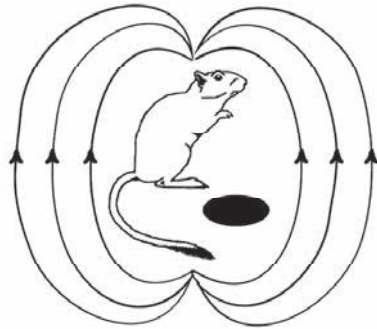


РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова

# 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., Владимиров 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., Трепет 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

ISBN 978-5-87317-940

© ИПЭЭ РАН, 2013.

© ООО “КМК”, 2013.

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:*

Nicol'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

ISBN 978-5-87317-940

© IEE RAS, 2013.

© KMK Scientific Press, 2013.

## 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, глубоко по содержанию и насыщены конкретными результатами полевых исследований, в чем нетрудно убедиться, ознакомившись 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.

**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 лежбищ 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 организмов 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. Биоценотические 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)** – «роющие зверьки, питающиеся подземными частями растений, в большинстве одиночные или полукOLONиальные, 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 *Ctenomys* (сем. Ctenomyidae), пескорои *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 наземные 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 (Авилова, 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 листовая 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 длиной светлой части 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 быстрого 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* «немы»). 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 стаиальное 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 стации – ленточные боры вдоль больших рек: емуранчик в Алешкинские пески на левом берегу Днепра, а мохноногий тушканчик – по правому берегу Иртыша, где они являлись собой очевидным образом экстраординарные 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 различимые 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 подерживаются без серьезных вмешательств. Ежедневная смена дневочных 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, джужгуна 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 acontion* (использовании им территории). В районе колодца Акчукур (Северные Кызылкумы) в мае–июне 1953 г. на обширном такыре велся 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 Международ. 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*.