

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

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

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, глубоки 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 отсутствии 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 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. 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 полуколониальные, 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 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 (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 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 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 являют 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.

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 исключая, 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, топлёное 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. Бесединым, 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, Женья 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 ошеломяло). 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 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 доможитой, 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-

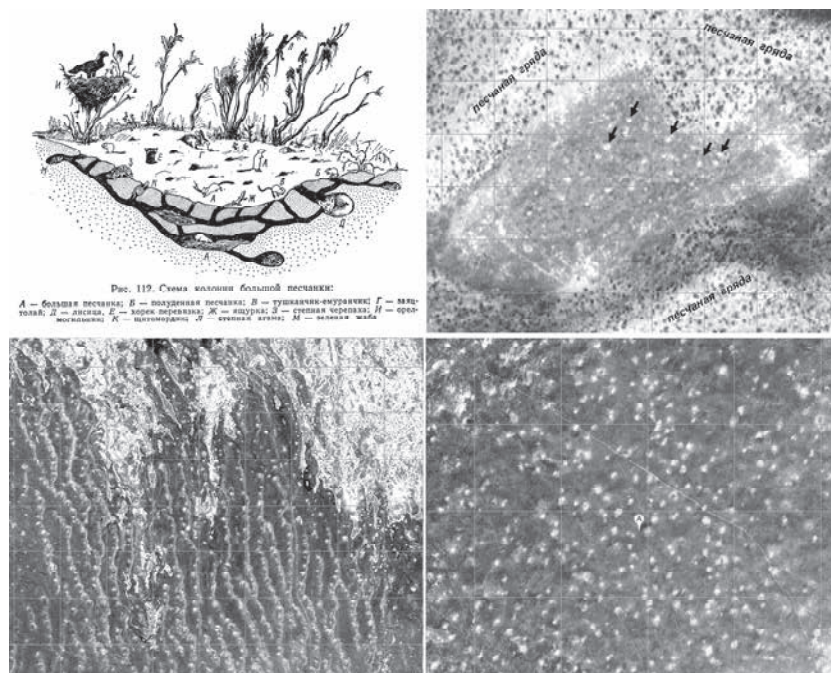


Рис. 1. Большая песчанка *Rhombomys opimus* — главный объект многих полевых исследований Н.П. Наумова и его учеников в Западных Кызылумах. **Верхний ряд:** слева — Биоценоз колонии большой песчанки — рисунок В.М. Смирнова из учебника «Зоология позвоночных» Н.П. Наумова и Н.Н. Карташева, 1979 (рис. 112); 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 путораки. 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 грядах 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 acontion*) и малого тушканчика (*Allactaga elater*). Вокруг их тоже характерного (но иного, нежели у дипуса) входа, тоже заткнутого изнутри, но не песком, а нагрызенным 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-

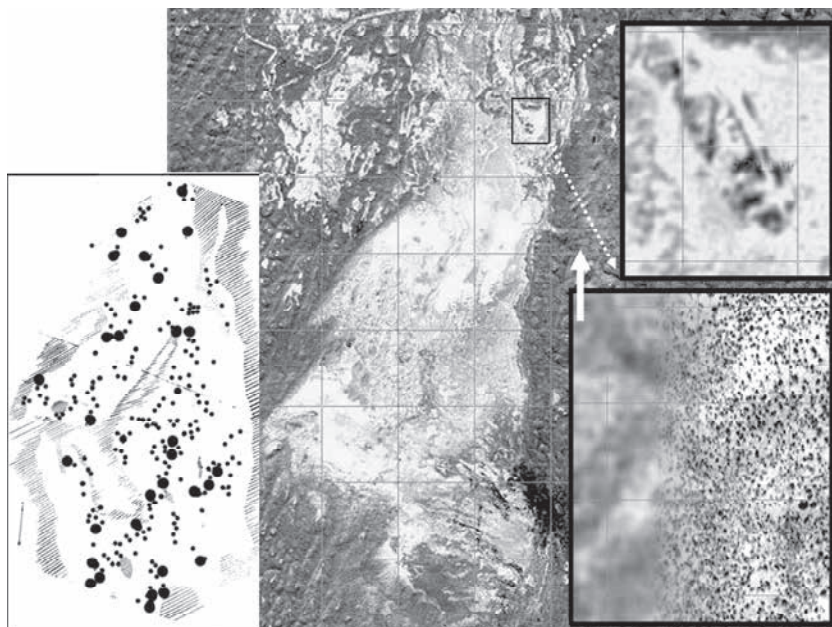


Рис. 2. Акчукур, Северозападные Кызылкумы. Поселение тарбаганчика *Alactagulus acontion* на такыре. План участка с 31 жилыми (кружки) и 210 защитными норами (точки), зарисовка от руки (слева), наложенная на вид местности со спутника (2012 г.), с сеткой 500 м. Врезки: справа вверху – следы экспедиционного 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, пытаюсь 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 спутниковы карты Google Maps представляют собой полотна, по разрешению отличающегося раз в десять. Как назло, меридианальная граница таких полотен проходит в точности по гарнице 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 водопоем 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 водопоя 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-

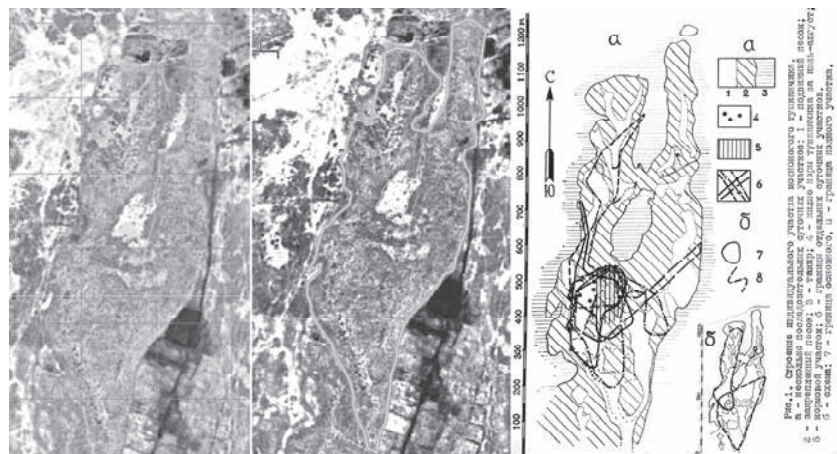


Рис. 3. Чабанказган, Северозападные Кызылкумы. Вид со спутника (2012 г.) и про-
рисовка очертаний гряды закрепленных песков, в сопоставлении с планом рабо-
чей площадки и некоторыми результатами тропления мохноногого тушканчика
Dipus sagitta (1954–55 гг.).

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 бегодня» 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 джузгуна) 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 случалось 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 Бельтау, 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 обычного 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!).

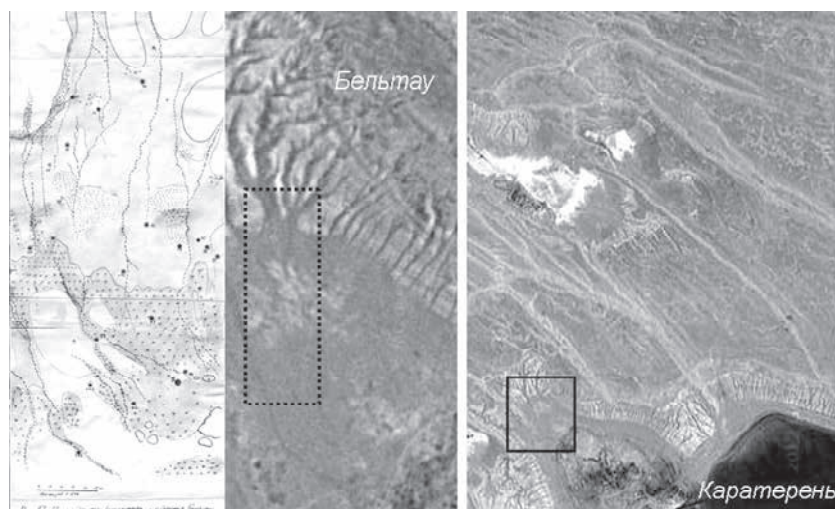


Рис. 4. Район Бельтау–Каратерень. Зарисовка поселения тушканчика Северцова и малого тушканчика у подножья возвышенности Бельтау (рисунок слева) и вид той же площадки ~95 x 200 м (пунктиром) из космоса. Весь этот участок размером ~0.5 x 0.5 км выделен контуром на общей картине справа, где километровые 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. Стационное 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 немыслимая, 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»,

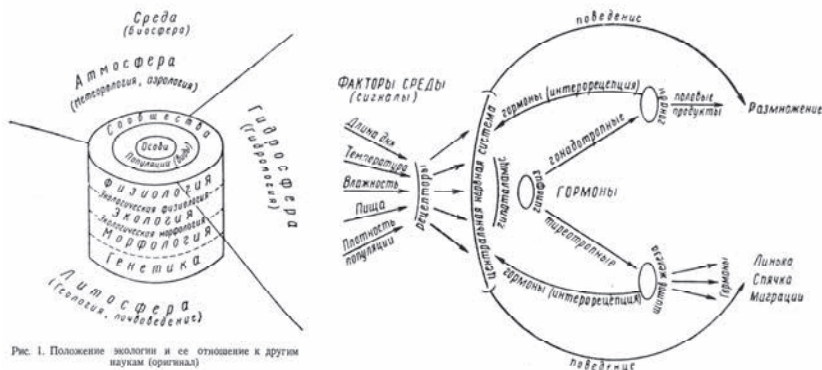


Рис. 5. Пара сжатых схем из учебника «Экология животных» (1963, с. 13 и 44) Н.П. Наумова.

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 скажочное 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, непережевываемые 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 раздвиганием 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 прогрызть 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» (нескольких поколений. А у большой песчанки — множеству поколений на протяжении сотен лет). По данным Лобачева — вроде лет по 900? Там, где следжавшийся 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 утонуло): 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 потому 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, *свое* 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. Учтены 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 приниматься, 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 сигнальный 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 – *Pygerethmus 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 шестидесятих 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 Риги 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. Риги 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 микро-электродами, 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. Смирным 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

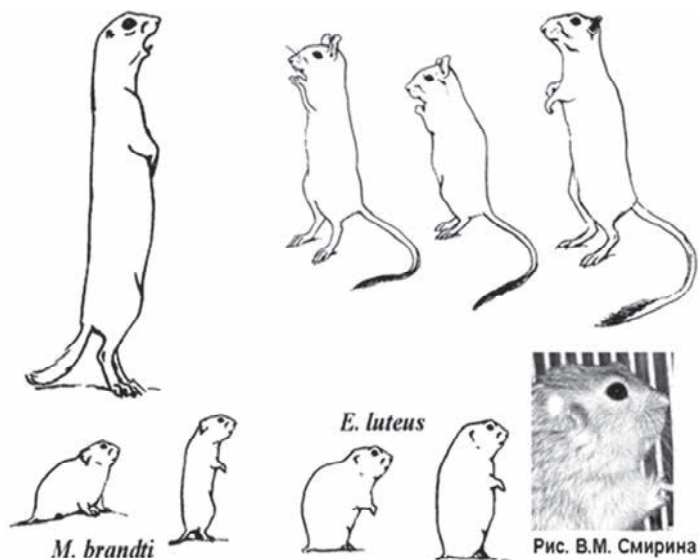


Рис. 6. Позы сусликов и их имитаторов из числа песчанок и полёвок – обитателей открытых пустынных ландшафтов (из Смирин, Орлов, 1971).

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 Кара-Кумов. 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.