

ПРОВ 68

ПРОВ 1380

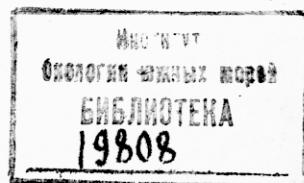
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

СЕВАСТОПОЛЬСКАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ
ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 98

ТРУДЫ СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ

Том IX



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА. 1957

В. Л. ПАУЛИ

К ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ МОРСКИХ ОРГАНИЗМОВ К ТЕМПЕРАТУРЕ И СОЛЕННОСТИ

Для обозначения экологических свойств организмов пользуются несколькими терминами. Со времен К. Мебиуса (Möbius, 1873 и 1876) организмы, способные жить только в узких пределах какого-либо фактора, принято называть словом, составленным из греческого или латинского названия данного фактора с приставкой *стено*, что по-гречески значит узкий (*στενός*): *стеногалинный* организм — не выносящий больших изменений солёности, *стенотермный* организм — организм, живущий в узких температурных пределах, при мало меняющихся температурах. Наоборот, организмы, живущие в широких пределах экологических факторов, называют соответственно *эуригалинными*, *эуритермными* — приставка *эури* от греческого *εὐρύς* — широкий. Таким образом, мы можем говорить о *стенотермности*, *стеногалинности*, *эуритермности*, *эуригалинности*, как об экологических свойствах, или, используя выражение морфологов, об экологических признаках организмов.

Р. Гессе (Hesse, 1924) применил термин «валентность», говоря об организмах с большой и малой валентностью в отношении изменений того или иного фактора, соответственно *эуритермности*, *эуригалинности* и *стенотермности*, *стеногалинности* и т. п. Отличие понятия «валентность» состоит в том, что оно едино, т. е. предполагает только количественные изменения одного и того же свойства. Наоборот, два термина (*эури* и *стено*) содержат в себе элемент противопоставления, как бы предполагают два особых качества, хотя эти свойства взаимно переходят одно в другое. Малая *эуритермность* соответствует *стенотермности* и, наоборот, слабо выраженная *стенотермность* соответствует *эуритермности*.

Наконец, Е. Науманн (Naumann, 1921) предложил термин «спектр» для обозначения всей шкалы значений экологического фактора, доступных для данного организма. Таким образом, для примера, *эуригалинные* организмы будут иметь широкий «спектр» солёности, а *стеногалинные* — короткий. При этом мы можем различать оптимальный отрезок спектра, т. е. отрезок спектра, охватывающий величины фактора, при которых организм живет лучше всего, и два пессимальных отрезка, в пределах которых организм живет плохо, прилегающих к верхней и нижней границам экологического спектра, за пределами которых жизнь данного организма уже невозможна.

Несмотря на то, что указанные экологические категории организмов, как мы видели, установлены уже довольно давно, генетические взаимоотношения между ними, насколько нам известно, в литературе еще не освещались. По крайней мере в наиболее распространенных сводках по экологии

Ч. Ильтона, В. Шельфорда, А. Пирса, Д. Кашкарова, С. Зернова эти вопросы не нашли отражения. В настоящей статье мы пытаемся рассмотреть генетические взаимоотношения этих крупных категорий экологических отношений организмов только к фактору солености и к фактору температуры, не касаясь при этом вопросов экологической «микроэволюции», которым в настоящее время уделяют главное внимание экологический эволюционисты. Это, понятно, отнюдь не значит, что мы недооцениваем то, в высшей степени плодотворное и перспективное направление, с которого начала работу молодая еще эволюционная экология, возникшая в эпоху нового курса в развитии эволюционизма, когда центральной стала проблема вида и его становления, т. е. проблема внутривидовой эволюции, или «микроэволюции». Мы учитываем, как много дало изучение морфологической «макроэволюции» познанию истории эволюционного процесса, и думаем, что нет никаких оснований отказываться от попыток исторически связать категории, которыми так широко пользуется экология.

Наши построения, конечно, имеют в значительной мере спекулятивный характер, но ведь и картина морфологической эволюции животного мира создана почти исключительно на основании данных анатомии и развития современных форм и тем не менее «полученные результаты, помимо возможных ошибок наблюдений и выводов, вполне реальны и не менее конкретны, чем данные палеонтологического исследования» (Серверцов, 1934).

Для нас таким косвенным материалом может служить сопоставление ареалов и сравнение фаун. Кроме того, не подлежит сомнению, что все изменения экологических свойств организмов имеют своим субстратом хотя большей частью и очень тонкие для наших методов исследования, но все же материальные, т. е. морфологические, изменения. Не вызывает также никакого сомнения, что экологические отношения организмов к факторам окружающей среды наследственно передаются, играют весьма существенную роль в борьбе за существование, следовательно, подлежат отбору, или, короче говоря, эволюционируют подобно морфологическим признакам. Таким образом, при построениях истории экологической эволюции мы можем опираться на закономерности, уже установленные эволюционной морфологией.

Биология уже окончательно сделалась исторической наукой. Это одно из величайших достижений диалектической мысли в XIX веке. Наша советская экология не только может, но и должна шире развешивать историческое направление в экологии.

Ставя перед собой задачу проследить пути эволюции экологических свойств организмов или генетические взаимоотношения указанных выше категорий экологических свойств организмов, необходимо прежде всего решить вопрос, какие же экологические свойства следует считать наиболее примитивными и, таким образом, составить себе представление о первичных экологических свойствах. Значит, считать ли за исходные свойства организмов эвригалинность, эуритермность или, наоборот, стено-термность и стеногалинность, иначе, были ли экологические спектры первичных организмов длинными или короткими, а если короткими, то в какой области общего диапазона условий жизни они располагались.

Не вдаваясь в обсуждение уже достаточно много раз дискутировавшегося вопроса, автор принимает, что жизнь на земле возникла в определенный исторический, т. е. неповторимый, момент ее существования, когда сложились условия, при которых могли жить организмы. До этого их не было, так как не было соответствующих условий. Уже это обстоятельство до

некоторой степени ограничивает допустимую длину экологических спектров.

Несомненно, первые живые существа могли возникнуть только в среде, содержащей в достаточной концентрации и в доступной форме все вещества, являющиеся материалом как для построения их тел, так и для энергетического обмена веществ в среде, температура которой была близка к температуре, при которой жизненные процессы большинства организмов протекают наиболее успешно, т. е., грубо говоря, в пределах 20—40°. Только в такой именно среде могли сложиться сложные комплексы атомов и молекул, связанные обменом веществ с окружающей средой, только здесь мог произойти исторический переход к той новой форме существования материи, которую мы называем жизнью. При этом вряд ли найдутся доводы для предположения, что жизнь возникла не в пределах оптимума, а в условиях пессимума общего диапазона среды жизни и только потом, в ходе эволюции, организмы приспособились к жизни в среде более благоприятной. К такому нашему представлению о первичной среде жизни наиболее приближается морская среда тропических областей океана. Мнение, что именно океан является родоначальником жизни на земле, является наиболее распространенным и нет необходимости приводить здесь все доводы в пользу такого взгляда (Опарин, 1941; Свердруп, 1942). Появляющиеся время от времени высказывания о том, что не море, а почвы или болота явились рассадником жизни на Земле, более оригинальны, чем доказательны, и не представляются достаточно убедительными.

Прежде всего, мнение, что почвы представляют среду, благоприятную для жизни, если и может быть признано справедливым, то только в отношении именно почв, являющихся результатом жизнедеятельности организмов. То, что предшествовало почвам, тот субстрат, из которого, по мнению сторонников зарождения жизни в почвах, могла появиться жизнь, т. е. почва до появления организмов и, следовательно, до начала их почвообразовательной деятельности, представляло собой простое скопление механически раздробленных (в результате выветривания) горных пород. Вряд ли такой субстрат мог представлять собой комбинацию условий, более благоприятных для возникновения жизни, чем условия мелководных, хорошо прогреваемых илов первобытного океана. В этом отношении теория почвенного происхождения жизни во всяком случае не кажется более вероятной, чем морская теория.

Далее, представление о суше, почвах или болотах как о рассадниках жизни на Земле, совершенно не оправдывается при сопоставлении фаун этих биотопов, не только каждого в отдельности, но и вместе взятых, с населением океана. В то время, как фауна океана при всем ее разнообразии имеет в целом монофилетический характер и преемственность в основной ее эволюции от одного корня (и притом на всем протяжении филогенеза в море), следует считать безусловно доказанным, что филогения населения суши или пресных вод, так же как филогения фауны любого из вышеупомянутых биотопов, отнюдь не может быть уложена в единое родословное дерево. Состав их несет явные следы вселения извне отдельных, филогенетически в этих биотопах не связанных элементов, давших начало их населению. Если бы мы захотели представить филогению населения любого из биотопов, помимо моря, то ее пришлось бы изобразить в виде ряда родословных древ. Но весь животный мир имеет такие глубокие черты сходства, которые могут быть объяснены только общностью его происхождения. Поэтому морское происхождение животного мира не подлежит сомнению. А

отсюда с полной неизбежностью вытекает представление, что фауны почв и болот, так же как фауны пресных вод и суши, образовались путем вселения в эти биотопы отдельных представителей по мере дивергентного разворачивания эволюционного процесса, преемственно протекающего в море. Немногие случаи вторичного возвращения в море отдельных групп, прошедших некоторую, более позднюю стадию филогенеза в иной среде, не нарушают общей концепции морской среды как колыбели или рассадника жизни.

Основное возражение против морского происхождения жизни, заключающееся в том, что «при отсутствии кислорода, а стало быть и озонового экрана атмосферы, жизнь в толще океана или на поверхности суши не могла существовать, так как все живое должно было погибнуть от ультрафиолетовых лучей солнца» (Берг, 1947, стр. 25), по нашему мнению, вполне приложимо только к поверхности суши, к толще океана уже в меньшей степени, так как под поверхность воды в силу отражения проникает уже не вся, прошедшая сквозь атмосферу солнечная радиация, и совершенно не увеличивает вероятности почвенной теории по сравнению с морской, если принять местом зарождения жизни не толщу океана, а верхние, хорошо прогреваемые слои грунта.

Уже давно указывалось, что планктонный образ жизни личинок большинства морских бентонических животных не является рекапитуляцией изначального образа жизни предков в толще воды (как думал Moseley, 1885), а последующей адаптацией к более широкому расселению.

Таким образом, первичной средой жизни мы должны считать морскую теплую воду. Для решения вопроса о характере исходных экологических свойств первичных организмов, мы думаем, нет необходимости доказывать, что как термическая (или осмотическая) изоляция организма от изменений окружающей среды, так и термическая (или осмотическая) регуляция требует очень сложной организации, какую трудно приписать первичным организмам. Организмы возникли только тогда, когда на Земле сложились необходимые для их жизни условия, и первоначально могли жить только в узких пределах этих оптимальных условий. Способность не умирать, а целесообразно реагировать на изменения внешней среды, жить в гипо- или гипертонических растворах, при высоких или низких температурах предполагает наличие такой организации, какую трудно представить у первичных организмов и которая, следовательно, достигалась только в результате эволюционного процесса. Иными словами, стенотермия и стеногалинность являются более примитивными экологическими свойствами организмов, чем эуригалинность и эуритермия.

Кроме того, мы можем руководствоваться правилом, установленным эволюционистами-морфологами, что развитие организмов шло от более простого, менее сложного к более сложному. Правда, в некоторых случаях филогении мы наблюдаем как бы упрощение отдельных органов или систем, например при переходе к паразитическому образу жизни или у прикрепленных форм, т. е. в случаях высокой специализации и приспособления к специфическим исключительным условиям существования. Однако эти исключения нисколько не опровергают общего правила, что эволюционный процесс в общем идет в направлении усложнения организации, а не упрощения. Исходя из положения, что эволюция экологических свойств в общем подчиняется тем же закономерностям, что и эволюция морфологических признаков, мы вряд ли найдем основания для допущения, что процесс общей эволюции отношений организмов к окружающей среде имел обратный ход. Наиболее вероятно предположение, что экологическая эволюция организмов шла от более простого

к более сложному, т. е. от морской стеногалинности и тепловодной стено-термии к эуригалинности и эуритермии, а не наоборот. Таким образом, нам представляется единственно приемлемым допущение, что первичные организмы обладали сравнительно очень короткими экологическими спектрами, т. е. были стеногалинны и стенотермны и при этом, как мы уже указали, в пределах оптимальных температур и соленостей.

Первичный океан отличался от современного во многих отношениях, но геологический процесс его изменений, как среды организмов, носит непрерывный характер. Точно так же непрерывный характер имела экологическая эволюция его обитателей, приведшая к образованию населения тропических областей современного океана с нормальными 30—40‰ соленостями. Это население в значительном большинстве как бы сохранило изначальные экологические свойства, термофильную стенотермность и морскую стеногалинность, т. е. короткие экологические спектры в пределах оптимальных жизненных условий. Понятно, эти оптимумы могли изменяться, но, нужно думать, всегда оставались в пределах новых оптимумов.

Одновременно с появлением первых живых существ, в силу их теснейшей связанности (единства) с окружающей средой через посредство обмена веществ, возникла и борьба противоположностей организмов и среды — борьба за существование и как результат ее — жесточайший отбор, между прочим, и в направлении выживаемости при изменениях условий среды. Так возникла тенденция к развитию новых экологических свойств организмов — эуригалинности и эуритермности. Помимо увеличения выживаемости в среде, не остающейся неизменной, расширение экологических спектров давало очень большие преимущества в борьбе за существование — оно позволяло расширить ареал распространения, выйти из сферы все возрастающей конкуренции в среду, недоступную для других конкурентов, увеличить количество используемого обменом вещества, увеличить численность популяции и ее энергетику. Все это увеличивает шансы на выживание вида.

Общеизвестный факт резкого уменьшения количества видов и особенно высших таксономических категорий по мере удаления от тропических областей океана в более холодные (Гессе и др., 1937), так же как и по мере перехода из нормальных морских вод в опресненные (сравни *Carus — Prodromus Faunae Mediterranea*, 1885 и Совинский — Список водящихся в Понто-Каспийско-Аральском бассейне животных, 1904), позволяет нам сделать некоторые выводы относительно развития эуритермности и эуригалинности.

Прежде всего этим еще раз подтверждается правильность принятой выше предпосылки, что фауну тропических областей океана с нормальными соленостями следует считать исходной для всех других фаун и, следовательно, исходными экологическими свойствами считать морскую стеногалинность и термофильную стенотермность, иначе говоря, короткие спектры в области оптимальных условий общего диапазона жизни.

Далее, отсутствие в холодных водах, так же как и в солоноватых, крупных таксономических категорий, не представленных в теплых или нормальных водах, говорит о том, что эуригалинность, так же как и эуритермность, вырабатываются из первичных стенотермности и стеногалинности только в ходе эволюционного процесса. При этом резкость уменьшения разнообразия населения, бросающаяся в глаза при сопоставлении фаун теплых морей с фаунами холодных морей, так же как и морей с нормальной соленостью с морями солоноватыми, говорит нам о том, что эуритермность, так же как и эуригалинность, приобреталась очень

небольшим количеством представителей. Кроме того, чем больше отклонение условий от оптимальных, тем меньше форм приобретают экологические свойства, необходимые для существования в этих условиях, а крайних пределов отклонения, в особенности в отношении солености, достигают буквально отдельные виды. В этом отношении мы можем сослаться на известный биоценотический закон Тинемана. При этом некоторые формы быстро, в масштабах эволюции, как бы сразу расширяют свои спектры до предельно низких величин фактора (температуры или солености) и приобретают очень широкое распространение в сторону холодных эвентуально-пресных вод. У большинства же процесс расширения того или иного спектра идет медленно, останавливаясь на более или менее длительный период эволюции на промежуточной стадии умеренных температур *vice versa* солоноватых соленостей. Именно в силу этого форм, живущих одновременно в теплых и холодных морях, равно как форм, одновременно морских и пресноводных, очень немного.

Однако приобретение эуригалинности (resp эуритермности) само по себе еще не определяет возможности для организма расселяться в другую среду. Для этого нужна интеграция целого комплекса экологических свойств, как, например, способность перейти к другой пище, бороться с другими врагами и т. д. Поэтому мы должны отличать эуритермность (эуригалинность) экологическую от физиологической. Примером может служить коралл *Siderastrea radians*, согласно А. Майеру (Mayer, 1914) без вреда переносящий охлаждение до 6, 7 и даже до 1, 9°, и о котором Майер пишет, что трудно понять, почему этот коралл не заселяет воды умеренных областей. Очевидно, в таких случаях мы можем говорить о скрытых, не используемых организмом (проспективных) отрезках спектров. Аналогичные примеры скрытых участков спектров можно было бы привести и в отношении солености. Кроме того, для заселения новой среды необходимо, чтобы достигнутая степень эуритермности (также и эуригалинности) распространялась на все стадии жизненного цикла организма. В противном случае мы встречаемся с таким явлением, как, например, у омара, который не живет севернее Лофотен, так как его личинки требуют температур не ниже 15—16° (Appeloff, 1912). Известно, что устрицы хотя и выращиваются в опресненных участках моря, но там не размножаются. Точно так же живущие в Немецком море морские иглы *Siphonostoma typhle*. *Nerophis ophidion* в восточных частях Балтийского моря не размножаются (Hesse, 1924, стр. 35). В этом отношении высказано предположение (Appeloff, 1912), что вегетативные процессы менее зависят от температуры, чем размножение и развитие. Мы, с эволюционной точки зрения, сказали бы, что изменения экологических спектров чаще возникают на взрослой стадии, чем на ранних¹. Ранние стадии, по-видимому, более консервативны в этом отношении. При этом интересно попутно отметить, что приспособление к температурам умеренных областей несколько отличается от приспособления к пониженным соленостям в смысле приобретения возможности расширить ареал распространения. Понижение солености имеет большей частью постоянный характер в солоноватых морях, или сравнительно быстро колеблется в устьях рек, в силу этого организм для заселения солоноватых вод должен обладать одинаковой или почти одинаковой степенью эуригалинности на всех стадиях. Температурные колебания в мелководных областях умеренного пояса имеют вполне определенную сезонную периодичность с ритмом настолько медленным, что та или иная стадия жизненного цикла может иметь значительно меньшую степень эуритермности, чем организм в целом. Это, действительно, мы видим

¹ Термофильность личиночных форм. Нерестовые миграции рыб.

у большинства животных морей умеренного пояса, личиночные периоды жизни которых в большинстве случаев определенно приурочены к теплomu сезону года. В таких случаях мы можем говорить о возрастных изменениях температурных спектров, о термопатии размножения (Ренстром, 1927) или о термофильности личиночных стадий (Долгопольская, 1940, 1948). Возрастные различия спектров солености возможны только при наличии миграций, как это мы видим у некоторых рыб или креветок, или, быть может, в морях, соленость которых определяется муссонами.

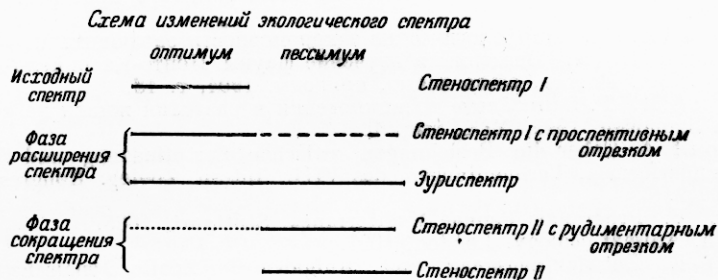
В общем эту фазу эволюции отношения организма к окружающей его среде можно назвать фазой расширения экологического спектра. За расширением экологического спектра организмов, в силу известного стремления организмов к расширению ареала в результате непрерывного размножения, следует распространение его в новые области, до того для него недоступные. Таким образом, часть популяции, выселившаяся из первоначального местообитания, оказывается в новых условиях борьбы за существование, отличных от условий, в которых продолжает жить другая часть вида, занимающая исходный ареал. В результате или вымирает часть популяции на прежнем ареале, или обе части популяции дивергируют, давая различные виды. Так или иначе вид, приобретший широкий ареал, большей частью перестает существовать в области исходного ареала. Это одна из причин того, что большая часть форм умеренных областей океана отсутствует в тропических морях.

После того как вид перестал существовать в области исходного ареала, часть его экологического спектра, соответствующая этому ареалу, организмом не используется, утрачивает свое значение в борьбе за существование. Этот отрезок спектра делается безразличным признаком и как таковой выпадает из-под контроля естественного отбора.

Мы знаем, что в результате отсутствия такого отбора, направляющего эволюционный процесс, морфологические признаки приобретают тенденцию к рудиментации и в конце концов исчезают подобно тому, как, например, исчезла в результате утраты подвижности двусторонняя симметрия у устриц или у самок *Epicaridae* из такого, принципиально симметричного класса, как ракообразные. Точно так же ведет себя отрезок экологического спектра организма, не используемый им в результате выселения из первичного местообитания. Такие отрезки спектров переходят в фазу рудиментации и превращаются в рудиментарные, скрытые. Они, подобно отрезкам спектра, которые мы выше назвали проспективными отрезками, обнаруживаются только лабораторными опытами, которые ставились над многими животными как в отношении солености (Plateau, Richet et Bert), так и в отношении температуры (Tiegerstedt, 1910). Если бы мы, на основании полученных путем таких опытов предельных величин факторов среды, построили области распространения организмов, то они оказались бы значительно шире, чем это имеет место в действительности. Проспективный отрезок спектра отличается от рудиментарного тем, что первый прилегает к не скрытой, используемой организмом, части его спектра со стороны оптимума, а второй — со стороны пессимума. Первый является еще не используемым зачатком последующего расширения экологического спектра, второй — уже неиспользуемый остаток пройденного пути эволюции. Дальнейшее развитие процессов рудиментации такого, утратившего значение отрезка спектра, приводит к окончательному его исчезновению. Так, из форм эуритермных (эуригалинных) образуются формы стенотермные (стеногалинные) с короткими спектрами соответствующего фактора, но расположенными уже за пределами исходных оптимальных его величин. Поэтому организмы с такими спектрами мы

предлагаем называть стенотермными (стеногалинными) второго порядка в отличие от стенотермных (стеногалинных) первого порядка, спектры которых также коротки, но расположены в области оптимальных величин фактора.

Описанные нами изменения экологических спектров могут быть наглядно представлены следующей графической схемой, понятной на основании сказанного без дальнейших пояснений.



В чередовании фаз расширения спектра и фаз сокращения спектра выражается процесс эволюции экологических отношений организмов как к фактору температуры, так и к фактору солености. Так, нам представляется передвижение в ходе эволюции экологического спектра из оптимальной области общего диапазона фактора в направлении к пессимуму, т. е. к температурам полярных морей (или к пресной воде). При этом возникает вопрос, возможны ли обратные передвижки спектра, т. е. в направлении от пессимума к оптимуму. На него приходится дать утвердительный ответ. Всем хорошо известен факт вторичного возвращения в водную среду некоторых организмов, предки которых жили в среде воздушной (киты, рептилии, легочные моллюски и т. п.). Аналогичный возврат, но из пресной воды в море принимается для костистых рыб, коловраток, кладоцер. Поэтому нет основания отрицать такую возможность также и в отношении температуры. Однако, чтобы вернуться в прежнюю среду, организм должен настолько измениться, настолько должно измениться его отношение к среде, что эта среда становится для него новой. Однажды дезинтегрировавшийся при оставлении прежней среды комплекс необходимых для жизни в ней признаков не восстанавливается, вместо него должен интегрироваться новый комплекс признаков, позволяющих вернуться к прежним условиям. При этом структура, определяющая отношение организма к температуре (resp солености), понятно, не возвращается к исходному состоянию, а либо претерпевает более или менее значительные изменения, либо заменяется новой структурой. К сожалению, об этих структурах мы знаем еще очень мало.

Мы далеки от мысли, что высказанные нами положения достаточно обоснованно разрешат затронутые в этой статье вопросы эволюции экологических признаков, и просим смотреть на нее только как на попытку привлечь к ним внимание как экологов, так и эволюционистов.

ЛИТЕРАТУРА

- Б е р г Л. С. Соображения о происхождении наземной, пресноводной и морской фауны и флоры. Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., 1947, т. 52, вып. 5.
Б и р ш т е й н Я. А. Некоторые проблемы происхождения и эволюции пресноводной фауны. Усп. соврем. биологии, 1949, 26.

- Долгопольская М. А. Зоопланктон Черного моря в районе Карадага. Тр. Карадаг. биол. ст., 1940, т. VI.
- Долгопольская М. А. Материалы по фенологии личиночных стадий *Decapoda* Севастопольской бухты. Тр. Севаст. биол. ст., 1948, т. VI.
- Зенкевич Л. А. О древности возникновения холодноводной морской фауны и флоры. Тр. Ин-та океанол., 1949, т. 3, стр. 191—200.
- Зернов С. А. Общая гидробиология. Биомедгиз. 1934.
- Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. М.—Л., 1938.
- Опарин А. И. Возникновение жизни на земле. Изд. 2-е, М., 1934.
- Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. Биомедгиз, М., 1934.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л., 1939.
- Совинский В. К. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского бассейна. Зап. Киевск. об-во испыт. природы. 1904, т. 18.
- Холодный Н. Г. К проблеме возникновения и развития жизни на земле. Усп. соврем. биологии, 1945, XIX, вып. 1.
- Appelloff A. Ueber die Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Verbreitung mariner Tierformen. Verhandlungen des VIII. Intern. Zoolog. Kongress zu Graz. 1910, 1912.
- Carus J. V. Prodrum Faunae Mediterranea. Stuttgart, 1885.
- Elton Ch. Animal ecology. London, 1927.
- Haeckel E. Entwicklungsgang und Aufgaben der Zoolie. Jenaische Zeitschrift, 1869, vol. V.
- Hesse R. Tiergeographie auf oekologischer Grundlage. Jena, 1924.
- Hesse R., Allee W. E. and Schmidt K. P. Ecological animal geography. N. Y., 1937.
- Mayer A. S. The effect of temperature upon tropical marine animals. Papers from the Tortugas Laboratory of the Carnegie Inst. of Washington. 1914, vol. IV. (Цит. по J. Walter, 1893)
- Moebius K. Ann. Mag. Nat. Hist, 4, XII, 1873.
- Moebius K. Rede auf der Naturforscher-Versammlung zu Hamburg, 1876 (цит. по J. Walter, 1893).
- Mosley H. N. Nature XXXII, 1885 (цит. по A. Ortmann, 1896).
- Naumann E. Einige Grundlinie der regionalen Limnologie.—Lunds Univers. Årsskr. N. F., Adv. 2, XVII, 8, 1921.
- Ortmann A. E. Grundzüge der marinen Tiergeographie. Jena, 1896.
- Pears A. S. Animal ecology. N. Y., 1926.
- Plateau, Richet et Bert. Comptes Rendus Acad. Paris. vol. 73, 90, 97.
- Runnsröm Sv. Ueber die Termopathie der Fortpflanzung und Entwicklung mariner Tiere in Beziehung zu ihrer geographischen Verbreitung. Bergens Mus. Arbok, 2, 1927.
- Schelford V. E. Laboratory and field ecology. Baltimore, 1929.
- Sverdrup H. U., Jonson M., W. and Fleming R. H. The oceans, their physics, chemistry and general biology. N. Y., 1942.
- Tigerstedt R. Wintersteins Handbuch d. vergleichenden Physiologie, Bd. III, 1910.
- Walter J. Bionomie des Meeres. Jena, 1893.