозвоночных, легче всего получить, охлаждая животных медленно и постепенно. Таким образом удастся переохладить пресмыкающихся до температуры —4°, —6° (см. табл. 25). При этом, производя охлаждение медленно и поддерживая темпера-

туру холодильника на уровне несколько более высоком, чем точка, при которой обычно начинается образование льда, сопровождаемое температурным скачком, удается поддерживать это состояние переохлаждения в течение нескольких часов и даже суток (Калабухов, 1934). В табл. 25 сведены некоторые данные о явлении переохлаждения пресмыкающихся.

На рис. 53 изображена кривая изменений температуры тела степной черепахи во время длительного переохлаждения в течение суток.

Таблица 25

**Переохлаждение пресмыкающихся**

В и д	Число экз.	Минимальная температура тела	Продолжительность переохлаждения	Автор
1. Ящерица степная	8	— 0,98°—1,54°	3 м. — 1 ч. 04 м.	Вейгманн (1929)
	6	— 2,05°—4,40°	2 м. — 1 ч. 48 м.	
2. Ящурка	3	— 3,1° — 3,5°	85 м. — 3 ч. 35 м.	Родионов (1938)
	4	— 4,0° — 7,8°	2 ч. — 3 ч. 30 м.	
3. Степная черепаха	9	— 4,4° — 5,5°	1 ч. 03 м. — 8 ч.	Калабухов (1934)
	10	— 2,6° — 5,3°	25 м. — 24 ч. 30 м.	

Ящерицы и черепахи, отогреты после пребывания в состоянии длительного переохлаждения без последующего заморзания, оживают; даже, когда охлаждение сопровождалось заморзанием (скачком — см. рис. 53), если отогреть животное через несколько минут после начала образования льда, оно оживает. Если же лед образовался в значительном количестве, животное умирает.

Таблица 26

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

№ по пор.	Вес в г	Потребление кислорода в см <sup>3</sup> на 1 кг веса в час						
		25°	10°	0°	—4°—4,5°	—5°	—6°	—7,8°
1	2,2	—	38	10	—	—	—	—
2	2,2	—	55	21	—	13	—	—
3	2,7	—	81	12	9	—	—	—
4	2,7	—	43	10	—	9	—	7
5	3,0	—	98	15	7	—	—	—
6	3,7	—	89	21	—	13	—	—
7	3,7	—	30	9	3	—	—	3
8	3,8	—	—	—	—	—	—	3
9	3,9	350	70	10	—	4	4	—
		350	63	13,5	6,3	0,7	4,0	4,2

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 переохлаждения ящурки (*Eremias*) потребляют кислород (табл. 26).

### **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 и млекопитающих, у которых в активном состоянии температура тела держится обычно на постоянном уровне, изменяясь в пределах 2—3 градусов — от  $+35^{\circ}$  до  $+38^{\circ}$ . 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 такими 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. 22 изображен в этой характерной позе колумбийский суслик, найденный во время спячки в норе.

Это глубокое оцепенение резко отличает состояние зимней спячки млекопитающих от их обычного сна, когда достаточно слегка дотронуться 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 — при этом у них резко понижается температура тела — они кажутся совершенно холодными даже 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  $0^{\circ}$ , полученных путем измерения температуры внутри прямой кишки.

Таблица 27

**Температура тела млекопитающих в спячке при температуре выше  $0^{\circ}$**

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

Впадение в спячку и понижение температуры тела у млекопитающих происходит обычно при понижении температуры воздуха ниже  $+11^{\circ}$ — $+10^{\circ}$ . В этих условиях — при температуре воздуха от  $+10^{\circ}$ ,  $+11^{\circ}$  до  $0^{\circ}$ , температура тела спящих зверьков обычно превышает температуру воздуха не более, чем на несколько градусов, в целом ряде случаев лишь на несколько десятых долей градуса. Приведем полученные нами данные измерений температуры тела 15 крапчатых сусликов во время спячки при разной температуре воздуха (Калабухов, 1926).

Таблица 28

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

Темпера- тура 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  $+4,9^{\circ}$  до  $+8,4^{\circ}$ , нашел, что у 40% зверьков температура тела превышала температуру воздуха менее чем на  $1^{\circ}$ , у 18% более чем на  $1^{\circ}$ , но менее чем на  $2^{\circ}$  и лишь у 32% более чем на  $2^{\circ}$ , но менее, чем на  $4^{\circ}$ .

Таким образом, у 68% зверьков разница температуры тела и температуры воздуха была менее, чем на  $2^{\circ}$ , и у всех

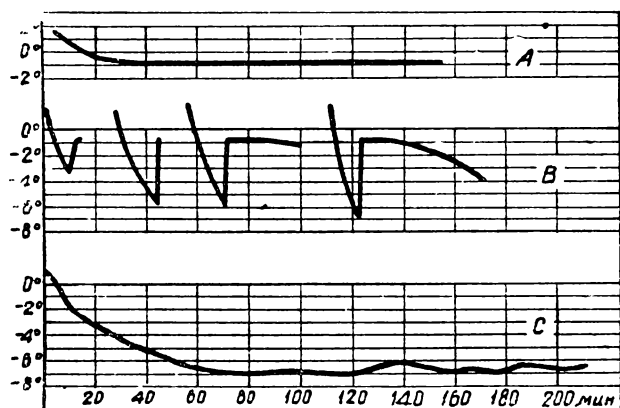


Рис. 54.

Изменения температуры тела летучих мышей рыжей вечерницы при охлаждении ниже  $0^{\circ}$ .

А — замерзание без переохлаждения. В — замерзание после переохлаждения. С — длительное переохлаждение (по Калабухову, 1933, 1935).

менее, чем на  $4^{\circ}$ . Эта зависимость температуры тела млекопитающих в спячке от температуры воздуха позволяет иногда охлаждать их до температуры ниже  $0^{\circ}$ .

Впервые Хорват (1881) наблюдал у сусликов понижение температуры тела до  $-0,2^{\circ}$ . Затем Бахметьев (1912) получил явление переохлаждения у летучих мышей. В опытах, проведенных нами в 1933—1935 г.г., охлаждение млекопитающих при температуре ниже  $0^{\circ}$  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  $-9^{\circ}$  до  $-15^{\circ}$  быстро и легко переохлаждаются до температуры от  $-3^{\circ}$  до  $-7,45^{\circ}$  и лишь затем у них происходит характерный «температурный скачок» вследствие начала образования льда (рис. 54). В противоположность этому

взрослые летучие мыши при той же температуре воздуха (от  $-9^{\circ}$  до  $-15^{\circ}$ ), после того, как температура их тела падала до  $-0,8^{\circ}$ ,  $-0,9^{\circ}$  не переохлаждались далее, а начинали сразу замерзать, как это происходит с рыбами или земноводными (см. стр. 109). Температура их тела оставалась при этом на уровне точки замерзания ( $-0,5^{\circ}$ ,  $-0,9^{\circ}$ ) в течение 2—3 часов и лишь затем, когда они промерзли внутри, начинала понижаться далее (см. рис. 54). Эти факты позволили предположить, что наличие шерсти у взрослых мышшей 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 мышшей производились уже не при столь низкой температуре воздуха, от  $-3^{\circ}$  до  $-7^{\circ}$ , причем во всех случаях температура холодильника постепенно в течение нескольких часов доводилась до этого минимума. При таком постепенном и медленном охлаждении взрослые летучие мыши могут быть переохлаждены до температуры тела  $-6,0^{\circ}$ ,  $-7,5^{\circ}$  (рис. 54). В табл. 29 сведены данные о температуре и длительности переохлаждения летучих мышшей разных видов и разного возраста.

Таблица 29

**Переохлаждение летучих мышшей (по Калабухову, 1933, 1935)**

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

Если поддерживать температуру воздуха несколько выше, чем температура, при которой обычно начинается образование льда и происходит «температурный скачок», можно сохранять зверьков в состоянии переохлаждения при температуре тела  $-5^{\circ}$ ,  $-7^{\circ}$  в течение нескольких суток (см. рис. 54). 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 гибель, хотя при этом и не имеет место образование льда (см. далее Калабухов, 1933, Мурыгин, 1937). Наконец, иногда температура воздуха ниже  $0^{\circ}$ ,

особенно в тех случаях, когда охлаждение происходит быстро, вызывает пробуждение спящих животных. Этот факт был установлен рядом авторов (Барков, Хорват, Валентин, Дюбуа). 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, установил, что при этом просыпаются не все зверьки, часть из них продолжает находиться в спячке. Эта способность пробуждаться и согреться 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 дыханий резко падает.

Табл. 30, содержащая данные о числе дыханий у разных видов млекопитающих в активном состоянии и в спячке, иллюстрирует эту зависимость.

Таблица 30

**Число дыханий у млекопитающих в спячке**

В и д	Состояние	Температура тела	Дыханий в 1 мин.	А в т о р
1. Сурок . . . . .	активное спячка	33—36,2 <sup>0</sup> 11,6 <sup>0</sup>	20—24 2—3	Дюбуа (1896)
2. Хомяк . . . . .	активное спячка	36,2 <sup>0</sup> 5 <sup>0</sup>	32 8	Барков (1896)
3. Суслик . . . . .	активное спячка	35—38 <sup>0</sup> 13,4—2,8 <sup>0</sup>	100—360 15—1	Джонсон (1928)
4. Еж . . . . .	активное спячка		50 4—5	Барков (1896)
5. Летучая мышь .	активное спячка		96 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 дыхания следуют одно за другим непрерывно. 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  $+34,0^{\circ}$  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 изменяется соотношение между количеством потребляемого кислорода и выделенной углекислоты (1-е изд., стр. 144). Сурки, по данным Валентина, потребляют в спячке 41 раз меньше кислорода, чем в активном состоянии и выделяют углекислоты в 75 раз меньше. Это неодинаковое уменьшение в 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 ( $\text{см}^3$ ) или так называемый «дыхательный коэффициент» равен 0,44, в то время как в активном состоянии при температуре тела  $+34^{\circ}$ , этот показатель равен 0,69.



Рис. 55.  
Рафаэль Дюбуа (1849—1929) — автор монографии по спячке млекопитающих, опубликованной 50 лет назад (1896).

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 сони 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 тщательно проведенных и остроумно поставленных опытах с американским видом сурка показали, что это уменьшение выделения углекислоты связано с ее удержанием плазмой крови и тканевыми жидкостями при низкой температуре тела. Процессы же окисления в спячке у них так же, как и в активном состоянии при голодании происходят за счет полного сгорания запасов жира и истинный дыхательный коэффициент при этом равен 0,70—0,71.

Кроме того, Бенедикт и Ли показали несовершенство методики прежних авторов, изучавших дыхательный коэффициент в спячке и применявших для этой цели респираторные камеры с водой, также поглощающие углекислоту при низкой температуре.

Однако 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:

Активные сурки на 1000 г печени содержит 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*

О замедлении процесса газообмена у млекопитающих в спячке можно также судить по продолжительности их выживания без притока кислорода. Уже Маршалл Хэлл (Marshall Hall, 1832) отметил, что летучие мыши и ежи в бодрствующем состоянии, будучи опущены 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

\* Очевидно, это накопление гликогена в печени связано с перераспределением запасов этого углевода, содержащегося также в мышцах.

в течение 22—29 минут. Ряд авторов в дальнейшем подтвердил эти наблюдения.

Мы убедились, что у млекопитающих в состоянии спячки физиологические процессы и, в частности, обмен веществ не прекращаются полностью, а только сильно замедляются. Очевидно, что так как зверьки в спячке не принимают пищи, 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. Эта потеря в весе происходит в основном за счет тех запасов жира, которые накапливаются с осени у всех видов млекопитающих, впадающих в спячку. О величине этого запаса жира можно судить по данным взвешивания малых сусликов перед спячкой, произведенных в степях Предкавказья (Калабухов и Раевский, 1934). В то время как 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, 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 в большинстве случаев равен 230—260 г. Точно так же перед спячкой накапливается запас жира у самок и у молодых сусликов. Таким образом, суслики этого вида перед спячкой прибавляют в весе, примерно, на 80—100 г, причем прибавление в весе происходит почти исключительно за счет жира, который в дальнейшем обеспечивает существование зверьков в спячке в течение 6—7 месяцев. 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 взрослый самец ежа увеличился в весе с 1 апреля до 2 июля (т. е. за 92 дня) от 510 до 1310 г, т. е. до 256% своего первоначального веса, взрослая самка с 1 IV по 8 VII (т. е. за 100 дней) от 640 до 1165 г, т. е. до 182% своего первоначального веса. Дубинин и Лешкович (1945) приводят интересные данные определения количества жира в разные периоды у тарбаганов (табл. 31).

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 у животных, впа-

дающих в спячку. Но дальнейшие исследования показали, что эта железа, расположенная близ позвоночника и дающая отростки на спинную и переднюю часть грудной клетки, представляет собой соединительно-тканную губчатую массу, которая заполнена жиром. Повидимому, это образование представляет собой дополнительный запас жира, увеличивающийся весной и уменьшающийся осенью, расположенный вокруг так наз. зубной железы (Расмуссен, 1916).

Таблица 31

**Жировые резервы у тарбаганов перед спячкой (по Дубинину и Лешковичу, 1945) (в процентах 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 .									
1-я половина	—	—	—	—	—	—	18,3	32,8	24,9
Сентябрь .									
2-я половина	8,3	20,1	15,5	11,8	25,4	20,2	14,4	35,6	26,0
Октябрь . .	—	—	—	15,3	27,8	21,2	—	—	—

Как же расходуются эти запасы жира во время спячки? О постепенной трате этих резервов можно судить прежде всего по падению в весе 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. В табл. 32 сведены данные о потере в весе за время спячки для некоторых видов.

## Изменение в весе во время спячки

В и д	Продолжительность спячки в днях	Потеря в весе в %	А в т о р
1. Сурок . . . . .	163	35	Валентин (1857)
2. Суслик . . . . .	156	от 37 до 49	Джонсон (1928)
3. Еж . . . . .	127	31,2	Камюс и Глей (1901)
4. Летучая мышь . . . . .	162	33,5	

При этом потеря в весе происходит не только за счет жира, но и отчасти вследствие израсходования некоторых других запасов, содержащихся в других органах. Так, по исследованиям Валентина (1857), сравнивавшего относительный вес разных тканей и органов сурка после спячки с данными, полученными при взвешивании органов других сурков перед спячкой, пришел к выводу, что за время спячки потеря в весе разных тканей и органов идет так:

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 обычно не успевают за время спячки израсходовать эти резервы полностью. Впервые Радде (1857) отметил, что сибирские сурки при пробуждении из спячки имеют еще настолько много жира, что охотники ловят их специально из-за жира. Точно так же довольно большое количество жира остается к весне у сусликов, хомяков и ежей.

Как это 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), но прибавление в весе на 0,1—0,15% веса тела 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 (см. стр. 123—124).

На самом деле 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 помещения сурков под колокол, где стоял стаканчик с серной кислотой, поглощавшей пары воды.

Из других изменений, происходящих в организме млекопитающих в состоянии спячки, необходимо отметить резкое замедление сердцебиения. На табл. 33 сведены данные о числе сердцебиений в состоянии спячки у млекопитающих разных видов и при разной температуре тела.

Таблица 33

**Число сердцебиений у млекопитающих в активном состоянии и спячке**

В и д	Состояние	Температура тела	Число сердцебиений в минуту	Автор
1. Сурок . . . . .	активное спячка	33—37° 3—11°	88—140 3—15	Любуа (1896)
2. Суслик . . . . .	активное спячка	35—37,8° 5—9°	100—350 5—19	Джонсон (1928)
3. Хомяк . . . . .	активное спячка	36—38° 5—7°	150—200 12—15	Барков (1895)
4. Летучая мышь . .	активное спячка	37—3° 4—1°	420 16	Калабухов (1935)
	Переохлад.	—4,33°	8,5	

На рис. 56 даны записи сердцебиений у сурков в спячке и в бодрствующем состоянии, произведенные Эндрес, Мэтьюс и Тейлор (1930). Мы видим, что число ударов сердца в состоянии спячки уменьшается в десятки раз, но тем не менее даже при температурах, близких к 0°, и температуре ниже 0° в состоянии переохлаждения (см. данные о летучей мыши), сердце не останавливается полностью. Изменения, происходящие в организме млекопитающих в состоянии спячки, отражаются также на составе их крови. Изменения в обмене веществ и понижение температуры тела вызывают прежде всего повышение содержания углекислоты в крови. При этом в то же время количество кислорода остается почти постоянным. Приведем данные, иллюстрирующие эту закономерность.

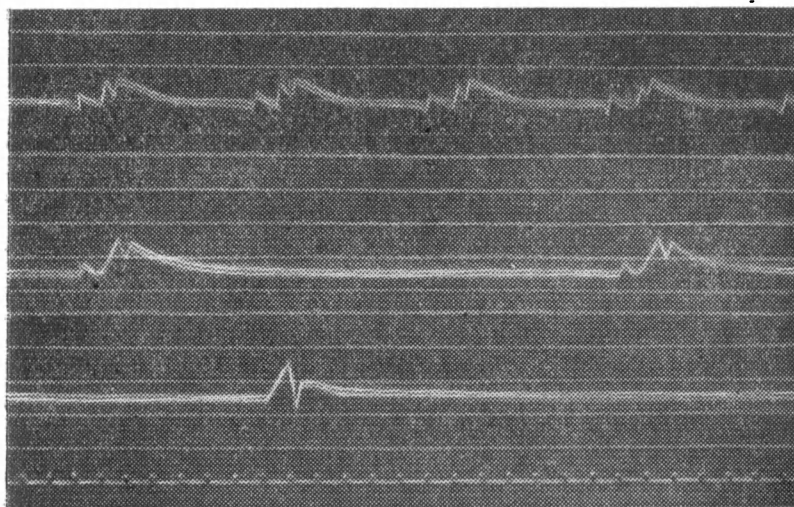


Рис. 56.

Изменение числа сердцебиений у сурков во время спячки (по Эндрес,

Мэтьюс, Тейлор и Дэле, 1930):

наверху при температуре тела 25,2°

посреди " " " 17,0°

внизу " " " 16°

отметчик времени 1,5 сек.

Таблица 34

**Содержание газов в крови у млекопитающих в спячке**

Вид	Состояние	Температура тела	100 см³ крови содержат газа в см³		Автор
			O₂	CO₂	
1. 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	
2. 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	

Это увеличение содержания углекислоты в крови связано, повидимому, с тем, что выделение углекислоты из крови, когда та притекает к легким, при понижении температуры тела происходит значительно слабее, чем в активном состоянии, и поэтому кровь поступает снова в кровообращение с большим запасом углекислоты. Эта задержка угле-

кислоты в крови связана также с отмеченным выше уменьшением соотношения между количеством выделенной углекислоты и поглощенного кислорода — так наз. «дыхательным коэффициентом» (см. Бенедикт и Ли, 1938).

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  $35^{\circ}$  до  $35,6^{\circ}$  на 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, то это 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 крапчатых сусликов содержание сахара (глюкозы) в крови, которое в активном состоянии составляет от 145 до 209 мг на 100 см<sup>3</sup> крови, также падало во время длительной спячки до 24—89 мг<sup>1</sup>.

В спячке происходят также незначительные изменения в содержании гемоглобина и красных кровяных телец в крови. Число белых кровяных телец — лейкоцитов, в противоположность этому, резко уменьшается. По исследованиям Расмуссена (1916) у американских сурков их число падает от (в среднем) 12.180 на 1 см<sup>3</sup> крови у активных до 5955 у спящих. При этом уменьшение абсолютного числа лейкоцитов сопровождается также изменением в соотношении числа разных форм лейкоцитов, в частности, изменяется относительное количество лимфоцитов — мелких клеток (Расмуссен, 1916; Руднев, 1934).

Во время спячки в организме млекопитающих наблюдаются также своеобразные изменения в половых железах.

Исследования, произведенные над сурками и сусликами, установили, что вслед за окончанием периода размножения, т. е. 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 развитыми семенниками, опущенными в мошонку, в которых происходит интенсив-

<sup>1</sup> 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 %.



ный сперматогенез. Таким образом, во время спячки семенники снова возвращаются в активное состояние. Расмуссен (Rasmussen, 1917) и Шоу (Shaw, 1926) детально проследили это удивительное явление развития половых желез во время оцепенения у американских сурков и колумбийских сусликов и установили, что образование сперматозоидов и увеличение размеров семенников начинается уже с первых недель спячки. Так, в первые дни после пробуждения железы достигают состояния максимальной активности. Об этих изменениях можно судить по размерам семенников в разные сезоны (табл. 35).

Таблица 35

**Изменение размера семенников по сезонам (для сурков — вес в % к весу тела без кишечника и желудка, для сусликов — ширина и длина в мм)**

Вид	П е р и о д ы				Автор
	перед спячкой (VIII—X)	спячка (XI—I)	пробуждение (II—III)	после пробуждения (III—V)	
1. Сурок . .	0,15 — 0,20	0,22—0,45	—	0,79 — 1,32	Расмуссен (1917)
2. Суслик .	8,5 × 14,5	10 × 18	13,6 × 24,3	11 × 21,5	Шоу (1926)

Мы видим, что у сусликов период максимального увеличения в размере 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 сусликов Шоу также наблюдал во время спячки постепенную подготовку к процессу размножения — увеличение в размерах матки.

В противоположность этому у ежей, по наблюдениям Маршалля (1911), во время спячки зимой происходит остановка развития сперматозоидов 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.

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 оплодотворяются сперматозоидами и начинают развиваться. Подроб-

ное описание условий переживания сперматозоидов в организме самки во время спячки дал недавно 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. Эта жидкость содержит также питательные вещества, которые потребляются сперматозоидами.

В частности, основным питанием для сперматозоидов в спячке является гликоген, который начинает накапливаться в эпителии стенок матки после спаривания. Низкая температура тела и густая консистенция жидкости, в которой сохраняются сперматозоиды, создают условия, необходимые для их длительного переживания, а запас гликогена в стенках матки обеспечивает тот минимальный уровень обмена веществ, который необходим для сохранения клеток в живом состоянии. Весной, во время овуляции, жидкость, находящаяся в фолликулах, окружающих яйцеклетки, разбавляет слизь, в которой находится сперма, и сперматозоиды, оживая, начинают двигаться 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 2 исключения из этой закономерности, у двух южных видов летучих мышей (южно-европейской и американской) спаривание происходит весной после пробуждения.

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.

Интересные данные были получены 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 микро-

организм окажется более активен, может погибнуть хозяин. Материалов по этому вопросу пока собрано еще очень мало.

Опыты изучения действия охлаждения на животных, зараженных какой-либо инфекционной болезнью, были проведены впервые с сурками, которых заражали чумой после впадения их в спячку. Было установлено, что у впавших 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 также чумная палочка не распространяется во время спячки в организме грызуна, 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 грызунов, так как хотя микроб не размножается и не распространяется в теле сурка или суслика, но он и не исчезает из их организма, сохраняясь до периода пробуждения<sup>1</sup>. Но учитывая, что чумный микроб вообще довольно стоек к низкой температуре, можно было предположить и другой случай, когда охлаждение более отразится на микроорганизме, чем на животном, которое заражено им. Эта возможность открыла 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 и их заражали трипанозомами — паразитами из группы патогенных простейших, вызывающих в условиях тропической и экваториальной Африки смертельные заболевания людей и скота («сонная болезнь», «нагана»). Этот вид трипанозом вызывает, в частности, тяжелое заболевание у лошадей. У активных летучих мышей при температуре их 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, если взять их в тот период развития болезни, когда чи-

---

<sup>1</sup> Обострение в весенний период после пробуждения тарбаганов (*Marmota sibirica*) другой специфической для них формы пастереллеза в естественных условиях было недавно обнаружено Лешковичем и Дубининым (1944).

сло трипанозом в крови уже велико, но еще не достигло максимума, и перенести их в холодильник и держать их там при температуре воздуха от  $+3^{\circ}$  до  $+10^{\circ}$ , можно «вылечить» летучих мышей таким охлаждением. Беря ежедневно капелюшку крови из кровеносных сосудов на летательной перепонке спящих летучих мышей, мы наблюдали, как число трипанозом начинало уменьшаться и через несколько дней простейшие совсем исчезали из крови. При температуре воздуха от  $+10^{\circ}$  до  $+13^{\circ}$  или при температуре тела летучих мышей от  $+11^{\circ}$  до  $+15^{\circ}$  это освобождение организма от трипанозом происходило в течение 7—12 дней, а при температуре воздуха от  $+3^{\circ}$  до  $+4^{\circ}$  (при температуре тела мышей от  $+3,5^{\circ}$  до  $+5,6^{\circ}$ ) даже в течение 5 дней. Летучих мышей, освободившихся от инфекции, мы отогревали и после этого они жили у нас 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 момент начала спячки, погибли полностью.

Янелъ (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  $+10^{\circ}$  до  $+2^{\circ}$  в течение нескольких месяцев.

Повидимому, эта способность противодействовать микро-организмам в состоянии спячки развита у большинства видов впадающих в оцепенение животных, и эта особенность играет важную роль, сохраняя их от нападения микробов (Гайский, 1944).

### **Пробуждение млекопитающих**

Изложив данные об изменениях, происходящих в организме млекопитающих во время спячки, остановимся теперь на явлениях, которые сопровождают процесс пробуждения.

Пробуждение зверьков из оцепенения происходит обычно или от согревания или, наоборот, как это было уже отмечено раньше, после понижения температуры воздуха ниже  $0^{\circ}$ . Скорость пробуждения бывает различной, но обычно этот процесс происходит очень быстро. Пробуждаясь, животные начинают шевелиться и делать судорожные движения головой и ногами. Одновременно с этим начинается учащение дыхания и сердцебиения, которое во время пробуждения даже более учащено, чем в бодрствующем состоянии.

Так, например, Дюбуа наблюдал при пробуждении сурка следующие изменения в дыхании и сердцебиении (табл. 36).

Таблица 36

**Изменение числа дыханий и сердцебиений у сурка при пробуждении (по Дюбуа, 1896)**

Ч а с	Температура тела	Число дыханий в минуту	Число сердцебиений в минуту
2 ч. 15 м. . . . .	11,6	2	15
2 ч. 40 м. . . . .	12,6	12	34
3 ч. 00 м. . . . .	14,6	26	72
3 ч. 30 м. . . . .	18,6	36	140
4 ч. 00 м. . . . .	27,0	40	152
4 ч. 45 м. . . . .	31,2	32	140
5 ч. 15 м. . . . .	32,2	24	140
5 ч. 45 м. . . . .	33,0	20	140
На следующий день	36,2	16	88

Такого же рода учащение дыхания и сердцебиения при пробуждении сусликов, хомяков, сонь, ежей и летучих мышей наблюдали другие исследователи. Это учащенное дыхание приводит к резкому повышению интенсивности окислительных процессов в организме пробуждающихся животных. В частности, во время пробуждения почти полностью расходуется запас гликогена из печени, отложенный там во время спячки. В результате всех этих изменений в интенсивности физиологических процессов животные быстро согреваются. На табл. 37 приведены данные об изменении температуры тела при пробуждении у разных видов.

Таблица 37

**Изменение температуры тела во время пробуждения**

В и д	Температура тела		Продолжительность пробуждения	Скорость повышения температуры тела за 1 час	А в т о р
	в начале	в конце			
1. Сурок . . . . .	+ 7°	+36°	4 ч. 30 м.	6,4°	Дюбуа (1896)
2. Суслик . . . . . крякчатый	+ 3°	+30°	2 ч.	13,5°	Калабухов (1926)
3. Суслик . . . . . тринадцатиполосный	+10,3°	+31,0°	1 ч. 20 м.	15,4°	Джонсон (1928)
4. Летучая мышь . .	—	—	—	20°	Эдвардс (1829)

Мы видим, что чем больше животное, тем медленнее происходит повышение температуры тела при его пробуждении. Необходимо отметить, что при пробуждении температура

тела разных частей тела неодинакова. Дюбуа измерял температуру сурка во рту и в прямой кишке и впервые установил, что при пробуждении температура передней части тела повышается быстрее (рис. 57).

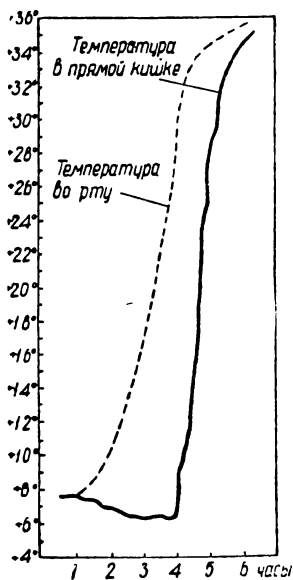


Рис. 57.

Изменения температуры у сурка в прямой кишке и во рту при пробуждении (по Дюбуа, 1896).

### 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, чем число зимоспящих видов, и так как большинство их является обитателями тропических и экваториальных стран, физиологических исследований явлений летней спячки почти не производилось. По этой причине данных 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. При этом вокруг их тела образуется оболочка, называемая цистой, которая изолирует организм от внешней среды и предохраняет его от неблагоприятных воздействий и, в частности, от дальнейшего полного высыхания. Процесс образования цист хорошо изучен у многих видов простейших, и он происходит у них, примерно, одинаково. При этом животные втягивают протоплазматические 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 случаях 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 в мхах и лишаях, переживает в состоянии цисты до 6 лет (Форэ-Фремие, 1910). Недавно подобное переживание в почве инфузории *Balan-tiophorus minutus* описал Уотсон (1943).

### **Оцепенение при высыхании кишечнополостных, червей и их яиц**

В сходных условиях переживают при высыхании яйца червей — коловраток и рачков. 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 и рачков обмен веществ и каковы другие физиологические изменения, происходящие при высушивании, до сих пор не установлено. Точно так же весьма мало сведений имеется об изменениях, происходящих в оцепенении, вызываемом высыханием у других беспозвоночных животных.

Лишь недавно Машталеру (1937, 1938, 1940) удалось экспериментально изучить это состояние у двух видов кишечнo-полостных — пресноводной гидры и морской актинии. Оставленные на стекле гидры в течение 60—90 мин. при 16° подсыхают, превращаясь в комочек, их щупальца плотно обвиваются вокруг тела. Если после этого кратковременного 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 дальше они находились без воды, тем более значительная часть их клеток разрушалась при оживлении.

### **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 открыто Гелеи (1930), было затем изучено более детально в лабораторных условиях. Оказалось, что безногие ли-

чинки этих насекомых, живущие на дне луж, могут подсыхать так, что по внешности они представляют высохшие комочки и в таком состоянии могут пребыть до 5,5 месяцев, оживая снова при помещении в воду. Но при этом оживают обычно не все насекомые, после 3 месяцев пребывания в подсушенном состоянии оживает снова 90%, а через 5,5 месяцев погибают все.

Что происходит в организме этих личинок и куколок при высушивании и, в частности, какое количество воды они при этом теряют до сих пор не установлено. Точно так же неизвестно, 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 личинки уже не оживают, даже если оно было кратковременным. Вот и все наши скудные сведения об этом единственном случае «летней спячки» у насекомых.

### **Высыхание усоногих рачков**

Точно так же весьма мало данных об особенностях летней спячки, наблюдающейся у некоторых ракообразных. Только для одного вида усоногого рачка «морского жолудя» это своеобразное явление изучено довольно детально (Монтеросо, 1933). Часть данных, относящихся к этому виду, — описание условий оцепенения при высыхании у «морских желудей» в естественной обстановке, была изложена в предыдущей главе.

Остановимся теперь на некоторых физиологических исследованиях, произведенных Монтеросо.

Впадение в оцепенение у «морских желудей» начинается после того, как они остаются без воды. 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 раковине влажную оболочку. Таким образом, они совершенно закрывают отверстие раковины и изолируют себя от внешней среды. Эта изоляция от внешних воздействий, по-видимому, настолько совершенна, что рачки почти не теряют влагу из своего организма, несмотря на то, что они в естественных условиях находятся днем под палящими лучами солнца. К сожалению, вопрос о том, в какой степени все же потеря влаги происходит, остался невыясненным. В этом состоянии оцепенения рачки дышат, потребляя кислород и



выделяя углекислоту. На начальных стадиях оцепенения, после пребывания на воздухе в течение 5—11 дней рачки потребляют в среднем 0,070 см<sup>3</sup> кислорода на 1 животное в течение 1 суток и выделяют 0,019 см<sup>3</sup> углекислоты. В активном состоянии они потребляют 0,179 см<sup>3</sup> кислорода и выделяют 0,024 см<sup>3</sup> СО<sub>2</sub>. 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 желуди» не погибали в течение долгого срока, будучи погружены в вазелиновое масло. Из 36 рачков, взятых в этот опыт, 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 желудям 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 желуди», но при более длительном пребывании на воздухе многие из них погибали.

На табл. 38 приведены данные о числе переживших рачков после опытов различной продолжительности.

Таблица 38

**Число оживших рачков после пребывания на воздухе**

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 усоногих. Об этой разнице в результате опытов можно судить по послед-

ним 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. 29). 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 прошлых и настоящем веках.

Отсылая читателя к подробному описанию этого явления в книге П. Ю. Шмидта «Анабиоз» (Биомедгиз, 1935), 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, 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 это 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 все же 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 своем теле, процессы обмена веществ должны происходить в их организме. Повидимому, в естественных условиях так обычно и бывает, полного высушивания не происходит, и животные в состоянии оцепене-

ния постепенно расходуют запасы питательных веществ, после чего гибнут. Это следует из данных Рихтерса (1906), в которых тихоходки оживали через 9, 15 и 22 месяца хранения их в сухом мхе, но не ожили через 30 месяцев. Точно 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%, начиная с 20-го месяца началась их быстрая гибель и через 22 месяца в пробах не было совсем живых тихоходок (рис. 58). Эти данные говорят о том, что в организме животных в высушенном состоянии и температуре  $-190^{\circ}$  происходили какие-то процессы, приведшие в конце концов к гибели тихоходок.

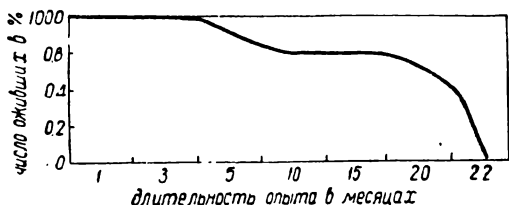


Рис. 58.

Отмирание тихоходок и коловраток при их хранении в сухом состоянии при  $-190^{\circ}$  (по Раму, 1924).

Примерно в таком же состоянии находятся наши сведения об оцепенении при высыхании двух групп червей — коловраток и угриц. Эти животные, так же как и тихоходки, в опытах целого ряда исследователей подвергались сильному высушиванию и действию низкой температуры. Но тем не менее, вопрос о том, насколько полное высушивание происходит в этих случаях и останавливаются ли в этом состоянии процессы обмена — остается открытым. Точно так же, как и тихоходки, после длительного хранения в подсушенном состоянии эти животные гибнут, и тем самым можно предполагать, что в их организме во время оцепенения все же происходят какие-то процессы, приводящие, в конце концов, к смерти.

Из других групп червей было изучено впадение в оцепенение при высыхании у пиявок, 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 бугорок, 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.

### **Летняя спячка моллюсков**

Хотя в естественных условиях, особенно в тропических и экваториальных странах летняя спячка наземных моллюсков — улиток и слизней весьма распространена, изучение изменений, происходящих в их организме в этом состоянии, никем не производилось. Но в своих лабораторных опытах Кюнкель (1916) показал, что улитки и слизи могут терять без всякого вреда для себя довольно большое количество воды. Как мы уже отмечали 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%. Необходимо отметить, что 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 не большое количество воды<sup>1</sup>.

Слизни, не имеющие раковины, предохраняющей их от высыхания, по исследованиям Кюнкеля, теряют воду значительно быстрее, и все же оживают после потери 60—80% воды, содержащейся в их теле (ср. Кэррик, 1939).

### **Летняя спячка рыб, земноводных и пресмыкающихся**

Если явление оцепенения при высыхании 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. Но те сведения об условиях нахождения оцепеневших жи-

---

<sup>1</sup> В Закавказьи мы собирали летом на сухих растениях улиток в спячке и оживляли их спустя 3 месяца простым смачиванием.

вотных, о длительности периода спячки и о ходе их пробуждения, которые приведены в предыдущей главе, говорят с определенностью, 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 протоптерус и лепидосирен, норки в земле, в которые прячутся земноводные и пресмыкающиеся, все эти приспособления защищают этих животных от потери значительной части 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  $+10^{\circ}$ ,  $+15^{\circ}$ , следует предполагать, 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 протоптерус 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 сусликов — малого и песчаного, и проследить некоторые особенности этого явления. 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  $+12^{\circ}$  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 издавать характерный для них свист и переставали есть. Затем они впадали в оцепенение, переставали двигаться и реагировать на внешние раздражения, лежали, свернувшись клубком и закрыв глаза. При этом у них так же, как и в зимней спячке

сильно замедлялось дыхание. В то время, как в бодрствующем состоянии спокойно сидящий малый суслик делает от 57 до 87 дыханий в одну минуту, в «летней спячке» дыхание замедлялось от 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°, а обычно на несколько десятых градуса. На рис. 59

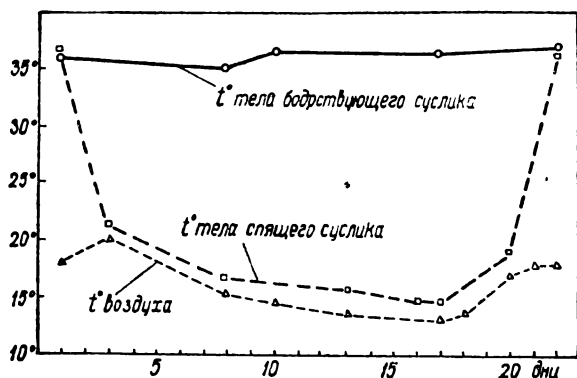


Рис. 59.

Изменения температуры тела у малых сусликов в летней спячке (по Калабухову, 1929).

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° при изменениях температуры помещения от +12° до +20,5°.

Естественно, что, так как температура тела животных в летней спячке значительно выше, чем в зимней, обмен веществ также происходит достаточно интенсивно. В связи с этим и падение в весе у спящих сусликов идет более быстро. Если в зимней спячке при температуре от +2° до +8° 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. Все же, 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, следует прийти к выводу, что это замедление интенсивности обмена все же значительно. Кривые падения в весе спящих и бодрствующих сусликов на рис. 60 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.

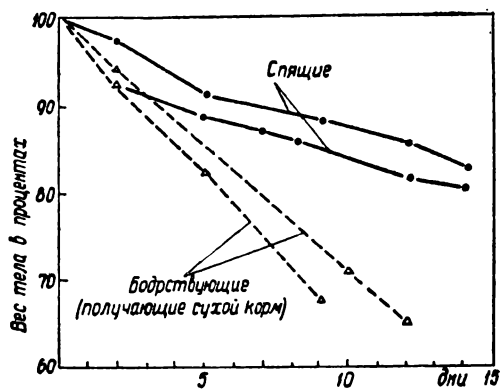


Рис. 60.

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  $12,7$ — $13,5^{\circ}$  (в одном случае от  $17^{\circ}$  до  $29,7^{\circ}$ , и в другом от  $21,5^{\circ}$  до  $35,0^{\circ}$ ).

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 не отличается существенно от зимней. В двух случаях найденные в своих норках самки тенреков лежали совершенно неподвижно с закрытыми глазами в позе, характерной для наших 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, повидимому, 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, но встали на ноги и реагировали на прикосновение. Через некоторое время они снова впали в оцепенение, но при этом дыхания были заметны, один из них дышал, примерно, 30 раз в минуту.

Подводя итог данным, изложенным в этой главе, мы должны прийти к выводу, 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 ли оно 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, 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 не наблюдается угнетение жизненных процессов в той или иной степени и во всех этих случаях это угнетение вызывается изменениями, происходящими во внешней среде. Эти два момента отличают 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, обозначает оживление, воскрешение. Этот термин был впервые предложен биологом В. Прейером (1873) по отношению к явлению оживания высушенных коловодок, тихоходок и угриц, о котором мы писали 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 прошлого и настоящего столетия.

Знаменитый французский физиолог Клод Бернар в своей книге «Жизненные явления общие животным и растениям» (1878), описывая оживление тихоходок, угриц и коловодок после высыхания, также считает, 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 «потенциальной 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» может служить примером полной остановки на время жизненных процессов, нашло отра-

жение в целом ряде работ современных исследователей (П. П. Лазарев, 1927, П. Сахаров, 1932, Клаус, 1932 и др.). Но данные, собранные за последние 20—25 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, так как 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 (1935) в его превосходной сводке по вопросу об «анабиозе» прийти к выводу о том, что «такого явления (оживания животных, превращенных в сплошной комок льда) вовсе не существует» («Анабиоз» — II изд., стр. 251). Со времени выхода монографии Шмидта и 1-го издания этой книги Лозина-Лозинскому (1937, 1942) и Солту (1936) удалось показать возможность переживания некоторых видов насекомых, преимущественно на стадии диапаузирующих 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. 17).

В отношении «анабиоза» при высыхании вопрос остается открытым до сих пор. опыты Рама (1922—1926) показали, что коловратки и тихоходки могут переживать в высушенном состоянии и при хранении их в течение многих месяцев при температуре —190° и даже некоторое время при —253°. Казалось бы, что 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 длительного хранения сохраняющихся в сухом состоянии и при температуре —190° коловраток и тихоходок (см. рис. 58) позволяет утверждать, что в теле этих животных в этих условиях происходят какие-то процессы, приводящие через не-

которое время к их смерти. Кроме того, очевидно, что в естественных условиях, т. е. при значительно менее совершенном высушивании и менее сильном охлаждении, которое удается получить только в лаборатории, жизненные процессы в организме этих животных, очевидно, еще менее замедлены. Все же пока точно не установлено, происходят ли 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». Также следует предполагать наличие остановки жизненных процессов у «витрифицированных» организмов (см. далее).

Следующим примером явлений такого 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 температурах, близких к  $0^{\circ}$  и ниже  $0^{\circ}$ , или сопровождается резким уменьшением содержания воды в организме, всегда жизненные процессы идут непрерывно, хотя они и очень замедлены. Поэтому всегда у животных, находящихся в спячке, происходит обмен веществ и всегда происходит трата запасов питательных веществ, накопленных перед спячкой. Эта особенность явлений спячки всегда будет резко отграничивать ее от состояния полной остановки жизненных процессов, которая должна быть характерной для состояния «анабиоза».

Необходимо отметить, что П. Ю. Шмидт в своей книге (1935) сделал попытку изменить смысл термина «анабиоз», включая в это понятие не только указанные выше группы явлений, отражающие первоначальное понятие об этом состоянии, но также явления зимней и летней спячки и так наз. «осмотического анабиоза» — оцепенения некоторых водных животных, сопровождаемого частичной потерей воды их телом при повышении концентрации солей в водоемах. Эта попытка является явно неудачной, так как представление об анабиозе, сложившееся в течение двухсот слишком лет и окончательно сформулированное в конце прошлого столетия рядом крупнейших физиологов и биоло-

гов (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 во время развития, особенно часто наблюдаемое у некоторых видов насекомых, отличается от явлений спячки тем, что оно происходит в определенные сроки или на определенных стадиях развития, вне зависимости от изменения внешних условий. Летняя и зимняя спячка, в противоположность этому, всегда вызывается изменением внешних условий. На этом основном отличии явлений спячки и диапаузы мы еще остановимся в следующей главе.

---

#### **IV. ВНЕШНИЕ ПРИЧИНЫ, ВЫЗЫВАЮЩИЕ СПЯЧКУ, И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЖИВОТНЫХ, ВПАДАЮЩИХ В ОЦЕПЕНЕНИЕ**

---

«И хотя она не следит за календарем,  
Она знает, когда расцветают цветы,  
И пробуждается к летней жизни,  
Когда запоют соловьи».

*Мэри Хауит*

Изложив в предыдущей главе данные о явлениях, происходящих в организме животных во время впадения в спячку, в период пребывания в ней и при пробуждении, постараемся теперь ознакомить читателя с внешними причинами, которые вызывают это состояние и влекут за собой пробуждение. Для впадения в зимнюю спячку основную роль играют две группы явлений, происходящих в среде, окружающей животных осенью. Для огромного большинства видов впадение в спячку вызывается понижением температуры внешней среды и для некоторых других — уменьшением количества или полным исчезновением корма.

##### **Температура среды**

Роль понижения температуры как важного фактора, вызывающего впадение животных в раннюю спячку, была установлена очень давно. Любое из животных, впадающих в естественных условиях в зимнюю спячку, во время летней активной жизни, будучи помещено при температуре от  $+10^{\circ}$  до  $0^{\circ}$  впадает в состояние спячки, которая ничем не отличается от оцепенения, наблюдающегося в зимнее время. Впервые известный естествоиспытатель Паллас (1778) доказал эту роль охлаждения, вызвав 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 впадать в оцепенение. Необходимо отметить, что если беспозвоночные впадают в оцепенение при любой температуре воздуха ниже чем  $+12^{\circ}$ ,  $+10^{\circ}$ , млекопитающие, впадающие в спячку, если их перенести в помещение, температура которого будет ниже  $0^{\circ}$ , даже 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, управляющие дыханием и тем самым вызывающие пробуждение. Кроме того, это явление пробуждения наблюдается не всегда, в других 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, так же как у беспозвоночных, рыб, земноводных и пресмыкающихся, вызывается действием низкой температуры<sup>1</sup>.

Предположения о том, что низкая температура является основной причиной зимней спячки, не опровергается также наличием летней спячки у многих видов животных. Удалось установить, что в каждом отдельном случае летней спячки, оцепенение вызывается новым фактором внешней среды, действующим и при высокой температуре — в частности или высыханием водоема или высыханием пищи. Существование этих других причин, вызывающих состояние оцепенения при сравнительно высокой температуре, таким образом не опровергает того, что при температуре ниже  $+12^{\circ}$ ,  $+10^{\circ}$  охлаждение вызывает спячку.

### **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, С и м п -

---

<sup>1</sup> Хольцапфель (1937) не удавалось в летние месяцы вызвать у лягушек, помещаемых при  $0^{\circ}$  и насыщенной влажности, глубокого оцепенения, подобного спячке, которая наблюдается в осенне-зимний период, потому что физиологические отличия «зимних» и «летних» лягушек, несомненно, влияют на реакцию организма на внешние воздействия (см. далее).

сон (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, получавших все время свежий корм, долго не впадали в спячку и находились в оцепенении в среднем всего в течение 13% периода 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, таким образом, на организмы 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, по видимому, встречается только у пресмыкающихся и млекопитающих. Наблюдения в природе показали, что высыхание растений, служащих пищей, вызывает летнюю спячку у растительноядных животных — именно у стпневых черепах и у многих видов сусликов в Северной Америке и в нашем Союзе (см., например, рис. 29). В 11 опытах, проведенных мною при температуре воздуха от  $+12^{\circ}$  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  $+10^{\circ}$  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 и Бертольд) наблюдали спячку у сонь 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, в опытах, проведенных с сусликами, оказалось, что для этих млекопитающих кормление сухим кормом вызывает спячку только при температуре ниже  $+22^{\circ}$ . В опытах, проведенных при температуре воздуха от  $+22^{\circ}$  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. 39.

Таблица 39

**Продолжительность пребывания малых сусликов, получавших сухой корм, в состоянии бодрствования и спячки при разной температуре**  
(по Калабухову, 1929)<sup>1</sup>

Состояние	Температура опытов		
	от $+12^{\circ}$ до $+16^{\circ}$	от $+16^{\circ}$ до $+22^{\circ}$	от $+22^{\circ}$ до $+28^{\circ}$
Бодрствование . . . . .	39 %	48 %	92%/о
Промежуточное состояние (вялость) .	16 %	35 %	8%/о
Спячка . . . . .	45 %	17 %	0%/о

Мы видим, что при температуре воздуха от  $+12^{\circ}$  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  $22^{\circ}$ — $28^{\circ}$  суслики вообще не засыпают. Поэтому продолжительность периода спячки при температуре  $+16^{\circ}$ ,  $+12^{\circ}$  была максимальной. Точно так

<sup>1</sup> Общая продолжительность опытов равна 100%.



же Уэд (Wade, 1930), ставя опыты кормления сусликов сухим кормом летом, не получил у них состояния спячки.

### 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), наблюдая 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. Недавно 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  $20^{\circ}$  ( $18^{\circ}$ — $12^{\circ}$ ); при более высокой температуре, приближающейся к зоне «теплового равновесия» суслика (около  $28^{\circ}$  — см. далее), вызвать спячку недостатком кислорода не удастся. Этот результат вполне понятен, учитывая данные Джелинео (1938) о том, что у сусликов в активном состоянии, как и у других гомойотермных животных, понижение температуры в определенных пределах (до  $+12^{\circ}$ ,  $+13^{\circ}$ ) вызывает увеличение потребления кислорода и теплообразования. Следует предполагать, что в опытах Джайа понижение температуры и недостаток кислорода лишь в сочетании влекли 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, спячка может быть вызвана у животных накоплением в окружающем их воздухе углекислоты. Дюбуа (Dubois, 1896), давая вдыхать суркам смесь воздуха, в котором 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, нужно предполагать, что эта причина имеет

в естественных условиях лишь второстепенное значение. Лишь для горных видов зимоспящих животных сочетание низкой температуры с пониженным давлением может быть важным фактором, влияющим на сроки их залегания в оцепенение.

### Свет

Среди других изменений во внешней среде, происходящих в естественных условиях по сезонам, несомненно, крайне важную роль в подготовке организма к спячке играет начинающееся со второй половины лета (с конца июня) сокращение продолжительности дня. Хорошо известно, что 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 — именно на гипофиз, гонадотропный гормон которого в свою очередь влияет на половые железы. В то же время, как установлено многочисленными исследованиями физиологов и эндокринологов, гипофиз регулирует и деятельность щитовидной железы, определяющей интенсивность обмена веществ и терморегуляцию.

Стир и Тейлор (1939) показали, например, что такие отличия «зимних» и «летних» лягушек, как верхний предел температуры для сердца ( $26^{\circ}$ — $27^{\circ}$  для «зимних» вместо  $35^{\circ}$  для «летних») можно изменить инъекциями последние экстракта гипофиза. Вызывая овуляцию, эти инъекции также повышают летальный порог для сердца «зимних» лягушек (*Rana fusca*) до  $31^{\circ}$ — $38^{\circ}$  так же, как это вызывает прямое введение тироксина. Таким образом, одно из основных отличий «зимних» и «летних» лягушек, приведшее Хольцапфель (1937) к выводу о независимости их циклики от внешних условий, объясняется, видимо, крайне просто. Прямых 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). Тем не менее его тщательные эксперименты, проведенные с сусликами, показали, что получавшие избыток пищи и затемняемые зверьки находились в спячке более долгое время, 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).

Экспериментальное изучение роли света, как одного из факторов, определяющих циклику зимоспящих животных, является несомненно насущной задачей ближайшего времени. Мы склонны 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.

### Диапауза и ее отличия от спячки

Заканчивая этот краткий 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, временная остановка развития, происходит вне зависимости от изменения внешних условий. Чтобы пояснить это основное и важное отличие этих двух явлений, приведем некоторые примеры.

Ряд видов насекомых зимует в стадии яйца, личинки или куколки. У некоторых из них эта зимовка, сопровождающаяся временной остановкой развития, представляет собой пример спячки, вызванный действием внешних условий. Если эти яйца или личинки с осени поместить в теплое помещение, они будут нормально расти и развиваться в течение зимы. Примером такой зависимости процесса развития от внешних условий может служить остановка зимой развития личинок кобылки *Chortophaga viridifasciata* (см. рис. 42). Но в других случаях, помещая яйца или личинок насекомых с осени

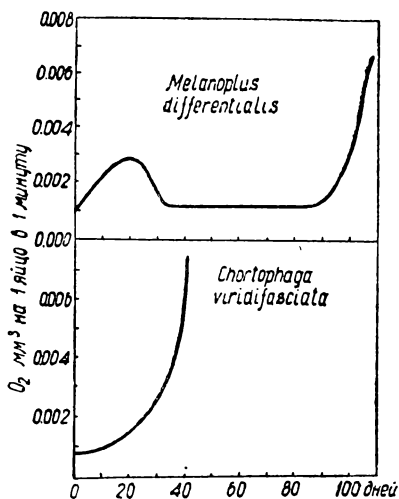


Рис. 61.

Потребление кислорода яйцами кобылок *Melanoplus differentialis* и *Chortophaga viridifasciata* при +25° (по Бодину, 1932).

в тепло, все же не удастся вызвать у них рост и продолжение развития. Примеры такого рода приводит Бодин (1932),

изучавший диапаузу у кобылки *Melanoplus differentialis* и у осы *Sceliphron caementarium*. Первый вид откладывает яйца в естественных условиях осенью и выход личинок из них наблюдается только весной. Если взять и поместить только что отложенные яйца при оптимальной для развития этих насекомых температуре ( $+25^{\circ}$ ), то в течение первых трех недель яйца развиваются, но затем развитие снова останавливается и только через 50—60 дней начинает продолжаться снова, оканчиваясь выходом личинки из яйца. Это удивительное явление остановки развития, несмотря на неизменность внешних условий, прекрасно отражают данные о потреблении кислорода яйцами *Melanoplus differentialis*, которое дает в своей статье Б о д и н (рис. 61).

Для сравнения нами дана также кривая потребления при развитии кислорода яйцами вида, не имеющего диапаузы — *Chortophaga viridifasciata* также при  $t^{\circ} +25^{\circ}$ .

Явление подобного же рода наблюдается при развитии личинок осы *Sceliphron caementarium*. 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.

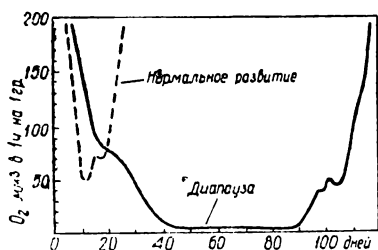


Рис. 62.

Потребление кислорода личинками осы *Sceliphron caementarium* при нормальном развитии и в состоянии диапаузы (по Бодину, 1932).

Оказалось, что если помещать яйца обоих типов в оптимальные условия развития (температура  $+28^{\circ}$ ), 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 день. На рис. 62 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. Це-

лый ряд исследований, произведенных по этому вопросу (Бодин — 1934, Эмме — 1944), показали, что наличие диапаузы определяется или наследственными свойствами, характерными для данного вида, или условиями развития яйца в организме самки, т. е. с последствием внешней среды.

В отличие от диапаузы, как мы уже подчеркивали ранее, спячка — явление, всегда непосредственно вызываемое внешними условиями. Необходимо отметить, что все же 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 Бодин наблюдал у осы — *Sceliphron caementarium*. В то время как в естественных условиях личинки начинают развиваться весной, если их содержать при 28° с осени или в начале зимы, развитие их происходит более быстро и уже к середине зимы они превращаются во взрослых насекомых. Но это наблюдение только говорит, что обычно в естественных условиях, в период оцепенения зимой диапаузирующих насекомых, замедление их развития вызывается не только фактором, вызывающим диапаузу, но и действием понижения температуры — т. е. впадением в спячку. Очевидно, что период диапаузы сокращается или устраняется, если содержать насекомых при температуре более высокой, чем оптимальная. Такое сокращение наблюдал у ос Бодин (1932) при +28°, +35°, а затем Астауров (1943) у шелкопрядов (тутового, кольчатого, непарного и античного) удалось полностью устранить диапаузу, содержа их при +44°, +60°. 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° действует на яйца и личинок 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, они начинают развиваться сразу, не продолжая диапаузы. Т. е. охлаждение насекомых до температуры, при которой обычно происходит спячка, сопровождается, как это ни странно, последующим сокращением срока диапаузы. Это своеобразное действие охлаждения связано, видимо, с тем, что при низкой температуре происходит

разрушение веществ, накопление которых вызывает остановку в развитии насекомых (Бодин и Белл, 1934).

Нужно отметить, что у целого ряда практически важных видов насекомых явление диапаузы удается регулировать, именно понижая температуру для определенных стадий развивающихся организмов. Так, например, хранение на холоду в зимний период яиц тутового шелкопряда — необходимое условие для получения весной из грены шелковичных червей (см. Бахметьев, 1901, Астауров, 1943). Сходное явление — озимость у различных видов растений, также связано с необходимостью воздействия низкой температуры на развивающийся организм на определенной стадии.

Все эти характерные особенности резко отличают явление диапаузы от спячки. Тем не менее, весьма часто зимнее оцепенение насекомых и связанная с этим задержка развития, вызванная действием низкой температуры, неправильно называется диапаузой. Установить, является ли замедление развития в данном случае диапаузой или спячкой, можно очень легко, 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 спячку, по сравнению с животными, не обладающими этой способностью.

По отношению к животным, впадающим в спячку при низкой температуре, необходимо отметить несколько особенностей, отличающих 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  $0^{\circ}$ .

Первая, отмеченная нами, особенность животных, впадающих в спячку, играет весьма важную роль. Как это показал ряд исследований, многие виды беспозвоночных, не впа-

дающие 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 быстрее, чем при температуре  $+6^{\circ}$  до  $+8^{\circ}$ , от истощения, так как запас корма, находящийся в их кишечнике, перестает при этой температуре всасываться в ткани тела (см. рис. 37).

Робинзон (1926) установил, что амбарные долгоносики в спячке также быстрее погибают при температуре  $+1,6^{\circ}$ , чем при  $+7,2^{\circ}$ . Так, например, 50% смертности рисового долгоносика 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 замерзание жидкостей всего тела не происходило, насекомые умирали еще скорее (см. табл. 40).

Таблица 40

**Продолжительность охлаждения при разной температуре, вызывающая 100% гибель рисового и зернового долгоносиков (по Робинзону, 1926).**

Температура воздуха	Рисовый долгоносик		Зерновой долгоносик	
	Число жуков	Продолжит. охлаждения в часах	Число жуков	Продолжит. охлаждения в часах
$+7,2^{\circ}$	105 34	350		
$+1,6^{\circ}$	23 06	160	7 250	875-
$-1,1^{\circ}$	162 78	98	5 359	545
$-6,6^{\circ}$	153 74	14	7 170	100
$-12,2^{\circ}$	32 43	3,5	3 026	70
$-17,7^{\circ}$	35 19	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 Робинзоном, показало, что и здесь, так же 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,

например, потребление кислорода в спячке замедляется относительно меньше, чем выделение углекислоты (см. стр. 76 и 123). 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 на табл. 41.

Таблица 41

**Изменение скорости различных процессов в одном и том же организме при охлаждении тела животных от  $+10^{\circ}$  до  $0^{\circ}$**

В и д	Процесс	Температурный коэффициент	Автор
1. Инфузория	Рост объема клетки . .	1,04	Алпатов (1935)
	Сокращение пищевых вакуолей . . . . .	1,70	Алпатов (1935)
	Темп деления . . . . .	2,27	Алпатов (1935)
2. Лягушка	Дыхание . . . . .	1,75	Обер (1881)
	Сердцебиение . . . . .	3,5	Баркрофт (1934)

Очевидно, что если такое несоответствие в степени замедления наблюдается по отношению к процессам, играющим важную роль для поддержания жизни организма, животное погибает, 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 между соотношением скорости разных процессов. Такое нарушение координации между отдельными физиологическими процессами при охлаждении характерно лишь для южных видов рыб, земноводных и пресмыкающихся. Так, например, 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  $+4,24^{\circ}$  до  $+1,72^{\circ}$  в течение 4—7 часов вызвало смерть пресмыкаю-



щихся. 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. Так, например, у лягушки одного тропического вида нервы перестают передавать раздражение при  $+3,5^{\circ}$ ,  $+8,5^{\circ}$ , в то время как у наших видов их деятельность прекращается ниже  $0^{\circ}$  (у лягушки 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, животные, впадающие в спячку, переносят иногда понижение температуры тела на  $35^{\circ}$  и даже на  $40^{\circ}$  (в состоянии переохлаждения). 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  $25^{\circ}$  до  $42,3^{\circ}$ .

Таблица 42

**Температура, при которой происходит остановка движения**

	В и д	Температура	А в т о р
1. Движение белых кровяных телец (лейкоцитов)	1. Лошадь 2. Человек 3. Кролик 4. Лягушка	$+15^{\circ}$ $+12^{\circ}$ $+10^{\circ}$ $+2^{\circ}+5^{\circ}$	Белерадек (1935)
2. Сердцебиение	1. Кошка	$16,5^{\circ}$	
	2. Кролик	$+14^{\circ}+15^{\circ}$	
	3. Аллигатор	$+3,5^{\circ}+8,5^{\circ}$	
	4. Летучая мышь	ниже $-4^{\circ}$	Калабухов (1935)
3. Проведение возбуждения нервом	1. Кошка 2. Кролик 3. Еж	$+7^{\circ}$ $+3,8^{\circ}+7,4^{\circ}$ $+1,4^{\circ}+6,4^{\circ}$	Белерадек (1935)

Отдельные органы млекопитающих, впадающих в спячку, также отличаются этой своеобразной холодостойкостью. На табл. 42 приведены данные о температуре, при которой происходит остановка движения и отправления функций в органах некоторых видов животных, впадающих и не впадающих в спячку, которая характеризует эту зависимость.

Имеется целый 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 значительно ниже  $0^{\circ}$ , оставаясь жидким при температурах, которые характерны для состояния спячки. Эта особенность позволяет жиру в процессе обмена веществ превращаться в другие соединения и служить источником энергии для спящих зверьков. У млекопитающих, не впадающих в спячку, жир уже затвердевает при температуре  $+30^{\circ}$ ,  $+25^{\circ}$ , и, таким образом, не может быть использован в состоянии оцепенения.

Изложенные взгляды, развитые нами в первом издании этой книги (стр. 188—192), за истекшее время были подтверждены целым рядом новых исследований. В частности было обращено внимание на разную 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 растений, в разной степени холодостойких, подобные зависимости некоторых других физиологических показателей от температуры, подробно рассмотренных нами, привел также Благовещенский (табл. 43).

Все эти данные подтверждают высказанную впервые нами в 1933 г. и позднее подробно развитую на страницах первого издания этой книги мысль о том, что именно координация, сочетание скоростей различных процессов при низкой температуре и является условием, необходимым для

пребывания организма в длительном оцепенении и последующего оживления.

Таблица 43

Подавление активности каталазы у разных видов растений при охлаждении (по Благовещенскому, 1938)

В и д	Q <sub>10</sub> (25°—15°)	Активность каталазы в % при t°				Холодостойкость во время морозов до —7°
		25°	15°	5°	—5°	
1. Хинное дерево .	3,8	100	26,3	7,0	1,8	Вымерзли
2. Асимина . . .	2,8	100	35,7	12,8	4,6	Обмерзли листья
3. Саговик . . . .	2,4	100	41,7 <sup>1</sup>	17,3	7,3	“ “
4. Самшит . . . .	1,4	100	71,4	51,0	36,4	Нечувствителен к холоду
5. Глициния . . .	1,2	100	83,3	69,4	57,8	Тоже

### 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 им существование во время спячки. Эта особенность не менее важна, чем способность к охлаждению. Целый ряд видов насекомых, рыб, земноводных и пресмыкающихся может быть в экспериментальных условиях охлажден до температуры, близкой к 0° и даже ниже, но, не имея достаточного запаса жира, они быстро погибают от истощения. Табл. 8—9 и рис. 38 характеризуют значение этих запасов жира для насекомых так же, как и данные относительно израсходования запаса жира у других животных, приведенные в предыдущей главе. Поэтому накопление с осени запаса жира является одним из характерных признаков животных, впадающих в спячку. Недавно Дубинин и Лешкович (1945) показали, что ненакопившие к осени, вследствие большой зараженности аскаридами, жировых резервов тарбаганы обычно погибают во время спячки. Возможную роль играют другие резервные вещества, подобно установленному нами ранее факту, относящемуся к пчелам (см. стр. 80 и 86). Обнаруженная Д. М. Федотовым (1944) способность черепашки накапливать также дополнительные резервы в виде крахмала в кишечнике является таким интересным примером.

<sup>1</sup> В статье Благовещенского опечатка — напечатано 14,7 («Природа», 1938, № 2, стр. 40—45).

### 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. Но для большинства видов наземных беспозвоночных и позвоночных эта особенность довольно характерна и связана с целым рядом особенностей, рассмотренных нами ранее (см. стр. 89—98).

Возможность оживания насекомых после промерзания, установленная Лозина-Лозинским (1937, 1939, 1942) и Солтом (1937), очевидно, связана с тем, что все же 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 44

**Количество образующегося льда и выживание гусениц садовой совки (по Лозина-Лозинскому, 1942)**

Температура охлаждения	Длительность охлаждения в часах	Количество замёрзшей воды в теле в %	Ожыло гусениц в %
— 4,6°	24	50,07	100
— 11°	24	56,09	100
— 11°	240	56,80	100
— 21°	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, нужно думать, что ее замерзание даже до 50—80% не может повлечь за собой существенных разрушений в тканях и клетках, т. е. здесь проявляется снова одна из важных зависимостей — именно 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 сжи-

женных газах — углекислоте ( $-80^{\circ}$ ) и кислороде ( $-190^{\circ}$ ). Лозина-Лозинский (1937) держал гусениц кукурузного мотылька при  $-78,5^{\circ}$ — $80^{\circ}$  в течение 30 мин. 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 мин. до 1 часа и после отогревания было обнаружено, что и яйца и куколки не погибли сразу, а у последних наблюдалось даже потребление кислорода.

Эти данные нужно связать с выводами Лэйта (1936, 1938) о возможности переживания протоплазмы при крайне низких температурах в так наз. «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. Естественно, что в этом случае не происходит никакого повреждения тканей и клеток.

Все приведенные выше данные Лозина-Лозинского (1937, 1942), Солта (1936) и результаты разносторонних исследований Лэйта и Гехенио (1936, 1937, 1938) ставят перед дальнейшими исследованиями крайне интересную задачу детально выяснить, каково же состояние организмов, переживших охлаждение до температуры —  $80^{\circ}$ ,— $190^{\circ}$ , и установить, 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, также обладают способностью изменять температуру своего тела в довольно широких пределах, понижая ее в состоянии оцепенения до температуры среды. Точно так же все они перед впадением в оцепенение накапливают в своем организме запас питательных веществ и 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.

Факты, характеризующие эту способность к потере воды, изложены в предыдущих главах.

## Некоторые особенности млекопитающих, впадающих в спячку

Особенности, отмеченные нами, характерны для всех 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. Так, например, наличие у не впадающих в спячку млекопитающих явления так наз. «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 калории при  $30^{\circ}$ — $32^{\circ}$  до 1573 калорий при  $-10^{\circ}$ . У 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 у зимоспящих отнюдь не в меньшей степени, чем у видов, не впадающих в спячку, и отсутствует лишь при температуре, близкой к  $0^{\circ}$ . Более существенное отличие удалось обнаружить Джелинео (1938), установившему, что суслики совершенно не изменяют в зависимости от температуры среды величину своего основного обмена, хотя Безуевская наблюдала это явление у хомяка, — подобно изменению, характерному для гомойотермных форм. Перед впадением в спячку способность к химической терморегуляции у сусликов теряется полностью, но этот переход происходит постепенно (Джелинео, 1938). 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 как периферии, так и внутренних органов, которое, по мнению американских исследователей, и определяет недостаточность поступления к тканям и клеткам кислорода, а также удаления оттуда продуктов обмена. Вероятно, этот фактор играет также важную роль в низкой величине теплообразования у зимоспящих.

Эти отличия также связаны 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), вызывает повышение кислотности крови, которое вызывает у млекопитающих, впадающих в спячку, и не обладающих этой способностью, совер-

шенно разные результаты. У первых, как это показали еще ранее работы Д ю б у а, повышение кислотности крови вызывает замедление дыханий, так как дыхательный центр в мозгу наркотизируется при повышении кислотности крови. В противоположность этому млекопитающих, не впадающих в спячку, повышение кислотности крови вызывает раздражение дыхательного центра и учащение дыханий<sup>1</sup>. Таков сложный механизм действия охлаждения на млекопитающих, относящихся к этим двум группам.

Повидимому, пробуждение при температуре ниже 0° также тесно связано с этим механизмом, так как при очень больших концентрациях углекислоты и резком повышении кислотности крови, дыхательный центр начинает снова раздражаться. Точно так же 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**

Необходимо указать, что 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 изучение этого вопроса, произведенное рядом авторов, в частности Бруманом (1929), Джонсоном (Джонсон, 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 имеют значения, как первичный фактор 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).

В заключение необходимо отметить, что в ряде случаев некоторые физиологические особенности животных изменяют несколько картину впадения их в спячку. Так, например, молодые животные, не накопившие запаса жира, впадают в спячку позднее чем взрослые. Это отличие объяс-

<sup>1</sup> Охлаждение, очевидно, также действуя на надпочечники, снижает содержание сахара в крови (Вудвард и Кондрис — 1945).

няется тем, что у ожиревших взрослых животных кислотность крови несколько повышена по сравнению с молодым. Этот факт был установлен нами при изучении изменений в крови у сусликов по сезонам (Калабухов и Раевский, 1934). Поэтому, небольшое изменение в содержании воды в растениях или похолодание уже вызывают у них спячку, в то время, как у молодых этого явления еще не происходит. Сходное различие в реакции на охлаждение у «летних» и «осенних» лягушек обнаружили Хольцапфель (1937)<sup>1</sup>, Стер и Тэйлор (1939).

Этим примером, иллюстрирующим всю сложность механизма действия внешних причин на животных, впадающих в спячку, мы закончим предпоследнюю главу.

---

---

<sup>1</sup> Этот автор провела крайне простые, но интересные опыты, ставя в условия охлаждения (0°) и высокой влажности (около 100%) лягушек в течение разных периодов года, и изучая происходящие при этом в их организме изменения.



## **V. ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

---

Заканчивая обзор явлений зимней и летней спячки животных, мы можем сделать ряд общих выводов. Прежде всего, необходимо отметить, что впадение в спячку и пробуждение из нее всегда связано с изменениями во внешней среде, а в естественных условиях — с сезонными изменениями климата. Эти перемены, создающие условия, неблагоприятные для существования животных, в основном связаны или с наступлением зимы или периодом летней засухи.

Таким образом, 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 впадать в состояние оцепенения и проводить в нем длительный срок, и с другой стороны, экологических — определяющих необходимость этого впадения.

Таким образом, 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.

### **Возникновение спячки у животных**

Эта способность впадать в спячку является результатом процесса эволюции определенных видов животных и одним

из своеобразных биологических приспособлений, возникших у самых различных форм и в самых различных частях света. Мы не можем пока сказать, каким путем возникло это приспособление, но можно утверждать, что появление 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 весьма трудно.

Мы уже видели, что из млекопитающих впадают в спячку виды примитивные по своей физиологической организации, в частности сохранившие способность понижать температуру тела до температуры окружающей среды.

Почти такая же примитивная терморегуляция характерна для двух больших групп млекопитающих, сохранившихся без значительных изменений с третичного периода — однопроходных (утконос и ехидна) и неполнозубых.

У этих австралийских и южно-американских форм, так же как у млекопитающих, впадающих в спячку, температура тела весьма сильно зависит от температуры среды, как это показали исследования Соутерленда (1901), Альмейды (Almeida, 1925), Эйзентраута (1932) и других. Так, например, у утконосов и ехидны температура тела иногда понижается до  $+22^{\circ}$ ,  $+24^{\circ}$ .

Сравнение этих двух групп млекопитающих, не обладающих совершенной терморегуляцией, впадающих в спячку, с одной стороны, и однопроходных и неполнозубых, с другой, позволяют предполагать, 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 отличных по своему образу жизни зимой: первую — животных, поддерживающих температуру своего тела на постоянном уровне, остающихся зимой активными, и вторую — впадающих в спячку. Для первой группы, очевидно, наиболее важную роль играло возникновение особенностей физической терморегуляции, препятствующих отдаче тепла

(густой и теплый меховой покров) и способствующих быстрому согреванию наиболее охлаждаемых периферических частей тела (кровообращение). Обо всем этом говорят результаты исследований Джелинео (1938, 1939, 1940), Бенедикта и Ли (1938) и Слонима, Безуевской и Жила (1940), изложенные нами выше. Для вторых главными свойствами были: способность проводить 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.

Другой крайне интересный факт, изученный за последнее время, говорит также о возможном пути возникновения спячки у животных. Мы уже отмечали ранее, что у некоторых животных, 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 (см. стр. 55).

Последние годы сходное явление было изучено детально у бабочек в Англии. При этом было установлено, что, как правило, на месте размножения зимуют 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. 29). Очевидно, такая дифференциация на зимоспящих и мигрирующих особей и может привести к возникновению в результате дальнейшего отбора форм, резко отличающихся уже по ряду других особенностей, подобно дифференциации форм насекомых, развивающихся с диапаузой и без нее (см. стр. 157—160), или «озимых» и «яровых» растений, по целому ряду иных признаков<sup>1</sup>. И в этой дифференциации у беспозвоночных также играет важную роль степень накопления жировых резервов, холодостойкость и другие вновь приобретенные в процессе филогенеза свойства, подобно отличиям впадающих и не впадающих в спячку млекопитающих, о которых мы уже упоминали выше. Это представление о том, что способность впадать в спячку является новым свойством ряда форм животных, возникающим не-

<sup>1</sup> О разной степени приспособленности к пребыванию в спячке у меланистов и нормально окрашенных животных одного вида говорят данные по божьим коровкам (рис. 5) и по хомякам (Гершензон — 1944).

зависимо у разных групп в течение их эволюции, мы сочли нужным подчеркнуть, так как недавно Машталер (1940) выдвинул предположение, что способность впадать в спячку является палеоадаптацией, т. е. по сути дела сохранением примитивных черт предков современных животных. Все изложенные выше данные, а в особенности сравнение современных тропических форм с впадающими в спячку (см. стр. 163, а также Хольцапфель, 1937), говорит о том, что эта способность впадать в оцепенение является относительно новой и безусловно прогрессивной ступенью в развитии животного мира, позволившей 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 за то 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. 45).

Таблица 45

**Число поколений и количество потомков одной самки капустницы (по Клейну, 1932)**

М е с т о	Количество поколений	Количество вышедш. самок
1. Гельсинки (Финляндия) . . . . .	1	3
2. Париж (Франция) . . . . .	2	20
3. Марсель . . . . .	3	43
4. Неаполь (Италия) . . . . .	5	122
5. Яффа (Палестина) . . . . .	7	2827

То же самое известно и в отношении млекопитающих. Виды, впадающие в спячку, размножаются не чаще 1 раза в лето, в то время 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 году. На этих же примерах мы можем прийти к другому, важному выводу, о том, что уменьшение периода размножения, вызванное спячкой, не мешает данному виду занимать свое место среди других животных, но даже, быть может, является моментом, позволяющим поддерживать его численность на более или менее постоянном уровне. Мы знаем, что непрерывное размножение увеличивает численность животных в геометрической прогрессии. Табл. 45 является яркой иллюстрацией этой зависимости, хотя в ней даны цифры, в которые внесены поправки на смертность яиц, личинок и куколок капустницы, достигавшую, по Клейну, 75—95%. И все же, при непрерывном размножении в условиях теплого климата Палестины, 1 самка капустницы и ее потомки дают за год 2827 новых самок.

Точно так же млекопитающие, размножающиеся непрерывно, как, например, мышевидные грызуны, могут дать за год богатое 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 уничтожают большую часть этих животных и, обычно, общая их численность остается на сравнительно низком уровне. Если же некоторый период «массового размножения» число этих животных сильно возрастает, то вслед за этим наступает период их массовой гибели, снова сводящий число их к прежнему уровню.

В противоположность этому, численность многих животных, впадающих в спячку, остается на более или менее постоянном уровне. Короткий срок размножения и небольшое число потомков таким образом позволяет этим видам существовать, хотя и обуславливает отсутствие у них «массовых размножений».

Эта более или менее постоянная численность животных, впадающих в спячку, связана также 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, когда происходят те или иные биологические явления в жизни животных. Чем позднее происходит пробуждение, тем на более поздний срок смещаются все моменты в активном периоде их жизни.

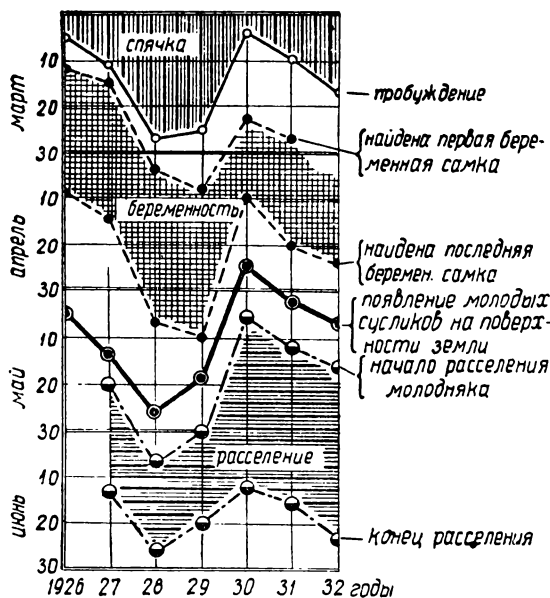


Рис. 63.

Зависимость сроков наступления различных биологических явлений у малых сусликов от времени их пробуждения из спячки (по Калабухову и Раевскому, 1934).

Так, например, у малого суслика связанное с ходом весны изменение сроков пробуждения смещает все последующие биологические моменты (спаривание, беременность, рождение

ние и расселение молодых сусликов) иногда на несколько недель (рис. 63). Через эти последовательные звенья срок пробуждения малых сусликов определяет также начало чумной эпизоотии среди этих грызунов, начинающейся после расселения молодняка в старые норы, где иногда сохраняются блохи, хранящие чумную инфекцию с предыдущего года (Калабухов, 1929).

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.

### **Практическое значение особенностей животных, впадающих в спячку**

Если целый ряд основных экологических особенностей животных, впадающих в спячку, так тесно связан с периодом оцепенения, то и для животных, имеющих значение для человека, их особенности, связанные со спячкой, весьма часто влияют на размер пользы или вреда, приносимого ими. Мы уже указывали, что продолжительность периода оцепенения и величина смертности во время спячки часто определяет численность вредных насекомых. Период развития чумной эпизоотии на сурках и сусликах, влекущий за собой часто заболевания людей, также связан со сроком пробуждения этих грызунов из спячки. Также срок выхода из спячки 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 своей практической деятельности. Так, например, в борьбе с сосновым шелкопрядом, гусеницы которого вскоре после выхода из яиц спускаются с деревьев на зимовку на землю (см. главу II), используется эта особенность гусениц.

Зимой или ранней весной, до пробуждения вредителя, на кору сосен одеваются кольцом полоски клейкой бумаги, которые препятствуют гусеницам подняться наверх. Пробуждаясь весной, перезимовавшие гусеницы не могут подняться к веткам, хвоей которой они питаются, и гибнут внизу без пищи.

Оцепенение при низкой температуре также использовано для сохранения насекомых — хищников или паразитов, которые истребляют вредных насекомых. Содержа на холоду «божьих коровок», паразитических ос, яйцеедов и другие

виды, истребляющие вредителей, в нужный момент их оживают и рассылают на места, где появились вредные насекомые. Охлаждая вышедших из яиц шелковичных червей при  $t^0$  от  $+1^0$  до  $+5^0$ , можно их сохранять живыми в состоянии оцепенения в течение почти целого месяца, причем за 28 дней погибает всего 14% гусениц, в то время как при температуре  $+17^0$ ,  $+23^0$  все черви погибли к 10-му дню опыта (В. В. Алпатов, 1931). Эта возможность длительного хранения шелковичных червей без корма при низкой температуре представляет несомненный практический интерес, так как иногда они выходят из яиц раньше, чем распускаются листья шелковицы, которыми они питаются.

Точно так же может быть использовано явление спячки при температуре, близкой к  $0^0$ , для сохранения на длительный срок живыми позвоночных, впадающих в спячку. Мы уже указывали, что опыты такого рода производились с рыбами, сохраняющимися живыми при температуре  $0^0$  (вода со льдом) в течение периода более 10 дней (Гудков и Платонов, 1936, Мартехов, 1937). 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 по амурскому сазану в средних и северных районах СССР (Кирпичников, 1944) и по гамбузии в средних и южных районах СССР (Соколов, 1940) показали всю важность оценки способности акклиматизируемых рыб переносить зимой спячку в этих условиях для разрешения практических задач.

Наконец, к срокам пробуждения и залегания в естественных условиях приурочен промысел впадающих в спячку грызунов.

Таким образом, особенности животных, впадающих в спячку, представляют интерес не только для натуралистов-биологов, но и для практиков, ведущих борьбу с вредными видами или организующих разведение полезных животных.

### **Задачи дальнейших исследований**

Многие из этих 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, возможно ли при температуре, близкой к  $0^{\circ}$  или ниже  $0^{\circ}$  (в состоянии переохлаждения, частичного замерзания или витрификации), сохранять животных живыми в течение нескольких лет?<sup>1</sup> 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.

Интересная проблема неодинакового замедления различных процессов в спячке только недавно привлекла внимание исследователей.

Изучение этого вопроса, несомненно, представляет большой интерес, так как возможность подавлять отдельные процессы сильнее, чем другие, может дать неожиданные результаты. Примером такого рода могут служить опыты «лечения» животных от заболеваний действием охлаждения.

Этот краткий обзор малоизученных сторон зимней и летней спячки, почти целиком повторенный нами десять лет спустя после выхода первого издания этой книги, разумеется весьма не полон.

Нет сомнения в том, что в дальнейшем еще многие новые и интересные закономерности, связанные с этим удивительным явлением оцепенения, так широко распространенным среди животных, будут раскрыты новыми исследованиями.

---

<sup>1</sup> В свое время привлечение внимания 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.

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 из числа перечисленных в списках 1-го издания, имеющие обобщающий характер;

2) важнейшие из новых работ, опубликованных в 1936—1945 гг. Прочие литературные источники читатель найдет на страницах 1-го издания.

## 1. Обзорные работы и монографии по спячке различных групп

### ЖИВОТНЫХ

(в хронологическом порядке)

1. Barkow H. C. L., 1846. Der Winterschlaf nach seinen Erscheinungen im Tierreich. Berlin, 1—525.

2. Dubois R., 1896. Physiologie comparée de la marmotte. (Étude sur le mécanisme de la thermogenèse et du sommeil chez les mammifères.) Annales de l'Université de Lyon, XXV, Paris, 1—268.

3. Bachmetjev P., 1901. Experimentelle entomologische Studien. B. I. Leipzig, 1—160; 1907. — B. II, 1—944.

4. Rasmussen A. T., 1916. Theories of hibernation. Americ. Natur. 50, N. 598, 609—625.

5. Chapman R. N., 1931. Dormancy. (Глава в книге Animal ecology with especial reference to insects.) McGraw Hill, 122—127.

6. Johnson G. E., 1931. Hibernation in mammals. Quart. Rev. 6, N 4, 439—461.

7. Gorer F. A., 1931. The physiology of hibernation. Biol. Reviews, vol. 5, 213—230.

8. Eisentraut M., 1933. Winterstarre, Winterschlaf und Winterruhe. Mitteil. Zool. Mus. Berl. 19, 48—63.

9. 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.

10. Шмидт П. Ю., 1935. Анабиоз. 2-е издание. Биомедгиз. М., стр. 1—295.

11. Калабухов Н. И., 1936. Спячка животных. Биомедгиз. 1—204.

12. Benedict F. G. and Lee C., 1938. Hibernation and marmot physiology. Carn. Inst. Publ. N 497, 1—239.

13. Luyet B. and Gehenio P., 1938. The lower limit of vital temperatures. Biodynamica, 33.

14. Luyet B. and Gehenio P., 1939. The physical state of protoplasm at low temperatures. Biodynamica, 48, 1—127.

15. Лозина-Лозинский Л. К., 1942. Выносливость насекомых к замерзанию. Природа. 3—4, 65—67.

## 2. Спячка различных групп животных

### А. Насекомые

1. Бальцер Г. Г., 1938. Об анабиозе обыкновенных божьих коровок (*Coccinella septempunctata*). Природа. Т. 2, 101—103.
2. Беклемишев В. Н., 1944. Экология малярийного комара. Медгиз.
3. Ванская Р. А., Перезимовка комнатной мухи (*Musca domestica*). Мед. паразит. и паразит. Гл. XI, 3, 87—90.
4. Владимирова М. С., 1941. Глубина закукливания. *Phormia groenlandica* и *Calliphora erythrocephala*. Мед. паразит. и паразит. бол. X, 5—6, 543—548.
5. Decker G. and Andre F. 1936. Studies an temperature and moisture as factors influencing winter mortality in adult chinch bugs. Jowa State Coll. Journ. Science, 10, 403—420.
6. Ditman L. P., Vogt G. B. and Smith D. R., 1942. The relation of unfreezable water to cold hardness of insects. J. Econom. Entomol. 35, 2, 265—272.
7. Dreyer W. A., 1938. Seasonal weight and total water content of the mount-building ant. *Formica exsectoides* Forel. Ecology, 19, 1, 38—49.
8. Fliot N., 1943. Migration versus hibernation. Entomologist, '76, 193—198.
9. Емчук Е. М., 1938. Динамика каталазы у непарного и соснового шелкопряда за час их развития. Сб. праць видд. Екол. Инст. Биол. и Зоол. Акад. Наук УССР, В—5, 161—179.
10. Hodson A. C., 1937. Some aspects of the role of water in insect hibernation. Ecol. Monographs. 7, 271—315.
11. Nixon E. and Sooter C., 1937. Temperature at which boll weevil freeze. J. Econom. Entomol. 30, 6, 833—836.
12. Иванов С. П., 1938. Про значення індексів холодостійкості. Зб. праць видд. Екол. Инст. Зоол. Биол. Акад. Наук УССР, В. 5, 181—195.
13. 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.
14. Кожанчиков И. В., 1939. Термостабильное дыхание, как условие холодостойкости насекомых. Зоол. журнал, XVIII, 1, 86—97.
15. Jarvis F. V., 1941. The nature of hibernation in Lepidoptera. Proc. Soc. Lond. Ent. Nat. Hist. 1—10.
16. Лозина-Лозинский Л. К., 1937. Холодостойкость и анабиоз у гусениц кукурузного мотылька. Зоол. журн. XVI, 4, 614—641.
17. Mellanby K., 1939. Low temperature and insect activity. Proc. Royal. Soc. B, 127, 473—487.
18. Радзиевская С. Б., 1939. К вопросу о зимовках божьих коровок и борьбе с хлопковыми тлями. Вопр. Экол. и Биоден. В. 4, 268—275.
19. Смольяников Н. Н. 1939. Вредная черепашка и борьба с нею. Ростов-Дон, 1—54.
20. Савицкая З., Динамика килькисти воды та жира в тілі комах. Сб. Праць видд. Екол. Инст. Зоол. Биол. Ак. Наук УССР. Вып. 5, 145—160.
21. Salt R. W., 1936. Studies on the freezing process in insects. Techn. Bull. Univ. Minn. Agr. Exp. St. N 116, 1—41.
22. Timofeeff-Ressovsky N. W., 1940. Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata*. Biol. Zentralbl. 60, 3/4, 130—137.

23. Федотов Д. М., 1944. Наблюдения над внутренним состоянием вредной черепашки. *Eurygaster integriceps* Put. Докл. Ак. Наук, XLII, № 9, 423—426.

24. Федотов, Д. М., 1944. Изменения внутреннего состояния имаго — *Eurygaster integriceps* Put. в течение года (рукопись).

25. Flynn J. E., 1943. Hibernation versus migration. *Entomologist*, 76, 190—191.

#### Б. Диапауза насекомых

26. Астауров В. Л., 1943. Термоактивация как явление и как способ устранения эмбриональной диапаузы. Журн. Общ. Биол. IV, 6, 313—344.

27. Эмме А. М., 1944. Диапауза у насекомых. Усп. Совр. Биол. XVIII, 1, 56—71.

#### В. Другие беспозвоночные

28. Baker M., Boyd E., Clarke E. and Ronan A., 1942. Variation in the water, fat, glycogen and iodine in the flesh of oysters during hibernation. *Journ. Physiol.* 101, 36—43.

29. Carric R., 1939. The life history and development of *Agriolimax agrestis*, the gray field slug. *Proc. Royal. Soc. Edinb.* LIX, III, 563—597.

30. Collinge W. E., 1944. Aestivation among terrestrial Isopoda. *Nature*, 154, 3907, 364.

31. Граевский Э. Я., 1940. К вопросу о холодостойкости пресноводных животных. Зоолог. журнал, XIX, 3, 407—421.

32. Mackin and Hubricht., 1940. *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 59, 393.

33. Машталер Г. А., 1938. Переживание актиний в высушенном состоянии. Бюлл. эксп. мед. и биол. VI, 2, 152—155.

34. Машталер Г. А., 1937. Анабиоз у гидры. Бюлл. эксп. мед. и биол. III, 5, 476—478.

35. Машталер Г. А., 1940. Роль фенотопической и генотопической приспособленности в эволюции организмов. Одесса, 47—49.

36. Shulov A., 1938. The hibernation of spiders in Palestine *Magnes Anniversary Book, Jerusalem*, 450—450.

37. Watson J. M., 1943. Anabiosis in a soil ciliate. *Nature*, 152, 693—694.

#### Г. Рыбы, земноводные, пресмыкающиеся

1. Бобринский Н. К., 1939. Змеи (в «Жизни животных» Брэма, т. III), М.

2. Банников Г. А., 1940. Экологические условия зимовки травяной лягушки (*Rana temporaria*) в Московской области. Сб. Студ. кр. МГУ, XVI, 41—62.

3. Holzapfel R. A., 1937. The cyclic character of hibernation in frogs. *Quart. Rev. Biol.*, XII, 1, 65—84.

4. Кирпичников В. С., 1944. Зимостойкость амурского сазана в условиях северной и средней полосы Европейской части СССР. Докл. Ак. Наук XLIII, 1, 37—41.

5. Кротов А. В. 1937. Где зимует днепровская сельдь? Природа, № 3, 98—99.

6. Luyet B. and Hodapp E., 1938. Revival of frog spermatozoa vitrified in liquid air. *Proc. Soc. Exp. Biol. a. Med.* 39, 433—434.

7. 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. Труды Научн. Инст. Морск. Рыбы. Хоз., вып. 1, 83—100.

8. Мартехов П. Ф., 1937. Новые данные о практическом применении анабиоза у рыб. Тр. Новосиб. Зоосада, т. I.
9. Распопов М., 1935. К биологии гадюки. Бюлл. зоопарков и зоосадов, 1—2.
10. Родионов В. М., 1938. Некоторые данные по газообмену у рептилий в состоянии переохлаждения. Бюлл. Моск. Общ. Исп. Прир. XLVII, 2, 182—187.
11. Соколов В. П., 1940. Гамбузия и ее использование в борьбе с малярией. Ташкент, 1—62.
12. Шибанов Н. В., 1939. Земноводные и пресмыкающиеся (Искл. змеи) в «Жизни животных», Брэма, т. III — МВ.
13. Шмидт П. Ю., Платонов Г. П. и Персон С. А., 1936. Об анабиозе рыб при переохлаждении воды. Докл. Ак. Наук III (XIII) 6(101) 305—308.
14. 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.

#### Д. Млекопитающие

15. Бажанов В. С., 1940. Зависимость пробуждения сусликов от метеорологических условий весны. Уч. Зап. Казах. Гос. ун-та III, 5, 1—11.
16. Гайский Н. А., 1944. Инфекция и иммунитет у животных, залегающих в зимнюю спячку. Изв. Иркут. Гос. Противоч. Инст. V, 82—121.
17. Gaja I., 1940. La pression barometrique et le sommeil hivernal. Bull. Ac. Royal Serbe, Sc. Mat. et Natur. B. Sc. Nat. N 6, 185—199.
18. Гершензон С. М., 1945. Роль природного добору в популяции и динамики меланизму у хомяка. Научн. Конф. Киевск. Гос. Унив. 50—54.
19. Дубинин В. Б. и Лешкович Л. И., 1945. Жировые резервы тарбаганов и их зараженность аскаридами перед впадением в спячку. Зоол. журнал, XXIV, 6, 373—378.
20. Джелинео Ст., 1938. Прилози познавања термогенеза и терморегуляци презимара. 1. Терморегуляция и термогенез у текуници (*Citellus citellus*) за время лета. Глас Српск. Крал. Акад. CLXXVII, 1 разр. 87, В — 11, 3—25.
21. Джелинео Ст., 1940. Производа теплоте у текуници (*Citellus citellus*) у јесенња пре зимског сна. Глас Српск. Крал. Акад. CLXXXIII, 1 разред, 91, В—251—276.
22. Лешкович Л. И. и Дубинин В. Г., 1944. Течение геморрагической септицемии (пастереллеза) у тарбаганов в осенний период. Журнал Микроб. и Эпид. 12, 30—33.
23. Мурыгин И. И., 1937. К вопросу о выживании млекопитающих, впадающих в спячку при температуре ниже 0°. Бюлл. Эксп. Биол. и мед. IV, 2, 109—111.
24. Слоним А. Д., 1945. Суточная и сезонная периодика активности и терморегуляции у летучих мышей. Изв. Ак. наук Сер. Биолог., № 3, 308—322.
25. Слоним А. Д., Безуевская Р. Я. и Жила Е. С., 1940. Материалы к сравнительной физиологии терморегуляции. VI. К физиологии терморегуляции у грызунов и насекомых. Бюлл. Эксп. Биол. и Мед. X, 1—2, 38—39.
26. Фердман Д. Л., 1936. Данные о биохимии зимней спячки. Усп. Совр. Биол. V, 3, 431—450.
27. Woodward A. and Condrie S. 1945. Physiological studies on hibernation in the chipmunks. Thysiol. Zool. XVII, 2, 162—167.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Из предисловия к первому изданию . . . . .	Стр. 3
Предисловие . . . . .	5
I. Введение . . . . .	7
II. Условия спячки животных в природе . . . . .	14
III. Изменения, происходящие в организме животных во время спячки . . . . .	71
IV. Внешние причины, вызывающие спячку, и физиологические особенности животных, впадающих в оцепенение . . . . .	151
Заключение . . . . .	171
Литература . . . . .	180
Оглавление . . . . .	184

Отв. редактор М. С. Лассер

---

ЯТ 00016. Подписано к печати 8. мая 1946 г. Тираж 5000 экз.  
Объем 11,5 п. л., 13,5 уч.-изд. л. Цена 10 руб. Отпечатано в  
ВАПП типографии № 2, Рига, Мельничная ул. № 57. З. 3128

