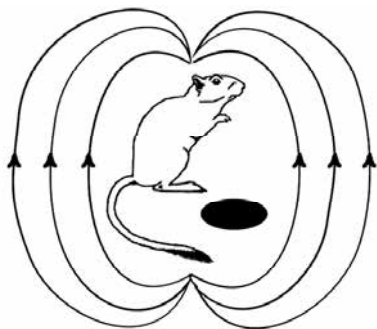


РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова

БИОЛОГИЧЕСКОЕ СИГНАЛЬНОЕ ПОЛЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Под редакцией:
А.А. Никольского, В.В. Рожнова



Товарищество научных изданий КМК
Москва 2013

Биологическое сигнальное поле млекопитающих. Коллективная монография. Под редакцией А.А. Никольского, В.В. Рожнова. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2013. 323 с.

В коллективной монографии обсуждаются проблемы, отражающие развитие концепции биологического сигнального поля Н.П. Наумова за последние 30 лет. Они касаются методологии, методов исследования и описания биологического сигнального поля, в том числе, количественных, а также сенсорных механизмов восприятия животными информации, передаваемой по его каналам. Монография стала результатом работы конференции, посвященной 110-летию со дня рождения создателя концепции – выдающегося российского (советского) биолога Н.П. Наумова, которая проходила в стенах Российского государственного аграрного университета – МСХА им. К.А. Тимирязева в ноябре 2012 г.

Монография будет интересна зоологам, экологам, этологам, ученым других специальностей, преподавателям, студентам, а также все тем, кто интересуется проблемами передачи информации.

Авторы:

Никольский А.А., Рожнов В.В., Поярков А.Д., Михеев А.В., Авилова К.В., Афанасьев К.Е., Баженов Ю.А., Брусенцова Н.А., Буйновская М.С., Ванисова Е.А., Верещагин А.О., Владимирова Э.Д., Волох А.М., Дмитриев П.П., Завьялов Н.А., Камалова Е.С., Караман Н.К., Карнаухов А.С., Колобова О.С., Колчин С.А., Котенкова Е.В., Лапузина В.В., Лисицына Т.Ю., Мальцев А.Н., Маслов М.В., Менюшина И.Е., Овсяников Н.Г., Орлов О.Ю., Осипова О.В., Переладова О.Б., Поддубная Н.Я., Поярков Н.Д., Пучковский С.В., Ронкин В.И., Рутовская М.В., Савченко Г.А., Сенина Д.А., Сидорчук Н.В., Симкин Г.Н., Трелет С.А., Фокина М.Е., Цветкова Ю.Н., Шепелев А.А., Ячменникова А.А.

Редакционная коллегия:

А.А. Никольский, В.В. Рожнов, А.В. Михеев, Е.А. Ванисова, А.Д. Поярков

Иллюстрация на титуле:

Е.А. Ванисова

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE
A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution

BIOLOGICAL SIGNALING FIELD IN MAMMALS

Edited by
A.A. Nikol'skii, V.V. Rozhnov

**KMK Scientific Press
Moscow 2013**

Biological signaling field in Mammals. Eds A.A. Nikol'skii, V.V. Rozhnov. M: KMK Scientific Press. 2013. 323 p.

This collective monograph discusses topics developed during last 30 years within the frame of N.P. Naumov biological signaling field theory. The questions of methodology, methods of research and description of biological signaling field (including quantitative methods) are discussed along with the subject of sensor mechanisms of information perception by animals, transferred along its channels. The monograph is made on the basis of proceedings of the conference, that took place in November 2012 in Russian State Agrarian University – RSAU – named after K.A. Timiryazev.

The monograph could be of interest for zoologists, ecologists, ethologists as well as other scientists, teachers, students and everyone, who concern themselves with information transfer problematics.

Authors:

Nikol'skii A.A., Rozhnov V.V., Poyarkov A.D., Mikheev A.V., Avilova K.V., Afanasyev K.E., Bazhenov Y.A., Brusentzova N.A., Buynovskaya M.S., Vanisova E.A., Vereschagin A.O., Vladimirova E.D., Volokh A.M., Dmitriev P.P., Zavyalov N.A., Kamalova E.S., Karaman N.K., Karnaukhov A.S., Kolobova O.S., Kolchin S.A., Kotenkova E.V., Lapuzina V.V., Lisitsyna T.Y., Maltsev A.N., Maslov M.V., Menyushina I.E., Ovsyannikov N.G., Orlov O.Y., Osipova O.V., Pereladova O.B., Poddubnaya N.Y., Poyarkov N.D., Puchkovskiy S.V., Ronkin V.I., Rutovskaya M.V., Savchenko G.A., Senina D.A., Sidorchuk N.V., Simkin G.N., Trepets S.A., Fokina M.E., Tsvetkova Y.N., Shepelev A.A., Yachmennikova A.A.

Editorial team:

A.A. Nikol'skii, V.V. Rozhnov, A.V. Mikheev, E.A. Vanisova, A.D. Poyarkov

Illustration: E.A. Vanisova

ПРЕДИСЛОВИЕ

25 ноября 2012 г. выдающемуся российскому (советскому) биологу Николаю Павловичу Наумову исполнилось бы 110 лет. Научная общественность отметила это знаменательное событие проведением конференции, посвящённой концепции биологического сигнального поля, созданной Н.П. Наумовым в последние годы его жизни. Конференция проходила в стенах Российского государственного аграрного университета – МСХА им. К.А. Тимирязева в ноябре 2012 г. и собрала около 50 участников из России и Украины. С воспоминаниями о Н.П. Наумове выступили внук Николая Павловича А.Д. Поярков и те, кому посчастливилось знать профессора Н.П. Наумова лично – А.Д. Бернштейн, О.Ю. Орлов, П.П. Дмитриев, М.Е. Гольцман, Т.Ю. Лисицына, А.А. Никольский.

Доклады конференции оказались разнообразны по обсуждаемым проблемам, глубоки по содержанию и насыщены конкретными результатами полевых исследований, в чем нетрудно убедиться, познакомившись с содержанием данной монографии.

На протяжении всей своей жизни Николай Павлович оставался экологом. Его основными научными интересами всегда были структура, устойчивость и функционирование надорганизменных систем, прежде всего – популяций и биогеоценозов. Популяцию и биоценоз профессор Наумов признавал главной структурой, ответственной за прохождение и преобразование в экосистемах вещества и энергии. Но он неоднократно подчеркивал, что не только вещественно-энергетические, но и коммуникативные процессы определяют облик экологических систем и ответственны за функционирование этих систем на всех их уровнях.

Концепция биологического сигнального поля по своей сути является самостоятельным разделом экологии, созданным Н.П. Наумовым. Его основой является исследование вклада коммуникативных процессов в организацию структуры и функционирования надорганизменных систем, таких как популяции, сообщества и биоценозы. Концепция биологического сигнального поля объясняет работу одного из главных механизмов территориальности у животных. Животные поколение за поколением оставляют следы своей жизнедеятельности в пространстве биогеоценоза, маркируя, таким образом, территорию с находящимися на ней ресурсами, прежде всего, кормовыми и защитными. Каждое новое поколение, считывая информацию, оставленную своими предшественниками, повторяет их траекторию использования территории. Этот универсальный механизм способствует реализации популяциями экологической ниши видов, так как все последующие поколения через биологическое сигнальное поле получают информацию о территории, успешно «опробованной» многими поколениями предшественников, что сокращает время и энергию на освоение ресурсов новыми поколениями.

Необходимо подчеркнуть, что коммуникативные процессы в биологическом сигнальном поле основаны и возможны только благодаря способности животных к опосредованной коммуникации, то есть коммуникации в отсутствие оставившей следы своей жизнедеятельности особи. В отличие от актуальной опосредованной коммуникации, коммуникация в биологическом сигнальном поле основана на восприятии следов жизнедеятельности многих поколений, обитавших на данной территории и использовавших находящиеся на ней ресурсы.

Н.П. Наумов неоднократно подчеркивал, что концепция биологического сигнального поля имеет не только теоретическое, но и большое практическое значение: человек, разрушая места обитания животных, разрушает не только вещественно-энергетическую, но и коммуникативную основу экологических систем, без которой они не могут успешно функционировать.

Проблемы, обсуждаемые в данной монографии, отражают развитие концепции биологического сигнального поля за последние 30 лет. Они касаются практически всех ее аспектов – методологии, методов исследования и описания биологического сигнального поля, в том числе количественных, а также сенсорных механизмов восприятия животными информации, передаваемой по каналам биологического сигнального поля. Подавляющее большинство исследований проведено на млекопитающих, как и сама концепция, созданная на примере этого класса животных. Со временем однако становится очевидным универсальный характер концепции биологического сигнального поля и ее применимость в отношении многих, если не всех, групп позвоночных и беспозвоночных животных.

Мемориальный раздел монографии посвящен жизни и творчеству Н.П. Наумова. Он содержит уникальные, впервые публикуемые фотографии о его яркой, насыщенной содержанием жизни, и практически полную библиографию трудов профессора Наумова.

Коллектив авторов надеется, что их усилия послужат дальнейшему развитию концепции биологического сигнального поля, как одного из заметных достижений российской науки.

Концепция биологического сигнального поля: методологический аспект

КОНЦЕПЦИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО СИГНАЛЬНОГО ПОЛЯ КАК РАЗДЕЛ ОБЩЕЙ ЭКОЛОГИИ

А.А. Никольский

*Российский университет дружбы народов, экологический факультет, г. Москва
bobak@list.ru*

Николай Павлович Наумов, разрабатывая концепцию биологического сигнального поля (далее – сигнальное поле), создавал новый раздел общей экологии. Главной задачей концепции является исследование вклада коммуникативных процессов в организацию структуры и функционирования надорганизменных систем, таких как популяции, сообщества и биоценозы. По сути, исследованию надорганизменных систем посвящено всё научное наследие Николая Павловича. Концепция сигнального поля, над которой Н.П. Наумов работал все последние годы жизни, является итогом его раздумий о внутри- и межвидовых коммуникативных процессах, *оптимизирующих* использование видами пространства биогеоценоза, с находящимися на нём ресурсами.

Главным содержанием концепции сигнального поля, согласно определению Н.П. Наумова, является то, что: “Изменённая воздействием организмов среда становится неотъемлемой частью экосистем, т.е. пространственной основой популяций и биоценозов. Через атмосферу, воду, грунт и почву биотопа от одних особей к другим передаются не только вещества и энергия, но и информация, накопление которой увеличивает устойчивость надорганизменных систем” (Наумов, 1973а, с. 809). Ключевым словом данного тезиса является “изменённая воздействием организмов среда”. Изменённая организмами среда создаёт зрительно-запаховый образ пространства и, что принципиально важно, становится источником постоянно или длительно действующей *опосредованной* коммуникации, коммуникации в отсутствии оставивших следы своей деятельности животных. Именно опосредованная коммуникация принципиально отличает коммуникативные процессы в сигнальном поле от иных форм биокommunikации. Значительный конкретный вклад в изучении механизмов опосредованной коммуникации у млекопитающих внесли работы В.В. Рожнова (2011).

Главными функциями сигнального поля, основанными на опосредованной коммуникации, являются:

1. Организация пространственной активности животных, управление траекторией использования ими территории, с находящимися на ней ресурсами.

2. Передача информации в ряду поколений о пространственной структуре популяций и об использовании предшествующими поколениями территории.

3. Организация расселения молодых животных.

4. Конечная обобщающая функция сигнального поля, как и морфофизиологических адаптаций организмов, состоит в реализации видами занимаемой ими экологической ниши. Причём, во многих случаях эта функция, выполняемая сигнальным полем, даже более очевидна, в отличие от морфологических или физиологических адаптаций животных. Благодаря использованию опосредованной коммуникации, млекопитающие получают возможность хранить информацию о свойствах занимаемой ими экологической ниши *непосредственно* в ландшафте, содержащем в себе ключевые факторы экологической ниши, реализуемой популяцией, и передавать эту информацию новым поколениям.

Носителем опосредованной информации являются аттракторы, “разнообразные элементы окружения, создающие структуру поведения животного” (Гольцман, Крученкова, 1999, с. 61). Объединённые в матрицу стабильных элементов, они образуют систему опосредованной информации в коммуникативном пространстве биогеоценоза.

Н.П. Наумов подчёркивал, что животные маркируют территорию с находящимися на ней ресурсами, а не сами ресурсы. По сути, в этом и заключается смысл территориальности у млекопитающих. Посредством сигнального поля осуществляется маркирование жизненно важных для популяции свойств биогеоценоза, необходимых для питания, размножения, защиты, расселения и т.п.: “... объектом регулирования становятся не ресурсы, а территория. ...” (Наумов, 1973б, с. 9). Подчёркивая, что биологическое сигнальное поле способствует выполнению млекопитающими основных функций популяции, Н.П. Наумов (1973в, с. 78) среди таких основных функций выделил следующие: “организация размножения, расселение и регуляция территориального размещения особей”. Подобно продуктивности и видовому разнообразию сигнальное поле характеризует стадии сукцессионного процесса (Никольский, 1999).

Я считаю принципиально важным не переходить грань, которая отделяет специфику коммуникативных процессов, осуществляемых посредством сигнального поля, от иных процессов биокommunikации. Специфическим, уникальным содержанием концепции является знание механизмов, посредством которых животные способны передавать из поколения в поколение информацию о свойствах используемого ими пространства. Эту мысль наиболее определённо Н.П. Наумов высказал в докладе на Первом международном териологическом конгрессе в Москве (Наумов, 1977, с.

96): “Активная роль популяции в формировании сигнальных полей выражается в накоплении длинным рядом генераций *фиксированной в среде* (выделено мной – А.Н.) информации и её использование последующими поколениями”. Хотя нельзя не признать, что в некоторых работах Николая Павловича использовал расширительное толкование сигнального поля, включая в него сигналы всех возможных сенсорных модальностей, а не только оптические и химические, которые, в отличие от остальных, могут длительно сохраняться в среде, а сохранённая в них информация передаваться новым поколениям. В одной из первых работ, посвящённых сигнальному полю, Н.П. Наумов (1971, с. 663) пишет: “Образование биологических сигнальных полей ... происходит и при использовании других средств ориентации – терморцепции, рцепции электромагнитных явлений и т.п. Таким образом, под «биологическим полем» (полями) мы предлагаем подразумевать совокупность оптических, акустических и иных физических и химических явлений, своим возникновением связанных с обитающими в данном месте организмами...”. В этом “разночтении” формулировок мы видим эволюцию взглядов Николая Павловича. Трудности, возникающие при интерпретации причастности сигналов различной модальности к сигнальному полю, успешно были разрешены в работе Н.П. Наумова с соавторами, где указывается на связь менее стабильных элементов, например, звуковых сигналов, со стабильными элементами (норы) (Наумов и др., 1981, с. 45): “... менее стабильные элементы «привязываются» песцами к более стабильным. Практически такой характер связи означает, что стабильные элементы являются постоянной матрицей, на которую накладываются сменяющиеся системы нестабильных элементов”.

Расширительное толкование сигнального поля дало основание А.Д. Полякову (2005) считать теорию биологического сигнального поля обобщающей, *метатеорией* коммуникативных процессов животных. Эта точка зрения основана на том, что животные реагируют на весь комплекс сигналов, в совокупности образующих сигнальное поле. Если согласиться с положениями метатеории применительно *только* к сигнальному полю, то мы потеряем *специфическое* содержание концепции, разработанной Н.П. Наумовым, – способность популяций хранить и передавать информацию о свойствах территории с находящимися на ней ресурсами из поколения в поколение, наследовать каждым новым поколением траекторию использования территории. И как результат, исчезает главное содержание концепции сигнального поля, размываются границы концепции. Что же касается “мета-”, то эта приставка применима скорее к биокоммуникации и биоориентации вообще, как теория взаимодействия различных сенсорных модальностей во всём разнообразии коммуникативных процессов и процессов ориентации, когда животные используют множество каналов связи одновременно. Сигнальное поле в этом случае не является исключе-

нием, а лишь одним из примеров одновременного использования животными нескольких сенсорных модальностей. Наиболее часто совместное использование различных сенсорных модальностей проявляется как реакция на аттракторы посредством обоняния и зрения. Следует заметить, что в физиологии сенсорных систем такого рода исследования проводятся на протяжении многих десятков лет. В качестве примера можно привести исследования по взаимодействию зрения и слуха в процессе пространственной ориентации или коммуникации в условиях маскирующего шума (напр., Слуховая система, 1990).

Учитывая, что в сигнальном поле, как средстве коммуникации, источником информации является ландшафт, специфически изменённый деятельностью животных, ближайшую (но не единственную) задачу дальнейшего развития концепции биологического сигнального поля я вижу в систематизации наших знаний об аттракторах, формирующих матрицу стабильных элементов. Прежде всего, необходимо провести сравнительно-экологический анализ видовой, биоценотической и биогеоценотической специфики аттракторов. Даже не прибегая к специальным полевым исследованиям, мы можем использовать огромные, но пока не систематизированные знания, накопленные в литературе, указывающие на характер аттракторов и на структуру образованной ими матрицы стабильных элементов, на использование десятками видов млекопитающих информации, сохранённой в ландшафте, в пространстве биогеоценоза и передаваемой в ряду поколений. В подтверждение сказанному, мне хотелось бы сослаться на Е.В. Ротшильда, который на примере большой песчанки ещё до появления первой значительной публикации Н.П. Наумова (1971), посвящённой сигнальному полю, вполне определённо показал использование аттракторов, в данном случае, – нор, новыми поколениями животных (Ротшильд, 1968, с. 86): “Расселяющиеся зверьки занимают обычно уже готовые норы. Даже колонии, в которых несколько лет до этого не было песчанок и выходы нор оказались засыпанными песком, рано или поздно снова заселяются грызунами при увеличении их численности”. Зоологическая литература изобилует такого рода наблюдениями, предоставляя богатейший материал для систематизации наших знаний о сигнальном поле млекопитающих, прежде всего, о специфике аттракторов видовых популяций, формирующих матрицу стабильных элементов, “считывая” которую, животные поколение за поколением повторяют траекторию рационального использования территории.

Литература

- Гольцман М.Е., Крученкова Е.П. 1999. Аттракторы в социальном поведении // Шестой съезд Териол. об-ва. Тез. докл. (Москва, 13–16 апреля 1999 г.). М.: ИПЭЭ РАН. С. 61.
- Наумов Н.П. 1971. Уровни организации живой материи и популяционная биология // Журн. общ. биологии. Т. 32. № 6. С. 651-666.
- Наумов Н.П. 1973а. Сигнальные (биологические) поля и их значения для животных // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 6. С. 808-817.
- Наумов Н.П. 1973б. Бионика и надорганизменные системы // Проблемы бионики. М.: Наука. С. 7-14.
- Наумов Н.П. 1973в. Популяционная экология. Проблемы и задачи. М.: Изд-во МГУ. С. 76-87.
- Наумов Н.П. 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 93-110.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсяников Н.Г., Попов С.В., Смирин В.М. 1981. Социальное поведение песца на острове медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности // Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. С. 31-75.
- Никольский А.А. 1999. Биологическое сигнальное поле млекопитающих в структуре климатического сообщества // Четвёртый Съезд Териол. об-ва. Тез. докл. Москва, 13–16 апреля. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. С. 178.
- Поярков А.Д. 2005. Биологическое сигнальное поле как метатеория коммуникативных процессов // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Матер. науч. конф. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 201-203.
- Рожнов В.В. 2011. Опосредованная хемокоммуникация в социальном поведении млекопитающих. М.: Т-во науч. изд. КМК. 288 с.
- Ротшильд Е.В. 1968. Азотолюбивая растительность пустыни и животные. М.: МГУ. 204 с.
- Слуховая система. 1990. / Ред. Я.А. Альтман. Л.: Наука. 620 с.

ИДЕЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО НАСЛЕДОВАНИЯ В ТРУДАХ ПРОФЕССОРА Н.П. НАУМОВА

А.А. Никольский

*Российский университет дружбы народов, экологический факультет, г. Москва
bobak@list.ru*

Задача данного сообщения состоит в том, чтобы обратить внимание на особую форму наследования, которую я предлагаю называть «*экологическим наследованием*», и обосновать правомочность такого названия. Идея экологического наследования, как специфического механизма передачи информации в органическом мире от одного поколения к другому, принадлежит Николаю Павловичу Наумову. Основная суть предложенной Н.П. Наумовым концепции биологического сигнального поля и её фундамент состоит в том, что животные, оставляя в пространстве биогеоценоза следы своей деятельности, которые Наумов (1973, с. 808) называл «долгоживущими сигналами» (норы, тропы, скопления помёта и т.п.), формируют запахово-зрительный образ пространства, облегчая каждому новому поколению использование территории с находящимися на ней ресурсами. Позднее эти «долгоживущие сигналы» были названы «стабильными элементами», а образуемый ими пространственный комплекс – «матрицей стабильных элементов» (Наумов и др., 1981). Считывая информацию, оставленную в стабильных элементах предыдущими поколениями, каждое новое поколение повторяет траекторию использования территории своих предшественников. В следах их деятельности закодирован опыт использования территории, накопленный предыдущими поколениями.

Популяции, некогда населявшие территорию, передают каждому новому поколению информацию о специфике экологической ниши, успешно «опробованной» множеством поколений. Таким образом, сигнальное поле представляет собой механизм, посредством которого каждое новое поколение наследует информацию об экологической нише вида и реализует её в пространстве занимаемой популяцией территории.

По сути, Н.П. Наумов открыл новую форму наследования информации в органическом мире (Никольский, 2014). Специфика хранения и передачи информации даёт основание называть её «экологическим наследованием». В неявной форме идея экологического наследования многократно высказывалась и до создания Н.П. Наумовым концепции сигнального поля. Например, Е.В. Ротшильд, незадолго до выхода первой публикации Н.П. Наумова (1971), посвящённой сигнальным полям, заметил (Ротшильд, 1968, с. 169): «...старые колонии песчанок, служат для зверьков своего рода сигналами пригодности места для обитания». Позднее Н.П. Наумов, хорошо знавший экологию большой песчанки, неоднократно использовал этот пример в своих работах. В литературе, обычно в форме попутных

наблюдений, встречается множество аналогичных примеров в отношении различных видов млекопитающих (Никольский, 2003; Ванисова, Никольский, 2012). Но, как можно предположить, экологическое наследование распространено не только среди млекопитающих, на примере которых Н.П. Наумов разрабатывал концепцию сигнального поля, а так же и в других группах, как позвоночных, так и беспозвоночных животных.

В органическом мире известны две формы наследования информации, две формы передачи информации от одного поколения к другому: генетическое наследование и культурные традиции. Первое, как известно, осуществляется посредством генетического кода, системы записи наследственной информации в молекулах нуклеиновых кислот. Второе – через способность животных к обучению, способность к имитированию и подражанию, таковы, например, пересмешничество у птиц, или новые навыки кормодобывания у птиц и млекопитающих, передаваемые через подражание (Меннинг, 1982). Таким образом, экологическое наследование, подобно генетическому наследованию и культурным традициям, хотя и представляет собой механизм наследования информации в ряду поколений, отличается от них способом кодирования и передачи информации. Николай Павлович специально подчёркивал, что передача информации в сигнальном поле от одного поколения к другому представляет собой явление того же порядка, что и названные выше генетическое наследование и культурные традиции. Он писал (Наумов, 1977, с. 96): «Активная роль популяции в формировании сигнальных полей выражается в накоплении длинным рядом генераций фиксированной в среде информации и её использование последующими поколениями. Этот способ передачи биологической информации универсален и по своему биологическому значению, видимо, равен *кодированию информации в геноме или воспитанию потомства родителями* (выделено мной – А.Н.) у высших животных. Он присущ всем организмам, свойствен надорганизменным системам и возможен только в популяциях».

Кодирование информации в сигнальном поле осуществляется посредством стабильных элементов, образующих в пространстве биогеоценоза, как сказано выше, матрицу стабильных элементов, представляющих собой, по удачному определению Гольцмана и Крученковой (1999, с. 61), аттракторы, «разнообразные элементы окружения, создающие структуру поведения животного». В нашем случае такой «структурой поведения» является повторение каждым новым поколением траектории использования территории, что подтверждается наблюдениями за мечеными животными (Nikol'skii, Mukhamediev, 1997).

Аттрактивность, привлекательность стабильных элементов сигнального поля основана на видовой специфике заложенных в них кодов. Способность адекватно воспринимать информацию, передаваемую посредством стабильных элементов сигнального поля, животные, вероятнее всего, на-

следуют генетически, так же как они наследуют генетически способность к обучению и к имитированию.

В основе хранения и передачи информации в сигнальном поле лежит опосредованная коммуникация, то есть коммуникация, осуществляемая в отсутствие оставившего следы своей деятельности животного (Рожнов, 2011). В случае экологического наследования – следами деятельности многих поколений животных, некогда населявших данную территорию. Предметом экологического наследования является информация о территории, с находящимися на ней ресурсами. Кодирование такой информации осуществляется посредством следов жизнедеятельности, специфических для каждого вида, длительно сохраняемых во внешней среде, а с учётом их постоянного обновления каждым новым поколением – неограниченно долго. Например, для многих видов грызунов и насекомых это норы и тропы. Для копытных и хищных млекопитающих – тропы, скопления помёта и т.п.

Концепция сигнального поля и лежащий в её основе феномен экологического наследования исследованы крайне слабо, хотя и имеют большое практическое значение. Н.П. Наумов (1973, с. 809) специально подчеркивал, казалось бы, очевидный факт, что структуру и функционирование популяций животных характеризуют не только вещественно-энергетические, но и коммуникативные процессы: «Через атмосферу, воду, грунт и почву биотопа от одних особей к другим передаются не только вещества и энергия, но и информация, накопление которой увеличивает *устойчивость надорганизменных систем*» (выделено мной – А.Н.). Последнее, выделенное мной замечание, существенно. Здесь мы видим прямую аналогию со свойствами климаксной стадии экологической сукцессии (Никольский, 1999). На зрелой стадии сукцессии экологические системы на неограниченно длительное время достигают относительно стабильного и относительно высокого уровня биологической продуктивности и видового разнообразия (Одум, 1975). Из этого с очевидностью следует, что антропогенные факторы разрушают, в том числе, и сложнейшую, установившуюся систему хранения и передачи информации, создаваемую многими поколениями животных. Это не осталось незамеченным, и уже есть единичные работы, в которых даётся оценка разрушительному воздействию человека на структуру сигнального поля (Мозговой и др., 1998; Сидорчук, Рожнов, 2010). Есть основания надеяться, что в ближайшие годы концепция сигнального поля и положенные в её основание механизмы экологического наследования займут достойное место, как в теоретической, так и в прикладной экологии.

Литература

- Ванисова Е.А., Никольский А.А. 2012. Биологическое сигнальное поле млекопитающих (к 110-летию профессора Н.П. Наумова) // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 6. С. 403-416.
- Гольцман М.Е., Крученкова Е.П. 1999. Аттракторы в социальном поведении // Шестой Съезд Териол. об-ва. Тез. докл. (Москва, 13–16 апреля 1999 г.). М.: ИПЭЭ РАН. С. 61.
- Меннинг О. 1982. Поведение животных. Вводный курс. М.: Мир. 360 с.
- Мозговой Д.П., Розенберг Г. С., Владимирова Э.Д. 1998. Информационные поля и поведение млекопитающих: Уч. пособие. Самара: Изд-во Самар. ун-та. 92 с.
- Наумов Н.П. 1971. Уровни организации живой материи и популяционная биология // Журн. общ. биологии. Т. 32. № 6. С. 651-666.
- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значения для животных // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 6. С. 808-817.
- Наумов Н.П. 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Вопросы териологии. Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 93-110.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсяников Н.Г., Попов С.В., Смирин В.М. 1981. Социальное поведение песца на острове медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности // Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. С. 31-75.
- Никольский А.А. 1999. Биологическое сигнальное поле млекопитающих в структуре климаксового сообщества // Четвёртый Съезд Териол. об-ва. Тез. докл. Москва, 13–16 апреля. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. С. 178.
- Никольский А.А. 2003. Экологические аспекты биологического сигнального поля млекопитающих // Зоол. журн. Т. 82. № 4. С. 443-449.
- Никольский А.А. 2014. Экологическое наследование в биологическом сигнальном поле млекопитающих // Экология. № 1. С. 70-73.
- Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.: Мир. 740 с.
- Рожнов В.В. 2011. Опосредованная хемокоммуникация в социальном поведении млекопитающих. М.: Т-во науч. изд. КМК. 288 с.
- Ротшильд Е.В. 1968. Азотолюбивая растительность пустыни и животные. М.: МГУ. 204 с.
- Сидорчук Н.В., Рожнов В.В. 2010. Европейский барсук в Дарвинском заповеднике. Традиционные и новые методы в изучении экологии и поведения норных хищников. М.: Т-во науч. изд. КМК. 122 с.
- Nikol'skii A.A., Mukhamediev T.D. 1997. Territoriality in the Altai Pika (*Ochotona alpina*) // Gibier Faune Sauvage (Game and Wildlife). V. 14. № 3. P. 359-383.

МЕСТО КОНЦЕПЦИИ ОПОСРЕДОВАННОЙ ХЕМОКОММУНИКАЦИИ В ТЕОРИИ БИОЛОГИЧЕСКОГО СИГНАЛЬНОГО ПОЛЯ Н.П. НАУМОВА

В.В. Рожнов

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва
rozhnov.v@gmail.com*

Суть предложенной Н.П. Наумовым (1973, 1975, 1977) концепции биологического сигнального поля состоит в том, что животные, оставляя в пространстве следы своей деятельности («долгоживущие сигналы» – норы, тропы, скопления помета и т.п. – Наумов, 1973, с. 808), формируют запахово-зрительный образ пространства, облегчая каждому новому поколению его использование.

В понятии «биологическое сигнальное поле», которое Н.П. Наумов определял как «совокупность специфических и неспецифических изменений среды организмами» (Наумов, 1973), заложены два принципиально важных аспекта – структурированность его информационных каналов (модальностей) и вероятностная основа коммуникации.

Среди модальностей биологического сигнального поля Н.П. Наумов выделял топографическую (тропы, норы, логова, гнезда, игровые площадки, сигнальные холмики, поскребы и др.), ольфакторную (запаховые метки и другие химические сигналы), акустическую (различного рода крики, специально издаваемые механические звуки и звуки, сопутствующие активности животных), визуальную (элементарные двигательные акты, демонстрации и повседневный поток поведения).

О вероятностной основе обеспечения коммуникационных связей между особями в популяциях Н.П. Наумов (1977, с. 94) писал: «функционально обусловленные сигналы имеют ненаправленный характер и работают по типу «обращение всех ко всем». В сущности, обмен информацией происходит путем «вывешивания объявлений». Он не обеспечивает строго адекватной реакции, характер которой зависит от поведенческой ситуации и состояния (реактивности) партнеров-акцепторов».

Долгоживущие сигналы, оставляемые животными и формирующие запахово-зрительный образ пространства, позднее были названы *стабильными элементами*, а образуемый ими пространственный комплекс – *матрицей стабильных элементов* (Наумов и др., 1981). Эти элементы представляют собой *аттракторы* – «разнообразные элементы окружения, создающие структуру поведения животного» (Гольцман, Крученкова, 1999, с. 61).

Один из наиболее характерных структурных элементов биологического сигнального поля – запаховая метка. В ней обычно видят пограничный столб, а поведение, связанное с оставлением запаховых меток, которое

называют маркировочным (термин ввел Х. Хедигер в 1949 г. – Hediger, 1949), рассматривают в рамках концепции территориальности как самую мягкую форму защиты территории. Эта концепция предполагает (Gosling, 1982, 1986; Gosling, McKay, 1990; Richardson, 1991), что животное оставляет запаховые метки для обозначения границ территории, что метки содержат информацию о занятости территории и что для этой цели может быть использован любой источник запаха.

В нашем понимании запаховая метка – оставляемый особью в окружающей среде источник запаховых сигналов (различного рода экскременты: секрет кожных желез, моча, экскременты, слюна), несущий информацию об этой особи для других особей, а маркировочное поведение – составляющая процесса коммуникации.

Восприятие запаховой метки складывается из нескольких компонентов: *места в пространстве*, где расположен объект с запаховой меткой, *объекта и субстрата*, на котором запаховая метка оставлена, и *собственно носителя информации* (источника запаховых сигналов). Т.е., исходя из процесса коммуникации, запаховая метка как элемент сигнального биологического поля должна быть оставлена определенным образом, в определенном месте используемого пространства и на определенном объекте, определенным образом обнаружена, и из нее должна быть получена конкретная информация.

В результате изучения химической коммуникации млекопитающих и, как частного случая, их маркировочного поведения нами предложена концепция *опосредованной хемокоммуникации* (Рожнов, 2004, 2011). В этой концепции запаховая метка рассматривается не с позиций территориальных отношений животных, а с позиций коммуникативного значения ее в социальной жизни животных, при котором главный смысл оставления запаховой метки состоит в поддержании информационных связей между особями.

Положения концепции опосредованной хемокоммуникации основаны на сопоставлении особенностей химической коммуникации млекопитающих и их социального поведения. Мы определяем опосредованную хемокоммуникацию как специфический способ коммуникации, при котором животное-донор информации отделяет от себя источник химических сигналов в виде запаховой метки и «размножает» свой образ, заменяя себя «запаховым дубликатом». При этом как у животного-донора, так и у реципиента формируются разнообразные формы поведения, связанные с оставлением запаховых меток в окружающей среде («маркировочное поведение») и облегчением обнаружения таких меток.

В основе концепции опосредованной хемокоммуникации лежат три ряда признаков, которые характеризуют феномен опосредованной коммуникации, ключевое место в ней запаховой метки и надежность опосредованной коммуникации (вероятность обнаружения запаховой метки):

1. Признаки, характеризующие феномен опосредованной коммуникации. *Отделение животным от себя источника запаховых сигналов* («запаховой метки») и оставление его в окружающей среде, результатом чего является: передача информации о себе особями, разбросанными в пространстве и времени; действие источника запахового сигнала в отсутствие его донора; «размножение» особью своего образа и пролонгирование действия запахового сигнала. *Формирование у вида специфического поведения*, обеспечивающего: оставление запаховой метки («маркировочное поведение») и высокую вероятность обнаружения запаховой метки.

2. Признаки, характеризующие ключевое место запаховой метки в опосредованной коммуникации. *Значение в социальной жизни* – запаховая метка: инструмент организации социального поведения животных («аттрактор»); элемент сигнального биологического поля. *Разнообразие используемых экскретов* – их значение в коммуникации у разных видов и одного и того же вида различно и позволяет выделить типы запаховых меток: основной и дублирующий. *Получение информации о доноре* из запаховой метки на основе врожденных механизмов (информация о виде, поле, физиологическом состоянии) и приобретенного опыта (информация об индивидуальности). *Индивидуализация запаховой метки* (установление ассоциативной связи между запаховой меткой и особью, ее оставившей), которая обеспечивается поддержанием прямых контактов между особями.

3. Признаки, характеризующие надежность опосредованной коммуникации (высокую вероятность обнаружения запаховой метки). *Оставление запаховой метки в местах наиболее вероятного ее обнаружения* (в тех частях используемого пространства, где наиболее часто присутствуют другие особи) – этому способствует: постоянство мест локализации меток («сигнальных пунктов»), использование разными особями одних и тех же мест и объектов для оставления меток. *Оставление запаховой метки на объекте*, который с наибольшей вероятностью попадает в поле зрения другой особи. *Увеличение площади*, на которой оставлена запаховая метка. *Увеличение времени действия* запаховой метки: «консервация» мочевой метки (использование жировой подложки), дублирование информации в секретах специфических желез. *Частота обновления* запаховых меток (активность маркировки).

С помощью запаховой метки животное осуществляет «информационную экспансию» – размещает в окружающем его пространстве возможно больше информации о себе, «размножает» свой образ, отделяя от себя источник сигнала, в результате чего увеличивается время воздействия запахового сигнала (за счет создания «запахового дубликата») и происходит его действие в отсутствие самой особи, оставившей запаховую метку (Роজন, 2005). При этом оно не только создает информационное социальное поле, в котором обитает группировка, членам которой это поле помогает

ориентироваться в социальном окружении, но и закрепляет свое место в этом окружении.

Поскольку, согласно концепции опосредованной хемокоммуникации, главный смысл оставления запаховой метки состоит в поддержании информационных связей между особями, это предполагает существование механизмов, способствующих повышению вероятности нахождения запаховой метки другими особями и тем самым – увеличению надежности опосредованной хемокоммуникации. Таким механизмом увеличения вероятности нахождения запаховой метки и, соответственно, надежности коммуникации является биологическое сигнальное поле. Этот аспект является принципиально важным, но исследован недостаточно.

С позиций модальностей коммуникации для опосредованной хемокоммуникации наиболее важны *топографическая* и *химическая составляющие* биологического сигнального поля, так как именно такие сигналы могут сохраняться продолжительное время. Эти составляющие биологического сигнального поля рассматриваются нами именно с точки зрения механизма обнаружения запаховой метки.

Топографическая составляющая (тропы, норы, логова, гнезда, игровые площадки, сигнальные холмики, поскребы и др.) – самая долго существующая модальность биологического сигнального поля. Ее сигналы могут существовать десятки, сотни и даже тысячи лет, и несут информацию о наличии в прошлом на этом месте очагов существования жизни и способов освоения пространства. Для опосредованной хемокоммуникации важно то, что топографическая составляющая отражает структуру используемого пространства и определяет пространственное расположение запаховых меток. С топографической модальностью напрямую связана *визуальная* составляющая, которая в опосредованной коммуникации связана не с собственно поведением животного на виду партнера, а с визуальным восприятием конкретных объектов, на которых оставлены запаховые метки.

На примере закономерностей размещения запаховых меток околородных кунных нами показано (Рожнов, Авилов, 2005), что места оставления запаховых меток приурочены к заметным элементам макрорельефа (топографическая составляющая), а объекты, на которых животные их оставляют, визуально выделяются в окружающей среде. Наиболее вероятные места оставления запаховых меток околородными кунными находятся на путях перемещений животных и приурочены к заметным элементам макроландшафта: местам впадения ручьев, бобровым плотинам, границам смены биотопов. Предпочтение отдается наиболее визуально выделяющимся из общего ландшафта объектам – камням, кочкам и отмелям на берегу, лежащим поперек реки стволам.

Таким образом, именно топографическая и визуальная составляющие биологического сигнального поля могут выступать механизмом, повышающим вероятность обнаружения запаховых меток, т.е. надежность опос-

редованной коммуникации. Места оставления запаховых меток и их скопления (сигнальные пункты) используются разными поколениями животных («передаются по наследству») и тем самым связывают топографическую, визуальную и химическую модальности биологического сигнального поля.

Химическая (ольфакторная) составляющая, представленная собственно запаховыми метками животных, в опосредованной коммуникации имеет первостепенное значение, так как именно запаховые метки несут информацию об индивидууме.

Разные типы запаховых меток могут нести разную информацию, но их пространственное размещение может иметь общие закономерности, и они могут наноситься на определенные объекты.

Важным аспектом является продолжительность передачи запаховой меткой содержащейся в ней информации. Она определяется двумя характеристиками: *физической составляющей* – продолжительностью «физического» существования запаховой метки – носителя запахового сигнала, и *информационной составляющей* – продолжительностью трансляции информации запаховой меткой. Следует ожидать связи этих параметров с периодичностью посещения животными сигнальных пунктов. Например, продолжительность «физического» существования экскрементов речной выдры, которые являются основным типом запаховых меток у этого вида, составляет около 30 дней, после чего они оказываются практически полностью переработаны беспозвоночными (Jenkins, Burrows, 1980). Сигналы химической (ольфакторной) модальности сохраняются от нескольких часов до месяца и даже больше и обеспечивают передачу информации в отсутствие особи, оставившей запаховую метку. Так, в реакции черного хоря на пару источников запаха *своя метка/чужая метка* асимметрия (показатель наличия информации) существует до 20–21 дня, а в реакции на мочевые метки 28–29-дневной давности она уже не проявляется (Рожнов, 2011).

Продолжительность действия запаховых меток больше, чем периодичность их обновления (появления особи в той или иной точке участка обитания) и частота оставления (активность маркировки). Это также обеспечивает надежность опосредованной коммуникации.

Таким образом, для понимания процесса опосредованной хемокоммуникации необходимо рассматривать все три составляющие коммуникационного процесса: собственно запаховые метки (*информационное содержание, пространственное размещение, особенности функционирования*), действия донора – поведение, связанное с оставлением информации (*маркировочное*), и действия реципиента – поведение, связанное с восприятием информации (*этому предшествует обнаружение реципиентами оставленных донорами меток и их исследование*). В этом отношении концепция опосредованной коммуникации представляет собой дальнейшее

развитие теории биологического сигнального поля и может рассматриваться как ее перспективная модификация (Ванисова, Никольский, 2012).

Одно из направлений дальнейшего развития теории биологического сигнального поля – формирование представления о нем как *метатеории коммуникативных процессов* (Поярков, 2005).

Современная тенденция развития отдельных областей знаний о биокоммуникации – углубляющаяся их дифференцировка и усиливающаяся изоляция в результате использования своих специфических методов и подходов, соответственно которым внутри каждой области вырабатываются свои, специфичные знания, со своими формами представления материала, иллюстративными рядами и пр. В реальной коммуникации животные используют комплекс сигналов разной модальности, которые поступают к животному и воздействуют на него одновременно или в сжатые интервалы времени. Для понимания того, каким образом происходят реальные коммуникативные процессы в группах особей, необходима общая теория биокоммуникации – метатеория, которая потенциально может помочь увидеть новые параметры и свойства в исследуемых объектах. Введение понятия *информационная мощность канала связи* или модальности биологического сигнального поля, подразумевающего под этим потенциальный объем передаваемой информации по данному каналу за определенное время, позволяет использовать теорию биологического сигнального поля как обобщающую теорию и как конфигуратор, увязывающий конкретные знания разных областей в единую логичную и целостную картину.

Другое направление развития теории биологического сигнального поля – разработка принадлежащей Н.П. Наумову идеи *экологического наследования* (термин предложен А.А. Никольским, 2013) как специфического механизма передачи информации в органическом мире от одного поколения к другому.

Как отмечал Н.П. Наумов (1977, с. 96), *«активная роль популяции в формировании сигнальных полей выражается в накоплении длинным рядом генераций фиксированной в среде информации и ее использование последующими поколениями. Этот способ передачи биологической информации универсален и по своему биологическому значению, видимо, равен кодированию информации в геноме или воспитанию потомства родителя у высших животных. Он присущ всем организмам, свойствен надорганизменным системам и возможен только в популяциях»*. Экологическое наследование, подобно генетическому наследованию и культурным традициям, хотя и представляет собой механизм наследования информации в ряду поколений, отличается от них способом кодирования и передачи информации. Считывая информацию, оставленную в стабильных элементах предыдущими поколениями, каждое новое поколение животных повторяет траекторию использования территории своих предшественников, в сле-

дах деятельности которых закодирован опыт использования пространства, накопленный предыдущими поколениями (Никольский, 2013).

Целый ряд вопросов не решен и для дальнейшего развития концепции опосредованной хемокоммуникации.

Поскольку восприятие запаховой метки складывается из нескольких компонентов – собственно носителя информации (источника запахового сигнала), места, где запаховая метка оставлена, и субстрата, на котором она расположена, важными являются вопросы о продолжительности сохранения запаховой метки и влияния на нее этих факторов, о том, что происходит с химическими веществами, собственно несущими информацию об особи. В этом направлении некоторые исследования проведены, но их недостаточно. Большой интерес представляет исследование распределения запаховых меток в пространстве. Для этого необходима разработка новых методов – индивидуальная идентификация меток, их топографическая привязка. Что позволяет реципиенту отличать одну запаховую метку от другой, когда разные особи оставляют их на одном и том же объекте? Поскольку оставленная запаховая метка является относительно долговременным источником запаховых сигналов, важен вопрос о том, как это отражается на физиологическом состоянии особей других видов и структуре их популяций? Например, показано, что запаховые сигналы хищников подавляют размножение грызунов; эти исследования очень перспективны для разработки способов контроля численности млекопитающих. Если оставленная запаховая метка доступна особям других видов, что создает условия для межвидовой хемокоммуникации, то какова роль запаховых меток в межвидовых отношениях близкородственных видов? Исследования в этом направлении только начаты.

Таким образом, нельзя не согласиться с Е.А. Ванисовой и А.А. Никольским (2012), связывающими перспективы развития концепции биологического сигнального поля (и, соответственно, концепции опосредованной коммуникации) с параллельным исследованием поведенческого и экологического аспектов сигнального поля, с развитием методов, позволяющих объединить в одном исследовании анализ коммуникативных процессов с анализом взаимовлияния этих процессов и функционирования экологических систем, экспериментально моделировать процессы, ответственные за формирование матрицы стабильных элементов сигнального поля.

Литература

- Ванисова Е.А., Никольский А.А. 2012. Биологическое сигнальное поле млекопитающих (к 110-летию со дня рождения профессора Н.П. Наумова) // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 6. С. 403-417.
- Гольцман М.Е., Крученкова Е.П. 1999. Аттракторы в социальном поведении // Шестой Съезд Териол. об-ва. Тез. докл. (Москва, 13–16 апреля 1999 г.) М.: ИПЭЭ РАН. С. 61.
- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 6. С. 808-817.
- Наумов Н.П. 1975. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Вестн. АН СССР. № 2. С. 55-62.
- Наумов Н.П. 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Вопросы териологии. Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 93-110.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсяников Н.Г., Попов С.В., Смирин В.М. 1981. Социальное поведение песца на острове Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности // Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. С. 31-75.
- Никольский А.А. 2013. Экологическое наследование как ключевая идея концепции биологического сигнального поля // Актуальные проблемы природопользования. Сб. науч. тр. Вып. 15. М.: РУДН. С. 110-113.
- Поярков А.Д. 2005. Биологическое сигнальное поле как метатеория коммуникативных процессов // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 201-203.
- Рожнов В.В. 2004. Опосредованная коммуникация млекопитающих: о смене парадигмы и новом концептуальном подходе в исследовании маркировочного поведения // Зоол. журн. Т. 83. № 2. С. 132-158.
- Рожнов В.В. 2005. Запаховая метка как инструмент информационной экспансии у млекопитающих // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 208-211.
- Рожнов В.В. 2011. Опосредованная хемокоммуникация в социальном поведении млекопитающих. М.: Т-во науч. изд. КМК. 288 с.
- Рожнов В.В., Авилов В.К. 2005. Пространственное распределение запаховых меток околородных кунных на р. Межа (Тверская область) // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 211-213.
- Gosling L.M. 1982. A reassessment of the function of scent marking in territories // Z. Tierpsychol. V. 60. № 2. P. 89-118.
- Gosling L.M. 1986. Economic consequences of scent marking in mammalian territoriality // Duvall D., Мyller-Schwarze D., Silverstein R.M. (Eds.). Chemical Signals in Vertebrates. V. 4. New York: Plenum Press. P. 385-395.
- Gosling L.M., McKay H.V. 1990. Competitor assessment by scent matching: an experimental test // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 26. P. 415-420.
- Hediger H. 1949. Säugetier-Territorien und Markierung // Bijdragen tot de Dierkunde. Bd. 28. S. 172-184.
- Jenkins D., Burrows G.O. 1980. Ecology of otters in northern Scotland. III. The use of faeces as indicators of otter (*Lutra lutra*) density and distribution // J. Anim. Ecol. V. 49. № 3. P. 755-774.
- Richardson P.R.K. 1991. Territorial significance of scent marking during the non-mating season in the aardwolf *Proteles cristatus* (Carnivora: Proteleidae) // Ethology. V. 87. № 1-2. P. 9-27.

БИОЛОГИЧЕСКОЕ СИГНАЛЬНОЕ ПОЛЕ: ЭТОЛОГИЧЕСКИЙ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ И ЭВОЛЮЦИОННЫЙ АСПЕКТЫ ПРОБЛЕМЫ

А.Д. Поярков

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва
apoyarkov@yandex.ru*

*... ибо нет такого наблюдения, которое не
заменялось бы потом более точным,
нет толкования, которое позднее не
оказывалось бы односторонним,
и только метод, путь, которым
человеческая мысль пыталась расширить
область познания, - один лишь метод
может неизменно сохранить свое
значение...*

А.Ф. Котс

Предложенная Н.П. Наумовым (1971, 1973а,б, 1977) более 40 лет назад теория биологических сигнальных полей, рассматривалась многими учеными как перспективная и эвристически ценная теория. Ссылки на эту теорию постоянно встречались во многих трудах экологов и этологов СССР и позже стран СНГ (Соколов, 1975; Шилов, 1977; Крушинский, 1979; Панов, 1978, 1983а,б; Никольский, 1999, 2003; Матюшкин, 1977; Рожнов, 1988, 2011; Попов, Чабовский, 1995, 2005; и многие другие). Интересно, что именно теория биологических сигнальных полей послужила методологической основой концепции полевой структуры политического дискурса, созданной профессором А.К. Михальской (1998а,б, 2000, 2013). Таким образом, эта концепция перешагнула рамки биологии и используется и в филологии, и в психологии. Однако эта теория на наш взгляд, все же не получила широкого распространения, хотя работы, базирующиеся на ее принципах, продолжают (Мозговой и др., 1998; Гольцман, Крученкова, 1999; Михеев, 2003, 2008; Никольский, 2011; Рожнов, 2011; Ванисова и др., 2011; Блудченко, 2011; Ванисова, Никольский 2012; и др.). Возможно, причиной этого является сложность феноменов и явлений, которые Н.П. Наумов назвал биологическим сигнальным полем. То, что животные оставляют разного рода метки и эти метки играют важную функцию в информировании других животных и влияют на их распределение, известно было задолго до возникновения концепции биологических сигнальных полей (Сабанеев, 1877; Динник, 1914; Murey, 1944; Barkholder, 1959; Wynne-Edwards, 1962; Jewell, 1966; Lockie, 1966; Kleiman, 1966 и многие другие). Однако Н.П. Наумов акцентировал внимание, прежде всего, на том, что эти сигналы постоянно и полностью окружают каждое животное, посто-

янно влияя на его поведение и модифицируя его в большой степени. Для Н.П. Наумова каждый индивид погружен (окружен) биологическим сигнальным полем (Наумов, 1977). Таким образом, он хотел сместить акцент со схем четко очерченного во времени прямого парного взаимодействия на постоянно окружающий и воздействующий фон или фоновое воздействие. В данном смысле фон не подразумевает малозначачий и не воспринимаемый тип воздействий.

Вслед за Е.А. Ванисовой и А.А. Никольским (2012, с. 403) подчеркнем, что «фундаментальным положением концепции биологического сигнального поля является то, что структурой и функциями экологических систем управляют не только вещественно-энергетические, но и коммуникативные процессы». Как справедливо отметил А.А. Никольский (2003), теория биологических сигнальных полей имеет экологический и этологический аспекты. Однако по мысли Н.П. Наумова, она была предложена для возможностей синтеза знаний в этих областях и в определенном смысле является теорией, относящейся к области поведенческой экологии. Отсюда вытекает и еще один важный аспект этой теории – эволюционный.

Поскольку и Н.П. Наумов, и его последователи (напр., Никольский, 2003) подчеркивали, что биологические сигнальные поля «связывают между собой разные генерации» и «представляет своеобразный аппарат памяти в такой надорганизменной среде как биоценоз», что сама активность животных постоянно преобразует среду обитания, представляется уместным говорить о том, что сигнальное поле представляет собой механизм коэволюции между популяцией и средой ее обитания и является основой для возникновения «культурных традиций» в широком смысле. Таким образом, мы вправе говорить и об эволюционном аспекте теории биологических сигнальных полей. В последние десятилетия теория коэволюции бурно развивается причем именно в аспекте синтеза культурных традиций и биологических основ. Так в отношении человека была предложена теория геннокультурной коэволюции (Ламсде, Гушурст, 2012). Согласно этой теории, возникновение человеческого рода произошло не в ходе биологической эволюции классического дарвиновского типа, а в результате переплетения двух линий наследуемой информации — генетической и культурной. Информация, передаваемая из поколения в поколение по культурным каналам, лежит во внешней по отношению к индивиду среде. Способность и предрасположенность к восприятию этой информации является очень важным фактором генетических преобразований и ускорения эволюции. Представляется, что биологическое сигнальное поле, прежде всего в своем компоненте долгоживущих сигналов (Наумов, 1973б) или матрицы стабильных элементов (Наумов и др., 1981), как раз является тем каналом, по которому передается информация во внешней среде от поколения к поколению. Таким образом, идеи коэволюции могут быть применены и в отношении животных.

На наш взгляд именно идею синтезирующего начала, объединяющего сущности совершенно разного рода, высказали М.Е. Гольцман и Е.П. Крученкова в введенном ими в 1999 году понятии “аттрактор”, понятии, развивающем теорию биологического сигнального поля и смещающем акценты с физических сущностей тех или иных источников информации на механизмы восприятия и реагирования. Понятие “аттрактор” трактуется авторами как объект привязанности, связь с которым организует поведение в рассматриваемом масштабе времени. Аттракторами могут быть объекты любой природы, от элементов ландшафта до самих животных, на которых направлено внимание партнёров по взаимодействию: “... аттракторами могут быть участки обитания и их части, убежища, тропы и норы, сигнальные метки ... – т.е. самые разнообразные элементы окружения, создающие структуру поведения животного” (Гольцман, Крученкова, 1999, с. 61). На наш взгляд, если использовать физическую аналогию, аттрактор – это заряд биологического сигнального поля. Надо констатировать, что понятие аттрактора проработано очень слабо и после введения понятия в обиход научного сообщества работ, посвященных этой тематике, насчитываются считанные единицы (Никольский, 2011; Ванисова и др., 2012). Интересно, что в теории полевого дискурса в 1998 году А.К. Михальской (1998а,б) были введены понятия аттрактанта и репеллента. Как следует из названия, имеются в виду как положительные, так и отрицательные стимулы. «Аттрактанты и репелленты – обладают свойством прямо, вне и помимо текста влиять на поведение человека, выполняя роль сильного элементарного положительного или отрицательного стимула» (Михальская, 2013, с. 282). И аттрактанты, и репелленты относятся к классу т.н. фасцинаторов, то есть значений, связывающих и удерживающих внимание. Вероятно, именно понятие фасцинатора, введенное А.К. Михальской, наиболее близко соответствует понятию аттрактора (Гольцман, Крученкова, 1999). Мы столь подробно останавливаемся на концепции А.К. Михальской, чтобы привлечь внимание к проблеме заряженности (положительной или отрицательной) заряда биологического сигнального поля.

А.А. Никольский (2003) подчеркивает, что сигнальное поле выступает как важный регулятор оптимального использования ресурсов экосистемы. Это, на наш взгляд, очень продуктивное предположение нужно дополнить еще одним, а именно тем, что биологическое сигнальное поле выступает как мощный регулятор агрегированности (сгруппированности) или разобщенности животных в пространстве и времени. Кон- и гетероспецификов можно в определенном смысле считать ресурсом для каждого индивида, однако это ресурс особого рода. Для животных взаимодействие с социальным партнером принципиально важная сфера жизни, от которой зависят такие принципиальные судьбоносные аспекты как репродуктивный успех, здоровье и выживаемость. Этот аспект проблемы нам представляется более продуктивно обсуждать не с ресурсной точки зре-

ния, а исходя из парадигм биокоммуникации и теории взаимодействий. В этом аспекте биологическое сигнальное поле выступает как регулятор: произойдет ли взаимодействие между индивидами или нет, и, если произойдет, как оно будет развиваться. Практически не поднимавшийся вопрос о возможной положительной или отрицательной заряженности сигналов здесь может оказаться весьма важен.

Ранее мы высказали мнение, что эта теория может рассматриваться как метатеория для коммуникативных процессов (Поярков, 2005). Под метатеорией в данном случае мы в первую очередь подразумевали ее роль как конфигуратора (увязывающей конкретные знания разных областей в единую логичную и целостную картину) и обобщающей теории биокоммуникации. Рассмотрим этот вопрос более детально. Среди тех явлений, которые автором концепции были отнесены к феноменам сигнального поля, выделяются тропы, логова, места социальной активности, различного рода химические сигналы, звуки, издаваемые животными, визуальные сигналы и др. Все эти столь разнородные по своей природе явления воспринимаются живыми организмами с помощью разного рода чувств и передаются по разным информационным каналам. Для изучения каждого из упомянутых информационных каналов (например, акустического или химического) используются свои специфические методы и средства, применимые именно в этой области. Полученный материал несет четкие ограничения применяемых методов и средств исследования. Это, как правило, приводит к обособлению полученных данных в особые области знания. Углубляющаяся дифференцировка отдельных областей знаний – общая тенденция науки. Эта тенденция неизбежно приводит к усиливающейся изоляции знаний между конкретными областями биокоммуникации. Соответственно методам и подходам внутри каждой области вырабатываются свои, специфичные знания, со своими формами представления материала, иллюстративными рядами и пр.

Однако в реальной коммуникации животные используют целый комплекс коммуникативных сигналов разной модальности, которые поступают к животному и воздействуют на животное одновременно или в сжатые интервалы времени. Понять каким образом происходят реальные коммуникативные процессы в группах особей невозможно без создания общей теории биокоммуникации. В основные задачи такой теории входят постановка общих проблем, выявление наиболее общих закономерностей биокоммуникации и конфигурирование (соотнесение, сопоставление) знаний конкретных научных предметов.

Н.П. Наумов (1973а,б) выделяет несколько основных модальностей единого биологического сигнального поля – топографическую, химическую, визуальную и акустическую, электромагнитную. Эти модальности биологического поля представлены в любой наземной экосистеме и создаются населением того или иного вида животных. По своим свойствам

основные каналы связи значительно отличаются друг от друга. Это накладывает четкие ограничения на ряд параметров сигналов, передающихся по этим каналам, прежде всего с точки зрения информативности. Наблюдается интересная закономерность между длительностью существования сигналов разной модальности и типом информации передаваемой в этом сигнале. Самая долго существующая модальность – топографическая. Сигналы этой модальности могут существовать десятки, сотни и даже тысячи лет (Наумов, 1973а, 1977). Они несут информацию о наличии в прошлом на этом месте очагов существования жизни и способов освоения пространства. Однако топографические элементы сами по себе ничего не говорят об индивидуумах или группах, их создавших. Более того именно топографические элементы сигнального поля часто являются общими для представителей разных видов. Так возникают магистральные тропы, норы, используемые разными видами и др.

Следующая по длительности существования модальность – химическая. Эти сигналы сохраняются от нескольких часов до месяца или даже больше (Соколов, 1975). В предельных случаях химические сигналы от скопления большого количества животных (например лежбища ушастых тюленей) могут сохраняться в течение года (Лисицына, 1988). Химические сигналы несут целый пакет информации о базовых характеристиках конкретных особей (вид, пол, возраст, статус) и их физиологическом состоянии. Однако химические сигналы не могут передавать информацию о намерениях животного. Их информативность о психическом состоянии конкретной особи резко ограничена и затрагивает наиболее устойчивые компоненты, так как в качестве сигналов выступают физиологические метаболиты, а их экскреция неизбежно запаздывает по времени по сравнению с быстро меняющимися психологическими состояниями. Акустические и визуальные сигналы существуют наименьшее время, от сотых долей секунды до нескольких минут, или, в крайнем случае, десятков минут. Они также могут нести информацию о виде, поле и возрасте источника сигнала (например, звуки издаваемые животным) или его размерные характеристики в визуальной коммуникации. Животное, видя оппонента по коммуникации, сразу определяет взрослое это животное или детеныш, часто так же легко определяется и пол животного, особенно если у вида хорошо выражен половой диморфизм. Однако, кроме того, именно они передают актуальную информацию о намерениях, психическом состоянии (Володина, Володин, 2001) особи или группы особей. Краткосрочность существования самого сигнала дает возможность быстро изменять набор и последовательность этих сигналов в акустической и визуальной коммуникации. Это значительно увеличивает объем информации, передаваемой по этим модальностям биологического сигнального поля. Не случайно Н.П. Наумов (1977, с. 97) отмечал информационную емкость визуальной коммуникации.

Представляется полезным введение понятия информационной мощности канала связи или модальности биологического сигнального поля, подразумевая под этим потенциальный объем передаваемой информации по данному каналу за определенное время. Напомним, что в физическом понятии мощности время стоит в знаменателе в кубической степени. Представляется, что именно краткосрочность существования самого сигнала в этих модальностях, возможность быстрого удаления сигнала позволяет передать большой объем информации.

Биологическое сигнальное поле, состоящее из разных модальностей с сигналами разной длительности существования, обеспечивает устойчивое и системное функционирование биокоммуникации, приводит к дублированию и параллельности передачи информации, важность которой подчеркивалась Е.Н. Пановым (1978–1983). При этом разные каналы дополняют друг друга в процессе функционирования единого комплекса, где долго живущие модальности обеспечивают устойчивость и память функционирования, а быстро меняющиеся и информационно емкие модальности сигнального поля осуществляют тонкую настройку поведения членов поселения друг относительно друга. При этом кратко живущие сигналы часто привязываются к долгоживущим сигналам (Наумов и др., 1981).

До этого мы говорили о сигнальном поле, скорее подразумевая множество различного рода сигналов или, по терминологии М.Е. Гольцмана и Е.П. Крученковой (1999), множество аттракторов. При этом сами сигналы подразумеваются как локализованные в пространстве времени. При таком рассмотрении биологическое сигнальное поле не является сущностью, аналогичной электромагнитным или гравитационным полям. Однако есть аспект биологического сигнального поля, который хорошо подходит именно как аналог настоящего поля, где «полевой» момент выражен очень ярко. Дело в том, что каждый индивид своим присутствием создает вокруг себя область определенного влияния. Постоянная стимуляция (связанная с самим фактом существования данного индивида и его поведением), исходящая от него, очень активно влияет на любого партнера, попадающего в зону исходящей от него стимуляции. М.Е. Гольцман (1983, 1984) первым и наиболее глубоко сознавший этот всеобщий, но трудно формализуемый феномен сформулировал принцип стимуляции подобного подобным.

Наличие этой стимуляции заметно, в том числе, и по очень строгой симметрии поз отдыхающих животных. Так, наши наблюдения за волками в экспериментальных вольерах показали, что очень часто отдыхающие звери принимают симметричные или зеркально симметричные позы, причем это происходит на разных субстратах и в разных погодных условиях, так что трактовка этого феномена через общность комфортного поведения вряд ли возможна. Логичным выглядит объяснение, что именно взаимная стимуляция партнеров и является той причиной, по которой особи

принимают симметричные позы. Другим ярким примером такого рода полевых влияний может служить и синхронизация поведения во времени, которая часто наблюдается без каких либо видимых коммуникативных актов со стороны партнеров.

Еще одним ярким примером такого полевого воздействия является тонкая структуризация пространства в отношении определенных типов поведения. Поясним несколькими примерами. По нашим неопубликованным данным о поведении бродячих собак, часто можно наблюдать определенную форму активности, привязанную именно к конкретному месту. При этом эта форма активности (например, игровая) включается при попадании животного именно в это определенное место. Довольно трудно представить сигнал игры, материализованный в каком-то определенном внешнем пространственном аттракторе, тем не менее, привязка определенного поведения к конкретному месту наблюдается очень часто.

Что же является основной сущностью биологического сигнального поля? Чтобы ответить на этот вопрос, говоря языком методологии науки, нужно построить онтологию момента биологического сигнального поля. В понятие момента биологического сигнального поля входят индивид, вступивший во взаимодействие какого-то рода, само взаимодействие, результат взаимодействия для этого индивида и его оценка, то есть сигнал об этом взаимодействии и его результате для особи. Этот сигнал в биологическом сигнальном поле отчуждается от результатов взаимодействия, но несет в себе память о нем. В дальнейшем этот сигнал может использоваться для предсказания результатов будущих взаимодействий для данного индивида. При этом надо иметь ввиду, что в этой формулировке все слова имеют общий и многогранный смысл. Так, результат взаимодействия и память о нем может фиксироваться и на генетическом уровне, и на уровне знания – опыта. Поясним примером. Две собаки вступили в агрессивное взаимодействие, и одна из них потерпела в нем поражение. Вид, запах, и другие признаки соперника были ею запомнены. В дальнейшем, столкнувшись с любым признаком соперника (видом, голосом, запахом), собака восстанавливает (вовсе не всегда осознано) результат взаимодействия с соперником (в нашем случае поражение от него) и может модифицировать свое поведение, чтобы избежать следующего столкновения или провести его по другой схеме. Представляется, что подобная схема является важной для понимания сущности феномена биологического сигнального поля.

Существенно важным в концепции биологического сигнального поля является его пространственный аспект. Этот аспект является очень важным в понимании сущности любой коммуникативной системы животных, важна не только информация, содержащаяся в самих сигналах, но и их окружение и включенность в контекст. То есть контекст может модифицировать реакции на конкретные сигналы (Панов, 1978). Хотя зависимость

от контекста является общим свойством биокоммуникации (Панов, 1978, 1983), относительная независимость от этого контекстного влияния для аттракторов разного рода представляется актуальной и интересной задачей.

Представляется важным, что конкретные сигналы являются пространственно локализованными и занимающими определенные места относительно других сигналов. Именно это и дает возможность структурировать контекст стимуляций. Передвигаясь во времени и пространстве, животное создает последовательность считывания сигналов, актуализируя их один за другим. В этой связи становится очень важной и возможностью точной локализации источника сигнала. При визуальной коммуникации этой проблемы не возникает, но уже акустические сигналы локализуются гораздо менее точно, зато передаются в закрытом ландшафте и темноте. Именно в акустической сигнализации возникает ряд специальных черт и свойств сигналов, увеличивающих точность локализации (Никольский, 1992; Volodin, Volodina, 2002; Володин и др., 2005). Топографическая и химическая модальности биологического сигнального поля играют важнейшую роль в структурировании пространственной организации у млекопитающих.

При этом в химической коммуникации важнейшим свойством становятся опосредованность (отчужденность от особи) источника запахового сигнала и множественность самих сигналов, работающих одновременно (Рожнов, 2011). При этом для оптимизации своего поведения животному очень важно не только уметь считывать информацию об особи – источнике сигнала, но и времени оставления сигнала, особенно в отрезке небольшой давности (минуты, часы). К сожалению, работ, посвященных этой тематике, практически нет. Нам известна работа К.Т. Сулимова (персональное сообщение) о том, что собаки могут очень точно различать время оставления запахового сигнала с точностью до 5–10 минут. Именно возможность считывать временные характеристики оставления сигнала дают возможность предсказывать возможность встречи с социальным партнером.

Многие элементы биологического поля «используются» разными видами и, таким образом, служат как общие, экосистемные элементы (например, тропы, норы, сигналы тревоги многих птиц и др.). Именно топографическая, наиболее устойчивая и долгоживущая модальность сигнального поля чаще всего имеет межвидовой характер. Однако это же справедливо и относительно химической коммуникации. В последнее время использование автоматических фото- и видеорегистраторов дало возможность получать детальную и достаточно полную информацию о посещении животными каких-либо конкретных мест. Фотоловушки, поставленные на маркировочных пунктах (аттракторах) ирбисов (*Uncia uncia*), регистрируют также и представителей многих других видов (волков, лисиц,

медведей, соболей, горных козлов, кабарог, маралов и др.) (наши неопубликованные данные). При этом не только хищники, но и копытные активно исследуют запах, оставленный на таких межвидовых аттракторах, что является прекрасным подтверждением положения Н.П. Наумова об экосистемной роли биологического сигнального поля. Однако наиболее полно и развито функционирует биологическое сигнальное поле на популяционном уровне, для конкретного населения представителей одного вида.

Теория биологического сигнального поля может выступать как обобщающая теория, и как конфигуратор, увязывающий конкретные знания разных областей в единую логичную и целостную картину, т.е. выступает как метатеория коммуникативных процессов животных и человека.

Литература

- Блидченко Е.Ю. 2011. Наблюдение о закономерности формирования биологического сигнального поля у млекопитающих в Тверской области // Териофауна России и сопредельных территорий. Междунар. совещ. (IX Съезд Териол. об-ва при РАН). М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 59.
- Ванисова Е.А., Поярков А.Д., Никольский А.А. 2012. Аттракторы биологического сигнального поля волков (*Canis lupus*) в экспериментальных условиях // Вестн. РУДН. Сер. Экология и безопасность жизнедеятельности. № 2. С. 5–12.
- Ванисова Е.А., Никольский А.А. 2012. Биологическое сигнальное поле млекопитающих (к 110-летию со дня рождения профессора Н.П. Наумова) // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 6. С. 403-417.
- Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. 2006. Влияние следов жизнедеятельности лисицы обыкновенной на зимнюю экологию некоторых куных // Вестн. СамГУ – Естественнонаучная серия. № 6/1 (46). С. 220-234.
- Володин И.А., Володина Е.В., Филатова О.А. 2005. Структурные особенности, встречаемость и функциональное значение нелинейных феноменов в звуках наземных млекопитающих. // Журн. общ. биологии. Т. 66. № 4. С. 346-362.
- Володина Е.В., Володин И.А. 2001. Вокальные индикаторы эмоционального состояния у млекопитающих // Успехи современной биологии. Т. 121. № 2. С. 180-189
- Гайдук В.Е. 1988. Зимние тропы зверей как элементы биополей в экосистемах // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих (Всесоюз. совещ.). М.: ИЭМЭЖ АН СССР. С. 21-23.
- Гольцман М.Е. 1983. Социальный контроль поведения млекопитающих: ревизия концепции доминирования // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 12. С. 71-131.
- Гольцман М.Е. 1984. Социальное доминирование и социальная стимуляция: частные проблемы и общие принципы // Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций. Пушкино. С. 108-135.
- Гольцман М.Е., Крученкова Е.П. 1999. Аттракторы в социальном поведении // Шестой Съезд Териол. об-ва. Тез. докл. (Москва, 1–16 апреля 1999 г.). М.: ИПЭЭ РАН. С. 61.
- Динник Н.Я. 1914. Звери Кавказа. Ч. 1. Тифлис. 317 с.
- Крушинский Л.В. 1979. Биологические основы рассудочной деятельности. М.: Изд-во МГУ. 270 с. 2-е изд.
- Ламсен Ч., Гушурст А. 2012. Геннокультурная коэволюция: человеческий род в становлении // Эволюционная эпистемология : антология / Рос. акад. наук, Ин-т философии, Ин-т науч. информации по обществ. наукам; [науч. ред. и сост. Е. Н. Князева]. М.-СПб.: С. 336-349.

- Лисицына Т.Ю. 1988. Лежбище северных морских котиков как биологическое сигнальное поле // коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих (Всесоюз. совещ.). М.: ИЭМЭЖ АН СССР. С. 62-65.
- Матюшкин Е.Н. 1977. Выбор пути и освоение территории амурским тигром (по данным зимних троплений) // Вопросы териологии. Поведение млекопитающих. М.: Наука. С. 146-178.
- Михальская А.К. 1998а. Риторика и этология // Предмет риторики и проблемы ее преподавания. Матер. Первой всерос. конф. по риторике. Москва, МГУ, 28–30 января. 1997. М.: Добросвет. С. 134-145.
- Михальская А.К. 1998б. Риторические примитивы, аттрактанты и репелленты // Тез. докл. Матер. Второй Междунар. конф. по риторике «Риторика и речевая коммуникация: теория-практика-преподавание». 15–17 января 1998 г. М.: МГУ. С. 92-96.
- Михальская А.К. 2000. Полевая структура политического дискурса // Журналистика в 1999 г. Тез. науч.-практ. конф. Часть 5. М.: МГУ. С. 88.
- Михальская А.К. 2013. Сравнительно-историческая риторика. М.: Форум. 318 с.
- Михеев А.В. 2009. Классификация следов жизнедеятельности млекопитающих как сигнальных элементов информационного поля // Проблемы экологии та охорони природи техногенного регіону. Донецьк: ДонНУ. № 1. С. 115-123.
- Мозговой Д.П., Розенберг Г.С., Владимирова Э.Д. 1998. Информационные поля и поведение млекопитающих: Уч. пособие. Самара: Изд-во Самар. ун-та. 92 с.
- Наумов Н.П. 1971. Уровни организации живой материи и популяционная биология // Журн. общ. биологии. Т. 32. № 6. С. 651-666.
- Наумов Н.П. 1973а. Сигнальные (биологические) поля и их значения для животных // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 6. С. 808-817.
- Наумов Н.П. 1973б. Теоретические основы и принципы экологии // Пятая Всесоюз. экол. конф. Современные проблемы экологии (доклады). М.: Изд-во МГУ. С. 3-20.
- Наумов Н.П. 1973в. Популяционная экология. Проблемы и задачи. М.: Изд-во МГУ. С. 76-87.
- Наумов Н.П. 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 93-110.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсянников Н.Г., Попов С.В., Смирин В.М. 1981. Социальное поведение песца на острове Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности // Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. С. 31-75.
- Никольский А.А. 1992. Экологическая биоакустика млекопитающих. М.: Изд-во МГУ. с.
- Никольский А.А. 1999. Биологическое сигнальное поле млекопитающих в структуре климаксного сообщества // Четвёртый Съезд Териол. об-ва. Тез. докл. Москва, 13–16 апреля. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. С. 178.
- Никольский А.А. 2003. Экологические аспекты биологического сигнального поля млекопитающих // Зоол. журн. Т. 82. № 4. С. 443-449.
- Никольский А.А. 2011. Биологическое сигнальное поле млекопитающих как аттрактор второго порядка в пространстве биогеоценоза // Териофауна России и сопредельных территорий. Межд. совещ. (IX Съезд Териол. об-ва при РАН). М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 332.
- Панов Е.Н. 1975. Социальное поведение и эволюция организации // Проблемы эволюции. Т. 4. Новосибирск: Наука. С. 24-43.
- Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 306 с.
- Панов Е.Н. 1983а. Поведение животных и этологическая структура популяции. М.: Наука. 423 с.
- Панов Е.Н. 1983б. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 1. М.: С. 5-70.
- Попов С.В., Чабовский А.В. 1995. Плотность популяции, социальная среда и поведение: возможные взаимосвязи. // Экология популяций: структура и динамика. Матер. Всерос. совещ. М.: С. 183-202.

- Попов С.В., Чабовский А.В. 2005. Понятие социальности в исследованиях млекопитающих // Зоол. журн. Т. 84. № 1. С. 3-21.
- Поярков А.Д. 2005. Биологическое сигнальное поле как метатеория коммуникативных процессов // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Матер науч конф. 4-8 октября, Черноголовка. М.: Тов-во науч. изд. КМК. С. 201-204.
- Рожнов В.В. 1988. Маркировочное поведение млекопитающих // Итоги науки и техники ВИНТИ. Сер. Зоол. позвоночных Т. 15. С. 152-211.
- Рожнов В.В. 2011. Опосредованная хемокоммуникация в социальном поведении млекопитающих. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 288 с.
- Сабанеев Л.П. 1877. Волк // Природа. № 2. 331 с.
- Соколов В.Е. 1975. Хемокоммуникация млекопитающих // Вест. АН СССР. № 2. С. 44-45.
- Соколов В.Е. 1977. Химическая коммуникация млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 229-254.
- Шилов И.А. 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ. 261 с.
- Burkholder B.L. 1959. Movements and behavior of a wolf pack in Alaska // J. Wildlife Manag. V. 23. №1.
- Jewell P.A. 1966. The concept of home range in mammals // Symp. Zool., Soc. Lond. V. 18; P. 85-109.
- Kleiman D.G. 1966. Scent-marking in the Canidae // Symp., Soc. Lond. V. 18. P. 166-177.
- Lockie J.D. 1966. Territory in small carnivores // Symp. Zool., Soc. Lond. V. 18. P. 143-165.
- Murie A. 1944. The wolves of Mount Mckinley. U.S. Park Serv. Fauna Ser. № 5. 238 p.
- Volodin I.A., Volodina E.V. 2002. Biphonation as a prominent feature of Dhole *Cuon alpinus* sounds // Bioacoustics. V. 13. P. 105-120.
- Wynne-Edwards V.S. 1962. Animal dispersion in relation to socials behaviour – New York Hatnar Co. 653 p.

АКТУАЛЬНАЯ И ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ ИНФОРМАТИВНОСТЬ ЭЛЕМЕНТОВ БИОЛОГИЧЕСКОГО СИГНАЛЬНОГО ПОЛЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

А.В. Михеев

*Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара,
г. Днепропетровск, Украина
zestforest@ua.fm*

Предваряя основной текст, автор считает необходимым сделать следующее краткое отступление. Идея написать данную статью родилась в ответ на замечания редколлегии одного академического журнала – по поводу другой статьи (впоследствии она была опубликована, но уже не в этом академическом журнале): *“Автор не доказал того, что следовое поле несет информацию для других существ, кроме самого автора”*; *“У куницы не может быть информационного поля”*.

Формирование научного подхода к изучению информационных аспектов экологии животных тесно связано с именем выдающегося отечественного зоолога и эколога Н.П. Наумова. Для характеристики информационных процессов, протекающих на популяционном и биоценотическом уровнях, он ввел понятие “биологического сигнального поля” (БСП) как совокупности результатов специфических и неспецифических воздействий организмов на окружающую среду, меняющих ее структуру и состояние (Наумов, 1971, 1973). Подобные совокупности сигнальных элементов Н.П. Наумов рассматривал как своеобразный диффузный тип аппарата памяти, присущий системам надорганизменного уровня. По его мнению, в таких системах сигнальные поля различной природы представляют собой форму организации потоков информации, выполняя функции каналов ее передачи, механизмов обработки, накопления и хранения.

Тем не менее приходится констатировать, что формы и механизмы информационных взаимодействий, объединяющих живые организмы со средой обитания, все еще остаются слабо раскрыты в рамках практических исследований. На умозрительном уровне все как бы просто и понятно – да, передача информации между животными может осуществляться в опосредованной форме, за счет такого рода сигналов, как следы жизнедеятельности во всем их разнообразии. Однако такое понимание, по большей части – интуитивное – не дает ответа на многие вопросы. Например, имеет ли “старый” отпечаток лапы зайца какое-либо информационное значение для лисицы, остатки добычи куницы – для мышевидных грызунов, нора барсука – для косули и т. п. Является ли *сигналом* горка для катания у выдры? Действительно, можно ли рассматривать соответствующие воздействия организмов на окружающую среду в качестве сигналов, элемен-

тов информационного процесса? Насколько вообще может быть информативен след (в самом широком его понимании), оставляемый особью, для других представителей популяции и сообщества? Есть в этом акте восприятия информационная составляющая и какую, собственно, информацию при этом получает животное, обнаружившее след?

Здесь, на наш взгляд, нужно рассмотреть несколько аспектов.

Прежде всего следует прямо указать, что неопределенность в исследованиях экосистемных информационных процессов во многом связана с искажением (а иногда – с фетишизацией) основных понятий – “сигнал” и “информация”. Зачастую исследователей изначально дезориентирует шаблонная трактовка, что “сигналом является лишь то, что содержит (переносит) информацию”. Она кажется абсолютно очевидной; однако попытки не только измерить содержание информации в сигнале, оценить степень ее передачи и восприятия, но и хотя бы увидеть ее в “поле” не венчаются успехом. Невозможность непосредственно воплотить интуитивное понимание в получение практических данных делает информационный аспект экологических взаимосвязей в значительной степени виртуальным, а соответственно – необязательным к рассмотрению.

С этим напрямую смыкается проблема методического характера: что мы должны изучать как элемент БСП, какие следы жизнедеятельности при этом учитывать? Наиболее оправданным и надежным представляется акцент на различных проявлениях маркировочной активности, учетом которых полевики-следопыты зачастую и ограничиваются. При этом многочисленные следы прочих форм жизнедеятельности остаются неучтенными и перестают рассматриваться в качестве результатов специфических и неспецифических воздействий организмов на окружающую среду, формирующих БСП.

Обоснование объективных подходов, позволяющих увидеть и описать работу БСП, требует четкого понимания: что есть сигнал как элемент информационного процесса? В каком виде он содержит и, не менее важно – каким образом переносит ту незримую сущность, которую мы исчерпывающе (как нам кажется) именуем “информация”?

Прежде всего необходимо учитывать, что информация не существует в мире сама по себе, но всегда неразрывно связана с материально-энергетическими взаимодействиями систем и их отдельных элементов и, соответственно, не может рассматриваться вне этих взаимодействий. Способность организма к отражению внешних воздействий может быть объяснима лишь в рамках энергетического понимания сигнально-информационных процессов. Как метко заметил М.И. Сетров (1975), “в самом по себе сигнале нет никакой информации и вообще ничего кроме запаса энергии”. Таким образом, воздействие становится информационным только за счет того, что энергия сигнала имеет сродство относительно энергии акцепторной системы, а также достаточную силу, чтобы нарушить ее энергетиче-

ческое равновесие. При этом энергия реакции может значительно превосходить энергию воздействия. Иными словами, об информационном воздействии внешнего фактора по отношению к экологическому объекту можно говорить в случае, если он вызывает опосредованное воздействие на объект, не соответствующее его интенсивности или природе (Сетров, 1975; Тыщенко, 1980).

У млекопитающих в обсуждаемом аспекте наиболее изучена коммуникация по химическому каналу связи. Хотя и здесь остаются неясными даже самые принципиальные вопросы – например, что “понимает” реципиент из запаха экскреторной метки?

Важно подчеркнуть, что у млекопитающих феномен информационной трансмиссии посредством следов жизнедеятельности нельзя рассматривать лишь в рамках химической коммуникации. Гораздо большее значение для животных имеет комбинированная передача сигналов разными каналами и прием информации различными системами. Образная модель биокоммуникации, т. е. формирование обобщенной картины из разного числа компонентов и их количественных соотношений (Суров, 2007) наиболее характерна именно для млекопитающих – в силу более сложной организации их нервной системы.

Конечно, нельзя забывать, что реакция животных на сигналы, кажущиеся нам визуальными (например, отпечатки лап, погрызы, покопки) на самом деле может определяться восприятием неуловимой для нас химической составляющей. Но вместе с тем оставление зверями экскреторных меток – с целью повышения вероятности их обнаружения другими особями – очень часто совмещается именно с визуальными ориентирами. В любом случае, никаких сомнений не вызывает способность млекопитающих вырабатывать условные рефлексы исключительно на оптические раздражители.

Можно предполагать, что многократное сопоставление параметров разнообразных следов с визуальными, ольфакторными и прочими характеристиками оставивших их особей способствует формированию у млекопитающих устойчивых реакций на следы жизнедеятельности кон- и гетероспецификов. Таким образом, “старая” следовая дорожка зайца может быть вполне информативным сигналом для лисицы, причем не только по химическому каналу связи. Это “доказательство от противного” не вызывает серьезных возражений; просто для перехода данного утверждения в ранг неоспоримых доводов у нас пока крайне недостаточно соответствующих экспериментальных исследований, особенно в полевых условиях.

В оценке информативности элементов БСП следует опираться на известное положение о том, что информация (равно как и источник информации) может иметь актуальный и потенциальный характер (Петрушенко, 1971). По мнению М. Янкова (1979), потенциальная информация – это всего лишь другое название разнообразия, структуры, организации пред-

метов и явлений, взятых сами по себе. В свою очередь, именно наличие разнообразия является предпосылкой и важнейшим условием хранения и передачи информации (Урсул, 1968; Сетров, 1975).

Любой элемент БСП представляет собой объект среды, который может быть воспринят (хотя бы потенциально) другой особью – прежде всего потому, что находится в сфере эффективной работы ее органов чувств. Собственно, такой объект может быть воспринят особью только потому, что его оставила другая особь. Следовательно, триединое условие осуществления информационного процесса – наличие источника сигнала, его получателя и канала связи между ними (т. е. среды) (Петрушенко, 1971) оказывается выполненным.

Таким образом, все следовые проявления (а не только маркировочные сигналы) млекопитающих должны рассматриваться как потенциально информативные и учитываться при исследовании структурно-функциональной организации БСП.

Итак, животное обнаружило след, элемент БСП (здесь нет принципиальной разницы – свой или чужой): без всякой натяжки можно говорить, что информационный процесс состоялся как факт. Затрата некоторого количества энергии, необходимой для осуществления соответствующей функции анализаторов, является объективным критерием состоявшегося информационного воздействия на организм. Вызовет ли это воздействие какой-либо последующий эффект в организме и, соответственно, его ответную поведенческую реакцию – вопрос, скорее вторичный, потому что уже затрагивает направленность процесса, его интенсивность и проч., но не сам состоявшийся факт. При этом следует принимать во внимание, что сигналы разных модальностей могут различаться по степени информирования о признаках оставивших их особей.

То, что следы жизнедеятельности животных приобрели значение опосредованных носителей информации представляется вполне рациональным эволюционным решением. Выгода от использования таких носителей в структуре коммуникативных систем очевидна. Прежде всего – это собственно опосредованность сигнала (не требующая непосредственных встреч особей), а также возможность одновременного функционирования многих сигналов в различных пространственно-временных координатах. Кроме того, оперирование такими носителями не потребовало развития специальных органов чувств и происходит непосредственно в процессе жизнедеятельности без дополнительных энергетических затрат.

Формирование устойчивой совокупности разнообразных следов жизнедеятельности (т. е. *поля*) в среде обитания представляет собой один из этапов ее организации со стороны животных. Структурирование этой совокупности (в том числе – на фоне неоднородности среды) необходимо рассматривать в свете понимания коммуникации не как диалогового обмена стереотипными дискретными сигналами, а как длительного процес-

са, развертывающегося во времени и в социально организованном пространстве (Панов, 1983).

Теперь вернемся к проблеме “искажения основных понятий”, затронутой в самом начале. Зоологу нет необходимости становиться физиком или математиком, чтобы уверенно опираться на положение о том, что информация – это не только то, что *передают* животные друг другу (трактовка этого феномена материального мира лишь как “передаваемых сведений” по-прежнему является весьма распространенной). Информация – это все разнообразие объектов, связей, событий (и, что не менее важно – *возможностей* осуществления событий). Соответственно, экологически значимая информация заложена не только, например, в запахе меток, но и в пространственно-временных параметрах их взаимной ординации, а также в аспектах приуроченности к элементам местообитаний (с учетом различной масштабности ландшафта). Также очевидно, что при этом условия среды, определяющие вероятность обнаружения меток (читай – любых следов жизнедеятельности, элементов БСП) другими особями, становятся для животных информационно-значимыми факторами.

Так способно ли биологическое сигнальное поле быть информативным? Несомненно – учитывая разнообразие свойств, присущих его сигнальным элементам, а также поведенческих результатов их актуализации кон- и гетероспецификами. Также не вызывает сомнений, что биологическому сигнальному полю, состоящему из разнообразных следов жизнедеятельности, присуща не только определенная структурно-функциональная организация, но и свое место в измерениях экосистемного пространства и времени, что переводит его из разряда умозрительного фантома в ранг объективно существующей реальности.

Однако с учетом всего вышеизложенного правильнее говорить о поле не как о “сигнальном”, а как об “информационном”. И не о “биологическом”, а о “зоогенном”. “Зоогенное информационное поле” принципиально не является лишь терминологической заменой (как это может показаться), поскольку имеет собственное сущностное содержание, которое, по мнению автора, наиболее соответствует логике концепции Н.П. Наумова.

Строго говоря, “биологичность” и “сигнальность” поля эту логику значительно запутывают. Прилагательное “биологическое” в данном контексте не дает термину никакого особого значения и не указывает на собственно животных, как на первопричину этого явления.

Прилагательное “сигнальное” подразумевает, что формируемое “поле” якобы несет информационную функцию? Но подразумевает – не значит *означает*. На самом деле “сигнальное” – дает лишь структурную характеристику поля как совокупности сигналов (в которых, как уже отмечалось, вообще бессмысленно искать информацию “в чистом виде”). Исходя из этого, логичнее использовать прилагательное “информационное”, которое несет непосредственную смысловую нагрузку и прямо указывает на

функциональную сущность явления; при этом сигналы никуда не деваются, их наличие подразумевается по определению (“информация как набор сигналов”). Элементом поля – “сигналом” – является любое качественное изменение, вносимое животными в среду обитания.

Четыре предыдущих абзаца можно подытожить одной фразой: биологическое сигнальное поле выполняет информационную функцию как раз потому, что оно “информационное”, а не “сигнальное”.

Вышеизложенное позволяет сформулировать следующее определение: *зоогенное информационное поле – это совокупность следов жизнедеятельности, возникающих в результате экологических реакций животных на разнообразие среды обитания и обладающих сигнальными свойствами, обеспечивающими информационные взаимодействия между особями* (Михеев, 2010). Под экологическими реакциями в данном контексте понимаются реакции животных на уровне особи в целом (т. е. как экологического объекта относительно внешней среды), проявляющиеся, например, частотой присутствия в различных стадиях, либо превалирующими формами жизнедеятельности – оставляющими специфические следы воздействий на элементы местообитаний. В указанных концептуальных рамках информация фигурирует двояко:

1) В системе “**животное – среда**”, как отражение жизненно важных свойств среды (например: выше качество местообитаний → увеличение численности и видового состава сообщества → возрастание количества разнообразных следов жизнедеятельности). Рассматривая следы жизнедеятельности млекопитающих в рамках информационного процесса “среда обитания → особь” и учитывая связь информации с процессами отражения (Петрушенко, 1971; Сетров, 1975; Янков, 1979), в данном контексте правомочно говорить, что структура информационного поля несет в себе (т. е. определенным образом кодирует) информацию о разнообразии среды обитания.

2) в системе “**животное – животное**”: сигнальные элементы информационного поля служат источниками опосредованной информации для кон- и гетероспецификов. Очевидно, что этот случай является производным первого. Действительно, сигнальные элементы информационного поля всегда продуцируются особью, но, становясь частью среды, потенциально могут выполнять свою функцию на популяционном и биоцено- тическом уровнях. Информативность элементов информационного поля определяется реакцией животных на следы жизнедеятельности как неотъемлемые объекты среды обитания, приуроченные к градиентам неоднородности этой среды.

Подводя итог, можно констатировать, что существующие на сегодня эмпирические и научные факты позволяют рассматривать разнообразные следы жизненной активности млекопитающих как опосредованно функционирующие информационные сигналы, а их внесение в среду место-

обитаний – как информационный процесс в опосредованной форме. В рамках биологического сигнального (зоогенного информационного) поля передача информации таким способом является объективной как существующая в принципе. Не до конца выясненными пока остаются ее механизмы (в первую очередь – физиологические); но для исследований информационных полей видового и биоценотического уровня нерешенность проблем этого круга не является лимитирующей.

Считаем необходимым подчеркнуть, что при изучении пространственно-биотопического распределения млекопитающих, а также особенностей их пищедобывательного, территориального и, в целом – адаптивного поведения необходимо прямо указывать на информационную сущность процессов, лежащих в их основе (что делается крайне редко); ведь даже самое детальное исследование любого процесса без учета его сущности не может быть в полной мере продуктивным.

Дальнейшее выяснение механизмов опосредованной информационной трансмиссии в среде обитания млекопитающих возможно на стыке научных отраслей, где в равной степени будут востребованы исследования зоологов, экологов, этологов, физиологов и биокибернетиков.

Литература

- Михеев А.В. 2010. Опосредованные информационные процессы млекопитающих в лесных биогеоценозах юго-востока Украины: Дис. ... докт. биол. наук. Днепропетровск: ДНУ им. Олеся Гончара. 483 с.
- Наумов Н.П. 1971. Этологическая структура популяций наземных позвоночных // Поведение животных. М.: Наука. С. 37-39.
- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 6. С. 808-817.
- Панов Е.Н. 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 423 с.
- Петрушенко Л.А. 1971. Самодвижение материи в свете кибернетики. М.: Наука. 292 с.
- Сетров М.И. 1975. Информационные процессы в биологических системах. М.: Наука. 156 с.
- Суров А.В. 2007. Химическая коммуникация как частный случай биокommunikации // Тез. докл. IV Всеросс. конф. по поведению животных. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 215-216.
- Тыщенко В.П. 1980. Сигнальное действие экологических факторов // Журн. общ. биологии. Т. 4. № 5. С. 655-667.
- Урсул А.Д. 1968. Природа информации. М.: Политиздат. 288 с.
- Янков М. 1979. Материя и информация. М.: Прогресс. 334 с.

Биологическое сигнальное поле млекопитающих на внутривидовом и биоценотическом уровнях

ОСОБЕННОСТИ КОММУНИКАТИВНЫХ СИСТЕМ БУРОГО МЕДВЕДЯ (*URSUS ARCTOS* L.) НА ТЕРРИТОРИИ ЗАПОВЕДНИКА «БОЛЬШАЯ КОКШАГА»

К.Е. Афанасьев

ФГБУ «Государственный заповедник «Большая Кокшага»
Afanasjev-K@rambler.ru

Жизнь бурого медведя (*Ursus arctos* L.) неразрывно связана с лесом и древесной растительностью. Вследствие чего следы его активности часто обнаруживаются на деревьях и рядом с ними. Изучение медвежьих деревьев, основное значение которых состоит в передаче информации между членами популяции медведей (Пажетнов, 1991; Пучковский, 2005), является одним из способов мониторинга популяции бурого медведя.

Цель работы – выявление особенностей мечения деревьев бурым медведем в заповеднике «Большая Кокшага». Материал собирался маршрутным способом в июле-августе 2011-2012 гг. на территории заповедника. В целом обследовано около 50% территории заповедника. Рабочие маршруты закладывались по старым неиспользуемым лесным дорогам, квартальным просекам, звериным тропам. Общая протяжённость маршрутов – 132 км: по квартальным просекам – 87 км, по лесным дорогам – 37 км, по звериным тропам – 8 км. Количество описанных деревьев составило 87, из них медвежьих (сигнальных) – 71, оборонительных – 16. При возникновении опасности медвежата способны забираться на деревья и там отсиживаться. В результате чего на коре деревьев остаются следы от когтей, хорошо заметные в течение многих лет. Подобные деревья получили название оборонительные (Пучковский, 2005). Иногда на них можно увидеть следы от когтей более взрослых медведей.

Заповедник расположен в Марийской низменности, абсолютные высоты в пределах от 80 до 130 м над уровнем моря, площадь его составляет 215.5 км² (Демаков, Исаев, 2005). Леса занимают 94.2% территории заповедника. Распределение древесных пород по фактически занятой ими площади биотопа с учётом доли их участия в сложении древостоя следующее: сосна – 37.8%, берёза 34.6%, осина – 8.6%, ольха – 7.7%, ель – 6.3%, липа – 3.7%, дуб – 3.1%, пихта – 0.17%, вяз – 0.10% (Демаков, 2007).

Работы проводились по уже существующей методике описания медвежьих деревьев (Пучковский, 1991, 2011). Каждому дереву присваивались географические координаты с помощью GPS-навигатора, после чего данные заносились в базу данных ГИС (MapInfo Professional 10.5.2.). В случае с медвежьими деревьями выделяли следующие показатели: режим мечения, повреждающее мечение, наличие потёртостей и шерсти разных лет, наземные метки (обтопанность и каталище), травмы корней, присутствие меток других животных, главным образом, кабана. Также принимались во внимание повреждения антропогенного характера. Это могли быть затёски топором, повреждения, вызванные транспортом (на старых дорогах) и т.д.

Задолго до образования заповедника на данной территории активно заготавливали древесину, что объясняет большое количество старых лесовозных дорог, которые в настоящее время используют для передвижения многие звери, в том числе медведи. Несмотря на то, что протяжённость маршрутов по тропам (расположенным не на просеках или заросших дорогах, а в лесу) сравнительно небольшая, именно здесь сосредоточена самая высокая плотность медвежьих деревьев. Всего на таких тропах обнаружено 26 деревьев. Главным образом, это кабаньи тропы, проходящие по границам поймы р. Большой Кокшаги и надпойменных террас. Многие просеки в заповеднике имеются только на картах, а в лесу либо не прослеживаются, либо обнаруживают себя только в те сезоны, когда нет густой листвы на деревьях. В связи с чем, не всегда удаётся полностью обследовать тот или иной участок. Особенно это касается заболоченных территорий.

При мечении медведи отдают предпочтение хвойным породам, прежде всего, ели и пихте (Пажетнов, 1979; Puchkovskiy, 2003). В ходе исследований выявлены медвежьих деревья следующих пород: ель – 39 деревьев, сосна – 21, берёза – 10, пихта – 1. Среди оборонительных деревьев встречались только сосна – 14 и берёза – 2. На территории заповедника пихта встречается нечасто и доминантом ярусов не является. Этим объясняется практически полное отсутствие её среди медвежьих деревьев. Линейная частота мечения – среднее количество зарегистрированных медвежьих деревьев на 10 км маршрута (Пучковский, 1998) – составляет 5.4: для звериных троп – 32.5, для старых лесных дорог – 4.6, для квартальных просек – 3.2. Интенсивность мечения составляет 4.09. Данный показатель рассчитывался только для деревьев, которые метились медведем в год исследования, и означает среднее количество зарегистрированных на одном медвежьем дереве или возле него меток из возможных пятнадцати, из меток прошлых лет сюда включена только шерсть прошлых лет (Пучковский и др., 2011).

Диаметр исследуемых медвежьих деревьев находится в пределах от 5 до 54 см, средний диаметр – 23 см. Для оборонительных деревьев данные

показатели значительно выше: минимальный диаметр равняется 25 см, максимальный – 74 см, средний – 54 см. Как правило, это крупные сосны, выделяющиеся своими размерами среди древостоя. На 6 соснах обнаружены следы от когтей, нанесённые в разные годы.

Для медвежьих деревьев выделялся такой показатель как режим мечения: метились впервые в год обследования – 10 деревьев, только в один из прошлых лет – 1, многократно в прошлые годы, но не в год работ – 34, в прошлые годы и в год регистрации – 26. Некоторые медвежьи деревья несут на себе метки кабанов, так называемые «чесалки», что характерно и для других регионов (Завацкий, 1991; Пучковский, 1998). В ходе исследований таких деревьев обнаружено 21 (30% от общего количества медвежьих деревьев), на 18 из них присутствовала кабанья шерсть. Травмы антропогенного характера отмечены для 10 деревьев (14%). В 3-х случаях медведем слегка повреждены корни деревьев. Шерсть года регистрации обнаружена на 31 дереве, из них единичные, массовые шерстинки и ключья шерсти на 15, 14 и 2 деревьях соответственно. Шерсть прошлых лет присутствовала на 49 деревьях.

Помимо деревьев обследованы также столбы линий электропередач. Обитающие в заповеднике медведи метят их каждый год, оставляя после себя хорошо заметные повреждения. Причём наиболее предпочитаемы в этом отношении столбы, обильно обработанные креозотом. Длина маршрутов составила 5.5 км, количество меченых столбов – 50. За счёт креозота медвежья шерсть сохраняется на столбах в течение многих лет. Для них также характерно повреждающее мечение, включая обширные сдиры, вызванные многолетним нанесением глубоких царапин. В 7 случаях (14% от общего количества столбов) непосредственно под объектами мечения медведи устраивали каталища, валяясь в нефтепродуктах, которыми покрыты столбы. У медвежьих деревьев каталища регистрировались лишь в 3-х случаях (4%).

Таким образом, наибольшая плотность деревьев наблюдается на звериных (кабаних) тропах, проходящих не по просекам или заброшенным дорогам, а в лесу по границам поймы р. Большой Кокшаги и надпойменных террас. На территории заповедника примерно равная доля участия в древостое хвойных и лиственных пород. При мечении медведи отдают предпочтение хвойным породам, а из лиственных пород – берёзе.

Литература

- Демаков Ю.П. 2007. Структура земель и лесов заповедника // Науч. тр. Гос. прир. заповедника «Большая Кокшага». Вып. 2. Йошкар-Ола: МарГТУ. С. 9-49.
- Демаков Ю.П., Исаев А.В. 2005. Особенности геоморфологического строения территории и ландшафтов заповедника // Науч. тр. Гос.о прир. заповедника «Большая Кокшага». Вып. 1. Йошкар-Ола. С. 23-34.
- Завацкий Б.П. 1991. Территориальность медведя Сибири и роль меченых деревьев в его жизни // Медведи СССР – состояние популяций. Ржев: Гос. ком. СССР по охране природы. С. 103-109.
- Пажетнов В.С. 1979. Сигнальные метки в поведении бурых медведей (*Ursus arctos*) // Зоол. журн. Т. 58. Вып. 10. С. 1536-1542.
- Пажетнов В.С. 1991. Внутривидовые взаимоотношения у бурого медведя // Медведи СССР – состояние популяций: Матер. IV Всесоюз. совещ. специалистов, изучающих медведей в СССР. Ржев. С. 190-199.
- Пучковский С.В. 1991. К развитию методики изучения коммуникативной деятельности бурого медведя *Ursus arctos* (Carnivora, Ursidae) // Зоол. журн. Т. 70. Вып. 1. С. 155-157.
- Пучковский С.В. 1998. Роль человека в формировании коммуникативной системы бурого медведя (*Ursus arctos*) и проблема мониторинга // Экология. № 5. С. 390-395.
- Пучковский С.В. 2005. Экологические и этологические аспекты дендроактивности бурого медведя (*Ursus arctos*) // Успехи современной биологии. Т. 125. № 3. С. 301-315.
- Пучковский С.В. 2011. Типология меток, используемых при описании медвежьих деревьев // Медведи. Современное состояние видов. Перспектива сосуществования с человеком: Матер. Всерос. конф., 17–21 сентября 2011 г., Торопецкая биол. станция «Чистый лес». Великие Луки. С. 249-264.
- Пучковский С.В., Буйновская М.С., Чигвинцев Г.М., Воронцовая Д.К. 2011. Популяционные коммуникативные системы бурого медведя в Западном Саяне // Вест. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о земле. Вып. 4. С. 78-84.
- Puchkovskiy S. 2003. Communication Systems of Upper Pechora Taiga Bears // International Bear News. V. 12. № 1. P. 11.

ХАРАКТЕРИСТИКА СТРУКТУРЫ СЕМЕЙНОГО УЧАСТКА БАРСУКА (*MELES MELES L.*) В СВЕТЕ КОНЦЕПЦИИ БИОЛОГИЧЕСКОГО СИГНАЛЬНОГО ПОЛЯ

Н.А. Брусенцова

*Национальный природный парк «Слобожанский», г. Краснокутск, Украина
n_brusentsova@mail.ru*

Способность млекопитающих воспринимать сигналы разной природы и формировать в ответ на них адекватные поведенческие реакции определяет возникновение в биогеоценозе сигнального поля, которое состоит из следов жизнедеятельности животных. Структурные, пространственные и биотопические особенности элементов сигнальных полей в пределах семейных участков млекопитающих на данный момент остаются слабо изученными.

В 2007–2009 и 2011–2012 гг. нами обследовано 4 семейных участка барсуков в нагорной дубраве Национального природного парка «Гомольшанские леса» (Харьковская обл., Змиевской р-н). Целью исследования было выделение различных функциональных зон на основе изучения следов деятельности животных. Анализировалось расположение убежищ и троп, следы, оставляемые барсуками в разных зонах семейного участка (покопки, поеди, помет и т.п.).

По нашим исследованиям каждый семейный участок барсуков НПП «Гомольшанские леса» характеризуется наличием главного «городка», который используется в течение всего года. Второстепенные убежища (от 4 до 10) посещаются периодически. Магистральные тропы соединяют все используемые норы в пределах семейного участка. Их протяжённость в среднем составляет 1 км.

Конфигурация и размер семейных участков зависят от многих факторов, но в первую очередь от обилия и распределения в пространстве и времени кормовых объектов, а также наличия мест, удобных для устройства убежищ (Johnson et al., 2002; Revilla, Palomares, 2002; Kauhala, Holmala, 2011; Sidorovich et al., 2011).

Площадь семейного участка вычисляли с использованием среднего ближайших соседних дистанций между подземными убежищами (Clark, Evans, 1954; Харитонов, 2006). Этот показатель для 4 исследуемых территорий лежит в пределах 0.121–0.161 км. Обработку полевых данных проводили в программном пакете Quantum GIS.

Нами в пределах семейного участка барсука выделено несколько зон: кормовая (место, где чаще всего кормятся барсуки), зона убежищ и пограничная (рисунок 1). Определение каждой из зон проводили по следам жизнедеятельности – элементам биологического сигнального поля. Они связаны с определёнными формами жизнедеятельности млекопитающих (Михеев, 2009).

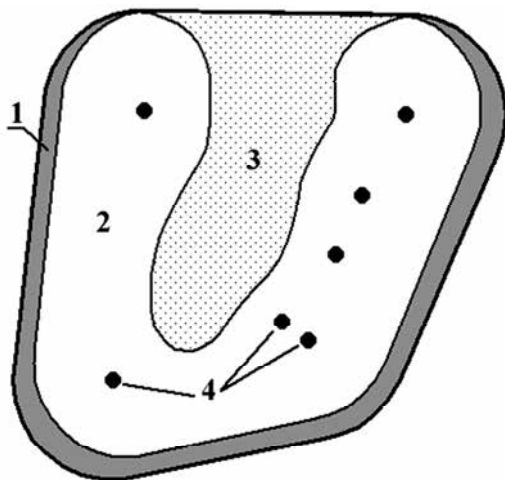


Рисунок 1. Схема семейного участка барсуков.

Разнообразие и функциональность структуры сигнального поля складываются за счет наложения и комбинирования простых и сложных сигнальных элементов с активным включением маркировки, а также с привязкой к определенным объектам местообитаний (Михеев, 2009). Наиболее «долгоживущие» сигналы (норы, тропы, скопления помета, запаховые и визуальные метки), накапливаясь в биоценозе, представляют собой своеобразный аппарат памяти в надорганизменной среде и образуют «матрицу стабильных элементов» (Наумов и др., 1981; Никольский, 2003; Михеев, 2009).

В условиях нагорной дубравы НПП «Гомольшанские леса» в пределах семейных участков барсуков в кормовой зоне в первую очередь сосредоточены сигналы, связанные с пищевым поведением (табл. 1). В зоне убежищ наблюдается наибольшее разнообразие следов жизнедеятельности барсуков. Здесь формируется структурная основа биологического сигнального поля в виде стабильных элементов (норы, тропы, уборные). Пограничная зона регулярно посещается и маркируется барсуками и также может накапливать долгосрочные сигналы (тропы, уборные).

Кормовые участки в нагорной дубраве НПП «Гомольшанские леса» расположены в понижениях балок и оврагов, а также по берегам водоемов. Кормовая зона в среднем составляет 14.5 % от площади семейной территории (табл. 2).

Зона убежищ в нагорной дубраве НПП «Гомольшанские леса» включает склоны балок, оврагов, берегов водоемов. Она в среднем составляет 65.4 % от площади семейной территории.

Пограничная зона составляет в среднем 20.2 %.

Таблица 1. Следы жизнедеятельности барсуков в разных зонах семейного участка

Зона семейного участка	Отдельные следы	Тропы	Погрызы, поеди, покопки	Норы	Уборные
Кормовая зона	+	–	+	–	–
Зона убежищ	+	+	+	+	+
Пограничная зона	+	+	–	–	+

Таблица 2. Структурные элементы семейного участка барсуков

№ семейного участка	Площадь участка, га	Кормовая зона, %	Зона убежищ, %	Пограничная зона, %
1	39.6	13.9	61.6	24.5
2	48.9	12.7	63	24.3
3	30.8	20.8	57.7	21.5
4	54.1	10.5	79.1	10.4

Семейный участок барсуков формируется при участии всех членов семейной группы (Johnson et al., 2002; Revilla, Palomares, 2002; Kowalczyk et al., 2003). В условиях высокой плотности популяции (Kruuk, Parish, 1977; Stewart et al., 1999; Davison et al., 2008; Huck et al., 2008) насыщенность территории короткоживущими сигналами биологического сигнального поля, а также следами маркировки значительно выше, чем при низкой плотности. В условиях низкой плотности популяции, когда барсуки живут на больших семейных территориях, наблюдается увеличение количества нор (Brøseth et al., 1997; Revilla et al., 2001; Prigioni, Deflogian, 2005) при снижении маркировочной активности и общего количества короткоживущих сигналов. Таким образом, при низкой численности барсуков определить зоны семейных участков может быть довольно сложно.

Использование семейной территории в течение года неодинаково. Как правило, барсуки активно передвигаются в летний период, обходя весь участок (Stewart et al., 1999; Kowalczyk et al., 2003; Kauhala, Holmala, 2011). Весной и осенью площадь используемой территории меньше. Она во многом зависит от наличия и расположения кормовых объектов в пределах семейного участка (Johnson et al., 2002; Sidorovich et al., 2011). В результате, распределение следов жизнедеятельности барсуков по семейной территории и в каждой из зон меняется по сезонам.

Для нагорной дубравы НПП «Гомольшанские леса» такие исследования пока не проводились.

Изучение особенностей структуры семейных участков важны для понимания экологических связей и особенностей популяций барсука в различных местообитаниях. Кроме того, они имеют практическое значение

для территорий природно-заповедного фонда при разработке мероприятий по охране и мониторингу природных комплексов.

Литература

- Михеев А.В. 2009. Классификация следов жизнедеятельности млекопитающих как сигнальных элементов информационного поля // Проблемы экологии та охорони природи техногенного регіону. Донецьк: ДонНУ. № 1 (9). С. 115-123.
- Наумов Н.П., Гольдман М.Е., Крученкова Е.П., Овсяников Н.Г., Попов С.В., Смирин В.М. 1981. Социальное поведение песца на острове медном. Факторы, определяющие пространственно временной режим активности // Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. С. 31-75.
- Никольский А.А. 2003. Экологические аспекты концепции биологического сигнального поля млекопитающих // Зоол. журн. Т. 82. № 4. С. 443-449.
- Харитонов С.П. 2007. Изучение пространственного распределения гнезд в колонии // Методы и теоретические аспекты исследования морских птиц: Матер. V Всерос. школы по морской биологии (25–27 октября 2006 г., г. Ростов-на-Дону). Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН. С. 83-103.
- Bruseth H., Bevanger K., Knutsen B. 1997. Function of multiple badger *Meles meles* setts: distribution and utilization // Wildl. Biol., V. 3. P. 89-96.
- Clark P.J., Evans F.C. 1954. Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations // Ecology. V. 35. № 4. P. 445-453.
- Davison J., Huck M., Delahay R.J., Roper T.J. 2008. Urban badger setts: characteristics, patterns of use and management implications // J. of Zool. V. 275. P. 190-200.
- Huck M., Davison J., Roper T.J. 2008. Predicting European badger *Meles meles* sett distribution in urban environments // Wildl. Biol. V. 14. P. 188-198.
- Jonhson D.D.P., Kays R., Blackwell P. G., Macdonald D.W. 2002. Does the resource dispersion hypothesis explain group living // Trends in Ecology & Evolution. V. 17. № 12. P. 563-570.
- Kauhala K., Holmala K. 2011. Landscape feature, home-range size and density of northern badgers (*Meles meles*) // Ann. Zool. Fennici. V. 48. P. 221-232.
- Kowalczyk R., Zalewski A., Jedrzejewska B., Jedrzejewski W. 2003. Spatial organization and demography of badgers (*Meles meles*) in Bialowieza Primeval Forest, Poland, and the influence of earthworms on badger densities in Europe // Can. J. Zool. V. 81. P. 74-87.
- Kruuk H., Parish T. 1977. Behaviour of badgers // Institute of Terrestrial ecology. 17 p.
- Prigioni C., Deflorian M.C. 2005. Sett site selection by the Eurasian badger (*Meles meles*) in an Italian Alpine area, Italian // J. of Zool. V. 72. № 1. P. 43-48.
- Revilla E., Palomares F., Fernandez N. 2001. Characteristics, location and selection of diurnal resting dens by Eurasian badgers (*Meles meles*) in a low density area // J. Zool. V. 255. P. 291-299.
- Revilla E., Palomares F. 2002. Spatial organization, group living and ecological correlates in low-density populations of Eurasian badgers, *Meles meles* // J. of Animal Ecology. V. 71. P. 497-512.
- Sidorovich V.E., Rotenko I.I., Krasko D.A. 2011. Badger *Meles meles* spatial structure and diet in an area of low earthworm biomass and high predation risk // Ann. Zool. Fennici. V. 48. P. 1-16.
- Stewart P.D., Bonesi L., MacDonald D.W. 1999. Individual differences in den maintenance effort in a communally dwelling mammal: the Eurasian badger // Animal Behaviour. V. 57. P. 153-161.

УБОРНЫЕ КАК СТАБИЛЬНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ В БИОЛОГИЧЕСКОМ СИГНАЛЬНОМ ПОЛЕ ДЖЕЙРАНА (*GAZELLA SUBGUTTUROSA*) В ЗАПОВЕДНИКЕ «ТИГРОВАЯ БАЛКА» (ТАДЖИКИСТАН)

Е.А. Ванисова¹, А.А. Никольский

*Российский университет дружбы народов, экологический факультет, г. Москва
¹vanhelen@mail.ru*

Согласно концепции биологического сигнального поля (Наумов, 1973), основу информационного пространства биоценоза составляет матрица стабильных элементов (Наумов и др., 1981) – комплекс наиболее устойчивых следов жизнедеятельности млекопитающих, в том числе, постоянно обновляемые скопления помёта. Стабильные элементы являются эффективными аттракторами, объектами, влияющими на структуру поведения животных (Гольцман, Крученкова, 1999). Их главная функция состоит в управлении траекторией использования животными территории, передавая каждому новому поколению опыт предыдущих поколений и облегчая, тем самым, освоение ими пространства биогеоценоза с находящимися на территории ресурсами, как кормовыми, так и защитными.

Особое место среди стабильных элементов биологического сигнального поля (далее – сигнальное поле), занимают скопления помёта. Многие виды млекопитающих склонны откладывать экскременты на ограниченных участках территории. В зоологической литературе такие скопления помёта называют “туалетами” или “уборными”. Аттрактивность, или привлекательность уборных определяется двумя их свойствами. Во-первых, специфическим запахом, легко и на большом расстоянии улавливаемым млекопитающими, так как химический канал связи является для них ведущим (Соколов, 1977), и, во-вторых, заметностью на окружающем фоне, чему в значительной степени способствует усиленная вегетация азотобивных растений, образующих на скоплениях помёта куртины различной формы и величины (Бибиков, 1967; Ротшильд, 1968). Такого рода *сигнальные пункты* для многих видов млекопитающих становятся постоянным источником запахово-зрительной информации о пространственной структуре популяций и свойствах населяемого ими пространства. Именно такими сигнальными пунктами являются уборные джейрана.

В нашем сообщении изложены результаты наблюдений, проведённых на территории заповедника “Тигровая балка” (Республика Таджикистан) в местах постоянного обитания джейранов. Наблюдения проводили весной, с 29 марта по 9 апреля 2012 г. Координаты следов жизнедеятельности джейрана, включая уборные, мы регистрировали с помощью GPS-навигаторов, а сами следы жизнедеятельности снимали с помощью цифровых фотокамер, привязывая снимки к координатам пространства. Основными

местами обитания антилоп в заповеднике являются пустыня и тугай – пойменный лес пустынной зоны, слагаемый преимущественно турангой (*Populus pruinisa*) и лохом (*Elaeagnus angustifolia*). При переходе от леса к пустыне хорошо выражены экотонные сообщества, представляющие собой разреженный древесно-кустарниковый покров, состоящий из тех же туранги и лоха, но с добавлением гребенщика (*Tamarix*), саксаула (*Haloxylon*), джужгуна (*Calligonum*).

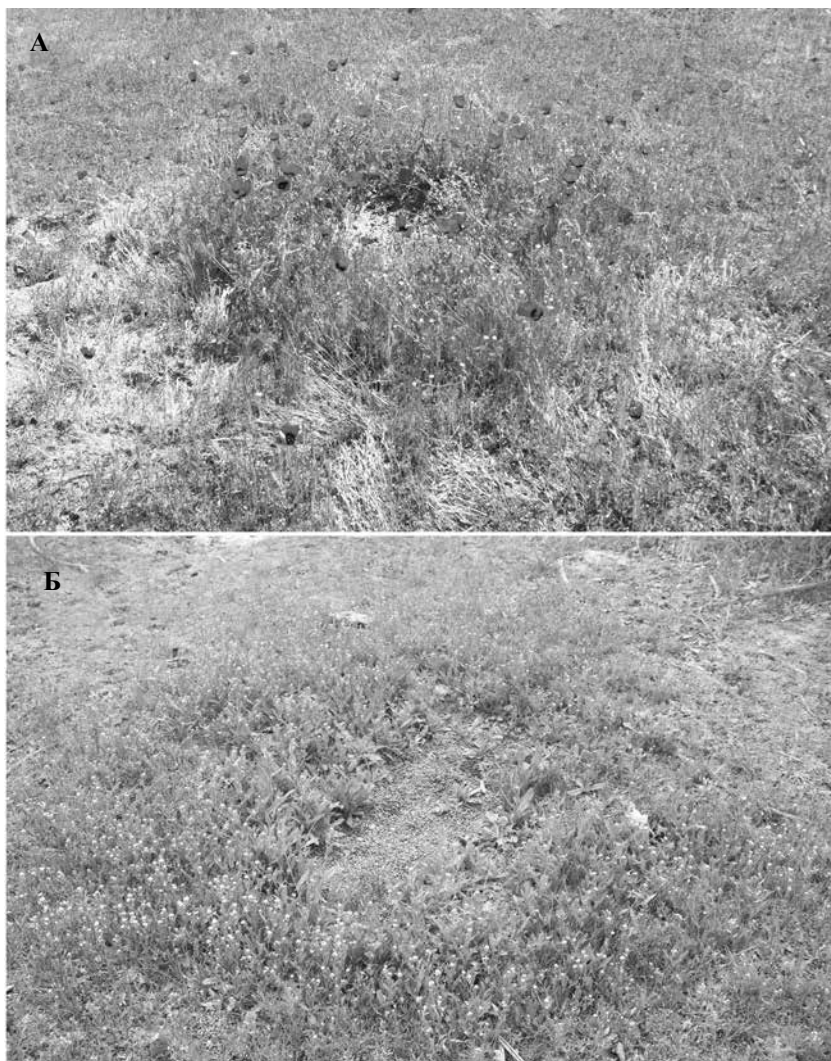


Рис. 1. Уборные джейрана: А – в пустыне, Б – в тугае.

Внешне уборные выглядят как лишённые растительного покрова углублённые участки грунта, заполненные большим количеством помёта джейранов и окружённые бордюром из травянистых растений (рис. 1).

Человек замечает уборные на расстоянии нескольких десятков метров. Привлекательность уборных для джейранов подтверждается тем, что многослойное скопление помёта состоит из экскрементов разного размера, то есть принадлежит разным особям, а различная сохранность экскрементов говорит о том, что они оставлены разными животными в разное время (рис. 2).

Уборные располагаются на тропах (рис. 3А) или вблизи троп (рис. 3Б), которыми в большинстве случаев пользуются не только джейраны, но и другие крупные млекопитающие – бухарский олень (*Cervus elaphus bactrianus*), кабан (*Sus scrofa*), волк (*Canis lupus*), шакал (*C. aureus*), то есть, это магистральные тропы, имеющие общеценозное значение.

Всё вместе – расчищенный копытами джейранов участок почвы, скопление экскрементов, бордюр из яркой густой зелени и, конечно, запах помёта, оставленного многими особями в разное время, делают уборные джейрана хорошо заметными, регулярно посещаемыми аттракторами, стабильными элементами сигнального поля. Тропы, на которых или вблизи которых располагаются уборные, в большинстве случаев ведут из леса в

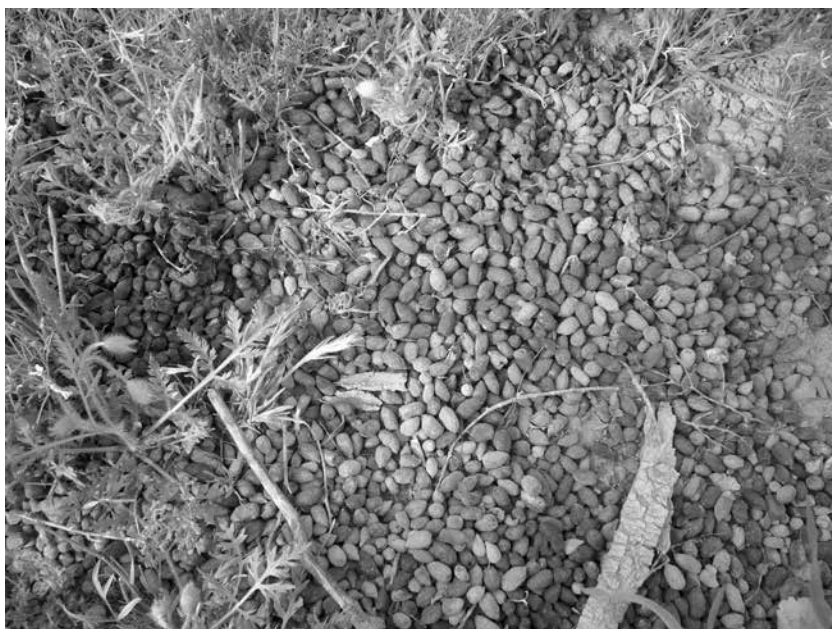


Рис. 2. Помёт разной свежести и размера, заполняющий уборную.

пустыню. Весной, в период наших наблюдений, пустыня, по сравнению с лесом, из-за более ранней вегетации растений была основным местом, где помимо джейранов кормились бухарские олени и кабаны.

Существует переходящее из источника в источник мнение (Слудский, 1956; Гептнер и др., 1961; Ротшильд, 1968; Млекопитающие Туркменистана, 1995), что уборные джейрана это «гонные уборные», которые уст-

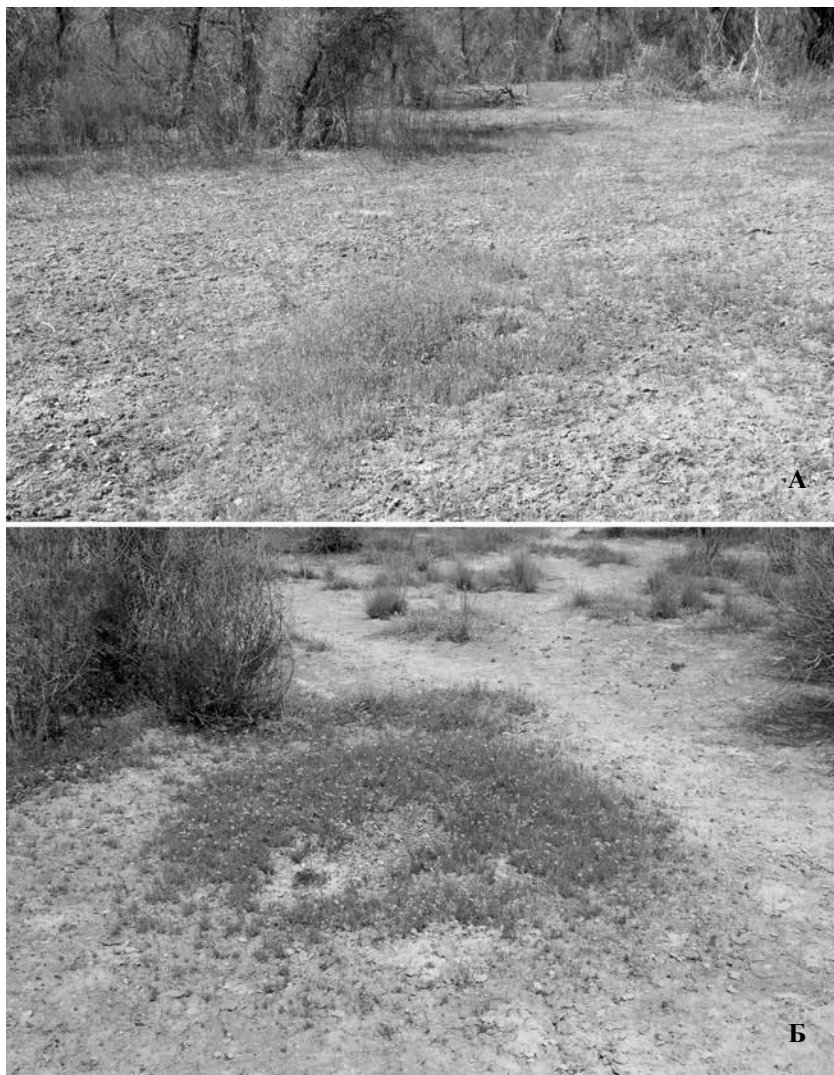


Рис. 3. Уборные джейрана: А – на тропе; Б – около тропы.

раивают и посещают только взрослые самцы, они служат им отметками занятой территории, аналогичными меткам у столбов и камней собак и ряда других животных” (Гептнер и др., 1961, с. 434). Однако в заповеднике мы регулярно находили в уборных свежие, одно-двух-дневной давности помёт в начале апреля, в то время как гон у джейрана происходит зимой, в ноябре – январе (Гептнер и др., 1961; Мамбетжумаев, 1970). Кроме того, в уборных встречается относительно мелкий помёт, принадлежащий, очевидно, молодым особям. Всё это косвенно указывает на более широкую сигнальную функцию уборных, на их использование, как источника информации, всей популяцией джейранов, во все периоды годового жизненного цикла вида, а не только взрослыми самцами в период гона. Предположительно уборные, как и тропы, организуют использование территории джейранами с находящимися на ней кормовыми и защитными ресурсами. Механизм формирования уборных джейрана, их приуроченность к тропам и заметность благодаря бордюру из растений аналогичны таковым “сигнальных кочек” на тропах медновского песца (*Alopex lagopus semenovi*) на Командорских островах (Наумов и др., 1981). Вероятно и функции этих образований в общих чертах так же сходны. В данном случае мы являемся свидетелями экологических параллелизмов в двух систематически далёких группах млекопитающих, занимающих абсолютно разные экологические ниши, но имеющие сходный характер использования территории с оставлением, по сути, одних и тех же следов жизнедеятельности – постоянных троп и регулярно используемых уборных, расположенных на этих тропках.

В местах обитания джейрана на пеших маршрутах общей протяжённостью 28 км мы зафиксировали 42 уборные (рис. 4). Длина овала уборных, заполненного помётом и лишённого растительности, составляет от 20 до 170 см; средняя равна 76 ± 34.5 см ($\bar{x} \pm s.d.$; $p < 0.05$). Ширина, соответственно, от 20 до 100 см, $\bar{x} = 50 \pm 20.2$ см. Расчищая ногами площадь уборной, джейраны разбрасывают помёт вокруг нее. При этом ямка уборной углубляется, иногда до 10 см.

На участках заповедника, населённых джейранами, уборные относительно многочисленны. В лесной зоне они располагаются на открытых участках шириной 10–30 м. В лесу расстояние между соседними уборными находится в пределах от 5 до 182 м ($\bar{x} = 70 \pm 59.1$ м; $n = 19$); в экотоне, соответственно, от 7 до 67 м ($\bar{x} = 24 \pm 18.6$ м; $n = 15$) и в пустыне – от 40 до 846 м ($\bar{x} = 314 \pm 297.8$ м; $n = 8$).

Каждый бордюр из травянистых растений представлен несколькими фоновыми видами, но доминирует, как правило, один из них. Бордюр может быть ассиметричным из-за неравномерного распределения помета в уборной и вокруг нее, но чаще комплекс растений формирует овал относительно правильной формы вокруг всего периметра уборной. Ширина



Рис. 4. Уборные джейрана на треках маршрутов.

полосы бордюра варьирует в пределах от 10 до 100 см и, согласно предварительным наблюдениям, зависит от возраста уборной: чем она старше, тем шире полоса бордюра и тем уборная выразительнее как аттрактор.

Всего на уборных джейрана мы обнаружили 19 видов растений, принадлежащих 11 семействам: Крестоцветные (Cruciferae); Злаки (Gramineae); Сложноцветные (Compositae); Норичниковые (Scrophulariaceae); Бурачниковые (Boraginaceae); Гераневые (Geraniaceae); Лилейные (Liliaceae); Маковые (Papaveraceae); Бобовые (Fabaceae); Гипекоумовые (Hypochaeritaceae); Свинчатковые (Plumbaginaceae). Абсолютно преобладают крестоцветные (6 видов) и злаки (4 вида). Остальные представлены по одному виду на семейство. Пока у нас нет оснований говорить о более высокой “азотолюбовности” перечисленных выше видов по сравнению со многими другими видами, произрастающими в заповеднике (Молотковский, Шмелёва, 1990). Их попадание в бордюры из растений, окружающих уборные, зависит, вероятно, от случайных причин, таких, например, как близость ассоциации из конкретного вида растений к границам уборной. В любом случае, зоогенная растительность уборных опережает по фазе роста фоновые виды растений.

Уборные джейрана, как стабильный элемент сигнального поля, легко поддающийся описанию, включая феномен скопления растений вокруг уборных, может стать перспективной моделью для изучения структуры и функционирования аттракторов в биологическом сигнальном поле млеко-

питающих. В том числе, уборные могут быть использованы как единица измерения плотности распределения в пространстве биоценоза ключевых аттракторов, формирующих матрицу стабильных элементов. И, конечно, в будущем целесообразно проверить вошедшее в литературу мнение о принадлежности уборных *только* взрослым самцам и *только* в период гона (Слудский, 1956; Гептнер и др., 1961; Ротшильд, 1968; Млекопитающие Туркменистана, 1995). В зависимости от ответа на этот вопрос мы можем получить принципиально разные оценки роли уборных в организации использования джейранами пространства биогеоценоза.

Работа выполнена при поддержке гранта Всемирного фонда дикой природы (WWF) №WWF177/TJ0002.01-12/GLM. Мы благодарим чл.-корр. РАН В.Н. Павлова и доцента Таджикского национального университета А.С. Давлатова за определение видов растений, собранных на уборных джейрана. А также директора Центрально-Азиатской программы WWF России О.Б. Переладову за помощь в организации полевых исследований на территории заповедника “Тигровая балка”.

Литература

- Бибиков Д.И. 1967. Горные сурки Средней Азии и Казахстана. М.: Наука. 199 с.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г. 1961. Млекопитающие Советского Союза. Парнокопытные и непарнокопытные. Кн. 1. М.: Высш. шк. 776 с.
- Гольцман М.Е., Крученкова Е.П. 1999. Аттракторы в социальном поведении // Шестой Съезд Териол. об-ва. Тез. докл. (Москва, 13–16 апреля 1999 г.). М.: ИПЭЭ РАН. С. 61.
- Мамбетжумаев А.М. 1970. Джейран. Ташкент: ФАН. 196 с.
- Млекопитающие Туркменистана. 1995. Т. 1. Хищные, ластоногие, копытные. Под ред. В.В. Кучерука. Ашгабад: Ылым. 317 с.
- Молотковский Ю.И., Шмелева Г.А. 1990. Флора заповедника “Тигровая балка”. М.: АН СССР. 81 с.
- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значения для животных // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 6. С. 808-817.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсяников Н.Г., Попов С.В., Смирин В. М. 1981. Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. с. 31-75.
- Ротшильд Е.В. 1968. Азотолюбивая растительность пустыни и животные. М.: МГУ, 204 с.
- Слудский А.А. 1956. Размножение джейрана // Тр. Ин-та зоол. АН КазССР, т. 6. Алмата: Изд-во АН Каз ССР. С. 78-108.
- Соколов В.Е. 1977. Химическая коммуникация млекопитающих // Вопросы териологии. Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 229-255.

МАРКИРОВОЧНЫЕ ДЕРЕВЬЯ КАК АТТРАКТОРЫ В БИОЛОГИЧЕСКОМ СИГНАЛЬНОМ ПОЛЕ ИРБИСА (*UNCIA UNCIA*)

Е.А. Ванисова¹, А.С. Карнаухов², А.Д. Поярков², В.В. Рожнов²

¹Российский университет дружбы народов, экологический факультет;

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, г. Москва
vanhelen@mail.ru, and-poyarkov@yandex.ru

Пространственная структура популяций и характер использования млекопитающими пространства биогеоценоза в значительной степени определяются и поддерживаются посредством биологического сигнального поля (Наумов, 1973). Наиболее устойчивые в среде следы жизнедеятельности животных формируют «матрицу стабильных элементов» (Наумов и др., 1981), основу биологического сигнального поля, и выступают в качестве наиболее эффективных аттракторов – объектов среды, привлекающих внимание и организующих поведение животных (Гольцман, Крученкова, 1999).

Функцию стабильных элементов в биологическом сигнальном поле ирбиса (*Uncia uncia*) выполняют, главным образом, наиболее «долгоживущие сигналы»: тропы, задиры на маркировочных деревьях, регулярно подновляемые поскребы, мочевые точки, места потирания щечной областью. Эти следы жизнедеятельности ирбиса легко обнаруживаются во время полевых наблюдений, хотя встречаются и экскременты, следы и следовые цепочки. Перечисленные следы жизнедеятельности ирбиса наряду с объектами среды, к которым они приурочены, например, маркировочные деревья, крупные камни, скалистые стенки, могут выступать в качестве аттракторов краткосрочного или долгосрочного действия.

В данном сообщении мы анализируем маркировочные деревья ирбиса и оставляемые на них следы жизнедеятельности как аттракторы в биологическом сигнальном поле. Основная задача состоит в том, чтобы выяснить, существуют ли критерии, которые влияют на избирательность деревьев ирбисом для маркировки.

Исследования проводили в горном массиве Цаган-Шибэту (Монгун-Тайгинский район Республики Тыва) с 22 июня 2010 г. по 20 ноября 2011 г. по Программе изучения и мониторинга ирбиса (снежного барса) Южной Сибири. Наиболее полно были обследованы верховья р. Барлык с её притоками, реками Арзайты, Эльдиг-Хем, Хемчегейлиг-Хем. Маршруты исследований пролегли вдоль русла рек, по ущельям, склонам хребтов, высокогорным долинам и циркам, горным гребням. Общая протяженность маршрутов, проходимых, в среднем, за 7 дней (в пределах одного этапа полевых работ), составляет около 120 км. Координаты всех обнаруженных следов жизнедеятельности ирбиса, включая маркировочные деревья, мы регистрировали с помощью GPS-навигаторов.

За 2 этапа полевых наблюдений (2–10 июля и 14–20 ноября 2011 г.) было обследовано 21 маркировочное дерево с задирами ирбиса в долинах рек Хемчегейлиг-Хем, Эльдиг-Хем, Кызыл-Чарык, Чайлалыг (приток Арзайты) (рис. 1). В исследуемом регионе древесная растительность представлена сибирской лиственницей (*Larix sibirica*) и кедром (*Pinus sibirica*). Лиственница численно преобладает, местами образуя рощи. Обнаруженные нами маркировочные деревья представлены 16 лиственницами и 5

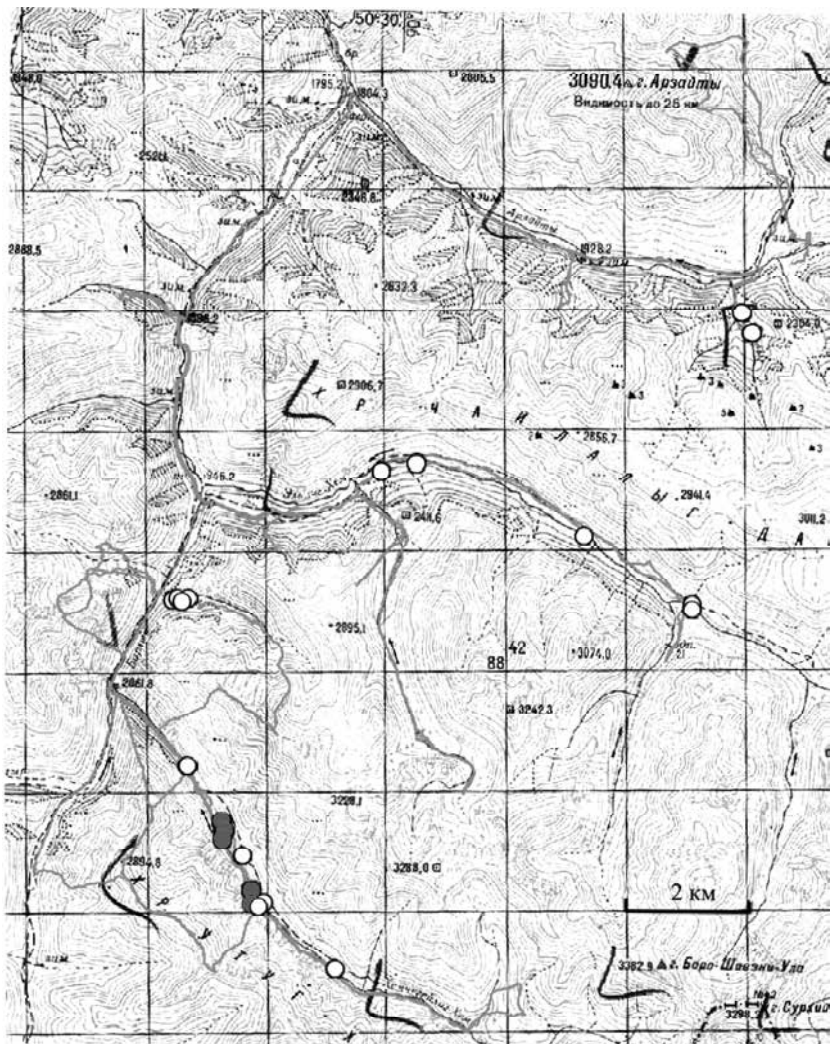


Рис. 1. Маркировочные деревья ирбиса на треках маршрутов: белыми кружками отмечены лиственницы, серыми – кедры.

кедрами. Все они находятся в пределах высот 2033–2326 м над ур. м., хотя древесная растительность на хребте Цаган-Шибэту встречается и выше указанного высотного диапазона. Средняя высота расположения маркировочных кедров 2230.2 ± 18.86 м ($\bar{x} \pm s.d.$; $p < 0.05$), лиственниц – 2147 ± 100.77 м. Все эти деревья растут не дальше 95 м от русла реки, среднее расстояние до русла – 33.7 ± 31.99 м.

Почти все маркированные кедры (4 из 5) – одиночные деревья, растущие дальше 20 м от других деревьев. В одном случае кедр стоит обособленно, в отдалении, не ближе 5 м от других. Среди лиственниц ирбисом маркировались 3 одиночных дерева, 5 обособленных и 8 неодинокных, стоящих на окраине небольшого лесного массива.

Специально мы не измеряли немеченые ирбисом деревья и не можем точно сказать, отличается ли наша выборка от случайной выборки фона, что, конечно, должно стать результатом будущих исследований. Однако даже при визуальном наблюдении были хорошо заметны некоторые отличительные черты маркировочных деревьев по сравнению с фоновыми. В частности, следы маркировки отмечались на наиболее крупных среди окрестных деревьях. Диаметр ствола зарегистрированных маркировочных кедров варьирует в пределах 50–100 см, в среднем – 73 ± 19.23 см. Средний диаметр маркируемых лиственниц составляет 56.1 ± 13.61 см, без учета 2 выпадающих значений – 150 и 120 см.

Мы предполагаем, что аттрактивность, или привлекательность того или иного дерева определяется комплексом параметров, влияющих на выбор этих деревьев для маркировки ирбисом. Все 21 обследованных дерева обладают характерными признаками, делающими их более заметными среди других элементов окружения. Мощное ответвление ствола имеют 13 из 21 маркировочного дерева (3 кедра и 10 лиственниц), сильно разросшуюся крону – 12 (2 и 10), частично обнаженные корни – 11 (4 и 7). В 11 случаях (3 кедра и 8 лиственниц) маркировочное дерево растет на краю обрыва, в 7 случаях (2 и 5) – наклонено. Маркируемые лиственницы обладают еще двумя признаками, не отмеченными у кедров: рядом проходит четкая тропа (7 случаев – обособленные и неодинокные лиственницы), отсутствует вершина (2 случая). Абсолютно преобладают деревья с 2 признаками, причем сочетание признаков различно.

Все зарегистрированные нами маркировочные деревья выразительны, заметно выделяются из общего фона, что, вероятно, делает эти объекты ландшафта эффективными аттракторами и влияет на их избирательность ирбисом. Во время полевых исследований при поиске следов жизнедеятельности ирбиса, в частности, маркировочных деревьев, наше внимание в первую очередь привлекали наиболее выразительные деревья. Именно на таких деревьях при более близком рассмотрении мы обнаруживали следы маркировочной активности ирбиса. Вполне возможно, что ирбис выбирает маркировочное дерево по тому же принципу.

Конечно, в рамках данного метода изучения аттракторов биологического сигнального поля, выявления их избирательности млекопитающими необходимо провести более детальные исследования, чтобы сравнить маркируемые деревья со случайной выборкой деревьев из древостоя. Мы анализировали маркировочные деревья лишь по тем признакам, которые смогли выделить визуально. Мы не исключаем, что есть класс неучтенных параметров, которые влияют на избирательность деревьев ирбисом. Так, в исследуемом районе иногда встречаются деревья, которые по некоторым перечисленным параметрам похожи на отмеченные нами маркировочные деревья и кажутся выразительными аттракторами, однако на них не было обнаружено никаких следов маркировочной активности кошки. Вероятно, не только наличие аттрактора, выделяющегося из окружающего фона объекта, но и другие факторы влияют на расположение меток данного типа на территории, используемой ирбисом.

В биологическом сигнальном поле наблюдаются «сгущения» – области повышенной концентрации маркировочных меток, своего рода маркировочные пункты. Наличие кластеров, расположение группами, прежде было отмечено для поскребов ирбиса (Поярков и др., 2011). Маркировочные деревья тоже располагаются группами. Яркими примерами является средняя часть р. Хемчегейлик-Хем и устье р. Кызыл-Чарык, где на относительно небольшой территории сосредоточено несколько таких деревьев.

Деревья, выбираемые ирбисом для маркировки, являются для него аттракторами первого порядка (Никольский, 2011). Следы жизнедеятельности – задиры, оставленные на этих деревьях, выступают уже в качестве аттракторов второго порядка. Сочетание аттракторов первого и второго порядков повышает их информационную значимость. Следы жизнедеятельности, приуроченные к выделяющимся из фона объектам, становятся более заметными и доступными как сигналы для реципиента.

Задиры на маркировочных деревьях представляют собой следы от когтей, которые могут проявляться либо одной царапиной, полосой, оставленной на коре дерева, либо группой полос (рис. 2). Задиры хорошо заметны в любое время года, являются одними из наиболее долгоживущих сигналов, оставляемых животными. При маркировке, когда ирбис скребет ствол хвойного дерева когтями, нередко счищается верхний обветренный темный слой коры, при этом оголяется более яркая её часть. Эти светлые участки (20–600 см²) на тёмном фоне коры превышают размеры самих следов от когтей и хорошо заметны издали. Внимание человека они привлекают с расстояния нескольких десятков метров. Задиры на обновленной коре выглядят выразительнее. Таким образом, повышается общая привлекательность и заметность маркировочной метки.

В районах расположения отмеченных нами маркировочных деревьев за весь период работы 2010–2011 гг. рысь на фотоловушках не регистрировалась, поэтому с высокой долей вероятности задиры, обнаруженные



Рис. 2. Свежие задиры ирбиса на стволе маркировочной лиственницы.

с расположением системы троп. В 7 случаях именно с противоположной от реки стороны вдоль склона мимо маркировочных деревьев проходят тропы, которые ирбис использует для перемещения. Учитывая расположение задиrow со стороны реки на стволе двух лиственниц, растущих в непосредственной близости от водного потока, можно сделать вывод, что эти деревья маркируются, в основном, со льда реки в зимне-весенний период, когда ирбис перемещается по наледи, о чем свидетельствуют обнаруженные нами следовые цепочки.

Задирy на стволе могут накладываться друг на друга, почти сливаясь в сплошную метку длиной 10–45 см. На обследованных маркировочных деревьях было обнаружено 10 таких комплексов задиrow из 36 отмеченных следов маркировки. Но чаще (26 случаев) оставляемые ирбисом задиры четко обозначены на разных уровнях.

на маркировочных деревьях, принадлежат ирбису.

Насколько можно судить по расположению меток на стволах деревьев, ирбис оставляет задиры, поднимаясь на задних лапах, или в горизонтальном положении, потягиваясь, подобно домашней кошке, и скребет кору дерева передними лапами перед собой или по обе стороны ствола сбоку. При этом остаются задиры с разных сторон ствола и на разных высотах. Из 21 обследованных дерева 14 (5 кедров и 9 лиственниц) маркировались с одной стороны ствола, 5 лиственниц – с двух сторон и 2 – с трех сторон. В 13 случаях задиры располагаются на дальней от реки стороне ствола. Скорее всего, такая ориентация задиrow связана

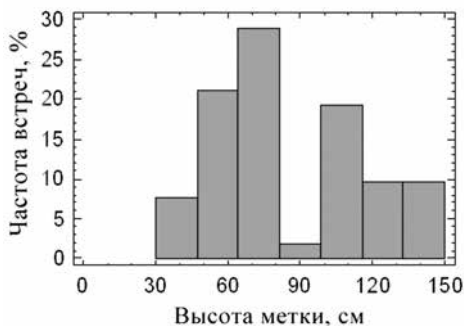


Рис. 3. Относительное распределение задиrow по высоте на стволах маркировочных деревьев.

Следы от когтей были отмечены на высотах от 30 до 150 см. Высотное расположение меток распределяется бимодально: 30–90 см и 100–150 см. При этом на кривой плотности распределения по высотам выделяются 2 пика – около 70 и около 110 см. Вероятно, эти 2 области задиrow обусловлены положением зверя при маркировке: высокие задиры ирбис оставляет, поднимаясь на задних лапах, низкие – стоя в горизонтальном положении. Наиболее интенсивно ирбис метит стволы деревьев на высотах 50–80 см (в этом диапазоне высот было зарегистрировано 50% всех задиrow), и 100–115 см (19.2% задиrow) (рис. 3).

Из этой выборки исключена маркировочная лиственница, растущая почти горизонтально (рис. 4). Она нависает над р. Хемчегейлиг-Хем под углом около 10° . Задиры на ней располагаются на верхней стороне ствола на расстоянии 200 см от русла реки (150 см от основания дерева) и со стороны устья реки – 180 см от русла (10 см от основания дерева).

На 7 маркировочных деревьях были обнаружены задиры разной давности, с разницей ориентировочно в полгода или больше, в том числе свежие, что говорит о регулярном подновлении ирбисом маркировки данного типа и формировании системы наиболее стабильных элементов биологического сигнального поля.

Со временем задиры, оставленные на коре деревьев, обветриваются и темнеют, поэтому их свежесть можно приблизительно оценить. Мы ус-



Рис. 4. Маркировочная лиственница, нависающая над р. Хемчегейлиг-Хем. – эффективный аттрактор.

ловно выделили 4 категории задиrow по свежести: 1) свежие задиры – следы от когтей цвета яркой коры, охристо-соломенного цвета, их возраст ориентировочно меньше одного года; 2) задиры средней свежести – более темные, их возраст около одного года; 3) старые задиры – буреющие царапины, их возраст больше одного года; 4) очень старые – темно-серые, цвета старой обветренной коры, как на всём стволе дерева, возрастом больше двух лет.

Более детально задиры были обследованы на 5 маркировочных деревьях. Промерили 82 царапины: 42 (51.22%) свежих, 23 (28.05%) – средней свежести, 12 (14.63%) – старых и 5 (6.1%) – очень старых. Медианный критерий Манна-Уитни показал достоверные отличия ($p < 0.05$) только между свежими задирами ($Me = 2$ см) и задирами средней свежести ($Me = 1.5$ см). Аналогичный результат дает сравнение распределений по критерию Колмогорова-Смирнова.

Мы понимаем, что выделение данных категорий свежести задиrow субъективно. Визуально наиболее легко выделить свежие задиры, труднее разделить по категориям менее свежие, поэтому задиры средней свежести, старые и очень старые мы объединили для анализа в общую категорию – «более старые».

Размеры полос (следов от когтей), оставленных ирбисом на коре маркировочных деревьев, варьируют от 0.5 см до 11 см. Длина свежих задиrow 1–11 см, более старых – 0.5–4.5 см. Наиболее часто встречаются полосы длиной до 2 см. По медианному критерию Манна-Уитни свежие ($Me = 2$ см) и более старые ($Me = 1.5$ см) задиры достоверно ($p < 0.05$) различаются, так же как и их распределение по критерию Колмогорова-Смирнова. Анализ показывает, что на стволе маркировочных деревьев дольше сохраняются короткие царапины. Вероятно, это наиболее глубокие задиры. Они могут быть сохранившимися частями прежних более длинных царапин, которые со временем немного стерлись в результате процессов, происходящих в коре хвойных деревьев. Поэтому даже для таких долгоживущих сигналов, как задиры на деревьях, необходимо регулярное подновление, чтобы сохранить информационную значимость и актуальность маркировки данного типа.

На маркировочных деревьях мы не обнаружили следов запаховых меток, подкрепляющих задиры, но не исключаем, что, когда ирбис скребет когтями ствол, остаются не только визуальные метки, но и ольфакторные, которые воспринимаются животными.

На 5 маркировочных лиственницах была обнаружена шерсть, предположительно ирбиса. Волоски мы собрали для молекулярно-генетического анализа. На одной из маркировочных лиственниц, растущей на краю небольшого лесного массива, была обнаружена шерсть кабана, который, очевидно, терся о ствол дерева. Данная лиственница является аттрактором, привлекающим как хищника (ирбиса), так и его потенциальную жер-

тву (кабана), и выступает в качестве универсального сигнального пункта, так как используется для обмена информацией разными видами животных.

Маркировочные деревья ирбиса, обладая отличительными чертами, делающими их выразительными элементами окружения, являются эффективными аттракторами и, благодаря регулярному подновлению маркировки, становятся стабильными элементами биологического сигнального поля, сохраняя и передавая информацию о состоянии группировки ирбиса на хребте Цаган-Шибэту.

Мы выражаем благодарность профессору Российского университета дружбы народов А.А. Никольскому за консультации.

Работа по «Программе изучения и мониторинга ирбиса (снежного барса) Южной Сибири» выполнялась в рамках Постоянно действующей экспедиции РАН по изучению животных Красной книги Российской Федерации и других особо важных животных фауны России при финансовой поддержке Русского географического общества.

Литература

- Гольцман М.Е., Крученкова Е.П. 1999. Аттракторы в социальном поведении // Шестой Съезд Териол. об-ва. Тез. докл. (Москва, 13–16 апреля 1999 г.). М.: ИПЭЭ РАН. С. 61.
- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значения для животных // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 6. с. 808-817.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсяников Н.Г., Попов С.В., Смирин В. М. 1981. Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. С. 31-75.
- Никольский А.А. 2011. Биологическое сигнальное поле млекопитающих как аттрактор второго порядка в пространстве биогеоценоза // Териофауна России и сопредельных территорий. Межд. совещ. (IX Съезд Териол. об-ва при РАН). М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 332.
- Поярков А.Д., Куксин А.Н., Карнаухов А.С., Кораблев М.П., Александров Д.Ю., Чистополова М.Д., Эрнандес-Бланко Х.-А., Рожнов В.В. 2011. Маркировочная активность ирбиса на хребте Цаган-Шибэту в Юго-Западной Тыве // Териофауна России и сопредельных территорий. Междунар. совещ. (IX Съезд Териол. об-ва при РАН). М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 382.

РЕАКЦИИ ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ (*MARTES MARTES*) НА СИГНАЛЫ БИОЛОГИЧЕСКОГО ПОЛЯ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ФОРМАХ АКТИВНОСТИ

Э.Д. Владимирова

*Самарский государственный аэрокосмический университет
им. акад. С.П. Королева, г. Самара
elyna-well@nm.ru*

Полагают, что биологические сигнальные поля (БСП) разных уровней организации (Наумов, 1977а,б), а именно, информационные поля особи, популяции, коинформационного комплекса экологически близких видов, зооценоза и биоценоза в целом, способствуют сохранению экосистем различного уровня организации (Розенберг, Мозговой, 2003; Мозговой, 2005). В последние годы стали подчеркивать особое значение хищных млекопитающих в обеспечении устойчивости и жизнеспособности экосистем; достигается это информационным и материальным взаимодействием между трофическими звеньями, входящими в их состав, а также внутри звеньев одного уровня (Griffin et al., 2008; Estes et al., 2011; Jordán et al., 2012; Владимирова, 2012а).

Методом зимних троплений в 1993–2012 гг. исследовали реакции лесных куниц (*Martes martes* L.) на следы хищных и копытных млекопитающих, врановых и мелких воробьиных птиц, а также человека и техники. Животные обитали в пойменных биотопах больших и малых рек Волжского бассейна, в пределах Средневолжского региона (рр. Волга, Самара, Кобельма, Кадада, Б. Игриз). Большая часть материала была собрана в окрестностях г. Самары. На четырехсотметровых отрезках следовой дорожки выявляли отпечатки поведенческих реакций, проявленных куницами при восприятии своих следов, оставленных ранее, а также следов других особей куниц и гетероспецификов. Четырехсотметровый участок следовой дорожки лесной куницы был принят в качестве базовой единицы исследования (Мозговой, Розенберг, 1992, с. 44), цель которого – выявление закономерностей, сопровождающих как информационно-знаковое (1), так и материально-энергетическое (2) взаимодействие особи и биоценоза (Розенберг, Мозговой, 2003). Первое, информационно-знаковое взаимодействие особи и среды, опосредованно внешними сведениями, полученными адаптирующейся особью (Sebeok, 2001; Vladimirova, 2009; Владимирова, 2013). При этом, воспринятая информация может быть либо немедленно непосредственно использована особью, – сразу после ее получения, либо она может сохраниться в памяти и быть использована особью позже. Непосредственное использование внешней информации, сразу после ее получения, происходит в тех случаях, когда она необходима для сохранения безопасности, либо по своему значению соответствует акту-

альной биологической потребности. Второе, материально-энергетическое взаимодействие, также представляет собой непосредственное потребление особью ресурсов среды обитания, но без проявления каких-либо исследовательских реакций, характерных для информационно-знакового взаимодействия. В свою очередь, следы такого использования, при условии их сохранения в биотопе в течение некоторого времени, несут сведения о консуматорном, т.е. потребительском, потенциале данного местообитания (Craig, 1918, цит. по: Гороховская, 2001), и могут быть получены животными, которые придут сюда позднее.

С целью детализации взаимодействия особи и среды обитания, изучали факторы, влияющие на особенности восприятия животными тех или иных объектов внешней среды, а также факторы, влияющие на формирование «ответных» реакций. Согласно правилам этолого-экологической методологии, полагали, что восприятие любого внешнего объекта, имеющего адаптивное значение, сопровождается двигательной или экскреторной реакцией (Новиков, 1976; Фабри, 1978). Избирательность восприятия того или иного класса объектов внешней среды животным определяли по доле восприятий объектов данного класса среди всех состоявшихся взаимодействий особей и объектов среды, различимых по следам, приходящимся на следовую дорожку особи определенной протяженности (Мозговой, Розенберг, 1992). Качества восприятия, такие, как смысловая категоризация (ценность) объекта (Бонгард и др., 1975; Гусев, 2006) и функциональная принадлежность воспринятого объекта к тому или иному классу объектов (Мельников, 1978; Владимирова, Мозговой, 2006; Владимирова, 2012б, 2013), определялись исследователем по ходу анализа полевого материала (Мозговой, 2005). В экологии животных в особую группу классов средовых объектов принято выделять биогенные элементы биологического сигнального поля (Наумов и др., 1981), а среди них – следы животных (Михеев, 2009).

Далее будет показано, что характер ответных реакций куниц на следы животных и людей зависит от функциональной формы активности, реализуемой куницами в момент их восприятия. Иными словами, особенности реагирования куниц на объекты биогенной составляющей биологического сигнального поля определяются той актуальной биологической потребностью (такой, как потребность в безопасности, голод, поиск убежища, маркировка участка, взаимодействие с половым партнером во время гона и др.), которая определяет цель адаптивной активности особи на данный период времени (Розенблют и др., 1983). Было выделено 7 функциональных форм активности куниц в снежное время года, различимых по следам (Vladimirova, 2011): кормопоисковая активность, переход к другому кормовому участку, обход индивидуального участка, ход на дневную лежку (включая отдых в лежке), выход с лежки, активность на следах особей противоположного пола во время ложного гона, миграция к мес-

там обитания особей соседней субпопуляции. Форма активности определяется по комплексу признаков – приуроченности следов к биотопам и станциям определенного типа, конфигурации следовой дорожки, наличию реакций, специфических для той или иной формы активности. Для кормопроисковой активности свойственно чередование последовательностей поисково-пищевых реакций с перемещениями от одной станции обитания мышевидных грызунов к другой (Соколов, Рожнов, 1979). Особенности перехода к другим кормовым участкам определяются опасностью открытых биотопов. Обход участка характеризуется более продолжительными, чем при жировке, векторами локомоции, частой переменной формы аллюра, включая смену ведущей пары лап, большим количеством маркировочных реакций (рис. 1). При выходе с лежки лесные куницы (особенно свойственно самкам) сначала идут в кронах, несколько раз спускаясь с деревьев на грунт, затем переходят к кормовому поиску. К примеру, в Самарских окрестностях, на 400 м следовой дорожки, генерированной особью, покидающей место дневного отдыха, в среднем приходится 1.5 спуска куницы с деревьев на грунт, с последующим возвращением к верховому ходу ($N\ 15$, $Med.\ 1$, $Min\ 0$, $Max\ 3$, $St.\ D.\ 0.8$, $Disp.\ 0.7$). Заходя на лежку, обычно расположенную неподалеку от места кормового поиска, куница «делает петлю» (рис. 2), перемещается в убежище в толще снега, уходя от опасности – галопирует по заснеженному грунту, при первой возможности использует «верховой ход», перемещаясь в кронах деревьев (Vladimirova, 2011).

Почти всегда, когда для этого имеется внешний знак, любая форма активности лесной куницы переводится, хотя бы ненадолго (до 50 м дистанции следов), имен-



Рис. 1. Субстратом для реакций мечения лесной куницы неоднократно служил небольшой пенек. Запечатлены, как минимум, три следовые дорожки лесной куницы, оставленные в разное время и заметенные снегом в разной степени. В левой части фотографии и выше пенька расположены самые старые, максимально заметенные следы, выше пенька – следы средней давности, и, справа от пенька, – свежие следы, ориентированные по следам средней давности. Рождественская пойма р. Волги, 11 марта 2012 г.

но в кормопоисковую активность. Такими знаками, к примеру, выступают следы кормопоискового поведения других особей своего вида или гетероспецификов-родентофагов, как биогенные элементы БСП. При любых формах активности куницы реагируют кормопоисковыми реакциями на писк или/и запах мышевидных грызунов, даже в тех случаях, когда это происходит по ходу на лежку или вне кормового участка, к примеру, при переходах. Высокий приоритет информации, указывающей на возможную добычу корма, объясняется голодом. По наблюдению автора, в зимы, средние по плотности популяций кормовых объектов, каждые 4-е сутки куницы переходят к другому участку или идут на лежку, не поймав ни одного мышевидного грызуна.

Кроме кормовых объектов и следов добычи корма, повышенными приоритетами восприятия обладают сигналы опасности, реагируя на которые, при всех функциональных формах активности, куницы генерируют защитные реакции. Обычно это заход на дерево с последующим возвращением на грунт, ход в кронах или перемещение по грунту большими прыжками. Особой формой биогенных элементов БСП выступают сохранившиеся следы защитного поведения других особей, которым куницы обычно подражают, преодолевая опасность, – идут по их следам (Корытин, 1986). Если пугающие куниц объекты, например, следы лисиц, оставленные в годы их повышенной численности, присутствуют на данном участке обитания куниц не первый день, и куницы относительно привыкли к ним, они могут либо не реагировать на следы лисиц, либо проявить стандартную последовательность поведенческих реакций. Такая стереотипная последовательность, обычно состоящая из а) начатой, но не завершённой попытки перемещения лесной куницы в направлении следа лисицы, б) ориентировочной реакции на близлежащее дерево, в) перемещения большими прыжками к комелю дерева, г) ориентировочной реакции на крону, с одновременным прижиманием туловища к грунту, д) захода на комель и переориентации, е) спуска на грунт, ж) перемещения в направлении ближайшего растительного объекта, – отдельного куста, зарослей, валежины или дерева, по-видимому, снижает эмоциональное напряжение куниц, воспринявших следы лисиц, – биогенные элементы БСП.

При определении разновидности функциональной формы активности следует основываться на типичных для нее наборах классов объектов и проявленных ответных реакций (Vladimirova, 2011; Владимирова, 2013), с учетом типа биотопа и порядка следования данной функциональной формы в составе всей суточной активности (Соколов, Кузнецов, 1978). Поскольку следы кормового поиска лесных куниц обычно составляют 42 – 60% всех следов, оставленных животными этого вида, то исследователю, распознавшему такие формы активности, как переход к другому кормовому участку, обход индивидуального участка, переход особи к участку обитания другой субпопуляции, ход по следам гомоспецифика в период



Рис. 2. Петля, выполненная лесной куницей перед заходом в многократно используемое логово, расположенное на краю кормового участка под засыпанной снегом кроной упавшего осокоря. На ветках дерева сохранились остатки листьев. Рождественская пойма р. Волги, 11 марта 2012 г.

ложного гона, выход с лежки или ход на отдых, сначала рекомендуется доказать, что в данном случае наблюдается именно иная, а не кормопоисковая форма активности. В поведении лесных куниц есть такие пары «объект → реакция», которые диагностически определяют разновидности некоторых функциональных форм активности, отличные от кормопоисковой. Наличие таких поведенческих маркеров более достоверно указывает на то, что наблюдатель имеет дело не с кормовым поиском, чем на это указывали бы независимые списки имеющих место разновидностей классов объектов и проявленных реакций, с подсчетом их количества. То есть, диагностическим признаком той или иной формы активности служат скорее специфические для данной формы активности пары «объект → реакция», а не частоты тех или иных классов объектов и разновидностей реакций, воспринятых на данном отрезке следовой дорожки, как таковые. Так, объект «куст» часто вызывает реакции и при кормопоисковой активности, и при переходах, и при ходе в лежку. Такие реакции, как кормовая, ориентировочная, защитная, локомоторная, ход по следам особей своего вида, перемещение по своим следам, ход по следам гетероспецификов-родентофагов, типичны для всех этих функциональных форм активности. Но такие, к примеру, сочетания воспринятых объектов и проявленных реакций, как «куст → локомоция», причем, генерированные несколько раз вдоль одного и того же куста, но без последующей реакции

поиска корма, или сочетания «куст → заход под наст в толщу снега», «куст → маркировка», типичны не для кормопоисковой активности, а для перехода к другому кормовому участку, хода на лежку, обхода участка.

Целесообразная избирательность внешней информации биогенной природы, которую также можно назвать «сигналами биологического поля», выявлена на основе анализа 87 четырехсотметровых дистанций следов кормопоисковой активности лесных куниц, 25 дистанций следов переходов к другим кормовым участкам и 24 дистанций следов обхода участка (табл. 1). В таблице показаны доли реакций (в %), проявленных особями при восприятии двадцати наиболее часто встречающихся классов объектов реагирования, характерных для *M. martes*. Они отличаются при разных формах активности. Расчеты, показали, что число классов объектов, отреагированных лесными куницами на 400 м следов, в среднем составляет 20.3 объекта (N 87, $Med.$ 20, $St. D.$ 4.1, Min 11, Max 33, $Disp.$ 17.4), что согласуется с ранее опубликованными сведениями (Мозговой, Розенберг, 1992). Исследование проводили на основании данных, полученных в январе, феврале и марте, причем частота встречаемости следов самцов и самок, использованных для расчетов, соответствовала их соотношению по половой принадлежности, имевшему место в природе.

Значительную долю реакций при кормовом поиске, переходе к другому кормовому участку и обходе участка составляют реакции куниц на деревья, кусты, заросли, захламленные растительным мусором, а при переходах – помимо этого, на окраины биотопов и элементы рельефа (65–70% всех реакций). При всех формах активности, на следы приходится менее 35% реакций, проявленных куницами. Можно видеть, что внимание особи лесной куницы к следам других куниц нарастает в ряду «кормопоисковая активность, переход, обход участка», а внимание к следам мышевидных характеризуется противоположной картиной (табл. 1). Также было выявлено, что свои собственные следы максимально ориентируют куниц при кормовой активности, а при иных формах активности большую роль в качестве ориентировочных объектов играют удаленные элементы растительности и ландшафта. Деревья сохраняют высокую значимость при всех формах активности, чем, по-видимому, и объясняется исчезновение лесных куниц при сведении древесной растительности. Выявлены небольшие различия в частотах реагирования куниц на следы кон- и гетероспецификов при разных формах активности. Они могут быть объяснены с точки зрения адаптивности реализуемого поведения, в частности, через управляющую функцию подобных сигналов (Наумов, 1970, 1977а, б; Мозговой, 2005 и др.). Значительных различий (в разы) в частотах восприятия следов лисиц, своих следов, следов куниц, деревьев, кустов и зарослей при разных функциональных формах активности не наблюдается (табл. 1). Существенные различия в выборе класса воспринятого объекта (следы зайцев-беляков, горностаев, копытных) скорее объясняются более

Таблица 1. Доля реакций лесных куниц на следы животных и человека при некоторых функциональных формах активности

Класс объектов реагирования	Доля реакций на следы, %%		
	кормопоисковая активность	переход	обход участка
Следы лисицы	6.1	5.5	6.5
Свежая лыжня, свежий след человека	4.0	2.1	3.5
Следы вытрапливаемой особи («свой след»)	3.7	2.7	2.7
Следы куниц	2.9	3.8	4.5
Следы мышевидных грызунов и запах, доносящийся из-под снега*	2.8	1.6	1.5
Старая лыжня, постоянно действующая тропа, дорога	2.1	2.0	2.7
Наброды сорок	1.4	1.6	2.5
Следы зайцев-беляков	0.8	0.2	3.5
Наброды мелких воробьиных птиц	0.6	0.9	0.5
Следы горностая	нет	нет	4.5
Следы копытных	нет	нет	2.8
Следы автотракторной техники и снегоходов	нет	0.1	нет
Выше перечисленные классы объектов, относящиеся к разновидности «следы», в сумме	24.4	20.5	32.4
Классы объектов, не относящиеся к разновидности «следы», из них:	75.6	79.5	67.6
- деревья	24.6	22.8	≈ 20.0
- отдельные кусты	15.2	11.9	< 10.0
- заросли кустов	11.7	8.9	< 8.0
Итого:	100.0	100.0	100.0

* – имеются ввиду следы мышевидных грызунов вне их локализации вблизи заметного растительного объекта; определяется по ответной поисковой реакции или покопке.

высокой встречаемостью следов в тех микростациях, по которым куницы обходят участки, чем избирательностью, как характеристикой особи. Но такие различия наблюдаются при генерации ответных реакций на воспринятые объекты.

Сам характер «ответного» реагирования куниц на следы кон- и гетероспецификов зависит от текущей функциональной формы активности (табл. 2). Вероятности проявления данной реакции на данный класс объектов, приведенные в долях единицы, рассчитаны на основании анализа 87 четырехсотметровых дистанций следов кормопоисковой активности. Исследовано 5 266 объектов, избирательное восприятие которых сопровождалось генерацией унитарных реакций. Основные 20 классов объектов, наиболее привлекательные для куниц при кормопоисковой активности, были представлены 5 162 объектами. В данном случае исследовались реакции, осуществление которых способствует выполнению какой-либо адаптивной цели особи, то есть унитарные реакции, хотя по следам можно различить и их составляющие – элементарные двигательные реакции. Каталог разновидностей унитарных и элементарных реакций лесных куниц опубликован (Владимирова, 2012б).

Таблица 2. Разновидности «ответных» реакций лесной куницы при восприятии следов животных и человека

Класс объектов реагирования	Разновидности реакций *		
	кормопоисковая активность	переход	обход участка
Следы лисицы	Подход к объекту (локомоция), 0.4; исследовательская реакция, 0.2; кормопоисковая, 0.1	Перемещение по следам лисиц, локомоция, уход на деревья	Локомоция, исследовательская, маркировка экскрементами
Свежая лыжня, свежий след человека	Пассивно-оборонительная, 0.3; локомоция, 0.2; ориентировочная, 0.1	Перемена аллюра, пассивно-оборонит., незавершенная попытка передвиг.	Пассивно-оборонительная, оборонит. р-ция с верхней ориентировкой, уход на деревья
Свой след	Ход по следу, 0.7; перемена аллюра, 0.1; локомоция 0.1	Ход по своему следу, локомоция, ориентировка	Ход по своему следу, локомоция, исследовательская
Следы куниц	Локомоция, 0.5; кормо-поисковая, 0.1; перемещение по следам 0.1	Перемещение по следам куниц, локомоция, исследовательская	Локомоция, исследовательская, маркировка экскрементами
Следы и запах мышевидных грызунов	Кормопоисковая, 0.7; перемещение по следам, 0.1; локомоция 0.1	Локомоция, кормопоисковая, перемещ. по следам	Кормопоисковая, перемещение по следам, локомоция
Старая лыжня, постоянные тропы, дороги	Локомоция, 0.3; ориентировочная, 0.2; пассивно-оборонительная, 0.1	Перемена аллюра, локомоция, отсутствие реакции	Локомоция, ориентировочная, перемена аллюра
Наброды сорок	Кормопоисковая, 0.7; локомоция, 0.2; исследовательская 0.1	Кормопоисковая, локомоция, исследов.	Кормопоисковая, локомоция, исследов.
Следы зайцев-беляков	Исследовательская, 0.4; кормопоисковая, 0.2; локомоция, 0.1	Отсутствие реакции, локомоция, ход по следам	Исследовательская, кормопоисковая, локомоция
Наброды мелких воробьиных птиц	Кормопоисковая, 0.4; охотничья реакция на птиц, 0.3; локомот., 0.1	Отсутствие реакции, кормопоис-ковая, охотничья	Кормопоисковая, охотничья реакция на птиц, локомоция
Следы горностая	Локомоция (единично)	Отсутствие р-ции, локомоция, ход по следам	Локомоция, исслед., ход по следам
Следы копытных	Локомоция (единично)	Отсутствие р-ции, ход по след., локомоция	Ход по следам, исследоват. (единично)
Следы авто-тракторной техники и снегоходов	Пассивно-оборонительная, 0.7; без реакции, 0.2; незавершенная попытка передвижения, 0.1	Перемена аллюра, незавершенная попытка передвиг., отсутствие реакции	Пассивно-оборонительная, незавершенная попытка передвижения (единично)

* в основном, приведено по три разновидности поведенческих реакций, наиболее типичных для данной функциональной формы активности. Для кормопоисковой активности приведены вероятности данной реакции на указанный класс объектов (в долях единицы, с точностью до 0.1).

Феномен влияния цели на взаимодействие животных со средой подтверждает представления о ведущем значении эндогенных причин активности и относительности схемы «стимул → реакция». Общий смысл наблюдаемого по следам поведения – использование объекта, выбранного из объектов, попавших в сферу внимания особи, в соответствии с целевой функцией поведения (Розенблют и др., 1983). Идея бихевиористов понимается в современном смысле (Kimble, 1994), объединяющем представления необихевиористов, гештальтпсихологов, этологов и когнитивистов (Stadler, Franch, 1998), что выражается введением промежуточных переменных в пару «стимул → реакция» (Dennett, 1983). Сюда относятся: 1) изначальная активность особи, что находит выражение в наличии целей, дифференцирующих формы активности – идея необихевиористов (Tolmen, 1932; Hall, Schaller, 1964); 2) врожденные ограничения восприятия и реагирования, учитываемые через видоспецифические классы объектов («врожденные гештальты») – идеи гештальтпсихологов (Koffka, 1939; Downer, 1988); 3) видоспецифический набор стереотипных элементарных реакций – идеи этологов (Lorenz, 1950; Tinbergen, 1963; Hickman et al., 2001); 4) память, определяющая «глубину ситуации» (Цетлин, 1969), а также научение, осуществляемое на её основе – идеи когнитивистов (Allen, Bekoff, 1997; Griffin, 2001).

Память о состояниях среды и проявленном «ответном» поведении, текущее физиологическое состояние организма, а также комплексный анализ информации, периодически осуществляемый адаптирующейся особью, формируют у нее установку – состояние, предшествующее деятельности, создающее предрасположенность к определенным содержаниям восприятия и стереотипным формам поведения (Узнадзе, 2004). В экологии лесной куницы есть смысл различать: 1) установку на ассимилирующее взаимодействие, которая сопровождается избирательным восприятием объектов определенных классов и генерацией реакций, направленных на использование вещества, энергии и информации внешней среды, в соответствии с актуальной целью особи; 2) защитную установку, изолирующую особь от внешней среды, которая сопровождается сужением восприятия и генерацией собственно защитных реакций.

Первая (ассимилирующая) установка подразделяется на два подвида: 1) установка на консуматорное (потребительское) взаимодействие, или, иными словами, установка особи на непосредственное использование материальных ресурсов среды; 2) установка на информационное взаимодействие со средой (то есть установка особи на получение сведений о необходимых ресурсах). Можно видеть, что у лесной куницы максимальная консуматорная установка наблюдается при кормопоисковом поведении, защитная – при переходах и обходах, а информационная – при обходах. Подводя итог, можно сказать, что реакции куниц на следы жизнедеятельности кон- и гетероспецификов определяются, главным образом, тремя

факторами: а) функциональной формой активности, реализуемой в момент контакта со следами других животных; б) текущей психологической установкой, разновидности которой могут коррелировать с функциональными формами активности; в) плотностью и сохранностью следов животных и человека в местах обитания куниц (Михеев, 2009).

Литература

- Бонгард М.М., Лосев И.С., Смирнов М.С. 1975. Проект модели организации поведения – «животное» // Моделирование обучения и поведения. М.: Наука. С. 152-171.
- Владиминова Э.Д. 2012а. Особенности использования местообитаний млекопитающими-родентофагами в Рождественской пойме р. Волга // Вестн. Удмурт. ун-та. Вып. 4. С. 52-63.
- Владиминова Э.Д. 2012б. Стереотип поведения лесной куницы (*Martes martes*): методика получения унифицированных данных // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. М.: ИИСИ. № 7 (42). Июль. С. 31-35.
- Владиминова Э.Д. 2013. Модель информационного взаимодействия млекопитающих со средой обитания на примере лесной куницы *Martes martes* (по материалам зимних троплений) // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. М.: ИИСИ. № 1 (55). Январь. С. 17-22.
- Владиминова Э.Д., Мозговой Д.П. 2006. Влияние следов жизнедеятельности лисицы обыкновенной на зимнюю экологию некоторых куниц // Вестн. Самар. ун-та. Естеств. выпуск. Самара: Самарский ун-т. № 6 (46). С. 220-234.
- Гороховская Е.А. 2001. Этология: Рождение научной дисциплины. СПб.: Алетейя. 224 с.
- Гусев А.Н. 2007. Общая психология / Под ред. Б.С. Братуся. В 7 т. Т. 2. Ощущение и восприятие. М.: Академия. 416 с.
- Корьтин С.А. 1986. Повадки диких зверей. М.: Агропромизд. 1986. 319 с.
- Мельников Г.П. 1978. Системология и языковые аспекты кибернетики. М.: Советское радио. 368 с.
- Михеев А.В. 2009. Информационное поле лесной куницы (*Martes martes* L.) в снежный период года в условиях степных лесов Украины // Поволжский экологич. журн. № 3. С. 228-237.
- Мозговой Д.П. 2005. Информационно-знаковые поля млекопитающих: теория и практика полевых исследований. Дисс. в форме науч. докл. ... докт. биол. наук. Тольятти. 49 с.
- Наумов Н.П. 1970. Проблемы пространственной ориентации // Пространственная ориентация животных / Под ред. Н.П. Наумова. М.: Изд-во МГУ. С. 3-12.
- Наумов Н.П. 1977а. Структура и саморегуляция биологических макросистем // Биологическая кибернетика. М.: Высш. школа. С. 336-398.
- Наумов Н.П. 1977б. Популяционная экология (очерк проблем и задач). Предисловие // Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 16-20.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсянникова Н.Г., Попов С.В., Смирин В.М. 1981. Сигнальное поведение песца на острове Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности // Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. С. 31-75.
- Новиков Г.А. 1976. Исторические и логические связи этологии с экологией // Бюлл. МОИП. Отд. биол., Т. 81. Вып. 1. С. 5-14.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П. 2003. Сигнальные поля млекопитающих // Известия Самарского НЦ РАН. Спец. вып. «Проблемы современной экологии». Самара. Вып. 2. С. 317-325.

- Розенблют А., Винер Н., Бигелоу Дж. 1983. Поведение, целенаправленность и телеология // Винер Н. Кибернетика, или управление и связь в животном и машине. М.: Наука. С. 297-307.
- Соколов В.Е., Кузнецов Г.В. 1978. Суточные ритмы активности млекопитающих. Цитологические и экологические аспекты. М.: Наука. 364 с.
- Соколов В.Е., Рожнов В.В. 1979. Территориальность, агрессивность и маркировка у куных (*Mustelidae*) // Млекопитающие. Исследования по фауне Советского Союза. М.: Моск. ун-т. С. 163-214.
- Узнадзе Д.Н. 2004. Общая психология. М.: Смысл. 417 с.
- Фабри К.Э. 1978. О зоопсихологическом, этологическом и сравнительно-психологическом подходах к изучению поведения животных // Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии. Под ред. К.Э. Фабри. М.: Изд-во МГУ. С. 3-8.
- Цетлин М.Л. 1969. Исследования по теории автоматов и моделированию биологических систем. М.: Наука. 316 с.
- Allen C., Bekoff M. 1997. *Species of Mind*. MIT Press: Cambridge. 276 p.
- Dennett D.C. 1983. Intentional systems in cognitive ethology: The «panglossian paradigm» defanged // *Behavioural and Brain Sciences*. № 6. Pp. 343-390.
- Downer J. 1988. *Supersense-Perception in the Animal World*. BBC Books: London. 473 p.
- Estes J.A., Terborgh J., Brashares J.S., Power M.E., Berger J., Bond W. 2011. Trophic Downgrading of Planet Earth // *Science*. V. 333. №. 6040. 15 July. P. 301-306.
- Griffin D.R. 2001. *Animal Minds*. Univ. of Chicago Press: Chicago. 475 p.
- Griffin J.N., Haye K.L., Hawkins S.J., Thompson R.C., Jenkins S.R. 2008. Predator diversity and ecosystem functioning: density modifies the effect of resource partitioning // *Ecology*. V. 89. Is. 2. P. 298-305.
- Hall K., Schaller G. 1964. Tool – using behavior of the California sea otter // *J. of Mammalia*. V. 45. P. 287-298.
- Hickman C., Roberts L., Larson A. 2001. *Integrated Principles of Zoology*. MacGraw-Hill: New York. 548 p.
- Jordán F., Livi C.M., Lecca P. 2011. Structural and Dynamical Heterogeneity in Ecological Networks // *Systemic Approaches in Bioinformatics and Computational Systems Biology: Recent Advances*. Toronto: ABBE Book Series. P. 141-162.
- Kimble G.A. 1994. A new formula for behaviorism // *Psychological Review*. V. 101. Is. 2. P. 254-158.
- Koffka K. 1935. *Principles of Gestalt Psychology*. Harcourt Brace. N. Y. P. 106-176.
- Sebeok T.A., 2001. Biosemiotics: Its Roots, Proliferation, and Prospects // *Semiotica*. № 134 (1/4). P. 61-78.
- Stablder M.A., French P.A. 1998. *Handbook in Implicit Learning*. Sage Publication: Thousand Oaks. 361 p.
- Tinbergen N., 1963. On Aims and Methods of Ethology // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. Bd. 20. P. 410-433.
- Tolman E.C. 1932. *Purposive behavior in animals and man*. N.Y., L.: The Century Co, 1932. P. 3-26.
- Vladimirova E.J. 2009. Sign Activity of Mammals as Means of Ecological Adaptation // *Sign Systems Studies*. Tartu: Tartu Univ. Press. N. 37 (3/4). P. 614-636.
- Vladimirova E.J. 2011. Specific Functional Forms of Behavior in Pine Martens (*Martes martes*) (based on snow tracking data) // *Russian J. of Theriology*. №. 2. P. 47-58.

СИГНАЛЬНЫЕ ДЕРЕВЬЯ КАК СОСТАВНАЯ ЧАСТЬ ИНФОРМАЦИОННЫХ ПОЛЕЙ ДИКОГО КАБАНА В УКРАИНЕ

А.М. Волох

Таврический государственный агротехнологический университет,

г. Мелитополь, Украина

volokh50@ukr.net

Все животные хорошо ориентируются в пространстве, используя для этой цели, а также для коммуникации заметные предметы, акустические сигналы и различные территориальные метки. Особенного развития в этом смысле достигли млекопитающие, которые активно преобразуют места своего обитания путём создания троп, системы жилищ, временных убежищ, а также особых знаков. Таким образом, они формируют биологическое сигнальное или информационное поле, которое Н.П. Наумов (1973, 1977) определял, как совокупность специфических и неспецифических изменений среды организмами. Оно обладает системной организацией и служит основой регуляции пространственной структуры популяции, а также объединения зверей в группы, их расселения, миграции и др. Бесспорно, что биологические сигнальные поля играют важную роль в поддержании целостности ареалов, а также динамики численности животных (Наумов, 1967). Их инфраструктура особенно заметна у дикого кабана и представляет собой совокупность троп, лёжек, гнёзд, купалок и чесалок (Данилкин, 2002). Для этого зверя характерен как интенсивный, так и экстенсивный тип использования территории, которая представляет собой центр активности или «дом», а также трофическую и переходную зоны (Лозан М., Лозан А., 1981). Учитывая большое разнообразие биотопов, а также экологических условий в местах обитания дикого кабана, мы попытались выяснить значение различных пород деревьев, которые он использует в качестве опорных знаков на территории Украины.

Материал и методы. Материалы для этой статьи собирались нами в 1976–2011 гг. на участках обитания дикого кабана, расположенных в Прикарпатье (Черновицкая обл.), Полесье (Волынская, Черниговская и Сумская обл.), Лесостепи (Кировоградская, Полтавская, Черкасская и Хмельницкая обл.), в горно-лесном Крыму, а также в различных областях Степной зоны – от Одесской (на западе) до Луганской (на востоке). Все эти места существенно различаются по экологическим условиям. В большинстве районов основными биотопами кабана являются смешанные леса с доминированием: в Прикарпатье – бука и ели, в Крыму – бука, дуба, сосны и можжевельника, в Полесье – дуба и сосны, в Лесостепи – граба и сосны, в Степной зоне, в связи с искусственным происхождением многих лесонасаждений, – большого количества лиственных пород (акация, амор-

фа, вяз, дуб, жимолость, скумпия) и сосны. Везде в Украине, за исключением Крымских гор и Карпат, излюбленными местами пребывания зверей остаются такие интразональные ландшафты, как: болота, тростниковые займища и облесённые территории речных пойм – плавни. Кроме того, кабаны охотно поселяются на плантациях сельскохозяйственных культур, отдавая предпочтение кукурузе и сорго (Volokh, 2008).

В процессе многолетних исследований было обнаружено 1012 деревьев восьми пород, на которых имелись следы чесания кабанов, нанесения секрета различных кожных и слюнных желез, а также зарубки от клыков секачей.

В большинстве случаев исследования проводились во время нерегулярных экспедиций и поездок, а в Запорожской и Херсонской областях – на стационарах, расположенных в искусственных лесах, на морских косах и в пойме Днепра. В отдельные годы наблюдения проводились с борта вертолётов МИ-2, МИ-6 и самолёта АН-2, что позволило охватить большую площадь. Весьма ценную информацию по затронутой теме удалось собрать во время проведения охотустроительных работ в различных природных зонах страны.

Результаты и обсуждение. Дикий кабан, который в наше время обитает на территории Нового и Старого Света, а также в Австралии и Океании, оставляет большое количество различных меток, что позволяет ему хорошо ориентироваться в самых разнообразных биотопах. Например, на Дальнем Востоке России, откуда в Украину было завезено довольно много животных, кабан отдаёт предпочтение дубово-широколиственным, смешанным кедрово-елово-лиственным лесам и при этом периодически меняет основные места обитания (Бромлей, Кучеренко, 1983). Последнее связано с нерегулярностью урожаев семян наиболее важных лесных культур, с региональными различиями снежного покрова, а также с влиянием на его популяции такого серьёзного хищника, как тигр. В Ленинградской, Новгородской и Псковской областях России из большого количества встреч и регистрации следов деятельности кабана ($n = 1390$) 39.2% приходилось на леса и кустарники, довольно много (34.4%) – на поля, которые являются наиболее важными кормовыми биотопами зверя в зоне тайги. В меньшей степени они посещали болота – 13.6%, берега водоёмов – 13.4%, а также луга и вырубки – 12.8%. В этом регионе наибольшую привязанность к лесным угольям кабаны проявляли зимой, где их встречаемость может превышать 63% (Русаков, Тимофеева, 1984). Интересно, что в тайге эти звери предпочитают ельники и смешанные леса с примесью ели, на окраинах которых они устраивают лёжки и часто кормятся. В Украине подобное распределение характерно для Карпат, где в еловых лесах Черновицкой области было учтено 54.9% особей (Ткачук, 2002). В странах Западной Европы основными местами обитания кабана также являются

леса, а потом уже кустарники, водно-болотные угодья и заросли травы (Spitz, Pépin, 1985; Генов, 1987). Конечно же везде этот зверь интенсивно использует агроценозы, которые сейчас в культурном ландшафте имеют важное кормовое значение. Однако кабан может существовать и без них – лишь за счет поедания диких растений и животных, что наблюдается во многих местах его ареала (Слудский, 1956; Козло, 1975; Царёв, 2000).

По обобщённым данным, в степной зоне Украины для отдыха кабаны наиболее часто используют лесные (57.0%) и водно-болотные угодья (30.4%). Причем, учитывая значительную трансформацию природных биотопов, они имеют определённые местные особенности. Например, в большей части региона лесные биотопы представляют собой небольшие (10–1000 га) лиственные леса с незначительным вкраплением сосны, которые отдалены друг от друга на 50–100 км и занимают всего 2.6% Степной зоны. Все они отличаются очень высоким разнообразием древесно-кустарниковых растений, большой концентрацией естественных кормов и существенными защитными свойствами среди полевых просторов.

В Степной зоне среди 413 помеченных кабанями деревьев доминировали сосны обыкновенная и крымская – 409 (99.2%), очень редко встречались: можжевельник виргинский – 2 (0.4%), дуб черешчатый – 1 (0.2%) и акация белая 1 (0.2%). Очевидно, сигнальные деревья играют важную, но не основополагающую роль в формировании сигнального поля у дикого кабана. В частности, на Бердянской и Обиточной косах (Азовское море), где в 70-годах XX в. для создания древесно-кустарниковых насаждений использовались преимущественно лиственные породы (лох, акация, вяз, тополь, тамариск) и очень редко туя из хвойных, нами не было обнаружено ни одного маркированного кабанями дерева. Это же наблюдалось и в Присивашье, где лесные насаждения представляют собой чахлые полезащитные лесополосы, во многих местах вырубленные местным населением. Здесь кабаны обитают преимущественно в тростниковых крепях, где в качестве маркеров используют многолетние, хорошо заметные, тропы (рис. 1). В некоторых местах они оставляют метки на бетонных опорах линий электропередач. Это было обнаружено нами в октябре 1986 г. в Джанкойском и Нижнегорском районах АР Крым и нигде больше в стране не встречалось. Бетонные опоры носили лишь следы обтирания головы и тела – никаких попыток нанесения зарубок клыками секачей выявить не удалось. Интересно, что в Прибалхашье, где кабаны также обитают преимущественно в тугайных и тростниковых зарослях, основными компонентами их информационных полей также являются многолетние тропы. В этих местах звери, спасаясь от гнуса, часто трутся об одиноко стоящие деревья туранги (*Populus pruinosa*), а также об углы различных брошенных построек из самана. Подобные чесалки могут также стать источниками заражения кабанов различными инфекциями и паразитами (Слудский, 1956).

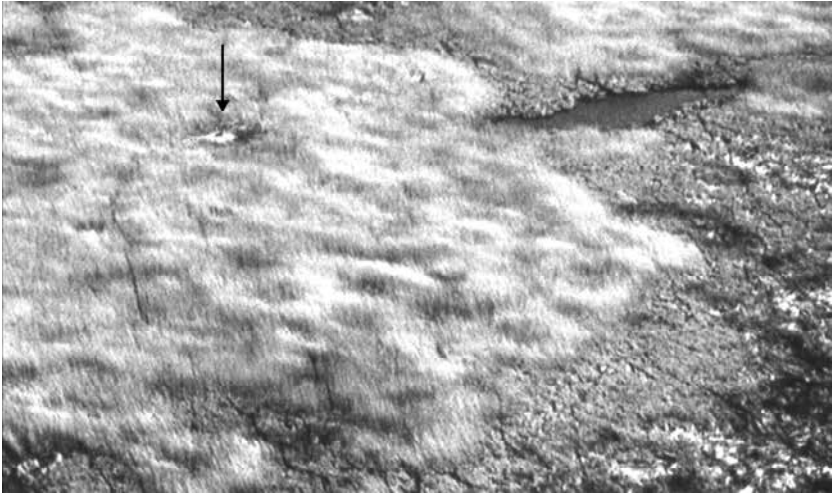


Рис. 1. Гнездо и тропы зверей в плавнях оз. Сиваш (Джанкойский р-н, АР Крым): 27.04.1998 г. (стрелкой обозначена свинья с поросятами). © Фото: А. Волох.

Тропление показало, что, несмотря на ночную активность, кабаны хорошо ориентируются на местности. Во время поиска кормов они способны ежедневно отдаляться от лесных массивов на 1–3 км. В Степной зоне раненные звери, спасаясь от преследования охотников, безошибочно находили путь к труднодоступным для человека тростниковым массивам, расположенным на расстоянии 5–7 км от мест охоты. При этом передвижение кабанов никогда не было прямолинейным, а имело вид ломаной линии, которая как бы соединяла незаметные для исследователя точки между собой. Следует отметить, что в местах изменения направлений движения в слабооблесённом и лишённом хвойных насаждений ландшафте нам ни разу не приходилось видеть маркированных кабанов деревьев. Поскольку в указанных случаях звери передвигались по местности, где кабаньи тропы отсутствовали, очевидно, в таких местах их информационное поле было представлено преимущественно визуальными или ольфакторными ориентирами. В таких местах хорошее обоняние позволяет дикому кабану различать запахи, оставленные непосредственно им или его сородичами довольно давно. Например, при троплении секача (рис. 2), который кормился утерянными початками кукурузы, мы констатировали, что он ни разу не ошибся в поисках корма, опуская своё рыло в довольно глубокий снег.

Следует заметить, что относительно структуры сигнальных биологических полей кабаны обладают поразительной генетической памятью, которая позволяет им довольно сложным путём преодолевать открытые пространства. При ретроспективном исследовании выяснилось, что та-

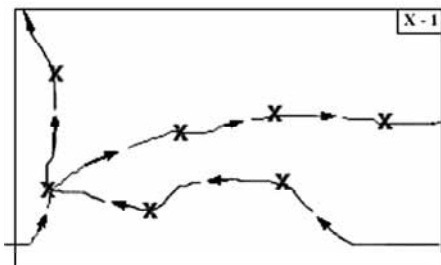


Рис. 2. Схема места кормёжки (1) секача на заснеженном кукурузном поле при глубине снега ~ 30 см (Мелитопольский р-н, Запорожская обл.): 03.12.1986 г.

культурой. Причём у нас сложилось впечатление, что кабаны, обитающие в заболоченных ольсах, располагающихся в различных депрессиях и в поймах рек (Рось, Сула, Псёл, Ворскла), для нанесения маркирующих меток специально посещали лесные кварталы, где изредка встречаются сосны.

В Полесье ($n = 141$) из деревьев, которые имели следы мечения кабанов, наиболее многочисленной была сосна обыкновенная – 131 (92.9%), а потом уже: ель европейская – 7 (4.9%), груша лесная – 2 (1.5 %) и ольха клейкая – 1 (0.7%). Интересно, что, будучи спугнутыми гулом вертолёта, днём одни животные сразу же убегали по тропам, обозначенным мечеными ранее деревьями. Другие сначала бежали широким фронтом, хотя потом перестраивались в колонну и поступали так же, как и предыдущие звери. Причём, в первом случае кабаны ($n = 11$) относились к одному выводку, которым руководила взрослая самка (рис. 3), а во втором – это был сложный гурт животных ($n = 19$) из разных выводков.

В Прикарпатье ($n = 284$) в сложной структуре биологических сигнальных полей дикого кабана важное место принадлежит ели европейской и пихте белой ($n = 279$), на которые пришлось 98.2% от всех маркированных животными деревьев. Всего 3 случая (1.1%) здесь относилось к черешне обыкновенной и 2 (0.7%) – к дубу красному. Несмотря на доминирование в регионе бука, за что Черновицкую область называют «Буковиной», звери ни разу не использовали его в качестве маркера. Преимущественное использование кабанов в качестве опорных деревьев ели и сосны было также отмечено на Северо-Западе России (Русаков, Тимофеева, 1984), где, в отличие от Прикарпатья, эти породы доминируют на значительном пространстве.

В горно-лесном Крыму ($n = 91$) указанные звери чаще всего маркировали сосну крымскую – 48 (52.6%), можжевельники высокий и вонючий – 39 (42.2%) и очень редко – дуб пушистый 4 (5.2%). Интересно, что здесь, в местах обитания благородного оленя и дикого кабана, нами не было зафиксировано совместного мечения ими единого дерева или какого-либо иного предмета.

ким образом они пересекают территории, которые были в недалёком прошлом покрыты лесом (Майнхардт, 1983). Иными словами, эти звери придерживаются древних переходов, несмотря на отсутствие видимых нам ориентиров.

В Лесостепи все выявленные нами чесальные деревья ($n = 83$) относились к сосне обыкновенной, которая здесь во многих местах является доминирующей



Рис. 3. Кабаны в охотничьем хозяйстве «Краснянка» (Козелецкий р-н, Черниговская обл.): 03.02.2009 г. (стрелкой обозначено чесальное дерево). © Фото: О. Чмырёв.

Во всех местах исследований, невзирая на различия в условиях обитания, наиболее толстые сосны или ели со следами частых повреждений кабаном являлись важными центрами их биологических сигнальных полей (рис. 4). Обычно эти деревья звери используют много лет подряд. Поэтому на них можно найти: шерстинки кабанов, застрявших между древесными волокнами; остатки грязи; зарубки секачей, которые они делают клыками и по высоте расположения которых можно судить о размерах их тела; следы слюны и другие биологические следы. Некоторые сосны в Приазовье и Крыму, а также ели в Прикарпатье были погрызены и стёрты животными настолько, что их толщина уменьшилась почти на четверть. На периферии участков обитания, где плотность населения кабанов обычно незначительная, сигнальные деревья посещаются зверями реже. Тем не менее, даже одиночные звери не упускают возможности отклониться от своего основного маршрута для нанесения на деревьях зарубок или ольфакторных меток.

Вероятно, толщина сигнальных деревьев для диких кабанов не особенно важна, поскольку нам встречались такие, которых они метили от молодого до приспевающего возраста. Правда, очень тонкие стволы (< 7 см) для указанной цели звери не использовали ни разу.

В местах обитания дикого кабана особое место принадлежит купальням, без которых жизнь представителей этого вида существенно усложня-



Рис. 4. Сигнальное дерево дикого кабана (охотничье хозяйство Изяславской районной организации УООР, Хмельницкая обл.): 06.02.2004 г. © Фото: А. Волох.

ется. В угодьях, где зверей мало беспокоят, они их устривают даже на лесных дорогах или вблизи них (рис. 5). Купалки, кроме гигиенического и санитарного значения, являются также важными информационными узелками в сложном кружеве сигнального биологического поля. Вода и грунт вокруг них долго сохраняют запахи, которые, как и маркированные деревья, также сигнализируют о возрасте, размерах животных, их физиологическом состоянии и других, наверняка неизвестных исследователям, особенностях.

В Степной и Лесостепной зонах, где довольно часто бывают засухи, кабаны охотно используют для устройства купалок места возле водоемов или непосредственно в них. Иногда для этой цели ночью звери



Рис. 5. Купалка дикого кабана у лесной дороги (Сторожинецкий р-н, Черновицкая обл.): 18.05.2011 г. © Фото: А. Волох.

выходят из основных мест обитания на прилегающие луга (рр. Днестр, Дунай, Южный Буг) и после активной кормёжки нежатся в купалках до утра.

При провоцировании зверей путём нанесения на стволы деревьев различных лиственных пород мазута, солярки, а также других сильно пахнущих веществ, кабаны охотно использовали их в качестве сигнальных маркеров (рис. 6). Однако при этом они не оставляли без внимания прежние ориентиры. Очевидно, в ночное время вертикально стоящие деревья, которые имеют сильный запах, являются наиболее удобными местами для маркировки. Звери также любят вытираться о грунт, испачканный нефтепродуктами, но однозначно утверждать делают ли они это с гигиенической целью или для маркирования индивидуального участка – затруднительно.

Эту привычку кабанов используют браконьеры, которые легко привлекают их в определённые места с целью увеличения концентрации зверей, а потом – и добычи. При этом животные, вероятнее всего, никогда не ощущавшие запаха солярового, дизельного масла или мазута, находят ямки с ними среди обширных тростниковых займищ или значительных лесных массивов в течение 1-3 ночей.

В Германии кабаны, в качестве сигнальных деревьев, использовали также те, которые были покрыты различными сильно пахнущими веще-



Рис. 6. Купалка с мазутом и маркированные кабанами деревья в Дермано-Острожском национальном природном парке (Ровненская обл.), 19.08.2012 г. © Фото: А. Волох.

ствами для предупреждения потрав. Считается, что маркированные деревья позволяют разбежавшемуся стаду вновь быстро собраться вместе (Майнхардт, 1983).

Заключение. В Украине наиболее часто для создания информационных полей дикие кабаны используют хвойные деревья (98.8% и совсем редко – лиственные (1.2%). По породному составу на сосну приходилось 672 (66.4%), на ель и пихту – 286 (28.3%), на можжевельник – 41 (4.0%), на дуб – 7 (0.7%), на черешню – 3 (0.3%), на грушу – 2 (0.2%) и на акацию – 1 (0.1%) случаев. Доминирование хвойных пород среди маркированных кабанами деревьев было зарегистрировано во всех природных зонах Украины.

Литература

- Данилкин А.А. 2002. Свинье. (Млекопитающие России и сопредельных стран). М.: ГЕОС. 309 с.
- Бромлей Г.Ф., Кучеренко С.П. 1983. Копытные юга Дальнего Востока СССР. М.: Наука. 305 с.
- Козло П.Г. 1975. Дикий кабан. Минск: Ураджай. 224 с.
- Лозан М.Н., Лозан А.М. 1981. Пространственно-этологическая структура популяции дикого кабана в весенне-летний период // Экол. структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: С. 151-181.
- Майнхардт Х. 1983. Моя жизнь среди кабанов. М.: Лес. пром-ть. 128 с.
- Наумов Н.П. 1967. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных // Зоол. журн. Т. XVI. Вып. 10. С. 1470-1481.
- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биол. Т. 34. № 6. С. 808-817.
- Наумов Н.П. 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 93-110.
- Русаков О.С., Тимофеева Е.К. 1984. Кабан. Л.: Изд-во Ленинград. гос. ун-та. 206 с.
- Слудский А.А. 1956. Кабан (морфология, экология, хозяйственное и эпизоотологическое значение, промысел). Алма-Ата: Изд-во АН Казахской ССР. 220 с.
- Ткачук Ю. 2002. Біотопний розподіл дикого кабана на Буковині в осінньо-зимовий період та структура його угруповання // Вісн. Львів. нац. ун-ту. Серія біол. № 30. С. 93-97.
- Царёв С.А. 2000. Кабан: социальное и территориальное поведение (Охотничьи животные России). М.: Вып. 3. 113 с.
- Genov P. 1987. Food composition of the wild boar (*Sus scrofa attila* Thos.) in the Danubian plain // Экология. Свердловск. № 20. P. 47-57.
- Spitz F., Pépin D. 1985. Aspects demographiques de la stratégie adaptative du sanglier (*Sus scrofa*) // Trans. 17th Congr. Int., Union Game Biol. (Actes Colloq., biol. populat.). Brussels. Pt. 2. P. 953-959.
- Volokh A. 2008. Condition of the Wild Boar (*Sus scrofa*) in the Steppe Ukraine // Beiträge zur Jagd & Wild forschung. Bd. 33. GmbH. P. 313-323.

ГОРИЗОНТАЛЬНАЯ И ВЕРТИКАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ЭКОСИСТЕМ В ПОСЕЛЕНИЯХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ КАК БИОЛОГИЧЕСКОЕ СИГНАЛЬНОЕ ПОЛЕ

П.П. Дмитриев

*Московский государственный университет, биологический факультет,
г. Москва
ppd@pisem.net*

Распределение биологических объектов в пространстве – одна из актуальнейших проблем биологии. Н.П. Наумов уделял особое внимание пространственной структуре популяций, в частности, в широко известной статье о типах поселений грызунов (Наумов, 1951). Я постараюсь доказать, что современное распределение многих организмов в экосистемах в значительной мере связано с историческими особенностями распределения некоторых видов млекопитающих. Дело в том, что млекопитающие и, видимо, некоторые другие организмы, своей активной деятельностью оставляют в ландшафте своеобразное биологическое (в данном случае экологическое) сигнальное поле, которое служит ориентиром для вселения не только последующих поколений этих же видов, но и целых сообществ других видов.

Экологи часто ищут всевозможные корреляции между распределением видов организмов, и определенных экологических условий, к примеру, млекопитающих и птиц, млекопитающих и кустарников, хозяев и паразитов, вида организма и типа почв и т.д. Эти корреляции дают часто достоверные высокие показатели. Результаты бывают интересны, порой полезны, но не отвечают на главные вопросы экологии: что является механизмом их возникновения.

На сложнейшую неоднородность экосистем, их структурированность, вызванную не только известными лимитирующими факторами, но и деятельностью самой биоты, обратили внимание, прежде всего, ботаники. Е.М. Лавренко (1952), кстати, во многом опирающийся на работы А.Н. Формозова с учениками, назвал эти структуры “микромозаичностью” и “микроромплексностью”. Его примеру последовал в почвоведении В.М. Фридлянд (1965, 1972), развивающий представление о почвенном покрове.

Следуя этим классическим тенденциям, мы с Н.П. Гуричевой попытались разобраться в различных уровнях изменений экосистем и классифицировать возникающие структуры горизонтального покрова экосистем. Возник термин “зоофитохора”, обозначающий участок биогеоценоза в той или иной степени локализирующий деятельность животных (Гуричева, Дмитриев, 1977).

Деятельность млекопитающих проявляется в различных экосистемах по-разному. Наиболее яркие изменения известны для открытых ландшаф-

тов пустынь, степей, прерий, пампас и тундр, где развитие экосистем сдерживают жесткие лимитирующие факторы, такие как геологические, климатические и антропоические¹. Обычно они следующие: из геологических факторов – незначительное развитие коры выветривания и, следовательно, близкое залегание к поверхности коренных пород, каменистых, карбонатных и засоленных горизонтов. В значительной степени эти факторы определяют своеобразие почв: преобладание маломощных, засоленных, высококарбонатных, многоскелетных. Большинство из этих факторов препятствует проникновению в почву корневых систем растений и определяет специфическую физиономию растительности. Климат часто характеризуется резкой континентальностью, нерегулярным выпадением осадков, вымерзанием влаги зимой, интенсивным непродуктивным испарением. Он определяет преимущественное развитие сообществ ксерофитных растений и животных. Во многих ландшафтах действует исторически сложившийся мощный пресс пастбищного скотоводства, который усугубляет влияние естественных факторов.

В функционировании и развитии экосистем принимают участие все виды жизнедеятельности млекопитающих, но наиболее ярко проявляется их роющая деятельность. Разнообразные норы млекопитающих классифицируются по своим функциям – защитные, кормовые, гнездовые, зимовочные, полифункциональные (Кучерук, 1983); по масштабам работы, производимой млекопитающими, – диаметр, длина, глубина, объем ходов и камер, площадь поверхности, занятой норами (Дмитриев, 2006); по абсолютному и относительному возрасту (общее время использования нор; Ротшильд, 1957). Эти показатели напрямую связаны с характером динамики численности и активности видов-землероев. Именно рытье нор является чаще всего причиной возникновения комплексности экосистем.

Очень ярко проявляются комплексы после возникновения нанорельефа (Дмитриев, 2007). Его формирование на норах происходит не только путем выноса на поверхность грунта из нор, но также за счет денудации, ветровой и водной эрозии, а также за счет эолово-фитогенного осадкоаккумуляции. При наличии уплотненных (например, щебнем или цементирующим суглинком) поверхностных горизонтов формируются крупные бугры по типу мима-бугров (*mima-mounds*, известных для американских и африканских ландшафтов; Dalquest, Scheffer, 1942; Cox, 1984 и др.). Их выдающиеся размеры связаны с тем, что звери перемещают грунт под землей в горизонтальном направлении и выбрасывают на поверхность в одном локальном участке. Заметные размеры бутонов сурков и сусликовин также определяются горизонтальным перемещением грунта. Образование наряду с буграми западин в поселениях землероев приводит к резкому

¹ Вслед за Т.А. Работновым (1983) мы предпочитаем термин “антропоический” термину “антропогенный”.



Рис. 1. Пример положительного нанорельефа. Нора песка на о. Врангеля. Фото В. Зыкова.

изменению гидрологического и солевого режима и формированию заметного нанорельефа (рис. 1). Кроме того, рельеф может усложняться и приобретать серьезные размеры при интенсификации эолового осадконакопления (Залетаев, 1975; Храмцов и др., 1992), связанного с развитием на норах специфической растительности, задерживающей песок (крупнодерновинные злаки, кустарники). Зоо-фито-эоловые образования на норах могут свидетельствовать и о палеопоселениях животных вне границ их

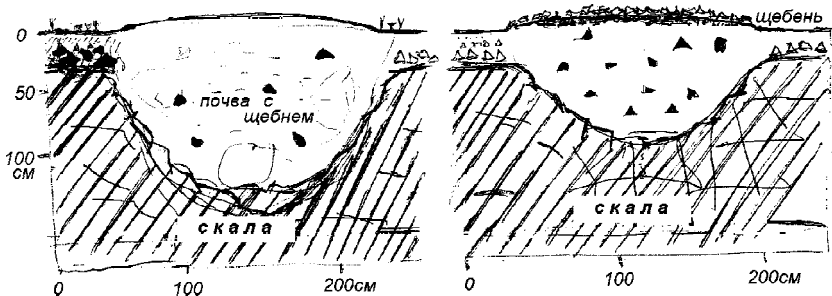


Рис. 2. Пример зоологического выветривания. Воронки в гранитах на норах полевки Брандта (*Lasiopodomys brandti* Radde). Слева – древняя нора без щебня на поверхности, справа – старая нора с менее глубокой воронкой, с мощным слоем щебня. Монголия, Баян-Обо Хэнтэйского аймака, 1990 год.

современного ареала (Дмитриев и др., 1982). Напротив, ветровая эрозия на норах может приводить к формированию отрицательного нанорельефа (воронки на норах песчанок). Можно говорить о вертикальной структуре экосистемы, определенной ярусности, простирающейся как вниз по почвенному профилю, так и вверх по ярусам растительного сообщества.

Однако и без формирования заметного нанорельефа в пределах нор часто происходят последовательные и четко направленные изменения во всех компонентах экосистем. Многие из них протекают очень медленно и имеют характер накопления количественных признаков. Как правило, можно выделить изменения, названные нами “толчковыми механизмами развития экосистем”. Это разрушение коренных пород в результате зоологического выветривания, углубление карбонатных горизонтов, нарушение щебнистых или цементирующих слоев, рассоление почв и т.д. (рис. 2). Суть толчковых механизмов состоит в том, что они запускают в действие целую систему факторов, воздействующих на экосистемы. На них, прежде всего, реагирует вселяющиеся растения: кустарники, полукустарники, крупнодерновинные, корневищные и корнеотпрысковые злаки, многообразные представители разнотравья. Эти растения образуют специфические группировки, как правило, более продуктивные, чем фоновые.

Специфические группировки растительности, вместе с другими факторами (разрыхленная почва выбросов из нор, аэрация, пронизывание почвы ходами нор и корнями растений и т.д.), служат созданию нового микроклимата в пределах нор и соответственно новые, более оптимальные режимы почвообразования и функционирования сообществ. Нами отмечалось значительное уменьшение диапазона колебаний суточных температур, особенно на поверхности почвы, уменьшение доли физического непродуктивного испарения, формирование гидрологических горизонтов с легкодоступной для растений влагой (Худяков и др., 2001). Таким образом, наряду с чисто зоологическим фактором вступает в действие и фитофактор. Вместе они могут приводить к существенным изменениям процесса почвообразования и развития сообществ растительности, почвенной микрофлоры, микро- и мезофауны.

По существу, в результате всех этих изменений в местах жизнедеятельности животных происходит раздвигание границ действия лимитирующих факторов. В пределах мест жизнедеятельности млекопитающих идут относительно самостоятельные процессы развития экосистемы. Они включают в себя самостоятельные процессы почвообразования. Мы рассматриваем почву нор как единицу почвенного покрова, зоопедон (Дмитриев, Худяков, 1989). По сути, это полипедон, представляющий собой совокупность педонов, находящихся на разных стадиях развития в зависимости от степени прямой и косвенной проработки почвы зверьками. Зоопедон видоспецифичен, имеет четкие границы, обычно маркируемые специфическими группировками растительности. Его пространственные очерта-



Рис. 3. Узловая зоофитохора. Вострещовая (*Leymus chinensis*) группировка растительности на зимовочной норе полевки Брандта. Южный Хангай. Фото И. Шауера.

ния соответствуют размерам и формам нор животных или мест локализации другой их деятельности. Как правило, выделяется центральная его часть, где когда-либо концентрировалась основная деятельность животных, и периферийная — переходная. Зоопедоны могут сливаться и образовывать сложный рисунок почвенного покрова. По вертикали развитие зоопедонов полностью связано с абсолютным и относительным возрастом нор, по степени развития они выстраиваются в определенные сукцессионные ряды. На последовательных стадиях этих рядов наблюдается общее увеличение мощности почвенного профиля, его усложнение и наращивание количественных показателей почвообразовательного процесса (Дмитриев, Худяков, 1989; Худяков и др., 2001).

Сообщества растений в пределах нор также претерпевает ряд циклических или необратимых изменений. Их состояние на данный момент развития определяется многими факторами: абсолютным и относительным возрастом норы и характером современной деятельности млекопитающих. По существу, мы имеем дело с различными стадиями как первичных, так и вторичных сукцессий. Стадии вторичной сукцессии показывают степень восстановления растительности после ее нарушения животными. Стадии первичной — свидетельствуют об этапах развития. Конечной стадией такого развития в пределах нор является характерный для данной природной зоны (зональный) и для данного типа зоологического воздействия (видоспецифический) эдафический климакс. Он сосуществует вместе с другим эдафическим климаксом, представленным фоновой ассоциацией растительности и почвой, не затронутой деятельностью зверей. Термин “эда-

фический климакс” (по Одуму, 1975) в данном случае нам кажется особенно приемлемым, так как развитие сообществ сопряжено и взаимосвязано с развитием материнской породы и зоопедонов.

Наличие на одной и той же территории двух или нескольких эдафических климаксов и определяет характерную комплексность биогеоценотического покрова. Комплексы складываются из фоновых биогеоценозов и зоофитохор (ЗФХ), включающих в себя специфические группировки растительности, зоопедон (Дмитриев, Худяков, 1989), определенное сообщество животных, своеобразный нанорельеф и наноклимат.

Соотношение фоновых биогеоценозов и ЗФХ может быть различным. В ряде случаев доля фоновых биогеоценозов снижается, они замещаются

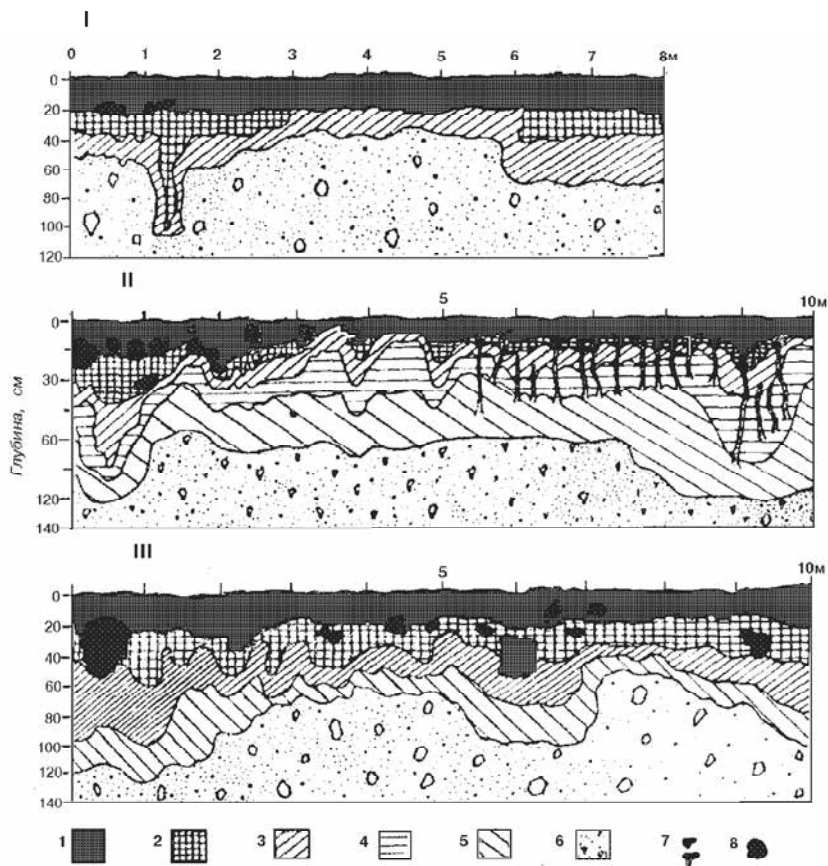


Рис. 4. Морфология светло-каштановой (I), каштановой (II) и темно-каштановой (III) почв. Углубление генетических горизонтов на норах землероев. Съемка О.И. Худякова. Генетические горизонты: 1-А, 2 – АВ, 3 – Вs, 4 – ВСs, 5 – Вск, 6 – Ск, 7 – пятна гумусового прокрашивания, 8 – ходы землероев. Съемка О.И. Худякова.

ЗФХ. Следовательно, развитие комплекса может приводить к его вторичному размыванию.

В этой комплексности существуют разные типы текстур. Они характеризуются не только формой и размерами узловых ЗФХ (структуры, непосредственно связанные со сложными норами животных, рис. 3), но и взаимным расположением, слиянием и взаимовлиянием узловых ЗФХ, что создает ЗФХ более высокого уровня – ЗФХ поселений животных, включая весьма сложные островные, сетчатые и каскадные ЗФХ поселений.

Следовательно, многие экосистемы открытых ландшафтов надо рассматривать как «зоокомплексы». В частности, растительный и почвенный покров многих экосистем представлен комплексами растительных сообществ и почв, развитие которых обусловлено жизнедеятельностью млекопитающих (рис. 4).

Если формирование ЗФХ инициируется деятельностью, как правило, одного так называемого ландшафтообразующего вида млекопитающего, то ее развитие связано с функционированием разных поколений как этого вида, так и сопутствующих видов животных-сожителей и растений. То есть зоофитохоры являются центрами формирования новых продвинутых в своем развитии экосистем.

В итоге можно констатировать, что зоофитохоры различного ранга, проявляющиеся в результате разнообразной деятельности млекопитающих, являются классическим биологическим сигнальным полем, в понимании Н.П. Наумова (1973, 1977), которое, с одной стороны, формирует сложную вертикальную и горизонтальную структуру экосистем, а, с другой стороны, определяет дальнейшую пространственную и эволюционную структуру популяций млекопитающих.

Литература

- Гуричева Н.П., Дмитриев П.П. 1977. К методике учета гетерогенных единств растительного покрова при комплексном картографировании // Пятое Всесоюз. совещ. по классификации растительности. Тез. докл. Новосибирск. С. 23-24.
- Гуричева Н.П., Дмитриев П.П. 1983. Взаимоотношения между растительным покровом и животными // Горная лесостепь Восточного Хангая. М.: Наука. С. 172-181.
- Дмитриев П.П. 2006. Млекопитающие в степных экосистемах Внутренней Азии. Тр. Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции. Т. 48. 2006. 222 с.
- Дмитриев П.П. 2007. Зоологическая геоморфология или геоэкология млекопитающих-норников // Геоморфология. № 2. С. 3-18.
- Дмитриев П.П., Гугалинская Л.А., Гуричева Н.П. 1982. Происхождение эоловых бугров с чием *Achnatherum splendence* Trin., Nevski в сухих степях Монголии и сурок *Marmota sibirica* Radde // Журн. общ. биологии. Т. 43. Вып. 5. С. 712-718.
- Дмитриев П.П., Гуричева Н.П. 1983. Основные формы пятнистости растительного покрова степей Восточного Хангая (МНР) в поселениях млекопитающих // Докл. АН СССР. Т. 271. 1. С. 250-254.

- Дмитриев П.П., Худяков О.И., Жаргалсайхан Л. 1990. Сукцессионные ряды темно-каштановых почв и степной растительности Монголии, связанные с жизнедеятельностью млекопитающих-землероев // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 95. Вып. 1. С. 3-15.
- Дмитриев П.П., Худяков О.И. 1989. Зоофактор как причина неоднородности почвенного покрова сухих степей Монголии // Докл. АН СССР. Т. 304. № 3. С. 757-762.
- Залетаев В.С. 1975. Возникновение рельефа «песчано-эфедровых гордков» в результате зоофитогенного и эолового процессов // Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. С. 113-114.
- Кучерук В.В. 1983. Норы млекопитающих, их строение, использование и типология // Фауна и экология грызунов. Матер. по грызунам. М.: Изд-во МГУ. Вып. 15. С. 5-54.
- Лавренко Е.М. 1952. Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова как результат жизнедеятельности животных и растений // Геоботаника. Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3. Вып. 8. С.40-70.
- Фридлянд В.М. 1965. О структуре (строении) почвенного покрова // Почвоведение. № 4. С. 15-28.
- Фридлянд В.М. 1972. Структура почвенного покрова. М.: Мысль. 423 с.
- Наумов Н.П. 1954. Типы поселений грызунов и их экологическое значение // Зоол. журн. Т. 33. № 2. С. 268-275.
- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значения для животных // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 6. С. 808-817.
- Наумов Н.П. 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 93-110.
- Одум Ю. 1975. Основы экология. М.: Мир. 740 с.
- Работнов Т.А. 1983. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ. 292 с.
- Ротшильд Е.В. 1962. Методы определения возраста колоний больших песчанок // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 67. Вып. 2. С. 82-86.
- Храмцов В.Н., Дмитриев П.П. 1995. Трансформация состава и горизонтальной структуры степных сообществ в Восточной Монголии под влиянием антропогенного воздействия и отражение ее на крупномасштабных картах // Геоботаническое картографирование 1993. СПб. С. 22-44.
- Храмцов В.Н., Дмитриев П.П., Худяков О.И., Лим В.Д., Баясгалан Д., Мандахбаяр Б. 1992. Эколого-ландшафтный подход к оценке антропогенной нарушенности степных экосистем Монголии // Экология и природопользование в Монголии. Пушино: С. 93-103.
- Худяков О.И., Дмитриев П.П., Маркелова Р.С., Керженцева В.В. 2001. Морфологические особенности темно-каштановых мучнисто-карбонатных почв Восточной Монголии // Почвоведение. № 8. С. 923-933.
- Сох G. M. 1984. Mounds of mystery // Natural history. V. 93. № 6. P. 35-46.
- Dalques W.W., Scheffer V.B. 1942. The origin of Mima-mounds of western Washington // J. Geol. V. 50. № 1. P. 69-84.

МАРКИРОВКА ЗАПАХАМИ ТЕРРИТОРИИ СЕМЬИ ПОЛЕВКИ БРАНДТА (*LASIOPODOMYS BRANDTI* RADDE)

П.П. Дмитриев

*Московский государственный университет, биологический факультет,
г. Москва
ppd@pisem.net*

Ольфакторная коммуникация, видимо, играет не менее заметную роль в социальной жизни полевки Брандта, чем звуковая сигнализация. У зверьков этого вида полевок функционируют два типа специфических кожных железы: анальные и подошвенные (Скурат, 1972), следовательно, важное место в мечении должна занимать моча и экскременты. Специфические кожные железы век, углов рта, анальные у полевки Брандта имеют типичное для всех серых полевок строение: они образованы разросшимися салными альвеолярными железами, секретирующими по голокриновому типу. Потовые подошвенные железы развиты слабо и по своей морфологии аналогичны таковым других видов серых полевок – это неразветвленные трубчатые эккриновые железы. Гистохимические показатели активности кожных желез полевки Брандта показывают слабо выраженный половой диморфизм (Соколов и др., 1994; Джемухадзе, Киладзе, 2012).

Особое значение мочи в формировании социальной и репродуктивной системы полевок сейчас вполне доказано (Liang, Shi, 2006, 2007). При содержании в неволе показано, что запах мочи полевок Брандта может вызывать физиологические изменения в созревании зверьков. Моча самок, как в эструсе, так и вне его, а также моча неразмножающихся самцов не влияют на созревание молодых. Напротив, созревание молодых самок убыстряется, а молодых самцов задерживается при экспозиции мочи взрослых размножающихся самцов. Показаны значительные различия в химическом составе мочи у размножающихся и неразмножающихся самцов: из 50 компонентов мочи целый ряд (пропаноиксовая кислота, 2,5-диметилпипразин, диметидисульфит, 1-Октен, 1-гексанол, гексаноловая кислота и р-ксилен) был выявлен только у размножающихся самцов (Liang, Shi, 2007).

Мечение территории в природе полевками до недавнего времени не обнаруживали. Нами отмечено мечение только в 3 случаях, в двух поселениях в 1982 г. (начало сентября) и в одном – в 1984 г. (конец августа; Дмитриев, 1988) при явно выраженных вспышках численности грызуна. В настоящем сообщении мы приводим дополнительные примеры такого мечения и демонстрируем подробные схемы расположения пунктов мечения. Пункты мечения представляли собой засыпанные входные отверстия зимовочных, защитных и летних гнездовых нор и выглядели как небольшие углубления на поверхности почвы с обильными экскрементами. В центральных частях зимовочных нор доля таких меченых нор не превышала

12%, дальше от центра пунктов мечения становилось больше. А концентрировались они на расстоянии 7–12 м от центра колонии, где уже более половины входных отверстий были засыпаны. Линия, проведенная по этим периферийным пунктам мечения, представляла собой относительно правильную окружность или овал с зимовочной норой в центре (рисунок). По этой линии совсем не встречаются открытые входы нор. К пунктам мечения подходят натоптанные тропинки зверьков, как из центральной колонии, так и из соседних. Иногда (15% случаев) линии меток окружают две зимовочные норы, еще реже (3%) – три, расположенных близко друг от друга. При этом колонии, расположенные ближе к центру, выглядят более разработанными. Средние размеры “охраняемых” пахучими метками участков составляли 300 м². Весьма характерно, что мечение территории отмечено только в период высокой численности полевок, приближающейся к максимальной (плотность распределения зимовочных нор 80 на 1 га, плотность популяции – около 600 зверьков на 1 га). На эту фазу динамики численности приходится, по данным мечения полевок, наибольшая оседлость зверьков. В периоды “мышинной напасти” (около 150 колоний и 2 тыс. зверьков на 1 га) такой тип мечения территории зверьками прекращается. Не обнаруживали признаков мечения при низкой численности полевок, а также при ее локальных подъемах в стадиях переживания.

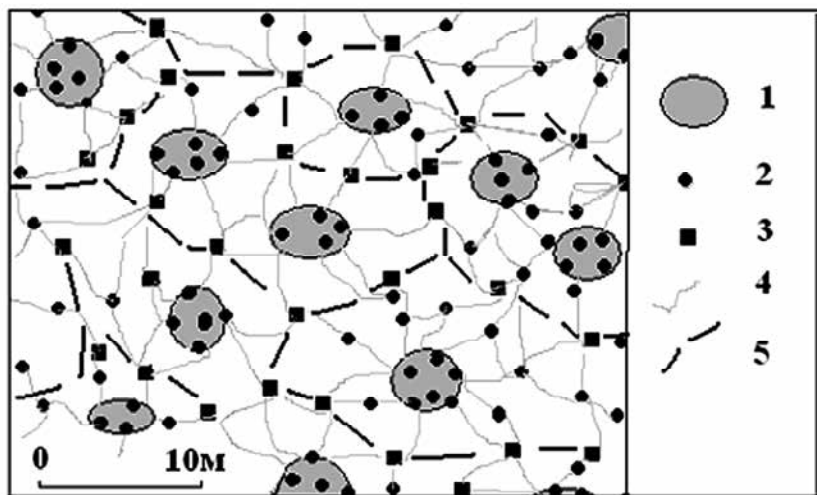


Рисунок. Расположение пунктов мечения территории зимовочных групп полевки Брандта *Lasiopodomys brandti*. Сомон Галшар Хэнтейского аймака, август 1984 г. 1 – территория зимовочной норы; 2 – открытый вход норы; 3 – пункт мечения на засыпанном входе норы; 4 – тропинки зверьков; 5 – границы территории зимовочных групп.

По-видимому, в поселениях полевков мы наблюдаем специфическое биологическое сигнальное поле (по Наумову, 1973). На определенных фазах динамики численности зверьков включается именно такой своеобразный механизм мечения территории семейных участков зверьками. Возможно, он действует вместо обычной в конце лета непосредственной охраны территории с помощью агрессивных форм поведения. В значительной степени это связано с необходимостью интенсивного запасаения зимних кормов на фоне снижения продуктивности растительного покрова при резко нарастающей плотности популяций полевков Брандта.

Литература

- Дмитриев П.П. 1988. Мечение территории полевкой Брандта // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих. 1 Всесоюз. совещ. М. С. 33.
- Джемухадзе Н.К., Киладзе А.Б. 2012. Многоуровневая модель хемокоммуникационных отношений двух видов полевков рода *Lasiopodomys* на основе гистоэнзиматической активности желез кожного покрова // Успехи современной биологии. Т. 132. № 2. С. 200-210.
- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значения для животных // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 6. С. 808-817.
- Скурат Л.Н. 1972. Строение и значение специфических кожных желез грызунов. Автореф. дис... канд. биол. наук. М.: МГУ. 20 с.
- Соколов В.Е., Джемухадзе Н.К., Сморгачева А.В. 1994. К вопросу о таксономическом статусе полевков рода *Lasiopodomys* по гистохимическим показателям специфических кожных желез // ДАН. Т. 338. № 3. С. 428-430.
- Liang H-C., Shi D-Z. 2006. Effect of urine on growth and sexual maturation in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) // 3rd International Conference on Rodent Biology and Management. Hanoi, Vietnam, September: P. 162-163.
- Liang H-C., Shi D-Z. 2007. The difference of urine between Brandt's vole *Lasiopodomys brandtii* in the breeding and non-breeding condition // Acta Theriologica, V. 52. №. 3.

БИОЛОГИЧЕСКОЕ СИГНАЛЬНОЕ ПОЛЕ БОБРОВ (*CASTOR FIBER*): ЕГО ЭЛЕМЕНТЫ, СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ

Н.А. Завьялов

ФБГУ «Государственный природный заповедник «Рдеийский»
zavyalov_n@mail.ru

Биологические сигнальные поля (БСП) организуют пространственную активность животных; передают информацию в ряду поколений о пространственной структуре популяций и использовании ими территории; организуют и поддерживают устойчивость структуры экологических систем на всех этапах сукцессии (Никольский, 2003). Ничего не известно о том какую экологическую роль играли БСП бобров в прошлом. На большей части своего исторического ареала в Европе бобры были истреблены в XVII–XVIII вв., до того, как были получены детальные знания экологии этого вида. Успешное расселение бобров в XX в. на новые территории, лишённые каких-либо следов обитания предыдущих поколений, на первый взгляд может показаться аргументом против теории БСП. Однако в сформировавшихся, т.н. «климаксных» популяциях, значение оставленных предыдущими поколениями «памятников» строительной деятельности для выживания бобров, увеличения ёмкости местообитаний очень высоко (Завьялов и др., 2010, 2011). БСП – комплексное явление, объединяющее поля разной природы.

Бобры (*C. fiber*, *C. canadensis*) известны как средообразователи, производящие физическую модификацию среды (Rosell et al., 2005; Baker, Hill, 2003; Müller-Schwarze, Sun, 2003; Завьялов, 2008). Помимо этого, бобры создают и собственную систему коммуникаций, наиболее важной из которых является хемокоммуникация – оставление запаховых меток (Baker, Hill, 2003). Они имеют два источника запаховой маркировки: «бобровая струя» и секрет анальных желез. Секрет анальных желез содержит множество информации о видовой и половой принадлежности, родственных связях и индивидуальности (Щенников, 1992; Sun, Müller-Schwarze, 1997, 1998а, 1998б). Струя, по-видимому, не несет информации о возрасте (Hepp et al., 2006), но характеризует степень родства (Rosell, Bjørkøly, 2002).

Запаховые метки – это условные сигналы, действующие только в определенных местах. И поскольку создание меток требует высоких затрат времени и энергии, то метки должны быть расположены там, где есть лимитирующие ресурсы и где наиболее высока вероятность их обнаружения чужаками (Gosling, 1990). Для оставления запаховых меток бобры создают сигнальные холмики (СХ), маркировочные площадки, площадки усиленного мечения (рис. 1). Иногда мечение сопровождается повреждением коры, древесины растущих деревьев и валежа – т.н. закусы (Кудряшов, 1975; Семенов-Тянь-Шаньский, 1982; Завьялов, 2005, 2009; Воробьев, 2011) (рис. 1).



Рис. 1. Элементы сигнального поля бобров: А – сигнальный холмик; Б – маркировочная площадка, объектом мечения служит злаковая кочка; В – площадка усиленного мечения; Г – закусы, свежий и старые.

Наиболее интенсивно бобры метят свои территории весной (Дьяков, 1975; Кудряшов, 1975), но в некоторых поселениях число меток может увеличиться осенью (Дьяков, 1975; Завьялов, 2005) и даже зимой (Davis et al., 1994).

Общая картина распределения запаховых меток в пространстве меняется в зависимости от условий среды, продолжительности обитания бобров и плотности населения. Метки могут быть сконцентрированы как на границах поселений, так и в его экологическом центре - жилище, в котором бобры остаются на зимовку, и ближайших окрестностях. Например, в Окском заповеднике весной бобры маркируют все поселение, но осенью – только основную часть территории, где собираются зимовать (Кудряшов, 1975). В изменчивых условиях зоны затопления Рыбинского водохранилища весной бобры активно метили всю территорию, осенью – только место зимовки (Завьялов, 2005). Р. Батлер и Л. Батлер (Butler R., Butler L., 1979) отмечали, что 84% СХ размещались в местах кормежки, на тропах и участках груминга, и в окрестностях основного жилища. На границах поселения концентрации СХ не наблюдалось. Но бобры интенсивно метили именно границы поселений на р. Бо в Норвегии (Rosell et al., 1998), в

национальном парке Бисбош (Голландия) (Rosell, Nolet, 1997), на р. Вороне (Тамбовская обл.) (Емельянов, 2004), на р. Тюдьме (Центрально-Лесной заповедник) (Завьялов и др., 2011).

Вышеприведенные наблюдения чаще описывают закономерности размещения меток в течение лишь одного годового цикла. Многолетняя динамика маркировки изучена плохо. Д. Свендсен (Svendsen, 1980) в течение трех лет в шести бобровых поселениях изучал интенсивность мечения и пространственное распределение меток. Он наблюдал значительные различия числа меток не только между разными поселениями, но и в одном поселении год от года. Метки были агрегированы, участки с концентрацией меток обычно находились на границах поселений, но не все границы подвергались интенсивной маркировке (Svendsen, 1980). Дж. Дэвис с соавт. (Davis et al., 1994) в течение четырех лет изучали интенсивность маркировки на участках с низкой и высокой плотностью населения бобров. При высокой плотности населения и обострении конкуренции за древесные корма маркировка была наиболее интенсивной в сентябре и ноябре. При низкой плотности населения маркировка отмечалась лишь в одном из трех поселений (Davis et al., 1994).

Многолетние наблюдения (2004–2012) за интенсивностью мечения и распределения меток на участке реки Редьи длиной 2606 м выявили сложную и изменчивую структуру маркировки. В 2004–2007 гг. на участке находились одно поселение полностью и часть территории второго поселения. В 2008–2010 гг. на стыке соседних поселений появилось новое, просуществовавшее всего 2 года. Интенсивность мечения бобрами своей территории показала значительную межгодовую изменчивость. При стабильных границах соседних поселений отмечено снижение числа меток, а образование нового поселения привело к их увеличению. На фоне вариаций интенсивности маркировки ежегодно регистрировали участок с высокой концентрацией меток. Этот участок служил информационным центром, где бобры оставляют информацию о себе и получают ее о своих соседях. Локализация информационного центра на местности не была строго фиксированной. Он мог перемещаться в пространстве, а также могла изменяться его площадь. Информационный центр действовал только в течение одного годового цикла и не является стабильным элементом биологического сигнального поля бобров (Завьялов, 2013).

Если перейти от взаимоотношений одного поселения со своими соседями, как это было на р. Редье, на больший пространственно-временной масштаб, то общая картина интенсивности мечения и распределения меток в пространстве представляется еще более сложной и менее предсказуемой.

И в Америке, и в Европе немногие бобровые популяции могут развиваться до полного насыщения емкости угодий. Популяции, достигшие уровня полного насыщения угодий, предложено считать «климаксными».

Д. Мюллер-Шварце и Б. Шульте (Müller-Schwarze, Schulte, 1999) привели основные характеристики «климаксной» неэксплуатируемой популяции бобров. Это – саморазвивающаяся популяция, в которой:

- плотность населения соответствует максимальной емкости угодий;
- образования новых поселений уже не происходит;
- бобрами заселены все минимально пригодные местообитания;
- в родительских поселениях остается много половозрелых бобров, не участвующих в размножении, и не имеющих места для создания новых поселений;
- бобры активно используют в пищу малопривлекательные для них древесные породы и кормятся на большом удалении от воды.

Поскольку БСП «...представляет совокупность вносимых (и внесённых предыдущими поколениями) животными, растениями и микроорганизмами специфических и неспецифических изменений в окружающую среду, приобретающих сигнальное значение...» (Ванисова, Никольский, 2012), то именно в климаксных популяциях сигнальное поле бобров получает максимальное развитие.

Одной из таких «климаксных» является популяция реки Таденки (Приокско-Террасный заповедник). Бобры были выпущены на р. Таденку в 1948 г. Более чем полувековое обитание бобров на этой реке привело к заметному изменению местообитаний. Для бобров р. Таденки характерны: относительно высокая плотность населения, активная строительная деятельность (рис. 2), использование удаленных ресурсов кормов (Завьялов и др., 2010), а также частые (иногда по 2–3 раза в год) переселения (рис. 3).

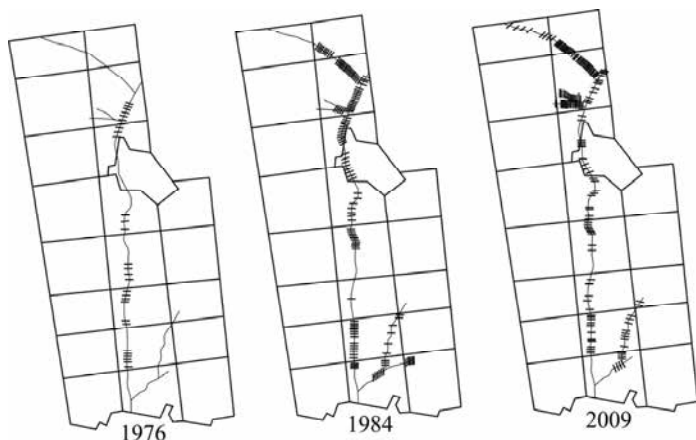


Рис. 2. Изменение количества плотин в бассейне р. Таденки. Показаны все визуально различимые на местности плотины (действующие и разрушенные). В 1953 г. в бассейне р.Таденки было 3 плотины; в 1984 г. – 146 плотин средней длиной 10.57 ± 0.91 м; в 2009 – 179 плотин средней длиной 26.0 ± 2.8 м.

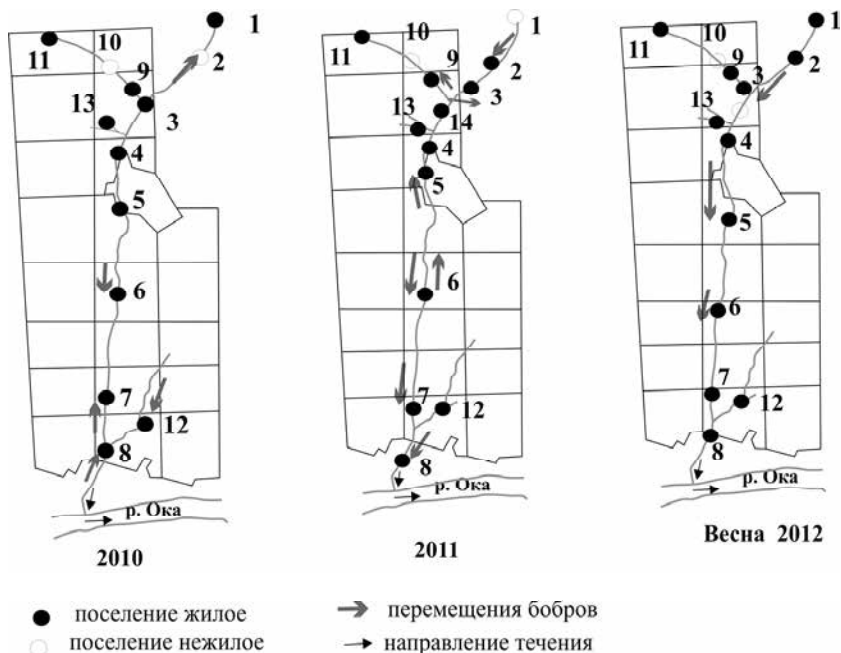


Рис. 3. Изменения распределения поселений в бассейне р. Таденки в 2010–2012 гг. (Завьялов, Альбов, не опубликовано). 1–14 – номера поселений.

Картирование в течение трех лет (2010–2012 гг.), сразу после спада половодья, СХ и запаховых меток бобров на 7-км участке р. Таденки выявило сложную и изменчивую структуру маркировки территорий (рис. 4). В 2010 г. зарегистрированы 91 метка распределенные скорее равномерно (отношение дисперсия/среднее = 0.938). После засухи 2010 г. бобры неоднократно переселялись, в результате весной 2011 г. на том же участке зарегистрированы 215, а весной 2012 г. – 210 меток, расположенных агрегировано (отношение дисперсия/среднее = 3.590 и 3.260). Сравнение распределения меток с помощью критерия χ^2 (Плохинский, 1980) показали, что распределения меток в 2010 и 2011 гг. достоверно различались ($\chi^2 = 26.467$; $p < 0.05$), тогда как различия между 2011 и 2012 гг. были недостоверными.

В 2010 г. бобры поселения № 2 переместились вверх по течению, что вызвало интенсивную маркировку отрезков 4, 5, 7, 9, 11. Бобры поселения № 3 слабо маркировали свою территорию. В поселении № 4 интенсивно маркирована верхняя граница (отрезки 25, 26) и центр поселения (отрезок 30). Бобры поселения № 6 весной переместились выше по течению, поэтому наблюдалась концентрация меток на отрезке 45 (верхняя граница) и в центре поселения (отрезки 47 и 50).

В 2011 г. поселение № 2 оставалось на прежнем месте, но приходили и уходили бобры поселения № 1, поэтому наблюдалась концентрация меток на отрезке 1. Остальные территории поселений № 2 и 3 маркировали слабо. В поселении № 4 бобры активно метили верхнюю (отрезки 24 и 25) и нижнюю (отрезок 31) границы и центр (отрезок 29). В поселениях № 5 и 6 метки были равномерно распределены по всем территориям, не образуя скоплений. Бобры поселения № 7 весной переселились вверх по течению и интенсивно метили все поселение (отрезки 70–77).

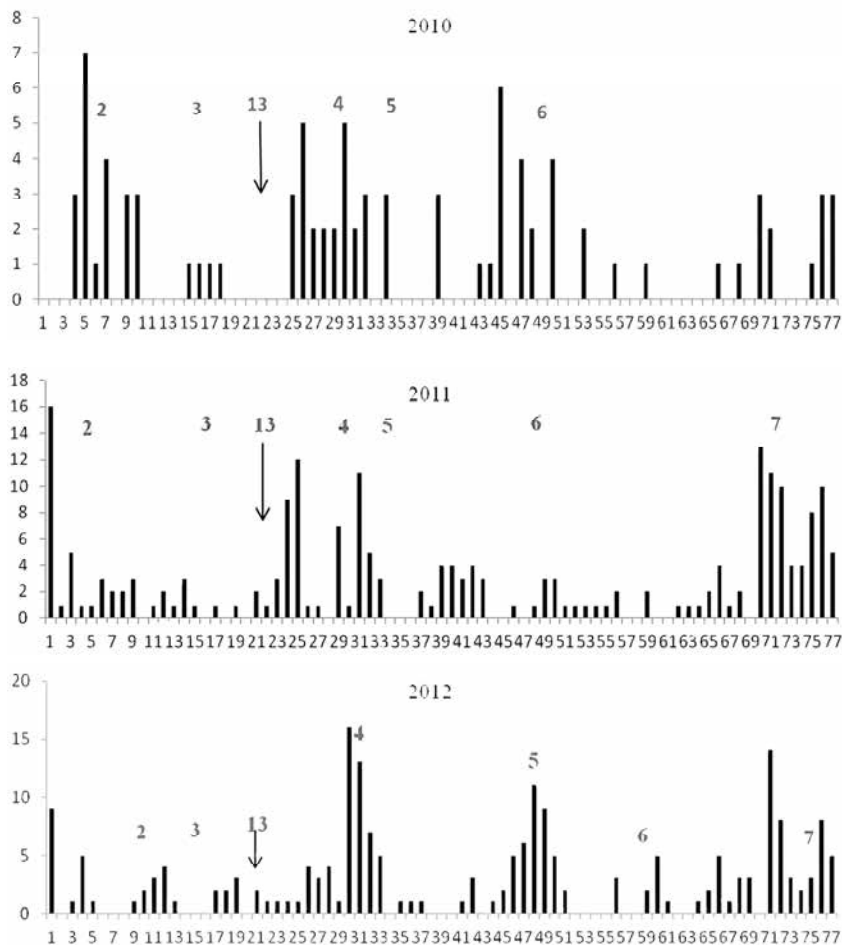


Рис. 4. Распределение бобровых меток и обитаемых жилищ на 7-км отрезке р. Таденки в 2010–2012 гг. (Завьялов, Альбов, не опубликовано). По оси X – номера 100-м отрезков речного русла, по оси Y – количество меток. Красными цифрами обозначены обитаемые жилища, номера поселений соответствуют рис. 3.

В 2012 г. поселение № 2 вновь сместилось вниз по течению, что привело к сокращению количества меток на отрезке 1, и не вызвало концентрации меток между поселениями № 2 и 3. В поселении № 4 бобры интенсивно метили центр и нижнюю границу (отрезки 30, 31). Поселение № 5 сместилось вниз на расстояние более 1 км, бобры интенсивно метили ближайшие окрестности новой жилой норы (отрезки 48, 49). Бобры поселения № 6 также сместились вниз, но в целом, метили мало. Бобры поселения № 7 также спустились ниже и активно метили только верхнюю границу (отрезок 71).

Таким образом, трехлетние наблюдения на р. Таденке выявили следующие закономерности:

1) при стабильном положении экологических центров поселений интенсивность мечения границ постепенно затухает;

2) в некоторых случаях границы между поселениями слабо маркируются даже при подвижности поселений;

3) при перемещении соседних поселений наиболее интенсивно могут маркироваться как центры поселений, так и их границы. Такое распределение меток обусловлено тем, что бобрам необходимо заново освоить территорию, а уже затем защитить ее от вторжения соседей.

Разнообразие вариантов пространственного распределения запаховых меток показывает, что не существует жесткой структуры размещения меток в бобровых поселениях. Пространственное распределение меток отражает различные особенности взаимодействий бобров, как с окружающей их средой, так и с особями своего вида.

Маркировка территории многофункциональна. Предположение М. Алексюка (Aleksiuk, 1968) о том, что мечение территории может предотвратить деградацию кормов, не подтвердилось. Ни территориальное поведение бобров, ни активная защита территорий не предотвращает перенаселения и истощения кормов. Система запаховых меток может быть эффективным регулятором, если действует как «запаховый забор», но последнее чаще опровергают (Butler R., Butler L., 1979; Svendsen, 1980; Rosell et al., 1998; Sun, Müller-Schwarze, 1998a), чем подтверждают (Davis et al., 1994). Искусственные запаховые метки могут препятствовать вселению мигрирующих бобров в пустующие хатки, но повторное предъявление бобрам-резидентам только чужого запаха приводит к быстрому привыканию и затуханию агрессивной реакции (Müller-Schwarze, Heckman, 1980). Если есть только метки, а вероятность прямого контакта невысока, то и нетерриториальные животные могут маркировать, и чужаки могут игнорировать запаховую метку резидента (Gosling, 1990).

Для наземных грызунов и околотовных хищных млекопитающих наиболее важные функции запаховой маркировки территории – это освоение и индивидуализация участка, а также опосредованная коммуникация (Соколов, Громов, 1998; Рожнов, 2011). Поэтому данные по маркировочному

поведению бобров следует обсудить, исходя из двух наиболее важных функций запаховой маркировки.

Запаховая маркировка как средство освоения и индивидуализации участка обитания. После разрушения льда и спада половодья происходит резкая перемена условий обитания и образа жизни. В это время бобры заново обживают свою территорию (Дьяков, 1975; Кудряшов, 1975). Также известно, что новые хозяева территории активно метят ее независимо от сезона (Sun, Müller-Schwarze, 1997). Так в двух новых бобровых колониях, образовавшихся в национальном парке Акадия (шт. Мэн, США), в августе высокая маркировочная активность сохранялась в сентябре и начале октября (Butler R., Butler L., 1979). Применение инфракрасного освещения и непрерывной видеосъемки в Дании показали, что бобры на новой территории чаще метят центр поселения и редко границы (Вау, 2001). У бобров, обитающих в зоне временного (май-сентябрь) затопления Рыбинского водохранилища, отмечены два периода активного мечения территории – весенний и осенний. Осенний период был наиболее интенсивным и продолжительным. В это время происходило значительное (до 5 м) снижение уровня водохранилища, обнажались обширные голые торфяные и песчаные отмели, резко менялся общий ольфакторный фон, в 1.6 раза увеличивалась протяженность береговой полосы. Все перемещения зверей были ограничены только остаточными речными руслами, и бобры переселились в норы, которые они занимали при низком уровне водохранилища. Эти резкие изменения условий обитания провоцировали интенсивную маркировку территории. В начале сентября бобры метили центр поселения и его границы, к концу сентября – только места заготовки кормов и норы (Завьялов, 2005).

Расположение запаховых меток рядом с хатками, норами, плотинами и тропами свидетельствует об их использовании бобрами для ориентирования на своем участке. Так, на побережье Рыбинского водохранилища 58% меток были сконцентрированы около нор и убежищ, на тропах было отмечено только 8% (Завьялов, 2005). На р. Редье в 2004–2005 гг. 33% меток размещались на тропах (Завьялов, 2009), в штате Мэн, США – до 49% (Müller-Schwarze, Heckman, 1980). В дельте р. Макензи сигнальные холмики обычно расположены по границам поселений, но они появлялись и в центре, если бобры строили новую хатку (Aleksiuk, 1968).

Запаховая маркировка как средство опосредованной коммуникации. Для опосредованной коммуникации хищных млекопитающих важно наличие основных и дополнительных меток, оставление меток в местах или на объектах наиболее вероятного обнаружения, «стандартизация» поведения разных особей при оставлении меток, расширение площади, на которой оставлена метка; увеличение времени их действия и частоты оставления/обновления меток (Рожнов, 2011). Множество элементов маркировочного поведения бобров указывает, что запаховая маркировка для них является,

в том числе, и средством опосредованной коммуникации. Помимо основных (запаховых) меток бобры могут создавать и дополнительные – закусы (Завьялов, 2009; Воробьев, 2011). Для оставления запаховых меток создаются специальные структуры: сигнальные холмики и маркировочные площадки (Завьялов, 2009). Расширение площади, на которой оставляются метки, приводит к образованию «площадок усиленного мечения» (Кудряшов, 1975). Совместная маркировка территории бобрами соседних поселений приводит к формированию информационных центров, приуроченных к границам поселений. Так девятилетние наблюдения на р. Редье показали, что при всех вариациях маркировки участка, образовании и исчезновении нового поселения, неизменно сохранялся некоторый отрезок, на котором бобры оставляли информацию о себе или получали ее о соседях (Завьялов, 2013). Прямые визуальные наблюдения в национальном парке Акадия (шт. Мэн, США) показывают, насколько важно для бобров оставить индивидуальную информацию: четыре бобра за 30 секунд очереди пометили один и тот же холмик. При этом каждый следующий зверь обнюхивал холмик, пометившего холмик бобра и только после этого оставлял свою метку (Butler R., Butler L., 1979).

Интенсивность мечения напрямую зависит от частоты социальных контактов и плотности населения (Кудряшов, 1975; Butler R., Butler L., 1979; Müller-Schwarze, Heckman, 1980; Svendsen, 1980; Davis et al., 1994). Возможно, что в условиях повышенных межколонийных взаимодействий чужаки стимулируют резидентов создавать больше меток для укрепления социальных связей внутри поселения (Butler R., Butler L., 1979). Почему же на некоторых пограничных участках не образуются новые скопления меток? Данный факт трудно объяснить. По-видимому, отношения между животными соседних поселений могут быть более сложными, нежели просто враждебными. Согласно (Svendsen, 1980), разные участки границы бобровых поселений характеризуются качественно различной маркировкой: интенсивно промаркированные бобрами одного поселения и с редкими метками зверей обоих поселений. Наиболее вероятной причиной, объясняющей отсутствие скопления меток между соседними поселениями, может быть родство животных. Бобры могут отличать по запаху своих родственников, даже тех, с которыми они никогда не встречались, а также могут научить этому своего партнера. Реакция бобров на предъявление им запаховых меток чужаков более сильная, чем на запахи незнакомых родственников (Sun, Müller-Schwarze, 1997). Для бобров также известен феномен *deer enemy*: к вторжению на их территорию знакомых им соседей они относятся более терпимо, чем к вторжению незнакомых чужаков (Rosell, Bjørkøyli, 2002). Запах соседей знаком территориальным бобрам, они регулярно контактируют друг с другом через оставление запаховых меток на границах поселений и их долговременные взаимоотношения скорее основаны на взаимном избегании. В то время как появление чужого

запаха требует от хозяев быстрой агрессивной реакции по защите своей территории (Rosell, Bjørkøyli, 2002). Однако тактика взаимного избегания эффективно работает только при сохранении стабильного положения центров поселений и сохранении производителей в соседних поселениях. При изъятии из семьи только одного производителя 4% поселений были заняты соседними бобрами, но если изъятые оба производителя, то заняты соседями уже 38% поселений (Кудряшов, 1975).

Биологическое сигнальное поле бобров. Производимые бобрами изменения среды обитания и создание системы запаховых меток относится к элементам БСП. Сигнальное поле складывается из стабильных структур (элементов), на которые накладываются варьирующие (Никольский, 2003). К стабильным элементам или «долгоживущим сигналам» относятся норы, тропы, скопления помета, запаховые и визуальные метки (Ванисова, Никольский, 2012). Является ли скопление меток на границе бобровых поселений стабильным элементом сигнального поля, действующим в ряду поколений? Девятилетние наблюдения на р. Редье показали, что привязка информационного центра к конкретному месту была относительно кратковременной (Завьялов, 2013). Следовательно, не приходится ожидать постоянства локализации таких скоплений меток в пространстве, тем более в ряду поколений. По-видимому, информационные центры действительны только в пределах одного годового цикла. После каждого паводка, уничтожающего запахи от прежних меток, меняющего геоморфологию поймы, происходит образование нового скопления меток. Трехлетние наблюдения на р. Таденке также подтверждают относительную недолговечность скоплений меток на границах поселений. Что же в таком случае будет «матрицей стабильных элементов» действующей в ряду поколений? Вероятно это инфраструктура поселения (тропы, туннели, каналы, жилища, плотины), оставшаяся от предыдущих поколений. То есть сооружения, которые могут существовать несколько «бобровых циклов».

Согласно концепции БСП, новые поколения животных воспроизводят пространственную структуру популяций своих предшественников, осваивают территорию с имеющимися на ней ресурсами так, как ее осваивали предыдущие поколения (Никольский, 2003). В отличие от других млекопитающих, например, зеленоядных норников, использующих норы в течение тысячелетий, бобры – это дендрофаги и фитофаги с центральным местом кормежки (Завьялов, 2008). Они не могут на том же месте копировать освоение ресурсов в точности так, как это делали предыдущие поколения. Для бобров это было бы губительно вследствие низкой скорости восстановления древесных кормов, долговременных и не всегда обратимых сукцессионных изменений прибрежных лесов (Завьялов, 2008), а также снижения качества повторно заселяемых местообитаний при отсутствии внешних нарушений растительного покрова (Завьялов, 2012).

Например, на Ньюфаундленде после экспериментального облова 14 поселений, весь обловленный участок был вновь заселен бобрами. Несмотря на то, что сохранились хатки и плотины от прежних хозяев, а корма не были истощены, границы новых поселений отличались от тех, что были до отлова (Bergerud, Miller, 1977). Детальные наблюдения В.С. Кудряшова (1975) в Окском заповеднике также показывают, что в бобровых популяциях происходит постоянный процесс «перекраивания» территории: в одних случаях бобры пытаются расширить свой участок за счет оттеснения соседей, в других случаях новые поселения возникают на территории уже существующих. Эти примеры демонстрируют пластичность и приспособляемость бобров к быстроменяющимся условиям прибрежья водоемов. И сами бобры как средообразователи изменяют условия обитания довольно сильно (Rosell et al., 2005; Завьялов, 2008).

Накопление «памятников» деятельности прежних поколений животных дает больше новых вариантов освоения при повторном заселении местообитаний. Например, на р. Таденке, при каждом следующем заселении участка бобры быстро восстанавливали большие плотины, что позволило им использовать удаленные кормовые ресурсы (Завьялов и др., 2010). На р. Тюдьме (Центрально-Лесной заповедник) интенсивная строительная деятельность бобров была одним из факторов способствовавших увеличению емкости угодий по мере старения популяции (Завьялов и др., 2011). Таким образом, долговременные элементы БСП увеличивают диапазон возможностей популяций бобров для адаптации в быстро меняющихся условиях.

Литература

- Ванисова Е.А., Никольский А.А. 2012. Биологическое сигнальное поле млекопитающих (к 110-летию со дня рождения профессора Н.П. Наумова) // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 6. С. 403-417.
- Воробьев И.И. 2011. Некоторые особенности маркировочного поведения и дендроактивности бобра (*Castor fiber* L.) на реке Вороне (Тамбовская область) // Исследования бобров в Евразии: сб. науч. тр. / ГНУ ВНИИОЗ им. проф. Б. М. Житкова РАСХН. Киров. Вып. 1. С. 99-107.
- Дьяков Ю.В. 1975. Бобры Европейской части Советского Союза. – Московский рабочий. 480 с.
- Емельянов А.В. 2004. Популяционная экология обыкновенного бобра (*Castor fiber* L.) в средней части бассейна р. Ворона. Автореф. дисс...канд. биол. наук. Саратовский гос. ун-т им. Н.Г. Чернышевского. Саратов: 21 с.
- Завьялов Н.А. 2008. Бобры – ключевые виды и экосистемные инженеры // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Лекции и материалы докладов Всерос. школы-конф. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 18–21 ноября 2008 г. Изд-во «Ярославский печатный двор». С. 4-24.
- Завьялов Н.А. 2005. Некоторые наблюдения за маркировочным поведением бобров (*Castor fiber* L.) в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища // Булл. МОИП. Отд. биол. Т. 110. № 1. С. 12-19.

- Завьялов Н.А. 2009. Особенности маркировочного поведения и дендроактивности бобров (*Castor fiber* L.) на реке Редья (Новгородская область) // Тр. гос. прир. заповедника «Рдейский». Вып.1. Великий Новгород: «Типография Виконт». С. 187-201.
- Завьялов Н.А. 2012. Динамика состояния кормовой базы бобров в поселениях, прошедших несколько циклов заселения // Поволжский экологический журн. № 2. С. 196-207.
- Завьялов Н.А. 2013. Многолетняя изменчивость интенсивности маркировки территорий у бобров (*Castor fiber* L.) и формирование биологического сигнального поля // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 118. № 5. С. 3-11.
- Завьялов Н.А., Желтухин А.С., Кораблев Н.П. 2011. Бобры бассейна р. Тюдмы (Центрально-Лесной заповедник) – от первых реинтродукций до «идеальной» популяции // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 116. № 3. С. 12-23.
- Завьялов Н.А., Альбов С.А., Петросян В.Г., Хляп Л.А., Горяйнова З.И. 2010. Инвазия средообразователя – речного бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне р. Таденки (Приокско-Террасный заповедник) // Российский Журн. Биологических Инвазий. № 3. С. 39-61.
- Кудряшов В.С. 1975. О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // Млекопитающие, численность, ее динамика и факторы, их определяющие. Тр. Окского гос. заповедника. Вып. XI. Рязань: С. 5-124.
- Никольский А.А. 2003. Экологические аспекты концепции биологического сигнального поля млекопитающих // Зоол. журн. Т. 82. № 4. С. 443-449.
- Плохинский Н.А. 1980. Алгоритмы биометрии. М.: Изд-во Московского ун-та. 150 с.
- Рожнов В.В. 2011. Опосредованная хемокоммуникация в социальном поведении млекопитающих. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 288 с.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И. 1982. Звери Мурманской области. Мурманское кн. изд-во. 176 с.
- Соколов В.Е., Громов В.С. 1998. Запаховая маркировка территории у песчанок (*Marmota*, Rodentia). М. 216 с.
- Щенников Г.Н. 1992. Морфология и функциональное значение анальных желез обыкновенного бобра. Автореф. дисс... канд. биол. наук. ИЭМЭЖ им. А.С. Северцова РАН. М. 22 с.
- Aleksiuik M. 1968. Scent-mound communication, territoriality, and population regulation in beaver (*Castor canadensis*) // J. Mamm. 49(4). P. 759-762.
- Baker B.W., Hill E.P. 2003. Beaver (*Castor canadensis*) // Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation. Second Edition / G.A. Feldhamer, B.C. Thompson and J.A. Chapman, editors. The John Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA. P. 288-310.
- Bau L. 2001. Behavioral ecology of reintroduced beavers (*Castor fiber*) in Klosterheden State Forest, Denmark. <http://www.naturstyrelsen.dk/NR/rdonlyres/CCB2F98D-8543-4BD4-B776-2FB7E8E1FA08/0/Castorfiber.pdf>
- Bergerud A. T., Miller D.R. 1977. Population dynamics of Newfoundland beaver // Can. J. Zool. V. 55. P. 1480-1492.
- Butler R.G., Butler L.A. 1979. Toward a functional interpretation of scent marking in beaver (*Castor canadensis*) // Behavioral and neural biology. 26. P. 442-454.
- Davis J.R., Guinn D.C., Gatlin G.W. 1994. Territorial behavior of beaver in the Piedmont of South Carolina // Proc. Annu. Conf. Southeast. Assoc. Fish and Wildl. Agencies. 48. P. 152-161.
- Gosling L.M. 1990. Scent marking by resource holders: alternative mechanisms for advertising the costs of competition // Chemical signal in vertebrates 5. Oxford University Press. P. 315-328.
- Herr J., Müller-Schwarze D., Rosell F. 2006. Resident beaver (*Castor canadensis*) do not discriminate between castoreum scent marks from simulated adult and subadult male intruders // Can. J. Zool. 84. P. 615-622.

- Müller-Schwarze D., Heckman S. 1980. The social role of scent marking in beaver (*Castor canadensis*) // J. of Chemical Ecology. 6(1). P. 81—95.
- Müller-Schwarze D., Schulte B.A. 1999. Behavioral and ecological characteristics of a “climax” population of beaver (*Castor canadensis*) // Beaver Protection, Management and Utilization in Europe and North America. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers. P. 161-177.
- Müller-Schwarze D., Sun L. 2003. The beaver. Natural History of a wetlands engineer. Comstock Publishing Associates, a division of Cornell University Press, Ithaca and London. 192 p.
- Rosell F., Bergan F., Parker H. 1998. Scent-marking in Eurasian beaver (*Castor fiber*) as a means of territory defense // J. of Chemical Ecology. 24(2). P. 207-219.
- Rosell F., Borzér O., Collen P., Parker H. 2005. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems // Mammal Review, 35 (3,4). P. 248-276.
- Rosell F., Nolet B.A. 1997. Factors affecting scent marking behavior in Eurasian beaver (*Castor fiber*) // J. of Chemical Ecology. 23(3). P. 673-689.
- Rosell F., Bjørkøly T. 2002. A test of the enemy phenomenon in the European beaver. // Animal Behaviour. 63. P. 1073-1078.
- Sun L., Müller-Schwarze D. 1997. Sibling recognition in the beaver: A field test for phenotype matching // Animal Behaviour. 54(3). P. 493-502.
- Sun L., Müller-Schwarze D. 1998a. Anal gland secretion codes for relatedness in beaver, *Castor canadensis* // Ethology. 104. P. 917-927.
- Sun L., Müller-Schwarze D. 1998b. Anal gland secretion codes for family membership in the beaver // Behav. Ecol. Sociobiol. 44. P. 199-208.
- Svendsen G.E. 1980. Patterns of scent-mounding in a population of beaver (*Castor canadensis*) // J. of Chemical Ecology. 6(1). P. 133-148.

**ИЗМЕНЕНИЕ ВНУТРИВИДОВОГО КОММУНИКАТИВНОГО И
МАРКИРОВОЧНОГО ПОВЕДЕНИЯ ЕНОТОВИДНОЙ СОБАКИ
(*NYCTEREUTES PROCYONOIDES*) НА ТЕРРИТОРИИ
МОРДОВИНСКОЙ ПОЙМЫ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА
«САМАРСКАЯ ЛУКА» В ПЕРИОД С 2009 ПО 2012 ГГ.**

Е.С. Камалова

*Самарский государственный университет, г. Самара
EkaKam@yandex.ru*

Исследования проводились по методике изучения биологических сигнальных полей млекопитающих посредством тропления наследов животных в зимний период (Мозговой, Розенберг, 1992), основанной на теории сигнальных биологических полей Н.П. Наумова (1973, 1977). Тропления проводились на территории государственного природного национального парка «Самарская Лука» в Мордовинской пойме и в окрестностях села Малая Рязань (рис. 1). Сбор полевого материала осуществлялся в 2009–2012 гг. в период с конца января по апрель.

Коммуникативную составляющую биологического сигнального поля можно рассматривать как реакцию животных на метки и другие следы деятельности особей своего и иных видов (Темброк, 1977). Реакции внутривидовой коммуникации – это реакции животных на следы особей своего вида, несущие информацию об их жизнедеятельности.



Рис. 1. Район проведения исследований (Мордовинская пойма и окрестности с. Малая Рязань).

Маркировочное поведение – это поведение, при котором животное оставляет запаховые или визуальные метки, имеющие информационное значение как для особи оставившей их, так и для особей того же или других видов. Маркировочное поведение и реакции животного на следы деятельности особей своего и других видов можно рассматривать как коммуникативное поведение.

Объекты среды, несущие сигналы с коммуникативной функцией, разнообразны. Это могут быть мочевые точки, сигнальные столбы, постоянные и временные убежища, лёжки, порои, тропы, следы убегающего животного и т.д., то есть объекты среды, несущие информацию о жизнедеятельности особей своего вида. Такие объекты воспринимаются животными при помощи обоняния и визуально. Некоторые носители сигналов, вызывающие маркировочное и коммуникативное поведения, совпадают, в таких случаях ответы на эти сигналы могут быть комбинированными: один и тот же сигнал может вызывать маркировочный, коммуникативный или одновременно и маркировочный, и коммуникативный ответ (Фокина, 2006). Можно выделить следующие объекты внутривидовой коммуникации енотовидных собак в условиях Самарской Луки:

- общие убежища (полости под корнями деревьев и кустами, старые норы барсуков) и территория вокруг них (рис. 2);
- временное убежище;
- мочевые точки и фекалии других особей своего вида;
- следы жизнедеятельности особей своего вида (покопки, следы охоты);
- общие тропы (рис. 3);
- одиночные следы;
- сигнальные столбы.



Рис. 2. Убежище енотовидной собаки.

В конце января были отмечены лишь одиночные следы енотовидной собаки. Замечено, что массовый выход животных из зимнего сна в 2010 г. произошёл немного раньше (начало февраля), по сравнению с 2009 г., что, по-видимому, связано с погодными условиями. В 2011 и 2012 гг. массовый выход произошёл ближе к концу февраля. После выхода из состояния зимнего сна енотовидные собаки проявляют характерное поведение, выражающееся в обходах территории и поисках пищи. С приближением сезона размножения происходит смена характера поведения. К середине февраля – началу марта внутривидовое коммуникативное и маркировочное поведение начинает занимать существенную часть в поведении енотовидной собаки. Наблюдается повышение активности животных и, как следствие, увеличение количества их реакций на сигналы других особей популяции. Зверьки передвигаются по общим тропам (рис. 3), пользуются маркировочными пунктами, оставляют множество меток.

В связи с трудностью передвижения по глубокому снегу животные предпочитали перемещаться по уже проложенным тропам, а также пользовались дорожками человека, следами снегохода, лыжнёй, проявляя меньше пассивно-оборонительных и больше исследовательских реакций. Как отмечает Г.А. Новиков (1981), широкое использование для передвижения старых следов, которые образуют систему троп, способствует экономии сил зверей. Как правило, снег на тропях утоптан, а глубина снежного покрова является одним из важнейших факторов выживания енотовидной собаки на осваиваемой ими территории (Насимович, 1985).



Рис. 3. Общая тропа енотовидных собак.

По результатам троплений внутривидовая коммуникация вида составила существенную часть от общего числа реакций этих хищников. Это объясняется тем, что тропления производились во время массового выхода зверьков из зимнего сна и начала периода размножения енотовидной собаки.

Анализ данных полевых исследований показал, что за период от 2009 к 2011 гг. произошло некоторое снижение количества реагирований на объекты внутривидовой коммуникации по отношению к общему числу реакций. Так, в 2009 году число реакций внутривидовой коммуникации составляло 21.84% от общего числа реагирований, в 2010 г. – 16.52%, в 2011 г. – 9.76%, а в 2012 г. – 17.56% (рис. 4). По-видимому, это было связано с погодными условиями и с количеством выпавшего снега, так как большая часть реакций внутривидовой коммуникации была направлена на тропы особей своего вида. В 2010 и 2011 гг. в районе исследований нами была отмечена большая глубина снежного покрова, чем в 2009 г.: она составила 70–100 см (в прошлом – 30–40 см). Снег был более рыхлым и наст располагался глубже, тропы часто заносились снегом, поэтому они не могли использоваться животными длительное время.

Во время троплений было выяснено, что самцы и самки отдают предпочтение разным объектам внутривидовой коммуникации. При этом зимой животные обоих полов чаще передвигаются по чужим тропам, чем по «целине». Это объясняется экономией энергии, затрачиваемой на передвижение, и чувством безопасности (Камалова, Лапузина, 2011).

В общем, для популяции енотовидной собаки в условиях Мордовинской поймы Самарской Луки характерно большое количество реагирований на следы особей своего вида, общие и одиночные тропы, а также на

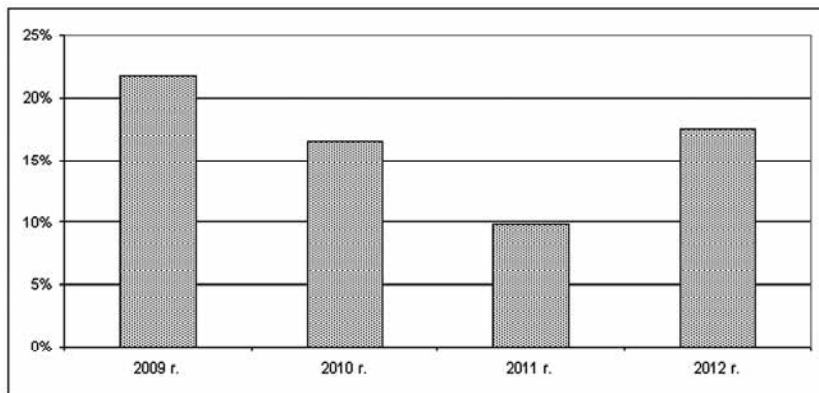


Рис. 4. Изменение доли реагирований енотовидных собак на объекты внутривидовой коммуникации по отношению к общему числу реагирований (в %) в разные годы (по результатам троплений).

сигнальные столбы, которые представляют собой достаточно крупные объекты (деревья, крупные пни), с большим количеством меток, оставленных животными, как правило, они расположены на общих тропах. В период размножения внутривидовая коммуникация выступает как доминирующее поведение.

Существует два подхода в описании сигналов: с позиции восприятия сигнала животным и по их продуцированию. Оставление различного рода меток (маркировочное поведение) у енотовидной собаки происходит двумя способами: уриной и фекалиями. Такие метки имеют информационное значение для животных одного вида и экологически близких хищников при опосредованной коммуникации.

Можно выделить основные носители сигналов, вызывающих маркировочное поведение енотовидных собак:

- 1) территория вокруг убежища;
- 2) носители информации о пище – следы мелких животных (мышевидных грызунов, птиц), снег вокруг плодовых деревьев и кустов (боярышника, яблони, шиповника, малины, ежевики), пищевые остатки (в том числе и антропогенного происхождения), пучки сухой травы;
- 3) мочевые точки и экскременты других особей, включая оставленные на постоянных маркировочных пунктах; на маркировочные пункты было отмечено активное реагирование самцов, так как они имеют территориальное значение; такие объекты были найдены нами на общей тропе животных недалеко от постоянных убежищ;
- 4) следы других особей того же вида: одиночные и общие тропы; иногда свои собственные следы;
- 5) маркировка в момент опасности: при виде другой особи, около человеческой тропы. На следы человека и других особей иногда наблюдалась пассивно-оборонительная реакция, животное при этом оставляло крупную метку, а затем на каждом шагу ещё по капле мочи. Таким образом, получалась протяженная метка, иногда до 4–5 м в длину по ходу движения. Также нами были замечены мочевые точки енотовидных собак на следах зайца, домашней собаки;
- 6) территориальные объекты и рельеф – обочины, склоны оврага, пучки трав, деревья, кусты, комок снега. Особи обоих полов проявляют примерно одинаковое количество реакций на данные объекты, но самцы предпочитают метить территорию с помощью мочевых точек на более высоких объектах;
- 7) маркировка на открытом или возвышенном месте.

В конце января – начале февраля после выхода из зимнего сна енотовидные собаки проявляли поведение, связанное с обходом территории, при этом они делали метки на объектах территориального значения (деревьях, пнях, сугробах и пучках трав), а также около убежищ и на сигнальных

столбах. С наступлением периода размножения маркировка больше направлена на информирование об индивидуальном физиологическом состоянии особей, а не на обозначение границ территории. Это выражается в том, что зверьки начинали оставлять метки на объектах коммуникативного значения: общих и одиночных тропах, мочевых точках и фекалиях других особей популяции, то есть в местах встречи животных обоих полов, как правило, в центральных областях жилой территории, а не на периферии.

Енотовидная собака чаще маркирует пучки сухой травы. Возможно, это связано с тем, что животные предпочитают заросли трав для поисков пищи и безопасного перемещения по территории. Любые метки эти хищники стараются оставить на каком-либо возвышенном месте. Например, при передвижении по ровной поверхности замёрзшей воды протоки или озера енотовидные собаки оставляли метки на снежных надувах. Также замечено много мочевых точек и фекалий на тропах, по которым передвигается большое количество особей. В разные годы интенсивность маркировки различна. Варьирует она и в разные месяцы.

Самцы предпочитают ходить поодиночке, отмечается их маркировочная активность в местах, удаленных от большого количества троп, что указывает на территориальную значимость меток.

Анализ данных полевых исследований показал, что в 2009 году маркировочное поведение составляло 9.39% от общего числа реагирований, в 2010 г. – 11.71%, в 2011 г. – 8.56% , а в 2012 г. – 15.18% (рис. 5). На наш взгляд, такие изменения связаны с погодными условиями каждого года и с количеством выпавшего снега.

Зимой 2010 года было большее число снегопадов, вследствие чего метки, оставленные животными, постоянно заносились снегом, и их обнов-

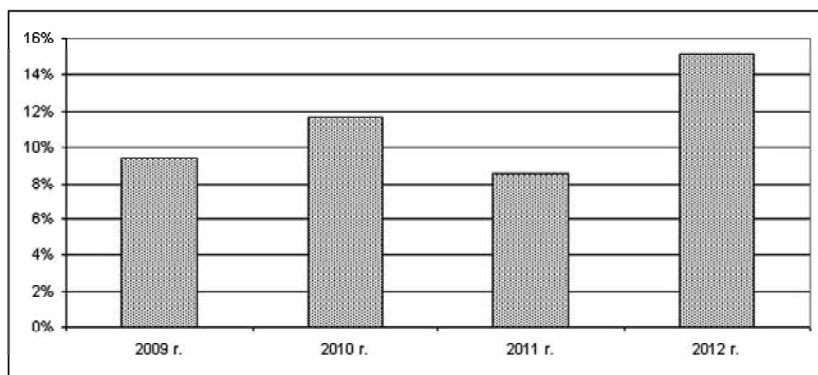


Рис. 5. Изменение доли маркировочного поведения енотовидной собаки по отношению к общему числу их реагирований (в %) в разные годы по результатам троплений.

ление животными происходило чаще, чем в год с меньшим количеством осадков (2009 г.). В 2012 году отмечено большое количество мышевидных грызунов, что так же могло повлиять на количество маркировочных реакций. Как отмечает С.А. Корытин (1978), животные оставляют больше меток в годы, богатые источниками пищи. Обилие пищи влечёт за собой её усиленное потребление. Отсюда – обилие экскрементов, повышенное потребление воды и, следовательно, учащённая маркировка уриной.

Изучение поведения енотовидной собаки, сравнительно недавно расселившейся в пределах национального парка «Самарская Лука», позволяет проследить успешность адаптации этих хищников на новой территории.

Литература

- Камалова Е.С., Лапузина В.В. 2011. Особенности внутривидовой коммуникации енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides*) // Териофауна России и сопредельных территорий: Междунар. совещ. (IX Съезд Териол. об-ва при РАН). М.: Тов-во науч. изд. КМК. С. 195.
- Корытин С.А. 1978. Запахи в жизни зверей. М.: Знание. 128 с.
- Мозговой Д.П., Розенберг Г.С. 1992. Сигнальные биологические поля млекопитающих: Теория и практика полевых исследований. Самара: Изд-во «Самарский ун-т». 119 с.
- Насимович А.А. 1985. Енотовидная собака // Песец, лисица, енотовидная собака. М.: Наука. С. 116-159.
- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 6. С. 808-817.
- Наумов Н.П. 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Вопр. териол. Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 93-110.
- Новиков Г.А. 1981. Жизнь на снегу и под снегом. (Серия «Жизнь наших птиц и зверей»). Л.: Изд-во ЛГУ. Вып. 3. 92 с.
- Темброк Г.К. 1977. Коммуникация у млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 255-278.
- Фокина М.Е. 2006. Коммуникативное поведение лисицы обыкновенной и енотовидной собаки на территории национального парка «Самарская Лука» // Вест. СамГУ. Естественнонаучная серия. № 6/1 (46). С. 274-279.

ОСВОЕНИЕ НОВОЙ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ ЕНОТОВИДНОЙ СОБАКОЙ (*NYCTEREUTES PROCYONOIDES*) И ИЗМЕНЕНИЕ ЗНАЧИМОСТИ ОБЪЕКТОВ КОММУНИКАТИВНОГО ХАРАКТЕРА С 1995 ПО 2012 ГГ. НА ПРИМЕРЕ МОРДОВИНСКОЙ ПОЙМЫ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «САМАРСКАЯ ЛУКА»

Е.С. Камалова, М.Е. Фокина

Самарский государственный университет, г. Самара

EkaKam@yandex.ru, mariyafok@mail.ru

Согласно теории сигнального биологического поля, предложенной Н.П. Наумовым (1973, 1977), в среде пролегают каналы передачи информации и накапливаются вносимые организмами изменения, которые принимают на себя функцию аппарата памяти и управления в надорганизменных системах. Животное в ходе своей естественной жизнедеятельности изменяет среду своего обитания. Информация, накапливающаяся в среде, используется последующими поколениями (Наумов и др., 1981). Внешняя среда, таким образом, выполняет функцию накопления информации о жизнедеятельности животных и функцию хранения информации в течение длительного времени. Информация подобного рода воспринимается другими животными как характеристика среды обитания и как коммуникативная информация (Владимирова, 2002). Этот способ передачи биологической информации универсален и по своему значению равен кодированию информации в гено типе и воспитанию потомства родителями у высших животных (Наумов, 1977). Негенетические информационные процессы в популяции реализуются в форме поведенческих взаимодействий между особями и между их группировками (Панов, 1983).

Характерной особенностью внутривидовых каналов связи является возникновение более или менее постоянной сети своеобразных «опорных пунктов» сигнализации, где постоянно происходит обмен текущей информацией и регулирование «пограничных» отношений между особями и семьями. Эту функцию могут выполнять как химические, так и визуальные сигналы-метки (Наумов, 1974). В популяционных группах коммуникация направлена на репродукцию индивидуально полученной информации и создание фонда популяционной памяти, с передачей индивидуального опыта особи (Темброк, 1977). Особое значение придается так называемым «долгоживущим сигналам», с помощью которых опыт предшествующих поколений передается последующим. К таким сигналам относятся норы, тропы, скопления помета, запаховые и визуальные метки. Накапливаясь в среде, такие сигналы образуют «матрицу стабильных элементов» (Наумов и др., 1981).

Енотовидная собака является сравнительно недавно расселившимся в пределах национального парка «Самарская Лука» видом хищных млекопи-

тающих, который успешно акклиматизировался и в настоящий момент продолжает расширять область обитания. Енотовидная собака была завезена в Куйбышевскую область (ныне – Самарскую) в 30-х годах прошлого столетия. По литературным данным, зверьки погибли (Фоканов, 1954; Шапошников, 1977; Виноградов, 1999). После второго выпуска в 1955 г., более удачного, произошло расселение животных. Однако никаких данных об их дальнейшей судьбе нет. С конца 80-х гг. прошлого века в отчётах охотхозяйств стала появляться информация о единичных встречах енотовидной собаки (Горелов, 1991; Вехник, 2000). В материалах Жигулевского государственного заповедника им. И.И. Спрыгина имеются данные о визуальных наблюдениях за отдельными особями енотовидной собаки лишь с 1999 г. Енотовидная собака была впервые зарегистрирована на территории государственного природного национального парка «Самарская Лука». В настоящее время её можно встретить в северных, северо-западных и западных районах Самарской области. Наиболее широко она распространена в районе Васильевских островов, в национальном парке «Самарская Лука», включая окрестности с. Рождествено (Фокина, Камалова, 2009).

Полевые исследования проводились методом зимних троплений на следов животных с акцентом на выявление объектов коммуникативного и маркировочного значения в снежный период года на территории Мордовинской поймы и в окрестностях села Малая Рязань с 1995 по 2003 гг. и с 2009 по 2012 гг.

В ходе исследований было отмечено, что с освоением среды обитания связано появление новых объектов коммуникативного значения. В первые годы были найдены норы: старые норы барсуков, используемые енотовидной собакой (рис. 1), дневные убежища – полости под корнями де-



Рис. 1. Нора енотовидной собаки.

ревьев и кустами (рис. 2); менее устойчивые во времени сигналы – покопки, следы охоты, одиночные следы, экскременты.

Для популяции енотовидной собаки в условиях Мордовинской поймы национального парка «Самарская Лука» характерно большое количество реагирований на следы особей своего вида, одиночные следы. В снежный период года в связи с трудностью передвижения по глубокому снегу животные предпочитали перемещаться по уже проложенным другими особями тропам, а также пользовались дорожками человека, следами снегохода, лыжнёй, проявляя меньше пассивно-оборонительных и больше исследовательских реакций. По мнению Г.А. Новикова (1981), широкое использование для передвижения старых следов, которые образуют систему троп, способствует экономии сил зверей. Спустя почти 20 лет с начала освоения среды енотовидной собакой, появились общие тропы и маркировочные пункты (рис. 3). На территории Самарской Луки это, чаще всего, дерево или высокий пенёк с большим количеством меток вокруг. Поэтому в дальнейшем мы применяем название «сигнальный столб». В среде стали формироваться новые «долгоживущие» объекты, принимающие на себя функцию популяционной памяти по теории Н.П. Наумова.

Зимой 2010 г. было замечено игровое поведение и найдены следы лёжки группы особей на открытом пространстве и рядом со входом в убежище (рис. 4). В 2011 г. на территории Мордовинской поймы была впервые обнаружена «уборная» енотовидной собаки, которая представляла собой небольшое углубление в микрорельефе, наполненное фекалиями, распо-



Рис. 2. Временное (дневное) убежище енотовидной собаки.

лагавшаяся около берега на льду протоки недалеко от общего логова к северо-западу от села Мордово и, очевидно, использовалась только в данную зиму.



Рис. 3. Маркировочный пункт енотовидной собаки.



Рис. 4. Место лёжки нескольких особей енотовидной собаки.

Таким образом, за последние годы на территории Мордовинской поймы стали отмечаться объекты коммуникативного значения, которые сохраняются во времени и используются енотовидной собакой. Животные постоянно пополняют популяционную память информацией, вовлекая при этом в свою деятельность новые объекты. Можно говорить о том, что енотовидная собака за последние десятилетия в достаточной мере освоила новую территорию, а в среде появилась система троп и объектов совместного использования животными.

Литература

- Вехник В.П. 2000. Критические замечания к фауно-таксономическому составу млекопитающих Самарской Луки // Биологическое разнообразие заповедных территорий: оценка, охрана, мониторинг: Сб. науч. тр. / Жигулев. гос. заповед. им. И.И. Спрыгина. Самара. С. 310-317.
- Виноградов А.В. 1999. Интродукция // Самарская Лука на пороге третьего тысячелетия. Мат-лы к докладу «Состояние природного и культурного наследия Самарской Луки». Тольятти: ИЭВБ РАН, ОСНП «Парквей». 298 с.
- Владимирова Э.Д. 2002. Коммуникативная составляющая информационных сигнальных полей лисицы // Вест. СамГУ. Естественнонаучная серия. Самара: СамГУ. № 4 (26). С. 145-156.
- Горелов М.С. 1991. Обзор териофауны Правобережья и Самарского Заволжья и некоторые особенности ее формирования // Самарская Лука: Бюлл. Самара. № 1. С. 63-78.
- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 6. С. 808-817.
- Наумов Н.П. 1974. Сигнализация, сигнальные биологические поля и их значение в жизни млекопитающих // Первый междунар. конгр. по млекопит. Реф. докл. М. Т. 2. С. 62-64.
- Наумов Н.П. 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Вопр. териол. Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 93-110.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсянников Н.Г., Попов С.В., Смирнов В.М. 1981. Социальное поведение песца на острове Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности // Вопр. териол. Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. С. 31-75.
- Новиков Г.А. 1981. Жизнь на снегу и под снегом. (Серия «Жизнь наших птиц и зверей»). Л.: Изд-во ЛГУ. Вып. 3. 92 с.
- Панов Н.Е. 1983. Новые тенденции в изучении коммуникации животных // Поведение животных в сообществах. М.: Наука. Т. 2. С. 6-8.
- Темброк Г.К. 1977. Коммуникация у млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 255-278.
- Шапошников В.М. 1977. Реконструкция фауны промысловых животных в лесных биогеоценозах в пределах степной и лесостепной зон Куйбышевской области // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: КГУ. С. 86-91.
- Фоканов В.А. 1954. Млекопитающие южной части долины р. Урала // Тр. Зоол. ин-та М.-Л.: Т. XVI. С. 117-137.
- Фокина М.Е., Камалова Е.С. 2009. Анализ распространения енотовидной собаки в пойменной части национального парка «Самарская Лука» // Матер. научн. чтений, посв. 80-летию со дня рожд. проф. А.П. Крапивного. Харьков. С. 53-57.

ПОВЕДЕНИЕ МЕДВЕЖАТ ГИМАЛАЙСКОГО МЕДВЕДЯ (*URSUS THIBETANUS*) ПРИ ВСТРЕЧЕ СЛЕДОВ СОРОДИЧЕЙ

С.А. Колчин

Биологическая станция изучения и реабилитации хищных млекопитающих
«Сихотэ-Алинь», г. Хабаровск
abbears@gmail.com

Гималайский медведь *Ursus thibetanus* ведёт одиночный и одиночно-семейный образ жизни. Участки обитания широко перекрываются у особей разного пола и возраста. Внутривидовые контакты осуществляются преимущественно опосредованным путём через анализ ольфакторной информации на следах медведя-соседа, или по так называемому типу обратной связи (Шилов, 1977). Несмотря на преобладание в комплексе внутривидовых отношений элементов толерантности и исключительную редкость территориальных конфликтов (Колчин, 2011), ограничение прямых встреч и дистантная коммуникация у гималайского медведя, как и у бурого *U. arctos* (Пажетнов, 1990), биологически оправданны. Особая нетерпимость и агрессия в отношении других особей свойственна взрослым медведям-самцам в период гона. При этом наиболее уязвимой возрастной категорией выступают молодые особи (Пажетнов, 1991). В период гона медведицы, имеющие медвежат-сеголеток, обитают на участках, где вероятность встречи медведя-самца минимальна (Пажетнов, 1990; Ebensperger, 1998). Детская смертность из-за нападения конспецификов (преимущественно, взрослых самцов) широко известна у бурого (Swenson et al., 2001; McLellan, 2005; Bellemain et al., 2006 и др.) и в меньшей степени – у американского чёрного *Ursus americanus* медведей (LeCount, 1987). И только отдельные подобные факты, выявленные как в условиях неволи, так и в природе, приводятся для гималайского медведя (Юдин, 2006; Skripova, 2009). Таким образом, отсутствуют убедительные основания, чтобы утверждать, что инфантицид у данного вида выступает существенным фактором смертности медвежат. В свете изложенного вызывает особый интерес процесс становления социального поведения у медвежат в окружении взрослых сородичей

Материал и методы. В 2009–2010 гг. в Центральном Сихотэ-Алине (западный макросклон, бассейн р. Дурмин) изучались этапы формирования поведения и адаптации к жизни в природе у трёх медвежат гималайского медведя с возраста 2.5 до 20 мес. из двух выводков (♂; ♂♀), осиротевших после охоты на берлоге. Взаимодействия с детёнышами и их содержание осуществляли согласно методике В.С. Пажетнова с соавторами (1999) для последующего выпуска в природу. В апреле с первым выходом в лес медвежата запечатлели человека в качестве стимул-объекта и в течение всего периода наблюдений проявляли реакцию следования на ежед-

невных экскурсиях, продолжительностью 5–9 ч. Остальное время детёныши проводили в клетке, установленной в лесу в 1 км от стационара. Во время прогулок были выявлены особенности реакции детёнышей на следы жизнедеятельности ($n = 237$) и непосредственные встречи ($n = 7$) других медведей. В сравнительном аспекте проанализированы отдельные факты, выявленные в 2012 г. при реабилитации смешанной группы медвежат-сирот гималайского ($\sigma^7\sigma^7$; $\sigma^7\sigma^7$) и бурого (σ^7 ; $\sigma^7\sigma^7$) медведей.

Результаты и обсуждение. В процессе наблюдений за поведением медвежат при обнаружении следов и встрече сородичей условно выделено 5 уровней беспокойства детёнышей: 0) отсутствие беспокойства: слабая заинтересованность, обычное поведение; 1) низкий уровень: осторожное исследование стимула без вокализаций; 2) средний уровень: осторожное исследование стимула, сопровождаемое негромкими гортанными щелчками, фырканьем и сопением; 3) высокий уровень: ориентировочные стойки на задних ногах, влезание на дерево и быстрый спуск или затаивание в кроне, демонстрация привязанности к собратьям (сближение, обнюхивание и облизывание морды) или человеку (уменьшение дистанции следования, прижимание к ногам), интенсивная вокализация; 4) очень высокий уровень: подъём на дерево с затаиванием (от 5 мин до 1 ч и более), состояние стресса с торможением двигательных актов и вокализаций, либо интенсивная вокализация.

Отдельные встречи свежих следов медведей, как и тигра *Panthera tigris*, вызывали проявление у доминирующего медвежонка-самца выраженных в различной степени элементов утрированной походки, описанной у отдельных представителей Mammalia в контексте агрессивного-наступательного поведения (Gentry, 1970; Mech, 1970; Гольцман и др., 1977 и др.). При каждом своём шаге на фиксированных ногах медвежонка с большой амплитудой переносил вес тела с ноги на ногу, несколько покачиваясь при этом. Проявление данного поведения, вероятно, имеет амбивалентную основу, мотивируясь чувством страха и скрытой агрессии. Несомненно, оно имеет филогенетическую связь с актом нанесения следовой метки, типичным для бурого медведя (Пажетнов, 1979).

Стрессовые ситуации, связанные с недавним или непосредственным присутствием сородичей, провоцировали смещённую активность медвежат – проявление элементов пищевого, игрового и полового поведения.

Реакция на неопасные стимулы. Встречи медвежатами следов других медведей сопровождаются прихватыванием губами, орошением дыхания и касанием языка субстрата с запахами сородича, что имеет общее сходство с флеменом кошачьих и копытных (Leyhausen, 1979). При этом особое внимание детёныши уделяют не грунту, с которым медведь соприкасался подошвами лап, а задетой зверем растительности. Бурый медведь демонстрирует аналогичное поведение (Пажетнов, 1979; наши наблюдения).

Экскременты медведей исследуются медвежатами при помощи обоняния. Доминирующий в группе медвежат самец в мае–начале июня (возраст 5 мес.) потирался ($n = 5$) об экскременты сородичей шеей, щеками и спиной, проявляя торговую реакцию (Корыгин, 1979), не проявляя при этом беспокойства. Данная реакция исчезла у медвежонка к середине июня с началом инстинктивного проявления сеголетками ярко выраженной реакции страха на недавнее присутствие сородичей. Вместе с утрированной походкой, потирание об экскременты медведей в данном случае можно рассматривать как раннее проявление признаков особи-доминанта. Торговая реакция на отдельные экскременты взрослых медведей и их лёжки была отмечена и у медвежат бурого медведя.

В опосредованной коммуникации гималайского медведя с тигром и бурым медведем важную роль выполняют сигнальные деревья, расположенные на общих тропах (Колчин, Сутырина, 2012). О ствол такого дерева гималайские медведи потираются различными участками тела. Данное поведение проявляется у медвежат на первом году жизни. При этом торговая реакция может временно замещать беспокойство, вызванное запахами хищников, прежде всего – тигра.

В отдельных случаях страх медвежат провоцировали объекты с концентрацией запахов сородичей, например, места длительных лёжек или многодневные кормовые площадки. Установлен факт проявления страха медвежатами-сеголетками при встрече разорённого неделю назад медведем-самцом гнезда ос в стволе дерева.

Реакция на следы и встречи с медведями в период гона. В июне в возрасте 5–5.5 мес. у медвежат проявилась ярко выраженная реакция страха на свежие следы и встречу с взрослым медведем-самцом (уровень беспокойства 3–4), вызывавшая торможение их пищевого и игрового поведения. После встречи следа медвежата пребывали в состоянии постоянного ожидания возможного появления зверя. Любой подозрительный звук в лесу провоцировал очередной всплеск страха. Беспокойство медвежат снижалось по мере привыкания к запаху медведя, но полностью исчезало только при удалении от следа. Поведение медвежат-лончаков (возраст 17–19 мес.) было более спокойным (уровень беспокойства ≤ 3), ярче проявлялась исследовательская реакция. При встрече с медведем детёныши активно покидали место встречи следом за наблюдателем, а при остановке наблюдателя влезали на дерево. Медвежата-сеголетки бурого медведя при встрече взрослых медведей ($n = 2$) и их следов, как летом, так и осенью, не проявляли сильного беспокойства (≤ 3). У детёнышей данного вида ярко выраженная реакция страха на свежие следы медведя-самца в период гона проявляется на втором году жизни (Пажетнов, 1990).

Реакция на свежие следы и встречи с медведями вне периода гона. В августе медвежата-сеголетки (возраст 7 мес.) ежедневно кормились в массиве черёмухи Маака, где присутствовали другие медведи. Следы медведя-сам-

ца, давностью около одного часа, не вызывали сильного беспокойства. Исследовательская реакция сменялась обычным поведением с сохранением повышенной бдительности. Было обычным питание медвежат на черёмухах, покинутых взрослым зверем. Более свежий след вызывал страх с кратковременной реакцией его избегания и особой настороженностью. Медвежата чутко реагировали на перемещение собратьев и наблюдателя (держались группой) и могли испугаться неожиданного появления друг друга.

В период кормления на деревьях коммуникацию и стратегию пространственного размещения определяют не только ольфакторные, но и акустические сигналы. Треск ломаемых ветвей сигнализирует о местонахождении особи и не вызывает излишнего беспокойства у других медведей. Медведь-самец и медвежата могли питаться плодами черёмухи на расстоянии 80–100 м. Детёныши вели себя шумно, устраивая стычки из-за пищи. Медведь слышал их голоса, но лишь один раз подошёл к ним, что вызвало высшую степень страха: только спустя 6 минут после удаления зверя медвежата приступили к исследованию его следов, сохраняя сильное беспокойство. Встречи с семейными группами ($n = 2$) вызывали возбуждение и лёгкий страх (уровень беспокойства = 2) с немедленным исследованием следов животных после их ухода и возобновлением обычной деятельности.

Таким образом, к основным факторам, определяющим поведение медвежат при контакте со следами сородичей, относятся: 1) половозрастной статус и гормональный фон медведя; 2) свежесть следа; 3) возраст медвежата. Выделено 3 основных варианта поведенческих реакций медвежат на присутствие другого медведя: 1) след давностью более 2 ч – активное исследование без проявления страха, возможно питание на следах медведя; 2) след давностью менее 1 ч, комплекс старых (несколько дней) следов с концентрацией запаха (например, лёжка) – кратковременная реакция избегания, исследование, продолжение жизнедеятельности с сохранением возбуждения и настороженности; 3) визуальная встреча с взрослым медведем, свежие следы медведя-самца в период гона – стресс и изменение в поведении: сплочение в группу, влезание на деревья или немедленный уход с места встречи.

Длительность исследования медвежатами-сеголетками следов медведей имела положительную корреляцию с уровнем беспокойства детёнышей. Объекты с запахом медведя-самца, представляющего наибольшую потенциальную опасность, медвежата обнюхивали дольше. Средние показатели сезонных уровней беспокойства медвежат первого и второго года жизни были максимальны в период гона (июнь–июль) (Колчин, 2011).

Начало проявления медвежатами страха к присутствию сородичей совпадает с формированием у детёнышей основ оборонительного поведения. К возрасту 7 мес. (август) защитные реакции детёнышей достигают определённого совершенства – медвежонок-сирота, выращенный в группе собратьев по специальной методике, способен самостоятельно жить в

природе (Пажетнов и др., 1999). Рассмотренные особенности реагирования детёнышей на присутствие других медведей имеют врождённую основу и выступают адаптацией к сохранению жизнеспособности в экстремальных ситуациях и полноценному освоению естественной среды. По аналогии с бурым медведем (Пажетнов, 1990) в основе распада семейной группы гималайского медведя лежит реакция страха медвежат к присутствию около медведицы взрослого медведя-самца в период гона, что подтверждается регистрацией одиноких медвежат-лончаков с июня–июля.

Литература

- Гольцман М.Е., Наумов Н.П., Никольский А.А., Овсяников Н.Г., Пасхина Н.М., Смирин В.М. 1977. Социальное поведение большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.) // Поведение млекопитающих. М.: Наука. С. 5-69.
- Колчин С.А. 2011. Поведение гималайского медведя (*Ursus thibetanus* Cuvier, 1823) на Сихотэ-Алине. Автореф. дис... канд. биол. наук. Владивосток. 22 с.
- Колчин С.А., Сутырина С.В. 2012. Сигнальные деревья и опосредованная коммуникация медведей (*Ursus arctos*, *Ursus thibetanus*) и тигра (*Panthera tigris*) на Сихотэ-Алине // Вестн. охотоведения. Т. 9. № 1. С. 5-16.
- Корытин С.А. 1979. Поведение и обоняние хищных зверей. М.: Изд-во Моск. ун-та. 224 с.
- Пажетнов В.С. 1979. Сигнальные метки в поведении бурых медведей (*Ursus arctos*) // Зоол. журн. Т. 58. Вып. 10. С. 1536-1542.
- Пажетнов В.С. 1990. Бурый медведь. М.: Агропромиздат. 215 с.
- Пажетнов В.С. 1991. Внутривидовые взаимоотношения у бурого медведя // Медведи СССР – состояние популяций. Ржев: Ржевская типография. С. 190-199.
- Пажетнов В.С., Пажетнов С.В., Пажетнова С.И. 1999. Методика выращивания медвежат-сирот для выпуска в дикую природу. Тверь: Изд-во А. Ушакова. 48 с.
- Шилов И.А. 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во Моск. ун-та. 261 с.
- Юдин В.Г. 2006. Разведение гималайского медведя // Медведи России и прилегающих стран: состояние популяций, система человек – медведи, эксплуатация, охрана, воспроизводство. Красногорск: Деловой мир. С. 158-163.
- Bellemain E., Swenson J., Taberlet P. 2006. Mating strategies in relation to sexually selected infanticide in a non-social carnivore: the brown bear // Ethology. V. 112. P. 238-246.
- Ebensperger L.A., 1998. Strategies and counterstrategies to infanticide in mammals // Biological Reviews. V. 73. P. 321-346.
- Genry R.L. 1970. Social behavior of the Steller sea lion. Ph.D. Thesis, Univ. Calif. Santa Cruz. 113 p.
- LeCount A.L. 1987. Causes of black bear cub mortality // Int. Conf. Bear Res. and Manage. V. 7. P. 75-82.
- Leyhausen P. 1979. Cat behavior: the predatory and social behavior of domestic and wild cats. New York: Garland STPM Press. 340 p.
- McLellan B.N. 2005. Sexually selected infanticide in grizzly bears: the effects of hunting on cub survival // Ursus. V. 16. № 2. P. 141-156.
- Mech L.D. 1970. The Wolf: The Ecology and Behavior of an Endangered Species. Natural History Press (Doubleday Publishing Co., N.Y.). 389 p.
- Kripova K.V. 2009. Fostering of bear cubs (*Ursus thibetanus*) for release in nature // International Symposium on Conservation of Asiatic Black Bear. November 17–21. Taipei, Taiwan. P. 124-127.
- Swenson J.E. Sandegren F., Brunberg S. and Segerström P., 2001. Factors associated with loss of brown bear cubs in Sweden // Ursus. V. 12. P. 69-80.

ДИНАМИКА ИЗМЕНЕНИЯ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ ЕНОТОВИДНОЙ СОБАКИ (*NYCTEREUTES PROCYONOIDES* GRAY, 1834) НА ТЕРРИТОРИИ МОРДОВИНСКОЙ ПОЙМЫ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «САМАРСКАЯ ЛУКА» ЗА 2009-2012 ГГ.

В.В. Лапузина

*Самарский государственный университет, г. Самара
tori741@mail.ru*

Пищевое поведение енотовидной собаки изучалось на примере популяционных группировок, обитающих в пределах пойменных участков и проток в районе с. Мордово и с. Малая Рязань (Ставропольский район Самарской области, рис. 1).

При исследовании питания енотовидной собаки была использована методика тропления зимних наследов, созданная на основе теории сигнальных биологических полей, разработанной Н.П. Наумовым (Наумов, 1973), дополненной Д.П. Мозговым.

Для расчетов при анализе пищевого поведения особей енотовидной собаки нами применялись три параметра информационно-знакового поля:

- 1) величина – количество различных объектов и событий среды, носителей информации, вызвавших реакцию животного;
- 2) анизотропность – показатель, степени предпочтения отдельных сигналов среды, количественно выражается числом повторных реагирований на сходные объекты среды;

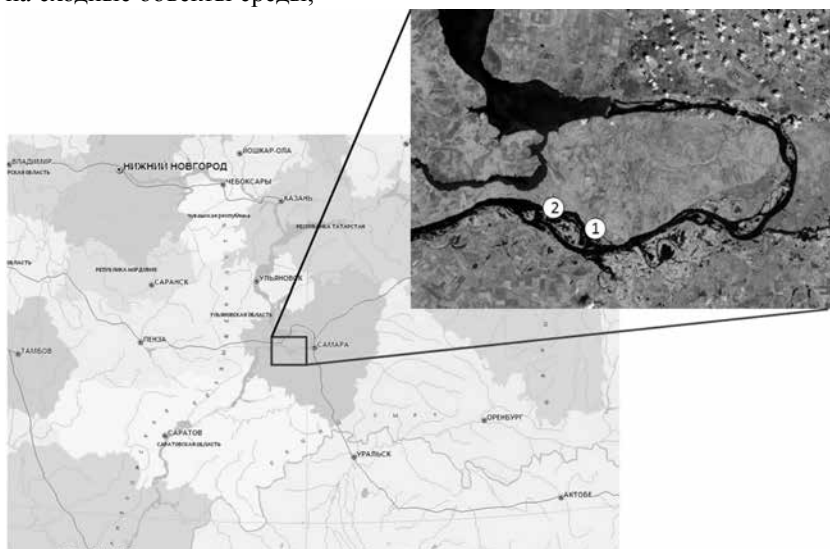


Рис. 1. Район проведения исследований - окрестности с. Мордово (1) и с. Малая Рязань (2).

3) напряженность информационного поля, которая описывается числом элементарных двигательных реакций, соответствующих определенному типу поведения (Мозговой и др., 1998).

Данная методика успешно применялась М.Е. Фокиной при троплении енотовидной собаки в Самарской области (Фокина, 2007).

Массовый выход енотовидных собак из зимнего сна был зафиксирован нами в 2009 г. 15 февраля, в 2010 г. – 7 февраля, в 2011 г. – 26 февраля, в 2012 г. – 22 февраля.

Объекты, вызывавшие пищевые и поисково-пищевые реакции в ходе анализа троплений 2009–2012 гг., составили в среднем 43% от общего числа выявленных объектов, 29% по анизотропности (от общего числа реагирований) и 34% по напряженности (от общего числа реакций). Средняя напряженность в 2009–2011 гг. составляет 25–33% от общего количества всех элементарных двигательных актов енотовидной собаки, однако значения этого параметра резко возрастают до 46 % в 2012 г.

Мы сравнили число объектов, на которые енотовидная собака проявляла пищевые реагирования, по параметру анизотропность. На рис. 2. отражено соотношение количества пищевых реагирований на выявленные нами объекты за 4 года троплений.

В 2009 г. наибольшее количество реагирований было связано с местами обитания мышевидных грызунов (на куртины сухой травы – 39 реагирований, на следы мышевидных грызунов на снегу – 13). Часто

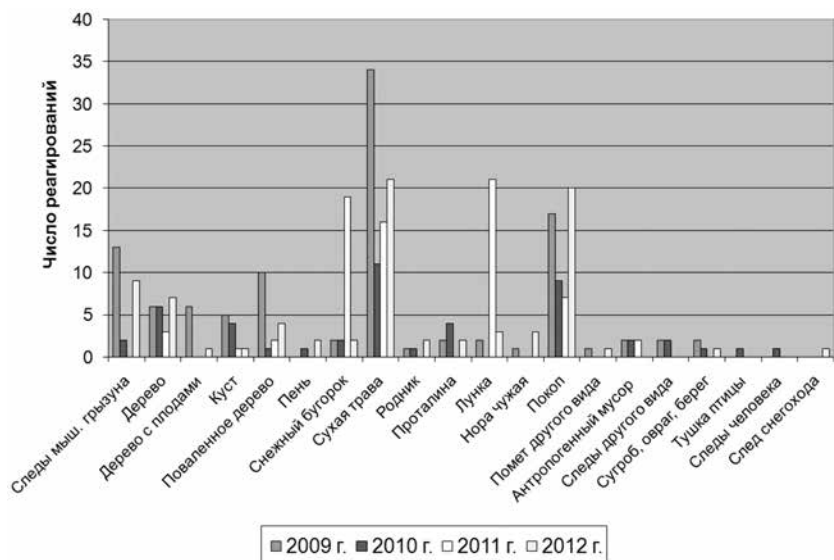


Рис. 2. Соотношение показателей анизотропности для объектов пищевого значения у енотовидной собаки за 2009–2012 гг.

встречались покопки, оставленные енотовидными собаками (17 реагирований).

В 2010 г. также были наиболее распространены реагирования на куртины сухой травы (11 реагирований), корни деревьев (6 реагирований), следы мышкований (9 реагирований). Для утоления жажды енотовидные собаки использовали естественные источники (родники и проталины), а также в этом году нами не были зафиксированы реакции на лунки рыбаков.

В 2011 г. количество реагирований енотовидных собак на места возможного обитания мышевидных грызунов невелико (16 реагирований на куртины сухой травы). Полностью отсутствуют реакции на следы мышевидных грызунов и, напротив, значительно увеличивается число реагирований на лунки рыбаков и снежные бугорки (21 и 19 соответственно). Это соотносится с недостатком естественного корма из-за депрессии численности мышевидных грызунов, и поиском пищи рядом с жилищами и местами пребывания человека (рис. 3).

В 2012 г. мы отмечаем возрастание значений анизотропности для тех объектов, которые связаны с местами потенциального нахождения мышевидных грызунов. Наибольшее число реагирований отмечается для куртин сухой травы, следов мышкований и следов грызунов на снегу (21, 20 и 9 соответственно). Это связано в первую очередь с тем, что численность мышевидных грызунов в Самарской области значительно возросла в 2012 г. по сравнению с 2011 г.

Нами отмечено снижение числа реагирований на лунки рыбаков, снежные бугорки в этом году, и совсем не зафиксированы реакции на антропогенные компоненты. Это можно объяснить наличием достаточной и доступной пищи в виде мышевидных грызунов, вследствие чего енотовидные собаки совершали лишь редкие подходы к лункам рыбаков.

Таким образом, наибольшее число реагирований за все 4 года исследований при высокой и средней численности мышевидных грызунов стабильно отмечается на куртины сухой травы, обнаруживаются следы покопок, а также реакции на поваленные стволы, кусты, ветки и сами следы мышевидных грызунов. При депрессии численности последних енотовид-

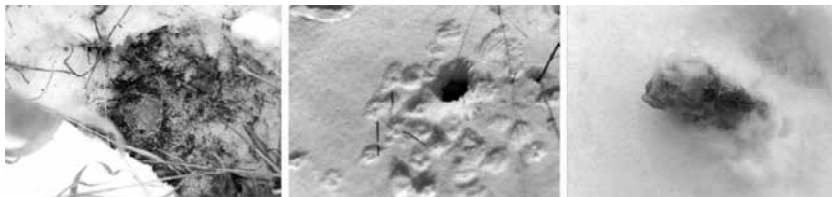


Рис. 3. Следы поедания енотовидной собакой пищевых отходов, которые были оставлены человеком (справа налево: яйцо, хлеб и кость), отмеченные при троплениях в годы с низкой численностью мышевидных грызунов.

ная собака активнее начинает искать пищу в местах пребывания человека, чаще подходит к лункам в поисках пищевых остатков и использует в пищу растительные корма. Отмечено, что у одних травянистых растений енотовидная собака поедает почти все их части, у других, главным образом, – ягоды и семена (Насимович и др., 1985).

При обработке материалов троплений енотовидной собаки было выявлено, что все зафиксированные тропы этого хищника делятся на три большие группы в зависимости по протяженности: длиной до 100 м, 100–300 м, более 300 м. Для более детального анализа мы рассмотрели особенности пищевого поведения в каждой из групп троп. Результаты отражены на рис 4.

Обнаружено, что в 2009 г. енотовидная собака активнее всего реагирует на объекты на тропях длиной 100–300 м, а наименее активно – на тропях длиной до 100 м. Это, видимо, обуславливается тем, что во время поисков пищи енотовидной собаке приходится передвигаться на достаточно большие расстояния. Однако при изобилии пищи у животных нет необходимости уходить в ее поисках слишком далеко, поэтому четко прослеживается снижение числа реагирований с увеличением расстояния на тропях длиной свыше 300 м.

В 2010 г. мы отмечали большую глубину снежного покрова. Соответственно, животные стремились не отходить далеко от логова, и мы наблюдали при троплениях много реагирований на тропях протяженностью до 100 м. Однако количество пищевых ресурсов для особей не всегда было

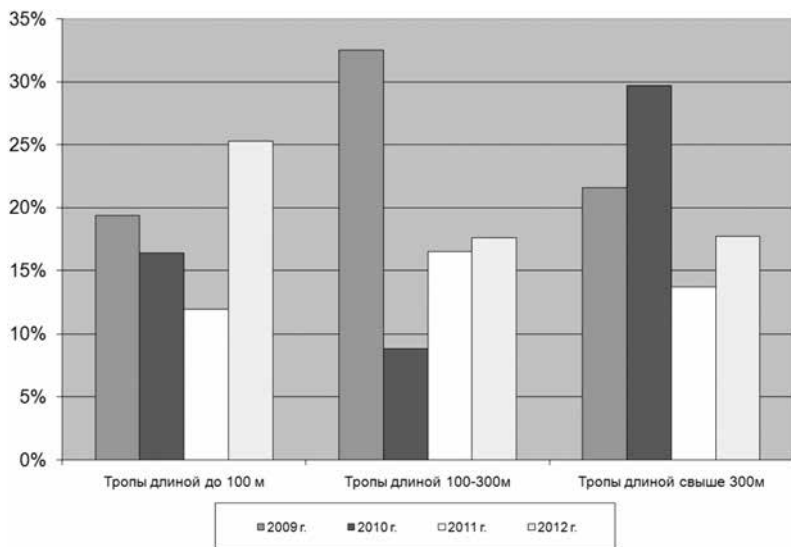


Рис. 4. Сравнительное количество реакций енотовидной собаки на объекты пищевого значения на дистанциях разной протяженности (в %).

достаточным, и при явном снижении числа мышевидных грызунов хищники были вынуждены передвигаться на более далекие расстояния для обеспечения себя пищей, и самыми продуктивными за этот год оказались тропы длиной более 300 м.

Длина суточного хода енотовидной собаки увеличивается в малокормные годы. Так, в Псковской области в конце октября – начале ноября 1975 г., отличавшегося крайне низкой численностью полевок и лягушек, енотовидных собак встречали в 5–6 км от мест, где они постоянно обитали. Между тем, в предыдущие годы в те же сроки, но при обилии корма, хищники встречались уже в 1–3 км от жилищ (Данилов и др., 1979).

Глубокий и рыхлый снег является механическим препятствием, затрудняющим передвижение животных (Формозов, 1990). В 2010 г. при глубине снежного покрова в 70–100 см енотовидные собаки предпочитали перемещаться по утоптаным общим тропам, по следам людей, дорожкам снегоходов и часто выходили на лед в протоках, выбирая места, где снега меньше или снежный покров более плотный.

В 2011 г. на Самарской Луке нами также наблюдалась схожая картина, обусловленная доступностью кормов. Общее снижение числа реагирующих у зверьков в этот год связано также с депрессией численности мышевидных грызунов. Эта добыча требует от енотовидной собаки определенной сноровки при ее поимке. В этом случае возрастает анизотропность, так как хищник часто делает множество повторных попыток до того, как жертва будет поймана или же охота будет завершена неудачным образом (рис. 5).

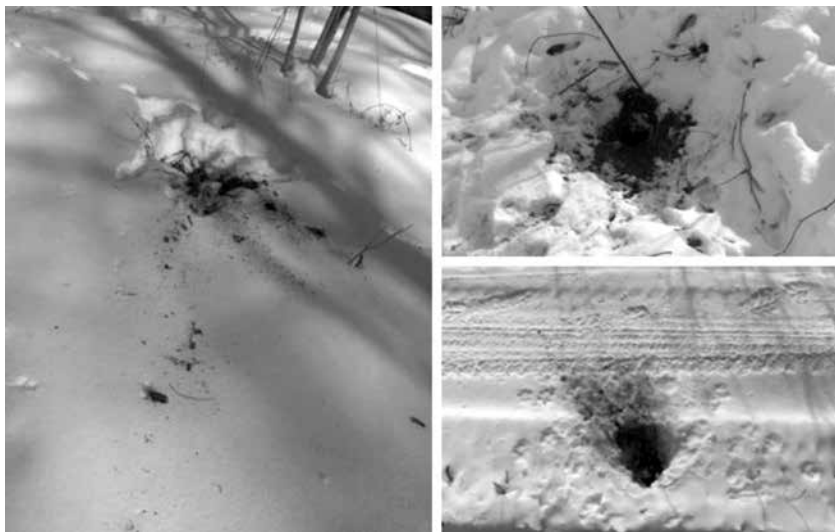


Рис. 5. Следы покопок енотовидной собаки, для которых отмечается большое количество двигательных реакций, т.е. высокие показатели анизотропности.

В ситуации, когда енотовидная собака переходит на другую пищу, ей не приходится столь активно охотиться, и показатели анизотропности, то есть повторных реагирований, существенно снижаются. И хотя величина снежного покрова в 2011 г. также была достаточно большой, нами была отмечена наибольшая продуктивность добычи пищи енотовидной собакой на тропах протяженностью 100–300 м.

В 2012 г. на тропах длиной до 100 м наблюдается количество реагирований, соотносимое с таковыми в 2009 г. Большую двигательную активность енотовидных собак на коротких дистанциях можно связать с тем, что при основном источнике пищи в виде мышевидных грызунов наблюдается значительное количество элементарных двигательных реакций при охоте и попытках преследования добычи. Так как численность мышевидных грызунов в этом году возросла в пять раз по сравнению с предыдущим, то для хищников нет нужды передвигаться на большие расстояния в поисках пищи (отмечается наличие достаточного количества корма в виде мышевидных грызунов в 2012 г.). Этим можно объяснить снижение анизотропности на тропах длиной более 100 м. На более коротких тропах преобладает поведение, связанное с коммуникативной составляющей и маркировочное поведение.

Таким образом, наиболее продуктивными оказались тропы длиной 100-300 и свыше 300 м. На них преобладало поисково-пищевое и пищевое поведение. На длинных тропах животные совершали также обход территории и переходы к дневным убежищам.

Литература

- Данилов П.И., Русаков О.С., Туманов И.Л. 1979. Хищные звери Северо-Запада СССР. Л.: 164 с.
- Мозговой Д.П., Розенберг Г.С., Владимирова Э.Д. 1998. Информационные поля и поведение млекопитающих: Уч. пособ. Самара: Самарский ун-т. 92 с.
- Насимович А.А., Исаков Ю.А. 1985. Песец, лисица, енотовидная собака. М.: Наука. 159 с.
- Наумов Н.П. 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи соврем. териологии. М.: Наука. С. 93-108.
- Фокина М.Е. 2007. Анализ адаптивных реакций лисицы обыкновенной и енотовидной собаки на сигналы антропогенного происхождения // Самарская Лука: Бюлл. Самара. № 19. Т. 3 (21). С. 559-567.
- Формозов А.Н. 1990. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ. 287 с.

СПЕЦИФИКА БИОЛОГИЧЕСКОГО СИГНАЛЬНОГО ПОЛЯ ЛАСТОНОГИХ

Т.Ю. Лисицына

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва
listyur@gmail.com

Николай Павлович Наумов (1971) рассматривал биологическое сигнальное поле как «совокупность оптических, акустических и иных физических и химических явлений, своим возникновением связанных с обитающими в данном месте организмами; они определённым образом сочетаются во времени и в пространстве и имеют биологическое (сигнальное) значение, т. е. несут определённую информацию» (Наумов, 1971). Следы жизнедеятельности, которые передаются из поколения в поколение, Н.П. Наумов называл «долгоживущими сигналами». Он считал их средством, с помощью которого новым поколениям животных передаётся опыт предшествующих поколений. Таким образом, сигнальные поля служат связью между разными генерациями (Наумов, 1973).

Идеи концепции биологического сигнального поля хорошо проявляются у ластоногих, размножающихся на суше. К ним относятся в основном, представители подсемейства ушастых тюленей (Otariidae). Сюда входят также несколько видов эгиалоидных (сушелюбивых) настоящих тюленей (Phocidae). Прежде всего, это северный (*Mirounga angustirostris*) и южный (*M. leonina*) морские слоны (близкие по репродуктивной биологии к ушастым тюленям) и, в меньшей степени, тюлень монах (*Monachus monachus*), серый тюлень (*Halichoerus grypis*) и антур (*Phoca vitulina stejnegeri*).

Годовой жизненный цикл ластоногих сочетает в себе обитание в водной среде (питание, миграции) и размножение и линька на твёрдом субстрате (побережья островов или лёд). У большинства видов при этом кардинально изменяется как социальная структура популяции (часть года – крупные скопления на берегу, остальное время – дисперсия мелкими группами в океане), так и тактика взаимодействия с различной окружающей средой. Для ориентации в воздушной среде (на залёжках) они используют в основном обоняние, зрение и слух. В водной среде обоняние замещается вкусовыми ощущениями, усиливается роль слуха, снижается зрительная рецепция, вероятно, подключается тактильное ощущение скорости и направления течений, давления воды, её температуры и т.п.

Ластоногие, репродуктивный и линный сезоны которых проходит на суше, образуют крупные и плотные скопления на побережьях островов. Постоянные репродуктивные территории посещаются ими из года в год на протяжении многих сотен лет. Субстрат лежбища в период обитания ластоногих пропитывается выделениями животных, секретом кожных

желез и др. Этот запаховый фон внимательно отслеживается возвращающимися из моря тюленями, с первых шагов выхода на лежбище и при всех передвижениях по нему. Даже после длительного зимнего отсутствия ластоногих, когда территория лежбища заливается штормами, обмерзает и не пополняется запахами животных, незначительные следы запахов, видимо, сохраняются. Об этом свидетельствует поведение первых появляющихся после зимовки животных (половозрелых самцов), которые, тщательно принюхиваясь, неуверенно и постепенно выходят на традиционное лежбище, однако остаются на нём. Следы жизнедеятельности являющиеся в данном случае действительно «долгоживущими сигналами».

Специфика формирования и поддержания биологического сигнального поля ластоногих, размножающихся и линяющих на наземных лежбищах (*Otaridae*), состоит в том, что оно насыщается информационными элементами лишь в сезон их временного обитания на суше, в репродуктивный и линный периоды. Существенную часть годового жизненного цикла в период миграций, кочевок и усиленного питания тюлени проводят в океане, причем некоторые виды в этот сезон не имеют связи с сушей. Зимой под влиянием осадков, низких температур, высокой влажности и т.д. биологическое сигнальное поле значительно разрушается. Однако следы прошлогоднего биологического сигнального поля всё же сохраняются. На старом лежбище остаются с прежних лет слабые запахи, отчасти сохраняются зрительные ориентиры. Лишь звуковые аттракторы (Гольцман, Крученкова, 1999) зимой практически отсутствуют.

Таким образом, только по возвращении после миграции на традиционное лежбище ластоногие восстанавливают прежнее биологическое сигнальное поле. Ведущая роль в реставрации сигнального поля принадлежит зрелым крупным самцам, которые являются лидерами заселения лежбища и возвращаются на него каждый год. Они приходят сюда на 1–2 недели раньше самок и молодых особей. Вероятно, несмотря на плохое зрение, животные ориентируются на очертания берегов, форму рельефа верхнего предела берегового склона, контрастно выделяющегося на фоне светлого неба (так видится побережье с моря). Помимо того, они, вероятно, воспринимают вкус смывов зоогенных ингредиентов с лежбища, хотя и значительно ослабленный за зиму. Выходя на лежбище, самцы ведут себя крайне осторожно, тщательно и многократно обнюхивают грунт, короткими переходами продвигаясь вглубь суши. Часами лежат неподвижно, невольно оставляя запаховый след.

Самки возвращаются на лежбище через неделю-две после самцов. Они уверенно выходят на сушу, ориентируясь, в том числе, и на звуки, зрительный образ и запах самцов. По мере заполнения лежбища самками, окончательно формируются территории самцов, и субстрат лежбища обильно обогащается запахами – продуктами обмена, секретом желез, родовыми отходами, трупами детенышей и пр. Этот интенсивный и специ-

фический для каждого лежбища запах сохраняется в памяти всех членов лежбищного стада, в том числе, новорожденных, которые всю последующую жизнь будут стремиться вернуться на место своего рождения. Кроме того, нарастает звуковой фон лежбища, слышимый за несколько километров и являющийся мощным аттрактором как для обитателей лежбища, так и для чужаков, других членов лежбищной консорции: птиц и хищников.

Новые лежбища ушастых тюленей закладывают молодые самцы. Этот процесс длится много лет. Сначала на новых, или давно покинутых животными участках побережья, складываются холостяковые залёжки неполовозрелых самцов. Спустя годы сюда начинают выходить самки. Обычно это молодые или по каким-то причинам вытесненные с репродуктивных лежбищ особи. Они регулярно залегают здесь вместе с взрослеющими самцами. Из года в год накапливаются и обогащаются запахи данного лежбища.

Поведение молодых самцов соответствует поведению секачей гаремного лежбища. Они занимают и охраняют от соперников участки территории, формируют гаремы и удерживают в них самок.

Через несколько лет появляются первые детёныши. С этого времени окончательно складывается биологическое сигнальное поле репродуктивного лежбища.

Попытка насильственного переселения беременных самок морских котиков с о. Тюлений на побережье о. Сахалин закончилась неудачей (Когай, 1971). Вероятно, в большой степени это произошло из-за отсутствия биологического сигнального поля репродуктивного лежбища.

Большинство видов настоящих тюленей не выходят на сушу. Они размножаются и линяют на льдах, а всё остальное время проводят в воде. Что в данном случае составляет структуру биологического сигнального поля остаётся недостаточно ясным. В воде, разыскивая акватории со льдами для размножения, они, видимо, ориентируются по градиенту солёности и температуре воды, направлению и скорости течений, близости побережья и т.п. Известно, что в воздушной среде у тюленей превосходное обоняние. Возвращаясь из моря, самка легко отыскивает на льду, среди трещин и ропаков свою детную залёжку. Мать хорошо опознает след своего детёныша. Однако, зрительные ориентиры на льдах, в связи с постоянными подвижками, крайне ненадёжны. Минимальный срок выкармливания детёныша составляет около недели. Но и за это незначительное время визуальная обстановка залёжки может значительно измениться, например, разделиться новой трещиной. В таких случаях ведущим элементом биологического сигнального поля становятся звуковые сигналы детёныша и запах щенка и родовой залёжки.

Моржи – социальные ластоногие, живущие исключительно в больших или меньших группах, которые перемещаются в воде или залегают и размножаются на льдах. В безлёдный период года они в процессе миграций

выходят на побережье и могут формировать крупные лежбища. Однако моржи не жестко привязаны к определённым участкам берега. Видимо, основным аттрактором для моржей служит образ сородичей. Их вид, запах и особенно звуки, которые слышны даже в густом тумане. Тем не менее, на береговых лежбищах моржей накапливаются определённые компоненты биологического сигнального поля, в частности, запахи. Это позволяет им более уверенно выходить на сушу, которой они, по возможности, избегают.

Литература

- Когай В.М. 1971. Некоторые наблюдения за поведением меченых щенков на о. Тюленьем. Изв. ТИНРО, 76. С.168-169.
- Гольцман М.Е., Крученкова Е.П. 1999. Аттракторы в социальном поведении // Шестой Съезд Териол. об-ва Тез. докл. (Москва, 13–16 апреля 1999 г.). М.: ИПЭЭ РАН. С. 61.
- Наумов Н.П. 1971. Уровни организации живой материи и популяционная биология // Журн. общ. биологии. Т. 32. № 6. С. 651-666.
- Наумов Н.П. 1973. Проблемы и задачи популяционной биологии // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука. С. 322-331.

РОЛЬ БИОЛОГИЧЕСКОГО СИГНАЛЬНОГО ПОЛЯ В ФОРМИРОВАНИИ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПОСЕЛЕНИЙ БЕЛОЙ СОВЫ (*NYCTEA SCANDIACA*)

И.Е. Менюшина, Н.Г. Овсянников

Государственный природный заповедник «Остров Врангеля»

V.N.ira@mail.ru

В настоящем сообщении обсуждается значение биологического сигнального поля белой совы в формировании ее репродуктивных поселений – в выборе района гнездования, гнездовых участков и места для гнезда, установлении границ охраняемых репродуктивных участков. Материалы, использованные в работе, собраны в ходе долговременного изучения биологии размножения и поведенческой экологии белой совы на о. Врангеля, проводившегося в 1990–1995 и 1998–2011 гг. (Менюшина, 2011).

В течение репродуктивного сезона белые совы территориальны. После окончания размножения птицы откочевывают с репродуктивных участков, постепенно перемещаясь южнее, в районы зимовок. При обилии леммингов в островной тундре некоторое количество сов остается зимовать в районах размножения, но большинство покидает их даже в годы высокой численности леммингов. Совы возвращаются на остров весной, начиная с марта–апреля. Первыми прилетают взрослые самцы. Некоторые совы сразу прибывают с материка на остров парами. Массовый прилет сов в районы размножения и распределение по участкам начинается в начале или в середине мая и его продолжительность варьирует от одной до трех недель. Продолжительность периода появления первых яиц в разные годы варьировала от 7 до 33 дней. Наиболее стабильным показателем были сроки появления яиц в первых кладках. В течение исследования, белые совы начинали откладку в период с 14 по 25 мая независимо от сроков снеготаяния и численности леммингов. Средняя дата появления первых яиц приходится на 17–18 мая и практически совпадает с началом наступления полярного дня на острове. Продолжительность общего периода откладки яиц зависит от условий сезона, в первую очередь от погодных условий и скорости снеготаяния. Этот период продолжается от одного до полутора месяцев. К откладке яиц 20% самок ($n = 291$) приступали до 20 мая. В первую пятидневку третьей декады мая начинали гнездиться 32% сов, а в последние дни мая еще 25%. Таким образом, во второй половине мая в 76.3% гнезд появлялись первые яйца. К 5 июня 91.8% сов приступали к гнездованию, хотя самые поздние даты начала откладки наблюдались вплоть до 21 июня. Появление кладок во второй половине июня было единичным, в большинстве случаев самки бросали такие поздние кладки. На всех фазах популяционного цикла более 90% сов выбирали место для гнезда, начинали откладку и насиживание яиц до освобождения тундры от снега. Около 76% размножающихся сов начи-

нали кладку в период, когда снеговой покров в тундре сохранялся почти в полном зимнем объеме.

Совы, которые приступали к размножению в период с 14 по 25 мая, в большинстве случаев начинали откладку яиц еще до начала снеготаяния в условиях минимальной доступности леммингов, при отрицательных температурах. Среди птиц этой категории достоверно ($p = 0.006$) преобладали совы старшей возрастной группы. Предположительно, к раннему размножению могут приступать лишь самки, которые достигли хорошей кондиции в течение зимовки. Стабильность сроков начала размножения сов, очевидно, связана с адаптацией к очень короткому арктическому лету. Период снеготаяния в тундре связан с переходом среднесуточных температур на положительные, появлением большого количества мест, пригодных для устройства гнезд и массовым выходом леммингов на поверхность снега и проталины.

Количество сов, прилетающих весной на остров, и плотность гнезд зависит от флуктуаций численности леммингов. На протяжении двух лемминговых циклов 1990–1995 и 1998–2004 гг. в размножении ежегодно принимали участие от 36% до 96% прилетевших на остров сов. Плотность гнезд (= гнездовая плотность) варьировала от 0.07 до 0.40 гнезд/км², плотность успешных гнезд – от 0.04 до 0.33 гн. км². Гнездовая плотность сов показала положительную зависимость от обилия леммингов как на модельном участке ($r = 0.637$; $p = 0.019$); так и в других районах острова ($r = 0.827$; $p = 0.000$). Максимальная плотность гнезд на модельном участке наблюдалась на следующий год после пика леммингов. При этом усиливалась внутривидовая конкуренция, происходило много территориальных конфликтов между размножающимися совами. Известен случай, когда одно гнездо было брошено совами в самом начале периода насиживания после серии территориальных столкновений. Этот факт подтверждает, что формирование репродуктивного поселения связано с конкуренцией за лучшие репродуктивные участки. Репродуктивным поселением мы называем группу компактно гнездящихся в одной местности белых сов, у которых соседние гнездовые участки граничат друг с другом. Репродуктивный участок (= гнездовой участок) это – занятый одной парой сов участок тундры, на котором расположено их гнездо и кормовые ресурсы для взрослых и выводка. Хозяева охраняют свои участки от других сов, в результате чего формируется территориальная структура поселения. Размеры репродуктивных участков сов на о. Врангеля составляли от 1.2 до 6.0 км², увеличиваясь в размерах при снижении численности леммингов.

Кроме зависимости от численности леммингов, гнездовая плотность сов имела связь с возрастной структурой птиц в поселении и с погодными условиями весны. При низкой плотности была выше доля самок старшей возрастной группы ($r = -0.623$; $p = 0.017$); при высокой плотности увеличивалась доля молодых птиц ($r = 0.604$; $p = 0.022$); плотность гнезд увеличи-

чивалась в годы с поздним снеготаянием ($r = 0.639$; $p = 0.043$). Молодые птицы успешно гнездились только при средней и высокой численности леммингов, тогда как совы старшей возрастной группы (более опытные) активно использовали замещающие корма и выращивали небольшие выводки даже при дефиците леммингов. Молодые совы и поздно прилетающие на остров птицы во время выбора гнездового участка ориентировались на уже приступивших к размножению сов. Позднее прибывающие птицы предпочитали занимать гнездовые участки поблизости от уже населяющих самок (в пределах 1–2 км), в силу этого плотность репродуктивного поселения увеличивалась.

Таким образом, совы, которые приступают к гнездованию раньше начала снеготаяния (при отрицательных температурах и низкой доступности корма), имеют большой запас времени для выращивания выводка, имеют преимущество в конкуренции за оптимальные репродуктивные участки («право первого»). Однако рано гнездящиеся совы вынуждены оценивать качество местообитаний, выбирать участок и место для гнезда до появления леммингов на поверхности, не имея возможности оценить качество тундры в данной местности в текущем сезоне, так как она скрыта под снеговым покровом. Очевидно, что совы, которые приступают к гнездованию после начала снеготаяния, вынуждены довольствоваться свободными участками, и имеют меньше времени для подъема выводка на крыло. Но они имеют лучшую возможность оценить обилие леммингов и качество местообитаний, так как в это время лемминги уже выходят на поверхность, а тундра быстро освобождается от снега, скрывавшего характеристики местообитаний: микрорельеф, растительность и структуру лемминговых поселений. К размножению при положительных температурах и доступном корме в большинстве своем приступали молодые самки, которые тяготели к уже занятым участкам.

На репродуктивных участках белых сов, которые используются в течение многих лет регулярно, имеются хорошо выраженные зоогенные образования – *гнездища* и *присады*.

Гнездища представляют собой старые гнездовые лунки, окруженные кольцевым валом из разросшейся злаковой куртины, которая образуется в результате постоянного удобрения почвы вокруг гнезда продуктами жизнедеятельности сов – экскрементами и органическим материалом от остатков корма и погадок. Хорошо разработанные гнездища достигают 1.0–1.5 м в диаметре. Иногда гнездища представляют собой большую куртину с двумя лунками. Высота травостоя на гнездище достигает 15–20 см и отличается от окружающей тундры ярким зеленым цветом (в летнее время) и составом растений: эта куртина образована преимущественно азотолюбивыми злаками.

Постоянные присады представляют собой вершины бугров в тундре и на краях обрывов, покрытые выделяющейся из общего фона злаковой кур-

тиной с вытоптанной на самой верхушке площадкой (до 0.5 м в диаметре), которые совы регулярно используют как наблюдательные пункты для высматривания активных на поверхности леммингов и наблюдения за территорией. Совы проводят на присадах много времени. Они поедают на присадах добытых леммингов, принося их сюда после поимки; совины совершают на них территориальные демонстрации и демонстрации для привлечения самок. Растительность на присадах аналогична растительности на гнездищах и образуется по тем же причинам – регулярное удобрение почвы экскрементами. Куртина вместе с площадкой занимает площадь от 1.0 до 1.5 м².

На каждом репродуктивном участке семьи сов, как правило, находится от одного до 3-х гнездищ и более десятка присад с развитой зоогенной растительностью. Гнездища и присады являются постоянными элементами биологического сигнального поля (БСП) белых сов. В открытом тундровом ландшафте они хорошо видны в бинокль за несколько километров (рис. 1–3). При такой высокой плотности гнездования белых сов, как на о. Врангеля, плотность распределения этих элементов БСП (гнездищ и присад суммарно) очень высока – она на порядок превышает плотность гнезд. На каждый репродуктивный участок и каждую пару размножающихся сов приходится не менее 15–20 стационарных элементов БСП (1–3 гнездища и более 10–15 присад).

Процесс формирования репродуктивного поселения белых сов на о. Врангеля в значительной степени направляется интенсивностью БСП в пределах репродуктивных местообитаний сов, то есть количеством и распределением гнездищ и постоянных присад. Расположение гнездищ и постоянных присад на вершинах возвышенных элементов ландшафта закономерно. Благодаря ветровому сдуву, эти места, как правило, свободны от снега зимой или обтаивают первыми весной. Поэтому они доступны совам с момента их возвращения в репродуктивные местообитания. Однако в это время от снега свободно множество верхушек бугров, бровок обрывов и камней в разных местах. Наличие гнездищ и присад в таких условиях маркирует оптимальные репродуктивные местообитания и конкретные участки. Характер использования гнездищ и присад совами не оставляет сомнения в том, что эти элементы действительно служат ориентирами прилетающим весной совам, и направляют их поведение в период выбора участков и формирования границ территорий.

После прилета самцы сразу начинают совершать на гнездищах и присадах специфические демонстрации (рис. 4) – уханье, демонстрации с поднятыми крыльями и показ лемминга. Прилетающие следом самки присоединяются к уже занявшим участок самцам. Однако место для гнезда выбирает самка. На модельном участке 87% всех гнезд были расположены в старых гнездовых лунках – гнездищах. Таким образом, постоянные элементы БСП белых сов являются маркерами оптимальных репродуктив-

ных местообитаний, по которым совы могут ориентироваться при выборе участков даже в то время, когда тундра скрыта под снегом и лемминги на поверхность не выходят. Совы, прилетевшие первыми и начинающие формирование репродуктивного поселения (как правило, это – более опытные птицы старшей возрастной группы) служат привлекающим фактором для позднее прилетающих птиц, среди которых больше молодых.

Совы продолжают использовать присады в течение всего репродуктивного сезона, прежде всего как наблюдательные пункты для контроля за участком и охоты на леммингов. Перемещения сов по участку состоят в основном в перелетах от одной присады к другой, и между присадами и гнездом. Благодаря этому, постоянные присады четко маркируют хорошие лемминговые поселения, представляющие для белых сов оптимальные охотничьи угодья. Если место присады окажется выбрано весной без привязки к лемминговому поселению, оно не имеет шансов развиться в постоянную присаду, маркированную куртиной зоогенной растительности, потому что не будет использоваться регулярно и длительно. Следствием жесткой связи гнездищ и постоянных присад с богатыми лемминговыми поселениями является длительность существования этих элементов БСП. Постоянство использования одних и тех же репродуктивных участков, гнездищ и присад на о. Врангеля мы наблюдали в течение 30 лет. Такие же элементы БСП один из авторов наблюдал в байджараховом ландшафте Новосибирских островов, образно названным С. Левыкиным «совиным ландшафтом» из-за обилия и регулярности встреч белых сов, сидящих на присадах на вершинах байджарахов (С.В. Левыкин, перс. сообщ.).

Возраст гнездищ и постоянных присад белых сов не изучали. Однако, исходя из древности ландшафта, в котором находятся оптимальные репродуктивные местообитания белых сов на о. Врангеля, в сочетании с жесткой связью репродуктивных участков сов с богатыми лемминговыми поселениями, мы предполагаем, что возраст гнездищ и постоянных присад сов сопоставим с возрастом песчовых нор, который оценивается тысячами (Динесман, 1968). Функционирование постоянных элементов БСП в качестве маркеров оптимальных репродуктивных участков белых сов, служит механизмом, который обеспечивает консерватизм пространственной структуры репродуктивных поселений в долговременной перспективе – год за годом эти маркеры привлекают сов на одни и те же участки.

В силу заметности, элементы БСП белых сов привлекают внимание и других животных – песцов, чаек-бургомистров, поморников, россомах и даже волков, которые посещают и обследуют их; песцы регулярно метят эти образования мочой и калом, внося свой вклад в формирование зоогенной растительности на них. Постоянные элементы БСП белых сов являются заметными компонентами тундрового ландшафта и фактором, который существенно влияет на формирование репродуктивных поселений белых сов, как в течение сезона размножения, так и в исторической перспективе.



Рис. 1. Многолетняя лунка белой совы на о. Врангеля имеет выраженный травянистый бордюру, который хорошо выделяет ее в ландшафте, маркируя оптимальное место для размножения, и играет защитную роль при плохой погоде.



Рис. 2. В оптимальных местах в результате многолетнего размножения формируются хорошо заметные участки с несколькими лунками, которые активно используются подрастающими совятами.



Рис. 3. На репродуктивных участках, где нет скальных останцов, формируются хорошо выраженные присады самцов сов, которые имеют вид вытопанных площадок с обогащенной травянистой растительностью.



Рис. 4. Брачная демонстрация самца совы на гнездище.

Литература

- Динесман Л.Г. 1968. Изучение истории биогеоценозов по норам животных // Ботан. журн. Т. 3. Вып. 2. С. 214-222.
- Менюшина И.Е. 2011. Взаимоотношения белой совы (*Nyctea scandiaca*) и песца (*Alopex lagopus*) в островной арктической экосистеме. Дис... канд. биол. наук. 190 с.

ЭЛЕМЕНТЫ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО СИГНАЛЬНОГО ПОЛЯ ПЕСЦА (*ALOPEX LAGOPUS*)

Н.Г. Овсяников, И.Е. Менюшина

Государственный природный заповедник «Остров Врангеля»

nikita_ov@mail.ru

В настоящем сообщении кратко резюмируются сведения о структурных компонентах и значении биологического сигнального поля песцов, как фактора управления поведением в репродуктивный и пост-репродуктивный периоды. Излагаемые здесь представления основаны на результатах долговременного изучения поведения, социальной организации и динамики населения песцов на о. Врангеля, которое проводится нами с 1980 г. и по настоящее время. За весь период этого исследования стационарные наблюдения мы проводили на трех модельных участках площадью 25, 40 и 40 км², расположенных в оптимальных репродуктивных местообитаниях песцов, и маршрутные наблюдения по всему о. Врангеля (Овсяников, 1993, 2012; Менюшина, 2011).

Результаты этого долговременного исследования (Овсяников, 1985, 1993, 2012; Менюшина, 2011) показали следующее. В течение репродуктивного сезона (с мая по сентябрь) участвующие в размножении песцы строго территориальны. Размножающиеся семьи песцов (моногамные пары или, редко, сложные семьи) охраняют репродуктивные участки от других песцов, используя хорошо развитое и интенсивно демонстрируемое территориальное поведение. При высокой плотности населения между соседними семьями происходят регулярные территориальные конфликты, которые в период формирования территорий могут принимать форму острых агрессивных взаимодействий (драк). После стабилизации отношений, даже при высокой плотности населения, территориальные конфликты носят преимущественно демонстрационный характер. Прямая агрессия применяется в отношении вторженцев. Территориальными бывают, также, неразмножающиеся песцы-резиденты, которые проявляют полный набор территориального поведения до окончания репродуктивного сезона популяции. Нетерриториальные песцы ведут кочевой образ жизни или временно задерживаются в местах обильного корма. У таких песцов территориальное поведение, включая мечение мочой, отсутствует даже при временно оседлом образе жизни. Песцы-резиденты, бывшие территориальными в период размножения, переходят к кочевому образу жизни в годы депрессий леммингов в тундровых репродуктивных местообитаниях песцов. При достаточной численности леммингов в тундре, песцы-резиденты остаются в районе своих репродуктивных участков, но их территориальное поведение затухает – песцы из разных семей используют

весь район. Молодые рождения текущего года в конце лета-осенью уходят с родительских участков, переключаясь на номадный образ жизни.

Плотность населения (численность) размножающихся песцов зависит от численности леммингов ($r = 0.8003$; $p < 0.001$; t -test). Размер территорий в разные годы менялся от 2.3 до 12.5 км². Интенсивность территориального поведения песцов-резидентов в течение репродуктивного сезона зависит от плотности населения, которая определяет уровень конкуренции за норы и участки. Структура территории включает выводковую нору, которая является функциональным центром охраняемого пространства (позже эта функция переходит к месту расположения выводка вне норы), охотничьи угодья, систему постоянных маршрутов по территории и пограничные буферные зоны. Мечение территории мочой происходит очень интенсивно, в сезон размножения с частотой от 1 раза в 2 минуты до 5–6 раз в минуту (обычно 1–3 раза в мин.) при всех перемещениях по участку. Мочевыми метками метится вся территория, но на ней выделяются локусы и траектории более интенсивного посещения (использования) и мечения. Частота мечения возрастает в конфликтных ситуациях (при встречах с противником или с его свежими метками) до 5–6 раз в минуту. Нора метится при каждом приходе зверей-хозяев на нее, в среднем 3.11 раз/мин ($SD = 1.32$). При проходах по территории по определенным (регулярным) маршрутам, главной функцией которых мы считаем контроль (патрулирование) территории с освежением системы меток, мочевые метки делаются 1.84 раз/мин ($SD = 1.22$). Во время территориального патруля (встреча с соседом = конфликтная ситуация) – 5.0 раз/мин ($SD = 1.36$). Во время охоты – 1.62 раз/мин ($SD = 1.26$). Частота мечения мочой в перечисленных типах ситуаций не различается достоверно только между проходами по регулярным маршрутам и охотой. При высокой плотности населения (1981) частота мечения была выше, чем в годы низкой (1983, 1985): в 1981 году – 2.03/мин ($SD = 0.20$); в 1983 году – 1.56/мин ($SD = 0.72$), в 1985 году – 0.20/мин ($SD = 0.83$). Различия между годом высокой плотности и обоими годами низкой достоверны ($p < 0.001$; t -test). В начале сезона по средним показателям для трех лет (1981–1983) частота мечения была выше, чем в конце – 1.94 раз/мин ($SD = 1.42$) против 1.18 раз/мин ($SD = 1.24$), соответственно, различия достоверны ($p < 0.001$; t -test). Увеличение частоты мечения мочой в последнем случае происходит не столько за счет увеличения минимальных интервалов между последовательными актами мечения, сколько из-за увеличения пауз между сериями актов мечения. Снижение частоты мечения в конце сезона, очевидно, приводит к уменьшению интенсивности запахового сигнального поля территории и его локализации в определенных точках (активных локусах БПС).

Другие источники запаха (виды меток) – фекалии, следы лап, линная шерсть, лежки – также играют роль в формировании общего запахового фона на семейной территории. Однако мечение мочой играет абсолютно

доминирующую роль, оно составляет 90–95% всех актов маркировки территории во все сезоны. Следующими по значению мы считаем метки фекалиями. На важность этого вида меток указывает их расположение на выдающихся объектах, частое сочетание фекальных меток с мочевыми и реакция песцов на них. Мечение мочой является наиболее специфически территориальной формой мечения. На это указывает ситуационная привязка актов мечения, пространственное расположение мочевых меток в структуре территории и выбор объектов нанесения. Дефекация, вероятно, имеет несколько другое функциональное значение, она более связана с кормовыми ситуациями. Дефекация специально с целью мечения присутствует как у территориальных, так и у странствующих песцов, тогда как интенсивное мечение мочой выражено только у первых.

Песцы всех социальных рангов уделяют запаховым меткам много внимания. Это особенно заметно, когда удается наблюдать последовательные проходы разных зверей по одному и тому же месту. Обнаружение запаховых меток в отсутствие оставивших их территориальных песцов обращало пришельцев в бегство, или заставляло их держаться более настороженно, обходить стороной места частого присутствия хозяев (например, норы), проходить через чужой участок, не задерживаясь.

В формировании запахового сигнального поля территории (как части БСП) играют роль не только запаховые метки на субстрате, но и запах, который идет от зверя. Территориальные песцы интенсивно втирают мочу в шерсть и метят лежки. Благодаря этому сам песец становится запаховым «маяком», который перемещается по участку, задерживаясь в определенных местах. Другие звери ориентируются на этот запах – наблюдается принюхивание по воздуху в сторону таких источников. Неоднократно мы наблюдали как песец, зачуйв по воздуху другого зверя, менял свой маршрут и избегал встречи.

В зимнее время, когда территориальность отсутствует, песцы периодически посещают норы и метят их мочой. Мечение нор зимой происходит даже в годы депрессий леммингов, когда песцы-резиденты уходят с участков, ведут кочевнический образ жизни и переходят из тундровых экосистем в морские ледовые. Они метят норы, периодически возвращаясь на участок. Мечение нор и территории зимой происходит с низкой частотой, но эти метки замерзают и в замороженном виде консервируются до снеготаяния. Благодаря такому механизму происходит консервация БСП территории, что фактически обеспечивает резервирование ее за резидентами. В осеннее и зимнее время странствующие песцы (как взрослые, так и молодые) метят мочой объекты, привлечшие их внимание. Чаще всего это – объекты, связанные с поиском корма. Очевидно, что в этом случае мочевые метки используются не для закрепления прав на территорию, а как средство повышения информационной определенности пространства. В этом качестве, мечение мочой функционально становится тем же, чем и

мечение фекалиями – маркерами пространственной привязки определенных ситуаций.

Регулярное интенсивное мечение определенных пространственных объектов на территориях в репродуктивный сезон (нор, кочек и других внешне выдающихся объектов постоянного мечения мочой на маршрутах) приводит к формированию на эти местах зоогенных образований. Оптимальные норы выделяются из окружающей тундры не только структурой поверхности (бугры, изрытые отнорками), но и ярко зеленой, богатой растительностью. Зоогенная растительность формируется и на постоянных точках мечения на маршрутах. Такие зоогенные объекты из мобильных, поддерживаемых в течение сезона элементов БСП, становятся элементами постоянными – пространственными маркерами качества территории, независимыми от присутствия песцов-резидентов на участке. Эти объекты привлекают внимание и других животных, жизнедеятельность которых также вносит некоторый вклад в их формирование. Например, они в разной степени используются леммингами, белыми совами, копытными, росомахами, волками.

Из трех выделяемых нами типов нор (Овсяников, 1986, 1993), используются для рождения и первичного размещения выводков все типы, но только оптимальные норы (тип 1) представляют собой зоогенно трансформированные ландшафтные объекты, которые отчетливо выделяются в окружающей тундре и существуют в таком качестве в течение длительного времени – до тысячелетий. Возраст одной норы, определенный Л.Г. Динесманом (1968) по датировкам погребенных костных остатков, составлял не менее 5400 лет. Другие типы нор (2 – субоптимальные и 3 – пессимальные) как элементы БПС функционируют только в течение одного сезона.

Таким образом, БПС песцов имеет трехуровневую организацию. Уровень 1 – сиюминутная (= оперативная) информация о текущем местонахождении и активности зверей. Уровень 2 – сезонная (= тактическая) информация о текущем функциональном использовании данного участка. Уровень 3 – долгосрочная (= стратегическая) информации о качестве данных местообитаний.

В этой системе *элементами биологического сигнального поля* песцов мы считаем все внешние по отношению к зверю стимулы, которые служат пространственными маркерами на участке обитания и факторами, канализирующими активность зверей. Соответственно уровням организации БСП, эти элементы включают: (1) – поведенческие демонстрации зверей и эффект присутствия; (2) – запаховые (или комбинированные запахово-визуальные) метки песцов в пространстве обитания; (3) – зоогенные объекты в ландшафте, сформированные в результате жизнедеятельности песцов.

Поведенческие демонстрации и присутствие зверей на данном участке в текущий момент времени мы рассматриваем в качестве одного из компонентов биологического сигнального поля (БСП), потому что это - источники информации о поведенческой структурированности и функциональном значении пространства в текущий момент времени (категория 1). Эти элементы – мобильные и сиюминутные компоненты БСП. Они не сохраняются в физическом пространстве на время большее, чем продолжительность непосредственной трансляции данной информации. Иначе говоря, элементы первой категории являются индикаторами занятости участка и сиюминутного местонахождения зверя, но не маркерами качества местообитания. Однако, информация от этих источников может фиксироваться в памяти воспринимающих ее животных и благодаря этому влиять не только на их активность в данный момент времени, но и на некотором отрезке времени в будущем. Кроме того, эти элементы являются не только факторами, которые влияют на поведение других песцов, но и факторами, которые влияют на восприятие элементов БПС, зафиксированных в ландшафте на короткое или длительное время (категории 2 и 3). Например, без текущей информации о присутствии зверей-резидентов на участке, зоогенные ландшафтные маркеры несут информацию скорее о качестве местообитаний, но не об их занятости. В первом случае, такие зоогенные образования могут служить скорее привлекающим стимулом (хорошие местообитания), во втором – отпугивающим (участок занят). Аналогично, информация от запаховых меток без сиюминутной информации о присутствии зверя имеет другой уровень напряженности – метки будут скорее предупреждать, чем отпугивать. Таким образом, элементы первой категории служат как факторами, канализирующими непосредственную активность животных, так и факторами, модифицирующими действие элементов БСП других категорий. Элементы второй категории (запаховые и визуальные метки, следы) маркируют интенсивность и характер использования песцами данного участка в данный период времени. Элементы третьей категории (зоогенные образования – норы, кочки) маркируют качество жизненного пространства. Компоненты всех трех категорий образуют информационную систему БПС песцов, функционирование которой определяется взаимодействием и функциональной комплементарностью элементов всех категорий. Мы полагаем, что такая системная организация БПС обеспечивает его активную роль в оперативном информационном обеспечении жизнедеятельности и регулировании социальных взаимодействий. Результатом функционирования БПС является информационное структурирование жизненного пространства песцов, благодаря чему повышается его определенность, и активность зверей может быть организована более оптимально.

Литература

- Менюшина И.Е. 2011. Взаимоотношения белой совы (*Nyctea scandiaca*) и песца (*Alopex lagopus*) в островной арктической экосистеме. Дис... канд. биол. наук. 190 с.
- Овсяников Н.Г. 1986. Использование нор песцами на острове Врангеля // Животный мир острова Врангеля. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 96-108.
- Овсяников Н.Г. 1993. Поведение и социальная организация песца. М.: Изд-во ЦНИЛ. 243 с.
- Овсяников Н.Г. 2012. Поведенческие механизмы внутривидовых процессов хищных млекопитающих Арктики. Дис... докт. биол. наук. 300 с.
- Динесман Л.Г. 1968. Изучение истории биогеоценозов по норам животных // Ботан. журн. Т. 3. Вып. 2. С. 214-222.

АКУСТИЧЕСКОЕ И ОПТИЧЕСКОЕ СИГНАЛЬНОЕ ПОЛЕ КАК ИНДИКАТОР СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ ВИДОВ (на примере некоторых видов копытных аридных экосистем)

О.Б. Переладова

*Всемирный фонд природы (WWF России), г. Москва
opereladova@wwf.ru*

Понятие «биологическое сигнальное поле» предложено Николаем Павловичем Наумовым (1971, 1973, 1975, 1977 и др.), который рассматривал его как «совокупность оптических, акустических и иных физических и химических явлений, своим возникновением связанных с обитающими в данном месте организмами; они определённым образом сочетаются во времени и в пространстве и имеют биологическое (сигнальное) значение, т.е. несут определённую информацию» (Наумов, 1971). Т.е. биологическое поле рассматривалось не как нечто материальное, а как пространство событий, запечатлённых в следах жизнедеятельности организмов (Никольский, 2003). Образующее следами жизнедеятельности животных, оно выполняет важнейшие экологические функции: 1) организует пространственную активность животных; 2) передаёт информацию в ряду поколений о пространственной структуре популяций и использовании ими территории; 3) организует и поддерживает структуру экологических систем (Никольский, 2003). Следы жизнедеятельности образуют в пределах восприятия животного постоянно или временно действующие «очаги» стимуляции, канализирующие его активность, в пределах общего биологического сигнального поля могут быть выделены информационные центры – объекты постоянного обновления и концентрированной передачи информации «аттракторы», образуемые следами жизнедеятельности млекопитающих (Никольский, 2003).

Разрабатывая концепцию, Н.П. Наумов исходил из того, что структуру экологических систем контролируют не только вещественно-энергетические, но и коммуникативные процессы. В биологическом сигнальном поле Н.П. Наумов видел механизм, посредством которого осуществляется регуляция и повышается устойчивость структуры экологических систем.

Представление о биологическом сигнальном поле очень понятно для зоологов-натуралистов, непосредственно воспринимающих и анализирующих это сигнальное поле. Новизна заключается, в первую очередь, в формулировке этого понятия. Однако важно было найти подходы, позволяющие объективно представить характеристики биологического сигнального поля в формах, доступных, в том числе, и для визуального представления, количественного выражения, статистической обработки.

В рамках наших исследований первой попыткой визуального представления акустического сигнального поля было картирование вокализации

бухарского оленя (*Cervus elaphus bactrianus*) в период гона (Никольский, Новикова, Наумов, 1975). При этом была предложена и впоследствии многократно использована следующая методика: наблюдатель, находясь на наблюдательном пункте (вышке, скале над ущельем, обрыве пустыни над речной долиной и пр.) наносил на карту-бланк все услышанные крики. Карта менялась каждый час, картирование велось в течение всего периода суточной акустической активности оленей – с 17–18 ч до 10–11 ч, то есть, на протяжении 15–17 часов. В дальнейшем суммировалось количество кружков в квадрате – за час, за сутки, за несколько дней, характеризовавшихся сходным поведением оленей, за весь период. Пространственная динамика акустического поля представлялась в виде той же картосхемы с кружками, по площади пропорциональными числу криков в данном квадрате за рассматриваемый период.

Суммирование числа криков по всей территории за час позволило визуально представить временную динамику рева – изменения временных характеристик акустического поля за сутки и за весь период рева (рис. 3).

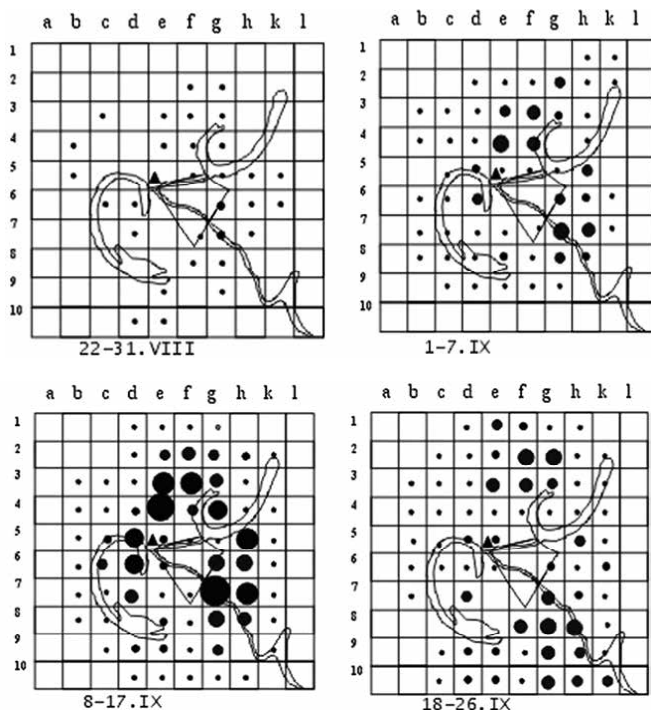


Рис. 1. Пространственное распределение рева оленей за весь период. Заповедник «Тигровая балка», Таджикистан, 1973 г.

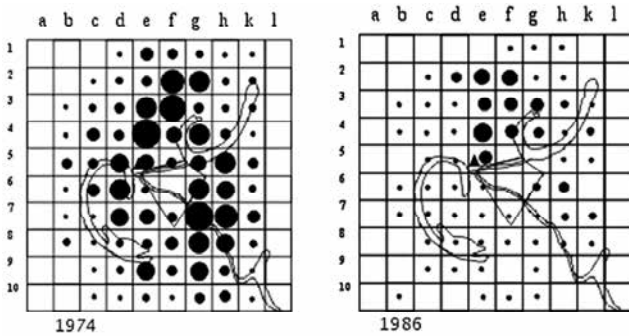


Рис. 2. Сравнение пространственных характеристик акустического сигнального поля на одной территории в разные годы, при различной численности популяции (1974 и 1986 гг.).

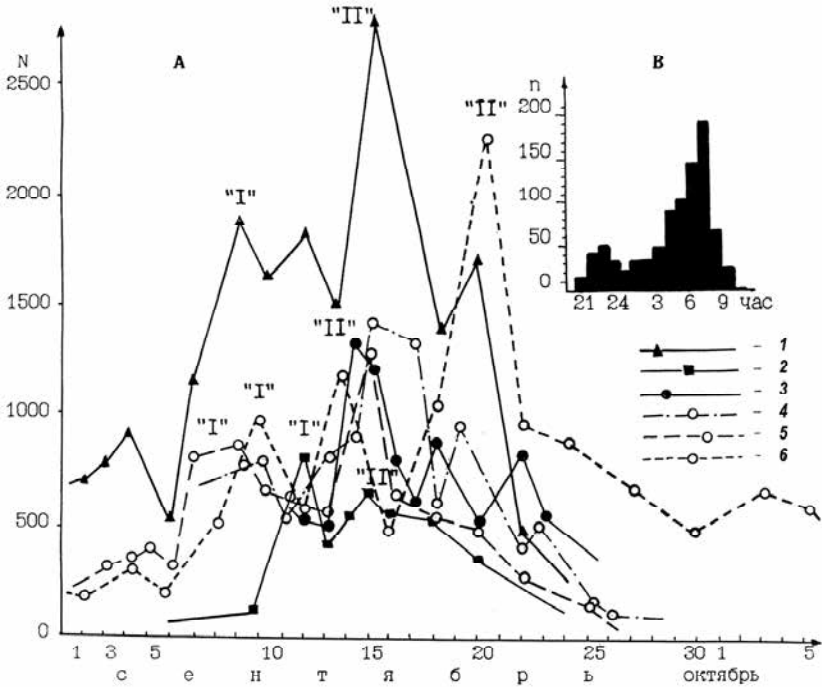


Рис. 3. Временная динамика рева группировок оленей за весь период (А) и за отдельные сутки (В). 1–5 – бухарские олени: 1 – "Тигровая балка", вся территория, 1974 (25 быков); 2 – то же, 1986 (10 быков); 3 – "Ромит", ток, 1985 (20 быков); 4 – Восточный ток, "Тигровая балка", 1974 (9 оленей); 5 – Западный ток, там же; 6 – подгруппа тока кавказских оленей, 1978 (8 быков). I – первый пик рева, "период переключек"; II – основной пик рева.

Сопоставление пространственных характеристик акустической активности оленей с временными характеристиками активности и с соотношением различных функциональных модификаций акустических сигналов (рис. 4, 5) в сочетании с визуальными наблюдениями за животными позволяет определить функциональное значение отдельных фаз периода рева.

Выполненное единственным доступным в то время «ручным» методом, картирование рева позволило не только охарактеризовать состояние и, в значительной степени, механизмы функционирования популяции, но также выявить закономерности, характерные для разных форм оленей (рис. 3, 6). В частности, мы сравнили полученные характеристики биологического сигнального поля с временными характеристиками динамики акустической активности других подвидов и отдельных популяций, показанными в виде графиков, но никак не обсуждавшимися из-за отсутствия территориально-пространственной привязки (Pereladova, 1998 и др.) Интересны были результаты сравнения с временной динамикой рева европейских оленей, полученных в результате автоматической регистрации числа сигналов при записи на пленку через систему установленных по всей территории микрофонов (Bubenik, Brna, 1967). На представленных авторами графиках четко прослеживались выявленные нами пики рева – однако не обсуждалось их биологическое значение.

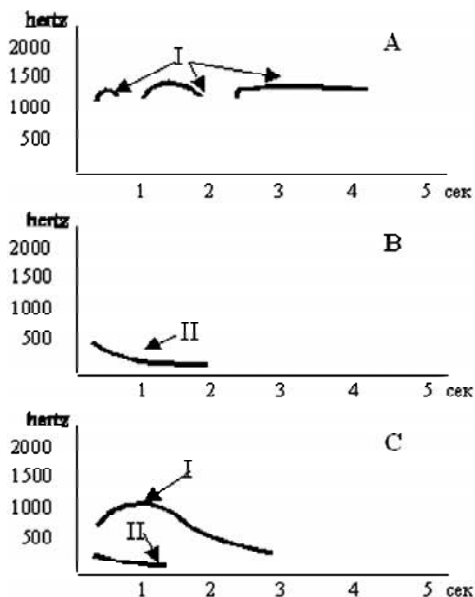


Рис. 4. Схема модуляций доминантной частоты в сигнале бухарского оленя; I – высокочастотная и II – низкочастотная составляющие. А – призыв – серия из 3 криков; В – контакт; С – сближение.

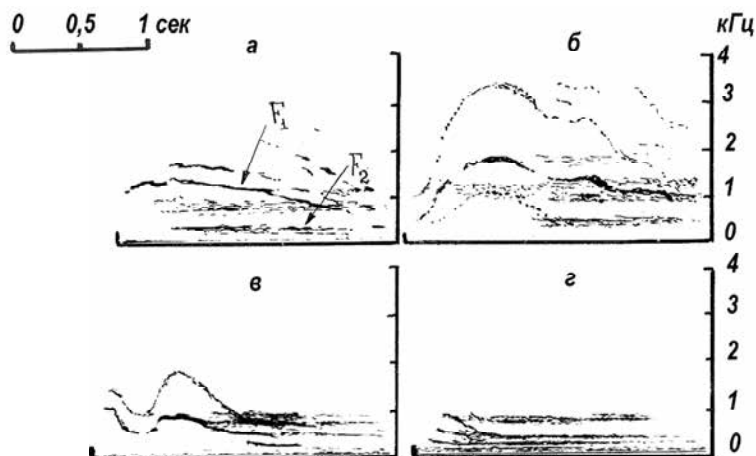


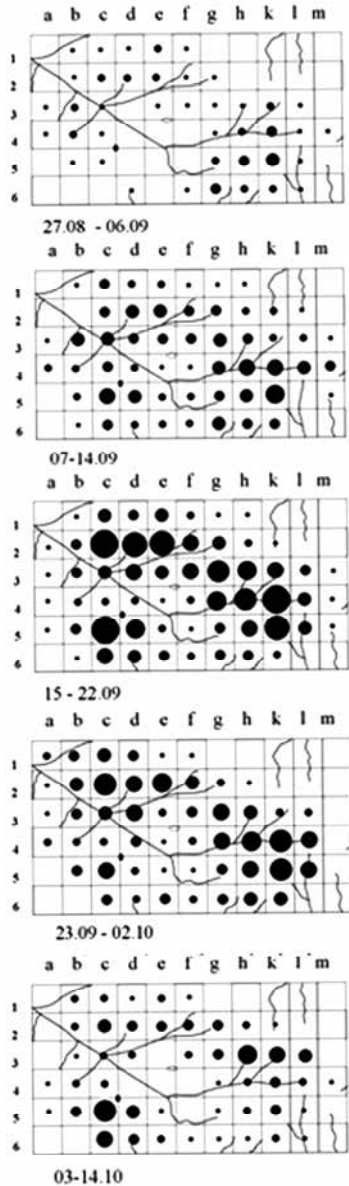
Рис. 5. Примеры сонограмм сигналов бухарского оленя, F_1 , F_2 независимо модулированные высоко- и низкочастотные составляющие.

Кроме того, детальный анализ особенностей акустического сигнального поля популяций бухарского оленя с различными структурными и численными характеристиками (половозрастная структура, плотность популяции, фаза развития популяции – рост численности, стабилизация, спад; а также особенности экологических условий местообитания конкретной популяционной группировки) позволило связать эти характеристики друг с другом.

В дальнейшем была показана возможность использовать анализ акустического сигнального поля для экспертной оценки состояния популяции (рис. 7), прогноза ее развития и рекомендаций к его оптимизации (Переладова, Флинт, 1995; Переладова, 2009; Pereladova, 2009).

В частности, даже краткосрочный анализ состояния акустического поля с учетом различных его характеристик (пространственного распределения ревущих оленей, доминирующего типа вокализации, с учетом периода гона) позволил дать экспертную оценку состояния популяции и рекомендации по ее оптимизации (пятнистые олени *C. nippon* – Хоккайдо, Япония, 1991; кашмирский олень *C. e. hanglu* – Кашмир, Индия, 2009). В частности, было проведено кратковременное прослушивание спорадического рева оленей в одном из центров акустической активности (определяемого в лесу по обилию точек, задигов на деревьях и сильному характерному запаху гонных оленей, т.е. по оптически-ольфакторным компонентам сигнального поля). Преобладание в середине октября (ожидаемый период спада активности рева) сигналов типа «призыв» позволило дать заключение о нарушении половой структуры популяции – о значительном

А. Кавказский олень



Б. Кызылкумский заповедник, Узбекистан

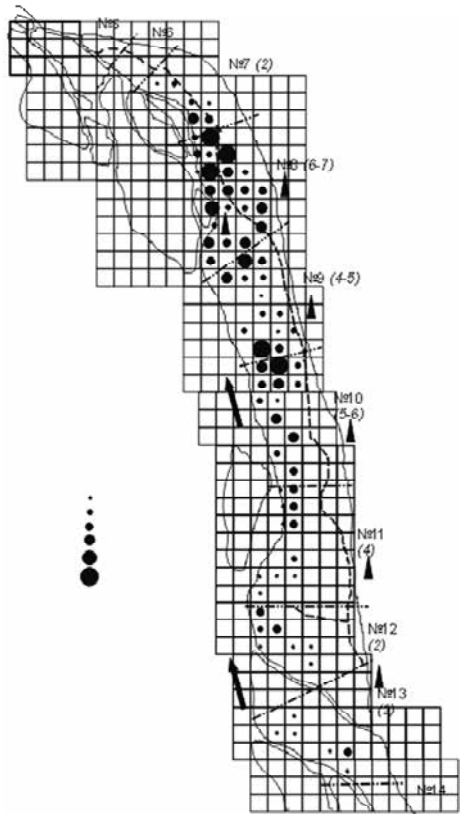
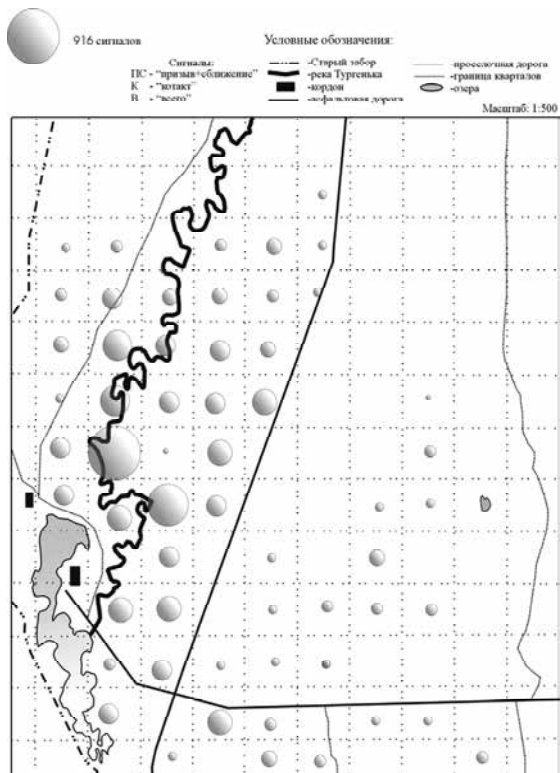
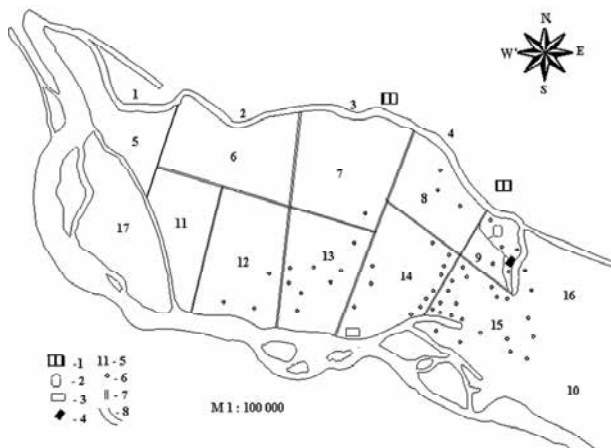


Рис. 6. Примеры пространственных характеристик акустического коммуникативного поля. Динамика рёва кавказского оленя *C. e. maral* (А) и бухарского оленя (Б, В, Г). Площадь кружков пропорциональна числу криков в данном квадрате за указанный период времени. Продолжение рисунка на с. 156.

В. Карачингильское ГЗОХ, Казахстан



Г. Заповедник Бадай-Тугай, Узбекистан



преобладании самцов и недостатке самок, что, естественно, не обеспечивает возможности роста численности популяции. Как оказалось, охраняемые летние и зимние местообитания связаны узкими миграционными коридорами, и при сезонных миграциях большинство самок погибает из-за браконьерства местного населения, но эта информация никогда не публиковалась и не обсуждалась, в то время как охрана миграционных коридоров оказывается ключевым фактором для восстановления численности данной популяции оленей.

Как и для оленей, анализ акустического сигнального поля оказался очень удобным методом изучения структуры группировок псовых – шакалов *Canis aureus* (Никольский, Поярков, 1976 и др.), волков *C. lupus* (Никольский, Фроммольт, 1985 и др.). В частности, картирование пространственного распределения воя шакалов в окрестностях поселка Каракала в Туркмении позволило выявить особенности микро-популяционных группировок, связанные с экологическими условиями конкретных местообитаний (заросли поймы реки, адыры, предгорья) и кормовыми условиями (Переладова, Переладов, 1982) (рис. 8).

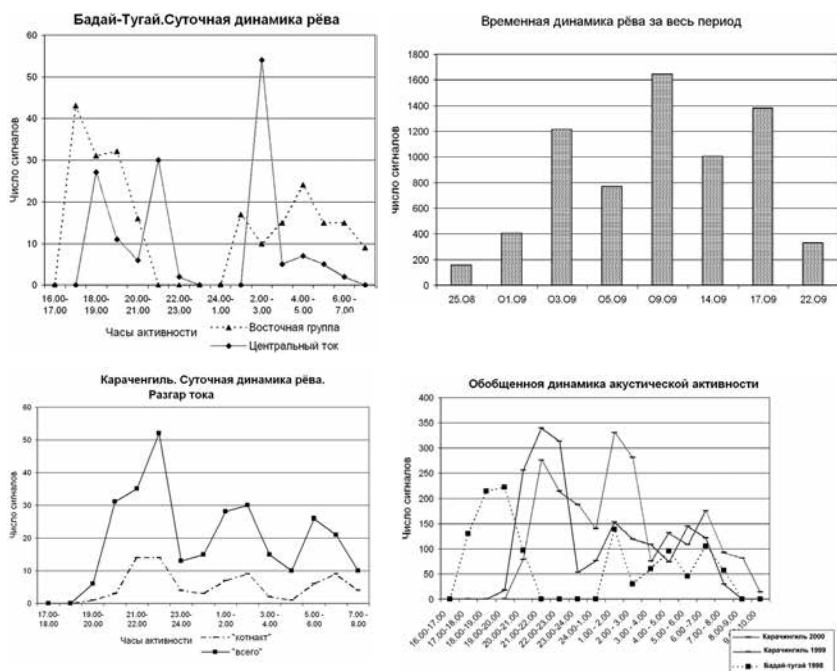


Рис. 7. Динамика временных характеристик акустического коммуникативного поля, в сочетании с соотношением функциональных модификаций криков, позволяющие оценить структуру популяционной группировки и успешность формирования брачных групп.

При этом изменения структуры сигнального поля, в данном случае вызванном гибелью самки в территориальной размножающейся паре в результате прохождения селя на Пархае и последовавшим прекращением семейных хоров в районе логова, немедленно были восприняты окружающими животными, что привело к реструктурированию группировки, восстановлению центра акустической активности, в частности, к заселению ядра территории молодой парой.

Целевой подход к изучению ольфакторно-оптического сигнального поля был связан с применением более традиционных методов полевых исследований – с регистрацией следов жизнедеятельности различных видов (Мозговой, 1988 и др.). Как и в случае с акустическим полем, принципиально важное значение концепции биологического поля определяет необ-

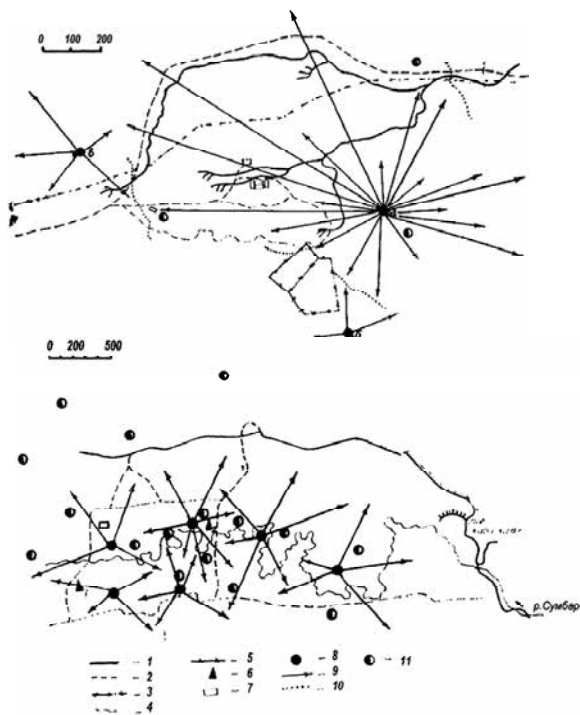


Рис. 8. Схемы распределения центров акустической активности семей шакалов. Пойма реки Сумбар (пойменные кустарниковые заросли). 1 – шоссеыные дороги; 2 – грунтовые дороги; 3 – линии электропередач; 4 – река, водотоки; 5 – загоны; 6 – наблюдательные пункты; 7 – строения; 8 – центры акустической активности семей; 9 – направления перемещений и места локализации членов групп; 10 – границы территории группы (август-ноябрь 1980); 11 – центры акустической активности пар, «а» – октябрь 1981, «в» – февраль-март 1982. Урочище Пархай (участок глинистых адыров).

ходимость применения пространственного распределения и временной динамики распределения различных следов жизнедеятельности, как компонентов поля. Картирование различных следов жизнедеятельности бухарских оленей в 1973–1974 гг. (Переладова, Никольский, 1978) стало ключом к анализу интенсивности использования оленями различных биотопов в разные сезоны и на разных фазах развития популяционных группировок (Переладова, 1988) (рис. 9).

Стабильность центров коммуникативной активности – аттракторов биологического сигнального поля – является четким свидетельством консервативности использования территории бухарским оленем, даже при различной плотности популяций. С другой стороны, эта консервативность позволила обеспечить преемственность мониторинговых исследований в определенных популяциях (Ванисова, Никольский, 2012 – отчет по проекту WWF, статья в настоящем издании – «Уборные как стабильные элементы в биологическом сигнальном поле джейрана в заповеднике “Тигровая балка”»).

Анализ ольфакторно-оптического сигнального поля равнинных копытных аридной зоны – картирование распределения следов жизнедеятельности – также дает возможность оценить состояние популяционной группировки. В частности, как было показано сравнением наших материалов

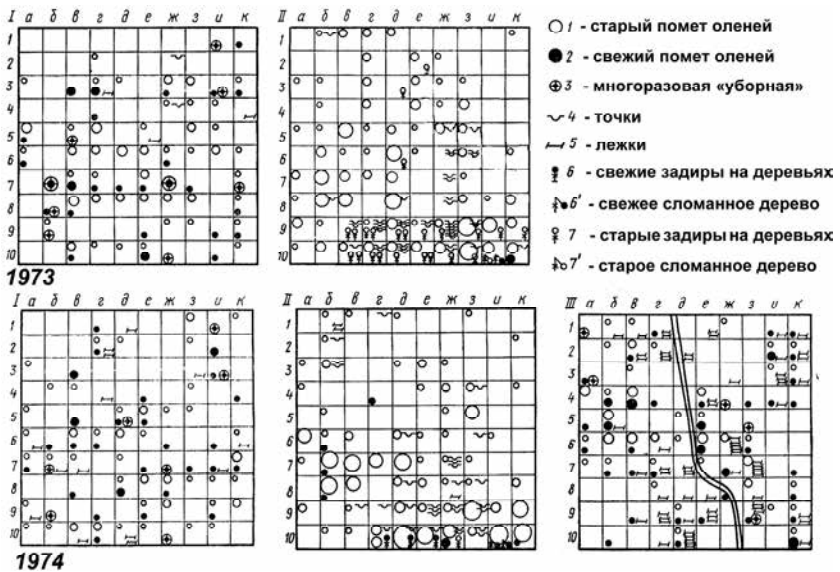
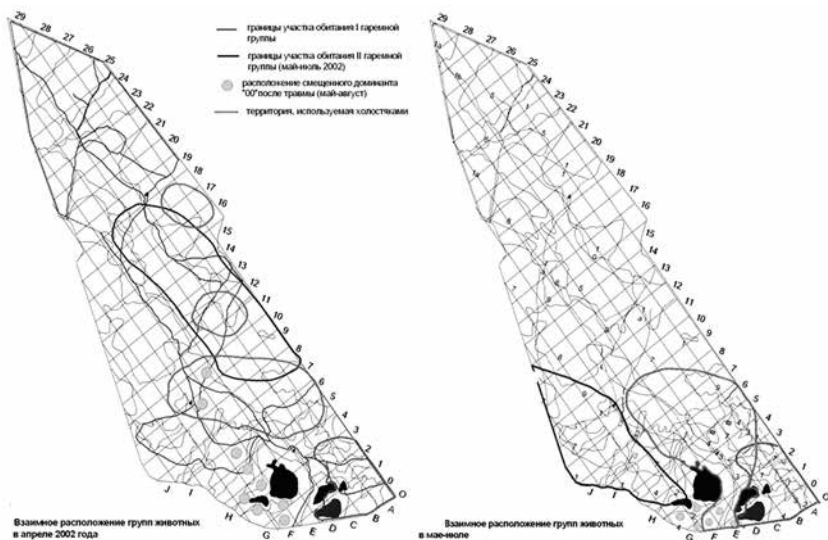


Рис. 9. Картирование следов жизнедеятельности бухарских оленей на площадках в заповеднике «Тигровая балка»: I – индивидуальный и транзитный участок; II – ток; III – участок группы.



Изменение площадей участков обитания гаремных и холостяковой групп *Е. Сидоренко, 2004*

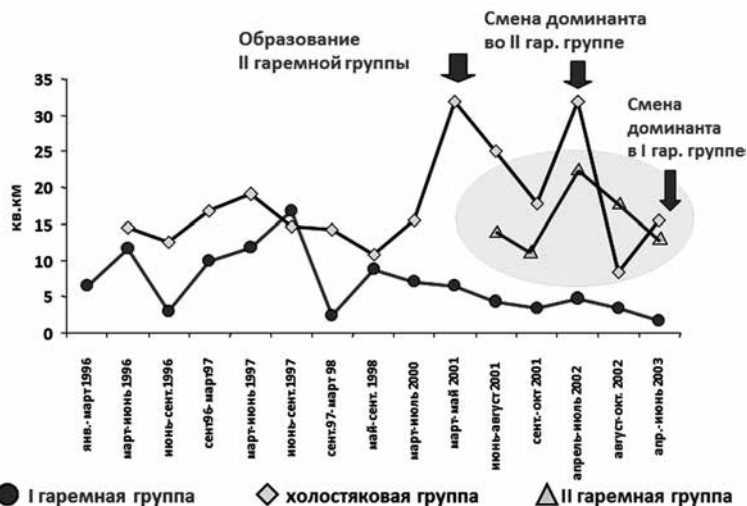


Рис. 10. Использование территории гаремными и холостяковыми группами лошадей Пржевальского, определенное путем картирования следов жизнедеятельности в сочетании с визуальными наблюдениями за животными.

А

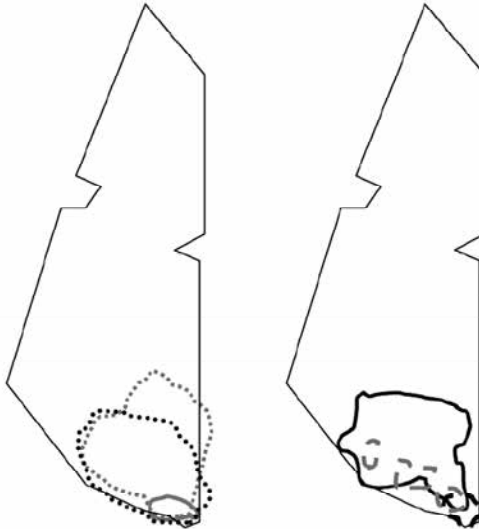


Figure 4. Activity center (harmonic means) of the stallion group of Przewalski horses: (—), April–June 1996; (•••••), July–September 1996; (---), October 1996–March 1997; (•••••), April–June 1997; (•••••), July–September 1997; (—), October 1997–March 1998.

Б



Figure 5. Activity center (harmonic means) of bachelor group of Przewalski horses: (—), April–June 1996; (•••••), July–September 1996; (---), October 1996–March 1997; (•••••), April–June 1997; (•••••), July–September 1997; (—), October 1997–March 1998.

Рис. 11. Гармонические центры активности (средне-взвешенное значение) групп лошадей Пржевальского в различные периоды: А – первая гаремная группа, Б – холостяковая группа; В – соотношение площадей участков обитания групп в разные сезоны. (По Bahloul, et al., 2001).

В

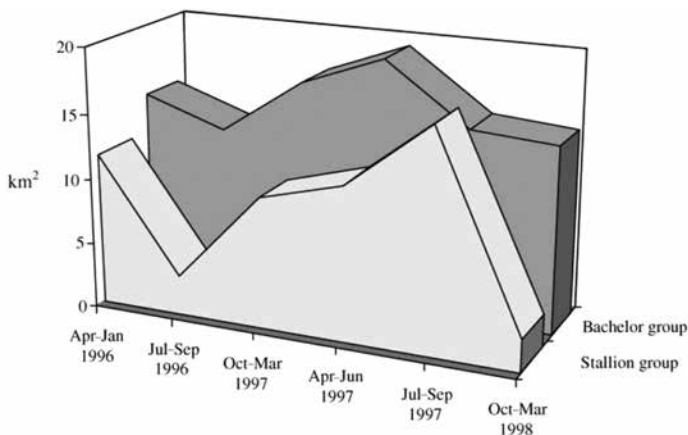


Figure 3. Home ranges of the stallion group vs. Bachelor group of Przewalski horses, for each period.

с данными ряда авторов, проводивших исследования в различных популяциях джейранов (*Gazella subgutturosa subgutturosa*), этот вид может быть как территориальным (самец метит и защищает территорию и удерживает в ее пределах группу самок в период гона, но не сопровождает их при уходе с его территории), так и гаремными (самец в период гона присоединяется к группе самок и широко перемещается вместе с ними). Как показали долгосрочные наблюдения в Экоцентре Джейран (Бухара, Узбекистан), эти наблюдения не противоречат друг другу, а формы поведения зависят, в первую очередь, от половозрастной структуры, плотности и фазы развития популяции. При этом частота и интенсивность обновления аттракторов определенного типа (в частности, гонных уборных), может, в свою очередь, свидетельствовать о состоянии и фазе развития популяционной группировки.

Несмотря на ограниченность территории Экоцентра Джейран, на относительную легкость проведения визуальных наблюдений на открытых пространствах за такими крупными животными как куланы и лошади Пржевальского (*Equus ferus przewalskii*), анализ изменений ольфакторно-оптического сигнального поля являлся ключом к пониманию процессов освоения территории выпущенной группой лошадей (рис. 10, 11). Он позволил отследить, как процессы увеличения индивидуального участка обитания, начало проявления территориального поведения на внутри и на межвидовом уровне (Переладова и др., 1999; Bahloul et al., 2001).

Очень важным является состояние биологического сигнального поля при восстановлении численности популяции после спада (по причинам естественного, либо антропогенного характера). В частности, при реинтродукции животных выпуски происходят гораздо более успешно в том

случае, если животные выпускаются на территорию, где такое поле сохранилось за счет долговременного сохранения следов предшествующего обитания, либо за счет обитания некоторого числа животных того же или близкого вида, либо благодаря предшествующему выпуску и первичному освоению территории животными того же вида. В частности, совершенно явно джейраны при реинтродукции используют старую систему троп для поиска водоемов и оптимальных пастбищ (Переладова, 1987). Этот опыт был использован при проведении реинтродукции в Юго-западной Туркмении, а также в Таджикистане, в «Тигровой балке». В последнем случае не было возможности передержки животных непосредственно в пустыне, в районе выпуска. Поэтому было рекомендовано проводить выпуск на участке пустыни, граничащей с парковым тугаем, где, несмотря на крайне низкую численность сохранившейся популяции джейранов, отчетливо прослеживалось наличие ольфакторно-оптического сигнального поля. Это позволило не только обеспечить успешный выпуск и освоение территории новыми животными, но и их выживание в течение двух последующих лет экстремальных засух, т.к. сеть долгосрочно поддерживав-

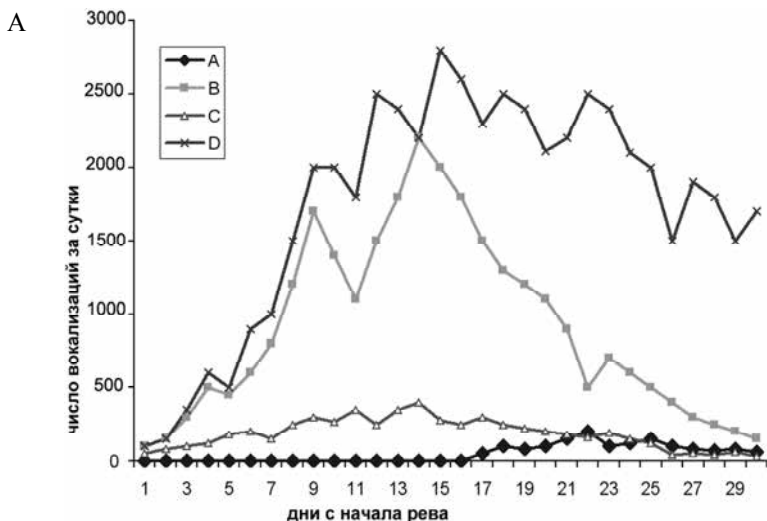
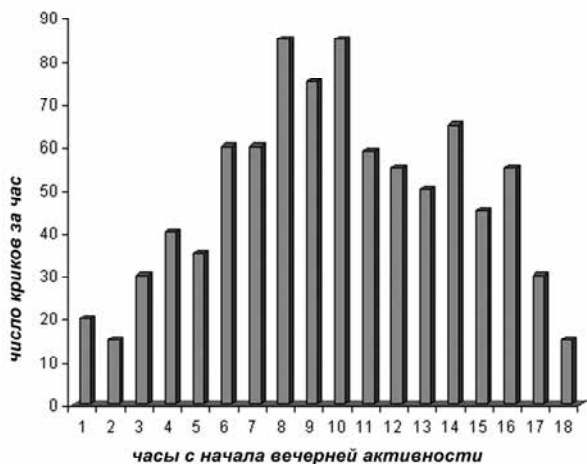
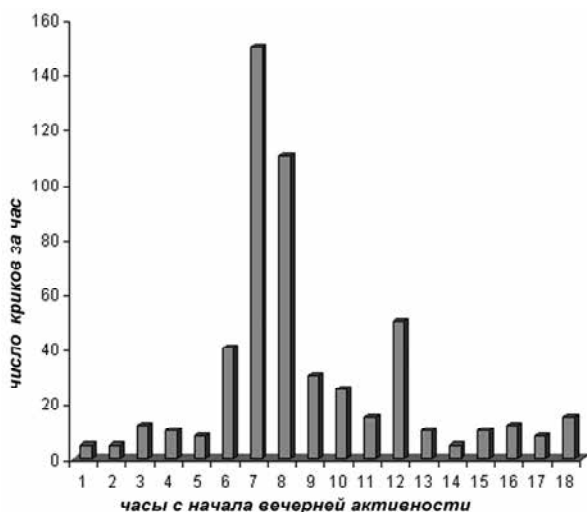


Рис. 12. А. Варианты временной динамики рева за весь период, связанные с состоянием популяции: 1) оптимальная для бухарского оленя плотность/структура популяции – типичная динамика рева (В); 2) крайне низкая численность, недостаточная социальная стимуляция – не реализуется даже имеющийся репродуктивный потенциал (А); 3) низкая численность, но брачные группы формируются – потенциальная возможность роста группировки (С); 4) повышенная численность/плотность популяции, нарушение соотношения полов (излишек быков), вероятен высокий процент прохолоставших самок (D). *Продолжение рисунка на с. 164.*

Б



Б. Типичная временная динамика рева в течение суток. Верхняя гистограмма – первый пик рева – «период переключек». Обычно регистрируется в первой декаде сентября. Характерен четко выраженный короткий суточный пик, активные ответы быков друг другу, из модификаций доминируют «призывы». Такая динамика соответствует периоду ежедневных сближений быков на току; брачные группы еще не сформированы. Нижняя гистограмма – основной пик рева, в норме регистрируется 14–16 сентября. Характерна высокая, достаточно равномерная активность рева в течение всего суточного периода. В это время сильные быки уже сформировали брачные группы, режут в пределах своего участка. Соответственно, из модификаций доминируют «сближения» – акустическая метка территории, и «контакты» – сигналы угрозы, предотвращающие приближения чужих холостых быков к брачной группе.

шихся аттракторов в тугае (нетипичных местообитаниях джейранов в популяции – источнике поголовья для реинтродукции) облегчила поиск пищевых ресурсов и водопоев.

На примере реинтродукции бухарских оленей было показано, что выпуск в качестве первичной группы животных молодых самцов значительно повышает успешность последующих выпусков репродуктивных групп, использующих созданное «первопроходцами» коммуникативное поле для облегчения процессов адаптации. При этом по характеристикам коммуникативного поля можно дать экспертную оценку состояния «незнакомой» популяции (рис. 12). В частности, типичный для стабильной популяции бухарских оленей период рева с конца августа до начала октября. Более поздний рева – конец сентября–октябрь – свидетельствует о том, что группа не адаптирована к местным условиям (естественное расселение или реинтродукция; группы в зоопарках).

Таким образом, можно сказать, что концепция биологического сигнального поля, разработанная Николаем Павловичем Наумовым, имеет не только теоретическое, но и практическое значение, в частности, для мониторинга и оптимизации практических работ по восстановлению редких видов.

Литература

- Мозговой Д.П. 1988. Отношение между теорией биологических сигнальных полей и практикой полевых исследований // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих: Матер. Всесоюз. совещ. М.: Изд-во АН СССР. С. 87-89.
- Наумов Н.П. 1971. Уровни организации живой материи и популяционная биология // Журн. общ. биологии. Т. 32. № 6. С. 651-666.
- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных. // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 6. С. 47-52.
- Наумов Н.П. 1975. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Вестн. АН ССР. № 2. С. 55-62.
- Наумов Н.П. 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 93-110.
- Никольский А.А. 2003. Экологические функции биологического сигнального поля (на примере млекопитающих) // Вестн. Рос. ун-та дружбы народов. Сер. Экология и безопасность жизнедеятельности. № 7. С. 47-53.
- Никольский А.А., Новикова (=Переладова) О.Б., Наумов Н.П. 1975. Пространственно-временная характеристика биологического сигнального поля (на примере рева бухарского оленя) // Экология. № 1. С. 100-102.
- Никольский А.А., Поярков А.Д. 1976. Пространственные координаты звуковой сигнализации шакалов (*Canis aureus*) // Вестн. МГУ, биология, почвоведение. № 2. С. 3-6.
- Никольский А.А., Фроммольт К-Х. 1985. Автоматическая регистрация группового воя волков (*Canis lupus*) в экспериментальных условиях // Зоол. журн. Т. 64. Вып. 7. С. 1084-1089.
- Переладова О.Б., Никольский А.А. 1978. Пространственно-временная проекция следов жизнедеятельности бухарского оленя // Вестн. Моск. ун-та. Отд. биол. № 2. С. 51-58.

- Переладова О.Б. 1987. Особенности освоения джейранами новых биотопов при выпуске их из вольеры // Региональные аспекты биологии джейрана. Сб. науч. тр. деп. ВИНТИ, № 2745-В-87 от 20.04.1987. 3 с.
- Переладова О.Б., Переладов С.В. 1982. Пространственно-временная динамика воя шакалов на Западном Копетдаге // Млекопитающие СССР. III Съезд ВТО, тез. докл. Т. 2. М. С. 161-162.
- Переладова О.Б. 1988. Анализ изменений оптического сигнального поля как показатель интенсивности использования оленями территории // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих. Всесоюз. соещ. М. С. 123-126.
- Переладова О.Б., Флинт В.Е. 1995. Особенности изучения популяций редких видов животных: разработка и применение методов этологического мониторинга // Экология и популяций: структура и динамика. Матер. совещ. 15-18 ноября 1994 г., Пушкино. часть 2. М. С. 863-883.
- Переладова О., Солдатова Н., Сидоренко Е., Мардонов Б. 1999. Пространственные и межвидовые взаимоотношения джейрана, лошади Пржевальского и кулана в Экосцентре «Джейран» // VI Съезд Териол. об-ва тез. докл. М. С. 193.
- Переладова О.Б. 2009. Коммуникативные процессы как индикаторные признаки состояния и фазы развития популяции // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Матер. конф. Черноголовка, 9-12 ноября. М. С. 64.
- Bahloul K., Pereladova O., Soldatova N., Fisenko G., Sidorenko E., Sempere A. 2001. Social organization and dispersion of introduced kulans (*Equus hemionus kulan*) and Przewalski horses (*Equus przewalski*) in the Bukhara Reserve, Uzbekistan // J. of Arid Environments, 47. P. 309-323.
- Bubenik A., Brna I. 1967. Kinetika rike jelena (*Cervus elaphus*) u rutskini sumana Belja. Jelen, № 6. P. 83-95.
- Pereladova O.B. 1998. Comparative rutting behavior and acoustic communication of red deer subspecies in connection with population ecology // Recent developments in Deer Biology. Proceedings of the Third International Congress on the Biology of Deer, 28 August – 2 September, Edinburgh, Scotland; Modern Research Institute, Edinburg, UK, P. 51.
- Pereladova O. 2009. Behavioral adaptations to variable ecological conditions – a key to the ethological monitoring methodology // International conference on conservation of hangul and other endangered deer species. Oct. 1-12, Srinagar, Kashmir, India. Abstracts; P. 21.

ИНГРЕДИЕНТЫ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИГНАЛЬНЫХ ПОЛЕЙ БУРОГО МЕДВЕДЯ В ИЕРАРХИИ ПРИРОДНЫХ СИСТЕМ

С.В. Пучковский, М.С. Буйновская

*Удмуртский государственный университет, г. Ижевск
svpuch@mail.ru*

Концепция биологических сигнальных полей (БСП) Н.П. Наумова продолжает инициировать интерес учёных, работающих в области поведенческой экологии. Своеобразие этой концепции – малая степень дискретности изучаемых явлений, в которых вещественное всегда «сплавлено» с информационным, что затрудняет получение результатов достаточной определённости, а также требует применения разнообразных уже имеющих методов и разработки принципиально новых подходов. Возможно, в этом одна из причин, из-за которых концепция БСП не получила широкого распространения (Никольский, 2003; Ванисова, Никольский, 2012). Тем не менее, учёные, обобщая результаты своих исследований, наполняют ранее предложенные понятия новым содержанием или предлагают новые понятия и термины. Возникает проблема унификации формирующейся терминологии, которая должна быть в меру гибкой, обладающей системной (в пределах концепции БСП) комплементарностью и не препятствующей учёту своеобразия объектов исследования.

Авторы сообщения предлагают свою версию решения этой проблемы, которая основана на многолетних исследованиях БСП бурого медведя (*Ursus arctos* L.) и анализе публикаций. Обсуждением затронуты отдельные понятия, расположенные в иерархическом ряду природных уровней: биосфера / биосистемы / биосистемы без жёстких связей / коммуникации, БСП, информационные среды / сигналы и метки / носители сигналов.

Биосфера составлена иерархически организованными системами живой, биокосной и косной природы (Вернадский, 1978). Эколога интересуют, в основном, вещественно-энергетические явления и процессы биосферы. Информационной части биосферы (Криволицкий, Покаржевский, 1990; Маргалев, 1992; Горшков и др., 2002) соответствует только ещё нарождающаяся область знаний – информатика биосферы. Как пользователь, человек обычно озабочен поисками, потреблением и охраной вещественно-энергетических ресурсов, далеко не всегда сознавая попутное разрушение информационных систем биосферы.

Живое вещество биосферы дискретно и распределено (в определённом смысле – разобщено) во времени и пространстве, в связи с чем существуют жизненно важные свойства (атрибуты) живых систем – механизмы преодоления разобщённости их подсистем и обеспечения системной целостности. Основные механизмы, обеспечивающие целостность дискретных живых систем, таковы: круговорот вещества и потоки энергии;

потоки генетической информации; распространение и обмен сигналами (негенетической информацией).

Отличительное свойство биосистем уровней сообществ и популяционно-видового – выраженная автономность составляющих их подсистем (особи, популяции, виды) при отсутствии (как правило) жёстких внутрисистемных связей. В обеспечении целостности биосистем этих уровней велика роль сигналов. Сигналы живых систем могут распространяться во времени и пространстве однонаправленно, т.е. от источника сигнала (центростремительно), сохраняясь в окружающей среде некоторое время. Долговечность сигналов с сохранением потенциала информации может быть различной, в части случаев – неопределённо продолжительной. Некоторые сигналы биосистем воспринимаются живыми системами и провоцируют ответные сигналы или действия. Такова схема образования коммуникаций.

Для популяций, видов и сообществ животных характерны интегративные явления (коммуникативное поведение, системы и каналы общения и восприятия сигналов различной природы), БСП (Наумов, 1973, 1977), три информационные среды (Темброк, 1977). Согласно Г. Темброку первая информационная среда есть совокупность элементарных свойств окружающей среды; вторая состоит из неспецифических изменений, привнесённых в окружающую среду животными; третья информационная среда – это совокупность меток, то есть специфических изменений в окружающей среде, основное биологическое значение которых состоит в том, что они способны влиять на поведение животных. БСП – это системно упорядоченное множество распределённых в пространстве и времени сигналов, обладающее природой поля и информационной среды и обеспечивающее целостное функционирование биосистем уровней популяций, видов и сообществ.

Авторами публикаций, прямо или косвенно затрагивающих проблему БСП, используется целый ряд понятий, общее свойство которых – информационное содержание (аттрактор, знак, информация, метка, сигнал, символ, стимул и проч.). Практически по любому из них высказаны разные толкования, во многих публикациях авторами предложены определения понятий (обзоры: Наумов, Гольцман, 1972; Панов, 1983, 2010; Мозговой, Розенберг, 1992; Никольский, 2003 и др.), которые обычно «работают» в сравнительно узкой сфере. В решении проблемы совместимости концепций разных авторов полезно следовать принципам элементарности и дефинитивности (Богданов, 1989; Мельников, 1991; Ичас, 1994).

Нами применяются определения некоторых из понятий информационного содержания. **Сигнал** понимается как объект информационной природы, инициирующий определённую поведенческую реакцию организма. **Метка** есть частный случай сигнала: это долгоживущий сигнал, нанесённый на носитель. Согласно Н.П. Наумову (1977), метка имеет только

одну функцию: сигнальную. При изучении БСП бурого медведя такая степень определённости может только предполагаться и только в части случаев (Пучковский, 2005, 2011). В многочисленных публикациях по биологии бурого медведя «метками» обычно именуется признаки активности зверя, нанесённые им на лесные деревья или иные носители (см. ниже). Исследователь либо видит такие метки, либо предполагает их (запахи). Впрочем, в обоих случаях сигнальное значение таких меток для зверей тоже лишь предположение. Задача достаточно определённого различения «меток» в узком понимании этого термина и «меток» в более широком смысле пока не имеет решения. В связи с познавательным и прикладным значением меток, они подразделяются нами на два типа: интрафункциональные и экстрафункциональные метки.

Интрафункциональная метка (ИМ) *есть специализированная метка* (Наумов, 1973; Темброк, 1977), *имеющая коммуникативное значение для живых систем популяционно-видового уровня.* Для животных с достаточно высоким уровнем организации это социальные системы. Представленные в литературе объяснения биологического значения ИМ медведей очень часто не основаны на точном знании и во многом умозрительны. Так, биологическое значение визуального и тактильного каналов для восприятия соответствующих меток медведями (бурым и барibalом *U. americanus* Pall.) объясняется на основе предположений, не подкреплённых экспериментально (Пажетнов, 1979; Burst, Pelton, 1983; Green, Mattson, 2003). Заключение о коммуникативном значении пахучих меток не вызывает возражений у многих авторов, но такое мнение, хотя и широко распространённое среди исследователей, также не основано на достаточно разработанной экспериментальной основе. Медведи, маркируя сигнальное (медвежье) дерево, наносят на него, вероятно, целый «букет» запахов. Надо учесть, что зверь трётся о дерево почти любыми частями своего тела, кусает и царапает его. Предварительно медведь топчется и валяется на субстрате (почва, трава, мохово-лишайниковый покров, лужа с глинистым дном и т. д.), сдобренном собственной мочой, на трупе животного (включая свежую жертву или падаль разной степени разложения) или пахучих веществах различной природы и т. д. (Корытин, 1979; Пажетнов, 1979; Jamnicki, 1987; Николаенко, 2003; Пучковский, 2005 и др.). Каково значение отдельных ингредиентов (и их сочетаний) в этой гамме запахов ещё предстоит узнать.

С большей определённой мы можем говорить о метках другой категории, которые могут быть обнаружены, описаны и интерпретированы человеком. **Экстрафункциональная метка (ЭМ)** *является источником информации для человека об объекте изучения или слежения.* Полнота получаемой человеком информации зависит от опыта исследователя, совершенства применяемых методов и общего уровня научных знаний.

Каждая метка потенциально может быть верифицирована и интерпретирована как интерфункциональная и экстрафункциональная. Информационное содержание одной и той же интерпретируемой метки в качестве ИМ и ЭМ может быть несовпадающим и во многом предположительным. При некоторой доле оптимизма можно предположить, что с развитием науки интерпретация и типология меток двух названных категорий будут развиваться в направлении снятия их противоречий, взаимной адаптации и даже вероятного синтеза.

Широко используемое многими авторами понятие «маркировочное поведение» (а также маркировочное дерево, дерево-маркёр, метка и проч.) с большими основаниями может быть отнесено к оставлению зверем экстрафункциональных меток, чем интрафункциональных. Естественно, что ЭМ более понятны человеку, чем ИМ. Показательно, что современные североамериканские зоологи предпочитают называть меченные медведями деревья не медвежьими или сигнальными, а чесальными (rubbing-trees: Kendall et al., 1992; Green, Mattson, 2003 и др.). Причина, видимо, в том, что почёски (термин Пажетнова, 1979) на деревьях регистрируются зарубежными исследователями (как и их коллегами из России) как наиболее массовые и очевидные «метки» (им соответствуют «обтёртость» и «шерсть» в таблице).

Известно также, что нанесению на медвежье дерево меток могут соответствовать несколько вероятных биологических функций (Корытин, 1979; Jamnicki, 1987; Пучковский, 1998, 2005): маркировочная (социальная), парфюмерная, комфортная, игровая, пищевая и, возможно, оборонительная. В этой связи применение слов «метки», «маркировочное поведение» и других из названных выше нуждается в необходимых уточнениях, например, в виде определений.

Экстрафункциональные метки подразделяются нами (таблица) на 16 типов, которые группируются (в разных сочетаниях) в шесть категорий: травмы (6 типов), наземные метки (3), элементарные метки (9), метки года регистрации (14), сборные метки (4), метки прошлых лет (2 типа). К количественным характеристикам маркировочного поведения медведей относили встречаемость отдельных меток и интенсивность мечения, которая определялась по встречаемости меток разного типа на каждом медвежьем дереве из 15 используемых типов меток (Пучковский и др., 2006). Метки разного типа, их встречаемость и результаты корреляционного анализа подвергались сравнению и биологической интерпретации, на основе чего делались выводы о состоянии коммуникативных систем бурого медведя, отражении ими свойств популяции и особенностей её размещения в горных ландшафтах (Пучковский, 2006, 2011; Пучковский и др., 2011).

Согласно концепции Н.П. Наумова (1973) разнообразные ингредиенты окружающей среды сами могут быть фрагментами БСП (т. е. сигналами), но также могут явиться носителями сигналов (включая метки), привнесённых

Таблица. Породный состав медвежьих деревьев, которые метились медведями в год регистрации, состав и количество меток, интенсивность мечения деревьев разных пород за 6 лет (Верхняя Печора и Западный Саян). В числителе даются абсолютные значения, в знаменателе – проценты (Пучковский, 2011)

Метки года регистрации	Количество всех объектов	Порода					
		Ель	Пихта	Сосна	Кедр	Лиственница	Берёза
травмы	$\frac{526}{47.3}$	$\frac{206}{43.0}$	$\frac{127}{50.6}$	$\frac{94}{75.8}$	$\frac{50}{42.0}$	$\frac{17}{24.6}$	$\frac{32}{44.4}$
прорезающие царапины	$\frac{201}{18.1}$	$\frac{54}{11.3}$	$\frac{78}{31.1}$	$\frac{54}{43.5}$	$\frac{11}{9.2}$	$\frac{3}{4.3}$	$\frac{1}{1.4}$
точечные царапины	$\frac{35}{3.1}$	$\frac{6}{1.2}$	$\frac{14}{5.6}$	$\frac{6}{4.8}$	$\frac{5}{4.2}$	$\frac{2}{2.9}$	$\frac{2}{2.8}$
поверхностные царапины	$\frac{185}{16.6}$	$\frac{56}{11.7}$	$\frac{25}{10.0}$	$\frac{50}{40.3}$	$\frac{18}{15.1}$	$\frac{6}{8.7}$	$\frac{30}{41.7}$
сдир	$\frac{126}{11.3}$	$\frac{62}{12.9}$	$\frac{37}{14.7}$	$\frac{21}{16.9}$	$\frac{2}{1.7}$	$\frac{4}{5.8}$	0
закус	$\frac{202}{18.1}$	$\frac{112}{23.4}$	$\frac{27}{10.8}$	$\frac{45}{36.3}$	$\frac{11}{9.2}$	$\frac{6}{8.7}$	$\frac{1}{1.4}$
обкушенность веток	$\frac{119}{10.7}$	$\frac{58}{12.1}$	$\frac{12}{4.8}$	$\frac{19}{15.3}$	$\frac{28}{23.5}$	$\frac{2}{2.9}$	0
обгёртость	$\frac{856}{76.8}$	$\frac{381}{79.5}$	$\frac{170}{67.7}$	$\frac{107}{86.3}$	$\frac{76}{63.9}$	$\frac{58}{84.1}$	$\frac{64}{89.0}$
грязь	$\frac{154}{13.8}$	$\frac{82}{17.1}$	$\frac{14}{5.6}$	$\frac{4}{3.2}$	$\frac{11}{9.2}$	$\frac{29}{42.0}$	$\frac{14}{19.4}$
шерсть	$\frac{944}{84.7}$	$\frac{434}{90.6}$	$\frac{198}{79.0}$	$\frac{86}{69.3}$	$\frac{103}{86.5}$	$\frac{65}{94.2}$	$\frac{58}{80.5}$
единичные шерстинки	$\frac{676}{60.7}$	$\frac{305}{63.7}$	$\frac{153}{61.0}$	$\frac{75}{60.5}$	$\frac{45}{37.8}$	$\frac{47}{68.1}$	$\frac{51}{70.8}$
массовые шерстинки	$\frac{234}{21.0}$	$\frac{116}{24.2}$	$\frac{40}{15.9}$	$\frac{10}{8.1}$	$\frac{47}{39.5}$	$\frac{15}{21.7}$	$\frac{6}{8.3}$
ключья	$\frac{59}{5.3}$	$\frac{22}{4.6}$	$\frac{5}{2.0}$	$\frac{4}{3.2}$	$\frac{23}{19.3}$	$\frac{4}{5.8}$	$\frac{1}{1.4}$
наземные метки							
каталище	$\frac{35}{3.1}$	$\frac{18}{3.8}$	$\frac{3}{1.2}$	$\frac{4}{3.2}$	$\frac{4}{3.4}$	$\frac{4}{5.8}$	$\frac{2}{2.8}$
следовая дорожка	$\frac{168}{15.1}$	$\frac{60}{12.5}$	$\frac{47}{18.7}$	$\frac{39}{31.4}$	$\frac{15}{12.6}$	$\frac{4}{5.8}$	$\frac{3}{4.2}$
обтопанность	$\frac{822}{73.8}$	$\frac{351}{73.3}$	$\frac{183}{72.9}$	$\frac{105}{84.7}$	$\frac{85}{71.4}$	$\frac{51}{73.9}$	$\frac{47}{65.3}$
Метки прошлых лет							
травмы	$\frac{494}{44.3}$	$\frac{211}{44.0}$	$\frac{155}{61.7}$	$\frac{28}{22.6}$	$\frac{53}{44.5}$	$\frac{28}{40.6}$	$\frac{19}{26.4}$
шерсть	$\frac{879}{79.0}$	$\frac{409}{85.4}$	$\frac{200}{79.7}$	$\frac{87}{70.2}$	$\frac{83}{69.7}$	$\frac{63}{91.3}$	$\frac{37}{51.4}$
Всего деревьев	$\frac{1113}{100}$	$\frac{479}{100}$	$\frac{251}{100}$	$\frac{124}{100}$	$\frac{119}{100}$	$\frac{69}{100}$	$\frac{71}{100}$
Интенсивность мечения	4.3	4.4	4.0	5.1	3.9	4.3	3.6

животными. Носители сигналов (НС) могут иметь естественную и антропогенную природу (Пажетнов, 1979; Руковский, 1987; Jamnicki, 1987; Николаенко, 2003; Берзан, 2005; Пучковский, 2005 и др.). В качестве НС могут быть точечные объекты, вертикальные и горизонтальные поверхности, объёмы.

В лесных экосистемах носителями сигналов бурого медведя обычно являются деревья и прилегающая поверхность грунта (почвы, наземной растительности). По значению для популяции бурого медведя деревья-носители сигналов могут быть маркировочными (медвежьими, сигнальными), чесальными, жертвенными, оборонительными и пищевыми (Пучковский, 2007). Возможно совмещение на одном дереве признаков (сигналов) разных форм активности.

Породный состав медвежьих деревьев достаточно разнообразен и в целом соответствует видовому богатству местных древостоев, но корреляционный анализ позволил выявить определённые предпочтения медведей по породе деревьев (Пучковский, 2009). Состав медвежьих деревьев отражает также предпочтения, оказываемые медведями по диаметру (Green, Mattson, 2003; Пучковский и др., 2012).

Согласно материалам таблицы, встречаемость меток разных типов также выявляет определённые различия (Пучковский, 2011), из которых наиболее яркие. Интенсивность мечения деревьев оказалась наибольшей для сосны, наименьшей – для берёзы. Свежие (года регистрации) травмы чаще всего отмечены на соснах, реже всего – на лиственницах. Нанесение травм наиболее свойственно взрослым самцам бурого медведя в основном в период гона (Пажетнов, 1979; Руковский, 1987; Jamnicki, 1987; Николаенко, 2003; Green, Mattson, 2003; Берзан, 2005; Пучковский, 2005 и др.). Возможны две предполагаемые причины названных различий между соснами и лиственницами: гон медведей реже проходит в лиственничниках; медведи более охотно маркируют именно сосны. Достоинно также упоминания, что шерсть (как свежая, так и прошлых лет) чаще регистрировалась именно на лиственницах: вероятно, в качестве чесала эти деревья пригодны для медведей обоих полов и разного возраста. По встречаемости единичных шерстинок кедр (сосна сибирская) находится на последнем месте, но по встречаемости массовой шерсти и ключев шерсти – напротив, на первом. Такое различие можно объяснить следующим образом: интенсивная линька бурых медведей проходит с последней декады мая по начало августа (Завацкий, 1993), причём ключья остевых волос встречаются на медвежьих деревьях в июле-августе (Пучковский, 1991). Кедрачи становятся привлекательными для медведей по мере созревания орехов уже с середины лета (Соколов, 1979; Завацкий, 1993), что и отражают медвежьих деревья встречаемостью ключев шерсти.

Есть основания видеть перспективы дальнейшего развития учения о биологических сигнальных полях Н.П. Наумова не только в теоретической части, но и в прикладных аспектах. Так, концепция БСП нашла своё

практическое применение в полевой териологии (Мозговой, 1988; Мозговой, Розенберг, 1992), её элементы используются для мониторинга и управления популяциями медведей разных видов (Пучковский, 1988, 2008; Kendall et al., 1992; Kendall et al., 2009).

Литература

- Берзан А.П. 2005. Сравнение маркировочного поведения представителей островной и материковой популяций бурого медведя *Ursus arctos* на юге Дальнего Востока России // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 110. Вып. 3. С. 10-20.
- Богданов А.А. 1989. Всеобщая организационная наука. Тектология. М.: Экономика. Кн. 1. 304 с.
- Ванисова Е.А., Никольский А.А. 2012. Биологическое сигнальное поле млекопитающих (к 110-летию со дня рождения профессора Н.П. Наумова) // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 6. С. 403-417.
- Вернадский В.И. 1978. Живое вещество. М.: Наука. 358 с.
- Горшков В.В., Горшков В.Г., Данилов-Данильян В.И., Лосев К.С., Макарьева А.М. 2002. Информация в живой и неживой природе // Экология. № 3. С. 163-169.
- Завацкий Б.П. 1993. Бурый медведь. Средняя Сибирь // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. М.: Наука. С. 249-274.
- Ичас М.О. 1994. О природе живого: механизмы и смысл. М.: Мир. 496 с.
- Корыгин С.А. 1979. Поведение и обоняние хищных зверей. М.: Изд-во Моск. ун-та, 224 с.
- Криволуцкий Д.А., Покаржевский А.Д. 1990. Введение в биогеоценологию: Учеб. пособие. М.: Изд-во МГУ. 105 с.
- Маргалев Р. 1992. Облик биосферы. М.: Наука. 214 с.
- Мельников Г.П. 1991. Основы терминоведения. М.: Изд-во ун-та дружбы народов. 116 с.
- Мозговой Д.П. 1988. Отношение между теорией биологических сигнальных полей и практикой полевых исследований // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих: Матер. Всесоюз. совещ. М.: Изд-во АН СССР. С. 87-89.
- Мозговой, Д.П., Розенберг Г.С. 1992. Сигнальное биологическое поле млекопитающих: теория и практика полевых исследований. Самара: Изд-во «Самарский ун-т». 119 с.
- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 6. С. 808-817.
- Наумов Н.П. 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи соврем. териологии. М.: Наука. С. 91-110.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е. 1972. Поведенческие и физиологические реакции млекопитающих на запахи сородичей по виду // Успехи современной биологии. Т. 73. № 3. С. 427-443.
- Николаенко В. 2003. Камчатский медведь. М.: Логата. 120 с.
- Никольский А.А. 2003. Экологические аспекты концепции биологического сигнального поля млекопитающих // Зоол. журн. Т. 82. № 4. С. 443-449.
- Пажетнов В.С. 1979. Сигнальные метки в поведении бурых медведей (*Ursus arctos* L.) // Зоол. журн. Т. 58. Вып. 10. С. 1536-1542.
- Панов Е.Н. 1983. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 12. М.: ВИНТИ. С. 5-70.
- Панов Е.Н. 2010. Поведение животных и этологическая структура популяций / Отв. ред. В.Е.Соколов. Изд. 2-е. М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ». 424 с.
- Пучковский С.В. 1988. К изучению биологических сигнальных полей бурого медведя (*Ursus arctos* L.) // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. С. 142-144.

- Пучковский С.В. 1991. К развитию методики изучения коммуникативной деятельности бурого медведя *Ursus arctos* (Carnivora, Ursidae) // Зоол. журн. Т. 70. № 1. С. 155-157.
- Пучковский С.В. 1998. Избыточность жизни. Ижевск / РИО Удм. ун-та. 376 с.
- Пучковский С.В. 2005. Экологические и этологические аспекты дендроактивности бурого медведя (*Ursus arctos*) // Успехи современной биологии. Т. 125. № 3. С. 328-342.
- Пучковский С.В. 2006. Какую информацию можно получить при изучении популяционных коммуникативных систем бурого медведя // Особь и популяция – стратегии жизни. Сб. матер. IX Всерос. популяционного семинара (Уфа, 2-6 октября 2006 г.). Уфа: Издат. Дом ООО «Вилли Окслер». Ч. 1. С. 207-212.
- Пучковский С.В. 2007. Дендроактивность медведей и классификация её объектов // Наука Удмуртии. № 4 (17). С. 128-142.
- Пучковский С.В. 2008. Уровень биологических знаний и проблемы управления популяциями медведей мира // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: Матер. X Всерос. популяционного семинара (г. Ижевск, 17-22 ноября 2008 г.). Ижевск: КнигоГрад. С. 49-51.
- Пучковский С.В. 2009. Избирательность пород деревьев как объектов активности бурого медведя в таёжных лесах // Сибирский экологич. журн. № 3. С. 455-465.
- Пучковский С.В. 2011. Типология меток, используемых при описании медвежьих деревьев // Медведи. Современное состояние видов. Перспектива сосуществования с человеком. Матер. VIII Всерос. конф. специалистов, изучающих медведей. Торопецкая биологическая станция «Чистый лес», 17-21 сентября 2011 г. Великие Луки. С. 249-264.
- Пучковский С.В., Буйновская М.С., Чигвинцев Г.М., Воронцовская Д.К. 2011. Популяционные коммуникативные системы бурого медведя в Западном Саяне // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. Вып. 4. С. 78-84.
- Пучковский С.В., Буйновская М.С., Воронцовская Д.К., Неустров Г.В. 2012. К изучению избирательности маркировочного поведения бурого медведя по диаметру деревьев // Сибирский экологич. журн. № 3. С. 141-147.
- Пучковский С.В., Копысов П.В., Прокопьев В.П. 2006. Параметры коммуникативных систем популяций бурого медведя (*Ursus arctos* L.) Печоро-Илычского заповедника как средство мониторинга // Медведи России и прилегающих стран: состояние популяций, система человек – медведи, эксплуатация, охрана, воспроизводство. Матер. 7-й Всерос. конф. специалистов, изучающих медведей. ЦЛГБЗ. С. 107-110.
- Руковский Н.Н. 1987. Некоторые аспекты поведения медведя в Вологодской области // Экология медведей. Новосибирск: Наука. С. 134-139.
- Соколов Г.А. 1979. Млекопитающие кедровых лесов Сибири. Новосибирск: Наука. 256 с.
- Темброк Г. 1977. Коммуникация у млекопитающих // Успехи соврем. териологии. М.: Наука. С. 255-278.
- Burst T.L., Pelton M.L. 1983. Black bear mark trees in the Smoky Mountains // Int. Conf. Bear Res. and Manage. V. 5. P. 45-53.
- Green G.I., Mattson D.I. 2003. Tree rubbing by Yellowstone grizzly bears *Ursus arctos* // Wild. Biol. № 9. P. 1-9.
- Jamnicky J. 1987. Formy komunikácie medveda hnedého (*Ursus arctos* L.) // Folia venatoria. № 17. P. 151-167.
- Kendall K.C., Metzger L.H., Patterson D.A., Steele B.M. 1992. Power of sign surveys to monitor population trends // Ecological Applications. V. 2. № 4. P. 422-430.
- Kendall K.C., Stetz J.B., Boulanger J., Macleod A.C., Paetkau D., White G.C. 2009. Demography and genetic structure of a recovering brown bear population // J. of Wildlife Management. V. 73. № 1. P. 3-17.

СИГНАЛЬНОЕ БИОЛОГИЧЕСКОЕ ПОЛЕ РУССКОЙ ВЫХУХОЛИ (*DESMANA MOSCHATA*)

М.В. Рутовская

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН, г. Москва
desmana@yandex.ru*

Биологическое сигнальное поле это «совокупность оптических, акустических и иных физических и химических явлений, своим возникновением связанных с обитающими в данном месте организмами; они определённым образом сочетаются во времени и в пространстве и имеют биологическое (сигнальное) значение, т.е. несут определённую информацию» (Наумов, 1971).

Выявление элементов биологического сигнального поля русской выхухоли (*Desmana moschata* L.) непростая задача, так как выхухоль ведёт скрытный, полуводный образ жизни. Основным местообитанием русской выхухоли являются пойменные озера бассейнов рек Волги, Дона, Днепра и Урала (Бородин, 1963). Ее круглогодичная активность проходит в норе с подводным выходом или в воде, где зверек большую часть времени плавает возле дна (Бородин, 1963). Таким образом, из 5 основных органов чувств, характерных для млекопитающих (вкус, обоняние, осязание, слух и зрение), последнее играет наименьшую роль, о чем говорят и маленькие глазки: роговица глаз имеет конусовидную форму; выхухоль близорука (Огнев, 1928), в хрусталике глаза выхухоли есть клеточные элементы, но они недоразвиты (Парамонов, 1928). Хотя полностью отрицать возможность выхухоли пользоваться зрением нельзя. Например, при содержании ее в неволе мы часто отмечали попытки зверька сначала разглядеть объект через стекло, а уже потом попытаться его обнюхать. Слух у выхухоли очень хороший, но внешние ушные раковины отсутствуют, по-видимому, для создания обтекаемой формы, необходимой при плавании. Хорошо развитый вибриссный аппарат (Куликов, Рутовская, 2012) и наличие подвижного хоботка (Рутовская, Попов, 2011) позволяет говорить о большой роли осязания в ориентации выхухоли. А хорошо развитые обонятельные доли переднего мозга выхухоли (Парамонов, 1928) и наличие мускусной железы у основания хвоста (Соколов и др., 1977) свидетельствуют об активном использовании обоняния. Данные о вкусовых рецепторах выхухоли полностью отсутствуют.

Выхухоль ведёт оседлый образ жизни. В своем водоеме она обустроивает несколько нор с выходами прямо в воду. Нора выхухоли состоит из подходов путей, собственно норы или хода и гнездовой камеры. Подходные пути, или «борозда», имеют вид миниатюрной канавки, направленной из водоема к берегу. Они соединяют нору с глубоководной частью водоёма. Подходные пути состоят последовательно из стежки (расчищен-

ной от мусора полосы дна), борозды (более или менее углубленного желоба) и траншеи (самой глубокой части подходных путей), переходящей затем в нору. Простые подходные пути представляет собой одну канавку, проложенную из водоёма к запасной или новой норе. Сложные подходные пути имеют одну главную магистраль, расходящуюся в сторону водоёма на 2—3 (реже 4) отдельные ветви. Этот тип путей свойствен гнездовым и запасным норам. Ответвления сложных подходных путей по своему происхождению близки к соединительным путям, которыми выхухоль соединяет отдельные части одного водоёма, разобщенные мелководьем, или два соседних водоёма. Избегая переходить по обмелевшим участкам, она роет здесь подводные коридоры. Соединительные пути не представляют собой редкого явления и довольно часто встречаются в местах обитания выхухоли (Шапошников, 1933; Красовский, 1940 и др.).

Таким образом, выхухоль формирует структуру поверхности дна, которая позволяет ей быстро ориентироваться под водой, в частности, находить норы и свои кормовые участки. В помощь для ориентации служат неподвижные вибриссы (Рутовская, Попов, 2011), которые, по-видимому, контролируют положение зверька относительно дна и подходных путей к норам.

Зверек передвигается вдоль дна, держа тело под углом ко дну (Ивлев и др., 2010). Задние лапы с перепонками выполняют роль двигателя, а передние зверек разводит в стороны и почти касается ими дна, иногда тоже перебирая ими. Кажется, что зверек бежит вдоль своих дорожек. При этом ил размывается, и вдоль дорожки, по которой «пробежал» зверек, некоторое время висит муть. За счет регулярного размывания жилые норы и подходы к ним имеют твердое дно. При отсутствии сплошной растительности и прозрачной воде такие дорожки могут быть хорошо видны с берега (рис. 1).

Брошенные норы и их подходные траншеи постепенно заполняются илом, хотя дорожки могут прощупываться еще в течении нескольких месяцев. Однако ежегодные половодья, при которых пойменные озера заливаются и промываются быстрым потоком воды, стирают всю созданную выхухолью структуру. В результате, возвращаясь в свои озера после половодья, зверек вынужден заново прокапывать норы и подходные пути к ним. Наиболее стабильными элементами в этой структуре остаются только старые многолетние норы, выкопанные выхухолями под корнями кустов, которые зверьки возобновляют из года в год из-за их удобного расположения.

Важной составной частью биологического сигнального поля выхухоли, вероятно, является маркирование выходов из нор запахом секрета подхвостовой железы (рис. 2).

Наблюдения за выхухолью в неволе не выявили специфического маркировочного поведения. Однако при передвижении по твердому грунту,



Рис. 1. Подходная дорожка к норе выхуоли хорошо видна при прозрачной воде.



Рис. 2. Подхвостовая железа русской выхуоли и ее секрет.

хвост выхухоли волочиться по поверхности, вероятно оставляя запаховую полосу. Для оценки роли запаховой маркировки мы провели ряд экспериментов. В неволе самцу выхухоли предлагали в естественном поведении выбрать один из трех туннелей, ведущих к кормовому боксу, на дверки которых в случайном порядке наносили секрет мускусной железы. Было выполнено 32 предъявления. Но только пока 9 из них, в которых секрет собственной железы и секрет железы самки наносили одновременно на разные дверки, а третий туннель перекрывали, можно было использовать для анализа. В предыдущих опытах зверек выбирал туннель по стереотипу: однажды пройдя по туннелю, в последующие подходы зверек сразу забегал в выбранный ранее туннель, не делая выбора и не обследуя входы других туннелей. Перекрывание разных туннелей в случайном порядке заставляло зверька каждый раз делать новый выбор. После нанесения запаха в течение 4.5 часов вели видеозапись с помощью камеры «Videotech». По видеозаписи определяли длительность обнюхивания каждой дверцы в течение первых 10 минут активности зверька, регистрировали, по какому туннелю зверек первый раз поднимался в кормовой отсек, а затем число проходов по каждому туннелю. Из 9 экспериментов в 7 самец первый раз поднимался по туннелю, отмеченному его собственным запахом. В дальнейшем число проходов по туннелю со своим запахом и запахом самки не отличалось. Однако, общее время обнюхивания дверок со своим запахом составило 430 с, с запахом самки 539 с, а закрытую дверцу без запаха мускуса 188 с. Общая длительность обнюхивания запаха мускуса самки оказалась достоверно дольше ($\chi^2 = 5.35$; $p < 0.03$), чем обнюхивание собственного запаха. Дверца без запаха вызывала минимальный интерес. Таким образом, мы можем сделать предварительные выводы: запах секрета мускусной железы, очевидно, вызывает у зверька интерес, причем самец может отличать собственный запах, от запаха другой особи. Собственный запах, маркирующий вход в нору наравне с подходными путями, вероятно, позволяет выхухоли быстро и безошибочно ориентироваться в мало-прозрачной воде.

Возвращение выхухоли в свой водоем после паводка, во время которого вся пойма представляет собой один огромный водоем с сильным течением, наверное, можно объяснить только ориентированием зверька по градиенту собственного запаха, привязанного к долговременным жилым норам.

Возвращаясь к вопросу о поведенческих стереотипах надо заметить, что выхухоль обладает хорошей пространственной памятью. При стремительном передвижении по своей акватории, особенно в толще воды, где ориентироваться с помощью вибрисс невозможно, ориентация с помощью зрения и обоняния затруднена, зверек видимо, двигается по памяти, вырабатывая стереотипы поведения (Чичикина, 1983). Поддержание общего представления о структуре своей акватории происходит за счет очень вы-

сокого, а главное, постоянного уровня исследовательской активности выхухоли (Рутовская, 2007а).

Акустическая составляющая, несомненно, также играет важную роль в формировании биологического сигнального поля. Кроме небогатого вокального репертуара выхухоли (Romanov et al., 1996), из которого особо надо отметить дружелюбную вокализацию (Рутовская, 2007б), выхухоль активно использует звуки не вокального происхождения.

Дружелюбная вокализация имеет очевидное коммуникативное значение (рис. 3). Всплеск вокализации мы отмечали при появлении новых зверьков в виварном помещении, при соединении зверьков разных полов в одном водоеме и увеличение звуковой активности в период гона в уже сформированных парах.

К звукам не вокального происхождения можно отнести взбивание воды: зверек делает 2–3 движения вбок передними лапами, взбивая воду и производя булькающие звуки. Затем опускает в воду голову. Часто это поведение можно регистрировать перед выходом зверька из норы в воду, но так же и во время плавания по поверхности. Это поведение не имеет очевидного коммуникативного значения, а может являться преимущественно ориентировочным. Аналогичное поведение регистрировали и у пиренейской выхухоли (*Galemys pyrenaicus*) (Richard, 1973), которое наиболее часто зверьки демонстрировали при появлении препятствий или незнакомых предметов. П. Ричард предположил, что зверек слушает эхо, используя волну для обследования предмета на расстоянии. Это предположение подтверждается наличием у выхухоли органов Эймера, расположенных на хоботке (Catania, 2000). Механорецепторы широко распространены у животных и направлены на восприятие вибраций, создаваемых животными, перемещающимися по земле, в толще почвы или водной среде. Схожие структуры и расположение механорецепторов обнаружено у звездорыла (Catania, 2011), утконоса (Proske et al., 1998) и целого ряда птиц семейства гусеобразных (Avilova, 1987). Анализ поведения, связанного с использованием специализированных механорецепторных комплексов,

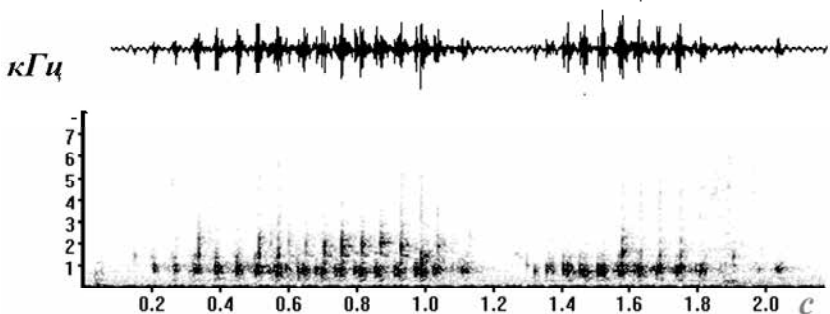


Рис. 3. Сонограмма дружелюбной вокализации русской выхухоли.

позволяет предположить наличие не только ориентировочных, но и сходных механизмов коммуникации у разных видов позвоночных (Авилова, 2013).

И, наконец, еще одна возможная составляющая биологического сигнального поля выхухоли – это вкус воды. Выхухоль живет преимущественно в стоячих водоемах. Вкус воды может отражать продукты жизнедеятельности гидробионтов, в том числе и самой выхухоли, которая испражняется только воду. При наблюдении за выхухолью в неволе мы иногда регистрировали поведение, при котором выхухоль лижет поверхности норы или воду. Возможно, она просто пьет, однако, изменение вкуса воды может быть для нее информативно.

Таким образом, сигнальное биологическое поле выхухоли, формируемое в локальных водоемах или на участках заселенных выхухолью рек, представляет собой сложное образование с долговременными и кратковременными составляющими. Основными элементами поля, вероятно, можно считать относительно долговременную сеть подходных путей, формирующих структуру дна, которая позволяет быстро ориентироваться с использованием тактильных органов чувств. Водная среда, ограничивает использование зрения из-за высокой оптической плотности среды и запаховой маркировки из-за возможного размывания запаховой метки. Последнее компенсируется за счет маркировки выходов нор специальным секретом подхвостовой железы, устойчивым к размыванию водой. С другой стороны, водная среда позволяет использовать вкусовые и механо-рецепторы, недоступные наземным животным, как дополнительный источник информации и, возможно, коммуникации.

Литература

- Авилова К.В. 2013. Механорецепторные структуры животных в свете концепции биологического сигнального поля Н.П. Наумова // Настоящее издание. С. 214-221.
- Бородин Л.П. 1963. Русская выхухоль. Саранск: Мордовское кн. изд-во. 301 с.
- Ивлев Ю.Ф., Кузнецов А.Н., Рутовская М.В. 2010. Предварительные данные о кинематике плавания русской выхухоли (*Desmana moschata* L.) // Докл. АН. Т. 431. № 6. С. 836-840.
- Красовский В.П. 1940. Материалы по экологии выхухоли // Тр. Хоперского гос. зап. Вып. 1. С. 3-66.
- Куликов В.Ф., Рутовская М.В. 2012. Особенности ориентирования русской выхухоли // Тез. докл. Всерос. науч. конф. “Актуальные проблемы современной териологии” 18–22 сент. 2012 г. Новосибирск. С. 212.
- Наумов Н.П. 1971. Уровни организации живой материи и популяционная биология // Журн. общ. биологии. Т. 32. № 6. С. 651-666.
- Огнев С.И. 1928. Звери Восточной Европы и Северной Азии. М., Л.: Госиздат. Т. 1. 631 с.
- Парамонов А.А. 1928. К биологии выхухоли // Тр. по изучению заповедников. Вып. 9. С. 5-34.
- Рутовская М.В. 2007а. Освоение незнакомой территории русской выхухолью в условиях неволи // Териофауна России и сопредельных территорий. Матер. междунар. совещ. 31 янв. – 2 февр. 2007 г. М.: С. 425.

- Рутовская М.В. 2007б. Дружелюбная вокализация русской выхухолы (*Desmana moschata* L.) // 4-ая всерос. конф. по поведению животных. М.: 2007. С. 209-210.
- Рутовская М.В., Попов И.А. 2011. Ориентация выхухолы с помощью носа-хоботка // териофауна России и сопредельных территорий. Матер. междунар. совещ. 1–4 февраля 2011. М. С. 414.
- Сokolov В.Е., Чернова О.Ф., Зинкевич Э.П., Хахин Г.В. 1977. Специфическая подхвостовая железа выхухолы (*Desmana moschata* L.) // Зоол. журн. Т. 56. Вып. 62. С. 250-256.
- Чичикина С.Н. 1983. К вопросу об ориентации выхухолы // Прикладная этология. Матер. III Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука. Т. 3. С. 259-260.
- Шапошников Ф.Л. 1933. Выхухоль. Внештогриздат. 208 с.
- Avilova K.V. 1987. The structure and development of mechanoreceptor complexes in Anseriform birds as shown by SEM // Proceedings of the International Symposium on Mechanoreceptors, 11–15.08.1987/ Prague, Czechoslovakia. P. 357-360.
- Catania K.C. 2000. Epidermal Sensory Organs of Moles, Shrew Moles, and Desmans: A Study of the Family Talpidae with Comments on the Function and Evolution of Eimer's Organ // Brain Behav. Evol. V. 56. P. 146-174.
- Catania K.C. 2011. The sense of touch in the star-nosed mole: from mechanoreceptor to the brain // Phil. Trans. R. Soc. V. 366. № 1581. P. 3016-3025.
- Proske U., Gregory J.E., Iggo A. 1998. Sensory receptors in monotremes // Phil. Trans. R. Soc. Lond. V. 353. № 1372. P. 1187-1198.
- Romanov P., Poduschka W., Deutsch W. 1996. On intraspecific acoustic communication in the Russian Desman (*Desmana moschata* (Linnaeus, 1758) (Insectivora: Talpidae: Desmanidae), with some notes on its social behaviour // Contributions to Zoology. V. 66. (1). P. 43-54.
- Richard P.B. 1973. Le Desman Pyrenees (*Galemys pyrenaicus*). Mode de vie, univers sensoriel // Mammalia. V. 37. P. 1-16.

ОСВАИВАНИЕ ТЕРРИТОРИИ СТЕПНЫМ СУРКОМ (*MARMOTA BOBAK*)

Г.А. Савченко, В.И. Ронкин

Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина, г. Харьков,
Украина

ronkinvl@discover-ua.com

Сурки как крупные норные зимоспящие территориальные животные с дневной активностью, ведущие семейно-колониальный образ жизни, являются исключительно удобным объектом для иллюстрации положений концепции «биологического сигнального поля» Н.П. Наумова (1973). На семейном участке сурков хорошо заметна зимовочная нора, а основные норы участка объединены системой постоянных троп. Занятость территории подтверждается присутствием животного, его акустическими сигналами и запахами, причем часть ольфакторных меток наносится пассивно, при передвижении (посредством желез на подошвах лап, а также у запястья), так что каждый сурок буквально «натаптывает» степень использования своей территории. Сурки метят территорию и целенаправленно, нанося секрет запаховых желез и мочу в некоторых местах своего участка. Источниками семейных запахов являются и уборные, которые находятся на бутанах гнездовых нор вплоть до периода залегания в спячку, а сами эти норы обладают таким сильным запахом, что распознать, жилые ли они, может и человек.

С 50-х гг. XX в., когда начался рост численности и расширения ареала европейского степного сурка (*Marmota bobak bobak* Müller, 1776), животные стали заполнять все пригодные площади овражно-балочных систем. Ход освоения новых территорий и становление новых поселений удалось проследить В.И. Абеленцеву (1971) и В.А. Токарскому (1997). Процесс этот происходил довольно быстро, несмотря на то, что семейный участок у сурков образуется не один год. Как правило, сначала возникали выселки из старого заполненного поселения, затем они разрастались до тех пор, пока вся пригодная территория в данном месте не оказывалась занятой семейными участками, после этого снова возникали выселки и т.д. По наблюдениям В.А. Токарского (1997, 2008), в первую очередь заселялись наиболее прогреваемые склоны балок, что, по мнению автора, является оптимальным местообитанием, так как здесь раньше происходит сход снега; позднее животные обживали все пригодные, хотя и менее благоприятные места. Это может свидетельствовать о том, что большинство сурков тяготеют к поселению вблизи сородичей даже в ущерб качеству местообитания, что подтверждается и нашими наблюдениями. Таким образом, при осваивании нового пространства первопоселенцы вынуждены были ориентироваться лишь на особенности рельефа и травостоя, а в дальней-

шем новые пришельцы и последующие поколения опирались на соседей, которые уже заняли свои участки.

Т.А. Середнева (1986) и В.А. Токарский (1997) отметили, что плотность распределения семей устанавливается при заселении территории сурками и практически не изменяется от года к году в течение десятилетий при условии стабильности исходных факторов. Данные указанных авторов и собственные наблюдения свидетельствуют о том, что проявления территориальной агрессии у европейского степного сурка очень редки. Территориальная агрессия отмечается по отношению к особям, не принадлежащим к данному поселению, т.е. к мигрантам. Между особями одного поселения, объединенными зрительно-звуковой коммуникацией, не наблюдается проявлений агрессии, направленной на захват территории, – в случае, если участок занят, на него не претендуют, но освободившийся по каким-либо причинам семейный участок сразу распознается и заселяется. На какие же сигналы сурки ориентируются в первую очередь?

Мы проводим наблюдения за поселением степного сурка на стационарном участке исследований (с. Нестеривка, Великобурлукский р-н, Харьковская обл., Украина) с 1992 г. Поселение расположено в обширной овражно-балочной системе на правом берегу р. Великий Бурлук. Та часть овражно-балочной системы, которая выбрана нами для стационарных наблюдений, была заселена еще в 50-е гг. XX в. сурками, расселившимися из материнского поселения, существование которого прослеживается с начала XX в., когда у исследователей возник интерес к этому, на тот момент, стремительно сокращающему свой ареал виду. Ко времени появления первых публикаций (Мигулин, 1928; Селезньов, 1936) материнское поселение было уже, по-видимому, достаточно старым. Байбаки обитали колониями по балкам вблизи ряда хуторов и поместий на землях теперешнего совхоза «Красная Волна». Таким образом, наши наблюдения касаются поведения животных в старом, устоявшемся поселении со сложившейся структурой, где практически все пригодные территории заняты семейными участками (за исключением небольшой окраины).

Основная часть наблюдаемого нами поселения находится в более-менее стабильных условиях существования с момента его возникновения. С 90-х гг. XX в., т.е. с начала наших наблюдений, ни хозяйственное использование территории, которая непосредственно заселена сурками, ни уровень изъятия особей, ни какие-либо другие факторы влияния не претерпели значительных изменений. И до настоящего времени в этой части поселения существует приблизительно столько же семейных участков, сколько было с начала наблюдений.

В 1994 г. для постоянных наблюдений за степными сурками, была выбрана площадка мечения, общей площадью около 40 га, и покрыта координатной сеткой, т.е. разбита на квадраты 20 x 20 м. На этой площадке мечения проводили картирование нор и детальные наблюдения за животными,

при которых регистрировали местонахождение меченых сурков в квадратах координатной сетки и отмечали формы активности. В 1995–1998 гг. было отловлено и помечено 75 степных сурков, из них 22 взрослых самки, 34 взрослых самца и 19 сеголетков. Для долговременной идентификации использовали индивидуальные особенности депигментации лап и пластиковые цветные ушные метки фирмы Hauptner (ФРГ), предоставленные вместе с манипулятором для их установки фирмы Dalton (ФРГ) проф. А.А. Никольским. Результаты вводили в компьютерную базу данных и обрабатывали с помощью программы ELLIPS, разработанной А.Т. Терехиным, А.А. Никольским и В.Ю. Румянцевым. Программа показывает границы индивидуальных участков животных в виде эллипса, аппроксимирующего двумерное распределение используемой территории с любой заданной вероятностью (Никольский, Мухамедиев, 1995; Nikol'skii et al., 1990). Нами принята вероятность, равная 95%. Это означает, что в пределах участка территории, ограниченной эллипсом, можно встретить данную особь с указанной вероятностью. Центр активности вычисляется программой как координата среднего по обеим осям X,Y (Науне, 1949). Площадь эллипса соответствует площади индивидуального участка особи с заданной вероятностью (Nicol'skii et al., 1990). Для вычисления площади совместно используемой территории в базу данных вводили объединенную по всем членам группы выборку.

Не вызывает сомнений, что акустическая активность имеет огромное значение в жизни поселения сурков. Показано, что реакция животных на предупреждающий об опасности сигнал различается в зависимости от возраста, положения относительно убежища и присутствия соседей (Нестерова, Никольский, 1991), приводятся данные по индивидуальной изменчивости предупреждающего об опасности сигнала (Никольский и др., 1993). Наши наблюдения по полному отлову всех животных для мечения с того или иного семейного участка свидетельствуют о том, что как только участок перестает «звучать», тут же появляются желающие его занять. Поскольку запаховые метки вряд ли ослабевают за такой короткий период как один-два дня, то в этом случае вселенцы ориентируются на звуковую и зрительную информацию. По-видимому, в первую очередь на звуковую, так как в условиях расчлененного рельефа, соседей не всегда хорошо видно. При последующем выпуске прежних хозяев, они занимают свою территорию, а пришельцы уходят. Если же участок остается свободным (как при браконьерском отлове), вселенцы остаются.

В те четыре года, когда у нас было достаточное число помеченных животных, мы проводили наблюдения на коротких отрезках времени – два периода на сезон активности (первый период – с начала мая до середины июня; второй период – с середины июля до середины сентября). На таких сравнительно коротких отрезках времени хорошо видно, что размеры и конфигурация, как индивидуальных участков животных, так

и совместно используемой территории, изменяются от периода к периоду. Это обусловлено целым рядом факторов: фазой активного периода (весной и ранним летом участки значительно больше, чем перед залеганием сурков в спячку); наличием или отсутствием сеголетков как в данной группе, так и в близлежащей соседней группе (при наличии сеголетков родительский участок может увеличиваться за счет бездетных соседей); репродуктивным статусом самок (у самок, имеющих потомство в текущем году, индивидуальный участок наименьший); сменой обитателей. На протяжении ряда лет стабильной оставалась та часть территории, где сосредоточены основные норы и центры активности всех животных, когда-либо обитавших здесь (рисунок 1а). Если смена всех оби-

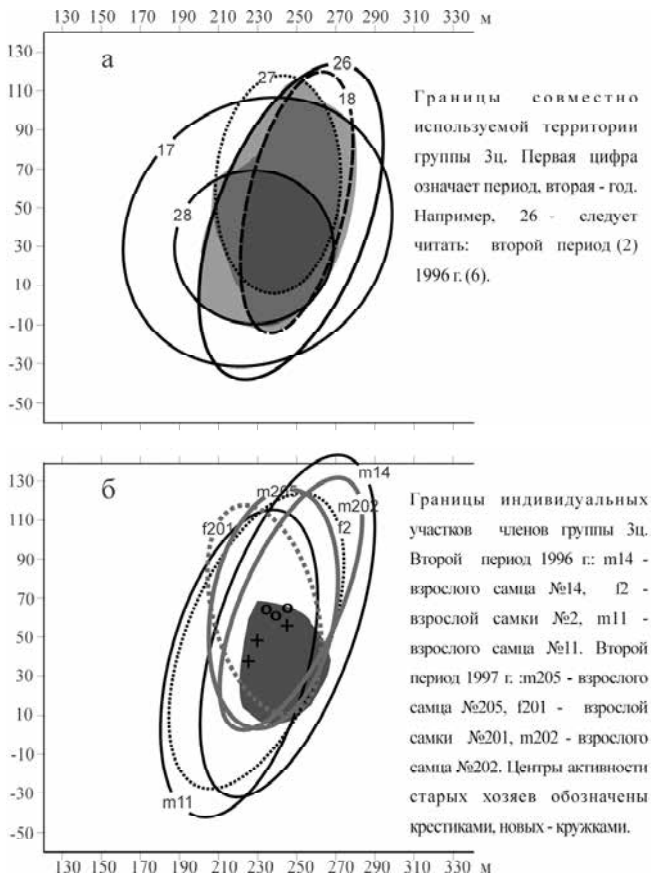


Рисунок 1. Градиенты (показано интенсивностью черного цвета) биологического сигнального поля в пределах отдельного семейного участка степного сурка (а) и использование территории этого участка при смене хозяев (б).

тателей происходила одновременно, новичками в первую очередь осваивалась именно эта часть территории. Использование территории новыми животными, вероятно, происходит по следам жизнедеятельности прежних хозяев, так как наблюдалось подобие индивидуальных участков, с той разницей, что площадь участков новых обитателей была меньше, а центры активности были менее разобщены. Границы индивидуальных участков новых владельцев находились практически внутри границ прежних (рисунок 1б). Центры активности новых животных также располагались вблизи центра территории, совместно используемой прежними обитателями. Причем в нескольких случаях не только считывалась информация по использованию территории, но и повторялся состав группы предшественников. Вероятно, это зависело от ресурсов семейного участка, т.е. его размера, конфигурации, и, безусловно, числа постоянных нор. Если семейный участок включал не одну постоянную нору, то здесь, как правило, обитали два взрослых самца. Если на участке имелась отдельная выводковая нора, то она, как правило, использовалась именно как выводковая, несмотря на смены хозяев.

В целом, освоение территории новыми обитателями идет по градиентам изменения среды, образуемым следами жизнедеятельности предыдущих поколений, т.е. по градиентам биологического сигнального поля. Наши наблюдения подтверждают результаты наблюдений других авторов (Середнева, 1986), что использование информационно значимых изменений среды обитания обеспечивает относительное постоянство границ семейных участков и постоянство числа семей на той или иной территории на длительных отрезках времени при условии стабильности исходных факторов (кормовых условий, уровня изъятия и т.д.).

Интересны также наблюдения, как собственные, так и других авторов (Токарский, 1997) о том, что присутствие в семье сеголетков расширяет в данный сезон территорию семьи за счет периферии участков бездетных соседей. По-видимому, большое число активных особей создает большую концентрацию сигнального поля семьи и тем самым изменяет его пространственный градиент, заставляя особей соседнего участка временно потесниться, причем без проявлений территориальной агрессии.

Есть в поселении и транзитные норы. Это постоянные норы, где останавливаются на временное проживание расселяющиеся животные. Транзитные норы идут вдоль различных дорог или границ полей, а именно вдоль тех из них, которые связывают удаленные части поселений и соседние поселения сурков. Такие свободные от постоянных обитателей зоны (слишком узкие для формирования полноценного семейного участка) идут не сплошные коридорами, а находятся среди обитаемых участков. Животные ищут, в первую очередь, уже обжитый кем-то участок, и лишь не найдя его, приступают к обустройству нового. Так, за период наблюдений на краю поселения возникло 3 новых участка.

Литературные данные по созданию искусственных поселений также свидетельствуют о том, насколько важно для сурков присутствие следов жизнедеятельности предыдущих обитателей. Как правило, после выпуска на необжитое место, сурки разбегаются и откочевывают на значительные расстояния (Токарский, 1997; Сарычев, 2011). В этих случаях животные часто используют для норения случайные элементы ландшафта – погребя, могилы, курганы, копны соломы, развалины построек человека, подготовленные для них траншеи и т.д. Такое поведение, с нашей точки зрения, свидетельствует о поиске определенной информации, содержащейся в изменениях, вносимых в рельеф сородичами-предшественниками, а при ее отсутствии сурки довольствуются теми или иными суррогатами при выборе мест для устройства нор. Таким образом, степной сурок, осваивая как новые места обитания, так и уже обжитые семейные участки, использует весь комплекс информации биологического сигнального поля.

Литература

- Абеленцев В.И. 1971. Байбак на Украине // Фауна и экология грызунов. М.: Изд. МГУ. Вып. 5. С. 217-233.
- Мигулин А.А. 1928. Байбак (*Marmota bobac* Müll.), его современное и прошлое распространение на Украине // Украинський мисливець та рибалка. № 5-6. С. 42-45.
- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 6. С. 808-817.
- Нестерова Н.Д., Никольский А.А. 1991. Реакция сурков на предупреждающий об опасности сигнал в зависимости от возраста, положения относительно убежища и присутствия соседей // Структура популяций сурков. Сб. науч. тр. М. С. 32-44.
- Никольский А.А., Мухамедиев Т.Д. 1995. Структура поселения алтайской пищухи // Булл. МОИП. Отд. биол. Т. 100. Вып. 5. С. 32-43.
- Никольский А.А., Суханова М.В., Фроммольт К.-Х. 1993. Индивидуальная изменчивость звукового предупреждающего об опасности сигнала степного сурка // Тез. докл. Междунар. V Совещ. по суркам стран СНГ, с. Гайдары, Украина. М. С. 22-24.
- Сарычев В.С. 2011. Современное состояние байбака европейского *Marmota bobak bobak* Müller, 1776 в Липецкой области // Редкие виды грибов, растений и животных Липецкой области: информационный сб. матер. Воронеж: Научная книга. Вып. 4. С. 73-132.
- Селезньов М.Ю. 1936. Про бабаків на Стрілецькому степу й Великому Бурлуку // Інститут зоології та біології АН УРСР. Зб. праць зоол. музею. № 17. С. 63-77.
- Середнева Т.А. 1986. Определение абсолютной плотности населения и численности сурков (*Marmota*) // Зоол. журн. Т. 65. Вып. 10. С. 1559-1567.
- Токарский В.А. 1997. Байбак и другие виды рода Сурки. Харьков: изд-во Харьковского териол. об-ва. 304 с.
- Токарский В.А. 2008. Строение нор европейского подвиды степного сурка (*Marmota bobak bobak* Rodentia, Sciuridae) // Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 9. С. 1148-1152.
- Hayne D.W. 1949. Calculation of size of home range // J. Mammal. 30. № 1. P. 1-18.
- Nikol'skii A.A., Teryokhin A.T., Srebrodol'skaya Ye.B., Formozov N.A., Paskhina N.M., Brodsky L.I. 1990. Correlation between the Spatial Structure of Population and Acoustic Activity of Northern Pica, *Ochotona hyperborea* Pallas, 1811 (Mammalia) // Zool.Anz. 224. 5/6. P. 342-358.

ПОСЕЛЕНИЯ АЗИАТСКОГО БАРСУКА *MELES LEUCURUS AMURENSIS* SCHRENCK, 1859 КАК ЭЛЕМЕНТЫ БИОЛОГИЧЕСКОГО СИГНАЛЬНОГО ПОЛЯ ДРУГИХ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Н.В. Сидорчук¹, В.В. Рожнов¹, М.В. Маслов²

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва
²Государственный природный заповедник “Уссурийский” им. В.Л. Комарова ДВО РАН
barsykova_n@mail.ru

Норы и другие убежища являются топографической составляющей биологического сигнального поля (Наумов, 1975, 1977) и имеют большое значение в жизни млекопитающих: они оказывают ориентирующее влияние при передвижении животных и расселении молодняка.

Одни из самых обширных и сложных подземных убежищ устраивают барсуки рода *Meles*. Нередко их поселения состоят из нескольких изолированных друг от друга галерей ходов (или нор), занимают площадь до нескольких сотен квадратных метров и имеют несколько десятков входов (Лихачев, 1956; Roper, 1992; Горшков, 1997; Сидорчук, Рожнов, 2010). Некоторые поселения существуют на протяжении сотен и тысяч лет, используются многими поколениями животных и являются элементами биологического сигнального поля (Наумов, 1973). Даже нежилые убежища барсука могут быть эффективными аттракторами, организующими активность самых разных животных.

В отечественных исследованиях уделено внимание только использованию поселений барсука лисицей (*Vulpes vulpes*) и енотовидной собакой (*Nyctereutes procyonoides*) (Иванова, 1965; Горшков, 1975; Бородин, 1985), сведений о посещении их другими видами млекопитающих практически нет. Отчасти это можно объяснить тем, что визуальные наблюдения за поведением животных на поселениях барсука очень трудны и обычно посещение фиксируют по косвенным признакам – различным проявлениям жизнедеятельности (следы, поковки, экскременты, шерсть на стенках входа и проч.). Однако очень часто животные при посещении убежищ не оставляют следов, и тогда наблюдатель не регистрирует их присутствие на поселении.

Дистанционная регистрация животных около убежищ с помощью фотоловушек не требует постоянного присутствия наблюдателя, которое может оказывать влияние на поведение животных. Кроме того, длительная автономная работа фотоловушек помогает сократить число посещения убежищ исследователем и зафиксировать даже кратковременные визиты млекопитающих на поселения барсука (Сидорчук, Рожнов, 2010).

При изучении экологии азиатского барсука, как одной из жертв амурского тигра *Panthera tigris*, в Уссурийском заповеднике особый интерес для

нас представляло изучение посещения поселений барсука *Meles leucurus amurensis* этим и другими хищниками.

Материал и методы. Сбор материала по поведению барсука и других видов млекопитающих на поселениях барсука проводился в Уссурийском заповеднике на двух модельных участках – по одному в каждом лесничестве заповедника. Лесничества различаются уровнем антропогенной трансформации: на территории Комаровского лесничества хозяйственная деятельность не осуществлялась с 1934 г., тогда как в Суворовском лесничестве до 1971 г. проводились рубки главного пользования.

В 2010–2011 гг. нами выявлено и закартировано 38 постоянных поселений, на 17 из них были установлены фотоловушки Reconyx RapidFire RC60 (по одной на каждом поселении). Все поселения, на которых вели наблюдения, расположены в лесу: 14 – на склонах сопки различной экспозиции и три – в долинах рек. Одно из поселений, расположенных в долине, находилось на границе заповедника в 20 м от прилежащего поля.

При установке фотоловушку направляли непосредственно на входы, которые барсуки использовали чаще всего (Сидорчук, Рожнов, 2011). Фотоматериал собирали с марта по декабрь (на некоторых поселениях по январь). Поселения обследовали один раз в 14–20 дней и при необходимости перемещали ловушки по поселениям (в случаях, если животные меняли зону активности или используемые входы). На некоторых обширных поселениях фотоловушка не охватывала всю площадь между входами. В этом случае при каждой проверке поселения мы тщательно осматривали все входы для регистрации визитов млекопитающих по косвенным признакам. Всего за два сезона отработано 5278 фотоловушко-суток и получено более 76000 снимков, в том числе более 60000 фотографий барсука и 5000 фотографий других хищных млекопитающих.

Сезонную динамику использования поселений барсуком оценивали также по материалу фотоловушек и осмотрам поселений. Для дальнейшего анализа для каждого поселения мы подсчитывали число суток, когда поселение активно использовалось или посещалось барсуком (жилое поселение), и число суток, когда убежище барсуком не использовалось или посещалось редко (нежилое поселение).

При проведении статистического анализа использовали тест χ^2 (Лакин, 1990) для сравнения относительных частот посещений убежищ барсука хищниками в разных биотопах (долина или склон сопки) или убежищ барсука разного статуса (жилое или нежилое).

Результаты и обсуждение. За весь период наблюдений зафиксировано 239 визитов разных видов млекопитающих на поселения барсука. Среди них енотовидная собака, лисица, медведи – гималайский *Ursus thibetanus*

и бурый *U. arctos*, дальневосточный лесной кот *Prionailurus bengalensis euptilura*, колонок *Mustela sibirica*, соболь *Martes zibellina*, харза *Lamprogale flavigula* и рысь *Lynx lynx*. За все время работы фотоловушек нами не зарегистрировано присутствие на поселениях барсука тигра: по-видимому, он добывает барсука вне поселений. На поселениях барсука нами зафиксированы также копытные (пятнистый олень, изюбрь, косуля, кабан) и мышевидные грызуны, однако, в данном сообщении мы обсуждаем в основном хищных млекопитающих.

Как правило, животные разных видов крайне редко заходят на одно и то же поселение барсука в один день – мы зарегистрировали только 13 подобных случаев из 239. Обычно животные появляются в поле зрения камеры на непродолжительное время – от нескольких секунд до 1–2 минут, хотя есть и исключения. В большинстве случаев посетители интересуются жилыми входами и пространством около них – обнюхивают почву и заглядывают во входы.

Хищные млекопитающие в Уссурийском заповеднике посещают поселения барсука в течение всего года, но летом и осенью чаще (0.5 и 0.6 посещения на 10 фотоловушко-суток соответственно), чем весной и зимой (0.3 посещения на 10 фотоловушко-суток). Если рассматривать каждый вид в отдельности, то можно выявить определенные предпочтения.

Из 17 поселений, на которых велись наблюдения, хищные млекопитающие чаще появлялись на поселении, расположенном на окраине заповедника – 86 регистраций из 239. Возможно, это связано с расположением поселения – на границе леса и поля, тогда как все остальные поселения расположены в лесном массиве. Так, именно на нем отмечено наибольшее число посещений енотовидной собаки и дальневосточного кота, предпочитающих пойменные, мозаичные биотопы (Юдина, Юдин, 1991). Так как это поселение по биотопическим характеристикам очень сильно отличается от других, то при анализе общих закономерностей в посещениях

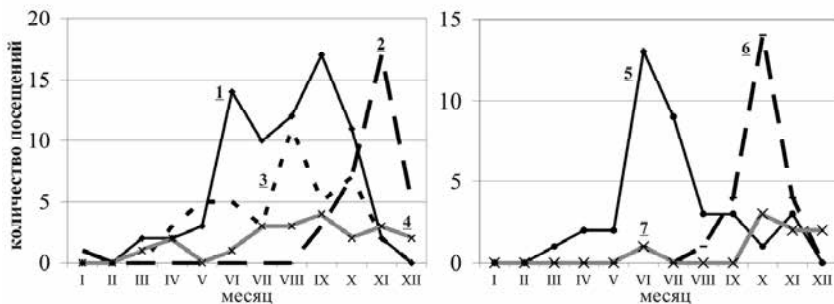


Рис. 1. Посещение поселений барсука хищными млекопитающими в Уссурийском заповеднике: 1 – енотовидная собака; 2 – лисица; 3 – гималайский и бурый медведи; 4 – дальневосточный кот; 5 – колонок; 6 – соболь; 7 – харза.

поселений барсука хищными млекопитающими данные по нему мы не учитывали.

Хищные млекопитающие в большей степени интересовались жилыми поселениями барсука, чем нежилыми ($\chi^2 = 9.6$; $p = 0.002$). Для одних видов (енотовидная собака, лисица) это связано с поиском убежища, для других – с поиском добычи: для крупных хищников (медведи, рысь, возможно, харза) это сами барсуки, для мелких (дальневосточный лесной кот, соболь, колонок) – мышевидные грызуны, которые часто отмечаются на поселениях барсука.

Сравнение двух модельных участков в разных лесничествах заповедника между собой показало, что хищные млекопитающие появлялись на поселениях барсука чаще в Суворовском лесничестве, чем в Комаровском ($\chi^2 = 11.7$; $p = 0.001$). При практически одинаковой плотности поселений барсука в этих лесничествах такие различия могут быть объяснены разным характером использования поселений барсуками: в Суворовском лесничестве животные реже покидали поселения надолго (80% от общей продолжительности наблюдений поселения были жилыми), чем в Комаровском (51%). А хищные млекопитающие в Уссурийском заповеднике, как показано выше, чаще интересуются именно жилыми поселениями барсука.

Хищные млекопитающие с одинаковой частотой появлялись как на поселениях, расположенных на склонах сопок, так и в долинах рек ($\chi^2 = 1.82$; $p = 0.2$). Хотя если рассматривать каждый вид в отдельности, то можно обнаружить определенные предпочтения. Например, енотовидная собака, как и лисица чаще посещали именно долинные поселения ($\chi^2 = 87.6$; $p = 0.001$ и $\chi^2 = 65.9$; $p = 0.001$ соответственно). Эти животные являются основными конкурентами барсука при заселении убежищ, так как часто не роют собственных убежищ, а стараются занять барсучьи. Иногда, даже присутствие барсука их не смущает, и они селятся рядом, занимая входы неиспользуемые барсуками. Вопросам взаимоотношений этих видов с европейским барсуком посвящено много работ (Иванова, 1965; Бородин, 1985; Kauhala et al., 1998 и др.). Тогда как на Дальнем Востоке (естественном ареале енотовидной собаки) подобные сведения редки.

Енотовидная собака в Уссурийском заповеднике чаще, чем другие хищные посещает поселения барсука: всего отмечено 73 визита. Пик посещаемости приходится на лето и осень (с июня по октябрь) (рис. 1). Посещение поселений барсука енотовидной собакой в конце мая – начале июня может быть связано с поисками убежища для выведения потомства (рис. 2А). Пары с подростками щенками могут менять убежища. Так на одном из поселений в июне неоднократно появлялась пара взрослых животных со щенком, а в июле самка с двумя щенками (рис. 2Б, В). Подростки щенки в августе уже самостоятельно проверяли поселения барсуков. Енотовидные собаки и осенью продолжают посещать поселения с целью поиска убежища на зиму (рис. 2Г). Вероятно, та же причина приводит в конце

осени и зимой на поселения барсука и лисиц (рис. 3). В Европе и лисица, и енотовидная собака зимой могут использовать убежища и одновременно с европейским барсуком (Goszczycski, Wujtowicz, 2001). Например, в Беловежской пуще 88% зимовочных поселений европейского барсука использовались одновременно и енотовидной собакой. При этом оба вида могли пользоваться одними и теми же входами, но разными гнездовыми камерами (Kowalczyk et al., 2008).

В Уссурийском заповеднике за два года наблюдений мы отметили только один подобный случай, когда пара енотовидных собак в ноябре использовала жилое поселение барсука уже после залегания хозяина в зимний сон. А вот лисицы в большинстве случаев появлялись на нежилых поселениях ($\chi^2 = 24.5$; $p = 0.001$), которые использовали только в холодное время года (рис. 1). Весной и летом ни на одном из 17 поселений, на которых проводились наблюдения, лисицы не зафиксированы. Вероятно, в Уссурийском заповеднике лисицы для выведения потомства редко используют те поселения, которые хоть иногда посещаются барсуком, что может быть связано с особенностями взаимоотношений этих видов. Для европейского барсука известны случаи агрессивных взаимодействий. Например, П.К. Горшков (1997) считает, что на территории Татарстана



Рис. 2. Енотовидная собака на поселениях азиатского барсука в Уссурийском заповеднике: А – пара (20 мая); Б – взрослое животное со щенком (17 июля); В – пара со щенком (23 июня); Г – пара (25 октября).

барсук и лисица конкурируют за поселения и лисица может выгнать барсука из убежища.

Другие исследователи, напротив, отмечают агрессию со стороны барсука, когда он уничтожает щенков лисицы или енотовидной собаки, хотя такие случаи редки (Лихачев, 1956; Kowalczyk et al., 2008). Изучение взаимодействий европейского барсука и лисицы на подкормочных площадках в Англии показало, что в большинстве случаев животные игнорировали друг друга, но в условиях дефицита корма барсук агрессивно защищал пищу, а лисица всегда уступала, никогда не проявляя агрессии (Macdonald et al., 2004).

Однако, в нашем исследовании мы не зарегистрировали ни одного случая взаимодействий лисицы с барсуком, поэтому наше предположение в дальнейшем требует проверки.

Еще одни из частых гостей на поселениях барсука в Уссурийском заповеднике – медведи. Всего зарегистрирован 41 визит, из них 33 – гималайского медведя (рис. 4А, Б) и 3 – бурого (в 5 случаях вид не определен). Эти хищники посещают убежища барсука при поиске добычи. При этом они одинаково часто проверяют как жилые, так и нежилые поселения ($\chi^2 = 0.6$; $p = 0.5$). В одном случае зафиксирована реакция барсуков на приближение медведя: перед приходом хищника барсуки спаривались, они услышали или почувствовали его запах за 3 минуты до появления медведя и ушли в поселение. Если медведь не застал барсука врасплох на поверхности, то он может пытаться выкопать жертву. Такое поведение зафиксировано с помощью фотоловушки на одном из поселений. Кроме того, 82 % найденных нами постоянных поселений барсука имеют следы раскопки входов. Однако обычно медведи не задерживаются на поселении надолго. Исключение составляют визиты самки с детенышами – всего 5 случаев из 41, когда медвежата активно исследуют входы (иногда пытаются залезть внутрь) (рис. 4В, Г). Кроме того, отмечено 2 случая, когда гималайский



Рис. 3. Лисица на поселениях азиатского барсука в Уссурийском заповеднике (октябрь).

медведь устраивался на ночевку около одного из входов жилого поселения барсука (это поселение имеет всего 9 входов). Хищник провел здесь две ночи (17 и 24 июня с 21 до 8 ч) (рис. 4Д, Е). Наиболее часто медведи приходят на поселения в конце лета и осенью (рис. 1), что, вероятно, связано с наживкой перед зимой. После выхода из берлоги весной медведи также «инспектируют» поселения барсуков. Так, одно из поселений мы обнаружили при троплении хищника по снегу 30 марта 2010 г.

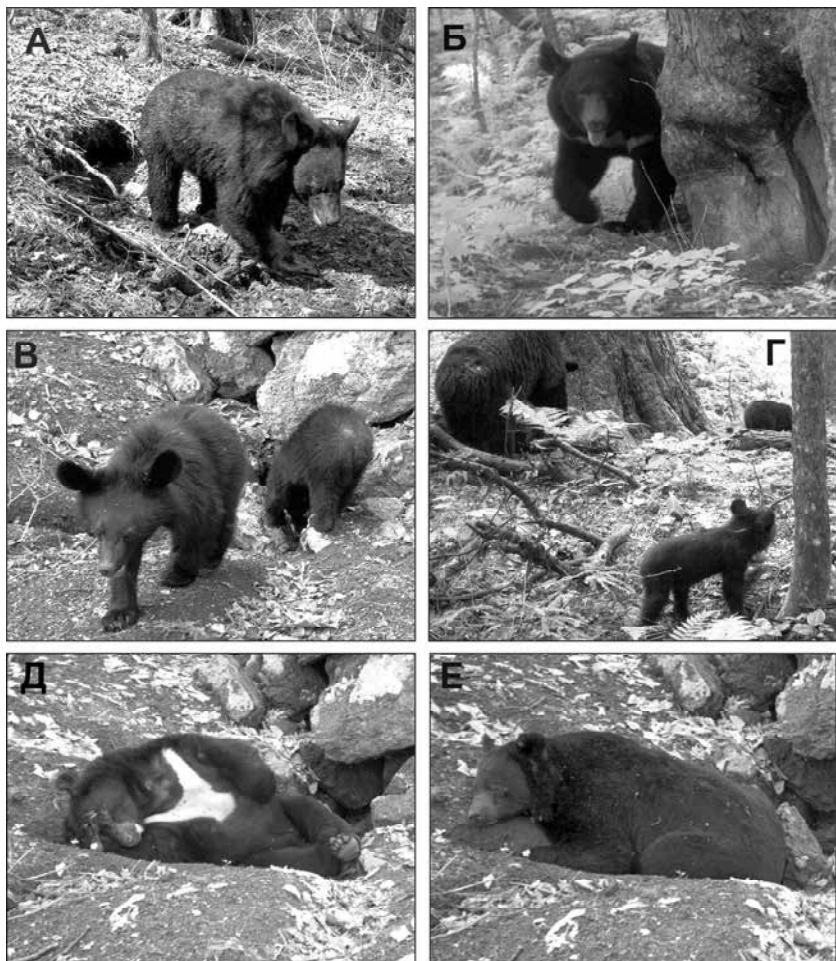


Рис. 4. Гималайский и бурый медведи на поселениях азиатского барсука в Уссурийском заповеднике: А и Б – гималайский медведь (14 апреля и 16 августа); В – медвежата гималайского медведя обследуют вход в поселение (10 мая); Г – самка бурого медведя с двумя медвежатами; Д и Е – самец гималайского медведя спит около входа в поселение (18 июня).

Еще один хищник, посещающий поселения барсука в Уссурийском заповеднике – харза (рис. 5А). За период наблюдений зафиксировано 8 визитов, большинство из которых приходится на осень (рис. 1). Вероятно, харза не беспокоит взрослых барсуков, но для барсучат может представлять определенную опасность. Так, в июне зафиксировано посещение харзой поселения барсука, в котором находился выводок. Хищник залезал в поселение, но мы не зафиксировали уничтожения им щенков барсука ни с помощью фотоловушки, ни по следам. Достаточно часто харзы появляются на убежищах барсука парами и осматривают входы по очереди, но не задерживаются около них дольше 2–3 минут.

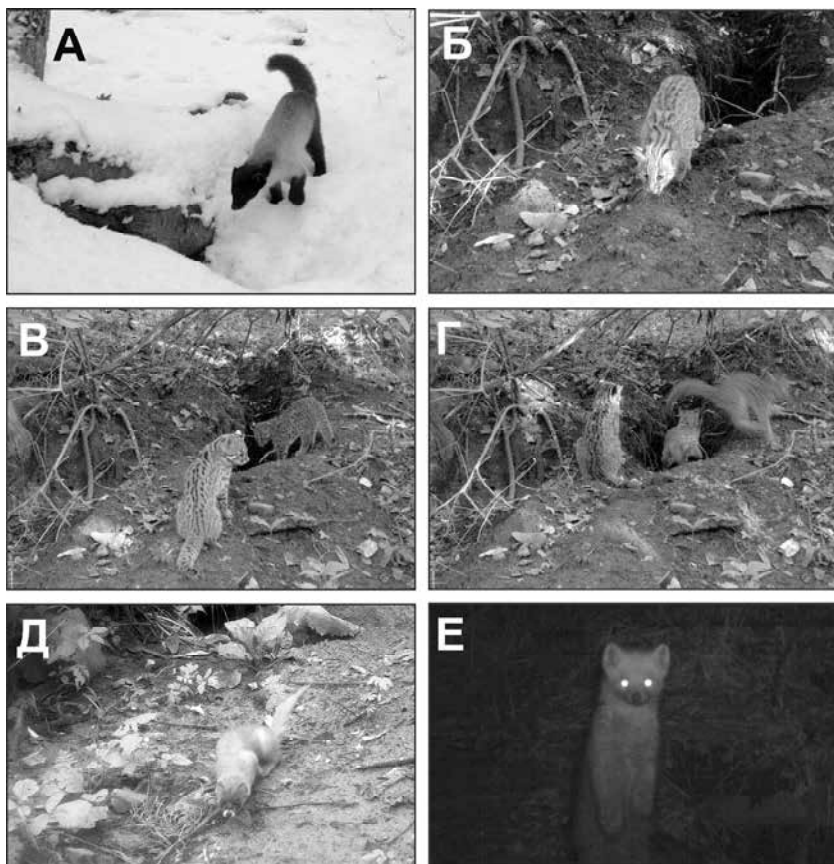


Рис. 5. Хищники на поселениях барсука азиатского барсука в Уссурийском заповеднике: А – харза (13 ноября); Б – дальневосточный лесной кот (25 августа); В и Г – самка дальневосточного лесного кота с котятами (27 августа); Д – колонок (9 сентября); Е – соболь (19 апреля).

Частый гость на поселениях барсука в Уссурийском заповеднике – дальневосточный лесной кот (37 визитов) (рис. 5Б). Сведения о поведении этого хищника в природе малочисленны и наши наблюдения представляют определенный интерес. Кот зафиксирован фотоловушками только на 4 поселениях в Суворовском лесничестве. Три из них расположены рядом с полем у кордона «Пейшула» (на расстоянии 20, 500 и 600 м от опушки леса) и одно – рядом с грунтовой дорогой, уходящей вглубь заповедника по пойме реки. На некоторых отрезках этой дороги мы неоднократно встречали следы кота, как взрослых животных, так и котят. На других поселениях, расположенных в глубине лесного массива, как на склонах сопки, так и в долине рек, кот не попадал в кадр ни разу. Таким образом, полученные нами результаты подтверждают наблюдения В.Г. Юдина (1977) о предпочтении дальневосточным котом пойменных биотопов. Наиболее часто кот посещает поселения барсука летом (рис. 1). Поздней осенью зафиксировано только 3 визита этого хищника и ни одного в зимние месяцы. Вероятно, в Уссурийском заповеднике дальневосточный лесной кот не использует поселения барсука в качестве убежищ в холодное время года.

Скорее всего, кот на поселения барсука заходит в поисках мышевидных грызунов или зайцев (которые часто отмечаются на поселениях), обычно, в сумерках или ночью. Иногда хищник устраивался на непродолжительный отдых около входов на выбросах почвы, образующихся после чистки ходов барсуками, или заглядывал во входы. В августе на одно из поселений дважды заходила самка с 4 котятами. 27 августа семейство появилось в поле зрения камеры в 7 ч и в 17 ч. В общей сложности животные провели на поселении 2.5 часа (котятка играли около входов и залезали внутрь) и ушли только при появлении барсука (рис. 5В, Г).

Соболь и колонок в Уссурийском заповеднике приходят на поселения барсука с той же целью, что и дальневосточный лесной кот. Всего зафиксировано 21 визит соболя (рис. 5Е) и 24 визита колонка (рис. 5Д). Необходимо отметить, что соболь одинаково часто появляется на поселениях барсука, расположенных как на сопках, так и в долине ($\chi^2 = 0.2$; $p = 0.7$). Колонок предпочитает заглядывать на поселения в долине ($\chi^2 = 25.8$; $p = 0.001$), при этом большинство визитов отмечено на поселении на опушке (16 из 24). Различается также и время посещения поселений этими хищниками. Соболь приходит на убежища барсука в течение всего года, тогда как колонок чаще появляется осенью (рис. 1). При этом поведение этих животных на поселениях сходно – оба вида иногда интересуются входами, залезают внутрь, оставляют метки, но не задерживаются в поле зрения камеры дольше 1–2 минут.

Реже других хищников на поселения барсука заходит рысь. Отмечено только 2 визита. Конечно, рысь может добывать барсука на удалении от поселений, что объясняет редкость визитов.

Закключение. Поселения барсука в Уссурийском заповеднике – один из ярких примеров долгоживущих сигналов биологического поля (Наумов, 1973). Некоторые из поселений расположены рядом с элементами ландшафта, заметно выделяющимися из общего фона – скальные выходы, мощные старовозрастные деревья. Подобные элементы ландшафта, даже если рядом с ними нет поселений барсука, привлекают внимание животных и организуют их поведение – то есть являются аттракторами первого порядка (Гольцман, Крученкова, 1999; Никольский, 2011). Эти объекты становятся аттракторами второго порядка в результате появления на них следов жизнедеятельности животных (Никольский, 2011), в нашем случае – устройства барсуком поселений. Поселения барсука могут существовать на протяжении сотен и тысяч лет, и используются многими поколениями животных (Динесман, 1968). Около поселений часто расположены тропы и уборные барсука. Регулярное подновление следов жизнедеятельности на поселениях (в том числе уборных) позволяет сохранять и передавать информацию об использовании территории и пространственной структуре популяции не только барсука, но и других видов животных.

Как показали наши наблюдения, поселения барсука в Уссурийском заповеднике привлекают самых разных животных на протяжении всего года. Некоторые хищные млекопитающие посещают убежища барсука регулярно – в поисках убежища или добычи. Информация о поселениях барсука передается из поколения в поколение, о чем свидетельствуют визиты самок с детенышами (енотовидная собака, медведь и дальневосточный лесной кот).

Таким образом, наблюдения на поселениях позволяют получить данные и о межвидовых взаимодействиях барсука. Особенный интерес представляет материал о взаимоотношениях с другими членами гильдии норных хищников – лисицей и енотовидной собакой. Использование фотоловушек в подобных исследованиях помогает получить обширный систематический материал, а также уточнить спорные случаи совместного обитания в одном поселении разных видов животных.

Работа выполнена при финансовой поддержке Русского географического общества.

Литература

- Бородин П.Л. 1985. Сравнительная экология барсука, лисицы и енотовидной собаки и их биоценотическое значение в Мордовском заповеднике. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 16 с.
- Гольцман М.Е., Крученкова Е.П. 1999. Аттракторы в социальном поведении // Шестой съезд Териол. об-ва. Тез. докл. (Москва, 13–16 апреля 1999 г.), М.: ИПЭЭ РАН. С. 61.
- Горшков П.К. 1975. Взаимоотношения барсука с лисой и енотовидной собакой в Татарской республике // Матер. II науч. конф. зоологов Волжско-Камского края, Казань. С. 138-144.

- Горшков П.К. 1997. Барсук в биоценозах Республики Татарстан. Казань: Изд-во Табигать. 176 с.
- Динесман Л.Г. 1968. Изучение истории биогеоценозов по нормам животных // Ботанический журн. № 2. С. 214-222.
- Иванова Г.И. 1965. Сравнительная экология лисицы, барсука и енотовидной собаки в островных лесах севера Воронежской области. Автореф. дис... канд. биол. наук. М. 20 с.
- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные биологические поля и их значение для животных // Журн. общ. биологии, Т. 34. № 6. С. 808-817.
- Наумов Н.П. 1975. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Вест. АН СССР. № 2. С. 55-62.
- Наумов Н.П. 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. Вопросы териологии. М.: Наука. С. 93-110.
- Никольский А.А. 2011. Биологическое сигнальное поле млекопитающих как аттрактор второго порядка в пространстве биогеоценоза // Териофауна России и сопредельных территорий (IX съезд Териол. общ. при РАН), М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 332.
- Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. Издание четвертое. М.: Высшая школа. 350 с.
- Лихачев Г.Н. 1956. Некоторые черты экологии барсука в широколиственном лесу Тульских Засек // Сб.к матер. по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. Под ред. П.Б. Юргенсона. М.: Изд-во Министерства сельского хозяйства СССР. С. 72-94.
- Сидорчук Н.В., Рожнов В.В. 2010. Европейский барсук в Дарвинском заповеднике. Традиционные и новые методы в изучении экологии и поведения норных хищников. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 122 с.
- Сидорчук Н.В., Рожнов В.В. 2011. Дистанционные методы изучения барсуков: некоторые особенности использования фотоловушек // Дистанционные методы исследования в зоологии. Матер. науч. конф. М.: Тов-во науч. изд. КМК. С. 87.
- Юдин В.Г. 1977. Енотовидная собака Приморья и Приамурья. М.: Наука, 162 с.
- Юдин В.Г., Юдина Е.В. 2009. Тигр Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 485 с.
- Goszczycski J., Wytjowicz I. 2001. Annual dynamics of den use by red fox *Vulpes vulpes* and badgers *Meles meles* in central Poland // Acta Theriologica. № 46. P. 407-417.
- Kauhala K., Laukkanen P., von Rege I. 1998. Summer food composition and food niche overlap of the raccoon dog, red fox and badger in Finland // Ecography. № 21. P. 457-463.
- Kowalczyk R., Jędrzejewska B., Zalewski A., Jędrzejewski W. 2008. Facilitative interactions between the Eurasian badger (*Meles meles*), red fox (*Vulpes vulpes*) and the invasive raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) Białowieża Primal Forest, Poland // Canadian J. of Zoology. № 86. P. 1389-1396.
- Macdonald D.W., Buesching C.D., Stopka P., Henderson J., Ellwood S.A., Baker S.E. 2004. Encounters between two sympatric carnivores: red foxes (*Vulpes vulpes*) and European badgers (*Meles meles*) // J. of Zoology. № 263. P. 385-392.
- Roper T. J. 1992. Badger *Meles meles* setts: architecture, internal environment and function // Mammal Review, 22. P. 43-53.

ПРОБЛЕМЫ СОХРАНЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО СИГНАЛЬНОГО ПОЛЯ КОПЫТНЫХ В КАВКАЗСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

С.А. Трепет

Кавказский заповедник

trepet71@mail.ru

Концепция биологического сигнального поля разработана Н.П. Наумовым (1973). Ее суть заключается в наличии в популяционном ареале видоспецифичных «биохимических», «биооптических», «биоакустических» и других полей, своим возникновением связанных с длительной жизнедеятельностью вида. Такие биологические поля, определенным образом сочетаясь во времени и пространстве, имеют сигнальное, или информационное, значение. По мнению А.А. Никольского (2003), несмотря на отсутствие четких измеряемых параметров, биологическое сигнальное поле является важнейшей популяционной характеристикой и неотъемлемой частью экосистем.

Специальные исследования биологического сигнального поля животных немногочисленны (Матюшкин, 1977; Наумов и др., 1981; Лисицына, 1988; Никольский, Мухамедиев, 1999) и посвящены преимущественно видам с устойчивыми территориальными связями. В ряде работ содержится информация о сигнальных полях определенной модальности: ольфакторной (Корытин, 1972, 1979), акустической (Переладова, 1979, 1981; Никольский, Фроммольт, 1989), оптической (Пажетнов, 1979; Бобырь, 1992; Бобырь, Онипченко, 1993). Однако различные элементы сигнального поля рассматриваются преимущественно в разрезе изучения социальной активности животных. В то же время, изучение пространственной структуры и функциональных свойств сигнальных полей многое может дать не только для понимания особенностей поведения животных (поведенческий аспект), но и для решения вопросов общей динамики популяций: флуктуаций ареала, пространственной структуры, процессов расселения, миграций и др. (экологический аспект).

Удобным объектом для исследования экологических аспектов концепции биологического сигнального поля могут быть виды, восстанавливаемые в местообитаниях, где они ранее исчезли, в частности, горный подвид зубра (*Bison bonasus montanus* Rautyán et al., 2000) на Северо-Западном Кавказе. Как известно, аборигенные зубры Кавказа (*B. b. caucasicus* Satunin, 1904) к середине 1920-х гг. были полностью истреблены. Последовательное сокращение животных в популяционном ареале привело к «затуханию» и постепенному исчезновению информационного поля. Восстановление зубров спустя несколько десятилетий, представляло собой, таким образом, эксперимент в чистом виде, который дал возможность просле-

дить все этапы расселения вида и формирования новой системы передачи биологической информации.

Ранее (Трепет, 2008) было показано, что в процессе расселения и формирования ареала восстанавливаемой популяции зубров в Кавказском заповеднике значительная роль принадлежит биологическому сигнальному полю. Освоение зубрами новых местообитаний в Кавказском заповеднике и за его пределами в период 1945–1979 гг. имело скачкообразный характер. Фактором, вызывающим резкое расселение зубров, являлось увеличение плотности популяции. Накоплению критических значений плотности способствовало отсутствие системы биологического сигнального поля зубров. С ее отсутствием был связан и концентрический характер первоначального расселения животных. Вторичное расселение зубров в центральных районах Кавказского заповедника, наблюдаемое в 2000-х гг., связано с влиянием антропогенных факторов. Оно не сопровождалось увеличением плотности популяции зубров до критических значений и носило, благодаря наличию развитой системы биологического сигнального поля, направленный характер.

Рассматривая динамику локальных группировок популяции оленя (*Cervus elaphus maral*) в Кавказском заповеднике (Трепет, Ескина, 2007, 2011), мы обнаружили, что механизм изменения численности позволяет популяции в периоды депрессий сохранить биологическое сигнальное поле. В частности, наиболее динамичными в популяции оленя оказываются многочисленные группировки. За счет изменения их численности происходят сокращение или рост всей популяции. В периоды погодных аномалий или увеличения антропогенного воздействия такой механизм изменения (сокращения) численности приводит к постепенному ее выравниванию в локальных субъединицах. Таким образом, пространственная структура популяции в целом остается стабильной и обеспечивает сохранение ареала и биологического сигнального поля популяции. В отсутствие неблагоприятных факторов это в свою очередь позволяет новым поколениям животных с наименьшими временными и энергетическими затратами воспроизвести пространственную структуру своих предшественников. Вероятно, похожий механизм действует и в динамике популяций высокогорных копытных Кавказского заповедника: тура (*Capra caucasica*) и серны (*Rupicapra rupicapra caucasica*) (Трепет, Ескина, 2012).

Биологическое сигнальное поле копытных в Кавказском заповеднике представляет собой, прежде всего, систему троп, а ее элементами являются различные постоянные или временные объекты: солонцы, зубровые каталки, олени «точки», кабаньи купалки и другие. Тропы связывают элементы поля в логичную систему, отвечающую потребностям животных в различные сезоны и придающую направленный характер их перемещениям, будь то миграции, кочевки, локальные переходы или уход от воздействия неблагоприятных факторов среды, в том числе, – антропогенных.

Сохранение этой системы, на наш взгляд, является основой стратегии сохранения популяций копытных.

Так сложилось, что в Кавказском заповеднике на протяжении всей его 90-летней истории с разной интенсивностью в отдельные периоды администрация пытается «улучшить» условия обитания копытных, забывая, что обширная территория заповедника и его ресурсы позволяют обеспечить равновесие в системе пастбища-копытные-хищники безо всякого влияния человека. Набор мер этого «улучшения» невелик: уничтожение волка и закладка искусственных солонцов. Но, если первая мера просто бессмысленна, поскольку в заповеднике отнюдь не волк определяет численность жертв, а наоборот (Трепет, Ескина, 2011, 2012), то вторая мера – это прямое вмешательство в сложившееся биологическое сигнальное поле целого ряда видов.

Естественные солонцы – важнейший, возможно, ключевой элемент биологического сигнального поля популяций самых разнообразных копытных и хищников, и пространственная структура и миграционные пути копытных тесно связаны с распространением природных солонцов.

Естественными солонцами называют участки территории, регулярно посещаемые копытными с целью поедания почвы, различных грунтов или питья воды из минерализованных источников. Феномен «солонцевания», или литофагии, свойствен большинству видов копытных во всем мире и широко обсуждается в зарубежной научной литературе. Основной круг вопросов по этой проблеме: выяснение химического состава поедаемых грунтов (Emmons, Stark, 1979; Tankersley, Gasaway, 1983; Holl, Bleich, 1987; Tracy, McNaughton, 1995), изучение половых и возрастных особенностей солонцевания (Atwood, Weeks, 2002, 2003), влияние солонцов на пространственную структуру животных (Tankersley, Gasaway, 1983; Watts, Schemnitz, 1985). Исследований солонцов в России немного, и, за исключением работ А.А. Насимовича в Кавказском заповеднике (1938) и Ф.Д. Шапошникова в горно-таежном Алтае (1953), большинство из них касаются территории Сихотэ-Алиня (Ливеровский, 1959; Елпатьевский, Паничев, 1980; Паничев, 1987, 2005; Паничев и др., 1988; Golokhvast, Panichev, 2011).

В Кавказском заповеднике явление литофагии у копытных хорошо известно и описано в работах Динника (1910), Филатова (1912), очерках Великокняжеских охот Шильдера (1895), однако специальные исследования естественных солонцов были проведены лишь А.А. Насимовичем (1938). Автор описал основные морфологические особенности различных солонцов, а также сезонный характер их посещения различными видами копытных.

Как показывают исследования (Паничев, 1987; Трепет, Локтионова, 2012), естественные зверовые солонцы в своем составе содержат компоненты, жизненно необходимые для копытных: легко усваиваемый натрий,

макро- и микроэлементы, сорбенты, биологически активные вещества. Посещение солонцов животными имеет глубокий биологический смысл.

Действительно, кора выветривания горных пород является важнейшим источником минерального питания животных, как необходимая часть общего рациона фитофагов. Минеральные комплексы зверовых солонцов используются животными для поддержания в организме солевого баланса по щелочным и щелочноземельным элементам, особенно в периоды физиологической перестройки организма, связанной со сменой летне-осеннего и весенне-летнего кормового рациона, отелом, лактацией, гоним, рождением рогов.

Однако, как полагают исследователи (Шапошников, 1953; Матюшкин, 1972; Паничев, 2005; Tankersley, Gasaway, 1983; Golokhvast, Panichev, 2011), роль зверовых солонцов и солонцевания в жизни животных гораздо более сложная. Именно в окрестностях солонцов в наибольшей степени проявляется такая средообразующая функция крупных фитофагов, например, зубров, оленей, как формирование троп: солонцы буквально опутаны сетью троп и, кроме того, соединены тропами между собой. Как правило, все миграционные передвижения животных проходят через цепь солонцов. Здесь концентрируются различные визуальные или запаховые информационные знаки животных: мочевые точки, экскременты, задиры, заломы, погрызы и др. Появление солонцов отражается на размещении ряда видов животных, как непосредственно связанных с копытными, так и совершенно независимых от них: от кровососущих насекомых до падальщиков. Подкарауливание на солонцах – обычный прием охоты многих хищников. Сброшенные рога оленей, кости погибших животных – неотъемлемая часть окрестностей солонцов.

Исследования А.М. Паничева (2005) позволяют говорить о еще более сложной связи пространственной структуры популяций копытных и конкретной геохимической среды: «отсутствие минералов, пригодных для внутреннего использования в пределах той или иной территории, может сужать адаптивные возможности для обитания на ней животных, тем самым влиять на степень ее заселенности животными».

Регулярную закладку поваренной соли в сеть искусственных солонцов на территории заповедника начали проводить с 1932 г., их количество к концу 1960-х гг. достигло 75–80, а общая масса соли – 15 тонн. В 1980–1990 гг. эти биотехнические мероприятия в заповеднике практически не проводились. Закладка искусственных солонцов была вновь возобновлена в 2000-х гг. и преследовала те же цели, что и прежде: традиционная со времен Кубанской охоты минеральная подкормка копытных и, кроме того, препятствовать выходу животных за пределы границ заповедника на территорию сопредельных охотничьих хозяйств, куда их «выманивают» опять же искусственными солонцами. При этом регулярность и периодичность закладки соли были утрачены, для заброски соли

стал использоваться вертолет, а места закладки соли большей частью стали выбираться хаотично.

В Кавказском заповеднике известно более 150 активно используемых копытными гидроморфных и не менее нескольких сотен сухих солонцов (Насимович, 1938). В действительности же их количество значительно большее. Поэтому мысль о том, что животные *нуждаются* в искусственной минеральной подкормке, по меньшей мере, нелепа. Егеря Кубанской охоты, зная склонность «благородной дичи» к поваренной соли и способность быстро ее находить, закладывали соль не для минеральной подкормки копытных, а для их привлечения и привыкания к определенному месту (Насимович, 1938). Известно (Шильдер, 1895), что искусственные солонцы были обустроены в районах охотничьих лагерей «Челипси» и «Аспидный», где осенью охотились на оленей, туров и серн. На арендованной Великим Князем территории, кроме того, отстреливались волки и леопарды, как «вредные хищники». Это обычная практика любого охотничьего хозяйства.

Кавказский заповедник, созданный в свое время ради спасения зубра и других копытных, долгое время рассматривался как «охотничье хозяйство, в котором нельзя охотиться», и искусственные солонцы и отстрел хищников традиционно были здесь обычным делом. Лишь к концу XX в. пришло понимание того, что в заповеднике не нужно ничего менять, территория заповедника достаточна для поддержания сбалансированных отношений в системе пастбища-копытные-хищники, и ее нужно лишь охранять от браконьеров.

Закладка искусственных солонцов в заповеднике, проводимая в последние годы, по нашему мнению, имеет несколько негативных сторон.

Во-первых, это своего рода «обман» животных, имеющих возможность получить все необходимые им компоненты из естественной среды.

Во-вторых, это дополнительный и мощный источник антропогенного беспокойства. Пластиковые мешки с солью доставляются вертолетом в самые труднодоступные и непосещаемые места заповедника. Часто 10–20 мешков с солью сбрасываются прямо с борта зависшего над землей вертолета, а мешки так и остаются лежать в местах сброса.

В-третьих, отсутствует какая-либо система закладки соли. Соль порой выбрасывается в самых неожиданных местах и только в альпийском поясе. Отсутствует регулярность и периодичность этих работ. Соль закладывается не тогда, когда это может быть нужно животным, например, весной, а когда есть возможность использовать вертолет. Однажды несколько мешков с солью были выброшены зимой(!) в районе Алоусского озера и на Мастакане. К весне вся соль была размыва талыми водами и дождями. Часто меняются места прежних искусственных солонцов, например, на г. Атамажи, или соль сбрасывается в новых местах, где никогда не было искусственного солонца, например, в районе Оленьего перевала на Безводном хребте.

Каждый такой «солонец» — это локальный очаг дестабилизации в сложившемся биологическом сигнальном поле копытных и хищников, а их совокупность для популяций животных — уже серьезный негативный фактор. А.Н. Кудактин (1994) описывает случай формирования нового «волчьего загона» в районе искусственного солонца, местонахождение которого сместили, для удобства полета вертолета, на альпийский луг на 300 м в сторону от лесного массива. В первый же год после закладки соли вблизи этого солонца были обнаружены погибшие от волков олени и туры. Автор делает вывод, что даже минимальное антропогенное вмешательство в экосистему привело к сдвигу в существующих межвидовых взаимоотношениях и связей всей экосистемы.

В качестве объяснения закладки искусственных солонцов часто звучит мнение, что солонцы необходимо закладывать в заповеднике потому, что их активно закладывают на сопредельных территориях заказников и охотничьих хозяйств. Животных таким образом «выманивают» из заповедника, и, чтобы удерживать их на «нашей» территории, следует закладывать солонцы. Такое объяснение, по меньшей мере, наивно. Пространственная структура копытных в заповеднике очень сложна и сопряжена с кормовыми ресурсами, климатическими факторами и степенью антропогенного беспокойства. Каждая локальная группировка зубров, оленей, туров, серн имеет свою систему отношений с пространством. И часто в это пространство входят и сопредельные с заповедником территории. Например, весной, в мае, олени, зимующие в лесных массивах Солонцового хребта, переходят на соседние участки Псебайского заказника. Происходит это не потому, что здесь выложена поваренная соль, а потому, что здесь раньше, чем в заповеднике, стаивает снег и появляется свежая зелень. Уже в июне олени вновь перемещаются в высокогорье заповедника.

Таким образом, закладка искусственных солонцов в Кавказском заповеднике, как строительство солевых навесов в лесном поясе, так и вертолетная заброска соли в высокогорье, нецелесообразна и ничем не оправдана. Это дополнительный источник экологических нарушений, антропогенного беспокойства и загрязнения территории, от которого легко избавиться, приняв соответствующие управленческие решения.

Литература

- Бобырь Г.Я. 1992. Особенности экологии охраны и использования бурого медведя Центрального Кавказа. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Всесоюз. сельскохозяйственный ин-т заочного образования. 21 с.
- Бобырь Г.Я., Онипченко В.Г. 1993. Влияние деятельности медведя на растительность верхне-лесного и субальпийского поясов в Тебердинском заповеднике // Медведи России и прилегающих стран – состояние популяций. М. С. 32-43.
- Динник Н.Я. 1910. Звери Кавказа. Часть 1. Китообразные и копытные // Записки Кавк. Отд. Русск. Геогр. Общ. Книга 27. М. С. 1-246.

- Елпатьевский П.В., Паничев А.М. 1980. Геохимические особенности зверовых солонцов Сихотэ-Алиня // Бюл. МОИП. Отд. Биол. Вып. 6. С. 12-23.
- Корыгин С.А. 1972. Обонятельное поведение млекопитающих в свете этологических концепций инстинкта // Матер. к науч. конф., посвященной 50-летию ВНИИОЗ. Часть 2. Вопросы экологии. Киров: С. 97-100.
- Корыгин С.А. 1979. Поведение и обоняние хищных зверей. М.: Изд-во Моск. ун-та, 224 с.
- Кудактин А.Н. 1994. Семья – ячейка популяции // Заповедная пирамида. Сочи. С. 152-191.
- Ливеровский Ю.А. 1959. Зверовые солонцы Сихоте-Алиня // Уч. зап. МГУ. Биогеограф. Вып. 189. С. 66-77.
- Лисицына Т.Ю. 1988. Лежбище северных морских котиков как биологическое сигнальное поле // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих (Всесоюз. совещ.). М. С. 62-65.
- Матюшкин Е.Н. 1972. Деятельность копытных как фактор преобразования природных комплексов зверовых солонцов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Вып. 6. С. 38-44.
- Насимович А.А. 1938. К познанию минерального питания диких животных Кавказского заповедника // Труды Кавказского заповедника. Вып. 1. М. С. 103-150.
- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 6. С. 808-817.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсяников Н.Г. и др. 1981. Социальное поведение песца на острове Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности // Вопр. териол. Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. С. 31-75.
- Никольский А.А., Мухамедиев Т.Д. 1996. О территориальном консерватизме алтайской пищухи // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 101. Вып. 5. С. 15-29.
- Никольский А.А., Фроммольт К.-Х. 1989. Звуковая активность волка. М.: Изд-во МГУ, 128 с.
- Пажетнов В.С. 1979. Сигнальные метки в поведении бурых медведей (*Ursus arctos*) // Зоол. журн. Т. LVIII. Вып. 10. С. 1536-1542.
- Паничев А.М., Собанский Г.Г., Ван А.В., Будников И.В. 1988. Зверовые солонцы в горах Сибири // Бюл. МОИП. Отд. биол. Вып 2. С. 42-53.
- Паничев А.М. 1987. Зверовые солонцы Сихоте-Алиня (биолого-геологический аспект). Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 208 с.
- Переладова О.Б. 1979. Звуковая сигнализация настоящих оленей. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 22 с.
- Переладова О.Б. 1981. Пространственно-временная динамика рева кавказского и бухарского оленей // Вопр. териол. Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. С. 182-244.
- Трепет С.А. 2008. Особенности расселения зубров (*Bison bonasus montanus*) на Северо-Западном Кавказе // Зоол. журн. Т. 87. № 12. С. 1518-1523.
- Трепет С.А., Ескина Т.Г. 2011. Влияние средовых факторов на динамику численности и пространственную структуру популяции благородного оленя (*Cervus elaphus maral*) в Кавказском заповеднике // Зоол. журн. Т. 90. № 6. С. 1-13.
- Трепет С.А., Ескина Т.Г. 2012. Влияние факторов среды на динамику численности и пространственную структуру популяции серны (*Rupicapra rupicapra caucasica*) в Кавказском заповеднике // Зоол. журн. Т. 91. № 9. С. 1-10.
- Трепет С.А., Ескина Т.Г. 2007. К вопросу о механизме изменения численности популяции благородного оленя (*Cervus elaphus maral*) на Северо-Западном Кавказе // Экология. № 4. С. 283-292.
- Трепет С.А., Локтионова О.А. 2012. Искусственные и естественные зверовые солонцы в Кавказском заповеднике // Матер. науч.-практич. конф., посвященной 25-летию Дагестанского заповедника. Махачкала. С. 163-168.
- Филатов Д.П. 1912. О Кавказском зубре // Записки Императорской Академии наук по физ.-мат. отделению. Т. 30. № 8. СПб. 40 с.

- Шапошников Ф.Д. 1953. О «солонцевании» диких копытных животных в горно-таежном Алтае // Бюл. МОИП. Отд. Биол. Вып. 1. С. 3-10.
- Шильдер В.А. 1895. Кубанская охота Его Императорского Высочества Великого Князя Сергея Михайловича в 1894 г. // Природа и охота. Май. С. 1-18.
- Atwood T.C., Weeks H.P. 2002. Sex- and Age-specific Patterns of Mineral Lick Use by White-tailed Deer (*Odocoileus virginianus*) // The American Midland Naturalist. 148(2). P. 289-296.
- Atwood T.C., Weeks H.P. 2003. Sex-specific patterns of mineral lick preference in white-tailed deer // Northeastern Naturalist. 10(4). P. 409-414.
- Emmons L.H., Stark N.M. 1979. Elemental Composition of a Natural Mineral Lick in Amazonia // Biotropica. V. 11. № 4. P. 311-313
- Golokhvast K.S., Panichev A.M. 2011. The cause and the effect of lithophagial instinct // Pacific science review. V. 13. № 1. P. 64-70.
- Holl S.A., Bleich V.C. 1987. Mineral Lick Use by Mountain Sheep in the San Gabriel Mountains, California // J. of Wildlife Management. Vol. 51. № 2. P. 383-385.
- Tankersley N.G., Gasaway W.C. 1983. Mineral lick use by moose in Alaska // Canadian J. of Zoology. 61(10). P. 2242-2249.
- Tracy B.F., McNaughton S.J. 1995. Elemental analysis of mineral lick soils from the Serengeti National Park, the Konza Prairie and Yellowstone National Park // Ecography. V. 18. I. 1. P. 91-94.
- Watts T.J., Schemnitz S.D. 1985. Mineral Lick Use and Movement in a Remnant Desert Bighorn Sheep Population // J. of Wildlife Management. V. 49. № 4. P. 994-996.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭКСКРЕМЕНТОВ КУНЬИХ КАК ФОРМЫ ВНУТРИ- И МЕЖВИДОВОЙ ИНФОРМАЦИИ

Ю.Н. Цветкова¹, Д.А. Сенина¹, Н.Я. Поддубная¹, О.С. Колобова²

¹ФГБОУ ВПО «Череповецкий государственный университет», г. Череповец;

²ГНУ ВНИИСБ Россельхозакадемии, г. Москва

biologiacher@yandex.ru

Изучение адаптаций животных, внутри- и межвидовых взаимодействий и связей с окружающей их средой – одно из самых увлекательных и одновременно трудно исполнимых занятий. Его результативность зависит в значительной степени от методического обеспечения, но в еще большей степени – от теоретической базы. Николай Павлович Наумов (1973, 1975, 1977) создал концепцию о биологических сигнальных полях. Теория биологического сигнального поля Н.П. Наумова развивается в России и за рубежом, где более принятым является название теории «знакового поля». Но, в любом случае, она представляет собой основу для изучения жизни животных в сообществах и в экосистемах (Мозговой, 2004). За последние десятилетия опыт Н.П. Наумова по применению теории биологического сигнального поля для изучения внутривидовых и межвидовых коммуникаций млекопитающих был проанализирован, переработан и дополнен техникой детальных троплений следов животных в естественных биоценозах, и были получены данные о поведении животных, выраженные через параметры биологического (знакового) поля и параметры поведения. Реакции особи на объекты внешней среды описывались качественно и количественно, отмечались продолжительность тех или иных форм поведения, реализованных при их восприятии (Рожнов, 2011 и др.).

Н.П. Наумов показал, что возможен опосредованный через среду обитания обмен опытом между особями, поколениями одного вида и разными видами, то есть, по существу, обмен информацией. В большинстве случаев “средовый” обмен информацией действует по принципу: “адресовано всем, кого это касается” (Мозговой, 2004).

Запаховая метка занимает центральное место в химической коммуникации мелких хищных млекопитающих, у которых ярко выражено маркировочное поведение. В качестве таковой эти животные могут использовать разнообразные выделения организма (Ralls, 1971; Корыгин, Азбукина, 1975; Соколов, Зинкевич, 1979). Запаховые метки можно обнаружить на разном субстрате, и это зависит от образа жизни (напр., Рожнов, Авиллов, 2005; Рожнов, 2011). Для нанесения запаховой метки животные выбирают только очень заметные объекты, находящиеся на путях их перемещений, которые достаточно постоянны во времени (напр., Erlinge, 1968).

В нашем исследовании мы использовали экскременты куньих и их следовые дорожки для изучения адаптивного поведения. Оценка источников

информации куньих, в частности экскрементов, наблюдателями часто затронута.

Чтобы выяснить ошибки, которые могут иметь место в полевых определениях видовой принадлежности экскрементов, совместной исследовательской группой кафедры биологии ЧГУ и ВНИИ Биотехнологии были обследованы семь рек Вологодской области и по одной реке в Республике Коми и Пермском крае в 2010–2012 гг. Было собрано 590 образцов. На основании морфометрических признаков 392 экскремента были определены как принадлежащие норкам (180 образцов могли в равной степени принадлежать как норкам, так и выдре), 18 – как норке, так и лесной кунице. 127 образцов подверглись молекулярно-генетическому анализу.

Вначале мы опробовали метод частичного секвенирования мтДНК экскрементов куньих, рекомендованный В.В. Рожновым с соавторами (Рожнов и др., 2008). В результате апробации этой методики из 50 образцов удалось идентифицировать лишь 43%, что было связано с низкой специфичностью использовавшихся праймеров.

Затем видовая идентификация куньих была проведена путем секвенирования маркерной последовательности участка митохондриальной ДНК, выделенной из экскрементов, с использованием видоспецифичных праймеров, предложенных К. Фернандесом с соавторами (Fernandes, 2008). Результат получился лучше, чем при использовании первой методики, так удалось идентифицировать уже 55% образцов. Но полный анализ каждого образца на семь-восемь пар праймеров оказался весьма трудоемким процессом и, к тому же, при низкой температуре отжига этих праймеров часто образуются неспецифические продукты. Выяснилось, что праймеры для европейской норки дают также специфический продукт на ДНК черного хоря, с которым эта норка находится в наиболее близком родстве, что дополнительно снижает эффективность метода.

Таким образом, мы остановились на методе частичного секвенирования мтДНК (Рожнов и др., 2008), но выбрали праймеры на консервативные для всех видов куньих участки митохондриальной ДНК, позволяющие провести специфические ПЦР и последующие секвенирования (оригинальная идея О.С. Колобовой) (Сенина и др., 2012). Из 79 исследованных по этой методике образцов 84% были успешно определены. В целом из 100 определенных по трем методикам образцов 59 принадлежали американской норке, 34 – выдре, 6 – лесной кунице и 1 – европейской норке. При этом выяснилось, что 18% образцов, определенных по морфометрическим параметрам как принадлежащие норкам, принадлежали в основном выдре (89%) и кунице. Ранее М. Хансеном и Л. Якобсоном (Hansen, Jacobsen, 1999) и К. Фернандесом с соавторами (Fernandes et al., 2008) уже отмечалось, что визуальная идентификация экскрементов куньих является трудной даже для опытных натуралистов из-за схожести их формы, раз-

мера, запаха и содержания остатков тех же самых объектов пищи. По нашим данным, точность определения видовой принадлежности экскрементов начинающих и опытных исследователей различается примерно на 25%, при этом при летнем сборе экскрементов даже на следовой дорожке хищников ошибка определения принадлежности может составлять 20%.

Наши исследования показали, что в определении видовой принадлежности экскрементов только по морфометрическим параметрам ошибки неизбежны. И это следует учитывать при анализе уже опубликованных обширных сведений по питанию и территориальному распределению кунных, полученных с использованием экскрементов, и при планировании новых исследовательских работ.

Что касается основной цели нашей работы – изучение запаховых меток различных видов кунных на околородных территориях, то она была реализована в исследовании, выполненном в Череповецком районе Вологодской области в 2009–2012 гг. В качестве модельных участков служили реки Большой Юг и Сарка и прилегающие к ним различные ручьи. Эти реки представляют собой типичные местообитания околородных кунных: ширина рек варьирует от 3 до 10 м, имеются в достаточном количестве участки с быстрым течением, незамерзающие зимой, и глубокие участки с медленным течением, где можно найти в относительном изобилии основных жертв норки и выдры. Берега рек имеют хорошие защитные условия – развитый древесно-кустарниковый полог, местами постоянный уровень воды поддерживается бобрами.

Основными объектами оставления запаховых меток околородных видов кунных здесь служили крупные камни и крупные деревья-валежины по берегам рек или над их руслом, реже экскременты располагались на прикомлевых частях деревьев и на лесных тропинках. Выдра часто оставляла экскременты на холмиках песка. На одной и той же территории мы встречали экскременты лесной куницы, речной выдры и американской норки. На исследуемом участке метки были размещены неравномерно. Наиболее интенсивно обновляются метки в районе слияния лесного ручья и реки. Как показали тропления следовых дорожек хищников, оставление запаховых меток было связано в основном с границами участков обитания животных одного и того же вида. В то же время, оставленные запаховые метки располагались в зонах, доступных для других видов, что позволяет предполагать их назначение для использования животными как формы передачи межвидовой информации.

Было выявлено, что животные часто перемещаются по следам других особей своего или близких по экологии видов, по собственным ранее оставленным следам, внимательно исследуя среду совместного обитания. При этом они воспринимают те или иные элементы микрорельефа, объекты биотической и абиотической природы, которые имеют для них сигнальное значение.

Литература

- Киселева Н.В. 2011. Трофические и пространственные взаимоотношения лесной куницы (*Martes martes*) и американской норки (*Neovison vison*) на горных реках Южного Урала // Зоол. журн. Т. 90. № 12. С. 1502-1508.
- Корытин, Азбукина. 1975. Материалы по обонятельному поведению млекопитающих // Тр. ВНИИ охоты и звероводства. Вып. 25. Киров: Волго-Вятское книж. изд-во, Кировское отд. С. 183-316.
- Мозговой Д.П. 2004. Установки, предпосылки и перспективы теории информационно-знакового поля млекопитающих // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 6. № 2. С. 341-349.
- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные биологические поля и их значение для животных // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 6. С. 808-817.
- Наумов Н.П. 1975. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Вестн. АН СССР. № 2. С. 55-62.
- Наумов Н.П. 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 93-110.
- Наумов Н.П., Карташов Н.Н. 1979. Зоология позвоночных. М.: Высш. школа. Т. 1. 333 с. Т. 2. 272 с..
- Павлов И.П. 1973. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. М.: Наука. 654 с.
- Поддубная Н.Я. 1992. Несинхронность динамики популяций различных куньих в ответ на изменения численности мышевидных грызунов // Экология. № 1. С. 41-46.
- Рожнов В.В. 2011. Опосредованная хемокommunikация в социальном поведении млекопитающих. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 288 с.
- Рожнов В.В., Авиллов В.К. 2005. Пространственное распределение запаховых меток околородных куньих на р.Межа (Тверская область) // Повеение и поведенческая экология млекопитающих. Матер. науч. конф. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 211-213.
- Рожнов В.В., Моргулис А.Л., Холодова М.В., Мещерский И.Г. 2008. Использование молекулярно-генетических методов для видовой идентификации куньих по продуктам их жизнедеятельности // Экология. № 1. С. 73-76.
- Сенина Д.А., Колобова О.С., Поддубная Н.Я., Малоченко О.П., Монахова Ю.А. 2012. Видовая идентификация представителей семейства куньих (Mustelidae) методом частичного секвенирования митохондриальной ДНК из образцов экскрементов // Тез. докл. 12 науч. конф. молодых ученых «Биотехнология в растениеводстве, животноводстве и ветеринарии», 1 апреля 2012 г. М. С. 95.
- Сеченов И. 1866. Физиология нервной системы (Отд. 1-2). СПб.: тип. А. Головачева, 186 с.
- Сеченов И. 1884. Физиология органов чувств. Зрение. Физиологические очерки. СПб: Типография М.М. Стасюлевича, 1884 г. 162 с.
- Сидорович В.Е. 1995. Норки, выдра, ласка и другие куньи // Минск: Ураджай. С. 64-78.
- Соколов В.Е., Зинкевич Э.П. 1979. Химическая коммуникация млекопитающих // Наука и человечество. Междунар. ежегодник. М. С.129-137.
- Физиология органов чувств. Зрение. 1867: Переделка соч. Anatomie und Physiologie der Sinnesorgane von A. Fick. 1862-64 [Соч.] И. Сеченова Санкт-Петербург, тип. А. Головачова.
- Erlinge, 1968. Territoriality of the otter *Lutra lutra* L. // Oikos. V. 19. № 1. P. 81-98.
- Fernandes C.A., Ginja C., Pereira I., Tenreiro R., Bruford M.W., Santos-Reis M. 2008. Species-specific mitochondrial DNA markers for identification of non-invasive samples from sympatric carnivores in the Iberian Peninsula // Conserv Genet. 9. P. 681-690.
- Hansen M.M., Jacobsen L. 1999. Identification of mustelids species: otter (*Lutra lutra*), American mink (*Mustela vison*) and polecat (*Mustela putorius*), by analysis of DNA from faecal samples // J. Zool. V. 247. P. 177-181.
- Kolomyitsev N.P., Poddubnaya N.Ya. 2007. The Origin of Life as a Result of Changing the Evolutionary Mechanism // Rivista di Biologia / Biology Forum, 100, P. 11-16.
- Ralls. 1971. Mammalian scent marking // Science. № 171. P. 443-449.

СЛУЧАЙ МАНИПУЛИРОВАНИЯ ЗАПАХОВЫМИ МЕТКАМИ У ВОЛКОВ

А.А. Ячменникова, А.О. Верещагин, А.Д. Поярков

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва
felis.melanes@gmail.com; and-poyarkov@yandex.ru*

Маркировочное поведение как форма опосредованной коммуникации (Рожнов, 2011) является одним из важнейших компонентов биологического сигнального поля, принадлежа в первую очередь к его химической модальности (Наумов, 1977, 1979). У собачьих (Canidae) основными формами запаховой маркировки служат уринация, дефекация, поскребывания на земле, выделения анальных желез (Kleiman, 1964; Dundar, 1977). Роль экскрементов как запаховых меток, несущих важную информацию об особи, у волков показана в ряде работ (Peters, Mech, 1975; Asa et al., 1984; Vila et al., 1994). При этом экскременты и поскребывания на грунте являются не только ольфакторным, но и визуальным сигналом (Beckoff, 1979). Неоднократно показано, что млекопитающие оставляют экскременты и другие запаховые метки на хорошо заметных местах, облегчающих их восприятие (Joslin, 1967; Поярков, 1980), а плотность маркировки зависит от социального контекста и ситуации (Рожнов, 2011). При этом в момент оставления запаховой метки животное выбирает то или иное конкретное место маркировки, однако после оставления запаховой метки вторичное изменение ее местоположения в исследованной литературе не описано. В этом сообщении описывается подобного рода манипуляция с оставленными ранее экскрементами у волков, выращенных в неволе, в ситуации сильного социального стресса.

Наблюдения проведены на биостанции «Чистый Лес» в Торопецком районе Тверской области, в вольерном комплексе в 1.5 га, состоящем из двух смежных частей площадью 0.5 га и 1 га. В меньшем вольере содержались 3 волка в возрасте 6 месяцев (2 кобеля – Дунай и Амур, весом 18 кг и 20 кг, соответственно, 1 сука – Рада, весом 18 кг) и 1 волк в возрасте 7 месяцев (кобель – Дуремар, весом 25 кг). В большем вольере, площадью 1 га, содержались 3 волка, возраста 1 год и 6 месяцев: 2 кобеля – Гай и Рем, весом 37 и 34 кг, соответственно, и 1 сука – Таис, весом 32 кг. Волки не боялись наблюдателей и проявляли относительно них дружелюбное поведение, благодаря чему наблюдатели могли свободно находиться внутри вольеры с волками. Вместе с тем, волки, особенно самцы, в своем поведении мало зависели от наблюдателей, т.к. выращивались с целью последующего выпуска в природу. Обычно после церемонии приветствия наблюдателя, продолжающейся от 10 до 20 минут, волки демонстрировали естественное поведение, мало ориентированное на наблюдателя, если тот не привлекал их внимания намеренно. Социальная структура группы полу-

торагодовалых волков к моменту описанного ниже наблюдения уже сформировалась. Более крупный самец Гай доминирует, а второй самец Рем занимает в отношении него подчиненное положение и исполняет роль «пограничника» (Поярков, 1986; Ячменникова, 2012). Группа слаженная и дружная, конфликты между её членами в описанный период практически не наблюдались. В отношении единственной в группе самки оба самца проявляют внимание и дружелюбное поведение, в целом агрессия в группе очень редка. Структура группы младших волков выражена менее четко и не установилась окончательно, но по приоритету доступа к пище доминирует наиболее крупный из них старший волк. Кормление волков в зимний период осуществлялось мясом с костями и субпродуктами. Пища выкладывалась большими порциями по 50–80 кг в каждый вольер раз в 10–15 дней. В период непосредственно предшествующий описанным событиям наблюдения в вольерном комплексе не проводились, а последняя выдача корма была произведена 11 декабря.

Событие, которому посвящено наше сообщение, описано ниже. В 23:03 24.12.2008 г. с расстояния около 600 м был зарегистрирован вой диких волков вблизи вольерного комплекса. Звери выли последовательно. Сначала выл взрослый самец (вой низкий, длительный без существенных частотных модуляций), затем последовал вой еще одного самца и, вероятно, суки и переярка. После этого были зафиксированы 4 групповых воя диких волков, приближающихся к вольерному комплексу с Ю-Ю-З направления. Далее со стороны вольера доносились звуки взаимодействия волков, такие как лай, рычание различных оттенков, шум сетки и др. Звуки регистрировались с 3 до 5 часов ночи. Как выяснилось, при осмотре следов на следующее утро: вблизи вольера, ночью проходили дикие волки в количестве не менее 10 особей. Остались множественные следы активного взаимодействия через решётку с волками, находящимися в вольерах. Дикие волки копали под сетку, оставив следы когтей на снегу и льду, опирались на сетку вольера передними лапами. При этом следов проникновения диких волков в вольер не отмечено. Снаружи в 10 метрах от сетки вольера в 2-х местах обнаружены поскрёбы и следы урикации с поднятой ногой 2-х кобелей на расстоянии метра друг от друга и суки посередине между ними. Ровно половина периметра вольера, в которой содержались полторагодовалые волки, была равномерно исхожена и утоптана снаружи дикими волками. К вольеру с младшими волками не отмечено ни одного подхода со стороны свободных волков. Внутри вольера, вдоль периметра сетки, и до этого проходила хорошо выраженная волчья тропа, натоптанная волками, содержащимися в вольере ранее. Она оказалась вся истоптана и кое-где расширена в описываемый период наблюдений свежими следами волков, участвующих в эксперименте.

Нижеописанное поведение вольерных волков было замечено в период с 11 до 12 часов. В поведении полторагодовалых волков в вольере выра-

жалось очень сильное беспокойство. Поведение суки, когда человек заходит в вольер описывается следующим. Она бросается к нему, прихватывает за руки зубами, достаточно крепко, чтобы не было возможности освободиться, тащит к сетке вольера, именно к тому месту, где, подходили дикие волки; дёргает за руки, прыгает, толкает лапами и носом в спину и поясницу, скулит, с хрипением, беспокойно бегаёт. Уши расставлены вбок, рот растянут в улыбке, виляет хвостом. Когда находится у забора, уши прижаты, хвост висит, перемещается чуть-чуть присев, а иногда, практически сев на задние лапы; при этом мимика жалостливая, характерная для щенков. Такое поведение объясняется сильным стрессом и страхом, вызывает его. Доминирующий самец, к человеку не подходит, не приветствует (в отличие от обычной ситуации, связанной с приходом человека в вольер), внимания не обращает, целенаправленно выносит старые экскременты из глубины вольера и раскладывает их на расстоянии 1–2-х м от сетки вольера. Расстояние между точками с разложенными экскрементами составляет 2 или 3 м друг от друга, либо от других меток. Визуально зафиксирован факт переноса во рту нескольких экскрементов. Подчиненный самец носит в зубах старые кости, а также обгрызенные, палки, факт переноса им экскрементов визуально не отмечен. В некоторых местах несколько принесённых волками экскрементов и других предметов образуют единую линию, либо небольшого радиуса дугу: 5–6 экскрементов, 2–3 палки или кости. В течение времени, пока люди находились в вольере, волки не производили маркировку территории, что, вероятно, связано с физиологической невозможностью дефекации или уринации, так как к моменту наблюдений волки съели весь корм и были голодными. Ни одного поскрёба волков, содержащихся в вольере, около границы не обнаружено. Всего принесено экскрементов – не менее 30, палок и костей – 20. К сожалению, мы не можем точно сказать, когда началось поведение переноса экскрементов и других предметов в зону конфликта, но к началу наблюдения (11:00) была принесена уже их большая часть.

Для вольерных волков подход к вольерам диких волков является очень опасной ситуацией. Дикие волки воспринимают любых других волков, в том числе и экспериментальных, как чужаков-конкурентов и проявляют к ним агрессивность. Внутри этого же экспериментального вольера несколькими годами ранее отмечено, что дикие волки убивали прирученных волков (В.В. Бологов, устное сообщение).

В целом, для волков внутривидовая агрессия является важным фактором смертности. Дикие волки расположились на дневной отдых в 500 м от экспериментального вольера и, возможно, конфликт продолжился бы на следующий день, но посещение вольера и места конфликта людьми отпугнуло диких волков. Они ушли от вольера на следующий день и далее вблизи него не наблюдались весь зимний сезон.

Случай переноса ранее оставленных экскрементов трактуется нами, как сознательное манипулирование плотностью собственных меток в критической ситуации с целью объективного повышения их плотности. Такое поведение является демонстрацией осознанного увеличения во много раз силы собственного запаха в резко критической ситуации. О том, что экспериментальные волки восприняли ночной подход диких волков как критическую, стессирующую ситуацию, красноречиво говорит их поведение, и в первую очередь, – поведение самки.

Мы считаем, что перенос старых экскрементов к месту подхода диких волков показывает высокую степень осознанности факта самого мечения, и демонстрирует возможности манипулирования запахowymi метками не только во время их оставления, но и после него. Таким образом, животные сознательно способны изменять (усилить) обозначение границ своего пространства. Очевидная цель подобных действий изменение экспрессивности (степени) демонстрации того, что именно эта часть пространства закреплено за ними. Вероятнее всего, это связано с невозможностью уйти достаточно далеко, чтобы избежать потенциального конфликта.

Факт переноса экскрементов в зубах ни разу не описывался в литературе. Интересно, что подчиненный самец в экспериментальной группе переносил обгрызенные палки и кости, которые в первую очередь являлись визуальными сигналами для диких волков. Т.о., осуществлялся физический перенос информации двух типов модальности, запаховой и визуальной, реципиентами которой являлись дикие волки. Такое событие, как перенос указанных предметов в зону конфликта с дикими волками, можно трактовать как повышение плотности собственного сигнального поля и увеличение и стабилизация уровня собственно психологического комфорта (Овсяников, Бадридзе, 1989). Для оппонентов по коммуникации, т.е. для диких волков, такое увеличение плотности биологического сигнального поля можно рассматривать как потенциальный сдерживающий фактор или как репеллент. Если использовать термин «аттрактор», предложенный М.Е. Гольцманом и Е.П. Крученковой (1999), то данное сгущение биологического сигнального поля может быть рассмотрено как аттрактор отрицательного характера.

Авторы выражают благодарность В.В. Бологову за возможность работы в вольерном комплексе.

Литература

- Гольцман М.Е., Крученкова Е.П. 1999. Аттракторы в социальном поведении // VI Съезд Териол. об-ва. Тез. докл. Москва, 13–16 апреля 1999 г. С. 61.
- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные биологические поля и их значение для животных // Журн. общ. биологии. Т. 34. Вып. 5. С. 808-817.
- Наумов Н.П. 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 93-110.
- Овсянников Н.Г., Бадридзе Я.К. 1989. Понятие психологического комфорта в интерпретации движущих сил поведения // Доклады АН СССР. Т. 306. № 4. С. 1015-1018.
- Поярков А.Д. 1980. Некоторые черты поведения волков, выявленные методом тропления // Поведение волка, сб. науч. тр. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. С. 90-102.
- Рожнов В.В. 2011. Опосредованная хемокоммуникация в социальном поведении млекопитающих. М.: Т-во науч. изд. КМК. 288 с.
- Ячменникова А.А. 2012. Становление системы социальных связей в группе волчат (*Canis lupus* L., 1758): результаты применения разных методов анализа. Автореф. дис... канд. биол. наук. М. 26 с.
- Asa C.S., Mech L.D., Seal U.S. 1985. The use of urine, faeces and anal gland secretions in scent-marking by a captive wolf (*Canis lupus*) pack // Anim. Behav., V. 33. № 2. P. 1034-1036.
- Bekoff M. 1979. Ground scratching by male domestic dogs: a composite signal // J. Mamm., 60. P. 847-848.
- Dunbar I. 1977. Olfactory preference in dogs: the response of male and female beagles to conspecific odor. Behav. Boil. № 20. P. 471-481.
- Joslin P. W. B. 1967. Movements and homesites of timber wolves in Algonquin Park // Am. Zool. 7. P. 279-288.
- Kleiman D.G. 1966. Scent-marking in the Canidae // Symp. Zool., Soc. Lond. 18. P. 166-177.
- Peters R.P., Mech L.D. 1975. Scent-marking in wolves // Amer. Sci. 63. № 6. P. 628-637.
- Vila C., Urios V., Castroviejo J. 1994. Use of Feces for Scent Marking in Iberian Wolves (*Canis lupus*) // Canadian J. of zoology revue. V. 72. Iss. 2. P. 374-377.

Биологическое сигнальное поле и сенсорные механизмы восприятия животными информации

МЕХАНОРЕЦЕПТОРНЫЕ СТРУКТУРЫ ЖИВОТНЫХ В СВЕТЕ КОНЦЕПЦИИ БИОЛОГИЧЕСКОГО СИГНАЛЬНОГО ПОЛЯ Н.П. НАУМОВА

К.В. Авилова

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, г. Москва
wildlife@inbox.ru*

Концепция биологического сигнального поля была предложена Н.П. Наумовым (1972, 1977) как один из принципов внутренней организации вида и связей между популяциями. Развивая его взгляды, И.А. Шилов (1977) отметил способность животных насыщать местообитания информацией как неотъемлемое свойство биоценоза. Он сформулировал представление об информационных процессах как о специфическом механизме поддержания целостности надорганизменных биологических систем, их устойчивости во времени и пространстве при изменении условий обитания. Благодаря разнокачественности особей по реакции на получаемую и продуцируемую информацию популяция выступает как информационно-структурированная система (Шилов, 1999).

Тактильная рецепция свойственна представителям различных групп животных, как беспозвоночных, так и позвоночных. Механические колебания, воспринимаемые социальными партнерами с помощью механорецепторов, могут быть носителем информации и материальной основой биологического сигнального поля.

Мы проанализировали имеющиеся данные о строении и размещении морфологически дифференцированных механорецепторных комплексов в различных классах наземных позвоночных животных.

У чешуйчатых рептилий описаны сенсиллярные и асенсиллярные кожные органы (рис. 1, 2А). Они распространены на различных участках поверхности тела: на брюхе, спине, конечностях, губах и др. Чувствующее начало в рецепторах обоих типов представляет собой дисковидное нервное окончание, более просто организованное, чем у птиц и млекопитающих (Ананьева и др., 1986; Dujsebajeva, Ananjeva, 1996).

Сложные механорецепторные комплексы млекопитающих, содержащие несколько типов чувствительных нервных окончаний, были описаны на морде крота (рис. 2Б, 3) и утконоса (Quilliam, Armstrong, 1963; Bohringer,

1976; Malinovsky, 1988b). Эти образования, названные органами Эймера, впервые обнаружены у крота (Eimer, 1871) и описаны у всех видов сем *Talpidae* (Catania, 2000, 2005), в том числе – у североамериканских кротов (Marasco et al., 2007) и у звездорыла (Catania, 2011).

Механорецепторная система хоботка крота, состоящая из органов Эймера с апикальными дисками (рис. 3), направлена на восприятие вибраций, создаваемых животными, перемещающимися по земле или в толще почвы.

Рельеф кожи, позволяющий судить о наличии органов Эймера, обнаружен нами также на хоботке выхухолы, ведущей водный образ жизни. Каждые 5–7 органов Эймера сгруппированы в кластеры, в центре которых располагаются микровибриссы (рис. 3). По расположению и морфологии эти комплексы не отличаются от уже описанных (Catania, 2000).



Рис. 1. Сенсиллярный кожный орган агамовой ящерицы *Gonocephalus liogaster* (из Dujsebajeva, Ananjeva, 1996).

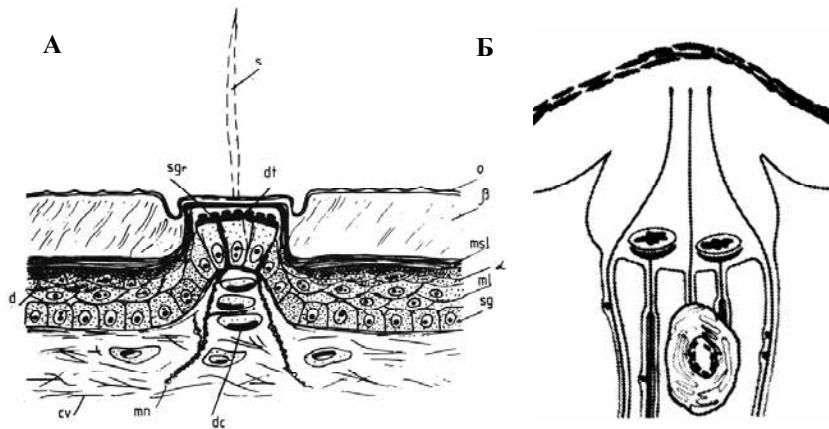


Рис. 2. А. Схема строения асенсиллярного кожного органа ящериц (Ананьева, 1976): s – сенсилла; dt – дисковидные нервные окончания; sgr – герминативные клетки рецептора; mn – отростки меланофоров; dc – клетки дермы; msl, ml, sg – слои эпидермиса; Б. Схема строения эймерова органа морды крота (Malinovsky, 1988). Показаны пластинчатое тельце Пачини и простые осязательные тельца (диски Меркеля).

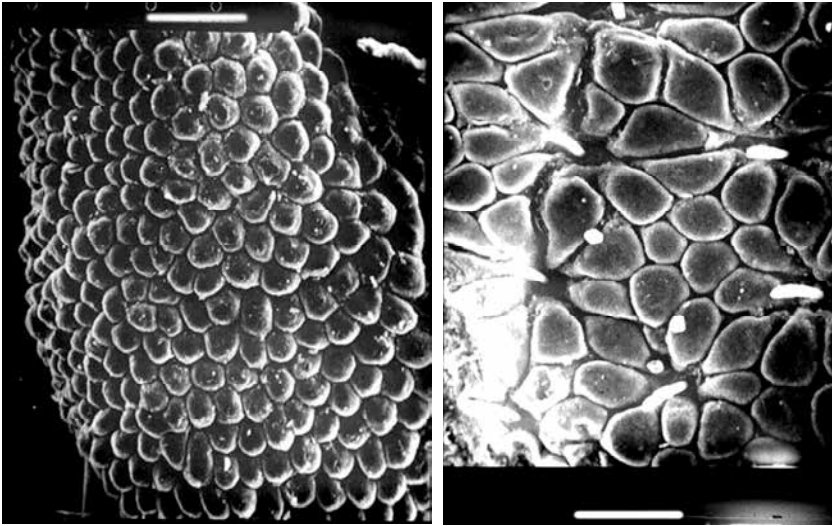


Рис. 3. Эймеровы органы крота (слева, видны апикальные диски) и выхухоли (видны микровибриссы) под сканирующим электронным микроскопом. Оригинальные фото автора.

Главное отличие механорецепторного аппарата выхухоли от других видов семейства *Talpidae* заключается в наличии дополнительно к вибриссному аппарату, необычного концевое чувствующего органа, состоящего из микровибрисс, окруженных органами Эймера. Учитывая разную модальность этих механорецепторных образований, можно предположить комплексный характер восприятия тактильных раздражителей выхухолью, соответствующий ее образу жизни. Эта модальность связана с наличием в органах Эймера четырех категорий механорецепторов: комплексов Меркеля (медленно адаптирующихся), пластинчатых телец (быстро адаптирующихся), двух групп свободных нервных окончаний – по периферии и в середине центральной колонки каждого органа Эймера (Catania, 2000). Таким образом считается, что органы Эймера воспринимают рельеф и текстуру поверхности, к которой прикасается животное, с помощью меркелевских комплексов, давление от прикосновения к вершине каждого органа – с помощью центральных свободных нервных окончаний, боль в случае травмирования поверхности кожи – с помощью периферической группы свободных нервных окончаний, низкочастотные вибрации и инфразвуки с помощью пластинчатых осязательных телец. Эту систему органично дополняют микровибриссы, которые помогают ощущать возмущения и колебания водной среды, как вызванные посторонними объектами, в том числе – пищевыми, так и произведенные самим животным и отраженные от препятствий. Предположительная способность к пассивной и

активной гидролокации соответствует экологическим особенностям выхухоли, ведущей, в отличие от кротов, у которых микровибрисс нет, водный образ жизни. О существовании ориентации такого типа говорит и поведение «взбивания воды» (Рутовская, настоящее издание), при котором зверек целенаправленно и регулярно создает в водной среде локальные возмущения, а затем погружает кончик морды, снабженный микровибриссами, в воду, «слушая эхо» (Richard, 1973, 1985). В этом случае, очевидно, наблюдается опосредованная передача информации, когда сигналами служат не сами элементы поведения животного, а их отражения со стороны предметов, подвергшихся механическому воздействию. Более того, возможна и комплексная передача информации, объединяющая два описанных типа – непосредственный и опосредованный.

У утконоса, ведущего водный образ жизни, толстая кожа морды на конце усеяна конусообразными эпителиальными столбиками, погруженными основаниями в подлежащую дерму. При помощи этого органа утконос лоцирует вибрации, создаваемые насекомыми, при добычании пищи в воде (Bohringer, 1976; Manger, Pettigrew, 1996; Pettigrew et al., 1997; Proske et al., 1998).

Механорецепторы широко распространены у птиц. Давно известно их тотальное распространение и огромное значение в добычании пищи у куликов (Талденков, Герасимов, 2010; Bolze, 1968). Серия сообщений о необычной организации осязательных структур клюва гусеобразных, появилась еще в 1960-х годах. Более подробно строение механорецепторов кончика клюва водоплавающих птиц описали немецкие физиологи на примере домашнего и белолобого гусей (Gottschaldt, Lausmann, 1974a). Они предложили для них название «концевой орган клюва». Несмотря на тщательное изучение физиологических характеристик механорецепторов, они расценили роль органа лишь в общей форме, а именно как усиление кожной чувствительности в исследованной области. Впоследствии высокая концентрация механорецепторов в форме телец Гербста была описана в клюве киви и ибисов (Cunningham et al., 2007; Cunningham et al., 2010).

Нами был впервые описан механорецепторный аппарат в клюве трех видов гусеобразных – кряквы, красноголового нырка и пеганки (Авилова, 1975). Впоследствии наличие концевых органов клюва показано более чем у 30 видов разных семейств гусеобразных (Авилова, 1987).

Образования, морфологически и физиологически весьма сходные с органами осязания высших позвоночных, часто встречаются также у членистоногих. Примерами конвергенции органов осязания насекомых, в том числе водных, с механорецепторными структурами позвоночных служат антеннальные рецепторы личинок стрекоз (Иванов, 1973). Несмотря на различия размеров, расположения и деталей организации комплексных механорецепторных органов у позвоночных и беспозвоночных животных, между ними прослеживается определенное сходство об-

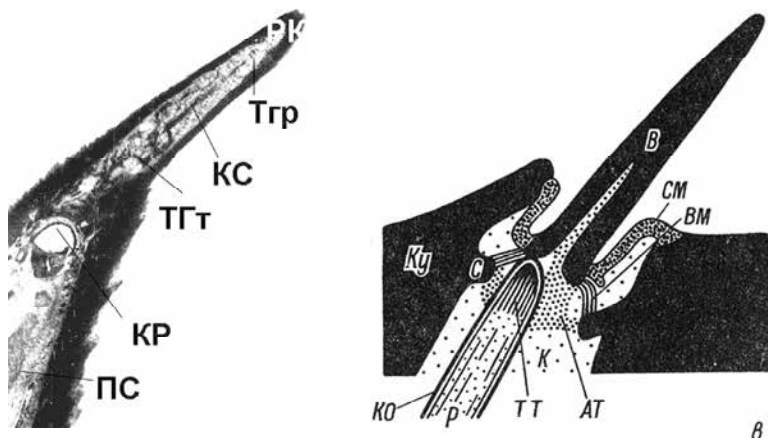


Рис. 4. Строение концевых органов клюва кряквы (Авилова, 1999) слева (А) и схема строения осязательной антенны личинки стрекозы (Иванов, 1973) справа (Б). РК – роговой колпачок; КС – кровеносный сосуд; Тгр – тельца Грандри; ТГТ – тельца Гербста; КР – кровеносный синус; ПС – плотная соединительная ткань; В. Ку – кутикула. Р – рецепторная клетка. Вспомогательный аппарат: ТТ – трубчатое тельце; АТ – апикальное тельце; ВМ – волокнистая мембрана; В – чувствительный волосок; СМ – соединительная мембрана; КО – кутикулярная оболочка.

шего плана строения (рис. 4). Это сходство вызвано сходной функцией механорецепторных органов у животных с близкими экологическими особенностями.

В пределах своего индивидуального пространства животные располагают информацией о местности, соседях, ресурсах, убежищах, хищниках, контролируя его с помощью органов чувств (Иваницкий, 1989 и др.), чаще всего – зрения и слуха. В определенных условиях, например в условиях плохой видимости, в тишине или при повышенном шумовом фоне, у рептилий, птиц и млекопитающих ведущая роль в обмене информацией отводится тактильной рецепции. Необходимость постоянных контактов, взаимное тяготение особей стайных видов – еще один аргумент в пользу необходимости выработки специального механизма восприятия в форме обостренной механочувствительности.

У многих животных есть не только «пассивная» (восприятие сигнала от внешнего привлекательного или опасного источника), но и т.н. «активная» локация, то есть способность к восприятию произведенных самим животным отраженных колебаний. Возможна и комплексная передача информации, объединяющая непосредственный и опосредованный (пассивный и активный) способы. В таких случаях информационное значение имеют действия животных в сочетании с их результатами, объединяя коммуникативные и познавательные аспекты (Фабри, 1975).

Структура и расположение механорецепторов в сочетании с кормовым и социальным поведением позволяет предположить у позвоночных, обладающих специализированными механорецепторными комплексами, наличие близких механизмов коммуникации

Производство сигнала в ходе иных функционально значимых движений, например, кормовых, минимизирует затраты энергии и времени на коммуникации и обеспечивает животных информацией в самых уязвимых ситуациях, когда им невыгодно тратить энергию на обеспечение собственной безопасности. Это способствует по нашему мнению поддержанию оптимальной пространственной структуры их популяций. Известно, что сигнально обогащенная среда необходима и для развития сенсорных систем и поведения в онтогенезе (Наумов, 1977; Мешкова, Федорович, 1995), она способствует усвоению коллективного опыта молодыми животными.

Постоянно циркулирующая в среде обитания благодаря механическому сигнальному полю информация упорядочивает и канализирует активность животных. На всех уровнях популяционных взаимодействий коммуникации особей, таким образом, обеспечиваются при участии специфического группового сигнального биологического поля, создаваемого и воспринимаемого в качестве неотъемлемого компонента экологической ниши.

Последовательно анализируя, фильтруя и отсеивая ненужные, животные превращают внешние сигналы во внутренний образ (Розенберг и др., 2001). В этом образе, созданном в ходе восприятия сигнального поля, находит отражение как поступившая извне фоновая информация, так и созданная самими донорами и прошедшая определенную трансформацию. Видимо, в психологии реципиентов она играет не меньшую роль, чем непосредственно поступившие от источника по другим каналам сигналы о пище, опасности и т.п. К.Э. Фабри (1976) писал:

«Дистантное восприятие дает животному лишь поверхностную сигнальную информацию. Отражение же собственных действий, собственного поведения, направленного на объекты окружающего мира, дает животному наиболее полноценную информацию об этом мире».

Это высказывание органично дополняет концепцию Н.П. Наумова биологического сигнального поля и концепцию популяционного гомеостаза И.А. Шилова. На наш взгляд обе они вполне применимы к особенностям коммуникаций животных, основанных на тактильной рецепции. Создание сигнального поля – свойство насыщать среду информацией, сохраняющей свое биологическое значение в течение некоторого времени после того, как она была продуцирована (Розенберг и др., 1999; Никольский А., 2003). Механическая информация по сравнению со ольфакторной, визуальной или акустической должна обладать невысокой информационной мощностью, не относясь к содержательно емкому типу коммуникаций (Поярков, 2005). Дополнительные оттенки, повышающие ценность, ей придает общий биоэкологический контекст, в котором взаимодейству-

ют особи одной популяции. Механические возмущения, как и близкие к ним акустические, часто имеют ненаправленный характер. Они скорее являются метками в пространстве, играющими роль паролей, катализаторов или стоп-сигналов (Никольский И., 1976).

К выделенным Н.П. Наумовым (1977) модальностям биологического сигнального поля – топографической, ольфакторной, визуальной, акустической – можно, на наш взгляд, с полным основанием отнести и механическую.

Благодарности. Приношу мою глубокую благодарность коллегам, участвовавшим в обсуждении материалов, представленных в настоящем сообщении и поделившихся своими данными: Н.Б. Ананьевой, М.В. Рутовской, В.Ф. Куликову, К.Б. Герасимову, В.С. Никольскому, Т.Б. Голубевой.

Литература

- Авилова К.В. 1975. Строение осязательного аппарата кончика клюва у трех видов гусеобразных // Матер. Всесоюз. конф. по миграциям птиц, Ч. 2. С.157-159.
- Ананьева Н.Б., Дильмухамедов М.Е., Матвеева Т.Н. 1986. Кожные рецепторы игуаноморфных ящериц // Тр. ЗИН РАН. Т. 157. С. 14-33.
- Ванисова Е.А., Никольский А.А. 2012. Биологическое сигнальное поле млекопитающих // Журн. общ. биологии. 73 (6). С. 403-417.
- Иваницкий В.В. 1989. Индивидуальное пространство у птиц. Структурно-функциональные и экологические аспекты // Зоол. журн. Т. 68 (4). С. 83-93.
- Иванов В.П. 1973. Тонкое строение механорецепторных волосков насекомых // Механизмы работы рецепторных элементов органов чувств. Л.: Наука. С.140-146.
- Куликов В.Ф., Рутовская М.В. Особенности ориентирования русской выхухולי // Тез. докл. Всерос. науч. конф. “Актуальные проблемы современной териологии” 18–22 сент. 2012 г., Новосибирск. С. 212.
- Мешкова Н.Н., Федорович Е.Ю. 1996. Ориентировочно-исследовательская деятельность, подражание и игра как психологические механизмы адаптации высших позвоночных к урбанизированной среде. М.: Аргус. 1-225 с.
- Наумов Н.П. 1972. Структура и саморегуляция биологических макросистем // Биологическая кибернетика. М.: Высшая школа. С. 301-364.
- Наумов Н.П. 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 93-108.
- Никольский А.А. 2003. Концепция биологического сигнального поля как экологическая проблема. К 100-летию со дня рождения выдающегося русского эколога Наумова Н.П. // Актуальные проблемы экологии и природопользования. Вып. 3. С. 94-99.
- Никольский И.Д. 1976. Биоакустическое сигнальное поле как фактор в приспособительном поведении животных // Экология. № 2. С. 14-18.
- Поярков А.Д. 2005. Биологическое сигнальное поле как метатеория коммуникативных процессов // Поведение и поведенческая экология млекопитающих: Матер. науч. конф. 4–8.10.2005. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 201-203.
- Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. 1999. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Самара: Изд-во Самарского науч. центра РАН. 396 с.
- Рутовская М.В. 2012. Сигнальное биологическое поле русской выхухולי // Настоящее издание. С. 175-181.
- Талденков И.А., Герасимов К.Б. 2010. Осязательный аппарат конца клюва куликов // Орнитология в Северной Евразии. Тез. докл. 13 междунар. орнитологической конф. Северной Евразии. Изд-во Оренбургского государственного педагогич. ун-та. ИПК ГОУ ОГУ Оренбург. С. 300-301.

- Фабри К.Э. 1975. Типы передачи информации у животных и корни человеческих форм общения // Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии. М.: МГУ. С. 140-141.
- Фабри К.Э. 1976. Основы зоопсихологии. М.: Изд-во МГУ. 286 с.
- Шилов И.А. 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ. 263 с.
- Шилов И.А. 1999. Экология. М.: Высшая школа. 548 с.
- Ananijeva N.B., Matveyeva-Dujsebajeva T.N. 1996. Some evidence of *Gonocephalus* species complex divergence basing on skin sense organs morphology // J. of Herpetology. V. 3. № 1. P. 82-88.
- Avilova K.V. 1987. The structure and development of mechanoreceptor complexes in Anseriform birds as shown by SEM // Proceedings of the International Symposium on Mechanoreceptors, 11-15.08.1987, Prague, Czechoslovakia. P. 357-360.
- Bohringer R. 1976. Bill receptors in the platypus *Ornithorhynchus anatinus* // J. Anat. V. 26. № 4. P. 1-14.
- Bolze G. 1968. Anordnung und Bau der Herbstchen Körperchen in Limicolous chnabeln im Zusammenhang mit der Nahrungsfindung // Zool. Anz. 181. P. 313-355.
- Brecht M., Preilowski B., Merzenich M.M., 1997. Functional architecture of the mystacial vibrissae // Behavioral Brain Research, 84. P. 81-97.
- Castro J., Potter M.A., Cunningham S., Pyne M.J. 2010. Bill morphology of ibises suggests a remote-tactile sensory system for prey detection // Auk. V. 127. № 2. P. 308-316.
- Catania K. C. 2000. Epidermal Sensory Organs of Moles, Shrew-Moles, and Desmans: A Study of the Family Talpidae with Comments on the Function and Evolution of Eimer's Organ // Brain Behav. Evol. 56. P. 146-174.
- Catania K.C. 2005. Evolution of sensory specializations in insectivores // Anatomical record, part A – Discoveries in molecular, cellular and evolutionary biology. 287A. № 1. P. 1038-1050.
- Catania K.C. 2011. The sense of touch in the star-nosed mole: from mechanoreceptors to the brain // Phil. Trans. R. Soc. V. 366. № 1581. P. 3016-3025.
- Cunningham S., Castro I., Alley M. 2007. A new prey-detection mechanism for kivi (*Apteryx* spp.) suggests convergent evolution between paleognathous and neognathous birds // J. anat. 211. P. 493-502.
- Cunningham S., Alley M., Castro I., Potter M.A., Cunningham M., Pyne M.J. 2010. Bill Morphology of Ibises Suggests a Remote-Tactile Sensory System for Prey Detection // The Auk. V. 127. № 2. P. 308-316.
- Eimer T. 1871. Die Schnauze des Malwurfes als Tastwerkzeug // Arch Mikr Anat. V. 7. P. 181-191.
- Gottschaldt K.M., Lausmann S. 1974a. The peripheral morphological basis of tactile sensibility in the beak of geese // Cell and Tiss. Res. V. 153. № 4. P. 477-496.
- Gregory J. E., Iggo A., McIntyre A. K., Proske U. 1988. Receptors in the bill of the platypus // J. of Physiology. 400. P. 349-366.
- Malinovsky L. 1988b. Classification of sensory nerve formations (endings) // Mechanoreceptors. Development, structure and function. Plenum press. N.Y. P. 287-288.
- Manger P.R., Pettigrew J.D. 1996. Ultrastructure, Number, Distribution and Innervation of Electoreceptors and Mechanoreceptors in the Bill Skin of the Platypus, *Ornithorhynchus anatinus* (Part 1 of 2) // Brain Behav Evol., 48. P. 27-40.
- Marasco P.D., Tsuruda P. R., Bautista D.M., Catania K.C. 2007. Fine Structure of Eimer's Organ in the Coast Mole (*Scapanus orarius*) // The Anatomical Record 290. P. 437-448.
- Pettigrew J.D., Manger P.R., Fine S.L.B. 1998. The sensory world of the platypus // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. V. 353. № 372. P. 1199-1210.
- Proske U., Gregory J. E., Iggo A. 1998. Sensory receptors in monotremes // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. V. 353. № 1372. P. 1187-1198.
- Quilliam T.A., Armstrong J. 1963. Some interesting cutaneous receptor arrays // J. Anat. (London). V. 97. № 2. P. 299-300.
- Richard P.B. 1973. Le desman des Pyrenees (*Galemys pyrenaicus*). Mode de vie // Univers sensoriel. Mammalia. V. 37. P. 1-16.
- Richard P.B. 1985. The sensorial world of the Pirenean desman *Galemys pyrenaicus* // Acta Zoologica Fennica. 173. P. 255-258.

ВЛИЯНИЕ ОЛЬФАКТОРНОГО СИГНАЛЬНОГО ПОЛЯ СИНАНТРОПНЫХ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ НА ПОВЕДЕНИЕ ГЕМИСИНАНТРОПНОГО (*MICROTUS LEVIS*) И ЭКЗОАНТРОПНОГО (*MYODES GLAREOLUS*) ВИДОВ ГРЫЗУНОВ

Ю.А. Баженов¹, Н.К. Караман², А.А. Шепелев³, О.В. Осипова⁴,
Е.В. Котенкова⁴

¹Государственный природный биосферный заповедник «Даурский»;

²Институт зоологии АН Молдовы, г. Кишинев;

³Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь»;

⁴Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва
evkotenkova@yandex.ru

Концепция сигнального поля, разработанная Н.П. Наумовым, может быть использована в самых разных аспектах при изучении ольфакторных сигналов млекопитающих. Наряду с долго сохраняющимися элементами преобразованной животными среды, имеющими сигнальное значение, такими как норы, тропы, разного рода «аттракторы», обеспечивающими передачу информации из поколения в поколение, у млекопитающих (Наумов, 1973б; Ванисова, Никольский, 2012), видовое сигнальное поле несет функцию обмена сиюминутной и сохраняющейся относительно недолго информацией (Наумов, 1973в, 1977). У млекопитающих-макросматиков, к которым принадлежат грызуны, коммуникация осуществляется в значительной степени с помощью обонятельных сигналов. Сигнальные пахучие метки, оставленные животными, не могут долго сохраняться, поскольку быстро разрушаются под влиянием разных факторов окружающей среды. Кроме того, в состав сигнальных веществ млекопитающих могут входить легко летучие соединения, время сохранности которых измеряется часами. По Н.П. Наумову (1971), сигнальное поле обеспечивает “направленную передачу информации” между особями в популяции и между популяциями в биоценозе, создавая структуру и повышая устойчивость надорганизменных систем, при этом «имеет разное информационное содержание даже для рядом живущих видов» (Наумов, 1973а). Наша работа посвящена изучению именно этой функции сигнального поля.

Надвидовой комплекс *Mus musculus sensu lato* включает в себя две дивергентные группы: синантропных (*Mus musculus*, *M. domesticus*, *M. castaneus*) и экзоантропных (*M. spicilegus*, *M. macedonicus*, *M. spretus*) видов (Boursot et al., 1993). В отличие от экзоантропных, синантропные виды домовых мышей обладают уникальным сочетанием морфологических, эколого-физиологических и этологических адаптаций, в совокупности обеспечивающих их успешное обитание рядом с человеком, включая современные мегаполисы (Котенкова, Мунтяну, 2007). Это сочетание адаптивных особенностей превратило эти таксоны в самые «инвазийные» виды

мировой фауны благодаря широкому расселению по всему Земному шару вместе с людьми. Синантропные виды домовых мышей в отличие от экзoантропных обладают резким запахом, который люди оценивают также как «неприятный», в то время как запах экзoантропного вида *M. spicilegus* испытуемые характеризуют как «неприятный, но мягкий», «нейтральный», а в ряде случаев «приятный» или «ароматный» (Котенкова и др., 2012). Сильный запах выдает присутствие мышей не только людям, но и хищникам, и по этой причине эволюционно не выгоден. В то же время это означает, что признак не является нейтральным и, скорее всего, должен быть полезен его носителям по другой причине. Высказывалось предположение, что наличие резкого запаха могло закрепиться в ходе эволюции как способ подавления размножения других видов грызунов (Котенкова, 2006). В экспериментальных условиях было показано, что фертильность впервые спарившихся с самцами самок восточноевропейской полевки (*Microtus levis*) – вида, склонного к факультативной синантропии, снижается при экспозиции запаха синантропных видов домовых мышей (Котенкова, 2006; Котенкова, Осадчук, 2009). Есть данные, что при отсутствии домовых мышей человеческие строения активно заселяются различными видами грызунов (Рыльников, 1977). Однако в присутствии домовых мышей мелкие грызуны, склонные к факультативной синантропии (гемисинантропы), редко встречаются в постройках человека. При вселении в населенные пункты домовых мышей, где ранее они не встречались, численность экзoантропных видов падает (Мелкова, 1990; Калинин, 1994). Одна из причин заключается в высокой агрессивности синантропных видов *M. musculus* и *M. domesticus* по отношению к другим видам мелких грызунов, в результате которой домовые мыши вытесняют представителей других видов из построек человека (Sheppe et al., 1967; Краснов, Хохлова, 1988; Краснов и др., 1990).

Целью работы была проверка предположения о значимости резкого запаха мочи синантропных домовых мышей как адаптации, направленной на удержание и защиту от других видов грызунов созданной человеком особой экологической ниши – построек. Задача исследований состояла в сравнительном изучении реакции гемисинантропного (восточноевропейской полевки, *Microtus levis*), и экзoантропного (рыжей полевки, *Myodes glareolus*), видов на запах синантропного вида – домовой мыши (*Mus musculus*).

Материал и методика. Исследования проведены на научно-экспериментальной базе «Черноголовка» ИПЭЭ РАН. Использованы животные лабораторного разведения: ранее не размножавшиеся восточноевропейские (*Microtus levis*) и рыжие полевки (*Myodes glareolus*), синантропные домовые мыши (*Mus musculus*). Особи каждого из видов содержались в изолированных помещениях в отсутствии представителей других видов и

их запахов. Число экспериментальных зверьков, предъявляемые запахи, число проведенных экспериментов указаны в табл. 1.2. Рыжие полевки использовались в эксперименте по одному разу. Одни и те же особи восточноевропейской полевки использовались в разных сериях экспериментов, но только по одному разу в каждой серии.

Опыты проводили в У-образном лабиринте, который был изготовлен из оргстекла и состоял из камеры и двух рукавов (рисунок). Рукава и стартовый отсек камеры имели съемные крышки. Стартовый отсек был отделен перегородкой. Для более комфортного пребывания животных в лабиринте дно посыпали очень тонким слоем чистых сухих опилок. За сутки до эксперимента каждое животное помещали в пустой лабиринт на 2 часа для привыкания. Перед началом опыта в один рукав на пол и опилки наносили 0.5–0.6 мл мочи вида-донора, а в другой контрольный – 0.5–0.6 мл воды, либо мочи другого вида-донора. Предъявление запахов в рукавах лабиринта чередовали случайно. Затем животное-реципиента помещали в стартовый отсек лабиринта, где зверек находился в течение 5 мин. После этого открывали перегородку, выпуская его в основную камеру. С этого момента начинался непосредственно эксперимент, длившийся 20 минут. Эксперименты проводили в часы активности животных – утром с 9 до 12.

Мочу для экспериментов собирали в чашки Петри при взятии животных-доноров в руки или при высаживании их в специальные клетки из сетки (12 x 6 x 6 мм), под которые ставили чашки Петри. Мочу от пяти животных (2 самцов и 3 самок) сливали в одну пробирку, имитируя запах семейной группы. Свежесобранную мочу замораживали, а размораживали лишь перед началом эксперимента. В качестве доноров использовано 12 самцов и 8 самок *M. musculus*, 5 самцов и 6 самок *M. spicilegus*, 1 самец *Oryctolagus cuniculus*.

Все эксперименты записывались на цифровую видеокамеру. Результаты экспериментов обработаны с помощью компьютерных программ «The Observer VideoPro» и «AVSVideoConverter». Регистрировали время, проведенное зверьком в каждом из рукавов камеры, а также число заходов в рукава. Полученные результаты были обработаны с помощью программы «StatSoftStatistica» с использованием непараметрического критерия Вилкоксона для сопряженных пар.

Результаты и обсуждение. Результаты экспериментов приведены в таблицах 1 и 2. В таблицы включены результаты лишь тех опытов, в которых животные заходили в оба рукава лабиринта за 20 (табл. 1) и 10 мин (табл. 2) эксперимента соответственно. Во всех случаях без исключения наблюдалось значительно более длительное общее время пребывания (и, соответственно, среднее) восточноевропейских и рыжих полевок в рукаве лабиринта без запаха мышей. Однако достоверные различия во времени их нахождения в рукавах лабиринта за 20 мин опыта получены только в слу-

Таблица 1. Реакция грызунов на запахи других видов за 20-мин эксперимента в лабиринте

Реципиенты запаха	Число опытов	Предъявляемый запах в том и другом рукаве лабиринта	Время нахождения в рукаве лабиринта с запахом (общее /среднее) (сек)	Достоверность различий по критерию Вилкоксона для сопряженных пар
<i>Microtus levis</i> ♂♂	7	<i>Mus musculus</i> Без запаха	1346 (192±74) 3264 (466±131)	T = 4.00; Z = 1.69; P = 0.09
<i>Microtus levis</i> ♀♀	16	<i>Mus musculus</i> Без запаха	3703 (231±57) 6749 (422±72)	T = 32.00; Z = 1.86; P = 0.06
<i>Microtus levis</i> ♀♀+♂♂	23	<i>Mus musculus</i> Без запаха	5049 (220±61) 10013 (435±44)	T = 56.00; Z = 2.49; P = 0.013*
<i>Microtus levis</i> ♂♂	5	<i>Mus spicilegus</i> Без запаха	820 (164±64) 4645 (929±352)	T = 1.00; Z = 1.75; P = 0.08
<i>Microtus levis</i> ♀♀	8	<i>Mus spicilegus</i> Без запаха	3014 (377±181) 6207 (776±210)	T = 9.00; Z = 1.26; P = 0.21
<i>Microtus levis</i> ♀♀+♂♂	13	<i>Mus spicilegus</i> Без запаха	3834 (295±112) 10852 (835±171)	T = 14.00; Z = 2.20; P = 0.03*
<i>Microtus levis</i> ♂♂	6	<i>Mus musculus</i> <i>Mus spicilegus</i>	451 (75±12) 3262 (544±157)	T = 0.00; Z = 2.20; P = 0.03*
<i>Microtus levis</i> ♀♀	8	<i>Mus musculus</i> <i>Mus spicilegus</i>	2447 (306±104) 5005 (626±138)	T = 9.00; Z = 1.26; P = 0.21
<i>Microtus levis</i> ♀♀+♂♂	14	<i>Mus musculus</i> <i>Mus spicilegus</i>	2898 (207±65) 8267 (591±97)	T = 16.00; Z = 2.29; P = 0.02*
<i>Myodes glareolus</i> ♂♂	15	<i>Mus musculus</i> Без запаха	2640 (176±57) 6693 (446±105)	T = 29.00; Z = 1.76; P = 0.08
<i>Myodes glareolus</i> ♀♀	23	<i>Mus musculus</i> Без запаха	4077 (177±34) 5463 (238±38)	T = 85.00; Z = 1.35; P = 0.18
<i>Myodes glareolus</i> ♀♀+♂♂	38	<i>Mus musculus</i> Без запаха	6717 (177±29) 12156 (320±49)	T = 201.00; Z = 2.27; P = 0.02*
<i>Myodes glareolus</i> ♂♂	11	<i>Mus musculus</i> <i>Oryctolagus cuniculus</i>	1965 (179±64) 4973 (452±115)	T = 13.00; Z = 1.78; P = 0.07
<i>Myodes glareolus</i> ♀♀	9	<i>Mus musculus</i> <i>Oryctolagus cuniculus</i>	1594 (177±92) 2797 (311±117)	T = 8.00; Z = 1.72; P = 0.09
<i>Myodes glareolus</i> ♀♀+♂♂	20	<i>Mus musculus</i> <i>Oryctolagus cuniculus</i>	3559 (178±51) 7770 (389±80)	T = 42.00; Z = 2.35; P = 0.02*

* – различия достоверны.

чае объединения данных для самцов и самок, а для рыжих полевков и за первые 10 мин опыта.

Аналогичные результаты получены для восточноевропейских полевков по отношению к запаху экзоантропного вида – курганчиковой мыши (в опытах с водой в качестве контроля). В то же время полевки этого вида в большей степени избегали запах именно синантропных мышей по сравнению с экзоантропными, что проявилось в опытах с одновременным предъявлением двух запахов в разных рукавах лабиринта. При этом за 20 мин опыта достоверные результаты получены при объединении данных для самцов и самок, а за первые 10 мин опыта данные достоверны как для

самцов, так и самок, а также при объединении данных. Сходным образом, рыжие полевки предпочитали дольше находиться в рукаве лабиринта с мочой кролика, чем с мочой синантропных мышей. При этом достоверные различия получены за 20 мин опыта при объединении данных для самцов и самок, а за 10 мин – только для самцов.

Следует отметить, что в ряде вариантов предъявления запахов самцы рыжей полевки в большей степени, чем самки, проявляли избегание. Так, в первые 10 мин опыта достоверное избегание мочи синантропных видов мышей по сравнению с водой, а также и мочой кролика, проявилось у самцов, но не у самок этого вида. Мы не приводим данные о числе заходов животных в рукава, так как по этому показателю статистически достоверных различий выявлено не было.

Таким образом, для представителей гемисинантропного вида грызунов, восточноевропейской полевки, оказались репеллентными как запах синантропных, так и экзоантропных курганчиковых мышей. По-видимому, это связано с избеганием ими любого нового запаха, но степень выраженности этой реакции в ответ на запах синантропных домовых мышей была выражена гораздо сильнее. Представители экзоантропного вида – рыжей полевки, также проявляли избегания запаха синантропных домовых мышей.

Поскольку синантропные виды домовых мышей вытесняют другие виды грызунов из строений в результате проявляемой агрессии (см. обзор Котенкова, Мальцев, 2010), резкий запах первых может оказаться своего рода предупреждающим. Сам по себе резкий мышинный запах не является препятствием для вселения других видов в занятые представителями *M. musculus* постройки, но подкрепленный физическим воздействием может быть своего рода предостерегающим, или апосематическим запахом.

По-видимому, запах служит для того, чтобы конкурент домовых мышей запомнил этот ольфакторный сигнал в его связи с донором запаха и в дальнейшем избегал как самих мышей, так и их запах. Это, в свою очередь, уменьшает риск встречи представителей других видов мелких грызунов с синантропными домовыми мышами в постройках человека, что может привести даже к гибели первых (Краснов и др., 1990; Краснов, Хохлова, 1988). Для мышей следствием попыток вселения представителей других видов грызунов на занятую ими территорию могут быть лишние энергозатраты на их вытеснение, а, вероятно, в некоторых случаях и физические ранения. Наши данные так же показывают, что избегание предостерегающего запаха синантропных мышей является врожденным.

Таким образом, нами показано, что гемисинантропный (восточноевропейская полевка) и экзоантропный (рыжая полевка) вид избегают запах синантропных домовых мышей в большей степени, чем запах экзоантропной курганчиковой мыши или кролика.

Таблица 2. Реакция грызунов на запахи других видов за первые 10 мин эксперимента в лабиринте

Реципиенты запаха	Число опытов	Предъявляемый запах в том и другом рукаве лабиринта	Время нахождения в рукаве лабиринта с запахом (общее/среднее) (сек)	Достоверность различий по критерию Вилкоксона для сопряженных пар
<i>Microtus levis</i> ♂♂	7	<i>Mus musculus</i> Без запаха	876 (125±30) 1421 (203±40)	T = 3.00; Z = 1.86; P = 0.06
<i>Microtus levis</i> ♀♀	17	<i>Mus musculus</i> Без запаха	2705 (159±29) 3355 (197±36)	T = 58.00; Z = 0.88; P = 0.38
<i>Microtus levis</i> ♀♀+♂♂	24	<i>Mus musculus</i> Без запаха	3581 (149±22) 4776 (199±27)	T = 80.00; Z = 0.93; P = 0.35
<i>Microtus levis</i> ♂♂	5	<i>Mus spicilegus</i> Без запаха	637 (127±48) 1235 (247±80)	T = 4.00; Z = 0.94; P = 0.35
<i>Microtus levis</i> ♀♀	8	<i>Mus spicilegus</i> Без запаха	1406 (176±73) 2062 (258±74)	T = 14.00; Z = 0.56; P = 0.58
<i>Microtus levis</i> ♀♀+♂♂	13	<i>Mus spicilegus</i> Без запаха	2043 (157±46) 3297 (254±51)	T = 31.00; Z = 1.01; P = 0.31
<i>Microtus levis</i> ♂♂	6	<i>Mus musculus</i> <i>Mus spicilegus</i>	323 (54±9) 1472 (245±47)	T = 0.00; Z = 2.20; P = 0.03*
<i>Microtus levis</i> ♀♀	8	<i>Mus musculus</i> <i>Mus spicilegus</i>	668 (84±22) 2804 (351±58)	T = 1.00; Z = 2.38; P = 0.02*
<i>Microtus levis</i> ♀♀+♂♂	14	<i>Mus musculus</i> <i>Mus spicilegus</i>	991 (71±13) 4276 (305±39)	T = 1.00; Z = 3.11; P = 0.002*
<i>Myodes glareolus</i> ♂♂	11	<i>Mus musculus</i> Без запаха	2582 (235±59) 1078 (98±33)	T = 9.00; Z = 2.13; P = 0.03*
<i>Myodes glareolus</i> ♀♀	13	<i>Mus musculus</i> Без запаха	855 (66±16) 1560 (120±26)	T = 23.00; Z = 1.57; P = 0.12
<i>Myodes glareolus</i> ♀♀+♂♂	24	<i>Mus musculus</i> Без запаха	1933 (81±17) 4142 (173±31)	T = 12.00; Z = 2.34; P = 0.02*
<i>Myodes glareolus</i> ♂♂	9	<i>Mus musculus</i> <i>Oryctolagus cuniculus</i>	770 (86±25) 2050 (228±47)	T = 3.00; Z = 2.31; P = 0.02*
<i>Myodes glareolus</i> ♀♀	9	<i>Mus musculus</i> <i>Oryctolagus cuniculus</i>	669 (74±34) 1158 (129±40)	T = 9.00; Z = 1.60; P = 0.11
<i>Myodes glareolus</i> ♀♀+♂♂	18	<i>Mus musculus</i> <i>Oryctolagus cuniculus</i>	1439 (80±21) 3208 (178±32)	T = 18.50; Z = 1.89; P = 0.06

* – различия достоверны.

Мы предполагаем, что резкий запах мочи синантропных домашних мышей является адаптацией, направленной на удержание и защиту от других видов грызунов созданной человеком особой экологической ниши – пост-роек, являясь предупреждающим (апосематическим) запахом по отношению к конкурентам.

Химический анализ показал существенные различия в составе мочи домашних и курганчиковых мышей, причем резкий запах мочи синантропных мышей определяется в значительной степени наличием в ее составе

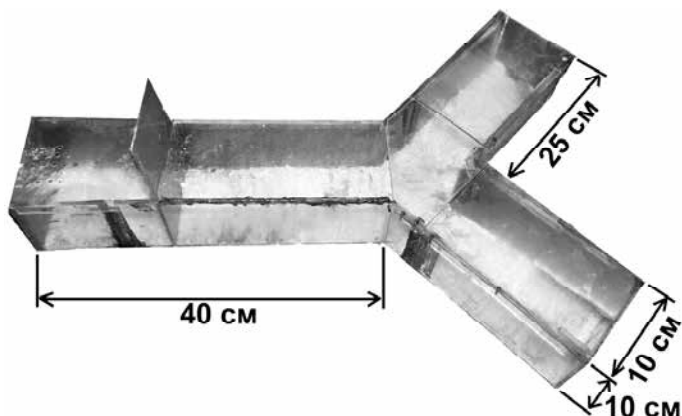


Рисунок. Лабиринт из оргстекла, в котором проводили опыты.

серосодержащих соединений (Mucignat-Caretta et al., 2010). Моча курганчиковой мыши (*M. spicilegus*) содержит уникальный компонент кумарин, который, по мнению исследователей, может служить метаболическим маркером мочи данного вида, а ряд неприятно пахнущих серосодержащих компонентов в их моче отсутствуют, либо содержатся в очень низких концентрациях (Soini et al., 2009).

Таким образом, можно предположить, что создаваемое семьей домашних мышей ольфакторное сигнальное поле может до определенной степени препятствовать заселению строений другими видами грызунов. В настоящее время достаточно сложно оценить степень его воздействия на разные виды, что может быть предметом дальнейшего изучения.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант 12-04-90819 мол_рф_нр.

Литература

- Ванисова Е.А., Никольский А.А. 2012. Биологическое сигнальное поле млекопитающих (к 110-летию со дня рождения профессора Н.П. Наумова) // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 6. С. 403-417.
- Калинин А.А. 1994. Подходы к проблеме взаимоотношений синантропных и экзоантропных грызунов // Синантропия грызунов / Ред. Соколов В.Е., Карасева Е.В. М.: ИПЭЭ РАН. С. 31-37.
- Котенкова Е.В. 2006. Влияние запаха синантропных домашних мышей на размножение восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* // Популяционная экология животных. Матер. Междун. конф. «Проблемы популяционной экологии животных». С. 304-305.
- Котенкова Е.В., Мальцев А.Н. 2010. Межвидовые отношения домашних мышей и их роль в эволюции надвидового комплекса *Mus musculus sensu lato* // Усп. соврем. биол. Т. 130. № 3. С. 306-318.

- Котенкова Е.В., Мунтяну А.И. 2007. Феномен синантропии: адаптации и становление синантропного образа жизни в процессе эволюции домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus* s.l. // Усп. соврм. биол. Т. 127. № 5. С. 525-539.
- Котенкова Е.В., Осадчук Л.В. 2009. Влияние запаха синантропных домовых мышей на размножение восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* // Докл. АН. Т. 426. № 2. С. 283–285.
- Котенкова Е.В., Стахеев В.В., Мальцев А.Н. 2012. Дивергенция обонятельных сигналов подвидов домашней мыши *Mus musculus* // V Всерос. конф. по поведению животных. Сб. тез. С. 100.
- Краснов Б.Р., Смирин Ю.М., Шилова С.А. 1990. Домовая мышь как фактор, препятствующий заселению строений другими видами грызунов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 95. Вып. 5. С. 30-37.
- Краснов Б.Р., Хохлова И.С. 1988. Взаимоотношения синантропных и диких грызунов в сельских населенных пунктах и последствия мероприятий по контролю численности // Зоол. журн. Т. 67. Вып. 4. С. 600-609.
- Мелкова В.К. 1990. Синантропные грызуны селитебной зоны крупнейшего города и меры ограничения их численности (на примере г. Москвы). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 22 с.
- Наумов Н.П. 1971. Уровни организации живой материи и популяционная биология // Журн. общ. биологии. Т. 32. № 6. С. 651–666.
- Наумов Н.П. 1973а. Сигнальные (биологические) поля и их значения для животных // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 6. С. 808–817.
- Наумов Н.П. 1973б. Теоретические основы и принципы экологии // V Всесоюз. экол. конф. Современные проблемы экологии (докл.). М.: Изд-во МГУ. С. 3-20.
- Наумов Н.П. 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 93-110.
- Рыльников В.А. 1977. Возможность синантропизации красной полевки в местах первичного освоения тайги // Проблемы дезинфекции и стерилизации. С. 151-153.
- Boursot P., Auffray J.-C., Britton-Davidian J., Bonhomme F. 1993. The evolution of house mice // Annu. Rev. Ecol. Syst. V. 24. P. 119-152.
- Mucignat-Caretta C., Redaelli M.I., Orsetti A., Perriat-Sanguinet M., Zagotto G., Ganem G. 2010. Urinary volatile molecules vary in males of the two European subspecies of the house mouse and their hybrids // Chem. Senses. V. 35. P. 647-654.
- Soini H.A., Wiesler D., Koyama S., Féron C., Baudoin C., Novotny M.V. 2009. Comparison of urinary scents of two related mouse species, *Mus spicilegus* and *Mus domesticus* // J. Chem. Ecol. V. 35. P. 580-589.
- Sheppe W. 1967. Habitat restriction by competitive exclusion in the mice *Peromyscus* and *Mus* // Can. Field. Natur. V. 81. № 2. P. 81-98.

БИОЛОГИЧЕСКОЕ СИГНАЛЬНОЕ ПОЛЕ И ПОДВИДОВАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ ОБОНЯТЕЛЬНЫХ СИГНАЛОВ ДОМОВОЙ МЫШИ *MUS MUSCULUS*

А.Н. Мальцев, Е.В. Котенкова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва
evkotenkova@yandex.ru

Согласно концепции биологического (сигнального) поля, разработанной Н.П. Наумовым, оно обладает системной организацией. При этом «в нем можно выделить комплекс элементов, обслуживающих межвидовые связи (биоценологическое поле), внутривидовые связи (видовое поле), связи в популяции (популяционное поле) и, наконец, связи во внутривидовых группировках разной величины и характера» (Наумов, 1977). Сигнальные поля, таким образом, по мнению Н.П. Наумова, соответствуют реально существующим в природе «подразделениям», обеспечивая целостность каждой из них. Примером таких полей, по Н.П. Наумову (1977), могут служить химические (ольфакторные) поля и наличие видовых запахов, которые отличаются не только у далеких видов, но и у близкородственных, в частности, видов-двойников. Это положение концепции сигнального поля получило развитие во многих работах (в том числе и наших) отечественных исследователей, посвященных изучению видоспецифических запахов, их роли в интеграции особей одного вида, а также при изучении значения обонятельных сигналов как механизмов прекопуляционной изоляции между близкородственными видами. Этому вопросу и посвящена данная работа.

Высокая значимость обонятельных сигналов как механизмов прекопуляционной изоляции для домовых мышей была показана для симпатричных видов (*Mus musculus* и *M. spicilegus*) (Соколов и др., 1990; Амбарян, Котенкова, 2005; Амбарян и др., 2010). Способность различать запахи особей своего и других близких аллопатрических, парapatрических и симпатрических видов была показана и для других таксонов домовых мышей (Kotenkova, Naidenko, 1999; Амбарян, Котенкова, 2003). Оказалось, что уровень тестостерона у самцов домовых и курганчиковых мышей повышается лишь в ответ на присутствие самки (без непосредственного контакта с ней) своего, но не другого вида (Соколов и др., 1988). Специфический паттерн активации в сенсорном эпителии у самцов *M. domesticus* и *M. spicilegus* наблюдается лишь при экспозиции запаха консpezifичной самки в состоянии эструса, но отсутствует в ответ на экспозицию самки другого вида (Вознесенская и др., 2010).). Данные, касающиеся ранних этапов дивергенции запахов между скрещивающимися в природе парapatрическими синантропными таксонами (*M. musculus* и *M. domesticus*), ограничиваются небольшой серией работ французских авто-

ров (Smadja, Ganem, 2002; Smadja et al., 2004). Внутривидовая структура широко распространенного вида *M. musculus*, населяющего европейскую и азиатскую части территории России, изучены недостаточно. Согласно современным представлениям этот политипический вид включает ряд подвидов (Спиридонова и др., 2008), три из которых были объектами нашего изучения: *M. musculus musculus*, *M. m. gansuensis* и *M. m. wagneri*. Задача исследования состояла в определении степени дивергенции обонятельных сигналов, связанных с формированием механизмов прекопуляционной репродуктивной изоляции, у разных подвидов *M. musculus*.

В опытах использованы половозрелые самцы: *M. m. musculus* – 10, *M. m. gansuensis* – 12, *M. m. wagneri* – 14. В качестве доноров запаха помимо самок этих подвидов использованы самки курганчиковой мыши – *M. spicilegus*. Для изучения реакции представителей разных подвидов и форм в ответ на обонятельные сигналы кон- и гетероспецифичных особей применялась модификация методики парного предъявления двух источников запаха (Соколов и др., 1990). Перед проведением экспериментов зверьков рассаживали поодиночке в стеклянные камеры (30 x 20 x 20 см) с сетчатой крышкой, где они содержались во время проведения опытов. Опыты проводили в этих же камерах с периодичностью один раз в 4–7 дней при искусственном освещении в период максимальной вечерней активности животных – с 20 до 4 часов. В один конец камеры помещали круглую пластмассовую подставку диаметром 130 мм, высотой 30.5 мм, на нее ставили две чашки Петри диаметром 40 мм. Непосредственно перед началом эксперимента в каждую из них помещали целлофановые квадратики (10 x 10 мм), на которые с помощью микропипетки наносили мочу доноров (20 мкл). Затем чашки Петри помещали на подставку на расстоянии примерно 30 мм друг от друга. За время опыта (5 мин) фиксировали время обнюхивания зверьками каждого источника запаха. Донорами мочи были половозрелые, незнакомые экспериментальным самцам самки в состоянии анэструса или эструса. При этом самцам предъявляли мочу либо от одиночных самок, либо слитую от 4–5 самок (табл. 1). Мочу собирали в пробирки Эппендорфа размером 1.5 мл от доноров при взятии их в руки или высаживании в специальные клетки из сетки (12 x 6 x 6). Опыты записывались на цифровую видеокамеру Canon Legria HFR106 в формате HD. Полученный видеоматериал обрабатывали с помощью компьютерной программы «The Observer Video Pro. Version 4.1». Результаты обработаны с помощью парного непараметрического критерия Вилкоксона для зависимых переменных с использованием программного статистического пакета STATISTICA. В одной из серий экспериментов детекторами запахов были люди (студенты в возрасте 18–20 лет, 53 человека, в каждой из серий от 14 до 24 испытуемых). Опыты проводили в изолированном помещении, лишенном посторонних запахов. Испытуемым в чистых пластиковых пузырьках предъявляли мочу разных подвидов домового мыши *M. musculus*, а также

Таблица 1. Реакция самцов на запахи мочи самок своего и других подвидов в состоянии анэструса

Реципиенты запаха	Доноры мочи	Время исследования источников запаха (сек),(общее/среднее)	Достоверность различий по критерию Вилкоксона*
<i>M. m. musculus</i>	<i>M. m. musculus</i> <i>M. m. wagneri</i>	119 (9.9 ± 1.66) 113 (9.4 ± 1.77)	N = 12 T = 34 P = 0.69
<i>M. m. musculus</i>	<i>M. m. musculus</i> <i>M. m. gansuensis</i>	63 (5 ± 1.25) 54 (4.1 ± 0.5)	N = 13 T = 32.5 P = 0.6
<i>M. m. gansuensis</i>	<i>M. m. gansuensis</i> <i>M. m. musculus</i>	196 (13.06 ± 2.3) 218 (14.5 ± 1.8)	N = 15 T = 41 P = 0.47
<i>M. m. gansuensis</i>	<i>M. m. musculus</i> <i>M. m. wagneri</i>	187 (13.36 ± 1.4) 312 (22.3 ± 4.6)	N = 14 T = 11 P = 0.028*
<i>M. m. wagneri</i>	<i>M. m. wagneri</i> <i>M. m. musculus</i>	179 (12.78 ± 1.68) 299 (21.36 ± 2.98)	N = 14 T = 13 P = 0.023*
<i>M. m. wagneri**</i>	<i>M. m. wagneri</i> <i>M. m. musculus</i>	189 (18.1 ± 4.3) 116 (10.5±2.7)	N = 11 T = 8 P = 0.026*

* В табл. 1,2 – уровень достоверности * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$

** В этой серии опытов использовалась смешанная моча от 4–5 доноров, в остальных сериях использовали мочу от одиночных доноров.

экзоантропного вида *M. spicilegus*. В каждом пузырьке было 40 мкл мочи, слитой в произвольных пропорциях от 5–6 самок одного из подвидов (видов). Испытуемым предъявляли последовательно три пузырька с запахом мочи мышей, при этом в двух из них находилась моча одного подвида (вида), а в третьем – другого подвида (вида). Нужно было выбрать запах, который отличался от двух других. Каждому испытуемому предъявляли три разные комбинации запахов. Промежуток времени между предъявлениями этих комбинаций составлял 15 мин. Статистическая обработка данных проведена по z-критерию знаков.

При парном предъявлении источников запаха (табл. 1) самцы *wagneri* различали запах мочи самок-конспецификов и *musculus* в состоянии анэструса, как при предъявлении мочи от одиночных доноров, так и слитой мочи нескольких самок, хотя в первом случае они достоверно дольше исследовали источники запаха мочи *musculus*, а во втором – конспецифичных самок.

При парном предъявлении самцам разных подвидов мочи самок в состоянии эструса не было найдено достоверных различий ни в одной из серий экспериментов (табл. 2). Учитывая факт свободного скрещивания самцов и самок подвидов, можно предположить, что запах мочи самок всех форм в состоянии эструса в равной степени привлекал самцов, что и обусловило отсутствие достоверных различий во времени исследования запаха их мочи.

В опытах с людьми при предъявлении им запахов разных видов и подвидов домашних мышей перед испытуемыми ставилась задача выбора из трех предъявляемых им запахов того, который отличается от двух других.

Таблица 2. Реакция самцов на запахи мочи самок своего и других подвидов в состоянии эструса

Реципиенты запаха	Доноры мочи	Время исследования источников запаха (сек) (общее/среднее)	Достоверность различий по критерию Вилкоксона для сопряженных пар
<i>M. m. wagneri</i>	<i>M. m. wagneri</i>	293 (14.65 ± 2.24)	N = 20 T = 75 P = 0.647
	<i>M. m. musculus</i>	295 (14.75 ± 1.85)	
<i>M. m. musculus</i>	<i>M. m. musculus</i>	135 (13.5 ± 2.3)	N = 10 T = 16.5 P = 0.26
	<i>M. m. wagneri</i>	97 (9.7 ± 1.7)	
<i>M. m. musculus</i>	<i>M. m. musculus</i>	92 (8.36 ± 1.06)	N = 11 T = 35.2 P = 0.96
	<i>M. m. gansuensis</i>	96 (8.7 ± 1.2)	
<i>M. m. gansuensis</i>	<i>M. m. gansuensis</i>	147 (13.5 ± 1.75)	N = 12 T = 33 P = 0.63
	<i>M. m. musculus</i>	131 (10.9 ± 2.4)	

Люди не могли отличить запах *wagneri* от запаха *spicilegus*, однако четко отличали запах *musculus* в серии, когда им предъявляли два пузырька с запахом мочи *spicilegus* и один с запахом мочи *musculus*. Т.е. содержимое пузырька, который нужно было выбрать, имел более резкий запах. При предъявлении запахов в комбинации два пузырька с мочой *musculus*, один – *spicilegus*, испытуемые не смогли правильно выбрать отличающийся запах, поскольку различия результатов выбора оказались не достоверными. Сходные результаты получены и при предъявлении запахов *spicilegus-gansuensis*: испытуемые выбирали запах мочи *gansuensis* как отличающийся от двух других чаще (различия близки к достоверным), когда этот запах предъявляли в сочетании с двумя пузырьками с мочой *spicilegus*. Однако они не отличали запах мочи *spicilegus* при его предъявлении с двумя пузырьками с мочой *gansuensis*. Иными словами, испытуемые различали резкие запахи мочи на фоне слабо пахнущей для человека мочи *spicilegus*. В то же время люди не различали запах мочи *wagneri* при его предъявлении с двумя пузырьками с мочой *spicilegus*. Химический анализ показал существенные различия в составе мочи домовых и курганчиковых мышей, причем резкий запах мочи синантропных мышей определяется в значительной степени наличием в ее составе серосодержащих соединений. В состав мочи курганчиковой мыши (*M. spicilegus*) входит кумарин, который может служить метаболическим маркером мочи данного вида (Soini et al., 2009). Результаты опытов свидетельствуют в пользу того, что для людей запах мочи *wagneri* отличается от запаха мочи *musculus* и *gansuensis*, причем моча *wagneri* обладает для них более слабым запахом, и не различается «на фоне» запаха мочи *spicilegus*.

Полученные данные (как в экспериментах с мышами, так и с человеком), указывают на различия запахов мочи *wagneri* по сравнению с запахом мочи двух других подвидов – *musculus* и *gansuensis*. Принимая во внимание результаты опытов с человеком, можно сделать предположение, что обонятельные сигналы мочи имеют больше сходства у *musculus* и *gansuensis*, чем у *wagneri* и других подвидов.

При значительной степени дивергенции таксонов домовых мышей, ведущих синантропный и экзоантропный образ жизни, происходит формирование совершенно разных стереотипов полового поведения (Амбарян, Котенкова, 2008). Поведенческие реакции на запахи кон- и гетероспецификов у этих таксонов существенно различаются, при этом во всех вариантах самцы и самки достоверно дольше исследуют запах представителей своего вида. Стереотип полового поведения всех исследованных подвидов *M. musculus* и гибридной формы *musculus x domesticus* сходен. Запах *wagneri* отличается от запаха *musculus* и *gansuensis*. Известны большие по площади территории в Средней Азии, где *wagneri* ведут экзоантропный образ жизни, что в определенной степени могло сказаться на формировании их запаха. Существует мнение, что *M. m. wagneri* является экологическим степным аналогом *M. spicilegus*. По-видимому, дивергенция обонятельных сигналов между разными формами домовых мышей развивается быстрее в процессе эволюции, чем изменяется стереотип полового поведения, и может быть связана с образом жизни. В заключении необходимо отметить, что дивергенция обонятельных сигналов у подвидов домовых мышей может служить начальным этапом в развитии механизмов прекопуляционной изоляции, иными словами быть ранней стадией формирования видового сигнального поля.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант 10-04-00214_а.

Литература

- Амбарян А.В., Котенкова Е.В. 2005. Роль обонятельных сигналов в распознавании представителей своего и близкородственного видов у домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus s. lato* // Систематика, палеонтология и филогения грызунов. Ред. Н. Абрамсон, А. Аверьянов. Тр. ЗИН РАН. Т. 306. С. 5-21.
- Амбарян А.В., Котенкова Е.В. 2008. Сравнительный анализ полового поведения домашних (*Mus musculus*) и курганчиковых (*Mus spicilegus*) мышей // Успехи современной биологии. Т. 128. № 5. С. 199-214.
- Амбарян А.В., Вознесенская В.В., Котенкова Е.В. 2010. Репродуктивная изоляция у домовых мышей: Физиологические и этологические механизмы прекопуляционной изоляции у домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus s.l.* Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co. KG. 196 с.
- Вознесенская А.Е., Амбарян А.В., Ключникова М.А., Котенкова Е.В., Вознесенская В.В. 2010. Механизмы репродуктивной изоляции у домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus s. lato*: от поведения к рецепторам // Докл. АН. Т. 435. № 3. С. 417-419.
- Котенкова Е.В., Амбарян А.В. 2003. Этологические механизмы репродуктивной изоляции у домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus s.l.* // Успехи современной биологии. Т. 123. № 6. С. 599-608.
- Наумов Н.П. 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М: Наука. С. 93-110.
- Соколов В. Е., Котенкова Е. В., Лялюхина С.И. 1990. Биология домашней и курганчиковой мышей. М.: Наука. 207 с.

- Соколов В.Е., Осадчук А.В., Котенкова Е.В. 1988. Маркировочная активность, морфометрический анализ и видоспецифичность половой активации у самцов домового и курганчиковой мышей // Докл. АН СССР. Т. 300. № 5. С. 1270-1273.
- Спиридонова Л.Н., Коробицина К.В., Якименко Л.В., Богданов А.С. 2008. Генетическая дифференциация подвидов домового мыши *Mus musculus* и их таксономические взаимоотношения: данные RAPD-PCR анализа // Генетика. Т. 44. № 6. С. 841-849.
- Kotenkova E.V., Naidenko S.V. 1999. Discrimination of con- and heterospecific odors in different taxa of the *Mus musculus* species group: Olfactory cues as precopulatory isolating mechanism. Advances in Chemical Communication in Vertebrates. R.E. Johnston, D. Muller-Schwarze and P. Sorensen, eds. Plenum Press, New York. P. 299-308.
- Smadja C., Ganem G. 2002. Subspecies recognition in the house mouse: A study of two populations from the border of a hybrid zone // Behav. Ecol., V. 13. P. 312-320.
- Smadja C., Catalan J., Ganem G. 2004. Strong premating divergence in a unimodal hybrid zone between two subspecies of the house mouse // J. Evol. Biol., V. 17. P. 165-176.
- Soini H.A., Wiesler D., Koyama S., Féron C., Baudoin C., Novotny M.V. 2009. Comparison of urinary scents of two related mouse species, *Mus spicilegus* and *Mus domesticus* // J. Chem. Ecol. V. 35. P. 580-589.

ЛАНДШАФТ, СЕНСОРИКА И СИГНАЛЬНЫЕ ПОЛЯ

О.Ю. Орлов

*Институт проблем передач информации им. А.А. Харкевича РАН, г. Москва
graf@iitp.ru*

В концепции биологических сигнальных полей (далее – БСП) аккумулярован огромный собственный опыт исследователя и широта научных интересов Н.П. Наумова. Прекрасный знаток жизни животных в их естественном окружении, он последовательно отстаивал тезис, что объектом экологии должна служить не особь в её индивидуальных отношениях с факторами среды, а популяция: поселение или иная группировка, объединённая живой тканью взаимных контактов и общих отношений с окружением. Кардинально важен тезис о возрастающей значимости *сигнальных* форм взаимодействия с окружением, сравнительно с прямым действием факторов среды, по мере совершенствования нервной системы и поведения животных. В историческом плане, всё большее значение приобретает насыщенность среды обитания внутривидовыми сигнальными факторами её обитателей. Само окружение становится носителем жизненно важной внегенетической информации для его обитателей.

Исключительная привлекательность концепции БСП обязана ее многогранности. Новый взгляд на вещи позволяет подойти к классификации жизненных форм животных по признаку их сходства и различия в новом плане – не только по уровню совершенства их сенсорных систем или способности ориентации в окружении, но и по уровню активного воздействия на собственную среду обитания. Концепция БСП складывалась на определенной фактологической базе, к которой в известной мере привязана. Это, прежде всего, виды с оседлым образом жизни и длительным использованием обитаемого пространства, которое со временем частично трансформируется ее обитателями. Главное внимание обращено к факторам, причастным к формированию пространственной организации элементарных группировок, особенно к биогенным компонентам обитаемой территории, имеющим сигнальное значение. Это не только попутные следы жизнедеятельности животных (норы, выбросы, запах лежищ и выделений), но и специальные места обмена информацией (маркировочные деревья, общие «уборные»). Среди млекопитающих, классическими представителями общей жизненной формы в этом плане оказываются такие далекие виды, как большая песчанка, песец и джейран. Немыслимое с позиций привычного ранжирования экологических факторов (с приоритетом трофических связей), такое объединение имеет все основания, даже если важнейший параметр – привязанность к местности – фигурирует не круглый год, а приурочен к определенному сезону (сезону размножения).

Узловыми понятиями концепции БСП являются территориальное поведение в целом, обитаемая территория и связанные с ней аттракторы, которые животные целенаправленно посещают, чтобы оставить свою метку или получить некую информацию для себя. Эта двусторонняя сигнальная активность животного требует знания своей местности, прежде всего расположения таких мест: представление о важных компонентах своего собственного сигнального поля животного должно быть привязано к общей картине (почти карте) знакомой для него местности; без этого невозможно активно строить собственное пространственное поведение. При этом для множества наземных млекопитающих, особенно мелких, «обитаемая территория» есть не только представление («внутренняя модель») пространственного окружения, но и сама земля как субстрат, по которому все перемещаются, в котором большинство из них устраивает убежища, а многие и обитают в нём постоянно.

То, что в экологии называется «эдафическим фактором», сказывается на структуре популяций, а значит, и на нашем различении жизненных форм в плане концепции БСП. В этом отношении определенный интерес может представлять териофауна аридных ландшафтов. На этой арене весьма жестко действуют два ведущих фактора: избыточная инсоляция и пресс хищников, которые сообща формируют ряд жизненных форм грызунов, четко различных по обычным экологическим критериям. Недостаток естественных убежищ вынуждает всех мелких млекопитающих, особенно грызунов – главную кормовую базу всех хищников – активно строить их; но эдафический фактор критичен не только при рытье нор. Обилие лишенных растительности участков формирует жизненную форму тушканчиков – мелких прыгунов, не просто привязанных к оголенному грунту вообще, но сверх того к определенным типам грунта. Аридный ландшафт содержит предпосылки глубокой, частью полярно противоположной специализации органов чувств, от которых зависит, как воспринимается окружение – та общая «сигнальная среда», частью которой может служить БСП.

Приводимые ниже собственные данные ограничены двумя темами: особенностями зрения некоторых пустынных видов и территориальным поведением тушканчиков. Краткие вводные замечания общего плана не являются обзором, а скорее напоминанием о месте обсуждаемых видов в фауне и ландшафте пустынь.

Аридный ландшафт и жизненные формы пустынных грызунов. Экология грызунов – обитателей пустынь неоднократно была предметом обсуждения. Биоценологические связи (отношения причин и следствий) лежат здесь в буквальном смысле слова на виду, давая примеры адаптивной конвергенции систематически далеких представителей фауны разных континентов в сходных экологических условиях (Кашкаров, 1945; Формозов, 1964, 1976; Шмальгаузен, 1969). Краткое резюме выглядит следующим образом.

Дефицит влаги и избыток солнечной радиации – главные источники сходства аридных ландшафтов разных континентов: скудной растительности и обилия участков обнаженной земли. Отсутствие древесных насаждений и разреженный травостой, помимо бедности кормов, означают недостаток естественных укрытий от палящего солнца и хищников, и все пустынные грызуны – активные землерои. Зримая доступность для хищников (особенно пернатых) – один из факторов, формирующих здесь три контрастно отличных экотипа грызунов, это (1) землероющие «геофилы», (2) строго дневные, и (3) строго ночные грызуны. Обоснованность такого деления жизненных форм подтверждается примерами сходства адаптаций у генеалогически далеких представителей каждой из них.

1. Землерои (геофилы-корнееды) – «*проюющие зверьки, питающиеся подземными частями растений, в большинстве одиночные или полуколоннальные, с круглогодичной активностью*» (Формозов, 1956, 1976), представлены обширным списком групп и видов: цокоры *Spalax* (сем. Spalacidae), слепушонки *Ellobius* и цокоры *Myospalax* (сем. Cricetidae), гоферы *Geomys* и *Thomomys* (сем. Geomyidae), туко-туко *Stenomys* (сем. Stenomyidae), пескорой *Cryptomys*, землекопы *Georchus* и *Heterocephalus* (сем. Bathyergidae).

Заслуживает внимания то, как много семейств грызунов оказывается тесно связанными с этим образом жизни. Трудный и «беспросветный» в глазах наземного обитателя, он оказывается эволюционно востребованным и плодотворным!

Этот образ жизни позволяет избежать губительной инсоляции и снять пресс хищников. Те же избыток инсоляции и дефицит влаги служат предпосылкой обилия растений-эфемероидов, которые быстро вегетируют в течение кратких влажных сезонов и образуют значительную массу высокопитательных клубней, луковиц и корневищ, «*сохраняющих свои пищевые качества и воду, крайне необходимую для животных, обитающих в условиях аридного климата в течение всего года... Количество живого растительного вещества, находящегося под почвой, в десятки раз превосходит зеленую массу, расположенную над поверхностью земли. При этом подземные части растений аридных областей нередко отличаются более высокими кормовыми достоинствами, чем их зеленые части, так как в корневищах концентрируются ценнейшие запасные вещества... Луковицы и корневища в течение всего года сохраняют достаточный процент влаги (у некоторых видов до 70–80%), т. е. и в этом отношении оказываются для животных более ценными, чем надземные части растений*» (Формозов, 1950, 1976, 2010).

Подвижность землероев ограничена замкнутым миром нор, где их ориентация и коммуникация в пределах «обитаемой территории» имеет свои особенности. Для самих землероев среда их обитания информационно вовсе не так скудна вследствие изоляции от наземного мира, как это мо-

жет показаться наземному наблюдателю (собственная способность которого вникнуть в самочувствие подземного обитателя его комфортного мира ничуть не менее ограничена!). Трехмерный лабиринт знакомых ходов и их бифуркаций стабилен и надежен для безошибочной ориентации в нем, пусть и непривычными для нас средствами. Система нор имеет свои преимущества в качестве субстрата обонятельных стимулов – запахов, важных в социальной жизни норников. Грунт служит надежным проводником механических колебаний, сопровождающих ходьбу копытных, или рытьё грунта хищником. Это воспринимается на слух либо доступно механорецепции, высоко развитой у землероев (Авилава, 2012; Володин и др., 2012; Catania, 2011). Акустика «нор» в широком смысле, т.е. не только длинных и узких ходов-лабиринтов, но и многоэтажных объемных сооружений – это акустика воздушных столбов, резонансные показатели межэтажных мембран и других структур системы, которые напоминают о механике нашей собственной системы восприятия звука (Begall et al., 2007; Kimchi et al., 2005). Поэтому не приходится удивляться изумительной сложности средств акустической и вибрационно-механической коммуникации обитателей нор из числа грызунов (Narins et al., 1997; Randall, 2001; Schleich, 2007). Несмотря на регресс предметного зрения, у многих норников световосприятие сохраняет свою роль в циркадной суточной ритмике (Nevo, 1990). Это может уменьшать риск дальних наземных рейдов при расселении молоди, приурочивая их к менее опасным ночным часам. Некоторые виды норников способны воспринимать магнитное поле, о чем свидетельствуют результаты лабораторных опытов с задачей ориентации в лабиринте.

С позиций концепции БСП, представители группы облигатных геофилов-норников живут в едва ли не самом информационно насыщенном мире, причем насыщенном активно: начиная от стен своего собственного жилища до атмосферы своих запахов и звуков. Их жизнь пронизана пространственно-территориальным компонентом всех сторон поведения. Эта жизненная форма имеет очевидную ландшафтную привязанность.

Главное биологическое преимущество геофилов-норников заключается в их защищенности от хищников. Побочным проявлением этого является их меньшая зависимость от собственной плодовитости, и как следствие этого – значительно более длительный генеративный срок жизни.

Жизнь наземных обитателей открытых биотопов лишена этого преимущества. Открытые ландшафты облегчают охоту хищников, особенно пернатых. Их деление на дневных и ночных связано с тем, что требования к физиологическим особенностям зрения при максимальной и минимальной освещенности трудно совместимы. Максимальная острота зрения возможна только при высокой освещенности, максимальная же абсолютная чувствительность исключает высокую остроту зрения.

Поэтому и среди добычи из числа «наземных» грызунов складываются две группы – **дневных** и **ночных**, различающихся целым комплексом черт. Заслуживает внимания то, **что** служит ведущим фактором для такого различия. Ландшафты умеренных широт богаты укрытиями, столь нужными мелким млекопитающим: это высокий, часто густой травостой открытых биотопов, дупла, мусор и лиственный опад в лесах. Здесь обычна довольно простая связь суточной активности с типом питания: преимущественно зеленоядные (полевки) едят менее питательную зелень, но могут кормиться круглосуточно; зерноядные же (мыши) могут тратить меньше времени на поиски корма (благодаря большей его питательности), и приурочить это к немногим, но менее опасным (ночным) часам. Характер корма выглядит здесь ведущим фактором, определяющим суточную активность.

Другое дело – открытые ландшафты, где любое животное доступно обнаружению вне укрытия, где мелкая добыча беззащитна вне норы, где ей приходится всегда быть начеку, постоянно озираться, осматриваться, отрываясь от кормежки (Tchabovsky et al., 2001). Очень похоже, что в аридной зоне контрастные отличия суточной ритмики наземных грызунов, особенно зеленоядных, определяются никак не характером питания, а прямыми либо отдаленными следствиями специализации их зрения в одном из двух, почти альтернативных направлений.

Дневное и ночное зрение отличаются не просто уровнем чувствительности к свету, а различием сложного каскада сетчаточных механизмов, обеспечивающих восприятие в условиях, по уровню освещенности отличающихся в сотни тысяч раз. Требования к ним трудно совместимы. Уже и на первом этапе зрение опосредуется разными классами фоторецепторов – палочками и колбочками, которые отличаются между собой не только морфологически. Упрощенно говоря, колбочки работают при высокой освещенности, палочки – при низкой.

Есть простые физические ограничения, исключающие возможность быстро разглядеть мелкие объекты, особенно – подвижные, при слабом освещении. Эта задача доступна только колбочковой сетчатке, которая требует высокой освещенности. Сочетание колбочковой сетчатки и строго дневной кормежки очень обычно у птиц, питаются ли они семенами или ловят подвижных насекомых. «Куриная слепота» (неспособность видеть в темноте за отсутствием палочек), присуща как зерноядным, так и насекомоядным птицам, поскольку их способ питания кардинально зависит от зрительно-контролируемого прицеливания клювом на мелкий предмет – зернышко или насекомое. Так, северная граница зимнего ареала синиц в Сибири определяется не суровым температурным режимом, а длинной светлой частью суток, позволяющей им найти за эти часы необходимое количество корма (Наумов, 1963). Это яркий пример зависимости типа суточной активности от особенностей зрения как **способа** питания, неза-

висимо от **характера** пищи (животного, либо растительного). Утки же, не нуждающиеся в зрении для того, чтобы «щелочить» свой источник корма на мелководье, могут быть активны круглосуточно. Другой пример отсутствия зависимости суточной активности от типа корма – это строго ночные гекконы и строго дневные агамы: тип питания обеих групп по сути одинаков.

Среди грызунов тоже есть строго ночные виды с почти чисто-палочковой сетчаткой, и дневные с почти чисто-колбочковой. Каждая из этих крайностей сопряжена со своими особенностями биологии, но опять-таки не особенности питания оказываются при этом ведущим фактором. (так)

2. Дневная активность, характерная для большой группы видов, дает преимущества, связанные с обилием света, которое служит предпосылкой развития колбочкового аппарата сетчатки, необходимого для высокой остроты зрения и его быстрейшего действия. Это обеспечивает жизненно важное дистантное восприятие уменьшенных расстоянием объектов – наземных и пернатых хищников. Классическими и древними представителями этого экотипа служат наземные беличьи – «суслики» в широком смысле слова (сурки, суслики, луговые собачки), характерные черты биологии которых здесь опустим. Заблаговременному зрительному обнаружению удаленной опасности помогают свойственные им позы (столбиком), повадка забираться при этом на бугорок («*наблюдательный пост при выходе из норы*» – Формозов, 1976) и приподнятое положение глаз на голове, особенно полезное при выглядывании из вертикальной норки, расположенной на ровной площадке. Большой размер глаз, их латеральное положение на голове и наличие протяженной области высокой остроты зрения (так называемой *зрительной полоски*) в сетчатке, дают сусликам возможность визуально контролировать практически всю линию горизонта одновременно, не поворачивая головы (в отличие от сурикат, приматов и кошек, с их фронтальным положением глаз и потому подвижной шеей). Способность дистантного обнаружения опасности благоприятствует выработке взаимного оповещения соседей об опасности сигналом тревоги (Смирин, Орлов, 1971). Акустическая коммуникация более эффективна на малых расстояниях; в этом можно видеть одну из предпосылок колониальности «сусликов» (одиночно живущие тонкопалые суслики *Spermophilopsis leptodactylus* «немцы»). Зрительный контроль поведения соседей и охрана своей территории от их вторжения тоже требуют хорошего зрения – для опознания чужих особей своего вида и ориентации на собственной территории.

Кроме «сусликов» к этому же экотипу грызунов принадлежат немногочисленные дневные виды полевок (*Microtini*), и песчанок (*Gerbillini*), тоже имеющих дневной тип активности. Систематически далекие от «сусликов», эти обитатели пустынь и полупустынь похожи на них комплексом общих черт. Микроскопическое исследование глаз желтой пеструшки,

полевки Брандта и большой песчанки выявило важную особенность их сетчатки, свойственную представителям этого экотипа грызунов: наличие зрительной полоски, которая в сочетании с латеральным расположением приподнятых глаз и высокими позами помогает зрительному контролю окружения. Все три вида колониальны и используют предупредительные сигналы об опасности. Большая песчанка *Rhombomys opimus* – дневная, колониальная, с двойной сигнализацией (голосовой и топотом задними лапками), с высокой, латеральной посадкой глаз на голове, зрительной полоской в сетчатке и позой столбиком – служит образцовым примером того, как целый комплекс сходных адаптивных черт морфологии и поведения возникает независимо у одного из далеких видов. По некоторым чертам можно судить о сравнительно недавнем переходе большой песчанки к дневному образу жизни: 1) на рецепторном уровне сетчатки доминируют палочки, свойственные ночным животным, а не колбочки (как у сусликов); сетчатка большой песчанки на срезе мало отличима от сетчатки тушканчика – типично ночного грызуна; 2) вытянутая форма зрачка выдает родство с ночными видами песчанок. Не все ночные животные имеют вертикально вытянутый зрачок: многие ночные виды песчанок, тушканчики или даже кошачьи имеют круглые зрачки глаз, но щелевидно вытянутые зрачки присущи именно ночным видам (такая форма зрачка облегчает перемену его сечения в большом диапазоне); 3) у песчанки нет желтой окраски хрусталика или других глазных сред, которая типична для сусликов и приматов – древних дневных млекопитающих.

В плане БСП большая песчанка – образцовый пример вида, формирующего многосторонне развитое биологическое сигнальное поле: обширное пространство постоянно обитаемой территории, на которой в результате многолетней интенсивной роющей деятельности складывается система сложных нор со множеством выходов, дающих мгновенное убежище в случае тревоги. По уровню обеспеченности обитаемой территории длительно существующими укрытиями большая песчанка безусловно принадлежит к числу лидеров. Большой объем доступного легкому рытью материала, выбрасываемого в распоряжение ветра, формирует специфический микрорельеф в местах ее обитания. Это облегчает визуальный контроль ближайшего окружения, которое к тому же подвержено ее активному мечению. В этом отношении большая песчанка даже превосходит те виды сусликов, которые обитают в местах с более плотными типами грунта, и потому не имеют возможности рыть подобное множество убежищ, и вынуждены больше времени уделять настороженности.

Желтая пеструшка *Eolagurus luteus*, а также полевка Брандта *Lasiopodomys (Microtus) brandti* («колониальный и дневной по времени активности зверек, пользующийся акустической сигнализацией и до некоторой степени представляющий собой миниатюрную копию суслика» – Формозов, 1956, 1976) служат представителями того же экотипа дневных

грызунов среди *Microtini*. Эти виды имитируют ряд свойственных сусликам черт образа жизни и морфологии: колониальность, акустическую сигнализацию об опасности, высокую латеральную посадку глаз на голове и настороженные позы столбиком (Смирин, Орлов, 1971). По всей вероятности, эти виды, как и многие суслики, уступают большой песчанке по уровню активности преобразования обитаемой ими местности.

Во многих отношениях заслуживает включения в этот же экотип, наряду с грызунами, сурикат *Suricata suricatta* – дневной, высоко социальный вид, с активным зрительным контролем окружения и очень развитой акустической сигнализацией об опасности.

3. Ночной образ жизни избавляет животных от прямого перегрева и быстрого обезвоживания. Слабая освещенность ночью снимает пресс дневных пернатых хищников, но ночные пернатые и наземные хищники по степени совершенства зрения не уступают ночным грызунам. Тем не менее, восприятие подвижного объекта в темноте затруднительно для всех, в том числе и для хищников. Стремительный бег тушканчиков, в сочетании с отвлекающим внимание контрастно раскрашенным кончиком хвоста, может заметно усложнять ночную охоту. Для дневного хищника рикошетирующий аллюр и раскраска хвоста мелкой добычи не явились бы препятствием успешной охоты. Возможно, в этом одна из причин, почему ни тушканчики, ни их американские имитаторы – кенгуровые крысы и мыши (*Heteromyidae*) – не бывают дневными.

Две столь контрастные по суточной активности жизненные формы грызунов, как суслики и тушканчики, никак не могут быть противопоставлены друг другу по типу питания. Обе группы преимущественно зеленоядны и зимоспящи. Дневные суслики преимущественно колониальны (их имитаторы тоже), ночные тушканчики – строго одиночны. Колониальность дневных видов, как было сказано, косвенно связана с дневным зрением благодаря его участию в коллективной системе оповещения об опасности.

Из этого не следует, что одиночный образ жизни связан с ночным зрением, или что ночная активность проистекает от одиночного образа жизни. Североамериканские кенгуровые крысы и мыши тоже ночные, но среди них есть социальные формы, устраивающие сложные норы подобно нашей большой песчанке, и подобно ей они имеют сложную двойную систему так акустической и механической коммуникации. Одиночный образ жизни тонкопалого суслика может быть связан со скудностью корма в местах их поселения.

Тушканчиков объединяет с кенгуровыми крысами не только ночной образ жизни и общий способ локомоции, но и первостепенная значимость эдафического фактора, который оказывается ведущим в формировании комплекса черт биологии данной жизненной формы грызунов.

У тушканчиков совершенно уникальные отношения с субстратом – поверхностью обитаемой территории. Они не просто привязаны к ланд-

шафтам со значительными участками голой земли своим способом передвижения и соответствующим строением конечностей, но и глубоко специализированы к двум категориям грунта: сыпучему песку и твердым, преимущественно глинистым равнинам. Эта специализация к типу грунта выражена не только в адаптивных чертах строения дистальной части ног у представителей двух подсемейств, сообразно различию физических свойств предпочитаемого грунта и особенностям бега по нему; она предопределяет стациальное распределение, а через него и особенности ареала, по крайней мере, некоторых видов трехпалых тушканчиков. Так, привязанность всего образа жизни трехпалых тушканчиков к песку ведет к тому, что они успешно проникают в изначально чуждые им станции – ленточные боры вдоль больших рек: емуранчик в Алешкинские пески на левом берегу Днепра, а мохноногий тушканчик – по правому берегу Иртыша, где они являют собой очевидным образом экстразональные виды.

«Эдафический фактор» не только разводит трехпалых и пятипалых тушканчиков в два подсемейства, но и делит представителей подсемейства *Cardiocraniinae* – карликовых тушканчиков – на столь же четко различные группы: роды трехпалых (*Salpingotus*) и пятипалых (*Cardiocranius*). Понятно, сколь длительная эпоха постоянного присутствия песчаных пустынь стоит за этой глубокой специализацией конечностей всех трехпалых. То же можно сказать о твердых грунтах, которые помимо характерных черт ступни пятипалых сформировали строение их резцов, свойственное землероям: как и землерои, пятипалые тушканчики постоянно пользуются зубами для устройства нор (в отличие от трехпалых, роющих норы передними лапками).

Привязанность тушканчиков к типу грунта и характерные способы устройства убежищ сказываются на картине их поселений и на территориальном поведении, что представляет определенный интерес в плане концепции БСП. Собственные наблюдения биологии тушканчиков, выполненные в Западных Кызылкумах в 1953–1955 гг., касаются трех видов трехпалых (*Dipus sagitta*, *Eremodipus lichtensteini* и *Paradipus ctenodactylus*), и некоторых пятипалых тушканчиков в разное время и в разных местах.

Норы тушканчиков. Тушканчики роют три типа нор: глубокие зимовочные, и летние жилые и защитные. По суммарному объему грунта, выбрасываемого ими при этом на дневную поверхность земли, их роющая деятельность мало заметна. Их защитные норы редки, и длительно поддерживаются без серьезных вмешательств. Ежедневная смена днёвочных нор наблюдается только у гребнепалого тушканчика, когда он роет на сыпучем склоне песчаной гряды, – то есть в местах, где свободного места много, плотность поселения поэтому невелика, и общий эффект его роющей активности ничтожен. Мохноногий тушканчик выбрасывает не больше трех–пяти литров песка при устройстве новой жилой норы, в которой он живет дней пять, постепенно усложняя ее за счет заполнения старой

части песком из новой. Пятипалые тушканчики живут в своих постоянных норах дольше (строить их в более плотном грунте такыра много труднее). В целом, активное воздействие роющей деятельности тушканчиков на обитаемую территорию, которую можно было бы причислить к матрице стабильных элементов БСП, ничтожно, особенно в сопоставлении с тем, что демонстрирует большая песчанка.

Территориальное поведение трехпалых тушканчиков. Наблюдение поселения и территориального поведения мохноногого тушканчика *Dipus sagitta* велось в летние месяцы (июнь–август) 1954 и 1955 гг. вблизи колодца и метеостанции Чабанказган (граница Казахстана и Узбекистана, Чимбайский тракт Кызыл-орда–Нукус). Грядово-ячеистые пески имеют здесь значительные участки оголенного песка с редкими кустами белого саксаула, джугзгуна и других кустарников по протяженным вершинам гряд – типичным местам обитания этого вида. Рисунок поселения этого вида (зоны размещения его жилых нор) повторяет общий рисунок гряд на значительных пространствах. Более возвышенные участки гряд с барханными вершинами – местами обитания немногочисленных гребнепалых тушканчиков – вне участков голого песка вследствие скотобоя вокруг мест водопоя скота встречаются в этом районе редко, располагаются с периодичностью в несколько километров друг от друга. Поэтому поселение гребнепалого тушканчика выглядит здесь в лучшем случае разрозненными вкраплениями, в отличие от мест их обитания южнее, где отдельные барханные гряды тянутся иногда на несколько километров, либо сливаются в обширные сети.

Наблюдения мохноногого тушканчика велись с помощью тропления индивидуально различимых по рисунку следа особей, пол, вес и возраст которых определялся при вылове их из жилых нор. Для лучшей различимости следа у части особей щетина на одном-двух пальцах задних конечностей подстригалась. Учитывалось расположение жилых нор, их обитаемость, последовательность устройства новых нор одним и тем же зверьком, и т. п. Общий вывод состоит в том, что их суточная подвижность велика, индивидуальные суточные участки сильно перекрываются, длительной строгой привязанности нор каждого зверька к одному месту нет, и ни о какой защите индивидуальных участков в летний сезон, судя по следам на регулярно наблюдаемой местности, говорить не приходится.

Территориальное поведение тарбаганчика. Некоторый интерес могут представлять результаты наблюдений, содержащих косвенные данные о территориальном поведении тарбаганчика *Alactagulus acotion* (использовании им территории). В районе колодца Акчукур (Северные Кызылкумы) в мае–июне 1953 г. на обширном такыре вёлся отлов тушканчиков капканами у входов в защитные норы, картирование и раскопка жилых и защитных нор. На большом участке такыра площадью около 75 га было закартировано 28 постоянных и около 240 защитных нор тушканчиков.

Для оценки посещаемости защитных нор, их входы присыпали грунтом. При одновременной засыпке 140 защитных нор, в первую же ночь было расчищено 69 (49%), а за 7 дней – 98 нор (70%). Можно сделать вывод, что защитные норы не слишком интенсивно посещаются обитателями этой предельно открытой, лишенной естественных укрытий площадки.

Наблюдения поведения пятипалых тушканчиков в свете фар при их преследовании на машине не раз показывали, насколько хорошо они ориентируются на знакомой местности, даже невзирая на искажение ее вида необычным слепящим источником света. Случалось видеть, как тушканчик бежит и прячется в свою жилую норку на голом такыре, входное отверстие в которую едва превышает три сантиметра, к которой он бежал не меньше пятидесяти метров. Большой тушканчик, как и тушканчик Северцова, бежит порой в свете фар больше километра, прежде чем скрыться в защитной норе, которую обнаружить случайно было невозможно.

Складывается общее впечатление, что тушканчикам свойственно отличное знание обитаемого пространства, на котором они легко ориентируются даже в усложненной обстановке. Следует напомнить, что практически никаких следов активного вмешательства в это пространство, никакого его обустройства (кроме редких защитных нор) со стороны тушканчиков нет, как нет оснований относить эту ориентацию на счет чего бы то ни было кроме зрения.

Тушканчики ведут одиночный образ жизни, и случаи, когда в одной норе находятся несколько особей (помимо самки с детьми) очень редки. Однако нет прямой связи между ночным и одиночным образом жизни. Те же кенгуровые крысы (*Heteromyidae*) контрастно отличны в этом отношении от тушканчиков, и их коллективная роющая активность в ряде случаев делает обитаемые ими места столь же непригодными для езды верхом, как и работа большой песчанки в нашей Средней Азии.

Заключение. Сравнение трех экотипов грызунов – обитателей аридных ландшафтов показывает, насколько различно их соответствие категориям общей концепции биологических сигнальных полей. В то время как большую песчанку можно считать эталонным видом, демонстрирующим весь арсенал компонентов системы сигнального поля, тушканчики практически лишены всех его атрибутов. Это обстоятельство следует учитывать при оценке границ применимости понятия БСП к той или иной группе млекопитающих или животных в целом.

Литература

- Авилова К.В. 2013. Механорецепторные структуры животных в свете концепции биологического сигнального поля Н.П. Наумова. Настоящее издание. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 216-223.
- Володин И.А., Ильченко О.Г., Володина Е.В., Зайцева А.С., Чеботарева А.Л. 2012. Землеройка-барабанщик // Природа. № 7. С. 50-56.
- Кашкаров Д.Н. 1945. Основы экологии животных, изд. 2-е. Л.: Учпедгиз. 383 с.
- Смирин В.М., Орлов О.Ю. 1971. Сигнализация и ориентация у грызунов // Природа. № 5. С. 84-88.
- Формозов А.Н. 1950. Животный мир // Казахстан: Общая физико-географическая характеристика. М.-Л.: Наука. С. 346-473.
- Формозов А.Н. 1956. Биологические формы животных в аридных и полуаридных областях Средней и Центральной Азии // Вопросы географии. Сб. статей для XVIII Междунар. географич. конгресса. М.-Л.: Изд-во АН СССР.
- Формозов А.Н. 1964. Конвергенция у наземных позвоночных животных и географическая среда // Современные проблемы географии. Науч. сообщ. советских географов по программе XX Междунар. географич. конгресса. Лондон. М.: Наука.
- Формозов А.Н. 1976. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. Адаптация и конвергентные явления среди населения животных сходных ландшафтов. М.: Наука. С. 267-294.
- Формозов А.Н. 2010. Животный мир Казахстана. Изд. 2-е. М.: URSS. 147 с.
- Шмальгаузен И.И. 1969. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука.
- Begall S., Lange S., Schleich C.E., Burda H. 2007. Acoustics, audition and auditory system. // Subterranean Rodents: News from Underground. Springer. P. 97-111.
- Catania K.C. 2011. The sense of touch in the star-nosed mole: from mechanoreceptors to the brain // Phil. Trans. R. Soc. V. 366. № 1581. P. 3016-3025.
- Kimchi T., Reshef M., Terkel J. 2005. Evidence for the use of reflected self-generated seismic waves for spatial orientation in a blind subterranean mammal // J. Exp. Biol. V. 208. P. 647-659.
- Narins P.M., Lewis E.R., Jarvis J.J. et al. 1997. The use of seismic signals by fossorial Southern African mammals: a neuroethological gold mine // Brain Res. Bull. V. 44. P. 641-646.
- Nevo E. 1990. Evolution of nonvisual communication and photoperiodic perception in speciation and adaptation of blind subterranean mole rats. Behaviour, V. 115. P. 249-276.
- Randall J.A. 2001. Evolution and function of drumming as communication in Mammals // Amer. Zool. V. 41. P. 1143-1156.
- Schleich C.E., Veitl S., Knotkova E., Begall S. 2007. Acoustic communication in Subterranean Rodents // Subterranean Rodents: News from Underground. Springer. P. 113-127.
- Tchabovsky A.V., Krasnov B.R., Khokhlova I.S., Shenbrot G.I. 2001. The effect of vegetation cover on vigilance and foraging tactics in the fat sand rat *Psammomys obesus* // J. Ethol. V. 19. P. 10-113.

Воспоминания о Н.П. Наумове

НИКОЛАЙ ПАВЛОВИЧ НАУМОВ: ТВОРЧЕСКАЯ ЖИЗНЬ

Поярков А.Д.,¹ Симкин Г.Н.,² Поярков Н.Д.²

¹*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва;*

²*Московский государственный университет, биологический факультет,
г. Москва*

Николай Павлович Наумов родился 25 ноября 1902 г. в Москве в семье московских старообрядцев, традиционно живших в районе Таганки и Рогожской заставы. Отец, Павел Александрович, был учителем гимназии, мать, Анна Владимировна Потехина, – домохозяйкой. Главой семьи и владелицей пяти домов на Таганке была бабушка Николая Павловича, Елена Григорьевна Наумова, рано оставшаяся вдовой и взявшая на свои плечи управление большим хозяйством, домом и воспитание сына и дочери, а потом и внуков. Именно ее влияние из всех старших домочадцев стало для Николая Павловича (по его признанию) самым важным и сильным. Обладавая выдающейся силой характера и организационной волей, Елена Григорьевна пользовалась большим авторитетом в округе. На свадьбе ее дочери посаженным отцом был сам Петр Аркадьевич Столыпин.

С раннего возраста три брата Николай, Александр и Сергей Наумовы отличались кипучей энергией, инициативностью, острым умом, практической смекалкой и разносторонностью интересов. В голодном 1918 г. шестнадцатилетний Николай со своими младшими братьями на семейном дачном участке под Битцей, где семья владела 6 гектарами земли, организует станцию натуралистов и любителей природы. Учился Николай Павлович сначала в классической гимназии, а затем в реальном училище. В 1919 г. он поступает в Петровскую (впоследствии Тимирязевскую) сельскохозяйственную Академию, которую окончил в 1924 г. Одновременно с занятиями в Академии он посещает занятия в Московском университете, где слушает лекции и знакомится с М.А. Мензбиром, Б.М. Житковым, И.И. Каблуковым, С.И. Огневым и другими профессорами и преподавателями университета. Особенно теплые отношения складываются с Б.М. Житковым, который становится не только учителем, но и близким ему человеком. Вместе с Б.М. Житковым Николай Павлович был одним из организаторов и членом правления курсов охотоведения при Тимирязевской Академии.

После окончания Академии работает учителем биологии в школе и преподает на вечернем рабфаке. Одновременно он становится внештатным практикантом лаборатории биологии и охотничьего промысла, организованной Б.М. Житковым. Многие годы не прерывалась связь Николая

Павловича со знаменитой “Лосинкой” (в настоящее время национальный парк «Лосиный остров»). В те годы “Лосинка” стала уникальным центром сотрудничества студентов, аспирантов и преподавателей Сельскохозяйственной Академии и Московского университета. Она подготовила целое созвездие выдающихся зоологов. В ее стенах работали: Н.К. Верещагин, Н.И. Калабухов, Б.А. Кузнецов, Н.П. Лавров, Г.Н. Лихачев, С.В. Лобачев, Н.П. Наумов, С.П. Наумов, Г.В. Никольский, Г.А. Скребицкий, Е.П. Спангенберг, С.С. Фолитарек, А.Н. Формозов, П.Б. Юргенсон. Работа в лаборатории стала для Николая Павловича и всех её сотрудников не только замечательной школой, но и культурным и интеллектуальным университетом.

В 1926 г. Б.М. Житков предложил Н.П. Наумову поехать в один из самых глухих районов Восточной Сибири, практически неизученный Туруханский край (Эвенкию). Там, осенью 1926 г. начиналась первая приполярная перепись населения, появлялись средства и возможность поездок по всей огромной территории. Николай Павлович принимает это предложение и в 1926 г. едет в Красноярск. В те годы и само предложение, и согласие юноши, только что получившего диплом о высшем образовании и окунувшегося в море столичной науки, бурлящую среду интеллектуальной молодежи, было настоящим и откровенным безумием. Ведь речь шла об опасном подвиге, неимоверном испытании духовных и физических сил – странствиях среди лютого 40–50-градусного мороза в поисках бесконечных, разбросанных в самых глухих уголках непроходимых хребтов и нагорий зимних стойбищ тунгусов и одиноких чумов, затерянных на необозримых пространствах Эвенкийской Сибири. Всего за несколько месяцев до отъезда в Сибирь Николай Павлович женился на Вере Васильевне Потехиной – девушке удивительной нежности и красоты. Близкие знают, что до самых последних дней своей долгой и в браке счастливой жизни Вера Васильевна была светлым и добрым ангелом своего мужа, дочери, внуков и всей семьи.

Еще до начала Тунгусской эпопеи Николай Павлович публикует первые статьи: “К биологии синиц”, “Московские курсы охотоведения” и “К биологии ушастой совы”. Небольшая статья о зимней жизни синичьих стаяк не только экологична, но и, говоря современным языком, – «этологична». Речь в ней, в сущности, идет о поведении птиц. В этой работе явственно прослеживается острый и конкретный взгляд будущего ученого.

В творчестве Николая Павловича этот острый конкретный взгляд проявлялся всю его жизнь. Он был всесторонне и блистательно развит в эвенкийской тайге, проявился в его фундаментальных теоретических концепциях “стаций переживания”, “микроочагов”, где достиг стратегических уровней противоэпидемиологической борьбы, а в последние десятилетия жизни – в концепциях “парцеллярных систем” и “биологического сигнального поля”.

В Красноярск, а затем в Туруханск Николай Павлович приехал в сентябре 1926 г. Первая запись в его дневнике открывается 12 сентября, днем начала поездки на катере из Туруханска вверх по Нижней Тунгуске. Дневник написан четким неторопливым почерком и без труда может быть прочитан с начала и до конца. Тунгусский дневник, на наш взгляд, примечателен. Точность, неистощимо зримая магия описаний урочищ, выделов и тонких деталей (до одиночных елей, берез, “кустов” и осин) бескрайнего океана лиственничных лесов, горной и северной тундр и редколесий рождают удивительное чувство сопричастности. Читателя не покидает уверенность в том, что появившись на Подкаменной и Нижней Тунгусках, в поймах Котуя или окрестностях озер Ессей или Ермо, на необозримых просторах Сыверма, на горных водоразделах и долинах таинственных рек и озер Курейки, Виви, Тембенчи, Мойера, он окажется в родной и знакомой стихии. Поражает уникальная полифония знаний и интересов молодого исследователя. Мимо него не прошли и знания, полученные в стенах Лесного института Тимирязевской Академии. Николай Павлович с первых дней появления на Тунгуске наблюдает не только за деталями структуры эвенкийской тайги, профессионально фиксирует полноту насаждений. В поле его внимания непременно оказывается и бонитет древостоя, на бесконечных маршрутах регистрируется наземный кустарниковый и травянистый покров Эвенкии со многими деталями его типологических вариаций. Он отмечает тонкости фенологии, фауны, экологии и ландшафтно-географической изменчивости численности и распределения отдельных видов, особенно охотничье-промысловых видов зверей, птиц и рыб.

С первых дней переписи тунгусов ученый понимает всю уникальность ситуации, возможность овладения тайнами выживания неведомого и таинственного народа в нечеловечески суровой, хрупкой, а часто и смертельно опасной, бесплодной и голодной среде. Многие годы спустя он признавался, что уникальная стратегия “рассеяния” и динамичного ситуативного “скупивания” как столетнего опыта бытия тунгусов стали подсознательным ориентиром и доминантой его экологической мысли. И это ясно читается сегодня в его дневниках. Десятки страниц посвящены деталям охотничьих и промысловых вариаций различных родов, семей, управ тунгусов, долган и якутов. Регионально изменчивые, а часто и удивительные сведения собраны об орудиях, ловушках промыслового рыболовства и охоты.

Сегодня эти статьи и книги остаются бесценным этнографическим материалом, значение которого неоспоримо. И еще об одном поразительном факте. С первых дней работы в Эвенкии он понял, что жизнь тунгусов дробится и одухотворяется именами рек. В обыденной жизни было принято говорить о “чунских”, “ишкашимских”, “катангских” тунгусах, “вилюйских”, “ессейских” якутах. И эта многомерная, по-своему изощренная, а в сущности гениально простая и экологически совершенная система впечат-

лила молодого исследователя. Наглядно это выразилось не только в методологии дневников, но и в страстном увлечении картографией Эвенкии. Николай Павлович лично составил несколько больших и подробных карт речной сети Эвенкии. Одна из карт с именем ее составителя была типографски тиражирована в начале 30-х гг. в местном издательстве.

В 24 июня 1928 г. в Красноярске родилась дочь. И многие годы спустя с лукавой, но внутренне твердой верой рассказ о камлании одного из знаменитых тунгусских шаманов. “Шаман заговорил, забормотал в экстазе: вижу женщину у причала с ребенком в руках и собакой рядом»... Женщина и ребенок понятно, но собака? Но собака была – белый оленегонный шпиц, привезенный Верой Васильевной в подарок мужу. О ясновидении, телепатии и колдовстве тунгусских шаманов Николай Павлович всегда говорил с загадочной тихой усмешкой, всегда негромко, но скрытно сочувственно и благоговейно.

После окончания переписи и подведения итогов Николай Павлович работает охотоведом землеустроительной экспедиции Эвенкийского национального округа. В 1928 г. он переселяется на культу базу Нижней Тунгуски в устье Туры и еще 3 года работает на фактории школьным учителем в национальной школе и директором краеведческого музея и охотоведческой лаборатории, организованных им. На Туре прошли первые годы жизни его единственной дочери.

В Туруханском крае (Эвенкии) Николай Павлович проработал и прожил почти 6 лет. Всю жизнь он вспоминал тунгусов с особой теплотой и любовью. Уже в первые месяцы жизни в Эвенкии Николай Павлович в совершенстве овладел тунгусским языком. Он был не только участником и организатором многих советов и сходок. На первом Съезде советов Эвенкии он был переводчиком. Уже в конце 1926 г., через 3 месяца работы в Эвенкии, Николай Павлович публикует небольшую статью “О Туруханском крае”. В следующем 1927 г. – статью “На Севере Европейской части СССР”. Затем следуют статьи: “В Туруханском крае”, “К вопросу о северном землеустройстве”, “К познанию “урожая” белки”, и “Промысловые млекопитающие Туруханского края”, опубликованная в книге «Советский Север».

В 1931 г. Николай Павлович возвращается в Москву. Осенью 1931 г. Н.П. Наумов был зачислен научным сотрудником Зоологического института МГУ в лабораторию, которой руководил С.И. Огнев. Одновременно Николай Павлович становится доцентом кафедры зоологии и сравнительной анатомии позвоночных животных. Начинается период интенсивной обработки тунгусских материалов. Совместно с А.Н. Формозовым, П.А. Свириденко, В.Г. Стахоровским и Н.Б. Бирулей он развертывает широкое изучение экологии мышевидных грызунов и пушных зверей. Важнейшими направлениями становятся динамика численности, питание и запасы кормов, методики учета, значение грызунов как хранителей и распространителей возбудителей болезней, опасных для человека.

После публикации ряда работ, еще во время Тунгусской эпопеи, известность Н.П. Наумова как исследователя широкого профиля выходит за пределы профессиональной зоологии, а в зоологических кругах его авторитет быстро нарастает. О напряженности и незаурядной эффективности работы молодого, 30-летнего исследователя свидетельствуют итоги уже первых лет нового (московского) периода его жизни. В 1933 г. опубликованы 3 работы: 2 статьи и монография “Дикий северный олень”. На следующий год выходят в свет еще 3 монографии: “Экология белки” (совместно с А.Н. Формозовым и И.Д. Кирисом) – фундаментальный труд, на многие годы ставший настольной книгой зоологов; “Млекопитающие Тунгусского округа” и “Советская Тунгусия” (совместно с М. Куриловичем) – одна из первых комплексных капитальных монографий по тунгусскому северу, сделавшая имя Н.П. Наумова известным в широких кругах географов, этнографов и социологов. В этой книге проводится опасная в те годы и идущая вразрез с официальной теорией идея, что социальное устройство тунгусов с разделением на богатых владельцев оленьих стад и бедных арендаторов оленей охотников-промысловиков прекрасно адаптирована к суровым условиям Эвенкии. В 1934 г. Николай Павлович публикует пять брошюр: “Орудия добывания промысловых животных”, “Пасти и кулемы на лисиц и песцов”, “Программа по изучению охотничьего промысла на Севере”, “Опадные самолеты на куниц”, “Плашки”. Эти работы фактически открыли зоологам, специалистам пушного промысла, этнографам и социологам новый удивительный мир истории промысла коренных народов Российского Севера. Н.П. Наумов проявил себя как самобытный, талантливый ученик и последователь Б.М. Житкова, основателя научного охотоведения. Практически до последних дней жизни Николая Павловича казалось, что для него не было более волнующих тем, чем беседы и его собственные рассказы о Б.М. Житкове как ученом, духовном наставнике и человеке.

Еще до отъезда в Эвенкию Николай Павлович увлекается странствиями по далеким краям. Летом 1925 г. – Мурманск (р-н Ковды), в январе 1926 г. – Ленкорань. После возвращения с Тунгуски 1932 г. – экспедиция на Обь (р-н северного Сургута), летом 1933 г. – в Казахстан (Джуруно-Темирский р-н) и Украину. Начинается эпопея южных стран, изучение экологии, проблем стациального распределения сусликов, песчанок, полевок, курганчиковой мыши.

В 1934 г. Н.П. Наумову по представлению Московского университета присуждается ученая степень кандидата биологических наук без защиты диссертации и звание старшего научного сотрудника. На биологическом факультете МГУ он организует чтение курса экологии и руководит летней производственной практикой студентов в Тульских засеках. Николай Павлович не прерывает дружбы с Б.М. Житковым, а также работы в Лосинке. Во Всесоюзном институте пушносырьевого хозяйства он читает курс охот-

ничьего промысла для студентов-охотоведов. В 1935 г. после перевода в Москву Академии наук СССР и организации Института эволюционной морфологии им. А.Н. Северцова Николай Павлович поступает в докторантуру при лаборатории эволюционной экологии С.А. Северцова, где в 1941 г. защищает докторскую диссертацию по теме “Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов”. Об истории своей “докторской” он рассказывал так: «Как-то, кажется, в 1934 г. на лестнице у Большой зоологической аудитории старого здания МГУ меня остановил И.И. Шмальгаузен и, положив мне руку на плечо, вдруг сказал: “А вам, Николай Павлович, пора бы защищать докторскую диссертацию”. “Вот так я и поступил в докторантуру ИЭМЖ и быстро написал свою книгу, которую защитил в 1941 г., а издал только после войны, в 1948 г.»

В 1937 г. Николай Павлович публикует в «Ученых записках МГУ» большую этапную статью “К вопросу о стационарном распределении мышевидных грызунов”, где заложены основы его будущей концепции о стадиях переживания, развитой в докторской диссертации и книге 1948 г. В том же 1937 г. и в последующие предвоенные годы в «Зоологическом журнале» опубликованы статьи: “О сравнительной интенсивности размножения и гибели серой полевки и степной пеструшки” (1937), “Экологические особенности степных мышей и полевок” (1939). В «Трудах Института эволюционной морфологии АН СССР» публикуется “Экология курганчиковой мыши”. На I экологической конференции 1940 г. Николай Павлович выступает с докладом “Очаговость распределения мышевидных грызунов и вопросы борьбы с ними”. Этот доклад не только является развитием идей о стадиях переживания, но и преддверием теории микроочаговости трансмиссивных заболеваний. Именно эти теоретические концепции Николая Павловича стали в послевоенное время основой его всесоюзной и международной известности, известности крупнейшего теоретика и практика общей и популяционной экологии и медицинской зоологии. Таким образом, уже к началу войны 1941–1945 гг. авторитет Н.П. Наумова, как одной из ключевых фигур медицинской и экологической мысли стал неоспоримым.

С началом Великой Отечественной Войны Николай Павлович был направлен на изучение природно-очаговых заболеваний, и в первую очередь – чумы. В военные годы начаты контакты с противочумными и зоологическими организациями Монголии и Китая, в дальнейшем развернутые в масштабные программы многолетнего сотрудничества трех стран. Николай Павлович принимал участие в ликвидации действующих очагов чумы в Китае и Монголии. В СССР ключевыми экспедиционными центрами становятся Киргизия и Казахстан. Военные годы работ в Казахстане и на Тянь-Шане можно считать периодом формирования теоретических концепций комплексного экосистемного и ландшафтного типа.

В горах Киргизии, степях и пустынях Казахстана интерес к геологическим, палеогеографическим и ландшафтным проблемам стал результатом напряженной работы с литературой, и живому и плодотворному общению с коллегами. Николаю Павловичу довелось встречаться и беседовать со множеством замечательных и выдающихся ученых и натуралистов его времени. Среди них были Э. Майр (E. Mayr), Д. Симпсон (G. Simpson), Н. Винер (N. Viner), Б. Гржимек (B. Grjimek), Г. Темброк (G. Tembrock), С.С. Шварц, М.С. Гиляров, И.Г. Петровский, А.Н. Колмогоров и многие другие. Он вел оживленную переписку с выдающимися экологами своего времени по всему миру. Среди его постоянных корреспондентов были и Ч. Элтон (Ch. Elton), Олли (Ally), Дж. Мак-Артур (R. MacArthur), Дж. Кристиан (J.J. Christian), Д. Читти (D. Chitty), Дж. Калхаун (J.V. Calhoun), Е. Одум (E.P. Odum), К. Петрусевич (K. Petrusewicz), В. Вин-Эдвардс (V.C. Wynne-Edwards) и др. Сейчас, вспоминая людей, окружавших Николая Павловича в Москве, на конференциях, в экспедициях, поражаешься, сколько интереснейших, талантливых профессионалов и истинных эрудитов были его добрыми собеседниками и друзьями. Кажется, что позади осталась удивительная эпоха поколения неугомонных людей, способных даже в условиях глубинных районов страны быть не только высочайшими мастерами своего дела, но и знатоками профессиональной мировой литературы. В военные годы в Киргизии Николаю Павловичу посчастливилось встретиться и работать с И.Г. Иоффе. И эта встреча, по воспоминаниям Николая Павловича, была значительным событием его жизни, каким впоследствии стала встреча и дружба с Н.Г. Олсуфьевым и С.С. Шварцем одним из многолетних оппонентов его концепции иерархической структуры популяций. Возвращение в Москву было отмечено выходом в свет в 1945 г. двух этапных статей, не утративших своего значения и в наши дни: “Географическая изменчивость динамики численности и эволюция” («Журнал общей биологии») и “Географическая изменчивость динамики численности мышевидных грызунов” (там же). Вторая из этих статей была опубликована в соавторстве с С.С. Фолитарексом.

В 1945 г. Николай Павлович по предложению академика Е.Н. Павловского организует и возглавляет в Институте эпидемиологии и микробиологии им. Н.Ф. Гамалеи первую в стране лабораторию медицинской зоологии. В этой лаборатории начинали свою профессиональную деятельность многие студенты, аспиранты и выпускники кафедры зоологии позвоночных Биолого-почвенного факультета МГУ (Е.В. Карасева, Н.Н. Горчаковская, Н.В. Тупикова, И.А. Емельянова, В.В. Кучерук, С.В. Вишняков, Д.И. Бибиков, М.В. Шеханов, М.Я. Лаврова и др.). Уже в 1945 г. была организована первая Михневская туляремийная экспедиция, ставшая в дальнейшем легендарным Михневским стационаром. Там были усовершенствованы существующие и разработаны новые методики изучения питания, экологии и поведения грызунов. Принципиально новые данные

получены при изучении численности, подвижности, индивидуальных и гнездовых участков, миграций, сезонных и годовых изменений численности грызунов с помощью канавок, плашек, живоловок, мечения зверьков. Впоследствии эти материалы были обобщены Н.П. Наумовым и его сотрудниками в серии статей, на многие десятилетия ставших классикой отечественной полевой и теоретической популяционной экологии.

На Михневском стационаре Николаем Павловичем апробирован метод раскопки нор мелких зверьков и выявления подземных особенностей структуры жизненного пространства, отношений зверьков в поселениях. Впоследствии этот метод был широко использован при изучении нор и структуры поселений песчанок, сусликов и тушканчиков в средне-азиатских очагах чумы.

В 1946 г. Николай Павлович с М.В. Шехановым начинает работы на Араломорской противочумной станции по изучению природной очаговости чумы. Вскоре к этим работам активно привлекаются многие талантливые исследователи. Начинается еще один важнейший этап в жизни Николая Павловича – араломорский. Значимость проводившихся там работ, не только в уникальном теоретическом взлете творческой мысли руководителя, энергии, целеустремленности, таланте и энтузиазме его сотрудников, учеников, всего сообщества медицинских зоологов страны в ту поистине героическую эпоху жарких страстей, поисков и открытий. Она определяется и грандиозностью самой практической цели – попытки “оздоровления” (подавления) природных очагов чумы на огромных пространствах Приаральских Каракумов. Программа принята по предложению Николая Павловича в 1958 г. Минздравом СССР и осуществлена под его руководством сотрудниками, выпускниками кафедры зоологии позвоночных МГУ совместно с сотрудниками Араломорской противочумной станции при активном содействии и поддержке ученых и практиков Среднеазиатского противочумного института, саратовского научно-исследовательского института “Микроб” и многих других. Среди наиболее активных участников этой эпопеи хотелось бы особенно отметить имена М.В. Шеханова, Е.В. Ротшильда, В.С. Лобачева, В.М. Смирин, Ю.М. Смирин, П.П. Дмитриева, научных сотрудников Араломорской станции С.Н. Варшавского, М.Н. Шилова, К.Т. Крылову, Е.С. Шилову, Б.Д. Беседина, С.Н. Марина, М.А. Дубянского, А.А. Жучаева.

В 1948 г. выходят из печати “Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов”, на многие годы ставшие не только классикой отечественной экологии, но и своеобразной энциклопедией “наумовского” видения и понимания мышевидных России. Нестареющее очарование этих работ в неповторимом видении, чувствовании и понимании тайного мира, скрытого в норах, стогах, под пологом мхов и опавшей листвы.

В 1950–1953 гг. Николай Павлович публикует цикл статей, характеризующих новый, “гамалеевский”, этап его жизни. Среди этих работ “Вре-

менная инструкция по борьбе с большой песчанкой”, соавторы – многолетние соратники Араломорской станции Б.М. Касаткин, С.Н. Варшавский, К.Т. Крылова; “Основные итоги работ комплексной туляремийной экспедиции (соавторы И.Н. Майский, Н.Г. Олсуфьев). “Высокогорный природный очаг чумы в Киргизии” (соавторы И.Г. Иоффе, С.С. Фолитарек); “Общая инструкция по службе учета и прогноза численности грызунов для противочумных учреждений” (соавторы Б.К. Фенюк, Н.М. Семенов, М.Н. Рыжкова, О.Н. Бочарников, А.А. Лисицын, Н.П. Миронов, Н.В. Некипелов, П.Н. Тарасов, В.С. Петров). Соавторы этих работ Николая Павловича в большинстве своем выдающиеся медицинские зоологи, многие из которых стали в дальнейшем его многолетними соратниками, научными оппонентами и друзьями. Новым аспектом работы в эти годы становится разработка теории, практики и методологии прогнозов численности млекопитающих и в первую очередь грызунов.

В 1951 г. Николай Павлович был приглашен в Московский университет на должность заведующего кафедрой зоологии позвоночных Биолого-почвенного факультета. Практически с первых лет пребывания в новой должности проявляется его организационная энергия. Стержневой проблемой научно-исследовательской работы становится популяционная экология и теоретические основы динамики численности животных. В течение нескольких лет университетская школа медицинских зоологов занимает ключевые позиции в системе службы природно-очаговых инфекций. Студенты, аспиранты, молодые и маститые сотрудники кафедры становятся неперенными участниками экспедиций медицинских зоологов, руководителями которых многие годы остаются первые выпускники послевоенных лет: Е.В. Карасева (туляремия), М.Я. Лаврова (лептоспироз), Н.Н. Карташев и С.А. Шилова (клещевой энцефалит) и др.

В эти годы кафедра, как и вся послевоенная страна, переживает удивительный подъем. Выходят из печати последние тома многотомного издания С.И. Огнева “Звери СССР и прилежащих стран” (к сожалению, С.И. Огнев внезапно умирает в конце 1951 г.). Выходит из печати новое издание “Географии животных” Н.А. Бобринского, очередное издание “Зоологии позвоночных” Б.С. Матвеева. Под руководством Г.П. Дементьева и Н.А. Гладкова опубликованы первые тома капитальной сводки “Птиц Советского Союза”. Интенсивно развивается с применением новых методов подвидовая систематика млекопитающих (С.И. Огнев, В.Г. Гептнер) и птиц (Г.П. Дементьев и др.). Б.С. Матвеев приступает к разработке основ экологической и функциональной морфологии. Н.В. Башенина публикует первые в нашей стране работы по применению теории стресса Г. Селье (H. Selye) к проблеме динамики численности грызунов. Стремительно растет авторитет кафедры как центра современных эволюционно-морфологических, орнитологических, экологических, зоогеографических, фаунистических исследований.

Николаю Павловичу было 48 лет, когда он вернулся в университет уже в должности заведующего кафедрой. Всего три года ушло на подготовку учебного пособия нового типа “Экология животных”, вышедшего в свет уже в 1955 г. И это в условиях напряженной работы по заведованию кафедрой, подготовки важнейших лекционных курсов (зоологии позвоночных и экологии), руководства работой Араломорской экспедиции, курсовыми и дипломными работами студентов, аспирантами.

Как отметил в 1960 г. в своем опубликованном в виде брошюры докладе С.С. Шварц, Н.П. Наумов был первым, кто отважился в учебном пособии определить экологию как науку о популяциях. В первом издании “Экологии” обобщается мировая литература, отечественные и собственные исследования по проблемам индивидуальных и гнездовых территорий, иерархии популяционных систем, экологическим нишам, биосфере с вниманием к историческому феномену “былых” биосфер – специфике понятия «биосфера» в определении В.И. Вернадского. Огромные материалы обобщены по проблеме питания, сезонным особенностям жизни и жизненным циклам вообще, роли животных в жизни растений и наоборот, проблеме хищник-жертва в самом ее широком понимании и глава о паразитизме и симбиозе. Вершиной проблемы в наумовском ее понимании становится явление природной очаговости. Здесь мобилизован и собственный опыт, и опыт работы с такими мастерами проблемы как Е.Н. Павловский, Н.Г. Олсуфьев, И.Г. Иоффе, Б.К. Фенюк и др. Детально написана глава о значении климата в жизни животных и глава “Сообщества видов животных и растений” (биоценозы). Не оставлены вне поля зрения проблемы насыщенных и ненасыщенных сообществ, закономерности сукцессионных смен. Один из любимых коньков Николая Павловича - проблема динамики численности – открывается разделом о биологической продуктивности сообществ и популяций, с осознанным вниманием к пионерным разработкам отечественной школы (Г.С. Карзинкин и др.). В 1956 г. из печати выходят 2 крупные статьи: “Межвидовые и внутривидовые отношения у животных” («Успехи современной Биологии») и “Мечение млекопитающих и изучение их внутривидовых связей” («Зоологический журнал»). В 1957 г. в Китае опубликован первый перевод “Экологии животных”. Столь быстрое издание определяется тесными связями двух стран, известностью имени автора в Китае еще с военной поры. О высоком авторитете Николая Павловича в эпидемиологических кругах и особенно в противочумной системе свидетельствуют его публикации тех лет и участие в крупных противозидемических решениях, программных документах и программных статьях. Вот некоторые из этих работ: “Теплокровные животные (преимущественно млекопитающие) как источник болезней” (тезисы доклада, 1956 г.), “Роль теплокровных животных в природных очагах болезней” (тезисы доклада, 1957 г.), “Роль диких позвоночных в природных очагах клещевого энцефалита” («Зоологический журнал», 1957 г.,

совместно со С.А. Шиловой и В.И. Чабовским), “Некоторые итоги и перспективы медицинской зоологии” (тезисы докладов, 1957 г.). В 1958 г. выходят две теоретические статьи: “Некоторые основные вопросы динамики населения животных («Зоологический журн.»); “Взаимодействие со средой единичных организмов и популяций животных” (в сб. «Философские вопросы естествознания», изд. МГУ).

В 1958 г. Николая Павловича избирают на должность декана Биолого-почвенного факультета МГУ. В этой должности он был 12 лет. В этом же году по предложению Н.П. Минздрав СССР принимает программу «Оздоровления природных очагов чумы в Приаральском регионе». В острых дискуссиях отрабатываются представления об очаговых территориях, автономных и зависимых очагах, элементарных очагах, типах поселений грызунов, методах их выявления, мониторинга, стратегиях и тактике подавления. 1959 год для Николая Павловича оказался весьма результативным. Опубликовано 8 работ, из которых 4 по медицинской зоологии, а также “Внутривидовая структура у высших позвоночных и некоторые вопросы ее изучения эколого-физиологическими методами” (тезисы доклада на Совещании по экологической физиологии – АН СССР, Л.); “Некоторые методические вопросы участия зоологов в естественно-историческом районировании СССР для целей сельского хозяйства”, совместно с В.В. Груздевым (Матер. 3-го совещания по естественноисторическому и экономико-географическому районированию СССР, изд. МГУ).

Одним из главных дел на посту декана по воспоминаниям самого Николая Павловича был разгром лысенковцев на биологическом факультете и практическое прекращение их деятельности в качестве преподавателей. На это поистине опасное действие он решился после долгой и серьезной беседы с ректором МГУ И.Г. Петровским. Как помнится, ректор и декан пошли на длинную прогулку вокруг Главного здания МГУ на Ленинских горах, так как ректорский кабинет не подходил для такого рода бесед. Самую решительную поддержку на биологическом факультете и на Совете университета Николай Павлович получил и от своего друга А.Н. Белозерского (Вице-президента АН СССР). Однако партийная организация была решительно против увольнения и снятия с постов приверженцев Лысенко. На общем собрании ученого совета МГУ победила точка зрения декана Биофака и его сторонников.

В 1960 г. начался новый этап в истории кафедры. Весной 1960 г. Николай Павлович, встретив Г.Н. Симкина на лестнице факультета, вдруг сказал: “Я хочу организовать группу биологической акустики. Как вы смотрите на то, чтобы взяться за это новое дело?” В следующем 1961 г. в АН СССР появились сведения о состоявшемся в США симпозиуме, на котором было принято решение о начале работ по новому научному направлению – бионике. Осенью при Совете по кибернетике при Президиуме АН СССР под руководством члена-корреспондента Б.С. Сотскова была орга-

низована Секция бионики. Николай Павлович и Г.Н. Симкин были включены в состав Президиума этой секции, где и проработали более 25 лет. Практически в то же время аналогичная секция была создана при Научно-техническом Совете Минвуза РСФСР. Николай Павлович был назначен председателем этой секции.

За время работы под контролем секции в системе Минвуза СССР было организовано почти 130 проблемных лабораторий самого различного профиля (в том числе и по бионике). Одновременно в Академии, Минвузе и на кафедре работы быстро набирают силы. Формируется принципиально новая, в первую очередь экспериментальная направленность исследований. В 1962 г. Николай Павлович приглашает на работу по новой тематике В.Д. Ильичева, несколько позже к работам присоединяются Ф.Я. Держинский и Б.Д. Васильев. В июле 1963 г. при кафедре зоологии позвоночных организована лаборатория бионики. В начале 60-х гг. кафедра заключает несколько хоздоговоров, на основе которых получает значительные средства, в том числе для приобретения нового уникального оборудования и организации экспедиционных работ практически по всей территории Союза. Один из первых договоров под руководством Н.П. Наумова был заключен по изучению зрительного анализатора позвоночных, в том числе и сетчатки глаза. Ответственным исполнителем этой тематики по птицам стал Н.Н. Карташев. Впервые на большом сравнительном материале были заложены основы эколого-этологической трактовки особенностей микроструктуры рецепторного аппарата сетчатки птиц (работа К.В. Авиловой) – направление, получившее в дальнейшем наименование “экологической морфологии”. Аналогичные работы были выполнены группой Б.Д. Васильева по сетчатке и нейронным структурам мозга амфибий и рептилий. Группа Г.Н. Симкина подобные работы проводила по сетчатке и нейронным структурам млекопитающих. Самостоятельную группу на кафедре организовал В.Е. Соколов (биотелеметрия, экологическая и функциональная морфология кожного покрова млекопитающих, кожных желез, гемокоммуникация, поведение, биомеханика дельфинов и др.).

В начале 60-х гг. Н.П. Наумов, Н.Н. Карташев, Г.Н. Симкин, при участии В.Д. Ильичева и Б.Д. Васильева организовали и в течение 5 лет читали курс “Ориентация животных” для студентов кафедры. В 1961 г. по инициативе Николая Павловича кафедрой был организован и проведен I международный териологический симпозиум. В этом же году Николай Павлович совместно с Г.В. Никольским в «Зоологическом журнале» публикует этапную статью “О некоторых общих закономерностях динамики популяций животных”. Объединение в работе теоретических принципов анализа динамики численности наземных позвоночных и рыб позволило авторам осветить ряд принципиально важных проблем.

В 1963 г. выходит из печати новое второе издание “Экологии животных”, где были серьезно переработаны практически все главы и многие разделы.

Эта работа имела огромное значение и в образовательном процессе, и как обобщающая научная сводка. Не случайно «Экология животных» 1963 года длительное время оставалась самой часто цитируемой отечественной экологической работой. Эта книга переведена и издана в США, Великобритании, Японии, Китае, Польше, Румынии и Чехословакии.

Растет и авторитет Николая Павловича на посту декана биолого-почвенного факультета МГУ. Форма хозяйственных работ открывает возможности приобретения нового, нередко дорогостоящего оборудования. Николай Павлович активно поддерживает все начинания кафедр. Дружеские отношения возникают у него с ректором И.Г. Петровским, оказывающим новым направлениям серьезную поддержку. Н.П. Наумов публикует первую работу широкого методологического плана «О методологических проблемах биологии» («Научные доклады высшей школы»). К этому обязывает положение декана.

В 1965 г. кафедра и факультет принимают активное участие в организации и проведении I Всесоюзной конференции по бионике. Конференция была проведена в актовом зале Московского университета и привлекла более 1500 участников. Председателем оргкомитета был А.И. Берг. Его заместителями были Б.С. Сотсков и Н.П. Наумов. Ученым секретарем - Г.Н. Симкин. В работе президиума принимали участие П.К. Анохин, В.В. Парин и ряд других академиков. В сборнике «Бионика» Николая Павловича совместно с В.Д. Ильичевым, Б.Д. Васильевым и Г.Н. Симкиным публикует один из пленарных докладов «Морфо-функциональные основы акустической ориентации наземных животных в связи с вопросами моделирования». В это же время продолжают интенсивные работы в области медицинской зоологии. В сборнике «Материалы 4-ой научной конференции по природной очаговости и профилактике чумы» (Алма-Ата, 1966) совместно с В.С. Лобачевым и сотрудниками Араломорской противочумной станции опубликованы «Предварительные итоги оздоровительных работ в Приаральских Каракумах».

В 1965 г. по приглашению Николая Павловича К.Э. Фабри с осени 1966 г. начинает чтение годового курса этологии. Классическая этология в лоренцевской ее трактовке становится профильной дисциплиной кафедры. В течение многих лет кафедра оставалась единственным учебным центром по этологии в СССР. Молодое поколение экологов кафедры и многие студенты и аспиранты Н.П. Наумова, И.А. Шилова, Н.В. Башениной, С.А. Шиловой и др. активно включается в разработку новой «синтетической теории» динамики численности животных.

В 1965 г. Николай Павлович публикует этапную работу «Пространственные особенности и механизмы динамики численности наземных позвоночных» («Журнал общей биологии»).

В эти годы на кафедре активно развиваются и классические зоологические направления. В 1961 году выходит первый том «Млекопитающих

Советского Союза» под редакцией В.Г. Гептнера и Н.П. Наумова. В вышедшем 1967 г. 2-м томе «Млекопитающих...» Н.П. Наумов не только редактор, но и автор одного из очерков (волк).

Николай Павлович активно способствовал внедрению новых интересных зарубежных книг по интересующим его проблемам. Им написаны 13 предисловий и послесловий. По большей части это книги изданные в издательстве «Мир». Кроме того, он пишет рецензии и предисловия на отечественные книги.

В 1966 г. кафедра и факультет организуют и проводят конференцию, посвященную 100-летию со дня рождения А.Н. Северцова. Николай Павлович выступает с пленарным докладом: «Об эволюции биологических макросистем». Понятие «биологические макросистемы» входит в реестр новых идей науки. В 1967 г. издательство МГУ публикует новое издание книги А.Н. Северцова «Главные направления эволюционного процесса» с предисловием Н.П. Наумова, написанным в духе его новых идей и увлечений. Среди работ 1966 г. следует отметить совместную с А.Б. Рубиным и А.С. Фохтом статью «К вопросу о математическом моделировании экологических систем» («Журнал общей биологии»). В 1967 г. опубликованы 3 этапные работы: «Об эволюции биологических макросистем» («Журнал общей биологии»); «Уровни организации живой материи» (Тез. док. «Методические вопросы системно-структурных исследований») «Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных» («Зоологический журнал», 1967). В этой статье впервые введено и охарактеризовано новое понятие «парцеллярных» группировок и парцеллярной организации поселений позвоночных животных, в дальнейшем ставшее одной из ключевых идей популяционной концепции Наумова. Работы 1964-1967 гг. были сданы в печать до начала подготовки монографии «Природный очаг чумы в Приаральских Каракумах». Монография фактически стала итогом 30-летней научной деятельности Николая Павловича, итогом всех его важнейших теоретических концепций, всего выдающегося практического опыта.

В 1967 г. после мучительной болезни умирает единственная и горячо любимая дочь Николая Павловича, Наташа. Этот тяжелейший удар он перенес необыкновенно мужественно, хотя это очень подорвало его силы.

В апреле 1970 г. решением ГКНТ Совета Министров СССР в Московском университете при биолого-почвенном факультете была организована проблемная лаборатория бионики. Дополнительно к штатам уже существовавшей лаборатории выделено 20 дополнительных ставок - факт беспрецедентный для тех лет даже по сравнению с оснащением космических и оборонных лабораторий. В ближайшие годы ПНИЛ бионики стала одной из крупнейших проблемных лабораторий университета, Минвуза и Академии наук. Создание проблемной лаборатории бионики, организация секции бионики СЭВ, разработка программы многолетнего научно-

технического сотрудничества стран – членов СЭВ по основным направлениям бионики открыли широкие возможности государственной поддержки исследований.

Н.П. Наумов вместе с Б.С. Сотсковым встречается с А.Н. Косыгиным, участвует в совещаниях в Кремле. В результате проблемная лаборатория получает ценное оборудование для изучения эхолокации летучих мышей. Начинаются работы по изучению звуковой коммуникации млекопитающих, которые начали проводить А.А. Никольский и Т.Ю. Лисицына.

Успехи и энтузиазм весны 1970 г. в мае того же года были омрачены внезапной отставкой Н.П. Наумова с поста декана биолого-почвенного факультета (Партком не простил разгрома лысенковцев и отыгрался при первой возможности).

В конце 1970 г. Николаю Павловичу был поставлен диагноз опасного онкологического заболевания. Было принято решение о срочной операции. Факультет и ректорат, особенно И.Г. Петровский, добились того, чтобы операцию провел академик Н.А. Лопаткин. Уже через 2 месяца Николай Павлович выступал с докладом на конференции МОИП по проблеме популяционной структуры вида, где его оппонентом был С.С. Шварц.

В 1971 г. в «Зоологическом журнале» опубликована программная статья с изложением принципа “парцеллярных структур” “Пространственная структура вида млекопитающих”. В «Журнале общей биологии» опубликована статья “Уровни организации живой материи и популяционная биология”, в которой впервые вводится понятие «биологических сигнальных полей». В сборнике «Философские проблемы эволюционной теории» 1971 г. Николай Павлович публикует работу “Эволюция надорганизменных систем”. В феврале он делает доклад на I всесоюзном совещании по экологии и эволюционным аспектам поведения на тему: “Этологическая структура популяций наземных позвоночных”. Одновременно с аналогичной темой доклада выступает И.А. Шилов. Симптоматично, что оба доклада знаменуют собою начало новой эпохи и нового направления экологической мысли, получившего впоследствии название проблемы “пространственно-этологической структуры популяций”.

В 1972 г. опубликован фактически итоговый труд в области медицинской зоологии – монография «Природный очаг чумы в Приаральских Каракумах». Соавторы: В.С. Лобачев, П.П. Дмитриев, В.М. Смирин. В 1972 г. выходит в свет учебное пособие “Биологическая кибернетика”, написанная совместно с А.Б. Коганом и В.Г. Режабеком. В сб. «Развитие концепций структурных уровней в биологии» опубликована статья “Проблемы и задачи популяционной биологии”, в «Вестнике высшей школы» опубликована работа “Охрана природы. Опыт и перспективы: нужны специалисты по биосфере”. Дискуссионная статья горячо обсуждалась на кафедре, в университете и в кругах специалистов. В Вестнике МГУ опубликована статья “Человечество и биосфера”. Эти работы были частью программы

исследований и тем кафедры по международной программе “Человек и биосфера”. В дополнение к монографии опубликовано 3 работы по природной очаговости чумы. Совместно с М.Е. Гольцманом в «Успехах современной биологии» опубликована работа “Поведенческие и физиологические реакции млекопитающих на запахи сородичей по виду”. Она являлась свидетельством выхода на научную арену нового поколения специалистов кафедры. Статья стала пионерным явлением, сыгравшим важную роль в формировании концепции Николая Павловича “биологических сигнальных полей” и развитии теории “пространственно-этологической” структуры популяций.

70-летний юбилей 25 ноября 1972 г. прошел в присутствии множества гостей из республик Союза. По замечанию одного из острологов, на юбилее было “много цветов и мало начальства”. 31 декабря умер академик А.Н. Белозерский – друг и многолетний соратник по наиболее ответственным делам и решениям факультета (в частности в борьбе с лысенковцами). Но это оказалось только началом печальных событий следующего 1973 г. 15 января на приеме в ЦК внезапно скончался ректор университета И.Г. Петровский.

В 1973 г. в сб. «Современные проблемы экологии» Николай Павлович публикует 2 статьи: “Теоретические основы и принципы экологии” и “Популяционная экология (проблемы и задачи)”. Появляется в печати первая работа, полностью посвященная новой концепции Н. П. биологических сигнальных полей, “Сигнальные (биологические) поля и их значение в жизни животных” («Журнал общей биологии»).

В 1973 г. совместно с Н.Н. Карташевым начинается нелегкая и ответственная работа над двухтомным учебником “Зоология позвоночных”, органически сочетающего в себе классичность описательной зоологии и новых физиологических, функциональных идей, фактов и механизмов. Учебник вышел в 1979 г.

Николай Павлович много и плодотворно преподавал практически все годы своей трудовой деятельности. Под его руководством защищены 10 докторских и более 40 кандидатских диссертаций, многие и многие дипломные работы. Он всегда благодарил судьбу за возможность и необходимость непрерывного, до последних дней, творческого и духовного общения с молодежью. Даже на склоне лет уникальными чертами его облика оставались неистощимое стремление к поиску нового и поддержка всего талантливому.

Ученики и коллеги знали Николая Павловича серьезным и даже суровым человеком. Но на кафедре он чаще был спокойным, практически невозмутимым. Никто и никогда не слышал наумовского крика и даже повышенного голоса. Наоборот, самые суровые выговоры и распоряжения он произносил особенно тихо и внешне спокойно. Но близкие люди постоянно видели в нем человека, склонного к ненавязчивому юмору, в глубине души скром-

ного и застенчивого. Особенно открывался его тайный внутренний мир в семье, при общении с любимой супругой, всегда тихой, доброжелательной. Но, пожалуй, самые глубины его души открывались при неприметном для посторонних общении со “зверушками”, практически постоянно жившими в доме: собаками, галкой, белочками, голубой дальневосточной сорокой и многими другими. Поражало в такие минуты его сокровенное ощущение «зверя» и «птицы». Его отношения с миром природы, зверей и птиц, дарили ему почти магическое право на открытие тайн, ставших откровением его таланта и мысли. Их гармония превосходила возможности многих и многих его соратников и учеников и позволила создавать концепции самых высоких уровней. Очень многое из этого богатства он тайно, еще неведомо ему самому, привез из Эвенкии, с Тунгуски, из таинственных и мистических дебрей предгорий Путораны и неведомого в наши дни практически никому загадочного плато Сывермы. Внимательные ухо и глаз могли увидеть, услышать, как невольно его лицо и голос принимали загадочные черты лукавого и пронизательного тунгуса, когда он с упоением и таинственной верой рассказывал о камланиях и пророчествах тунгусских шаманов, о таинственных скалах, столовых горах, бесчисленных речках, реках и озерах Эвенкии, которую изъездил вдоль и поперек в свои молодые годы. Кажется, что без Эвенкии, Тунгуски, Сывермы и Путораны тайна его мятежного и цепкого духа не будет раскрыта, тайна, которая возможно и окажется сердцевинной его восприятия и осмысления мира.



Семья Н.П. Наумова.

Н.П. Наумов после окончания Академии.



Николай Павлович и Вера Васильевна Наумовы.



На Енисее.



Лопушанский, Ланге и Наумов на Виви.



В музее на Туре.



Павел Панкальдь с ребятами и собаками (Виви).



Просушка беличьих шкурок на фактории Учамы.



Опадной самолетов.



Верховые олени тунгусов.



Олени упряжки на оз. Чиринда.



Наталья Николаевна Наумова-
Пояркова.



Эвенк шаман Спиридон Ялыгирь Тура, 1929 г.



Старое голомо на Виви.



Н.П. Наумов на охоте после
возвращения с Тунгуски.



Сергей Павлович Наумов.



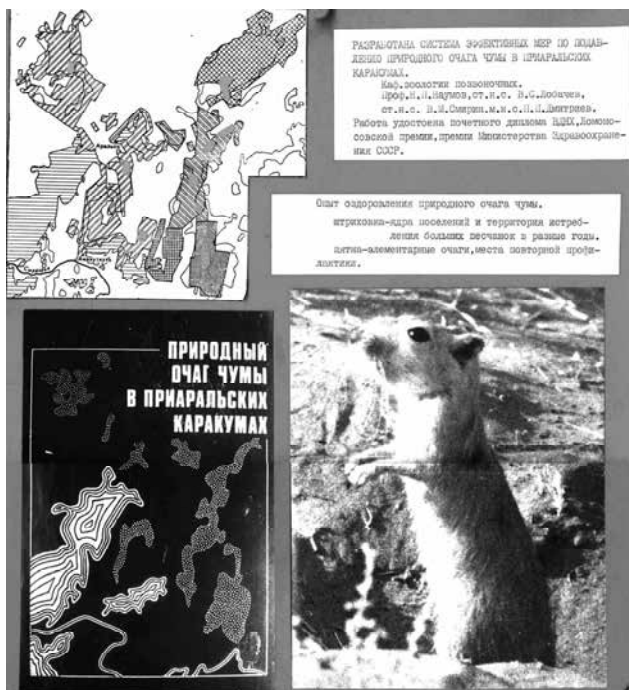
Н.П. Наумов и М.В. Шеханов.
Аральск.



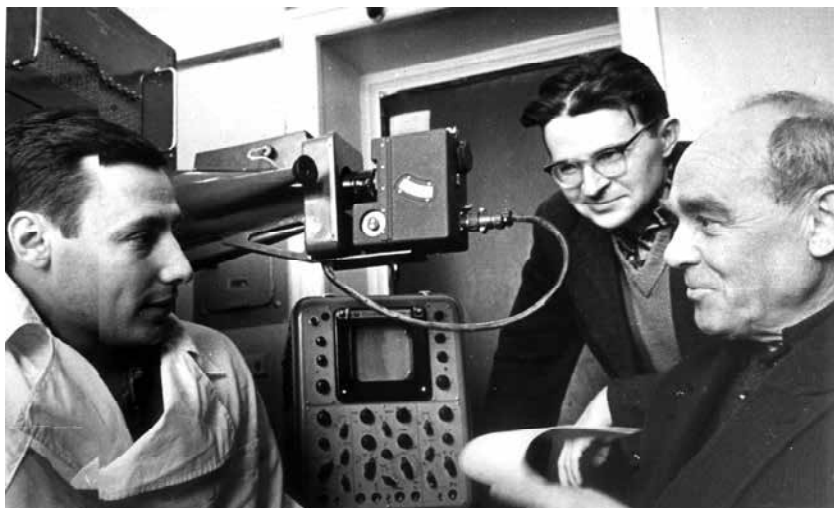
Экспедиционная машина в Приаральских Каракумах.



Экспедиционное оборудование перед отправкой.



Книга “Природный очаг чумы в Приаральских каракумах”, 1972.



В лаборатории бионики: Г.Н. Симкин, В.Д. Ильичев, И.П. Наумов.



Г.А. Новиков, Г. Мендель и Н.П. Наумов.



И.Г. Петровский и Н.П. Наумов на приеме у министра высшего и среднего образования В.П. Елютина.



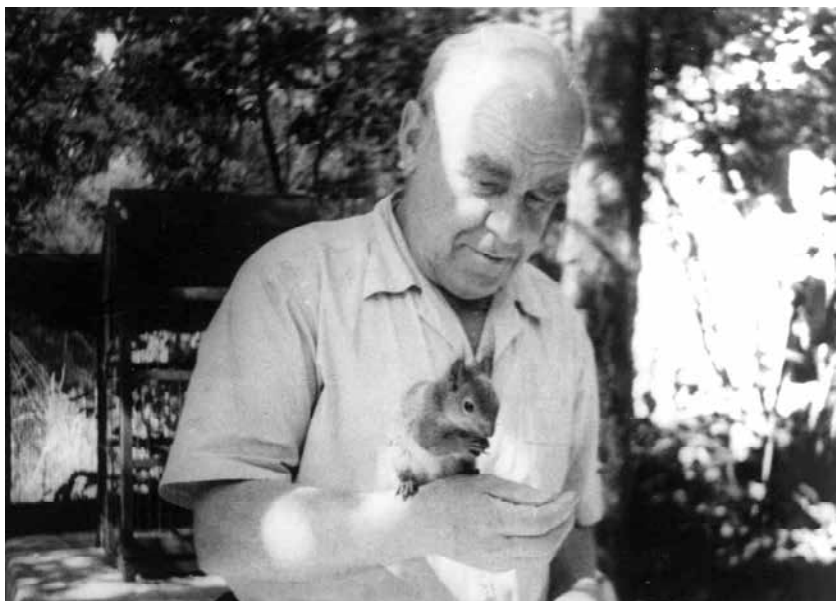
Н.П. Наумов.



Г.В. Никольский, Н.П. и В.В. Наумовы на 70 летнем юбилее на Биофаке МГУ.



Журавль-красавка, живший на даче Н.П. Наумова.



Н.П. Наумов и ручная белка.

НИКОЛАЙ ПАВЛОВИЧ В ПОЛЕ, НА КАФЕДРЕ И ФАКУЛЬТЕТЕ

П.П. Дмитриев

*Московский государственный университет, биологический факультет,
г. Москва
ppd@pisem.net*

Николая Павловича Наумова мы знаем, прежде всего, как талантливо-го ученого, с именем которого связан целый ряд направлений в современной зоологической и экологической науке. Сегодняшняя конференция посвящена только одному из этих направлений, возможно, самому оригинальному. Наверное, тысячи человек знают Николая Павловича как талантливого администратора, организатора науки, философа, наконец. Московский университет знает его как яркого лектора, как автора учебников, ставших классическими, как руководителя студенческих и последующих научных работ. Обо всем этом можно говорить подробно.

Сейчас, к сожалению, остается все меньше людей, которые видели Николая Павловича в экспедиционных условиях, Николая Павловича – полевика. И мне показалось, что я могу некоторыми своими впечатлениями здесь поделиться¹. Между прочим, именно полевая экология разных животных, преимущественно грызунов, в том числе, как ни странно, мелких мышевидных, сформировала его как творца фундаментальной науки.

Был ли Николай Павлович натуралистом, – пожалуй, наиболее интересный вопрос. По отношению к таким его современникам, как Александр Николаевич Формозов или Александр Петрович Кузякин, задаваться таким вопросом было бы бессмысленно. Ответ очевиден. Надо отметить, что его время по сравнению с теперешним было очень богато великими популяризаторами зоологической и ботанической науки и «пастухами» юных биологов. Как не вспомнить Петра Петровича Смолина, Константина Николаевича Благодосклонова, Евгения Павловича Спангенберга и Петра Александровича Мантейфеля. Последнего, кстати, в шутку среди студентов-охотоведов, а потом и в КЮБЗе², противопоставляли Николаю Павловичу.

Наумов нам не папа и не мама,
Мы ему об этом скажем прямо,
Воспитал нас дядя Петя,
Нам плевать на все на свете,
Потому, что мы лесные дети ...

(Многие потом стали видными учениками именно Н.П. Наумова).

¹ Потом уже оказалось, что необходимо поделиться и другими воспоминаниями о Н.П. Наумове.

² Кружок юных биологов зоопарка.

С одной стороны, Николая Павловича, кажется, трудно назвать натуралистом. Он был далек от собирания каких-либо зоологических или других природных объектов. Дома их не было, боюсь, что в коллекциях зоологического музея МГУ нет ни одного его сбора. Не был он и охотником (они часто бывают хорошими натуралистами), хотя при необходимости стрелял хорошо, а в тайге с ружьем даже не расставался. Не вел он скрупулезных фенологических и поведенческих наблюдений в природе. Он не был напичкан грузом знаний флоры и фауны.

И, в то же время, не мог «ненатуралист» подметить в природе такие тонкие особенности экологии зверей, о которых другие исследователи не смогли даже догадываться. Мы позже приведем тому примеры. Любил живность, часто в квартире были подобранные галки, говорящие друзья. И еще считал ворон – выходя из дома на прогулку вокруг главного здания университета, проводил учет вороньих гнезд, выводков, пролетающих особей. Да и первые его публикации о том свидетельствуют – биология синиц, биология ушастой совы...

Все-таки, натуралист.

Если более точно обсуждать квалификацию исследователя Николая Павловича, правильнее было бы назвать его «полевым экспериментатором». Будучи очень серьезным целеустремленным человеком, он в любой работе во главу угла ставил важную проблему. Разглядывая природу, он всегда помнил о проблеме. Мне кажется, что он очень хорошо чувствовал природу, разнообразную природу, северную тундрово-таежную, горно-степную, пустынную, каждую по-своему экстремальную. На протяжении жизни ему порой подолгу приходилось бывать в разных уголках нашей большой страны. Будучи советским человеком, к тому же окончившим Тимирязевскую Академию, он стремился решать практически значимые задачи. Вспомните его объекты исследования: промысловые виды (белка), вредители сельского хозяйства (мышевидные грызуны), носители чумы (сурки, песчанки). Он останавливал на них свой выбор не из конъюнктурных, карьерных соображений, хотя если получалось что-то сделать важное – не чурался наград. Просто ему хотелось приносить пользу людям. В то время такие тенденции были не редки. Однако Николая Павловича нельзя назвать практиком, прикладником – его практические задачи базировались на фундаментальных основах экологии, им же и разрабатываемых. Кстати, созданный им курс медицинской зоологии он читал студентам пятого курса уже вызубривавшим (да так, что от зубов отскакивало) на существовавшей тогда военной кафедре основных носителей, переносчиков и возбудителей, сложные методы профилактики. По существу, на примере природноочаговых болезней человека он говорил о коренных проблемах самой современной экологической науки: динамике численности, структуре популяций, взаимоадаптациях эпизоотической триады и т.д.

Экспедиционная работа в природных очагах чумы, сначала в степных, сурчиных (Иофф и др., 1951), потом в пустынных, песчаночьих, привела его к пониманию структуры природных очагов, основанной на пространственном размещении поселений основных носителей, или хозяев, как сейчас становится принятым говорить, очага. Понятие «микроочаг», или, более любимое Николаем Павловичем, «элементарный очаг» (Наумов, 1955), развивалось непосредственно из понятия «станция переживания», выявленного еще при работе с мышевидными грызунами (Наумов, 1948, 1954). Как настоящий натуралист, Николай Павлович, четко уловил, что истинное представление о популяции в природе складывается при изучении ее на стадиях депрессии численности. Он прозорливо мог видеть внутри территории распространения животных относительно небольшие участки, где зверьки переживают неблагоприятные условия.

Иногда это его умение просто поражало. Вернувшись как-то на кафедру после крайне неудачного полевого сезона в Магаданской области, я пожаловался нашему «шефу» на общую глубокую депрессию численности мышевидных.

– Вам надо было подниматься вверх по долинам ручьев, и почти под самой вершиной в локальных заболоченных участках, там, в небольших ложбинках, где с лишайниками чередуются осоки, вы бы нашли полевку-экономку.

– Точно, Николай Павлович, – изумился я, – именно там, и только там, мы её и ловили.

Глубоко понимая популяционную структуру большой песчанки, вида хозяина очага, Николай Павлович смог найти критерии существования элементарных очагов чумы в Приаральских Каракумах, научил выявлять их на территории и, наконец, сформулировать цикл мероприятий по подавлению очагов. Его вес как исследователя, как организатора научных работ, был достаточно высок (к тому же, он работал с Евгением Никаноровичем Павловским, основателем учения о природной очаговости трансмиссивных болезней человека), что помогло ему убедить Министерство здравоохранения СССР начать широкомасштабные опытные работы по оздоровлению природных очагов чумы в Приаралье (Наумов и др., 1972).

Под его руководством в пустыне работала целая плеяда замечательных исследователей, как зоологов, так и врачей: М.В. Шеханов, В.С. Лобачев, В.М. Смирин, М.Н. Шилов, М.А. Дубянский, Д.С. Ошерова, Э.Ш. Муртазанова, Е.В. Ротшильд, сотрудники и студенты МГУ и многие специалисты Араломорской противочумной станции, имена которых в этой статье даже трудно перечислить. В городе Аральске и в поле в рьяных дискуссиях за одним столом сходились классики отечественной противочумной науки, широко образованные и крайне интересные люди: Б.К. Фенюк, С.Н. Варшавский (тот самый, что работал в фашистской Германии с Н.В. Тимофеевым-Ресовским), Н.П. Миронов, В.С. Петров, знающие про-

блемы чумы на мировом уровне. Николай Павлович не уступал им в глубоком понимании природной очаговости.

Именно тогда, в самом начале шестидесятых годов, когда опыт оздоровления очага только начинался, я узнал Николая Павловича близко. Его возраст уже приближался к пенсионному, и, учитывая, что многим из нас было не на много больше двадцати, мы считали его глубоким стариком. Слегка даже побаивались за него – каково ему будет в знойных Каракумах, хоть и Приаральских? Солнце чаще всего палило нещадно, и к полудню мы уже бросали работу и тянулись в лагерь. Жили по тем временам богато – в шатровых высоких военных палатках помещалось по десять раскладушек с матрасами и постельным бельем. Пообедав, быстрехонько заваливались в свои койки и проводили «сиесту» до 17 часов в дреме, редко у кого хватало духа почитать или полистать свои дневники. Разморенные головы почти не соображали. Каково же было наше изумление, когда мы увидели, что уже в первый день Николай Павлович после обеда отправился в маршрут. В кирзовых сапогах, как требовали противочумные правила, в шароварах, на голове белая кепочка, или, может быть, даже завязанный по четырем углам носовой платок, обычный тогда пляжный головной убор. И до вечера. И назавтра тоже. И потом. Один, и это профессор, декан, заведующий кафедрой, без свиты – в городе его бы обязательно сопровождали ученики, коллеги, просители... Поле было одним из главных мест его мыслительной деятельности, местом его одиночества, общения с природой. Ему в те времена уже нечасто доводилось выбираться из шумной среды города, семьи, многочисленных подчиненных, учеников, и, может быть, он блаженствовал, оставаясь один в пустыне. Прислушивался, приглядывался. Потом за чаем или в машине не прочь был рассказать о том, что увидел, как охотится перевязка, как ветвится саксаул, постриженный песчанками, как по этому ветвлению можно разгадать многолетнюю динамику численности зверьков. В глазах и в интонациях чувствовался азарт, хоть рассказывал он тихонько, ненавязчиво.

Он никогда не брал голосом, не красовался. Так, кстати, читал и лекции, просто, тихо, не строил пышных фраз, был далек от того, чтобы декламировать, жестикулировать, просто сообщал факты и свои соображения по их поводу. В большой биологической аудитории микрофонов тогда не было (сейчас микрофоны, правда, тоже не помогают), было плохо слышно, но приходилось прислушиваться потому, что было интересно. Наш курс, отнюдь не отличавшийся усидчивостью, приходил на его лекции почти весь.

В экспедициях довольствовался минимумом, те же суточные-полевые (2 рубля 30 копеек, кажется), что и студентам, ел ту же, нам опостылевшую, вермишель с тушенкой. Надо сказать, что профессорская жизнь того времени не отличалась роскошью. Хоть жила семья в главном здании МГУ на Ленинских горах с солидной казенной мебелью, пять ртов прокормить было не так уж легко на зарплату декана-профессора. Однако меркантиль-

ностью тогда профессура не отличалась. Достать бы самое необходимое. Нам с Владимиром Сергеевичем Лобачевым довелось наблюдать, как профессор в середине семидесятых тратил на голову свалившиеся тугрики в Уланбаторском «ГУМе». Эпизод длился не более 15 минут. Профессор доставал из кармана бумажку и почти зачитывал.

– Девушка, мне нужны тренировочные мужские 46 размера. 2 пары.

– Какие тренировочные, шерстяные или бумажные, синие или черные.

– Тренировочные мужские 46 размера. 2 пары. Халат женский 48 размера.

– Какой?...

– Халат женский 48 размера. Не разворачивайте. Трусы мужские...

Еще несколько похожих фраз с той и другой стороны и покупка состоялась, можно было возвращаться на родину с «подарками». Тот год как раз был годом юбилейной золотой свадьбы Николая Павловича и Веры Васильевны.

Как и в других сферах своей деятельности, в поле Николай Павлович, с одной стороны, был крайне демократичен, с другой стороны, к счастью редко, он был весьма суров. По всей видимости, на административных постах диктаторская (весьма обычная в те, еще продолжающиеся «сталинские», времена) жесткость наряду с интеллигентнейшей дипломатичностью Николая Павловича вырочала.

Вспоминается такой случай, происшедший в один из наших заездов в поле. Мы ехали на двух грузовиках Газ-51 весь день и уже потемну ставили палатки среди зарослей саксаула. Утром, конечно, проспали, и виноватым оказался Эмиль, который должен был дежурить, встать в 5 утра, приготовить на костре завтрак и разбудить коллектив к 6-ти. Николай Павлович внешне спокойный, жуя манную кашу, будничным голосом спросил, кто сегодня дежурный, и, услышав ответ, объявил, что Эмиль нарушил дисциплину и должен уехать в Москву, сегодня же вечером – в Аральск как раз отправлялась одна из машин. Кажется, каша застряла в горле не у одного Эмиля. Что это шутка, нет? Поняв, что нет, мы стали вразнойой оправдываться: тяжелая дорога, ранний подъем, Эмиль приехал в отряд новичком. Уговоры были бесполезны, Николай Павлович был сурово непоколебим. Внешне он не был раздражен, может быть, был даже спокойнее обычного, но никакие наши доводы не сломали его решительность. Настроение наше было поломано на весь день, ходили как в трауре (работали, обедали, «шеф» также ходил в свой индивидуальный маршрут), и только к вечеру уже собравшему свои шмотки Эмилю разрешено было остаться. Как относиться к такому жесткому воспитанию? Могу только сказать о результате — мы столь трудно пережили этот день, что потом без всяких будильников четко вставали по утрам, и после отъезда Николая Павловича и, по привычке уже, в последующие сезоны.

Насколько эта жесткость, близкая к жестокости, была в характере Ни-

колая Павловича? В какой-то степени, может быть, но еще более - в характере времени. К счастью, жесткость его проявлялась не часто.

Демократизм же сопутствовал ему постоянно. Каждый, будь он даже первокурсником, мог выбрать себе свой путь в исследованиях, в планировании работы, в ходе ее выполнения. Инициативным людям предоставлялась полная свобода. С удовольствием выслушивал учеников, живо интересовался всем новым. Влюблялся в новичков, студентов, начинающих исследователей, очень многого от них ждал. Иногда разочаровывался, порой по пустякам, но многих своих сотрудников пестовал до конца.

Николай Павлович обожал новые идеи, всюду искал новые методы, радовался применению приборов, особенно тех, в которых не очень разбирался. Ходила даже шутка, что полевой зоологический эксперимент нельзя поставить без осциллографа. Но в целом, было здорово, дул свежий ветер перемен: на кафедре пошла мода на «бионики», «акустики», «зоопсихологии», «электронные и прочие микроскопии». Если Николаю Павловичу предлагалось что-то традиционное, поругивался, обзывал «кашаровщиной», но ... делать не мешал.

Я начал думать, чем же Николай Павлович экспедиционный отличался от Николая Павловича официального, городского, профессора, заведующего кафедрой, декана, учителя. И оказалось, как ни странно, что отличий я смогу засвидетельствовать немного.

Мне доводилось видеть некоторых начальников в неофициальной обстановке. Как правило, те менялись разительно, пребывая в гостях или, напротив, принимая подчиненных у себя дома, или, особенно если случалось им бывать с коллегами в экспедиции или на охоте. Суровые, диктаторско-начальственные, порой барские, формы поведения замещались или интеллигентскими, подчеркнута дружескими, или даже простецкими, панибратскими отношениями.

Про Николая Павловича такого не скажешь. Только в первый момент в поле он показался мне другим, не таким как в университете. Был он просто ближе физически, доступнее не только для серьезного (делового), но и для обыденного общения.

Странно, но он считал себя стариком (и вряд ли красовался). Константина Николаевича Благодосклонова, который был на 8 лет моложе, заочно, может быть шутливо, называл «мальчишкой». В Аральское море шел купаться голышом.

– Я уже старый, – произносил с усмешкой.

Молодые люди из свиты тоже радостно стягивали трусы, то ли от солидарности, то ли от озорства.

В остальном, в любой работе, в отдыхе, в общении, Николай Павлович был очень серьезен. Это была, пожалуй, главная черта его характера, возможно связанная с его происхождением из старообрядческой московской семьи.

Может быть от его семьи, в частности, от его бабушки, Елены Георгиевны, ему перешла еще и властность натуры. Властность, как известно, качество легко приобретаемое, с ним проще управлять людьми, особенно во времена общего авторитаризма. Однако приобретенная властность чаще оборачивается пошловатой грубостью или постановочным артистизмом. Нам всем приходилось видеть начальников, умеющих искусственно поставить себя на должную высоту. Удлиненный кабинет с крупным портретом «хозяина» вдалеке, чтобы подчиненного уже заранее, до соприкосновения с непосредственным начальником, пробирала дрожь. Или длительное незамечание вошедшего, опущенный затылок... Известные признаки приобретенного вождизма. Нет. Властность Николая Павловича была очень естественной, просто его взгляд из-под густых бровей терял на какое-то время присущую ему «смешинку», и диалоги с сотрудниками становились особенно немногословными.

– Вы не можете ехать в экспедицию?! Вы сотрудник кафедры, – приходилось отвечать:

– Да, Николай Павлович! Еду.

Или:

– Вы не хотите быть ответственным за гражданскую оборону? А я, между прочим, начальник гражданской обороны факультета.

– Извините.

Или крупному ученому, в ответ на категорическое неприятие диссертации:

– Это руководитель института в дружественной нам стране.

– Все понял, Николай Павлович! – отвечал ему уверенный в себе корифей науки.

Впрочем, ему редко приходилось переходить на указующий тон.

Чаще он был серьезен и спокойно доброжелателен. Искусство его руководства заключалось в том, что он давал свободу инициативе сотрудников, которую всячески поощрял. Если появлялась новая идея, другое видение ситуации, его первый вопрос был:

– Вы в это верите?

По-видимому, моральным аспектам науки он придавал особенное значение. Может быть, это было связано с религиозным воспитанием семьи, в которой он рос. Впрочем, не вызывало сомнений то, что Николай Павлович был убежденным коммунистом. Да он верил в коммунистические идеи, хотя в глубине души и подсмеивался над некоторыми несурзностями конкретных трафаретных мероприятий партийных и прочих чиновников. Он верил в науку, верил в отведенную ему роль исследователя, преподавателя и руководителя.

Вот таким видели мы Николая Павловича на кафедре. Примерно таким был он и на факультете.

В канцелярии (в так называемом предбаннике) сидели две женщины в возрасте, Татьяна Александровна и Ольга Федоровна, одна помягче, другая пострже, и в кабинет декана путь был почти открыт. В очереди, как мне казалось, пересекались заслуженные профессора и плохомуспевающие студенты. Я не видел большой разницы в отношении к ним секретарей, ровного, почти материнского. Секретарша ректора, Ивана Васильевича Петровского, как мне довелось повидать, была такой же. Записи посещения, может быть, и не существовало (да, заходите же, он Вас примет). Возможно, это был стиль начальников того времени.

Отношения Николая Павловича, декана, с заведующими кафедрами и ведущими учеными, кажется, были дружественными или подчеркнуто вежливыми. Со многими он дружил с юношеских лет (Г.В. Никольский, А.Н. Формозов, Г.П. Дементьев), многих искренне уважал за серьезные научные достижения (А.Н. Белозерский, Б.А. Кудряшов, Б.Н. Тарусов), с другими, может быть, с теми, кого не понимал или даже недолюбливал, был крайне дипломатичен.

Умение свести на нет любые, самые острые «склоки» (без которых ученый мир не обходится), – было поразительным качеством Николая Павловича. Как было можно примирить ярых «лысенковцев» со сторонниками классической генетики во времена раннего Хрущева? Николай Павлович мог. Читая лекции по генетике он пригласил министра образования РСФСР В.Н. Столетова, который читал одну лекцию, к примеру, о приобретенных признаках, а другую – о мутациях. Путаница в головах студентов возникала значительная, но заставляла идти в «Ленинку» и самим ковыряться в научной литературе. Особенно было трудно студентам, выслушав курс лекций, сдавать экзамен, не зная, кому ты его сдаешь (лысенковцу или вейсманисту-морганисту).

К тому же, были ситуации серьезного противостояния, когда стороны схлестывались. Были у нас свои «Pussy riot». Прекрасные мои однокурсники Дима Попов, Коля Маркевич и Лена Поспелова, воодушевившись идеями «оттепели», перевесили портрет Т.Д. Лысенко из коридора биофака в соседний туалет (да еще написали на нем «Позор диктатору науки» и прикрепили к толчку при помощи цепи и номерного замка). Шум поднялся, понятно, неимоверный. Сплошные бюро, парткомы, собрания, заседания. Мне пришлось быть почти на всех этих мероприятиях, как состоящему в курсовом бюро ВЛКСМ. Аксию связывали с политикой, с появлением где-то фашистских знаков, с поездкой Никиты Сергеевича в Горки (к Лысенко). Страсти разгорались с каждым сборищем, неистовствовали лысенковцы. Защищали ребят практически только студенты-сокурсники. Дело шло к тому, чтобы признать действия ребят политической акцией с очень серьезными последствиями. Все неожиданно прекратил Николай Павлович, впервые участвовавший в последнем заседании по этому поводу. Сказал он примерно следующее:

– Мне кажется, что этот вопрос обсуждается незаслуженно долго. Ребята просто схулиганили, будем рассматривать их поступок как хулиганство по политическому недомыслию.

Ни одного выступления после этих слов не последовало. Надо отметить, что в этой «портретной» истории многие «молодые новаторы» выглядели не лучшим образом, смакуя ситуацию только кулуарно. Хотя нервов было потрачено немало, но, в целом, дело было спущено на тормозах.

Так же оканчивались при Николае Павловиче и прочие эксцессы в коллективах факультета и кафедры. Он, как правило, не склонялся к чьей-либо позиции, а очень буднично, без эмоций, прояснял самую запутанную ситуацию.



Приаральские Каракумы, 1963 год. Фото В.С. Лобачева.



Завтрак с В.С. Лобачевым. Приаральские Каракумы, 1962 год.



Приаральские Каракумы, 1963 год. Обычный зоологический отряд Араломорской противочумной станции. В центре постоянный начальник Медико-биологической экспедиции биологического факультета МГУ, В.С. Лобачев.



В Монголии, 1958 год. Фото Н. Даваа.



Алма-Ата, 1975 год. Слева Г.В. Островский, начальник Главного управления особо опасных инфекций Минздрава СССР.



Там же с П.П. Дмитриевым и В.С. Петровым.



Там же с Д.Г. Крыловым (в центре).



В кабинете заведующего кафедрой с Г.Н. Симкиным и Н.Н. Карташовым.
Фото М.В. Штейнбаха.

Литература

- Иофф И.Г., Наумов Н.П., Фолитарек С.С., Абрамов Ф.И. 1951. Высокогорный природный очаг чумы в Киргизии // Природная очаговость трансмиссивных болезней в Казахстане. Изд-во АН КазССР. С. 173-301.
- Наумов Н.П. 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 203 с.
- Наумов Н.П. 1954. Типы поселений грызунов и их экологическое значение // Зоол. журн. Т. 33. № 2. С. 268-275.
- Наумов Н.П. 1955. Элементарные очаги инфекции в природных очагах болезней // ЖМЭИ. 4. С. 15-20.
- Наумов Н.П. 1967. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных // Зоол. журн. Т. 46. № 10. С. 1470-1486.
- Наумов Н.П., Лобачев В.С., Дмитриев П.П., Смирин В.М. 1972. Природный очаг чумы в Приаральских Каракумах. М.: Изд-во МГУ. 405 с.

НИКОЛАЙ ПАВЛОВИЧ НАУМОВ

О.Ю. Орлов

*Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, г. Москва
graf@iitp.ru*

Знакомство. Моё знакомство с Николаем Павловичем произошло в начале 1953 года, и было рубежом благополучного финала драматической для меня неприятности. Была такая история: в связи с пришествием ядерных технологий и в предвидении грядущего роста нужды в специалистах-радиохимиках, в 1952 году были отобраны человек 70 студентов биофака и геофака МГУ с 1-го и 2-го курсов, и беспрекословно-приказным порядком переведены на химфак (я со второго курса). Как говорится, Родина велела. Не скажу, чтобы среди переведенных студентов было много протестующих, или что лекции по новым для меня предметам были неинтересными. Нет, и математика (которой мы были полностью лишены тогда на биофаке), и лекции по органической химии Олега Александровича Реутова, любимого ученика Несмеянова и будущего академика, были прекрасны. Но химические практикумы, с их перманентным ароматом сероводорода (непременным компонентом химического анализа) служили ежедневным напоминанием, что дверка захлопнулась, не летать больше птичке. Гнетущее чувство полной бесперспективности бытия было удручающим.

На моё счастье, среди нас был первокурсник Алексей Яблоков, который убедил идти к министру высшего образования СССР Елютину и добиваться возвращения на биофак. Благодаря ему министр уступил, и нас с ним восстановили на биофаке. Моя попытка найти свое дело рядом с Николаем Воронцовым, моим прежним однокурсником, увлеченным изучением морфологии зубов по черепам, коллекциями грызунов в Зоомузее, не увенчалась успехом: слишком сильно запах нафталина напоминал о химфаке. В итоге я, благодаря его помощи, был представлен нашим доцентом, Николаем Владимировичем Шибановым, заведующему кафедрой профессору Н.П. Наумову, с объяснением моих мытарств, как студент, который снова, с потерей года, хотел бы попасть на кафедру зоологии позвоночных, но в поле. Дело было еще в старом здании, где-то на втором этаже.

– Ну как же, хорошо знаю, – сказал Николай Павлович, окинув меня взглядом (не исключаю, что впервые). Его слова можно было понять и так, что он не только в курсе всей истории с переводом студентов на химфак вообще и моих мытарств в частности, но и знает обо мне что-то (как это мне в тот момент было необходимо) позитивное. Позже я не раз встречал эту его вдохновляющую манеру педагога макаренковского типа – выдавать тебе в разговоре большой аванс (скажу больше – драгоценную черту тех выдающихся руководителей, с которыми посчастливилось общаться: умение создавать атмосферу энтузиазма). Практически сразу он пред-

ложил ехать с его отрядом в экспедицию в Приаралье и ввел в курс субординации с участниками экспедиции, его сотрудниками из института им. Гамалеи. Помимо проработки фаунистической литературы, мне было поручено закупить концентрат сока клюквы (чтобы скрашивать ту горько-солёную воду, которую придется пить в пустыне: был тогда в продаже такой натуральный продукт) и заготовить топленое масло, запаяв его в жестянки (оказалось, топленое масло помогает пайке не хуже канифоли). Некоторое представление о южном климате у меня уже было от жизни в Казахстане во время эвакуации (1942–1943 гг.).

Поездка в Аральск. В составе отряда Николая Павловича были Ирина Леонидовна Кулик, Наталья Фёдоровна Дарская и аспирантка-паразитолог. Железнодорожная поездка до Аральска заняла дня три. Скупые (то есть немногословные), но запоминающиеся рассказы Николая Павловича о его давней работе в Эвенкии я слушал с возрастающим чувством неполноценности и вины за незнакомство с реалиями жизни вообще, жизни наших «малых народностей» в частности. Как говорил нам Николай Павлович позже, открывая свой курс лекций по экологии животных, «жизненно важные знания первобытного человека, особенно охотника, были по существу экологическими: где зверь водится, чем питается, как устраивает свое жильё». Вряд ли кто другой из отечественных зоологов так непосредственно знал этого «первобытного охотника», как знал его Николай Павлович в лице эвенков, с их собственной уникальной «экологией», например, способами обеспечения грудных младенцев при вынужденных кочевках в лютые морозы. Нам лучше знакома жизнь североамериканских индейцев – по художественной литературе, работам этнографов и лингвистов, или публикациям тех из них самих, кто оказался приобщенным к «цивилизации». Привычные слова: следопыт, знаток природы, натуралист – бессильны передать внутренний мир исследователя (человека от науки), которому по собственному опыту, «изнутри», знакомы жизнь и повадки и самих зверей, и охотников. Глубокое уважение к знаниям и наблюдательности эвенков, к их изобретательности, звучало в рассказах Николая Павловича. Невозможно представить себе Николая Павловича с каким бы то ни было бахвальством на устах, и мне впечаталась в память та гордость, то достоинство, с которым он, как высшую награду, произносил похвалу, полученную им некогда в свой адрес от эвенков:

– Однако, настоящий человек.

Такое не достаётся даром. Я вспоминал Сетон-Томпсона, которого индейцы признали своим, и, приняв белокожего в свое племя, дали ему свое имя «*волк*» – которым тот с вот такой же гордостью расписывался, одним росчерком пера рисуя след волка в конце письма: я видел такое из рук Константина Константиновича Флёрова, нашего выдающегося анималиста. Ему я завидовал так же, как и автору «Маленьких дикарей» и «Рольфа в лесах», читая все это в том возрасте, для которого это им и писалось.

А ту дорожку для него аттестацию, полученную от эвенков, Николай Павлович повторил еще однажды, на его шестидесятилетии, которое отмечали на биофаке, – когда ему передали стопку зачитанных перед этим вслух адресов и телеграфных поздравлений от множества учреждений, организаций и известных персон. Надо было видеть его жест, когда он накрыл рукой эту стопку, и произнес негромко те сокровенные слова. Как будто положил то и другое на две чаши весов.

Был конец апреля, за окном было на что смотреть и чему меня учить (например, как по обилию пернатых хищников на столбах с проводами можно судить о высокой численности грызунов), и было достаточно времени на разговоры под стук колес. Возможно, Николаю Павловичу было забавно слышать некоторые пассажи неотесанного студента, где-то отставшего от своих и не успевшего наверстать упущенное по возвращении с химфака. Дело в том, что опыт пройденных экзаменационных сессий оставил у меня чёткое впечатление непреодолимости (для нормального человека) задачи выучить на самом деле всё то, что предполагает знание, или хотя бы честная пятерка, по каждому из предметов. При безграничности «необязательной» литературы на полках высоченных книжных шкафов, освоение одного только обязательного *уже известного* представлялось недостижимым, не оставляя места для дополнительных поисков чего-то еще *неизвестного*: в этом уже ни нужды, ни возможности не просматривалось. Вся школа, а затем каскад лекций-семинаров-практик-зачетов-экзаменов были иллюстрацией к ленинскому «учиться, учиться и учиться», то есть выучить то, что уже есть в учебниках, чему конца-края не видно. Наука, как бескрайняя совокупность уже известного, представлялась замкнутым пространством, которому наше путешествие разве что добавит новых иллюстраций, не более. Николай Павлович терпеливо, с улыбкой растолковывал разницу между обучением и наукой примерно так:

– Разумеется, знакомство с предметом обязательно. Без базовых знаний у вас будет слишком много вопросов, когда вы приступите к делу. Тогда это может явиться препятствием в порученной вам работе. Знакомство с предметом сокращает число неожиданностей, с которыми вы соприкоснётесь в дальнейшем. Но когда вы приступите к работе, то сами увидите, что всякий новый факт ведет к тому, что из него вытекают новые вопросы. Что ж, такова наука: всякое новое знание ведет к новым вопросам. Еще не все изучено, не все известно, но не стоит огорчаться. – Где-то между строк, за этими словами, проглядывалось: «В нормальной голове всякий ответ порождает новые вопросы. Если она есть, конечно. Что ж, будем надеяться».

При всей убедительности фраз Николая Павловича, произносимых им с его характерной утвердительной интонацией, что-то вызывало у меня если не протест, то по меньшей мере дискомфорт. Подлинная наука рисо-

валась неким безупречным зданием, наподобие античного храма, где всякая новая пристройка может только нарушить сложившуюся гармонию. Возможны, конечно, открытия белых пятен (отдельных озер, островов или чего-то такого), но ведь их открытие не нарушит гармонии почти идеальных сферических форм Земли. Не должно же ни это, ни всякое иное новое, как-то куда-то выпучиться, портя устоявшуюся картину. Возможны открытия еще неизвестных видов животных и растений, но не должно же это нарушать стройности уже сложившегося. Вот, к примеру, «Звери СССР» С.И. Огнева: ну, добавятся новые точки ареала какого-то вида, очерченного на карте, но чем, кроме уточнения *уже известного*, могут они быть? Не переписывать же все эти толстые тома наново. И есть ли шанс, что при таком обилии *уже известного*, от знакомства с неизвестной мне пустыней возникнет заслуживающий интереса вопрос?

Похоже, милые дамы тихо потешались, слушая эти разговоры. Только много позже я понял, что догматизм имеет свои естественные корни, что вера профана в то, что «*в книгах уже все сказано*» так же присуща человеку, как и всеобщая склонность к *объяснительным построениям* – источнику не только науки, но и всех религий. Все это, как выяснилось позже (когда был допущен к употреблению термин «этология»), из числа элементов психологической конституции человека. Но подобные разговоры, благодаря достатку времени на них в поезде, явились своего рода уникальным семинарским занятием с Николаем Павловичем, ярким дополнением к повседневному «практикуму» последующих дней и недель по прибытии в Аральск. А тот душевный дискомфорт смущал меня только пока я не соприкоснулся с порученной мне собственной работой.

Аральск – Кызылкумы. Мы прибыли в Аральск первого или второго мая, и сколько-то дней провели на Аральской противочумной станции в переговорах Николая Павловича с их руководством (К.Т. Крыловой и А.А. Жучаевым) о предоставлении нам машины с водителем и другого обеспечения отряда. Запомнились знакомство с С.Н. Варшавским и Б.Д. Беседным, и массовый пролет ласточек пятого мая. Наконец мы погрузились и выехали на открытой машине ГАЗ-51, сидя в кузове поверх поклаж, к месту прошлогодней стоянки в районе колодца Акчукур, где, по рассказам, годом раньше участниками отряда были Вадик Смирин, Женя Ротшильд и Володя Кривошеев.

Дорога пролегла по равнинам, где обширные такыры чередуются с невысокими песчаными массивами. «Море света и бьющая ключом жизнь весенней пустыни (птицы! звери – суслики и песчанки; сайгаки и джейраны! ящерицы и черепахи! По контрасту с сероводородной вонью химфаковских практикумов всё это ошеломляло). Вся эта история “от химфака к пустыне” в моей памяти – как если бы утопшего в дерьме котенка отмыли, высушили и пустили на солнечную лужайку» – так писал я о тех своих впечатлениях лет двадцать назад в одной анкете (Автопортреты..., 2000).

Работа отряда тематически и организационно была ориентирована на самую большую песчанку – главного фигуранта в эпизоотиях чумы (рис. 1).

Было «холодное лето пятьдесят третьего»: уже существовали автомат Калашникова и атомная бомба, но еще не полетел Спутник; к нам регулярно прилетал легкий биплан без кабины, но еще не существовало транзисторов, то есть радиоприемников у нас не было. Газет мы не получали, и о том, что в далекой Москве, о которой не очень-то думалось, происходили неизвестные нам тогда события, где действующими лицами были Берия, Жуков и Хрущев, понятия не имели. Иногда летчик привозил письма, приходившие в Аральск. Однажды Николай Павлович сказал при разговорах о Москве и о семье дома:

– Должен родиться внук. Впрочем, почему внук. Может быть и внучка.

Некоторые эпизоды нашей экспедиционной повседневности ставили меня в тупик. Раньше мне просто в голову не могло прийти, что вынужденный образ жизни может довести демократизм общения до такой степени, чтобы когда-то какой бы то ни было профессор стал есть со мной из одной миски или мыться друг с другом в бане.

Уроки учителя. В обязанности нашей группы перед противочумной станцией входило участие в мониторинге эпизоотологической обстановки в районе расположения лагеря: ежедневный отлов песчанок и их блох (блохи меня не касались), за которыми ежедневно прилетал легкий самолет ПО-2, и маршрутный учет заселенности колоний большой песчанки. Их численность была высокой, отлов шел успешно, а задания по маршрутным учётам заселённости колоний и численности песчанок не слишком утомительны. Николаю Павловичу пришлось объяснять мне, новичку, много само собой разумеющегося для других. Не помню, делалось ли это для меня или на общих экскурсиях. Но две вещи сразу впечатлили и запомнились навсегда: во-первых, его уважительное отношение к домовитой, неутомимой большой песчанке (такой на первый взгляд «противной крысе», доставлявшей столько проблем!); это напоминало мне о его глубоком уважении к коренным обитателям совсем иных краёв. Было в этом что-то вроде умения посмотреть на вещи чужими (её) глазами, «изнутри». Во-вторых, какое-то тотальное проникновение во всеобщую взаимосвязь элементов окружения. Конечно, открытость пустынного ландшафта многое упрощает, так много можно увидеть и объяснить другому. Но дело не в том, чтобы показывать то одно, то другое, а в том, чтобы научить видеть каскад предпосылок и следствий, пронизывающих все вокруг; чтобы понимание этих причинно-следственных связей превращало обозреваемый тобой ландшафт из *пейзажа* в осмысленную картину *биоценоза*: чтобы и выброшенный грызуном из норки грунт, и сдувающий его ветер, и растительность, в которой он застрял, и население этой растительности, и многое другое делалось понятным и порождало эти самые «вытекающие вопросы»! (...– Да-да, кажется, что-то такое уже встреча-

лось в «Основах экологии» Кашкарова... Ага, так вот как оно на самом деле!)

...Странно, казалось мне потом, что некоторых раздражает твое желание разглядеть нечто за тем, что лежит на поверхности. Пару сезонов я бывал в альплагерях, рядом с людьми редкого мужества, но всякий высказанный интерес к тому, что попирается нашими ногами, делал меня чужим. И правильно: когда на голову сыплются камушки, не место пустякам.

Главным предметом, вокруг которого все строилось, была большая песчанка. Сам Николай Павлович был сосредоточен на проблеме сопутствующего биоценоза ее нор (рис. 1). С этой целью у входов в норы он закапывал банки, в котрые падала разная мелочь, преимущественно бес-

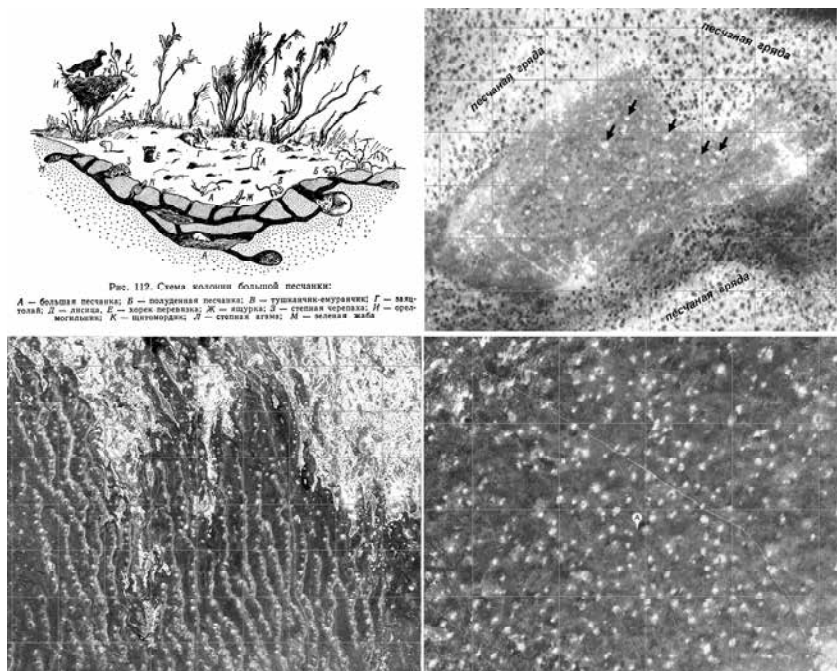


Рис. 1. Большая песчанка *Rhombomys opimus* – главный объект многих полевых исследований Н.П. Наумова и его учеников в Западных Кызылкумах. **Верхний ряд:** слева – Биоценоз колонии большой песчанки – рисунок В.М. Смирина из учебника «Зоология позвоночных» Н.П. Наумова и Н.Н. Карташева, 1979 (рис. 112); справа – вид колонии на спутниковой карте хорошего разрешения. Светлые пятна (стрелки) – вероятно, свежие выбросы из входов в норы. Сетка – 20 м. **Нижний ряд:** слева – ленточные поселения (цепочки колоний песчанки) вдоль невысоких гряд песка. Сетка – 500 м. Справа – диффузное поселение песчанки на глинистой равнине. Сетка – 500 м.

позвоночные; но попадались и потораки. Мне же он предложил попробовать заняться самостоятельно тушканчиками, объяснив, что их значимость в природных очагах чумы неизвестна, но, видимо, невелика по сравнению с большой песчанкой: если они и контактируют с ней, то нерегулярно; к тому же тушканчики неустойчивы к чуме, и в качестве горючего материала при эпизоотии быстро «выгорают». Отчасти же еще и руки не доходят.

«Мои тушканчики». Открытый ландшафт особенно благоприятен для усвоения начинающим азов того подхода, о котором шла речь.

На ближайших песчаных грядках Николай Павлович познакомил меня со следами мохноногих тушканчиков (*Dipus sagitta*) и их норами, которые легко отличить от нор других обитателей песков по песочной пробке во входе, и показал, как ловить их легкой рыболовной сеткой, выпугивая из жилой норки. На такыре мне были показаны временные (защитные) норы пятипалых тушканчиков, с их вертикально-овальным профилем, и жилые норы мелких видов – тарбаганчика (*Alactagulus acotion*) и малого тушканчика (*Allactaga elater*). Вокруг их тоже характерного (но иного, нежели у дипуса) входа, тоже заткнутого изнутри, но не песком, а нагрызненным грунтом такыра, нередко видны следы лапок, которыми зверек действовал во влажную погоду, сгребая во вход норки материал для пробочки. Немного наметав глаз, начинаешь все это замечать, а потом и легко находить. «Неизбежно вытекавшие» вопросы решались раскопкой нор, их картированием, и отловом тушканчиков в капканы на входе в защитные норы (либо при раскопке жилых нор). Среди открытых ландшафтов самый открытый – это такыр, который предельно прост для картирования даже большого, около четверти квадратного километра, участка, с его мелкими разностями рельефа и скудностью растительности, тем более, если такыр довольно четко ограничен песчаными массивами. Постепенно складывалась достаточно содержательная картина распределения жилых, и использования защитных нор тарбаганчиком – типичным обитателем глинистых равнин. Попутно накапливались и впечатления от наблюдений следов трехпалых и пятипалых тушканчиков на учетных маршрутах по песчаным массивам.

Следующие два сезона я занимался тушканчиками уже более самостоятельно: летом 1954 г. в маршрутных поездках с В.Г. Кривошеевым, аспирантом Н.П. Наумова, в район озера Каратерень и возвышенности Бельтау вблизи г. Тахта-Купыр, а в том же 1954 и в 1955 гг. – в Чабанказгане, на базе стационара полевого отряда Нукусской ПЧС; оба эти сезона меня принимали и помогали благодаря рекомендации Николая Павловича, который был лично знаком директору Нукусской ПЧС Грекову. Территориальные аспекты экологии тушканчиков, как и поселение тарбаганчиков на такыре годом раньше, были важной составляющей работы, связанной с картированием. Как и раньше, это делалось на-глазок, с определением расстояний пошаговым способом, как это научил делать Николай Павло-

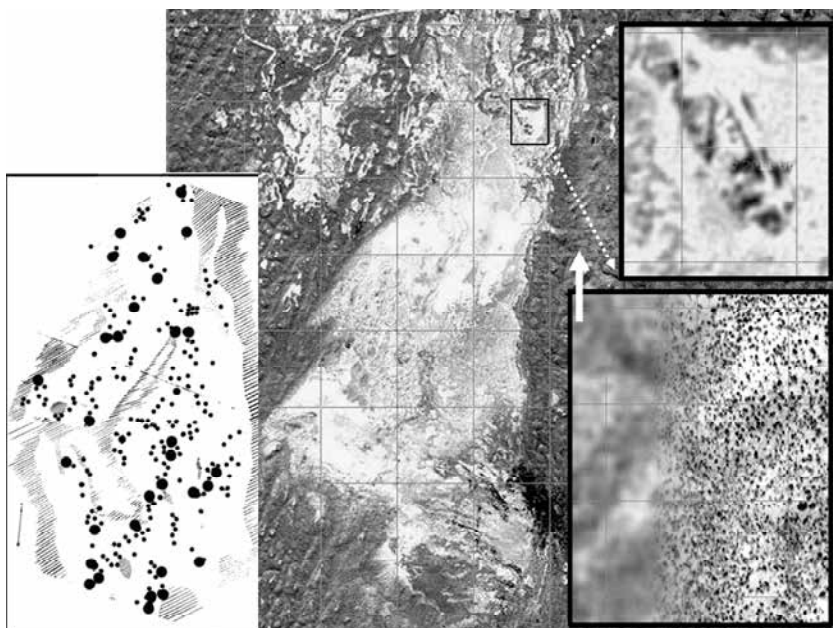


Рис. 2. Акчукур, Северозападные Кызылкумы. Поселение тарбаганчика *Alactagulus acontion* на такыре. План участка с 31 жильями (кружки) и 210 защитными норами (точки), зарисовка от руки (слева), наложенная на вид местности со спутника (2012 г.), с сеткой 500 м. Врезки: справа сверху – следы экспедиционного лагеря 1953 г.; внизу – граница двух полей спутниковой карты Google Maps; сетка 20 м.

вич в стесненных обстоятельствах, при недостатке времени в поездке и отсутствии оборудования.

Странное чувство испытываешь сегодня, вглядываясь «из космоса» в бескрайнюю равнину однообразных петель рельефа грядово-ячеистых песков Кызылкумов, пытаешься отыскать среди них по своим шестидесятилетней давности рисункам от руки «именно то» место! Паутиной троп сходятся к редким безымянным водопоям вытопанные скотом дорожки на спутниковых изображениях местности, переданной с детальностью до кустика... Это вам не населенный пункт с названиями улиц. Хорошо, если есть ориентир хотя бы в виде границы массива песков и такыров (рис. 2).

Стоит заметить, что спутниковые карты Google Maps представляют собой полотна, по разрешению отличающегося раз в десять. Как назло, меридианальная граница таких полотен проходит в точности по границе нашего лагеря 1953 года в Акчукуре, отсекая мой такыр. Но соседние песчаные гряды переданы с такой неправдоподобной детальностью, что Николай Павлович мог бы сказать с полной уверенностью, где именно собирал он тогда свой материал по биоценозу нор песчанки. Спутниковые съемки

делались ранней весной, о чем можно судить по ряду фенологических штрихов, и местами на легко узнаваемых колониях большой песчанки видна россыпь светлых точек – еще чуть лучше разрешение, и можно было бы уверенно сказать: – да это же она ведет расчистку нор!

И почти как чудо переживаешь удачу – увидеть знакомые очертания песчаной гряды, знакомой почти наощупь! – рис. 3.

Чабанказган (колодец с водоемом для кочевого скота и метеостанция: сегодня ее сводку и прогноз погоды можно видеть в интернете) находится посередине Чимбайского тракта, соединяющего Кзыл-Орду с Нукусом. Как и в Акчукуре, такыры соседствуют здесь с массивами закрепленных грядово-ячеистых песков. Возле колодца и водоема растительность вытоптана, песок разбит, значительные его участки лишены растительности. Песчаные гряды шириной 50–200 м с лентами свободного песка поверху дают прекрасную возможность для тропления. Помогает типичный ветровой режим: днем поднимается ветер, сметая следы предыдущей ночи на страницах «песчаного альбома» (по выражению А.Н. Формозова), к ночи он стихает. Первые часы после восхода, пока солнце невысоко, рисунки следов подчеркнуты тенями. Это помогает распознаванию мелких деталей, важных для тропления отдельных, уже знакомых особей.

Прячась на день в норку, мохноногий тушканчик затыкает ее вход песчаной пробкой. Как и тарбаганчик, он иногда соскребает песок для пробки вокруг входа, оставляя венчик следов от передних лапок (Огнев, 1948: рис. 143). Зная типичную конструкцию норы, можно догадаться, где рас-

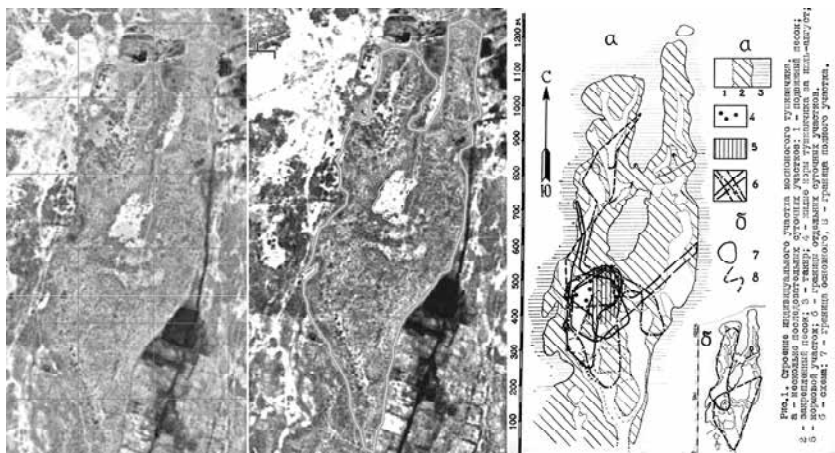


Рис. 3. Чабанказган, Северозападные Кызылкумы. Вид со спутника (2012 г.) и про-рисовка очертаний гряды закрепленных песков, в сопоставлении с планом рабочей площадки и некоторыми результатами тропления мохноногого тушканчика *Dipus sagitta* (1954–55 гг.).

положены невидимые снаружи запасные отнорки, через один из которых выскочит тушканчик, испуганный раскопкой норы. Еще в первый сезон Николай Павлович показал, как ловить их этим способом. Разложив сетку на нужном месте, можно без ущерба для животного определять его пол, возраст и вес, а если нужно – придать уникальный рисунок его следам, слегка подрезав ножницами щетину на одном-двух пальцах (из шести, их общего числа на двух ногах). Некоторые из моих тушканчиков исходно имели настолько уникальный рисунок следа, что не требовали даже этого.

Имея около дюжины индивидуально узнаваемых особей, удалось узнать об этих обитателях песчаных массивов то, чего никогда нельзя было бы узнать о пятипалых обитателях твёрдых такыров, даже путем их повторных отловов в живоловки.

Выйдя из норки, тушканчик первым делом направляется к кормному месту, например, ближайшей ложбине, куда ветром сметает опавшие семена разного происхождения. Такие места посещаются по меньшей мере несколькими особями, индивидуальные участки которых, следовательно, перекрываются. Тушканчики очень подвижны, и их забеги не ограничиваются очевидной потребностью (например, кормежкой). Очень интересны в этом плане дальние забеги (больше километра) хорошо меченых особей, во время которых они явно «интересуются обстановкой»: например, задерживаются в далеких от обычной кормежки местах, где начинается цветение очередного вида травянистых растений. Другая типичная черта – их регулярная «чисто спортивная беготня» из конца в конец по свободным от растительности песчаным гребням гряд, часто огромными прыжками, со стремительными разворотами в концах пробежек, где мощные толчки лапками оставляют глубокие следы и выплеснутый из следов песок. Привожу цитированное С.И. Огневым (1948, с. 377) описание похожего поведения гребнепалого тушканчика из работы Б.С. Виноградова и А.И. Аргиропуло (1938): «Здесь часто можно видеть по следам, как этот зверок скакал гигантскими прыжками вниз по склонам бархана, а иногда даже катился кубарем и скользил вниз по особенно крутым откосам, оставляя отпечатки своего тела. Гребнепалый тушканчик, так же как и мохноногий, часто «играет» не песке, истаптывая здесь своими следами обширные площадки, причем они валяются также на песке, оставляя здесь отпечатки своего тела и хвоста... Каждое утро в одних и тех же местах можно видеть вытопанные тушканчиками полосы, образующие широкие дороги». Характерно довольно точное повторение маршрута такой пробежки, от раза к разу и от ночи к ночи, среди редких кустов (белого саксаула или джужгуна) в одном из направлений (туда либо сюда), но их различие в ту и другую сторону. Нет сомнений, что тушканчик хорошо знает свой участок, и прекрасно ориентируется на быстром бегу.

Как и места кормежки, которые меняются попутно фенологическим событиям или после сильных ветров, участки свободного песка являются

зоной общего пользования. В целом, посещаемая каждым из тушканчиков территория может меняться день ото дня; участки, посещаемые разными особями, сильно перекрываются. Сроки наблюдений не включали сезонов подъема размножения (весной и осенью), а летом следов активного взаимодействия особей не случилось фиксировать. Как новичок-«следопыт», я был польщен тем, что Николай Павлович позже включил один из моих рисунков, касающийся территориальных отношений тушканчиков, во второе издание (1963) «Экологии животных» (рис. 202, с. 378).

Южнее, недалеко от г. Тахтакупыра, на берегу озера Каратерень, на подгорной глинисто-щебнистой площадке размером около 95 x 200 м, у подножья возвышенности Бельгау, было закартировано поселение тушканчика Северцова (*Allactaga severtzovi*) вперемежку с малым тушканчиком. Здесь тушканчики Северцова в массе раскапывали куколок долгоносиков. Эти куколки располагаются на глубине 12–15 см на осевых корнях лебеды. Неподалеку, в окружающих песках, помимо мохноногого обычен пустынный тушканчик *Eremodipus lichtensteini*, редкий севернее (в Чабанказгане). По уникально протяженным, иногда многокилометровым песчаным грядам на самой возвышенности, точнее, по барханным гребням этих гряд обычен гребнепалый тушканчик (*Paradipus ctenodactylus*), одного из которых удалось добыть (раскопкой норы вручную на сыпучем склоне гряды!).

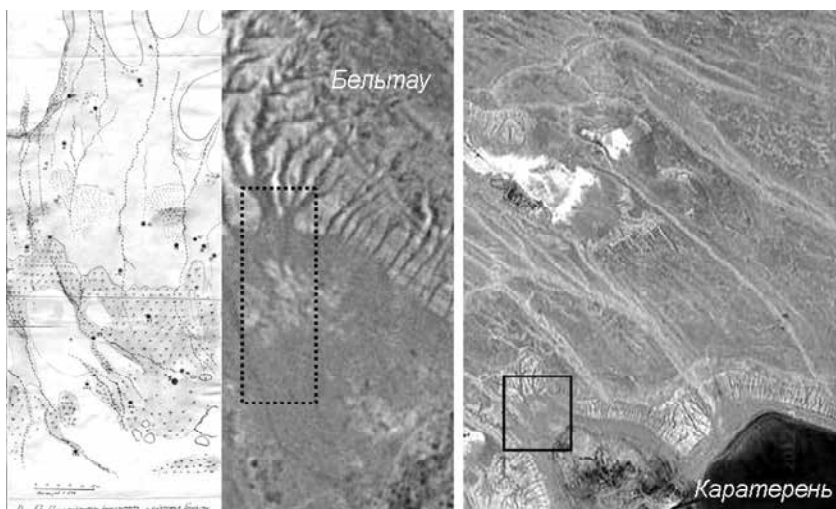


Рис. 4. Район Бельгау–Каратерень. Зарисовка поселения тушканчика Северцова и малого тушканчика у подножья возвышенности Бельгау (рисунок слева) и вид той же площадки ~ 95 x 200 м (пунктиром) из космоса. Весь этот участок размером ~ 0.5 x 0.5 км выделен контуром на общей картине справа, где километровые песчаные гряды – места обитания гребнепалого тушканчика – видны как светлые полосы.

Сухой остаток от этих и других эпизодов изучения тушканчиков, имеющий отношение к нашей теме, касается общих особенностей их территориального поведения. Они состоят в следующем.

Тушканчики представляют собой группу, быть может, редкую, по своей исключительной зависимости от типа грунта обитаемой местности. Эта зависимость выражается не только в строении конечностей, приспособленных к бегу по сыпучим пескам у трехпалых и по твердым глинистым либо щебнистым равнинам у пятипалых, но и в строении резцов, которыми пятипалые грызут грунт, подобно землероям. Тушканчики привязаны к своему типу грунта особенностями технологии устройства нор: невозможно представить себе гребнепалого или мохноногого тушканчика, способного выгрызть нору или кормовую попку в твердом такыре, как и любого из пятипалых тушканчиков – рыть норы и уходить от преследования в сыпучем песке бархана. Именно тип грунта является лимитирующим фактором распространения некоторых видов: емуранчик и мохноногий тушканчик проникают в чуждые тушканчикам лесные ландшафты благодаря прибрежным песчаным массивам Днепра и Иртыша, свойственным многим рекам. Только свой тип грунта позволяет тушканчику чувствовать себя комфортно в случае опасности, что требует стремительного бега. Этот штрих их поведения заслуживает специального внимания.

Множество наблюдений показывает, насколько хорошо тушканчики ориентируются на обитаемом участке. Это касается не только «спортивной беготни» трехпалых взад–вперед по одним и тем же маршрутам вдоль песчаных гряд. Неоднократно случалось наблюдать, насколько легко выпугнутый (например, раскопкой норы) тарбаганчик, жирнохвостый или малый тушканчик находит свою защитную или жилую нору даже в таких непривычных условиях, как солнечный день или при свете фары, – иногда на ровной, практически лишенной ориентиров голой площадке такыра. Большого тушканчика или тушканчика Северцова случалось преследовать на машине ночью километрами, прежде чем тот скрывается в защитной норе, найти которую при свете фар невозможно наугад.

Большая подвижность тушканчиков, значительный размер посещаемых за одну ночь участков, их смена день ото дня – все это имеет другой стороной большое перекрытие индивидуальных участков. Защитные норы тушканчиков в целом достаточно редки, и у мохноногого или мелких пятипалых тушканчиков они регулярно посещаются разными особями, о чем можно судить по вылову зверьков капканчиками.

От экологии популяций к сигнальным полям. «Лучший способ учиться – подражание хорошему образцу», говорил Николай Павлович. Надо ли говорить, что было для меня таким образцом. Поэтому и структура моего диплома по экологии тушканчиков имела единственно мыслимый для меня вид, чем-то повторяющий «Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов»: Питание. Стациональное распределение. Убе-

жища. Территориальные отношения. К сожалению, это, самое интересное, тоже фрагментарно: даже при идеальной ветровой обстановке невозможно проследить весь путь зверька «от и до»: часы наблюдения ограничены, местами путаница следов невыносимая, погода неустойчива, сезон работы краток. Итогом был результат естественного стремления разложить все по тем же полочкам, которые есть и в «Очерках», и в лекциях, которые читал нам Николай Павлович, и в его «Экологии животных».

Я хочу подчеркнуть естественность подобного деления экологии на самостоятельные главы. Мне была не очень понятна полемика, которая разразилась вокруг «Экологии», вышедшей в 1955 г. Было ли это связано с неожиданным положением главы о структуре видовых группировок (главы III) в начале книги? («— *Это же из синэкологии!*»?). Проще начинать с аутоэкологии, от простого к сложному; с того, что составляет предмет экологии — «обитаемую среду», и, прежде всего, первостепенно важное — питание («— *Вот ведь и у Вас, в собственных «Очерках»...*»). Согласитесь, совсем не очевидно, зачем главу о трофических связях помещать *после* главы о сложностях внутривидовых отношений, о структуре популяций, группировок и тому подобном (да и структуры популяций оказываются в результате оторванными от тематически близкой главы XV о сообществах животных+растений=биоценозах, одной из завершающих глав). Возможно именно это казалось несколько вычурным вариантом композиции («— *Зачем это? В книгах уже всё...*»).

И действительно, во втором издании «Экологии» (1963) мы видим желанную структуру членения экологии (соответственно, и группировку глав книги) на три части: Часть I — экология особей; часть II — экология популяций; часть III — экология сообществ (причем эта структура была теперь даже специально аргументирована во Введении, и проиллюстрирована таблицей, и рисунком I (рис. 5).

Но была же настоятельная причина, по которой в первом издании эта сложная и самая большая глава (61 с.) была размещена автором именно в начале книги, до, казалось бы, ключевой главы IV — «Пищевые (трофические) связи»!

Попробую выстроить реконструкцию научно-исследовательских приоритетов Николая Павловича, которые стояли за этим. Начну с охоты: понятно, что он был не из тех, кому с малых лет эта страсть, что пуще неволи, — только ради добычи. Есть те, кому дорого иное — желание вникнуть во все детали жизни животного, добыча это или нет. Счастливое сочетание того и другого может заставить многое поставить на карту ради этой страсти. Не охота же сама по себе привлекла Наумова-охотоведа в Тунгусский край. Но и проблемы охотничьего промысла, с его драматическими сторонами, формировали устойчивый интерес Николая Павловича к более общей проблеме: от чего зависит благополучие вида на обитаемых им пространствах. Именно таким представляется мне лейтмотив «Очерков»,

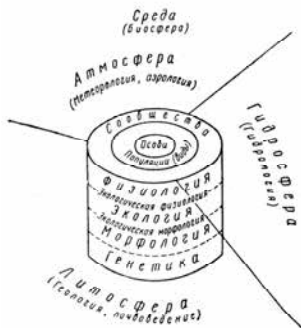


Рис. 1. Положение экологии и ее отношение к другим наукам (оригинал)

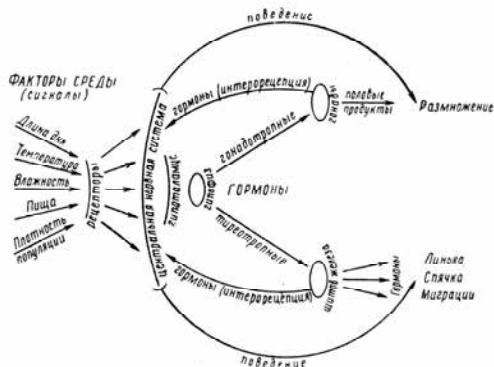


Рис. 5. Пара сжатых схем из учебника «Экология животных» (1963, с. 13 и 44) Н.П. Наумова.

в которых этот интерес был перенесен на исключительно удачную модельную, как говорят, группу в чём-то схожих, но не одинаковых, мелких, но многочисленных «мышевидных» грызунов (я еще застал брюзжание по поводу этого термина: – *Это что еще за грызуны? Есть мыши, есть полёвки; нет никаких «мышевидных»!*..).

(Н.П.Наумов и А.Н.Формозов: особенности стиля Учителей).

...Поколению студентов первой половины пятидесятых досталось сказочное время, когда в новом, светлом коридоре кафедры зоологии позвоночных можно было встретить Бориса Степановича Матвеева, Владимира Георгиевича Гептнера, Георгия Петровича Дементьева, Николая Павловича Наумова, Александра Николаевича Формозова. Мало кто из нас был способен оценить это тогда. Сам переезд (в 1953 г.) в новое здание МГУ из тесноватых и темноватых помещений биофака на улице Герцена воспринимался как ожидаемый шаг по намеченному партией и вождём пути в светлое будущее. Широкие рекреации (тогда еще не перестроенные позже под кабинеты), множество картин на стенах, – все это и многое другое, как и наш профессорско-преподавательский корпус, воспринималось как нечто само собой разумеющееся, как оптимистическое продолжение послевоенной эпохи. Иногда в нашем коридоре случалось встретить сразу двух из названных мною профессоров.

К нашей теме прямое отношение имеют двое: Н.П. Наумов и А.Н. Формозов. Всякому знаком «Спутник следопыта» Формозова, полный чудесных зарисовок, точных и информативных. Александр Николаевич был прекрасным рассказчиком, художником и писателем одновременно. Рассказам же Николая Павловича была присуща какая-то продуманная экономность произносимого. Вспоминались сибирские персонажи Вячеслава Шишкова: «... – сказал он, а сам подумал: можно было бы промол-

чать». Я не помню собственных рисунков в рукописях Николая Павловича или на его лекциях. Без них слушателю не всегда было понятно: знакомы ли ему все эти мелочи, которые так мастерски переданы в рисунках Формозова и так хорошо им рассказаны.

«...Кормовая специализация мышей проявляется и в манере работы над кормом. Полевки поедают его без предварительной обработки, только пережевывая взятую в рот пищу. Мыши вначале удаляют наиболее грубые, неперевариваемые части. Семена они очищают от оболочек и поедают только эндосперм. При клеточном содержании мышей, кормушки всегда после использования корма наполнены такими «отрубями». При питании семенами, имеющими твердую оболочку (орехи, косточки), прогрызание ее мышами совершается быстро и очень экономно – обычно в одном месте. Желтогорлая мышь иногда раскалывает скорлупу орехов лещины так же, как это делает белка. Без повреждения вскрывается и летучка клена (используя эти отличия, мы определяли принадлежность находимых в природе кормовых столиков тому или иному виду грызунов) просовыванием между створками резцов (нижней челюсти – *О.Ю.*) и раздвижением их: все это показывает большое совершенство технических приемов работы над семенами у мышей. У полевок она груба и несовершенна. Орехи лещины рыжая полевка обычно пробует прогрызать в нескольких местах, трудится над орехом долго и часто бросает его, не достигнув успеха. У летучек клена она обычно вырывает или выгрызает одну из боковых створок; так же она поступает и с семенами ясеня.

Необходимость очищать семена от оболочек для многих мышей затрудняет использование некоторых кормов. Крупные виды (*Sylvimus flavicollis*, *Apodemus agrarius*) не могут проделывать эту кропотливую работу над мелкими семенами из-за того, что она плохо вознаграждается и физически невозможна при устройстве и размерах их резцов. Напомним, что питающаяся мелкими семенами *Mus musculus* имеет выемку на верхних резцах, в которой удерживается семечко, обрабатываемое нижними резцами».

«Хутора, гнездовые норы и кормовые площадки всегда соединены сетью тропинок, представляющих гладкие, удобные для быстрого бега дорожки. По нашим наблюдениям, они специально прокладываются зверьками, выгрызающими растительность и прокапывающими земляные препятствия. Свои «шоссе» полевки предпочитают вести под покровом растений, образующих крышу над этими «наземными туннелями». Эти тропинки необходимы в густотравных местах, где без них невозможно быстрое передвижение».

Как похоже это на фрагменты по этологии из книги Нико Тинбергена «Поведение животных». Или это из «Спутника следопыта» А.Н. Формозова? Нет, это строки (с. 13, 68) из предельно сжатых «Очерков» Н.П. Наумова – собрания сухих схем и таблиц его диссертации. Нужны ли тут

собственные рисунки? Я бы тоже не стал рисовать сам, зная, что «как у Формозова» не смогу.

Не только рисунки передают доскональность знания предмета и множества деталей, которыми надо поступиться, когда дело доходит до более общей картины. Чем больше приходится опустить в сжатой схеме, тем менее живописно она смотрится (рис. 5), пусть за ней и стоят твои знания тонкостей этологии всех тех, красочную картину жизни которых можно рассказать, но невозможно в нее втиснуть. Вместо живописных зарисовок Формозова, в «Очерках» даны лишь немногие скупые схемы и краткие описания видоспецифических особенностей типов колоний, устройства гнезд и способов рытья нор: «...желтогорлые мыши роют охотно. Они делают передними лапками небольшое углубление в грунте, а затем, грызя землю зубами, отбрасывая ее передними лапками под себя, а задними из норы, ложась то на спину, то на бока, как бы ввинчиваются в землю. Зубы принимают тем большее участие, чем тверже грунт. Нельзя не отметить большого сходства техники рытья у лесных мышей, слепушонки и тушканчиков» ... И столь же кратко о причастной к этому «адаптивной морфологии» землероев, отлично знакомой самому автору, но с уважительной ссылкой на Б.С. Виноградова (1926): «Помимо строения конечностей, высокоспециализированных у слепушонки (Угрюмый, 1934), Виноградов относит к ним строение резцов и ротовой полости. У роющих видов резцы увеличивают радиус изгиба и далеко выдаются из ротовой полости. Одновременно на пространстве диастемы появляется полоска кожи с волосами, препятствующая проникновению земли в ротовую полость. Передний отдел ее вместе с резцами меняет функцию и превращается в роющий инструмент, достигающий у слепушонки большой мощности».

«Следует отметить сложность курганчика, требующего большой землекопной работы...Курганчик, как и колония полевков, представляет семейное жильё и часто заселяется группой зверьков, строящих его совместно. Иногда он служит местом обитания нескольких поколений» (несколько поколений. А у большой песчанки – множеству поколений на протяжении сотен лет). По данным Лобачева – вроде лет по 900? Там, где слезавшийся песок режется лопатой или ножом, но не поддается голым рукам.

Сравнение этих «похожих, но не одинаковых», «мелких, но многочисленных» еще раз показало, насколько бедны статичные рисунки ареалов и цифры численности того или иного вида. Ничто здесь не статично, все дышит, то сокращаясь, то разливаясь по обитаемым просторам, иногда согласованно (при экологических катастрофах), но часто для каждого вида по-своему (поскольку и способы выживания, и бедствия у каждого свои. «Миллионы этих маленьких прожорливых зверьков» гонят с места на место пахота и выпас скота, засуха и сезонные затопления). И места спасе-

ния (станции переживания) в неблагоприятные сезоны или годы бедствий у них разные, и пути расселения при восстановлении численности тоже.

Эта динамичная картина отражает массовые последствия действия внешних факторов на популяцию, но при этом сама популяция ведет себя не просто как сумма особей (всех затопило – все и утонули): ответная реакция часто опосредована сложными формами поведения, опять-таки видоспецифичными (как устройство убежищ и «манера работы над кормом»). Динамика этой картины отлична у разных видов, то есть видоспецифична, и поэтому заслуживает включения в список черт, неотторжимо присущих тому или иному виду. В зависимости от детальности описания, она имеет один рисунок на общей карте, другой – на небольшой площадке с ежедневными наблюдениями. Только все это вместе и есть то, что называется данным видом: не то, что в банке с формалином и даже не в клетке с этикеткой, а вот это дышащее, динамичное, *своё на каждом уровне описания*, множество. Не только анатомия животного, не только привычно понимаемая экология (в первую очередь, «экология особи») но и пронизанная тканью контактов между соплеменниками общность ответных реакций. Чуть перефразируя приводимые автором во введении «Экологии животных» слова И.М. Сеченова: «Поэтому в научное определение организма должна входить и среда, влияющая на него», скажем: *Поэтому в научное определение вида должна входить и характеристика структуры его популяций*. «Тип динамики населения – такая же характерная видовая или групповая особенность, как и их морфо-физиологические свойства» (с. 452). Есть ли сомнения, что эта сторона не менее важна, чем трофические связи?

Так что есть своя логика в том, что одна из главных тем «Очерков», такая близкая собственным интересам автора, стала ведущей (и самой большой) **главой** в первой (вводной) части «Экологии». Все эти динамичные, переменчивые, пульсирующие популяции и поселения были предметом его постоянного, неизменного интереса, но за картами и цифрами для него никогда не терялся мир «интимных» (характерный для Н.П. Наумова термин) – т.е. порой скрытых от наблюдателя, взаимодействий сочленов популяций. Прямым отображением этой стороны их жизни, похожим на сеть следов на снегу, представляется картирование индивидуальных участков и территориальное поведение в целом. Стоит обратить внимание, сколько рисунков-схем в «Экологии животных» обоих изданий посвящено этому. Именно мир внутривидовых взаимодействий (правильнее было бы сказать мир «социальных» повадок животных, такой привычный этническим следопытам – эвенкам, индейцам и бесчисленным «первобытным охотникам», и так близко знакомый Н.П. Наумову, А.Н. Формозову или Сетон-Томпсону) явился источником интереса Николая Павловича к коммуникации, сенсорике и сигнальным полям.

Но эти пристрастия автора, его собственное ранжирование приоритетов пришлось не всем по душе, и как сказано в предельно кратком Пре-

дисловии ко второму изданию, *«автор целиком переработал книгу. Учены критические замечания, сделанные в напечатанных рецензиях и многочисленных письмах к автору»*. Следует дипломатичная ссылка на «быстрое развитие экологической науки», как источник необходимости коренной переделки книги (второе издание вышло всего через 8 лет, в 1963 г.), но сама эта переделка состояла прежде всего в том, что автор (1) (как искать эту ссылку?) пошел на уступку и отнес дорогую ему часть (Экология популяций) на второе место – *после* аутоэкологии, и (2) уделил еще больше внимания этой тематике, о чём в Предисловии сказано прямо: *«Сильно изменена структура книги: значительно подробнее освещены вопросы внутривидовых отношений и популяционной экологии; заново написана (при деятельном участии Г.Н. Симкина) глава о пространственной ориентации животных»*. Следующие за этим слова благодарности Николая Павловича «своим молодым товарищам по работе В.С.Лобачеву и Г.Н. Симкину, оказавшим неоценимую помощь в переработке и подготовке книги к печати» мне прекрасно понятны: в свое время мое рабочее место на кафедре было в комнате, смежной с его кабинетом. Дверь между ними была далеко не всегда закрыта, и свидетелем интенсивности их совместной работы мне случалось быть.

Подобно тому, как «единственно научную» зоологию коллекционных скелетов и тушек сменили в свое время полевые наблюдения и экология, так маргинальные поначалу работы энтузиастов изучения «интимных сторон биологии» (путем повторных отловов живоловками), в сочетании с исследованием органов чувств животных, привели к становлению нового плодотворного направления, в котором привычно базовые трофические цепи участников биоценоза уступили место миру их информационно-сигнальных связей и взаимодействий. Все то, что осмыслялось и калькулировалось в терминах пищевых связей, стало принюхиваться, прислушиваться и присматриваться к своему ближайшему окружению, к соседям и опасностям, к добыче и своему жилищу. Из всего этого выросло новое направление – поставленная Николаем Павловичем Наумовым концепция сигнальных биологических полей.

(Даже сегодня вряд ли возможно организовать сбор нужной массы первичных данных о населении некоторого вида на реально обитаемой им территории, чтобы сегодняшними средствами анимации показать, как же выглядит эта динамическая картина его численности и плотности. Можно представить себе, как она могла бы выглядеть в идеале, но стоит вспомнить, как мало было известно в этом плане до работ Николая Павловича. А ведь в начале его пути даже с языком описания важных сторон поведения могло не быть ясности. Сегодня многое разложено этологией по ее собственным полочкам. А если присмотреться, сколько «её», т.е. *этологических* моментов являются ключевыми в содержании «Очерков экологии...» мышевидных грызунов!).

Мои «зрение и поведение». Среди моих неоплаченных долгов перед Николаем Павловичем есть ряд эпизодов, когда его участие в поворотах моей судьбы было решающим. В то время направление выпускников «по распределению» было жестким, и мне предстояла служба в Кзыл-Орде, в отделении Аральской ПЧС. Меня, знакомого с реалиями производственных работ, входивших в обязанности зоолога противочумной станции, ужасала перспектива заставлять других работать в изнуряющую жару, когда сам не имеешь на это сил. Не только прелестью тропления в часы утренней прохлады запоминается пустыня. Николай Павлович обещал освободить меня от направления, с условием, что я не буду создавать проблем при самом распределении. Не думаю, чтобы в Отделе особо опасных инфекций Минздрава СССР, учреждении режимном, любили менять решения, но благодаря его авторитету я остался в Москве. По чистой случайности, в итоге я оказался в окружении физиков и математиков, занимающихся зрением человека и животных в Институте биофизики. Но случалось снова бывать в пустыне, принимая участие в экспедициях Н.Н. Воронцова, наблюдать и ловить редкого тогда карликового толстохвостого трехпалого тушканчика *Salpingotus crassicauda* и открытого им нового вида – *Puggerethmus vinogradovi* в районе озера Зайсан. В 1964 г. я снова посетил Аральскую ПЧС в поездке с В.С. Лобачевым. Упоминаю об этом потому, что в этих и других подобных поездках регулярно бывали случаи наблюдений, имеющих отношение к территориальному поведению тушканчиков.

Тем временем в солидных кругах сложился интерес к бионике, и на кафедре Николая Павловича с шестидесятых годов развернулся фронт работ по органам чувств позвоночных (Симкин, Ильичев, 1966). По его приглашению мне посчастливилось с 1967 г. снова оказаться на родной кафедре, в качестве доцента-совместителя, предлагающего студентам факультативный курс «Оптическая ориентация, сигнализация и связь в мире животных». Мое рабочее место было определено в комнате, соседней с кабинетом Николая Павловича, проходную дверь в которую он не всегда держал закрытой, так как моими соседями по кабинету были секретарь Николая Павловича – Татьяна Александровна Риго и Наталья Марковна Дукельская (которая вскоре ушла на пенсию). Среди немногих моих подопечных была Люда Андрианова, которая отлично освоила микротехнику и сделала прекрасную дипломную работу по сравнительной гистологии зрительных центров пустынных грызунов – полевке Брандта, желтой пес-трушки и слепушонки, столь контрастно отличных по морфологии глаз и участию зрения в их поведении. Л.Д. Андриановой и Т.А. Риго выражают свою «глубокую признательность за большую помощь в подготовке рукописи» авторы «Зоологии позвоночных», двухтомного учебника (1979) – Н.П. Наумов и Н.Н. Карташев. Интерес Николая Павловича к органам чувств виден из того, сколько внимания уделено этому в учебнике. Пред-

мет одного из наших разговоров о зрительных сигналах и динамике брачной раскраски рыб нашел свое место (рис. 124) в первой части учебника.

Главным моим достижением на кафедре было то, что при поддержке Н.П. Наумова, тогда декана биофака, в 1970 г. удалось создать лабораторию на Звенигородской биостанции, где студенты второкурсники во время самостоятельных работ летней практики по зоологии позвоночных могли своими руками ставить электрофизиологические опыты с микроэлектродами, с отведением импульсов от одиночных нейронов зрительной системы амфибий, и т. п. Это направление работы, позволявшее наглядно познакомиться с нервными механизмами детектирования ключевых стимулов, получило название нейроэтологии (этот термин вызывал тогда очередное брюзжание: нет такой науки, и быть не может. Наряду с летней практикой, там посчастливилось сделать некоторые открытия, касающиеся участия цветного зрения в поведении бесхвостых – лягушек и жаб.

Что же касается зрения млекопитающих, то на каком-то этапе у нас с В.М. Смириним возник совместный интерес к желтой пеструшке и полевке Брандта (которую еще А.Н. Формозов называл *миниатюрным подобием суслика*). Их физиономическое сходство с сусликами, как и сходство ряда черт поведения, послужило основанием для нашей публикации в журнале Природа о зрении грызунов – обитателей аридных зон (рис. 6).

Когда, наконец, представилась возможность изучения сетчатки их глаз современными методами, включая электронную микроскопию, то круг замкнулся: дело дошло и до тушканчиков, у которых нашлись свои неожиданные тонкости, имеющие отношение если не прямо к сигнальным биологическим полям, то по крайней мере к их зрительной ориентации. Поскольку и зрение, и территориальное поведение животных естественным образом перекликаются с концепцией биологических сигнальных полей, можно полагать, что относящиеся к тушканчикам сведения по этим вопросам могут представлять интерес.

Н.П. Наумов – начальник. Есть такой термин из советского прошлого: «ответственный товарищ». Трудно точно сказать, что такое «ответственный». Но можно с полной уверенностью сказать, что Н.П. Наумов и безответственность – понятия несовместимые. Пожалуй, прежде всего, это четкое понимание своих обязанностей в отношении тех, с кем ты имеешь дело. Подчиненных, за которых ты, начальник («ответственный товарищ»), отвечаешь. За дорогих тебе родных и близких, которым ты муж и отец. Уму не постижимо, какая вера в себя нужна, чтобы взять на себя ответственность за них, без тебя абсолютно беспомощных, и решиться ехать с ними из Москвы («со всеми удобствами») в ледяную сибирскую глушь. Ехать «на зиму глядя» в буквальном смысле слова.

Пожалуй, и его характерная манера «выдавать тебе большой аванс» (в том числе предоставив свободу действий), которую я упоминал в начале

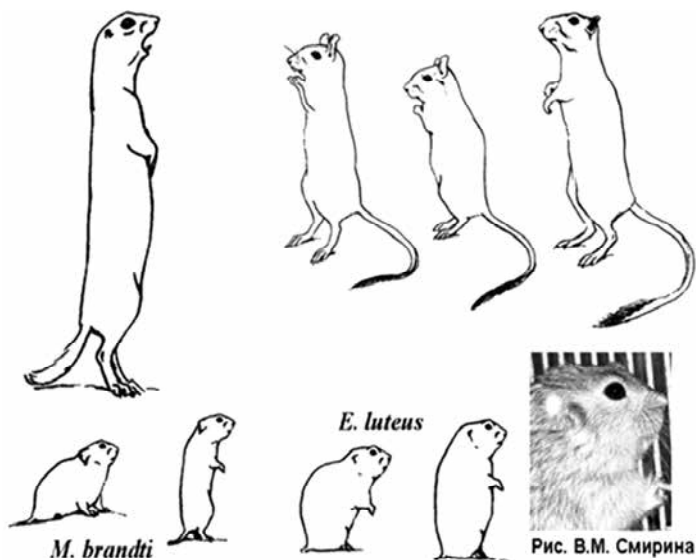


Рис. 6. Позы сусликов и их имитаторов из числа песчанок и полёвок – обитателей открытых пустынных ландшафтов (из Смирин, Орлов, 1971).

рассказа, тоже от привычной готовности взять на себя ответственность за последствия. Как пилот берет в руки штурвал. Даже не как капитан, а именно как пилот.

«Николай Павлович Наумов, по моим понятиям, был классическим руководителем той (сталинской) эпохи: жестким, требовательным, немногословным, волевым, умеющим подчинять себе людей и обстоятельства. Много позже, когда он был деканом биофака, я должен был, согласно предварительной договоренности, прийти к нему для деловой встречи, и случилось это – на другой день после кончины его единственной дочери. Ни одним взглядом или интонацией не допускал он никакой возможности выражения ему сочувствия или чего-нибудь в этом роде» – писал я в нашей анкете (Автопортреты..., 2000).

Николай Павлович Наумов не был удостоен ни звезды Героя социалистического труда, ни звания академика, ни даже члена-корреспондента АН СССР. Стоявшим с ним рядом, даже лучше чем мне, известна его ключевая роль в успехе и карьере наших выдающихся коллег – академиков В.Е. Соколова и И.А. Шилова.

Есть другая, неписаная аттестация: Великий гражданин Великой державы.

Литература

- Автопортреты поколения биологов МГУ: Выпускники биофака МГУ о биофаке, об учителях, о себе (1950–2000). 2000. М.: Изд-во МГУ.
- Виноградов Б.С. 1926: Vinogradov B.S. 1926. Materials for the systematics and the morphology of the Rodents. IV. On the mechanism of gnawing and mastication in some fossorial rodents. Ежегодник Зоологич. Музея АН СССР, Л.
- Виноградов Б.С., Аргиропуло А.И. 1938. Очерк зимней фауны юго-восточных Каракумов. Природа. № 6.
- Кашкаров Д.Н. 1945. Основы экологии животных. Л.: изд. 2-е, Учпедгиз. 383 с.
- Наумов Н.П. 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 204 с.
- Наумов Н.П. 1955. Экология животных. М.: Советская наука, 533 с.
- Наумов Н.П. 1963. Экология животных. (2-е изд.). М.: Высшая школа. 618 с.
- Наумов Н.П., Карташев Н.Н. 1979. Зоология позвоночных. М.: Высшая школа, Ч. 1 (333 с.) и 2 (272 с.).
- Огнев С.И. 1948. Звери СССР и прилежащих стран. Том шестой: грызуны (продолжение). М.-Л.: Изд-во АН СССР, 559 с. + 12 карт.
- Симкин Г.Н., Ильичев В.Д. 1966. Сигнализация и механизмы ее осуществления в общении животных. Вопросы физиологии сенсорных систем. Наука. С. 98-133.
- Смирин В.М., Орлов О.Ю. 1971. Сигнализация и ориентация у грызунов // Природа. № 5. С. 84-88.
- Формозов А.Н. 1976. Адаптация и конвергентные явления среди населения животных сходных ландшафтов // Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука. С. 267-294.
- Формозов А.Н. 2006. Спутник следопыта. Изд. 7-е, дополненное. URSS, М.: 366 с.

Список печатных работ Н.П. Наумова

- Наумов Н.П. 1923. К биологии синиц // Тр. Московского лесного ин-та. Вып. 1. С. 101-104.
- Наумов Н.П. 1924. Московские курсы охотоведения // Охотничье дело. № 1. С. 15-16.
- Наумов Н.П. 1925. К биологии ушастой совы // Украинский охотник. № 3. С. 24-26.
- Наумов Н.П. 1926. О Туруханском крае // Охотник. № 11. С. 34-36.
- Наумов Н.П. 1927. На севере Европейской части СССР // Охотник. № 1. С. 15-17.
- Наумов Н.П. 1928. В Туруханском крае // Земледелие. Вып. 4. С. 28-62.
- Наумов Н.П. 1929. К вопросу о северном землеустройстве // Охотник. № 3. С. 17-20.
- Наумов Н.П. 1930. Материалы к познанию «урожая» белки // Тр. Лосино-островской опытной станции, биология. Вып. 7. С. 103-120.
- Наумов Н.П. 1930. Промысловые млекопитающие Туруханского края // Советский север. Кн. 3. С. 28-41.
- Наумов Н.П. 1933. За социалистическое охотничье хозяйство // Советский север. Кн. 5. С. 8-12.
- Наумов Н.П. 1933. Дикий северный олень. М.: КОИЗ. 72 с.
- Наумов Н.П. 1933. К фауне млекопитающих Тунгусского округа // Бюлл. Научно-исследовательского ин-та зоологии МГУ. Вып. 1. С. 25-51.
- Наумов Н.П. 1934. Периодичность в колебаниях численности обыкновенной белки // Экология белки. М.: КОИЗ. С. 25-51.
- Наумов Н.П. 1934. Биология размножения белки // Экология белки. М.: КОИЗ. С. 52-96.
- Наумов Н.П., Курилович А.П. 1934. Советская Тунгусия. М.: Изд-во Госплана СССР. 80 с.
- Наумов Н.П. 1934. Орудия добывания промысловых животных. М.: КОИЗ. 52 с.
- Наумов Н.П. 1934. Пасти и кулемы на лисиц и песцов. М.: КОИЗ. 44 с.
- Наумов Н.П. 1934. Определение возраста белки // Ученые записки МГУ. Вып. 2. С. 45-60.
- Наумов Н.П. 1934. Млекопитающие Тунгусского округа. Тр. Полярной комиссии АН СССР. Вып. 17. 88 с.
- Наумов Н.П. 1934. Охотничье хозяйство Севера во 2-й пятилетке // Крайний север к 1934 году. М. С. 67-81.
- Наумов Н.П., Данилов Д.Н., Топорков Н.Н., Формозов А.Н. 1934. Программа по изучению охотничьего промысла на Севере. М.: Изд-во Комитета Севера ВЦИК. 64 с.
- Наумов Н.П. 1934. Опадные самолеты на куниц. М.: КОИЗ. 24 с.
- Наумов Н.П. 1934. Плашки. М.: КОИЗ. 38 с.
- Наумов Н.П. 1935. Определение возраста малого суслика // Защита растений. № 7. С. 90-98.
- Наумов Н.П. 1936. Об особенностях стационарного распределения мышевидных грызунов на Юге Украины // Зоол. журн. Т. 15. № 4. С. 674-696.
- Наумов Н.П. 1936. Размножение и смертность обыкновенной полевки // Бюл. Научно-исследовательского ин-та зоологии МГУ. Вып. 3. С. 144-170.
- Наумов Н.П. 1936. Определение возраста малого суслика // Защита растений. № 7. С. 131-134.
- Наумов Н.П. 1937. К вопросу о стационарном распределении мышевидных грызунов // Ученые записки МГУ. Вып. 13. С. 3-38.
- Наумов Н.П. 1937. О сравнительной интенсивности размножения и гибели серой полевки и степной пеструшки // Зоол. журн. Т. 16. Вып. 2. С. 331-336.
- Наумов Н.П. 1939. Экологические особенности степных мышей и полевок // Зоол. журн. Т. 18. Вып. 4. С. 711-732.
- Наумов Н.П. 1940. Экология курганчиковой мыши // Тр. Ин-та эволюционной морфологии АН СССР. Т. 3. Вып. 1. С. 33-77.
- Наумов Н.П. 1940. Очаговость распространения мышевидных грызунов и вопросы борьбы с ними // Тез. докл. I экологич. конф. Киев. С. 63-64.

- Наумов Н.П. 1940. Полевое изучение питания грызунов // Тез. докл. I экологич. конф. Киев. С. 65-66.
- Наумов Н.П. 1945. Географическая изменчивость динамики численности и эволюция // Журн. общ. биологии. Т. 6. Вып. 1. С. 37-52.
- Наумов Н.П., Фолитарек С.С. 1945. Географическая изменчивость динамики численности мышевидных грызунов // Журн. общ. биологии. Т. 6. Вып. 5. С. 331-345.
- Наумов Н.П. 1946. О биологических особенностях планирования борьбы с мышевидными грызунами // Зоол. журн. Т. XXV. Вып. 1. С. 81-86.
- Наумов Н.П. 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 204 с.
- Наумов Н.П. 1949. Активности цикл // БСЭ. Т. 1. М. 625 с.
- Наумов Н.П., Варшавский С.Н., Касаткин Б.М., Крылова К.Т. 1949. Временная инструкция по борьбе с большой песчанкой. Алма-Ата: Мин. здравоохранения СССР. С. 1-16.
- Олеуфьев Н.Г., Наумов Н.П., Майский И.Н. 1950. Основные итоги комплексной туляремийной экспедиции // Вестн. АМН СССР. № 1. С. 46-48.
- Наумов Н.П. 1950. Обязательные мероприятия по борьбе с мышевидными грызунами в полях. М.: Мин. здравоохранения СССР. С. 18-31.
- Наумов Н.П. 1950. Динамика населения и методы прогноза численности обыкновенной полевки в центральных областях СССР // Тез. докл. II экологич. конф. Киев. С. 57-61.
- Наумов Н.П. 1951. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов // Фауна и экология грызунов. Вып. IV. МОИП. С. 3-21.
- Наумов Н.П. 1951. Вредные грызуны и борьба с ними. М.: Из-во Ин-та санитарного просвещения. С. 1-11.
- Наумов Н.П. 1951. Новые методы борьбы с обыкновенной полевкой // Зоол. журн. Т. XXX. Вып. 5. С. 466-476.
- Иоффе И.Г., Наумов Н.П., Абрамов Ф.И., Фолитарек С.С. 1951. Природные очаги чумы Центрального Тянь-Шаня // М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 110-193.
- Наумов Н.П., Дукельская Н.М., Домбровский В.В. 1951. Система борьбы с обыкновенными полевками // Тр. Центрального н.-и. ин-та дезинфекции и дезинсекции. Т. 7. С. 237-242.
- Наумов Н.П. 1951. Общая инструкция по службе учета и прогноза численности грызунов. Саратов: Мин. здравоохранения. СССР. 91 с.
- Наумов Н.П. 1953. Динамика численности обыкновенной полевки и методы ее прогнозов // Зоол. журн. Т. XXXII. Вып. 2. С. 300-311.
- Наумов Н.П. 1953. Вредные грызуны и борьба с ними // Изд. II переработанное Ин-та санитарного просвещения. М. С. 1-13.
- Наумов Н.П. 1953. Барханый кот в Средней Азии // Природа. № 12. С. 115.
- Наумов Н.П. 1953. Эктопаразиты (рецензия на сборник) // Зоол. журн. Т. XXXII. Вып. 3. С. 562-563.
- Зенкевич Л.А., Наумов Н.П. 1953. Программа по зоологии для университетов. М.: Изд-во МГУ. 20 с.
- Наумов Н.П. 1954. Типы поселений грызунов и их экологическое значение // Зоол. журн. Т. XXXIII. Вып. 2. С. 268-289.
- Наумов Н.П. 1954. Программа курса экологии животных. М.: Изд-во МГУ. 7 с.
- Наумов Н.П. 1954. Эпизоотологическое значение типов поселений грызунов // Сессия АМН СССР, посвященная 70 акад. Е.Н. Павловского. М. С. 71-72.
- Наумов Н.П. 1954. Некоторые итоги мечения (кольцевания) наземных млекопитающих в связи с изучением их внутривидовых связей // Тез. докл. III экологич. конф. Киев. С. 117-120.
- Наумов Н.П. 1954. Естественные сообщества. А. Дайс (рецензия) // Новые книги за рубежом (биология). № 9. С. 65-70.
- Наумов Н.П. 1955. Экология животных. М.: Советская наука. 533 с.
- Наумов Н.П. 1955. Видовое население, его структура и отношения со средой // Вест. МГУ. № 9. С. 25-37.

- Наумов Н.П. 1955. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии медицинской зоологии. М. Вып. IX. С. 179-203.
- Наумов Н.П., Кулик И.Л. 1955. О костях млекопитающих собранных на колониях больших песчанок. // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии медицинской зоологии. М. Вып. IX. С. 203-217.
- Наумов Н.П. 1955. Элементарные очаги инфекций в природных очагах болезней // Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунологии. № 4. С. 15-21.
- Наумов Н.П., Сыроечковский Е.Е. 1955. О северной границе распространения гребнепалого тушканчика // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. IX. № 4. С. 96-97.
- Наумов Н.П. 1956. Межвидовые и внутривидовые отношения у животных (преимущественно позвоночных) // Успехи совр. биол. Т. XI. Вып. 1. С. 74-89.
- Наумов Н.П. 1956. Мечень млекопитающих и изучение их внутривидовых связей // Зоол. журн. Т. XXXV. Вып. 1. С. 3-15.
- Наумов Н.П., Сыроечковский Е.М. 1956. О зависимости размещения нор больших песчанок от рельефа песков // Зоол. журн. Т. XXXV. Вып. 11. С. 1713-1722.
- Naumov N.P. 1956. Marcarea mamifero for si studiul relatelor lor introspecifice // Analele Romino-Sovetice Biologie. № 4. Bucuresti. P. 117-133.
- Наумов Н.П. 1956. Теплокровные животные (преимущественно млекопитающие) как источник болезней // Юбилейная сессия Томского ин-та вакцин и сывороток. Тез. докл. С. 14-16.
- Наумов Н.П. 1957. Экология животных (на китайском языке). Пекин: Из-во АН КНР. 465 с.
- Наумов Н.П. 1957. Внутривидовые связи у млекопитающих и их изучение с помощью мечения // Вопросы экологии. Т. 2. Киев. С. 5-11.
- Наумов Н.П. 1957. Цепи питания // БСЭ. Т. 46. М. С. 559-560.
- Наумов Н.П. 1957. Роль теплокровных животных в природных очагах болезней // Тез. докл. юбилейной сессии Ин-та эпидемиологии и микробиологии АМН СССР. С. 6-8.
- Наумов Н.П., Шилов И.А. 1957. Методические указания по курсу «Экология животных». М.: Изд-во МГУ. 22 с.
- Наумов Н.П., Шилова С.А., Чабовский В.И. 1957. Роль диких позвоночных в очагах клещевого энцефалита // Зоол. журн. Т. XXXVI. Вып. 3. С. 444-452.
- Наумов Н.П. 1957. Некоторые итоги и перспективы медицинской зоологии // Тез. докл. Науч. сессии по природной очаговости и эпидемиологии особо опасных заболеваний. Саратов. С. 263-265.
- Наумов Н.П., Жучаев А.А., Арсланова А.Х., Жучаева А.Ф., Варшавский С.Н., Шилов М.Н., Беседин Б.Д., Подлесский Г.И., Крылова Т.К., Шилова Е.С., Комардина М.Г. 1957. Основные итоги эпизоотологического изучения Приаральского участка Средне-Азиатского равнинного очага чумы за период с 1946–1956 гг. // Тез. докл. Науч. сессии по природной очаговости и эпидемиологии особо опасных заболеваний. Саратов. С. 265-272.
- Наумов Н.П., Шилова С.А. 1957. Роль позвоночных животных в клещевых очагах // Тез. докл. Науч. сессии по вопросам эпидемиологии. Красноярск. С. 14-17.
- Наумов Н.П. 1957. Рецензия на книгу: А.П. Бекстон “Жизнь животных” // Новые книги за рубежом. Сер. биология. № 4. С. 7-8.
- Наумов Н.П. 1959. Некоторые итоги и перспективы медицинской зоологии (позвоночных) // Зоол. журн. Т. XXXVIII. Вып. 3. С. 320-333.
- Наумов Н.П. 1958. Некоторые основные вопросы динамики населения животных // Зоол. журн. Т. XXXVIII. Вып. 5. С. 659-675.
- Наумов Н.П. 1958. Взаимодействия со средой одиночных организмов и популяций животных // Философские вопросы естествознания. № 1. С. 289-307.
- Naumov N.P. 1958. Enige Grundfragen der Populations dynamik bei Tieren // Naturwissenschaftliche Beitrage. H. 12. Berlin. S. 35-53.
- Наумов Н.П. 1958. Теплокровные животные – хранители болезней человека // В кн. Природноочаговые заболевания. Сб. тр. конф., посвященной 50-летию Томского ин-та вакцин и сывороток. Томск. С. 32-40.

- Наумов Н.П. 1958. Рецензия на книгу: Г.Л. Кларк “Элементы экологии” // Новые книги за рубежом. Сер. биология. № 2. С. 3-4.
- Дементьев Г.П., Наумов Н.П. 1958. Имеются все предпосылки для расширения сотрудничества // Газета Монголын сонин. 20. Улан-Батор.
- Naumov N.P. 1959. Population dynamics in terrestrial vertebrates // Proc. XV International Congress of Zoology. London. P. 1004-1006.
- Naumov N.P. 1959. Citeva probleme aledinamicii populatului animale // Analele Romino-Sovetice Biologie. 40. № 1. Bucuresti. P. 150-173.
- Наумов Н.П., Беседин М.Н., Жучаев А.А., Варшавский С.Н., Ротшильд Е.В., Смирин В.М. 1959. Временное наставление по методике выявления и ликвидации элементарных очагов чумы в пустынях Казахстана. М.: Изд-во Минздрава СССР. 66 с.
- Наумов Н.П. 1959. Внутривидовая структура у высших позвоночных и некоторые вопросы ее изучения эколого-физиологическими методами // Тез. докл. Совещ. по экологии и физиологии. Т. 2. С. 65-67.
- Наумов Н.П. 1959. Некоторые итоги и перспективы медицинской зоологии // Природная очаговость и эпидемиология особо опасных инфекционных заболеваний. Саратов. С. 409-4021.
- Наумов Н.П., Жучаев А.А., Варшавский С.Н., Арсланова А.Х., Жучаева А.Ф., Шилов М.Н., Беседин Б.Д., Подлесский Г.И., Крылова Т.К., Шилова Е.С., Комардина М.Г. 1959. Условия существования и важнейшие эпизоотологические особенности Приаральского участка Средне-Азиатского равнинного очага чумы за период с 1946-1956 гг. // Природная очаговость и эпидемиология особо опасных инфекционных заболеваний. Саратов. С. 65-83.
- Наумов Н.П., Груздев В.В. 1959. Некоторые методические вопросы участия зоологов в естественно-историческом районировании СССР для целей народного хозяйства // Матер. 3-го совещ. по естественно-историческому и экономико-географическому районированию СССР. М.: Изд-во МГУ. С. 91-95.
- Naumov N.P. 1961. Ecologia zwerzat. Warszawa. 532 p.
- Naumov N.P. 1961. Ecologia animalelor. Bucuresti. 540 p.
- Наумов Н.П. 1961. Первый международный териологический симпозиум // Зоол. журн. Т. XL. Вып. 4. С. 634-636.
- Наумов Н.П., Шилов И.А. 1961. Экология животных. Методические указания для студентов-заочников. М.: Изд-во МГУ. 28 с.
- Наумов Н.П. 1961. Рецензия на книгу «Сводки по туляремии» 1960 г. // Журн. медицинской паразитологии и паразитические болезни. Т. 30. № 4. С. 493-494.
- Наумов Н.П., Никольский Г.В. 1962. О некоторых общих закономерностях динамики популяций животных // Зоол. журн. Т. XLI. Вып. 8. С. 1132-1141.
- Наумов Н.П. 1962. Рецензия на книгу: Ш. Кайзер “Физиология естественной спячки” / Новые книги за рубежом. Сер. биология. № 4. С. 8-10.
- Наумов Н.П. 1962. Рецензия на сборник: “Биологические проблемы, возникающие при борьбе с вредителями и болезнями”. Симпозиум Ин-та биологии в Лондоне // Новые книги за рубежом. Сер. биология. № 5. С. 63-64.
- Наумов Н.П. 1963. Мечение млекопитающих в СССР // Symposium theriologicum. Praha. P. 221-232.
- Naumov N.P. 1963. Cuprtivite la unele legi generale ale dinamicii populatilor. // Analele Romino-Sovetice Biologie. P. 105-114.
- Наумов Н.П. 1963. Экология животных. Изд. 2-е, переработанное. М.: Высш. шк. 618 с.
- Наумов Н.П., Касаткин Б.М. 1963. Организационно методические указания по истреблению большой песчанки с целью оздоровления территории от чумы. М.: Изд-во МГУ. 19 с.
- Наумов Н.П. 1963. Биологические макросистемы // Природа. № 5. С. 22-29.
- Наумов Н.П., Симкин Г.Н., Ильичев В.Д., Васильев Б.Д. 1963. О некоторых вопросах акустической ориентации наземных позвоночных // Зоол. журн. Т. XLII. Вып. 8. С. 1200-1212.

- Наумов Н.П. 1963. Органический мир как целое // Очерки диалектики живой природы. М.: Соцэкгиз. С. 100-131.
- Наумов Н.П., Симкин Г.Н., Ильичев В.Д. 1964. О пространственной ориентации животных и проблеме управления поведением // Науч. докл. высшей школы. Сер. биологические науки. № 1. С. 11-17.
- Наумов Н.П. 1964. О методических проблемах биологии // Науч. докл. высшей школы. Сер. философские науки. № 1. С. 136-145.
- Наумов Н.П. 1964. Микроструктура и устойчивость природных очагов болезней // Зоол. журн. Т. XLIII. Вып. 3. С. 322-333.
- Наумов Н.П. 1964. Биологи Московского университета сельскому хозяйству // Вест. МГУ. Сер. биология и почвоведение. № 2. С. 3-7.
- Наумов Н.П., Ильичев В.Д., Симкин Г.Н., Васильев Б.Д. 1964. Структурные основы функционирования периферического отдела слухового анализатора наземных позвоночных // Реф. докл. на 1 годичной научно-отчетной конф. биолого-почвенного ф-та МГУ. Изд-во МГУ. С. 135-136.
- Наумов Н.П., Лобачев В.С. 1964. Изучение элементарных очагов чумы и опыт их оздоровления в Приаральских Каракумах // Реф. докл. на 1 годичной научно-отчетной конф. биолого-почвенного ф-та МГУ. Изд-во МГУ. С. 134-135.
- Naumov N.P. 1964. Klanganalyse im grosshirn der Vogel. // Naturwissenschaften. N. 24. P. 644-647.
- Наумов Н.П. 1964. Пространственные особенности и механизмы динамики численности наземных позвоночных // Матер. совещ. Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных. Изд-во Наука. С. 121-124.
- Naumov N.P., Simkin G.N. 1965. Die akustische Bedeutung des ausseren Gehororgans // Naturwissenschaften. N. 6. P. 144-145.
- Наумов Н.П., Касаткин Б.М., Амиров А.Д., Беседкин Д.Б., Лапин И.С., Лобачев В.С. 1965. Предварительные итоги оздоровительных работ в Приаральских Каракумах // Матер. 4-й науч. конф. по природной очаговости и профилактике чумы. Алма-Ата: Кайнар. С. 176-178.
- Наумов Н.П., Лобачев В.С. Структура поселений и подвижность больших песчанок // Матер. 4-й науч. конф. по природной очаговости и профилактике чумы. Алма-Ата: Кайнар. С. 178-181.
- Наумов Н.П., Ильичев В.Д. 1965. Акустические репелленты и их применение. М.: Изд-во МГУ. 48 с.
- Наумов Н.П., Мантейфель Б.П., Якоби В.Э. 1965. Ориентация и навигация животных // Природа. № 2. С. 26-32.
- Наумов Н.П. 1965. Рецензия на книгу: Калхаун Э. "Физиологическая териология" // Новые книги за рубежом. Сер. биология. № 5. С. 28-30.
- Наумов Н.П., Ильичев В.Д., Васильев Б.Д., Симкин Г.Н. 1965. Морфофункциональные основы акустической ориентации наземных животных в связи с вопросами моделирования // Бионика. М.: Наука. С. 323-334.
- Наумов Н.П., Ильичев В.Д. 1965. Несколько замечаний о проблеме ориентации // Бионика. М.: Наука. С. 378-380.
- Наумов Н.П., Мантейфель Б.П., Якоби В.Э. 1965. Ориентация и навигация в мире животных // Бионика. М.: Наука. С. 245-250.
- Наумов Н.П. 1965. К.Ф. Рулье и современная экология // Вопросы истории естествознания и техники. № 18. М.: Наука. С. 75-82.
- Наумов Н.П. 1965. Пространственные особенности и механизмы динамики численности наземных позвоночных // Журн. общ. биологии. Т. 26. № 6. С. 625-633.
- Naumov N.P. 1965. Microstructure and stability of natural foci of diseases. // Proceed. Symposium Czechoslovenssca Acad. Sci. Prague. P. 41-54.
- Naumov N.P. 1965. Natur als Model // Berline Zeifund. N. 54. Is. 21. S. 45-53.
- Дементьев Г.П., Наумов Н.П. 1966. Материалы по фауне наземных позвоночных восточного Халха // Эрдэн шинжилгээний ууврал бичиг. Т. 9. № 2. С. 27-43.

- Наумов Н.П., Даваа Н. 1966. Численность полевки Брандта и ее изменения в западной части Восточной Монголии // Эрден шинжилгээний ууврал бичиг. Т. 9. № 2. С. 44-55.
- Наумов Н.П., Соин С.Г. 1966. Наука – важнейшая производительная сила развития коммунистического общества // Вестн. МГУ. Сер. IV, биология и почвоведение. № 3. С. 3-6.
- Наумов Н.П. 1966. Рецензия на книгу: В. Мартен “Бионика” // Новые книги за рубежом. Сер. биология. № 4. С. 5-6.
- Рубин А.Б., Фохт А.С., Наумов Н.П. 1966. К вопросу о математическом моделировании экологических систем // Журн. общ. биологии. Т. 27. № 2. С. 163-176.
- Наумов Н.П. 1966. Предисловие редактора к книге Р. Райт “Наука о запахах”. М.: Мир. С. 5-8.
- Наумов Н.П. 1966. Предисловие редактора к книге Л. Милн «Чувства животных и человека». М.: Мир. С. 5-9.
- Наумов Н.П. 1966. Об эволюции биологических макросистем // Тез. докл. научн. конф., посвященной 100-летию со дня рождения акад. А.Н. Северцова. С. 42-48.
- Наумов Н.П. 1967. А.Н. Северцов и современные представления о биологическом прогрессе // Главные направления эволюционного прогресса. М.: Изд-во МГУ. С. 173-185.
- Наумов Н.П. 1967. Некоторые проблемы популяционной биологии и охотничье хозяйство // Les reports du vu Congres de L'Union International de Biologie du Gibier Beograd. P. 121-133.
- Наумов Н.П. 1967. Бионика: исследования, подготовка кадров // Вестн. высшей школы. № 7. С. 50-54.
- Наумов Н.П. 1967. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных // Зоол. журн. Т. XLVI. Вып. 10. С. 1470-1482.
- Наумов Н.П. 1967. Биология // Московский университет за 50 лет советской власти. М.: Изд-во МГУ. С. 312-367.
- Наумов Н.П., Протасов В.Р., Симкин Г.Н., Ильичев В.Д., 1967. Средства общения у животных и их моделирование // Вопросы бионики. М.: Наука. С. 419-445.
- Наумов Н.П. 1967. Биология в Московском университете за 50 лет Советской власти // Вестн. МГУ. Сер. VI, биология и почвоведение. Т. 22. № 6. С. 4-10.
- Наумов Н.П. 1967. Об эволюции биологических макросистем // Журн. общ. биологии. Т. 28. № 6. С. 635-643.
- Наумов Н.П. 1967. Волк // Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. М.: Высш. шк. С. 146-193.
- Наумов Н.П. 1967. Предисловие к книге: В. Мартек «Бионика». М.: Мир. С. 1.
- Наумов Н.П. 1967. Уровни организации живой материи // Тез. докл. конф. Методические вопросы системно-структурного исследования. М.: Изд-во МГУ. С. 89-94.
- Наумов Н.П. 1967. Экология животных. (на японском языке). Изд-во Katou. 667 с.
- Naumov N.P. 1968. Eradication of elementary plague foci as a means of improving health conditions // Cent. Inst. Advance. Medic. Studies. Moscow. P. 1-18.
- Наумов Н.П. 1969. Рецензия на книгу Л. Герарден «Бионика» // Новые книги за рубежом. Сер. биология. № 9. С. 4-5.
- Наумов Н.П., Баскин Л.М. 1969. Руководство в стадах северных оленей как групповая адаптация // Журн. общ. биологии. Т. 30. № 2. С. 147-156.
- Naumov N.P., Baskin L.M. 1970. Leadership in reindeer herds as a form of group adaptation // Can. Wildlife Service. № 3. P. 256-263.
- Naumov N.P. 1970. A termezset “szabadalmi” // Delta Technical Magazina. № 7. Budapest. P. 8-10.
- Наумов Н.П. 1970. Послесловие к книге П. Кроукрофт «Артур, Билл и другие». М.: Мир. С. 149-157.
- Наумов Н.П. 1970. Развитие представлений о популяциях в экологии животных // Очерки по истории экологии. М.: Наука. С. 104-146.
- Наумов Н.П., Лобачев В.С., Дмитриев П.П. 1970. Изменения в биоценозах Приаральских Каракумов при истреблении больших песчанок // Зоол. журн. Т. XLIX. Вып. 12. С. 1758-1766.

- Наумов Н.П. 1971. Рецензия на книгу: Э. Бейли "Введение в современную биологию" // Новые книги за рубежом. Сер. биология. № 4. С. 29-30.
- Наумов Н.П., Шилов И.А. 1971. Программа курса «Экология животных для государственных университетов». М.: Изд-во МГУ. 7 с.
- Наумов Н.П. 1971. Уровни организации живой материи и популяционная биология // Журн. общ. биологии. Т. 32. № 6. С. 651-666.
- Наумов Н.П. 1971. Пространственная структура вида у млекопитающих // Зоол. журн. Т. L. Вып. 7. С. 965-980.
- Наумов Н.П. 1971. Эволюция надорганизменных систем // Философские вопросы эволюционной теории. Т. 1. М.: Наука. С. 38-40.
- Наумов Н.П. 1972. Проблемы и задачи популяционной биологии // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука. С. 322-331.
- Наумов Н.П. 1972. Курс «Охраны природы». Опыт и перспективы; нужны специалисты по биосфере // Вестн. высшей школы. № 3. С. 25-28.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е. 1972. Поведенческие и физиологические реакции млекопитающих на запахи сородичей по виду // Успехи современной биологии. Т. 73. № 3. С. 427-443.
- Наумов Н.П., Лобачев В.С., Смирин В.М. 1972. Рекомендации по оздоровлению Среднеазиатского равнинного (пустынного) очага чумы. М.: Изд-во МГУ. 101 с.
- Наумов Н.П. 1972. Попытка оздоровления одного из пустынных очагов чумы // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 13. С. 51-67.
- Коган А.Б., Наумов Н.П., Режабек В.Г., Чароев О.Г. 1972. Биологическая кибернетика (учебное руководство). М.: Высш. шк. 361 с.
- Naumov N.P. 1972. The ecology of animals. Univ. Illinois Press, Chicago-London, 631 p.
- Наумов Н.П. 1972. Научные основы прогнозов природно-очаговых болезней // Итоги развития учения о природной очаговости. М.: Медицина. С. 212-228.
- Наумов Н.П. 1972. Человечество и биосфера // Вестн. МГУ. Сер. биология и почвоведение. № 3. С. 10-21.
- Наумов Н.П., Лобачев В.С., Дмитриев П.П., Смирин В.М. 1972. Природный очаг чумы в Приаральских Каракумах. М.: Изд-во МГУ. 405 с.
- Огрызов Н.А., Наумов Н.П., Тарусов Б., Кудряшов Ю., Чугунов Ю., Богатырев Г., Телецкий М. 1973. О сравнительной устойчивости некоторых видов млекопитающих к действию радиации, радиотоксину, и токсину чумы // О механизмах природной и модифицированной радиочувствительности. М.: Изд-во МГУ. С. 2-12.
- Наумов Н.П. 1973. Бионика и надорганизменные системы // Проблемы бионики. М.: Наука. С. 7-14.
- Наумов Н.П., Лобачев В.С., Дмитриев П.П., Капаров Ю.В., Смирин В.М., 1973. Опыт изучения скорости распространения и путей перемещения эпизоотий чумы в северной пустыне // Журн. микробиологии и эпидемиологии. Вып. 2. С. 78-85.
- Наумов Н.П. 1973. Теоретические основы и принципы экологии // Современные проблемы экологии. М.: Изд-во МГУ. С. 3-20.
- Наумов Н.П. 1973. Популяционная экология (проблемы и задачи) // Современные проблемы экологии. М.: Изд-во МГУ. С. 76-88.
- Наумов Н.П. 1973. Сигнальные (биологические) поля и их значение в жизни животных // Журн. общ. биологии. Т. 34. Вып. 6. С. 808-817.
- Леви М.И., Бибикова В.А., Наумов Н.П., Лобачев В.С. 1973. Методические материалы по чуме, выпущенные противочумными институтами в 1971-1972 годах // Зоол. журн. Т. LIII. Вып. 1. С. 142-145.
- Наумов Н.П. 1974. Биологическая структура вида у млекопитающих // Simposium Theriologicum II; Academia, Praha. P. 1-5.
- Наумов Н.П. 1974. Механизмы взаимодействия популяций (на примере некоторых млекопитающих и птиц) // Зоол. журн. Т. LIV. Вып. 6. С. 832-847.
- Никольский А.А., Новикова О.Б., Наумов Н.П. 1975. Пространственно-временная характеристика биологического сигнального поля на примере бухарского оленя // Экология. № 1. С. 100-102.

- Наумов Н.П. 1975. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Вестн. АН СССР. № 2. С. 55-62.
- Наумов Н.П. 1975. Предисловие к русскому изданию книги Ю. Одума "Основы экологии". М.: Мир. С. 1-2.
- Naumov N.P. 1975. The role of rodents in ecosystems of the northern desert of Eurasia // "Small mammals" Intern. Biol. Progr. V. 5. Cambridge. P. 299-309.
- Naumov N.P., Lobachev V.S. 1975. Ecology of the desert rodent of the USSR // Rodent in desert environments / Prakash, Ghosh, Hague. P. 465-598.
- Наумов Н.П. 1976. Рецензия на книгу: В. Ковальский "Геохимическая экология" // Экология. № 2. С. 108-110.
- Наумов Н.П. 1976. Биологические сигнальные поля, поведение и популяционная организация животных // Групповое поведение животных. М.: Наука. С. 281-283.
- Наумов Н.П. 1977. Биологические сигнальные поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 93-110.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Никольский А.А., Овсяников Н.Г., Пасхина Н.М., Смирин В.М. 1977. Социальное поведение большой песчанки (*Rhombomys opimus*) // Поведение млекопитающих. М.: Наука. С. 5-69.
- Коган А.Б., Наумов Н.П., Режабек В.Г., Чароев О.Г. 1977. Биологическая кибернетика (учеб. руководство, из II т.). М.: Высш. шк. 365 с.
- Наумов Н.П. 1978. Стратегия воздействия на популяции млекопитающих // II Съезд Всесоюз. Териол. об-ва. М.: Наука.
- Наумов Н.П., Карташов Н.Н. 1979. Зоология позвоночных в 2-х томах. М.: Высш. шк. Т 1. 333 с. Т 2. 272 с.
- Наумов Н.П. 1979. Териология и бионика // II междунар. териол. конгресс. Прага.
- Наумов Н.П. 1979. Вопросы эволюционной экологии // Бюл. МОИП. Отд. биологии. Т. 84. Вып. 6. С. 15-26.
- Цкипуришвили Д.Г., Чавчанидзе В.В., Наумов Н.П., Лобачев В.С. 1979. Статистико-вероятностное моделирование пространственной структуры популяции большой песчанки (*Rhombomys opimus*) // Известия АН ГССР. Сер. биологическая. Т. 5 № 3. С. 238-245.
- Цкипуришвили Д.Г., Наумов Н.П., Лобачев В.С. 1980. Модель пространственной структуры и динамики численности большой песчанки.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсяников Н.Г., Попов С.В., Смирин В.М. 1981. Социальное поведение песка на острове Медном. Факторы определяющие пространственно-временной режим активности // Вопросы териологии. Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. С. 31-76.
- Наумов Н.П., Поярков А.Д. 1980. Рецензия на книгу «Поведение и экология волка» под редакцией Э. Клингхамера // Бюл. Изд-ва Прогресс. С. 16-18.

Содержание

Концепция биологического сигнального поля: методологический аспект

<i>А.А. Никольский.</i> Концепция биологического сигнального поля как раздел общей биологии	7
<i>А.А. Никольский.</i> Идея экологического наследования в трудах профессора Н.П. Наумова	12
<i>В.В. Рожнов.</i> Место концепции опосредованной хемокоммуникации в теории биологического сигнального поля Н.П. Наумова	16
<i>А.Д. Поярков.</i> Биологическое сигнальное поле: этологический, экологический и эволюционный аспекты проблемы	24
<i>А.В. Михеев.</i> Актуальная и потенциальная информативность элементов биологического сигнального поля млекопитающих	35

Биологическое сигнальное поле млекопитающих на внутривидовом и биоценотическом уровнях

<i>К.Е. Афанасьев.</i> Особенности коммуникативных систем бурого медведя (<i>Ursus arctos</i> L.) на территории заповедника «Большая Кокшага»	42
<i>Н.А. Брусенцова.</i> Характеристика структуры семейного участка барсука (<i>Meles meles</i> L.) в свете концепции биологического сигнального поля	46
<i>Е.А. Ванисова, А.А. Никольский.</i> Уборные как стабильные элементы в биологическом сигнальном поле джейрана (<i>Gazella subgutturosa</i>) в заповеднике «Тигровая балка» (Таджикистан)	50
<i>Е.А. Ванисова, А.С. Карнаухов, А.Д. Поярков, В.В. Рожнов.</i> Маркировочные деревья как аттракторы в биологическом сигнальном поле ирбиса (<i>Uncia uncia</i>)	57
<i>Э.Д. Владимирова.</i> Реакции лесной куницы (<i>Martes martes</i>) на сигналы биологического поля при различных функциональных формах активности ..	65
<i>А.М. Волох.</i> Сигнальные деревья как составная часть информационных полей дикого кабана в Украине	76
<i>П.П. Дмитриев.</i> Горизонтальная и вертикальная структура экосистем в поселениях млекопитающих как биологическое сигнальное поле	85
<i>П.П. Дмитриев.</i> Маркировка запахами территории семьи полевки Брандта (<i>Lasiopodomys brandti</i> Radde)	93
<i>Н.А. Завьялов.</i> Биологическое сигнальное поле бобров (<i>Castor fiber</i>): его элементы, структура и функции	96
<i>Е.С. Камалова.</i> Изменение внутривидового коммуникативного и маркировочного поведения енотовидной собаки (<i>Nyctereutes procyonoides</i>) на территории Мордовинской поймы национального парка «Самарская Лука» в период с 2009 по 2012 гг.	109
<i>Е.С. Камалова, М.Е. Фокина.</i> Освоение новой среды обитания енотовидной собакой (<i>Nyctereutes procyonoides</i>) и изменение значимости объектов коммуникативного характера с 1995 по 2012 гг. на примере Мордовинской поймы национального парка «Самарская Лука»	116
<i>С.А. Колчин.</i> Поведение медвежат гималайского медведя (<i>Ursus thibetanus</i>) при встрече следов сородичей	121

<i>В.В. Лапузина.</i> Динамика изменения пищевого поведения енотовидной собаки (<i>Nyctereutes procyonoides</i> Gray, 1834) на территории Мордовинской поймы национального парка «Самарская Лука» за 2009-2012 гг.	126
<i>Т.Ю. Лисицына.</i> Специфика биологического сигнального поля ластоногих	132
<i>И.Е. Менюшина, Н.Г. Овсяников.</i> Роль биологического сигнального поля в формировании репродуктивных поселений белой совы (<i>Nyctea scandiaca</i>)	136
<i>Н.Г. Овсяников, И.Е. Менюшина.</i> Элементы и функциональное значение биологического сигнального поля песца (<i>Alopex lagopus</i>)	144
<i>О.Б. Переладова.</i> Акустическое и оптическое сигнальное поле как индикатор состояния популяций редких видов (на примере некоторых видов копытных аридных экосистем)	150
<i>С.В. Пучковский, М.С. Буйновская.</i> Ииградиенты биологических сигнальных полей бурого медведя в иерархии природных систем	167
<i>М.В. Рутовская.</i> Сигнальное биологическое поле русской выхохули (<i>Desmana moschata</i>)	175
<i>Г.А. Савченко, В.И. Ронкин.</i> Осваивание территории степным сурком (<i>Marmota bobak</i>)	182
<i>Н.В. Сидорчук, В.В. Рожнов, М.В. Маслов.</i> Поселения азиатского барсука <i>Meles leucurus amurensis</i> Schrenck, 1859 как элементы биологического сигнального поля других видов млекопитающих	188
<i>С.А. Тренет.</i> Проблемы сохранения биологического сигнального поля копытных в Кавказком заповеднике	199
<i>Ю.Н. Цветкова, Д.А. Сенина, Н.Я. Поддубная, О.С. Колобова.</i> Использование экскрементов кунных как формы внутри- и межвидовой информации	207
<i>А.А. Ячменникова, А.О. Верещагин, А.Д. Поярков.</i> Случай манипулирования запахowymi метками у волков	209

Биологическое сигнальное поле и сенсорные механизмы восприятия животными информации

<i>К.В. Авилова.</i> Механорецепторные структуры животных в свете концепции биологического сигнального поля Н.П. Наумова	216
<i>Ю.А. Баженов, Н.К. Караман, А.А. Шенелев, О.В. Осипова, Е.В. Котенкова.</i> Влияние ольфакторного сигнального поля синантропных домовых мышей на поведение гемисинантропного (<i>Microtus levis</i>) и экзоантропного (<i>Myodes glareolus</i>) видов грызунов	224
<i>А.Н. Мальцев, Е.В. Котенкова.</i> Биологическое сигнальное поле и подвидовая дивергенция обонятельных сигналов домовой мыши <i>Mus musculus</i>	232
<i>О.Ю. Орлов.</i> Ландшафт, сенсорика и сигнальные поля	238

Воспоминания о Н.П. Наумове

<i>Поярков А.Д., Симкин Г.Н., Поярков Н.Д.</i> Николай Павлович Наумов: творческая жизнь	250
<i>П.П. Дмитриев.</i> Николай Павлович в поле, на кафедре и факультете	280
<i>О.Ю. Орлов.</i> Николай Павлович Наумов	292
Список печатных работ Н.П. Наумова	314

Научное издание

Утверждено к печати решением Учёного совета ИПЭЭ РАН

БИОЛОГИЧЕСКОЕ СИГНАЛЬНОЕ ПОЛЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Коллективная монография

Под редакцией А.А. Никольского, В.В. Рожнова

Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2013. 323 с.

Отпечатано в ООО «Галлея-Принт»

Москва, ул. 5-я Кабельная, 2б

Подписано в печать 09.12.2013.

Формат 60х90/16. Объем 20.13 усл.печ.л. Бум. офсетная.

Тираж 300 экз.