

ISSN 0044-5134

Том 102, Номер 4

Апрель 2023



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Том 102, номер 4, 2023

Этот номер Журнала посвящается 50-летию Териологического общества при Российской академии наук, 95-летию академика В.Е. Соколова и 300-летию Российской академии наук

Териологическому обществу при Российской академии наук 50 лет <i>В. В. Рожнов</i>	363
“Затерянный мир” млекопитающих Восточного Индокитая: российские исследования во Вьетнаме <i>В. В. Рожнов, А. В. Абрамов</i>	374
Цитогенетика млекопитающих и ее вклад в разработку хромосомных диагнозов и системы видов <i>В. Н. Орлов, Е. А. Ляпунова, М. И. Баскевич, И. В. Картацева, В. М. Малыгин, Н. Ш. Булатова</i>	386
Основные направления эволюции млекопитающих <i>А. К. Агаджанян</i>	408
Териофаунистические исследования: история изменения подходов и современные тенденции <i>А. А. Лисовский</i>	431
Расширение ареала и особенности популяции на волне расселения: пример полуденной песчанки (<i>Meriones meridianus</i> Pallas 1773, Muridae, Rodentia) в Калмыкии <i>А. В. Чабовский, Е. Н. Суркова, Л. Е. Савинецкая, А. А. Кулик</i>	443
От агрофила к синурбисту: как обыкновенный хомяк (<i>Cricetus cricetus</i>) осваивает городскую среду <i>А. В. Суров, Т. Н. Карманова, Е. А. Зайцева, Е. А. Кацман, Н. Ю. Феоктистова</i>	453
Особенности биологии северного кожанка (<i>Eptesicus nilssonii</i> , Vespertilionidae, Chiroptera) на Среднем Урале (Свердловская область) <i>Е. М. Первушина, В. Н. Большаков</i>	466
Териологические исследования в очагах чумы на территории России и сопредельных стран <i>А. Н. Матросов, А. А. Слудский, А. А. Кузнецов, К. С. Марцоха</i>	475
Игры туруханских пищух (<i>Ochotona turuchanensis</i> Naumov 1934, Ochotonidae, Lagomorpha) в природе <i>С. В. Попов, О. Г. Ильченко, Н. Г. Борисова, С. Ю. Ленхобоева, А. И. Старков</i>	488
Архитектура волос донского зайца (<i>Lepus tanaiticus</i> , Leporidae, Lagomorpha), впервые найденного в плейстоценовых отложениях в Якутии <i>О. Ф. Чернова, Г. Г. Боесков</i>	495

Хроника и информация

Конференция с международным участием “Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии” (XI съезд Териологического общества при РАН), Москва, 14–18 марта 2022 г. <i>А. В. Купцов, В. В. Рожнов</i>	517
---	-----

Юбилей

К 95-летию академика Владимира Евгеньевича Соколова <i>Н. Ю. Феоктистова, А. В. Суров</i>	524
--	-----

Contents

Volume 102, No 4, 2023

The Present Issue of the Journal is Dedicated to the 50th Anniversary of the Theriological Society at the Russian Academy of Sciences, the 95th Birthday of Academician V. E. Sokolov, and the 300th Anniversary of the Russian Academy of Sciences

The Theriological Society at the Russian Academy of Sciences is 50 Years Old <i>V. V. Rozhnov</i>	363
A “Lost World” of Mammals in Eastern Indochina: Russian Studies in Vietnam <i>V. V. Rozhnov, A. V. Abramov</i>	374
Mammalian Cytogenetics and Its Contribution to the Development of Chromosomal Diagnoses and the Species System <i>V. N. Orlov, E. A. Lyapunova, M. I. Baskevich, I. V. Kartavtseva, V. M. Malygin, N. Sh. Bulatova</i>	386
The Main Directions of Mammalian Evolution <i>A. K. Agadzhanyan</i>	408
Faunistic Studies on Mammals: History of Approaches and Recent Trends <i>A. A. Lissovsky</i>	431
Range Expansion and Population Patterns on the Wave of Colonization: the Midday gerbil (<i>Meriones meridianus</i> Pallas 1773, Muridae, Rodentia) in Kalmykia Taken as a Model <i>A. V. Tchabovsky, E. N. Surkova, L. E. Savinetskaya, A. A. Kulik</i>	443
From an Agrophile to a Synurbist: How the Common hamster (<i>Cricetus cricetus</i>) is Settling into the Urban Environment <i>A. V. Surov, T. N. Karmanova, E. A. Zaitseva, E. A. Katsman, N. Yu. Feoktistova</i>	453
Biology of <i>Eptesicus nilssonii</i> (Vespertilionidae, Chiroptera) in the Middle Urals, Sverdlovsk Region <i>E. M. Pervushina, V. N. Bolshakov</i>	466
Theriological Investigations in Plague Foci in the Territory of Russia and Neighboring Countries <i>A. N. Matrosov, A. A. Sludsky, A. A. Kuznetsov, K. S. Martsokha</i>	475
The Turuchan pika (<i>Ochotona turuchanensis</i> Naumov 1934, Ochotonidae, Lagomorpha) Playing in the Wild <i>S. V. Popov, O. G. Ilchenko, N. G. Borisova, S. Yu. Lenkhoboeva, A. I. Starkov</i>	488
Hair Architecture of the Don hare (<i>Lepus tanaiticus</i> , Leporidae, Lagomorpha) Found for the First Time in the Pleistocene of Yakutia <i>O. F. Chernova, G. G. Boeskorov</i>	495

Chronicle and Information

The Conference “Mammals in a Changing World: Challenges of Theriology” (XI Congress of the Theriological Society at the Russian Academy of Sciences), March 14–18, 2022 <i>A. V. Kuptsov, V. V. Rozhnov</i>	517
--	-----

Anniversary

To the 95th Birthday of Academician Vladimir Evgenyevich Sokolov <i>N. Yu. Feoktistova, A. V. Surov</i>	524
--	-----

ТЕРИОЛОГИЧЕСКОМУ ОБЩЕСТВУ ПРИ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК 50 ЛЕТ

© 2023 г. В. В. Рожнов*

*Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, 119071 Россия*

**e-mail: rozhnov-v-2015@yandex.ru*

Поступила в редакцию 10.02.2023 г.

После доработки 15.02.2023 г.

Принята к публикации 22.02.2023 г.

Рассмотрены история создания Териологического общества при Российской академии наук и его деятельность на протяжении 50 лет.

Ключевые слова: териология, Териологическое общество при РАН, история

DOI: 10.31857/S004451342304013X, **EDN:** UNLRPT

Для зоологов, изучающих разные аспекты биологии млекопитающих, 2023 год юбилейный: 50 лет назад, в январе 1973 г., было создано научное общество, объединившее териологов Советского Союза и давшее мощный импульс развитию териологии в стране и развитию международных связей советских ученых с коллегами всего мира.

Полувековой юбилей создания Териологического общества при РАН — это еще и год юбилея его создателя, академика Владимира Евгеньевича Соколова, которому 1 февраля исполнилось бы 95 лет. Жизни и научной деятельности В.Е. Соколова посвящены биографические монографии, изданные в 2001, 2017 и 2022 гг. Здесь мы остановимся на деятельности академика В.Е. Соколова, связанной именно с Териологическим обществом.

Об истории Териологического общества написано немного. Деятельности его в период руководства обществом В.Е. Соколовым посвящены воспоминания секретаря общества Татьяны Ивановны Дмитриевой (2001), которая начиная с 1976 г. долгие годы выполняла эту тяжелейшую и ответственную работу вместе с Н.Н. Сухаревой. Очень важная и полезная информация о деятельности общества была собрана А.А. Аристовым и Т.И. Дмитриевой в «Международном справочнике териологов, экологов, специалистов по охране териофауны России и сопредельных стран» (1995).

В июне 1972 г. было принято Постановление Президиума АН СССР об организации Всесоюзного Териологического общества. Для подготовки Учредительного съезда ВТО был создан оргкомитет, в который вошли выдающиеся ученые с мировым именем — академик АН СССР С.С. Шварц,

академик АН УССР И.Г. Пидопличко, член-корр. АН КазССР А.А. Слудский, профессора, доктора биологических наук В.Г. Гептнер, А.Г. Банников, Н.К. Верещагин, Н.Н. Воронцов, И.М. Громов, Н.И. Калабухов, А.Н. Корнеев, Б.А. Кузнецов, А.П. Кузякин, В.В. Кучерук, Х.И. Линг, Б.С. Матвеев, А.А. Насимович, Н.В. Некипелов, Г.А. Новиков, О.Н. Нургельдыев, К.К. Флеров, А.Н. Формозов, И.Я. Поляков, Н.П. Наумов, И.А. Шилов.

Учредительный съезд Всесоюзного Териологического общества при Академии наук СССР (ВТО) состоялся 30 января 1973 г. в Москве. Инициатора его создания, В.Е. Соколова — в то время член-корр. АН СССР, директора Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР (ИЭМЭЖАН СССР), как тогда назывался нынешний Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (ИПЭЭ РАН), избрали президентом ВТО. Он бессменно руководил обществом до самой смерти в 1998 г. Ученым секретарем общества был избран В.Н. Орлов, который выполнял эту работу до 1978 г. Съезд принял Устав общества, утвержденный Президиумом АН СССР в сентябре 1973 г.

На съезде были также избраны руководящие органы, утверждена структура общества и его символика. Эмблемой был выбран сайгак, восстановлению популяции которого советские териологи уделяли большое внимание и добились в этом огромных успехов.

На Съезде было создано четыре комитета — издательский, организационный, по работе с регионами и международный, а также десять секций:

палеотериологии, морфологии, систематики, териогеографии, экологии, этологии, охраны млекопитающих, медицинской, охотничье-промысловой и сельскохозяйственной териологии. Их возглавляли в разное время известные ученые, в том числе К.К. Флеров, Л.В. Крушинский, Б.А. Кузнецов, А.А. Слудский, Н.П. Наумов, И.А. Шилов, Н.Н. Воронцов, В.В. Кучерук, А.В. Яблоков, внесшие большой вклад в развитие отечественной териологии. Были созданы также комиссии по специальным вопросам (номенклатурная, по териологическим коллекциям и др.), по отдельным таксонам (грызуны, копытные, крупные хищные, рукокрылые, насекомоядные и др.), группам видов (сурки, песчанки, тушканчики, морские млекопитающие) и по отдельным видам (серая крыса, соболь). Некоторые из этих комиссий и групп активно работают и в настоящее время.

На Учредительном съезде Общества В.Е. Соколов поставил вопрос и о проведении впервые в истории Международного Териологического конгресса. Организация и проведение конгресса в июне 1974 г. в Москве, в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова, — первые крупнейшие результаты деятельности общества и триумф отечественной териологии. Участники конгресса получили значки с символикой Териологического общества. К конгрессу была выпущена специальная серия из пяти почтовых марок с изображениями сайгака, кулана, выхухоли, морского котика и гренландского кита и организовано ее гашение. Решением Конгресса был создан Международный териологический совет, который с 1976 г. на правах секции териологии (маммологии) включен в состав Международного союза биологических наук (МСБН). Этот орган стал инициатором и организатором последующих международных конгрессов, было принято решение проводить такие конгрессы каждые четыре года. Проведение следующего, II международного Териологического конгресса, было намечено на 1978 г. в Брно.

На Конгресс в Чехословакию (Брно, 1978 г.) В.Е. Соколов приехал с большой делегацией советских ученых, чтобы закрепить успех Первого Териологического конгресса — ему удалось командировать 100 научных туристов и 10 делегатов за счет АН СССР. На этом Конгрессе Президентом международной секции маммологов (териологов) при Международном союзе биологических наук был избран В.Е. Соколов.

ВТО и отдельные его секции принимали участие в работе различных международных органов, конгрессов и совещаний по териологии. Общество содействовало участию российских териологов и в последующих международных териологических конгрессах в Финляндии (Хельсинки, 1982 г.), Канаде (Эдмонтон, 1985 г.), в Италии

(Рим, 1989 г.), Австралии (Сидней, 1993 г. и Перт, 2017 г.), Мексике (Акапулько, 1997 г.), ЮАР (Сансити, 2001 г.), Японии (Саппоро, 2005 г.), Аргентине (Мендоза, 2009 г.) и Ирландии (Белфаст, 2013 г.), на которых представлялась информация о достижениях российской териологии. В июле 2023 г. состоится очередной, 13 Международный Маммалогический конгресс, который пройдет в Анкоридже (США).

В 2006 г. Секция териологии была преобразована в Международную Федерацию маммологов (International Federation of Mammalogists), под эгидой Международного союза биологических наук. В настоящее время эта Федерация объединяет национальные териологические общества и организации России, США, Японии, Китая, Германии, Финляндии, Испании, Великобритании, Австралии, Боливии, Мексики, Аргентины, Бразилии, Перу и Южной Африки. Каждое из национальных обществ имеет своих представителей в Совете директоров Федерации.

Под руководством В.Е. Соколова, который поддерживал любые инициативы его членов, общество быстро расширяло сферу своей деятельности.

В 1977 г. ВТО начало издавать сборники серии “Вопросы териологии”; всего вышло 14 томов. Первый том “Успехи современной териологии” был посвящен I Международному Териологическому конгрессу (Москва, 1974 г.) и содержал пленарные доклады (1977). Затем были изданы тома, посвященные различным вопросам териологии: “Поведение млекопитающих” (1977), “Медицинская териология” (1979), “Итоги мечения млекопитающих” (1980), “Рукокрылые (Chiroptera)” (1980), “Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих” (1981), “Промысловая териология” (1982), “История и эволюция современной фауны грызунов (неоген—современность)” (1983), “Териология в СССР” (1984), “Млекопитающие в наземных экосистемах” (1985), “Общая и региональная териогеография” (1988), “Медицинская териология: Грызуны, хищные, рукокрылые” (1989), “Структура популяций у млекопитающих” (1991), “Палеотериология” (1994). К сожалению, последующее развитие событий в стране и реорганизация Академии наук привели к прекращению издания этой интересной и нужной серии.

Комиссия по кунным в 1993 г. начала издавать свой журнал “Lutreola”, в котором печатались переводы статей советских ученых и специально написанные на английском языке статьи. Комиссия по рукокрылым основала и с 1998 г. регулярно выпускает журнал “Plecotus et al.”. С 2017 г. официальным изданием общества является англоязычный журнал “Russian Journal of Theriology”.



Рис. 1. Академик В.Е. Соколов и другие териологи в президиуме Первого Международного Териологического конгресса, июнь 1974 г.

На II съезде (1978 г.) ученым секретарем общества был избран Г.В. Кузнецов, который выполнял эту работу до 1990 г. Были изданы тезисы докладов участников съезда. Впоследствии издание тезисов докладов стало обязательным при проведении каждого очередного съезда. Зоологический институт АН СССР опубликовал сборник из 15 сделанных на съезде пленарных докладов по важнейшим направлениям териологии: палеотериологии, систематике, морфологии, зоогеографии, экологии, охране млекопитающих, охотничье-промысловой териологии, медицинской териологии, этологии. В редколлегиях, председателем которой был В.Е. Соколов, а ответственным редактором П.А. Пантелеев, вошли и молодые, и известные териологи: Л.М. Баскин, Н.Н. Воронцов, П.П. Гамбарян, Л.В. Крушинский, Б.А. Кузнецов, Г.В. Кузнецов, на которого были возложены функции секретаря редколлегии, В.В. Кучерук, Н.П. Наумов, И.А. Шилов, А.В. Яблоков.

Ко времени проведения III съезда в 1982 г. в Обществе насчитывалось уже более 2000 членов, 11 республиканских и 8 региональных отде-

лений. В материалах съезда, кроме ставших уже традиционными разделов, в отдельный раздел были выделены вопросы биологии рукокрылых.

Во время съездов и в периоды между ними Общество проводило разнообразные тематические конференции и совещания по териологии — по копытным, хищным, редким видам, грызунам, тушканчикам, суркам, серой крысе, домовый мышь, горным видам млекопитающих, оно участвовало в совещаниях по зоогеографии, морским млекопитающим (в рамках IV съезда ВТО, например, были проведены четыре Всесоюзных совещания: по хищным млекопитающим, суркам, сайгаку и серой крысе). Большой вклад в проведение таких совещаний и конференций и последующую публикацию их материалов внесла Т.Б. Саблина. В «Международном справочнике териологов, экологов, специалистов по охране териофауны России и сопредельных стран» (1995) приведен список материалов, изданных обществом или при его участии в период 1974–1994 гг.

Кроме тематических конференций и совещаний, в Териологическом обществе вошло в тради-

цию проводить выездные пленумы (Свердловск, Петрозаводск, Новосибирск, Махачкала, Кишинев, Владивосток), на которые члены Центрального совета приглашали “высоких гостей”. Участие Президента общества в таких мероприятиях придавало им особую значимость и поднимало престиж как гостей пленума, так и местных териологов. Помимо вопросов, связанных с деятельностью общества, решались и проблемы местного значения: создавались териологические лаборатории или группы, шли переговоры с местной администрацией о задачах экологии и охраны животных, разрабатывались базовые документы для открытия национальных парков или заказников.

Поскольку съезды проходили в Москве, на Биологическом факультете Московского государственного университета, в дни зимних студенческих каникул (табл. 1), стало хорошей традицией открывать их в день рождения создателя общества, В.Е. Соколова, — 1 февраля или близко к этой дате.

В обществе был создан институт почетных членов, которыми в разные годы стали А.Г. Банников, А.А. Насимович, Н.В. Некипелов, Л.В. Крушинский, А.П. Кузякин, Т.Б. Саблина, М.Н. Шилов, И.М. Громов, Н.К. Верещагин, С.Н. Варшавский, А.Г. Воронов, Д.И. Бибииков, Т.Н. Дунаева, М.А. Заблоцкий, В.В. Кучерук, О.И. Семенов-Тянь-Шанский, А.Г. Томилин, Х.М. Алекперов, Л.К. Габуния, Е.В. Карасева, И.А. Шилов. Почетными членами ВТО стали также ряд зарубежных гостей: Роберт Маттей (Швейцария), Ганс Фридрих Кальке (Германия), Иштван Пракаш (Индия), Освальдо Рейг (Аргентина), Уилл Фуллер (Канада), Роберт Хоффман (США), Здислав Пуцек (Польша), Дао Ван Тьен (Вьетнам), Ксиа Вупинг (Китай).

В съезд Всероссийского Териологического общества при АН СССР, прошедший в феврале 1990 г., стал последним очередным съездом в рамках Устава ВТО. На съезде ученым секретарем общества был избран А.К. Агаджанян. В ходе подготовки к съезду и сразу после него был начат сбор материалов к справочнику, в котором предполагалось привести сведения о советских териологах и о проводимой ВТО работе, однако произошедшие в стране политические события приостановили эту работу.

26 декабря 1991 г. прекратил существование СССР, его правопреемницей стала Российская Федерация. Вслед за этим началась реорганизация Академии наук СССР, в связи с чем 19 февраля 1992 г. Всесоюзное Териологическое общество при АН СССР было преобразовано в Териологическое общество при Российской академии наук, которое и продолжило работу своего предшественника. Обновленный Устав общества 5 янва-

ря 1993 г. был утвержден бюро Отделения биологических наук РАН.

В это сложное для страны время организация съездов Териологического общества оказалась непростым делом и приостановилась. Тем не менее в феврале 1995 г. в Москве было проведено международное совещание “Териофауна в России и ближнем зарубежье”, в котором приняло участие более 300 человек, из них 70 — представители стран СНГ и сопредельных стран. На совещании явно прослеживалось стремление ученых к интеграции, налаживанию контактов и обмену информацией.

Были созданы 10 региональных отделений, 3 из которых — с филиалами. Для участия в руководстве обществом все эти отделения были представлены в Центральном совете Общества. Была создана международная комиссия из представителей стран СНГ и сопредельных стран для поддержания международных контактов и совместной работы. Всем териологам из республик бывшего Советского Союза было предложено стать членами Териологического общества. Результатом такой работы стал “Международный справочник териологов, экологов, специалистов по охране териофауны России и сопредельных стран” под редакцией В.Е. Соколова, который составили А.А. Аристов и Т.И. Дмитриева.

В апреле 1997 г. в Москве, в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, прошло международное совещание “Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий”. В нем приняли участие 110 териологов из России, Украины, Белоруссии, Молдавии, Грузии, Узбекистана, Туркмении, США и Италии, сотрудники академических и отраслевых институтов, преподаватели и профессора ведущих университетов России и стран ближнего зарубежья, ученые, ведущие постоянные исследования в заповедниках. Общество и ранее проводило подобные совещания по редким видам, но в той непростой обстановке, которая сложилась в стране, главная задача совещания заключалась в том, чтобы не потерять контроль за состоянием териофауны России и сопредельных территорий и ее изменениями.

Это совещание оказалось последним, в котором смог принять участие президент Териологического общества при РАН академик В.Е. Соколов. Его научный авторитет, творческая энергия и доброжелательность обеспечивали полноценное существование Общества, одной из сторон деятельности которого было проведение подобных совещаний и привлечение внимания к проблемам бережного отношения к природе. Через два года, в 1999 г., по материалам этого совещания под редакцией А.А. Аристова был издан сборник статей “Редкие виды млекопитающих России

и сопредельных территорий”, которые отражали весь спектр обсуждавшихся на совещании проблем, на обложке разместили изображение перелазки (рисунок А. Мтацмендели). Сборник был посвящен 275-летию Российской академии наук.

19 апреля 1998 г. академик В.Е. Соколов ушел из жизни. Возник вопрос о руководстве обществом, и было принято решение о проведении в конце года VI съезда Териологического общества. Однако провести его удалось только в начале следующего года. На него приехало не так много участников, тем не менее были представлены почти все регионы России и стран СНГ. Председателем оргкомитета Съезда был В.Н. Орлов.

На этом съезде президентом общества был избран академик Владимир Николаевич Большаков — директор Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук (ИЭРЖ УрО РАН, г. Екатеринбург). Главной задачей общества В.Н. Большаков считал сохранение и, по возможности, развитие тех положений и принципов, которые были положены в основу организации и деятельности общества его основателем и первым президентом. С этой задачей Президиум общества в последующие годы успешно справлялся, а академик В.Н. Большаков стал первым териологом, которому была присуждена премия Благотворительного фонда имени академика В.Е. Соколова.

Для поддержания контактов с териологами государств, возникших после распада СССР, и обмена информацией между иностранными обществами, объединяющими исследователей млекопитающих, на съезде была создана Международная комиссия. В ее состав вошли: П.Г. Козло (Белоруссия), И.В. Загороднюк, В.А. Токарский (Украина), А.Б. Бекенов, С.Б. Поле (Казахстан), А.И. Мунтяну (Молдавия), Я. Бадридзе, А.К. Векуа (Грузия), П.П. Блузма (Литва), Т.А. Зоренко (Латвия), А.И. Милютин (Эстония).

Научная работа, в том числе териологов, в конце 1990-х — начале 2000-х годов испытывала значительные трудности. Но президиум Териологического общества сформировал оргкомитет и начал подготовку к проведению в 2003 г. очередного, VII съезда. Из-за сложной ситуации в стране ожидался приезд небольшого числа териологов, и Съезд решили впервые провести в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, учитывая возможность активного участия руководства ИПЭЭ РАН в его организации. Председателем оргкомитета выбрали В.Н. Орлова, академик В.Н. Большаков и член-корр. РАН Э.В. Ивантер стали его заместителями, а организационную работу по традиции поручили секретарю общества Т.И. Дмитриевой и ее помощнице Н.Н. Сухаревой.

Этот съезд в значительной степени изменил конфигурацию проведения мероприятий общества. Средства для съезда впервые нашли в Российском фонде фундаментальных исследований (РФФИ) и Международном Фонде Сафари Клуба. Съезд провели в рамках научного совещания, которое назвали “Международное совещание “Териофауна России и сопредельных территорий””. Под таким названием проходил и целый ряд последующих съездов. Сопредседателями В.Н. Большакова стали В.В. Рожнов и А.К. Агаджанян, которые активно участвовали в подготовке съезда. На обложку материалов совещания, с учетом предыдущего опыта, был помещен рисунок кабарги, выполненный зоологом и художником В.С. Шишкиным. Этот рисунок продолжил традицию использования символики съездов, которая раньше воплощалась в виде специально изготовленных значков — белого медведя, тушканчика, белки, амурского тигра.

В работе Съезда, против ожидания, приняли участие довольно много ученых из стран дальнего и ближнего зарубежья: Германии, Голландии, Израиля, Монголии, Турции, Чехии, Азербайджана, Белоруссии, Грузии, Казахстана, Латвии, Молдовы, Таджикистана, Туркмении, Узбекистана, Эстонии и большинства субъектов Российской Федерации. На его открытии президент общества академик В.Н. Большаков выступил со вступительным словом “30-летие Териологического общества и юбилей его основателя академика В.Е. Соколова”. Этот доклад был опубликован (Большаков, 2003).

Направления, которые обсуждались на съезде, были традиционно разнообразны: палеотериология, систематика, эволюция, морфология, териогеография, охрана млекопитающих, экология, этология, физиология, охотничье-промысловая, медицинская и сельскохозяйственная териология. Им соответствовала и программа пленарных докладов: “Современные представления по макросистематике млекопитающих: конфликты и компромиссы” (И.Я. Павлинов); “Филогенетический аспект синтетического подхода в морфологии (на примере изучения слуховой капсулы)” (Е.Г. Потапова); “Молекулярно-генетическое исследование филогении наземных беличьих” (Е.А. Ляпунова); “Молекулярная филогенетика млекопитающих: новые идеи и подходы” (А.А. Банникова); “О положении фондовых коллекций в институтах Российской академии наук” (Н.К. Верещагин); “Иммунитет, гормоны и поведение в экологических механизмах сосуществования млекопитающих с их паразитами” (М.П. Мошкин); “Современные проблемы исследования химической коммуникации млекопитающих” (В.В. Рожнов, А.В. Суров, Э.П. Зинкевич); “Социальная дивергенция близких видов (на примере песчанок)” (С.В. Попов, А.В. Чабовский); “Популяция

Таблица 1. Съезды Териологического общества

Съезд, дата и место проведения	Эмблема съезда, автор рисунка	Основные организаторы	Материалы съезда, выходные данные
Учредительный съезд, 23 января 1973 г., Москва, МГУ	—	В.Е. Соколов, В.Н. Орлов	Материалов не было
II съезд, 31 января—4 февраля 1978 г., Биофак МГУ	<i>Белый медведь</i>	В.Е. Соколов, Г.В. Кузнецов, Т.И. Дмитриева	II съезд Всесоюз. териол. об-ва, Пленарные докл. Москва, 31 января—4 февраля 1978 г. М., 1979 II съезд Всесоюз. териол. об-ва. Москва, 31 января—4 февраля 1978 г. Тез. докл. в трех томах. М., 1979
III съезд, 1—5 февраля 1982 г., Биофак МГУ	<i>Тушканчик</i>	В.Е. Соколов, Г.В. Кузнецов, Т.И. Дмитриева	Млекопитающие СССР. III Съезд Всесоюз. териол. об-ва (Москва, 1—5 февраля 1982 г.). Тез. докл. в двух томах. М., 1982
IV съезд, 27—31 января 1986 г., Биофак МГУ	<i>Белка</i>	В.Е. Соколов, Г.В. Кузнецов, Т.И. Дмитриева	IV съезд Всесоюз. териол. об-ва (27—31 января 1986 г., Москва). Тез. докл. в трех томах. М., 1986
V съезд, 29 января—2 февраля 1990 г., Биофак МГУ	<i>Тигр</i>	В.Е. Соколов, А.К. Агаджанян, Т.И. Дмитриева	V съезд Всесоюз. териол. об-ва АН СССР (29 января—2 февраля 1990 г., Москва). Тез. докл. в трех томах. М., 1990
VI съезд, 13—16 апреля 1999 г., Биофак МГУ	<i>Заяц</i>	В.Н. Большаков, В.Н. Орлов, Т.И. Дмитриева	VI съезд териол. об-ва при РАН (13—16 апреля 1999 г., Москва). Тез. докл. М., 1999
VII съезд, 6—7 февраля 2003 г., ИПЭЭ РАН	 <i>Кабарга</i> , В.С. Шишкин	В.Н. Большаков, В.Н. Орлов, В.В. Рожнов, Т.И. Дмитриева	Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд териол. об-ва при РАН). Материалы Междунар. совещания 6—7 февраля 2003 г., Москва. М. 2003
VIII съезд, 31 января—2 февраля 2007 г., Биофак МГУ	 <i>Горностай</i> , К.К. Флёров	В.Н. Большаков, В.В. Рожнов, А.К. Агаджанян, Т.И. Дмитриева	Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд териол. об-ва при РАН). Материалы междунар. совещания. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2007
IX съезд, 1—4 февраля 2011 г., Биофак МГУ	 <i>Лось</i> , В.М. Смирин	В.В. Рожнов, А.Л. Антонец	Териофауна России и сопредельных территорий. Междунар. совещание (IX съезд териол. об-ва при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. 2011

Таблица 1. Окончание

Съезд, дата и место проведения	Эмблема съезда, автор рисунка	Основные организаторы	Материалы съезда, выходные данные
X съезд, 1–5 февраля 2016 г., Биофак МГУ	 <i>Росомаха,</i> Е.В. Павлова	В.В. Рожнов, А.Л. Антонец	Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (X съезд териол. об-ва при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК. 2016
XI съезд, 14–18 марта 2022 г., ИПЭЭ РАН	 <i>Сайгак,</i> В.М. Смирин	В.В. Рожнов, А.Л. Антонец	Конференция с междунар. участием “Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии” (XI съезд териол. об-ва при РАН), Москва, 14–18 марта 2022 г. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2022

как единица функционирования вида” (Н.А. Щипанов); “Зональные закономерности сообществ грызунов в природных и созданных человеком экосистемах Северной Евразии” (Н.В. Тупикова, Л.А. Хляп, А.А. Варшавский, В.В. Кучерук); “Вековая динамика степных фаунистических комплексов мелких млекопитающих под действием природных и антропогенных факторов на примере Волго-Уральского междуречья” (М.Л. Опарин).

Съезд был богат на круглые столы, посвященные широкому спектру вопросов. “Динамика численности мелких млекопитающих”, “Состояние популяций копытных СНГ (основные тенденции за 10 лет)”, “Поведение, пространственная и социальная организация сусликов Евразии”, “История формирования современной биоты Северной Евразии”, “Электронные базы данных по ареалам млекопитающих”, “Современные проблемы промысловой териологии”, “Поведенческая экология. Точки роста”, “Современные проблемы биоакустики наземных млекопитающих”.

На заключительном организационном заседании был значительно обновлен состав Совета общества. Президентом остался академик В.Н. Большаков, бессменным ученым секретарем общества — Т.И. Дмитриева, вице-президентами — А.К. Агаджанян, член-корр. РАН Э.В. Ивантер, В.Н. Орлов, еще одним вице-президентом был избран В.В. Рожнов.

Деятельность Териологического общества после этого съезда активизировалась, в чем большая заслуга руководства ИПЭЭ РАН. Возобновилось проведение пленумов Центрального совета общества. На проведенном в Москве пленуме (2005 г.),

в котором кроме москвичей участвовали териологи из Томска, Перми, Кирова, была заслушана информация о работе общества за 2004 г., о заседании Президиума общества и результатах обсуждения на нем актуальных направлений териологии, о плане работы на текущий год и перспективном плане проведения совещаний и пленумов на 2006–2009 гг., о подготовке к VIII съезду Териологического общества (2007 г.), о проведении чтений памяти выдающихся териологов.

На базе многих академических институтов и разных университетов возобновилось проведение конференций той или иной тематической направленности: Совещание по палеонтологии, систематике и филогении мелких млекопитающих памяти выдающегося териолога И.М. Громова (Санкт-Петербург, 2003 г.), Международное совещание “Млекопитающие как компонент аридных экосистем” (Саратов, 2004 г.). Возобновлено проведение конференций по млекопитающим горных территорий, ранее проводившихся поочередно в Свердловске и Нальчике, теперь их было решено проводить только на Кавказе (Международная конференция “Млекопитающие горных территорий”, Нальчик, 2005 г.). В 2005 г., после длительного перерыва в проведении конференций и школ по поведению животных, в г. Черноголовка прошла Международная научная конференция, посвященная поведенческой экологии млекопитающих и 30-летию создания научно-экспериментальной базы “Черноголовка” ИПЭЭ РАН — “Поведение и поведенческая экология млекопитающих”, информация о ней была опубликована (Рожнов, 2005). Была организована Российская конференция “Суслики Евразии (ро-

ды *Spermophilus* и *Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видового разнообразия” (Москва, 2005 г.). Научными событиями был наполнен 2006 г.: конференция “Динамика современных экосистем в голоцене” (Москва, февраль 2006 г.), Международное совещание “Ресурсы охотничьих видов млекопитающих: методология мониторинга и методы учета” (Москва, апрель 2006 г.), очередное IX Международное совещание по суркам стран СНГ “Сурки в антропогенных ландшафтах Евразии” (Кемерово, август–сентябрь 2006 г.), организованное по инициативе Комиссии по суркам при Териологическом обществе, в Томском университете прошла Международная конференция “Проблемы популяционной экологии животных”, посвященная 80-летию со дня рождения выдающегося российского эколога академика И.А. Шилова, на которой значительная часть работ была представлена териологами.

Териологическое общество всегда отдавало дань уважения памяти выдающихся отечественных ученых. Ежегодно совместно с Благотворительным Фондом поддержки науки имени академика В.Е. Соколова, созданным после смерти Владимира Евгеньевича, и Институтом проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН Териологическое общество принимает участие в проведении чтений памяти академика В.Е. Соколова. В 2006 г. в Москве были проведены чтения, посвященные 100-летию со дня рождения профессора Б.А. Кузнецова, и чтения, посвященные 90-летию со дня рождения профессора В.В. Кучерука. Памяти отечественных териологов посвящались специальные статьи: к 100-летию Н.П. Наумова (Симкин, Лобачев, 2003), 110-летию И.И. Барабаш-Никифорова (Простаков, Обтемперанский, 2004), памяти Н.В. Тупиковой (Рожнов и др., 2005), а московским териологам была посвящена отдельная монография, изданная Зоологическим музеем МГУ (Россолимо, 2001).

Символом VIII съезда Териологического общества при РАН (2007 г.) стал горностай (рисунок К.К. Флёрова). На пленарном докладе, открывшем съезд, был сделан обзор исследований, ведущихся в области териологии (В.В. Рожнов). Такие обзоры были традиционными с начала проведения всесоюзных совещаний по млекопитающим, первое из которых прошло в 1961 г. (Новиков, 1963, 1967, 1971). На Учредительном съезде Всесоюзного Териологического общества в Москве (1973 г.) состояние исследований млекопитающих было проанализировано наиболее обстоятельно, и доклад, сделанный на нем Г.А. Новиковым и впоследствии опубликованный (1975), можно назвать классическим. Хотя предшествующий съезд общества прошел в 2003 г., обзор исследований млекопитающих на VIII съезде был проведен за период, начинающийся с 2000 г.

Основные направления этого анализа соответствовали традиционным направлениям работы съездов.

Тематика Съезда отражала тенденции развития отечественной териологии. Наибольшее число тезисов было посвящено разнообразным аспектам экологии млекопитающих: популяционной структуре различных видов, структуре современных сообществ млекопитающих, экофизиологии, экологии отдельных видов. В значительной части работ рассматривались вопросы систематики млекопитающих; среди них преобладали исследования, выполненные с использованием молекулярных, биохимических и цитогенетических методов. Большой интерес вызвали вопросы социального поведения и коммуникации млекопитающих, структуры социальной среды и ее эволюции. Традиционно на качественно высоком уровне были представлены исследования по палеонтологии млекопитающих. Однако работ по морфологии, а также по прикладным аспектам териологии — медицинской зоологии, промысловой териологии и охране млекопитающих — оказалось немного.

За четыре года, прошедшие с последнего съезда, значительно увеличилось число териологов, принимающих участие в проводимых обществом совещаниях и конференциях. Участники съезда отмечали, что успешная работа Териологического общества, высокая активность отечественных териологов, проведение очередного Совещания “Териофауна России и сопредельных территорий” и VIII съезда общества — лучшая память первому президенту Териологического общества академику В.Е. Соколову.

После Съезда в том же году был проведен еще целый ряд конференций по разной тематике: Международная конференция “Млекопитающие горных территорий” (Нальчик, 2007 г.), Всероссийская научная конференция по биологии насекомоядных млекопитающих (Новосибирск, 2007 г.), Международная научная конференция “Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики” (Черноголовка, 2007 г.). Кроме того, в этом же году общество приняло участие в организации и проведении IV Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2007 г.). Поскольку оргкомитет международной конференции “11th International Conference *Rodens et Spatium* on Rodent Biology”, в котором были представлены и члены Териологического общества, принял предложение провести ее в России, общество активно подключилось к организации этой конференции и провело ее с большим успехом (Мышкин, 2008 г.). На следующий год общество провело конференцию “Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих” (Пенза, 2009 г.), в рамках

которой было проведено заседание памяти Н.В. Тупиковой (1918–2003), Вторую научную конференцию “Поведение и поведенческая экология млекопитающих” (Черноголовка, 2009 г.), Российскую научно-практическую конференцию с международным участием “Управление численностью грызунов-вредителей (pest management) и проблемы сохранения биологического разнообразия” (Москва, 2009 г.). В 2010 г. в Сыктывкаре под председательством А.И. Таскаева (Коми НЦ УрО РАН), В.В. Рожнова (ИПЭЭ РАН) и Дж.Ф. Мерритта (Университет Иллинойса, США) прошла III международная конференция *Advances in the Biology of Shrews*, в которой количество иностранных докладчиков (из США, Великобритании, Польши, Германии, Португалии) составило более 70% от общего количества участников. Большой интерес вызвала конференция “Целостность вида у млекопитающих: изолирующие барьеры и гибридизация” (Петергоф, 2010 г.). Комиссия по изучению сурков провела в Республике Бурятия очередное, X международное совещание по суркам стран СНГ “Прошлое, настоящее и будущее сурков Евразии и экологические аспекты расселения сурков в Байкальском регионе” (с. Горячинск, 2010 г.).

Эмблемой IX съезда Териологического общества (2011 г.) стал лось (рисунок В.М. Смирин). Съезд прошел под председательством Рожнова В.В., который участвовал в организации съездов общества, начиная с 2003 г. Заместителем его был академик В.Н. Большаков, секретариат возглавляла ученый секретарь общества Т.И. Дмитриева, помогала ей Н.Н. Сухарева. Как и в прошлые годы, съезд собрал териологов не только со всей России, но и из стран ближнего и дальнего зарубежья.

Кроме пленарных и секционных заседаний по традиционной тематике, круглых столов, было проведено организационное заседание съезда. На этом заседании обсудили работу за прошедшее после предыдущего съезда время, отметив большую заслугу в проведении различных мероприятий руководства ИПЭЭ РАН. На заключительном заседании IX съезда общества президентом Териологического общества при РАН был утвержден В.В. Рожнов, а академику В.Н. Большакову присвоено звание Почетного президента общества. По просьбе Т.И. Дмитриевой съезд освободил ее от обязанностей ученого секретаря, выразив ей огромную благодарность за долгий и самоотверженный труд. Ученым секретарем общества стала А.Л. Антоневич, которая активно участвовала в подготовке и съезда, и прошедших совещаний.

В конце 2011 г. в ИПЭЭ РАН одна за другой прошли две конференции, организованные с участием Териологического общества: “Технологии сохранения редких видов животных” и “Дистан-

ционные методы исследования в зоологии”. В 2012 г. общество организовало конференцию “Актуальные проблемы современной териологии” (Новосибирск, 2012 г.), приняло участие в V Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2012 г.), Седьмой международной конференции “Морские млекопитающие Голарктики” (Суздаль, 2012 г.), провело IV Международную конференцию “Горные экосистемы и их компоненты”, посвященную 80-летию основателя ИЭГТ КБНЦ РАН член-корр. РАН А.К. Темботова и 80-летию Абхазского государственного университета”, в рамках которой отдельная секция традиционно была посвящена млекопитающим горных территорий (Сухуми, 2012 г.), в Тимирязевской академии провело конференцию “Биологическое сигнальное поле млекопитающих”, посвященную 110-летию профессора Н.П. Наумова (Москва, 2012 г.), а завершился год совещанием “Актуальные проблемы динамики численности млекопитающих” (Москва, 2012 г.). В 2013 г. в связи с 20-летием организации Кабардино-Балкарского научного центра РАН Териологическое общество провело Юбилейную конференцию “Экосистемы горных территорий” (Нальчик, 2013 г.), 100-летнему юбилею профессора И.М. Громова посвятило Всероссийскую конференцию с международным участием “Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих” (Санкт-Петербург, 2013 г.), приняло активное участие, особенно его томские териологи, в организации и проведении Международной научной конференции “Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии”, посвященной 135-летию Томского государственного университета, 125-летию кафедры зоологии позвоночных и экологии и Зоологического музея ТГУ, а также 20-летию научно-исследовательской лаборатории биоиндикации и экологического мониторинга ТГУ (Томск, 2013 г.). Богат на конференции был и 2014 год: “Млекопитающие Северной Евразии: Жизнь в северных широтах” (Сургут, 2014 г.), Восьмая международная конференция “Морские млекопитающие Голарктики” (Санкт-Петербург, 2014 г.), 3-я научная конференция “Поведение и поведенческая экология млекопитающих” (Черноголовка, 2014 г.), первая российская конференция “Ориентация и навигация животных” (Москва, 2014 г.), информация о результатах работы которой была опубликована (Купцов и др., 2015). В 2015 г. в ИПЭЭ РАН прошли несколько мероприятий – рабочая встреча “Каспийский тюлень: современное состояние и проблемы сохранения и использования” (Москва, 2015 г.) представителей стран, берега которых омывает Каспийское море, и коллег из Англии; Научная конференция “Структура вида у млекопитающих” (Москва, 2015 г.), Международная рабочая встре-

ча по реабилитации и реинтродукции крупных хищных млекопитающих (The International Workshop on rehabilitation and reintroduction of large Carnivores) (Москва, 2015 г.).

За время между съездами был проведен ряд рабочих встреч по проблеме изучения и сохранения дикого северного оленя, обитающего на севере европейской части России. Эти встречи позднее стали регулярными (Архангельск, 2013 г.; Мурманск, 2014 г.; Москва, 2015 г.). Большую активность проявили российские исследователи бобра, не только участвуя в международных конференциях, но и организовав их в России — 6th International Beaver Symposium (Иванич-Град, Хорватия, 2012 г.), 7th International Beaver Symposium (Воронеж, Россия, 2015 г.).

В 2011 г. Териологическое общество при РАН стало членом Международного общества Зоологических наук (The International Society of Zoological Sciences). В том же году члены общества приняли участие в китайско-российском совещании “Sino-Russian Symposium on Amur Tiger Conservation” (Хуньчунь, Китай, 2001 г.), в 5th International Symposium of Integrative Zoology (Пекин, Китай, 2013 г.), а в 2015 г. — в Vth International Wildlife Management Congress (Саппоро, Япония, 2015 г.).

Кроме перечисленных выше, прошли мероприятия, посвященные памяти отечественных териологов. В Зоологическом музее МГУ в 2011 г. было проведено Торжественное заседание, посвященное 110-летию со дня рождения профессора Владимира Георгиевича Гептнера, классика отечественной териологии. В марте 2012 г. в Алма-Ате, в Институте зоологии Республики Казахстан прошла Международная научно-практическая конференция, посвященная 100-летию со дня рождения основателя казахстанских школ териологии и охотоведения, лауреата Государственных премий СССР и КазССР, член-корр. АН КазССР Аркадия Александровича Слудского “Зоологические и охотоведческие исследования в Казахстане и сопредельных странах”. Поздравить казахстанских териологов и принять участие в конференции специально приехали президент Териологического общества при РАН В.В. Рожнов и почетный президент академик В.Н. Большаков.

Собравший большое число участников X съезд общества (2016 г.), эмблемой которого стала россомаха (стилизованный рисунок Е.В. Павловой), показал, что в стране выросло новое поколение исследователей, широко известны стали новые имена отечественных териологов: А.А. Банников, Н.И. Абрамсон, А.В. Лопатин, А.О. Аверьянов и многие другие. Активное развитие получили новые направления в изучении млекопитающих: молекулярная генетика, филогеография, палеонтология мезозойских млекопитающих. На съезде

традиционно прошли вызвавшие большой интерес тематические круглые столы: “Животные в населенных пунктах”, который посвятили 100-летию профессора В.В. Кучерука; “Ключевые территории”; “Обыкновенная бурозубка”; “Дикий северный олень в России”; “Зубры и бизоны в России”.

После съезда общество продолжило проведение разнообразных совещаний и конференций. В конце 2016 г. было проведено специальное заседание Териологического общества, посвященное 100-летию со дня рождения Д.И. Бибикова (1916–1997). При участии общества в 2017 г. были проведены Международная конференция “Живая природа Арктики: сохранение биоразнообразия, оценка состояния экосистем” (Архангельск, 2017 г.) в Северном (Арктическом) федеральном университете имени М.В. Ломоносова, и VI Всероссийская конференция по поведению животных (Москва, 2017 г.). В 2019 г. на базе Южного научного центра Российской академии наук была проведена конференция “Млекопитающие России: фаунистика и вопросы териогеографии” (Ростов-на-Дону, 2019 г.), в октябре этого же года Общество участвовало в организации Второй российской конференции по ориентации и навигации животных, итоги работы которой, как и первой конференции, были опубликованы (Купцов и др., 2020). Продолжилось участие российских териологов и в международных конференциях. В октябре 2019 г. члены Териологического общества приняли участие в международном совещании “European Mammal Conservation Network (EMCN)”.

Распространившаяся в 2020 г. пандемия коронавируса приостановила проведение всех массовых научных мероприятий. Это коснулось деятельности и Териологического общества при РАН и проводимых им конференций. Тем не менее, как только появилась возможность, в ИПЭЭ РАН была дистанционно организована II Международная рабочая встреча по реабилитации и реинтродукции крупных хищных млекопитающих (2nd International workshop on rehabilitation and reintroduction of large Carnivores) (Москва, 2021 г.).

После продолжительного перерыва, вызванного пандемией, в марте 2022 г., в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН прошел XI съезд общества. Эмблемой его стал рисунок сайгака, выполненный В.М. Смирным. Конференции, в рамках которой проходил съезд, дали название “Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии”. В продолжение традиции общества одна из секций конференции, секция поведения и коммуникации, была посвящена памяти профессора С.А. Корытина (1922–2012), одного из создателей этого направления исследований в нашей стране.

Об этом съезде отдельный материал помещен в этом же номере Зоологического журнала (Купцов, Рожнов, 2023). После съезда возобновилось и проведение конференций, организованных с участием Териологического общества: был проведен симпозиум “Актуальные проблемы зоогеографии и биоразнообразия Дальнего Востока России”, посвященный 150-летию со дня рождения В.К. Арсеньева (Хабаровск, 2022 г.).

До сих пор на каждом съезде его участники с теплотой и любовью вспоминают академика В.Е. Соколова и его заслуги в организации Териологического общества при РАН.

При подготовке статьи я пользовался помощью и советами моих коллег: В.Н. Орлова, А.К. Агаджаняна, Т.И. Дмитриевой, А.В. Абрамова, А.В. Сурова, Н.А. Щипанова, Н.Ю. Феоктистовой, за что приношу им свою искреннюю благодарность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Академик Владимир Евгеньевич Соколов. Жизнь и научная деятельность в очерках и воспоминаниях. (Серия “Ученые России. Очерки, воспоминания, материалы”). 2001. М.: Наука. 214 с.
- Академик Владимир Евгеньевич Соколов. Жизнь и научная деятельность в очерках и воспоминаниях. 2017. Изд. 2-е, исправленное и дополненное. М.: Товарищество научных изданий КМК. 272 с.
- Атланты. Академики – директора Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук. 2022. М.: РАН. 146 с.
- Большаков В.Н., 2003. Выдающийся биолог XX столетия (К 75-летию со дня рождения академика В.Е. Соколова) // Известия АН. Серия биологическая. № 4. С. 505–507.
- Дмитриева Т.И., 2001. Владимир Евгеньевич Соколов – президент Териологического общества (ВТО) РАН (Воспоминания и впечатления) // В кн.: Академик Владимир Евгеньевич Соколов. Жизнь и научная деятельность в очерках и воспоминаниях. (Серия “Ученые России. Очерки, воспоминания, материалы”). М.: Наука. С. 133–138.
- Купцов А.В., Рожнов В.В., Павлов Д.С., 2015. Первая российская конференция по ориентации и навигации животных, 13–16 октября 2014 г. // Зоологический журнал. Т. 94. № 11. С. 1362–1364.
- Купцов А.В., Рожнов В.В., Павлов Д.С., 2020. Вторая российская конференция по ориентации и навигации животных, Москва, 2–4 октября 2019 г. // Зоологический журнал. Т. 99. № 9. С. 1077–1080.
- Купцов А.В., Рожнов В.В., 2023. Конференция с международным участием “Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии” (XI Съезд Териологического общества при РАН), Москва, 14–18 марта 2022 г. // Зоологический журнал. Т. 102. № 4. С. 517–523.
- Международный справочник териологов, экологов, специалистов по охране териофауны России и сопредельных стран. 1995. А.А. Аристов, Т.И. Дмитриева (сост.). Гл. ред. В.Е. Соколов. М. 321 с.
- Новиков Г.А., 1963. Современное состояние териологии в СССР и за рубежом // Зоологический журнал. Т. 42. № 1. С. 78–91.
- Новиков Г.А., 1967. Териология // В кн.: Развитие биологии в СССР. М.: Наука. С. 256–267.
- Новиков Г.А., 1971. Обзор современного состояния териологии // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 76. № 1. С. 147–158.
- Новиков Г.А., 1975. Отечественная териология в начале 70-х годов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 80. № 1. С. 76–90.
- Простаков Н.И., Обтемперанский С.И., 2004. Илья Ильич Барабаш-Никифоров (1894–1980) – к 110-летию со дня рождения // Зоологический журнал. Т. 83. № 10. С. 1294–1296.
- Рожнов В.В., 2005. Поведение и поведенческая экология наземных млекопитающих: состояние исследований и актуальные направления их развития // Зоологический журнал. Т. 84. № 10. С. 1239–1250.
- Рожнов В.В., Хляп Л.А., Коренберг Э.И., 2005. Наталья Владимировна Тупикова (1918–2003) // Зоологический журнал. Т. 84. № 3. С. 399–400.
- Россолимо О.Л. (Ред.), 2001. Московские териологи. М.: Изд-во КМК. 771 с.
- Симкин Г.Н., Лобачев В.С., 2003. Николай Павлович Наумов: жизнь, творчество, судьба (к 100-летию со дня рождения) // Зоологический журнал. Т. 82. № 4. С. 420–433.

THE THERIOLOGICAL SOCIETY AT THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES IS 50 YEARS OLD

V. V. Rozhnov*

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: rozhnov-v-2015@yandex.ru

The history of the creation of the Theriological Society at the Russian Academy of Sciences and its activities for 50 years are considered.

Keywords: theriology, Theriological Society at the Russian Academy of Sciences, history

УДК 599(597)

“ЗАТЕРЯННЫЙ МИР” МЛЕКОПИТАЮЩИХ ВОСТОЧНОГО ИНДОКИТАЯ: РОССИЙСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ВО ВЬЕТНАМЕ

© 2023 г. В. В. Рожнов^а, *, А. В. Абрамов^б, **

^аИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

^бЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: rozhnov-v-2015@yandex.ru

**e-mail: alexei.abramov@zin.ru

Поступила в редакцию 26.01.2023 г.

После доработки 10.02.2023 г.

Принята к публикации 10.02.2023 г.

Обзор посвящен териологическим исследованиям во Вьетнаме. Приведена краткая история исследования млекопитающих Восточного Индокитая с XVII в. до нашего времени. Основное внимание уделено советским и российским исследованиям, проводимым в рамках деятельности Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра (существует с 1987 г.). Проанализированы основные направления териологических исследований и научные публикации отечественных ученых.

Ключевые слова: звери, зоогеография, млекопитающие, морфология, систематика, фаунистика

DOI: 10.31857/S0044513423040141, **EDN:** UNPHNP

История естественнонаучных исследований на Индокитайском п-ове берет свое начало в XVII в. Можно выделить несколько основных периодов, которые различаются характером и интенсивностью изучения фауны млекопитающих (Рожнов, 1998; Sterling et al., 2006).

В XVII и первой половине XVIII вв. европейские путешественники и натуралисты редко посещали Индокитай. Сиам, Бирма и Малайский п-ов оказались объектами колониальной экспансии европейцев еще на рубеже XVI–XVII вв., но территория Восточного Индокитая оставалась малоизвестной в то время. В отличие от континентального Индокитая, прибрежные острова Вьетнама, находящиеся на основных морских путях, посещались европейцами с давних времен. Марко Поло упоминает в своем описании путешествия из Китая в Индию (1292 г.) о-в Коншон (южный Вьетнам). В 1780 г. этот остров, известный европейцам под малайским именем Пуло Кондор, посетил капитан Джеймс Кук.

Во второй половине XIX в. Вьетнам входит в состав Французской колониальной империи. Французский Индокитай включал Камбоджу, Лаос, часть южного Китая (Гуанчжоу) и Вьетнам. Французская колониальная администрация приветствовала и всячески поддерживала естественно-исторические исследования в Индокитае. Начиная с этого времени количество европейских натуралистов, посетивших Вьетнам, значительно

увеличивается. Некоторые из них уделяли внимание и исследованиям млекопитающих. Зоологические материалы, поступавшие из Восточного Индокитая во второй половине XIX в., дополнили фонды естественно-исторических музеев в Париже, Лондоне, Будапеште. Некоторые виды и роды млекопитающих Индокитая были описаны по этим материалам (Gray, 1860; Milne-Edwards, 1872; Dobson, 1878). Сотрудник Зоологического музея Императорской Академии наук И.С. Поляков во время своего путешествия из Японии в Петербург (1883–1885 гг.) посетил Кохинхину и собрал небольшую коллекцию млекопитающих в окрестностях Сайгона (ныне — г. Хошимин) и в провинции Тайнинь. Это были первые материалы из Вьетнама в российских зоологических коллекциях, сейчас они хранятся в Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург).

В конце XIX—начале XX вв. начинается новый этап естественно-исторических исследований в регионе, связанный с целенаправленным и планомерным сбором зоологических и ботанических материалов и последующей обработкой их специалистами из ведущих научных учреждений мира. В это время во Французском Индокитае и соседних странах проводятся крупные комплексные экспедиции и работают на долговременной основе отдельные исследователи. Собранные териологические коллекции послужили основой для описания многих новых таксонов млекопитаю-

щих (Bonhote, 1907; Robinson, Kloss, 1922; Thomas, 1925; Osgood, 1932; Björkegren, 1941; и др.).

Первая сводка по млекопитающим Индокитая (Pousargues, 1904) была основана на териологических материалах, собранных в 1879–1891 гг. экспедицией французского дипломата и исследователя Августа Пави (August Pavie). Важную роль в исследовании биоразнообразия Вьетнама сыграли семь комплексных экспедиций (1923–1939 гг.), организованных выдающимся французским орнитологом Жаном Делякуром (Jean Theodor Delacour). По результатам этих экспедиций Делякур опубликовал сводку о млекопитающих Французского Индокитая (Delacour, 1940, 1940a), включавшую 212 видов.

С 1940-х гг. наступает значительный перерыв в научных исследованиях в Индокитае. После получения независимости (1954 г.) во Вьетнаме начинается становление национальной науки. Отцом вьетнамской териологии по праву можно считать профессора Ханойского университета Дао Ван Тьена (Dao Van Tien). В 1960-х гг. он начинает исследования фауны северного и центрального Вьетнама и публикует многочисленные работы по систематике, морфологии и зоогеографии млекопитающих (Тьен, 1962, 1965, 1978; Tien, 1960, 1961, 1963, 1966, 1967, 1978). В это же время начинается сотрудничество вьетнамских и советских ученых. Организуются совместные экспедиции, многие вьетнамские исследователи проходят обучение в СССР.

После окончания войны (1975 г.) наступает новый этап в изучении животного мира Вьетнама. По инициативе академика В.Е. Соколова с 1978 г. начинаются регулярные экологические и фаунистические исследования тропических лесов Вьетнама, проводимые в рамках международного договора о научном сотрудничестве между Академией наук СССР и Национальным Центром научных исследований Вьетнама. Начинается планомерное изучение млекопитающих Вьетнама, включающее сбор данных в экспедициях в различных районах северного и центрального Вьетнама и работу на полевых стационарах (Соколов, 1982; Соколов и др., 1992). В совместных исследованиях принимают участие вьетнамские териологи, многие из которых прошли стажировку и защитили диссертации в СССР. Например, Данг Зуй Хунь (Dang Huy Huynh) защитил в 1968 г. кандидатскую диссертацию о копытных и хищных Вьетнама, а в 1985 г. — докторскую диссертацию по экологии и охране млекопитающих Вьетнама, Као Ван Шунг (Cao Van Sung) — в 1990 г. докторскую диссертацию о грызунах Вьетнама, Ле Суан Кань (Le Xuan Canh) — в 1990 г. диссертацию о крупных млекопитающих Вьетнама. Результаты териологических исследований этого периода были опубликованы в сборниках, посвященных

изучению фауны Вьетнама (Соколов, 1982, 1986, 1992; Медведев, 1983; Соколов, Кузнецов, 1992), и в отдельных статьях. В 1986 г. выходит первый полный таксономический список млекопитающих Вьетнама (Соколов и др., 1986), включающий 204 вида.

В 1987 г. был создан совместный Советско-Вьетнамский Тропический центр (ныне Совместный Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский и технологический центр), одним из направлений деятельности которого является изучение экологии и биоразнообразия тропических экосистем Вьетнама. Создание Тропического центра позволило организовать долговременные и круглогодичные наблюдения во Вьетнаме. Основные направления териологических работ Тропического центра включают фаунистические, таксономические, генетические, экологические, морфологические и зоогеографические исследования. Значительный вклад в изучение млекопитающих Вьетнама внесли сотрудники Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН В.Е. Соколов, В.В. Рожнов, Г.В. Кузнецов, С.А. Шилова, Н.А. Щипанов, В.В. Сунцов, О.Н. Шекарова и многие другие исследователи (см. список публикаций Тропцентра: Самохин, 2013).

В начале 1990-х гг. во Вьетнаме начинаются комплексные фаунистические исследования для инвентаризации биоразнообразия разных районов страны, связанные с расширением сети заповедников, национальных парков и охраняемых территорий. Эти исследования выявили значительную недоизученность териофауны региона. Восточный Индокитай представлял собой поистине “затерянный мир”, населенный неизвестными науке видами животных. В конце XX в. на территории Вьетнама было открыто несколько новых видов крупных млекопитающих — саола (*Pseudoryx nghetinhensis*) (Dung et al., 1993), гигантский мунтжак (*Megamuntiacus vuquangensis*) (Tuoc et al., 1994), спиралерогий буйвол (*Pseudonovibos spiralis*) (Peter, Feiler, 1994, 1994a), тайнгуенская циветта (*Viverra zibetha*) (Соколов и др., 1997, 1999; Rozhnov, Anh, 1999), аннамский мунтжак (*Muntiacus truongsongensis*) (Giao et al., 1998), аннамский полосатый кролик (*Nesolagus timminsi*) (Averianov et al., 2000; Can et al., 2001; Abramov et al., 2016; Tilker et al., 2020).

Коллектирование млекопитающих, которое было одной из основных задач териологов, позволило решить многие таксономические вопросы и описать большое число новых таксонов.

Традиционно значительное внимание уделялось изучению грызунов (отряд Rodentia). В последние годы были проведены комплексные таксономические исследования, основанные на изучении морфологической и генетической изменчивости. Проведены таксономические реви-

зии крыс родов *Niviventer* (Балакирев, Рожнов, 2010; Balakirev et al., 2012; Ge et al., 2018, 2019, 2021, 2021a), *Rattus* (Balakirev, Rozhnov, 2012); *Leopoldamys* (Балакирев и др., 2012; Balakirev et al., 2013), *Maxomys* (Balakirev et al., 2017), *Tonkinomys* (Balakirev et al., 2013a), *Chiromyscus* (Balakirev et al., 2014, 2021), *Chiropodomys* (Meschersky et al., 2016), *Hapalomys* (Abramov et al., 2012, 2017), *Dacnomys* (Abramov et al., 2017a), белок родов *Callosciurus* (Balakirev, Rozhnov, 2019) и *Dremomys* (Балакирев и др., 2022). Интегративные исследования позволили обосновать самостоятельный видовой статус таких малоизученных млекопитающих, как вьетнамская мышшь-малютка (*Micromys erythrotis*) (Abramov et al., 2009), шапинская соня (*Typhlomys chapensis*) (Abramov et al., 2014), вьетнамская карликовая летяга (*Olisthomys morrissi*) (Kruskop et al., 2022).

На основании изучения коллекционных материалов, собранных в экспедициях Тропического центра, были описаны новые виды крыс: *Chiromyscus thomasi* (Balakirev et al., 2014) из северного Вьетнама и *Hapalomys suntsovi* (Abramov et al., 2017) — из южного Вьетнама.

В последние годы особой популярностью у зоологов пользуются летучие мыши (отряд Chiroptera) Юго-Восточной Азии вообще и Вьетнама в частности. Этой группой млекопитающих активно занимаются не только российские ученые, но и сотрудники Вьетнамской Академии наук совместно с британскими, венгерскими и японскими коллегами. Следует отметить, однако, что приоритет в исследованиях рукокрылых Вьетнама, несомненно, принадлежит российским ученым, которые работают с этой группой уже более 20 лет. В рамках научно-исследовательских программ Тропического центра опубликовано большое количество таксономических и фаунистических работ по рукокрылым (Борисенко и др., 2001; Krusko, Tsytsulina, 2001; Krusko et al., 2006; Borisenko et al., 2008; Krusko, Eger, 2008; Krusko, Shchinov, 2010; Krusko, 2011, 2013, 2014; Крусков, 2013, 2014; Krusko, Borisenko, 2013). Важными событиями стали публикации двух фундаментальных сводок по фауне Chiroptera Вьетнама (Borisenko, Krusko, 2003; Krusko, 2013a), которые до сих пор являются основными источниками информации о летучих мышах региона.

Интенсивные фаунистические исследования позволили уточнить состав фауны и распространение летучих мышей на территории Вьетнама. Были описаны новые виды летучих мышей: *Myotis annamiticus* (Krusko, Tsytsulina, 2001), *Myotis phanluongi* (Borisenko et al., 2008), *Myotis annatessae* (Krusko, Borisenko, 2013) и *Murina harpioloides* (Krusko, Eger, 2008).

Несмотря на продолжительную историю териологических исследований региона, насекомо-

ядные млекопитающие мало привлекали внимание исследователей. Долгое время изучение насекомых млекопитающих во Вьетнаме представляло собой лишь описание отдельных экземпляров по материалам комплексных зоологических экспедиций (Thomas, 1925, 1927; Osgood, 1932). С начала XXI в. наступил новый этап в исследованиях насекомых млекопитающих Вьетнама. На фоне большого (в мировом масштабе) внимания к этой группе началось интенсивное изучение насекомых Юго-Восточной Азии и, в частности, Вьетнама.

Целенаправленные российские исследования насекомых млекопитающих Вьетнама начинаются с 2000 г., и большая часть этих работ проведена сотрудниками Тропического центра. За прошедшие годы были собраны уникальные материалы по Eulipotyphla из Вьетнама, представляющие в настоящий момент самую крупную в мире региональную коллекцию.

Были проведены комплексные таксономические ревизии азиатских кротов рода *Euroscaptor* (Землемерова и др., 2013; Zemlemerova et al., 2016; Hai et al., 2020), гимнур рода *Hylomys* (Bannikova et al., 2014; Pavlova et al., 2018) и различных групп землероек — *Crocidura* (Bannikova et al., 2011; Abramov et al., 2012a), *Chimarrogale* (Abramov et al., 2017c), *Episoriculus* (Abramov et al., 2017b), *Blarinella* (Abramov et al., 2007a; Баникова и др., 2017; Bannikova et al., 2019). По материалам из Вьетнама были описаны 3 новых вида кротов *Euroscaptor orlovi*, *E. kuznetsovi* и *E. ngoclinhensis* (Zemlemerova et al., 2016) и 5 новых видов землероек-белозубок *Crocidura sokolovi*, *C. zaitsevi*, *C. phuquocensis*, *C. phanluongi*, *C. sapaensis* (Jenkins et al., 2007, 2010, 2013; Abramov et al., 2008a).

Ряд таксономических работ выполнен на хищных млекопитающих. Показано существование на территории Вьетнама двух форм харзы *Martes flavigula* — *flavigula* и *indochinensis*, обосновано разделение *M. flavigula* (sensu lato) на три самостоятельных вида — *M. flavigula* (sensu stricto) (с подвидами *aterima*, *flavigula*, *chrysospila* и, возможно, *hainana*), *M. lasiotis* (с подвидами *indochinensis*, *peninsularis* и *lasiotis*) и *M. gwatkinsii* (монотипический вид). Описанная ситуация укладывается в рамки концепции о надвиде, которая привлечена для характеристики перечисленных форм, отнесенных к категории *allospecies* (Рожнов, 1995). Обосновано использование для родового названия харзы имени *Lamprogale* (Rozhnov, 1995). Обобщены данные по экологии и распространению полосатой ласки (*Mustela strigidorsa*) (Abramov et al., 2008). Впервые проведенные генетические исследования хорьковых барсуков рода *Melogale* Вьетнама показали, что на территории страны обитает три вида — *M. moschata*, *M. personata* и *M. cucphuongensis*, которые могут быть отне-

сены к категории видов-двойников (криптовидов) (Abramov, Rozhnov, 2014; Рожнов и др., 2019). Пересмотрено положение рода *Mydaus* в системе хищных млекопитающих и обосновано отнесение его к семейству скунсов (Mephitidae), а не к семейству куньих (Mustelidae), к которому его традиционно относили (Абрамов, Рожнов, 2007). Впервые исследован кариотип индийского солонгоя (*Mustela kathiah*) (Абрамов и др., 2013). Оценено современное состояние популяций песчаных семейства Canidae во Вьетнаме (Hoffmann et al., 2019).

Важной частью работы Тропического центра являются экологические исследования. Значительный вклад в области изучения экологии тропических млекопитающих внесли работы Г.В. Кузнецова. Среди них, кроме прочих, следует упомянуть его раннюю работу о трофических связях млекопитающих с видами рода *Quercus* в Юго-Восточной Азии (Кузнецов, 1992), в которой показана детерминированность жизни растительноядных млекопитающих процессом постепенного выбора и использования ими различных плодов, что способствует расселению и поддержанию энергетического баланса животных в условиях гетерохронного плодоношения деревьев и их неравномерного распределения. Многолетние исследования Г.В. Кузнецова нашли отражение в его докторской диссертации, посвященной эколого-фаунистическому анализу млекопитающих Вьетнама (Кузнецов, 2003) и монографии “Млекопитающие Вьетнама” (Кузнецов, 2006). Работы в этой области продолжались до недавнего времени (Kuznetsov, Filatova, 2007; Кузнецов, Филатова, 2008, 2008a; Кузнецов, 2009, 2012).

Большие работы были проведены по изучению экологии грызунов на плато Тайнгуен и в равнинных лесах юга Вьетнама в контексте последствий войны США против Вьетнама. Среди них изучение особенностей фауны и экологии млекопитающих на территориях Южного Вьетнама, подвергшихся воздействию “экологической войны” (Соколов и др., 1991), возможностей использования популяционного подхода к анализу антропогенной динамики тропических систем и популяционных параметров мелких млекопитающих для характеристики состояния экосистем Южного Вьетнама (Соколов и др., 1992b; Шилова и др., 1992; Щипанов, 1992; Sokolov et al., 1994), исследования распределения мелких млекопитающих в трех ярусах тропического леса (Щипанов, Калинин, 2006), особенностей суточной активности синантропных (род *Rattus*) и экзoантропных (роды *Leopoldamys*, *Maxomys*, *Berylmys*) крыс (Шекарова и др., 1995). Были выявлены некоторые особенности поведения и экологии, в т.ч. популяционной, отдельных видов грызунов — рюккюйской мыши (*Mus caroli*) (Смирин и др., 1992; Шилова и др., 1992), рыжей колючей крысы (*Maxomys su-*

rifer) (Соколов и др., 1993; Шекарова, 1998), на примере которой показана специфика популяционных структур мелких млекопитающих ненарушенных экосистем (Щипанов и др., 1996). Нельзя не отметить работы, выполненные совместно российскими и американскими зоологами на юге Вьетнама по разнообразию и обилию грызунов на плато Лангбиан и использованию ими различных местообитаний, а также по распределению грызунов по градиенту нарушенности местообитаний на плато Тайнгуен (Adler et al., 1999; Suntsov et al., 2003).

До настоящего времени представляют интерес работы по частной экологии ряда видов млекопитающих. Примером может служить изучение экологии седой бамбуковой крысы (*Rhizomys pruinosus*), занимающей особое место в функционировании бамбуковых сообществ в связи с ее подземным образом жизни и узкой пищевой специализацией (Исаев, Кузнецов, 1992).

Коллектирование позволило собрать данные не только по таксономии многих видов млекопитающих, но и прояснить некоторые особенности популяционной экологии отдельных видов. В частности, были получены новые данные по репродуктивной биологии представителей семейств Sciuridae и Felidae во Вьетнаме (Рожнов, 1992a, 1992b), росту и развитию некоторых видов, в т.ч. редких барсуков *M. personata* и *Arctonyx collaris* (Рожнов, 1994; Rozhnov, 1994, 1994a; Рожнов, Найдено, 1997), плодовитости и о возрастном составе популяций млекопитающих первичного тропического леса Восточного Индокитая (Рожнов, 1994a).

Наблюдения за животными в условиях неволи и анализ их встречаемости при зоологических экскурсиях позволили выявить особенности суточной активности тропических млекопитающих, таких как яванский панголин (*Manis javanica*) (Рожнов, Кузнецов, 1986), китайская гимнура (*Neotetracus sinensis*) (Щинов и др., 2009), а также некоторые хищные — бинтуронг (*Arctictis binturong*), обыкновенный мусанг (*Paradoxurus hermaphroditus*), пятнистый линзанг (*Prionodon pardicolor*), описать характер их локомоции и тонкое строение подошв лап этих хищников, позволяющее им свободно передвигаться по ветвям деревьев, где проходит большая часть их активности (Рожнов и др., 1992). Описаны различные типы индивидуального поведения этих видов. Особое внимание уделялось изучению хемокоммуникации некоторых видов виверровых, в частности бинтуронга и обыкновенного мусанга. Были описаны формы маркировочного поведения этих видов (Рожнов и др., 1992; Rozhnov, 1994; Рожнов, Рожнов, 1998, 2003).

Изучена акустическая структура различных типов звуковых сигналов некоторых видов мле-

копитающих — криков тревоги замбара (*Rusa unicornis*) и индийского мунтжака (*Muntiacus vaginalis*) (Володин и др., 2017), звуков, издаваемых при половом поведении обыкновенным мусангом (Rozhnov, Rutovskaya, 1996).

В ходе исследований акустической структуры ультразвуковых сигналов шапинской сони из северного Вьетнама было впервые установлено, что этот уникальный вид грызунов использует эхолокацию (Panyutina et al., 2017; Volodin et al., 2019). Звуковые импульсы *Typhlomys* оказались сходны с таковыми у летучих мышей родов *Murina* и *Myotis*. Вероятно, *Typhlomys* использует ультразвуковые импульсы для ориентирования во время локомоции, включая передвижение (прыжки) по веткам.

Последнее время российскими учеными уделяется большое внимание изучению экологической физиологии животных, в частности физиологии циркадных ритмов и сна копытных — замбара и одного из наиболее древних видов этой группы млекопитающих, оленька. У малого оленька (*Tragulids kanchil*) — самого мелкого представителя базальной группы (семейство *Tragulidae*) парнокопытных, которые сформировались 40–50 млн лет назад, особенности сна и циркадного ритмики изучены впервые. В условиях, приближенных к естественным, выполнены видеозаписи поведения животных и полиграфическая регистрация. Были выявлены продолжительность двигательной активности и покоя оленьков, длительность медленноволнового и парадоксального сна и приуроченность этих типов сна ко времени суток. Установлено, что параметры сна оленьков определяются экологическими факторами, в первую очередь температурными условиями и присутствием хищников, а также особенностями физиологии оленьков (Лямин и др., 2021; Lyamin et al., 2021).

Особый интерес представляют исследования в области медицинской териологии. Территория Вьетнама является одним из активных очагов чумы, заболевания людей в стране отмечали с 1898 по 2002 гг. (Сунцов и др., 2014). Изучению особенностей структуры и функционирования антропогенных очагов чумы во Вьетнаме и паразито-хозяйных связей грызунов и эктопаразитов посвящены многочисленные публикации российских и вьетнамских исследователей, в т.ч. предложена новая гипотеза возникновения чумы, которая продолжает развиваться (Сунцов, Ли, 1991; Сунцов, 1993, 2012, 2014; Сунцов, Сунцова, 2006, 2008, 2013; Сунцов и др., 1992, 1992а, 1995, 1997, 2011, 2014; Сунцова и др., 2008).

Морфологические и морфофизиологические исследования позвоночных животных, в т.ч. млекопитающих, всегда были одним из важных направлений деятельности российских териологов во Вьетнаме (Соколов, Чернова, 1982; Неклюдо-

ва, 1992; Рожнов, 1992; Соколов и др., 1992а; Чернова, Алпатова, 1992). Это направление продолжает развиваться и в настоящее время (Чернова и др., 2012, 2015; Youlatos, Panyutina, 2014; Panyutina et al., 2017; Youlatos et al., 2017).

Несмотря на уже неплохую изученность фауны млекопитающих Вьетнама, фаунистические исследования и по сей день остаются актуальными. Среди заметных открытий последнего времени можно отметить находки восточно-гималайского вида крысы *Dacnomys millardi* на юге Кон-тумского плато (Abramov et al., 2017а), новые данные о распространении трех видов хорьковых барсуков *Melogale moschata*, *M. personata* и *M. cucphuongensis* на территории Вьетнама (Abramov, Rozhnov, 2014; Рожнов и др., 2019), первую находку на материке (в северном Вьетнаме) гимнуры *Neohylomys hainanensis*, ранее считавшейся эндемиком о-ва Хайнань (Abramov et al., 2018), первую находку во Вьетнаме карликовой летяги *O. morrisi* (Kruskop et al., 2022).

В ходе фаунистических исследований получены новые данные и уточнено распространение многих видов грызунов, насекомоядных и хищных млекопитающих (Кузнецов, 1992; Rozhnov et al., 1992, 1993, 2008; Кузнецов, Рожнов, 1998; Кузнецов и др., 2001; Абрамов и др., 2007, 2008; Abramov et al., 2006, 2007, 2009а, 2010, 2013, 2013а; Abramov, Kruskop, 2012; Рожнов, Абрамов, 2009; Ly et al., 2019; Nguyen et al., 2020). Фаунистические исследования и таксономические ревизии различных групп млекопитающих Вьетнама позволили уточнить ряд аспектов происхождения и формирования фауны млекопитающих Индокитая и зоогеографического районирования региона (Шунг, Кузнецов, 1992). Анализ данных о распространении и филогеографии насекомоядных и отдельных групп грызунов Вьетнама позволил сделать некоторые предположения о путях формирования фауны млекопитающих этого региона. Согласно этим предположениям, существовало два основных пути заселения территории Индокитая — северный и южный. Значительная часть млекопитающих континентальных районов Юго-Восточной Азии имеет бирмано-китайское происхождение, но некоторые группы (*Leopoldamys*, *Maxomys*, *Chiropodomys*) сформировались в Зондской области и позднее колонизировали расположенные севернее материковые районы. К представителям северного пути расселения относится большинство видов млекопитающих Вьетнама и, в т.ч. все насекомоядные. Современное распространение отдельных филогенетических линий млекопитающих Вьетнама свидетельствует о том, что было несколько волн расселения видов в южном направлении (Абрамов, 2017; Абрамов, Тиен, 2017).

Российско-Вьетнамский Тропический центр до настоящего времени является одной из круп-

нейших научных организаций, проводящей исследования во Вьетнаме. Териологические работы представляют собой важную часть комплексных исследований биоразнообразия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов А.В., 2017. Насекомоядные млекопитающие Вьетнама (систематика, фауна, зоогеография). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург: ЗИН РАН. 48 с.
- Абрамов А.В., Мещерский И.Г., Анискин В.М., Рожнов В.В., 2013. Индийский солонгой *Mustela kathiah* (Carnivora: Mustelidae) – молекулярные и кариологические данные // Известия РАН, серия биологическая. № 1. С. 60–69.
- Абрамов А.В., Рожнов В.В., 2007. О месте рода *Mydaus* в системе хищных (Mammalia, Carnivora) // Зоологический журнал. Т. 86. № 6. С. 763–765.
- Абрамов А.В., Тиен Ч.К., 2017. Зоогеография насекомоядных млекопитающих Вьетнама // Journal of Tropical Science and Technology. V. 14. P. 49–58.
- Абрамов А.В., Щинов А.В., Рожнов В.В., 2007. Фауна насекомоядных млекопитающих стационара Шапа (провинция Лаокай, Вьетнам) // Биология насекомоядных млекопитающих. Новосибирск: Изд-во “ЦЕРИС”. С. 4–6.
- Абрамов А.В., Щинов А.В., Рожнов В.В., 2008. Фаунистические исследования насекомоядных млекопитающих в Северном Вьетнаме // Сибирский экологический журнал. Т. 15. № 5. С. 779–782.
- Балакирев А.Е., Абрамов А.В., Буй Суан Фыонг, Рожнов В.В., 2022. Разнообразие и филогения азиатских краснощеких белок (Rodentia, Sciuridae, *Dremomys*) в Восточном Индокитае // Известия РАН, серия биологическая № 1. С. 54–69.
- Балакирев А.Е., Абрамов А.В., Тихонов А.Н., Рожнов В.В., 2012. Молекулярная филогения секции *Dacnomys* (Rodentia, Muridae): положение родов *Saxatilomys* и *Leopoldamys* // Доклады Академии наук. Т. 445. № 3. С. 356–359.
- Балакирев А.Е., Рожнов В.В., 2010. Филогенетические отношения и видовой состав рода *Niviventer* (Rodentia, Muridae) по данным изучения цитохрома b мтDNA // Вестник Московского университета. Биология. № 4. С. 46–49.
- Банникова А.А., Абрамов А.В., Лебедев В.С., Шефтель Б.И., 2017. Неожиданное генетическое разнообразие азиатских короткохвостых землероек рода *Blarinella* (Mammalia, Lipotyphla, Soricidae) // Доклады Академии наук. Т. 474. № 1. С. 132–136.
- Борисенко А.В., Крусков С.В., Дорохина Е.В., 2001. Рукокрылые (Chiroptera, Mammalia) Национального парка Ву Куанг: структура и эколого-морфологические особенности сообщества // Материалы Зоолого-ботанических исследований в Национальном парке Ву Куанг (провинция Ха Тинь, Вьетнам). Москва–Ханой. С. 190–215.
- Володин И.А., Володина Е.В., Фрай Р., Гоголева С.С., Палько И.В., Рожнов В.В., 2017. Акустическая структура криков тревоги замбара (*Rusa unicolor*) и индийского мунтжака (*Muntiacus vaginalis*) в южном Вьетнаме // Доклады Академии наук. Т. 474. № 3. С. 391–394.
- Землемерова Е.Д., Банникова А.А., Абрамов А.В., Лебедев В.С., Рожнов В.В., 2013. Новые данные по молекулярной систематике кротов Восточной Азии // Доклады Академии наук. Т. 451. № 6. С. 707–710.
- Исаев С.И., Кузнецов Г.В., 1992. Материалы к изучению экологии седой бамбуковой крысы (*Rhizomys pruinosus* Blyth, 1851) Вьетнама // Зоологические исследования во Вьетнаме. М.: Наука. С. 155–160.
- Крусков С.В., 2013. Бакулюмы рукокрылых Индокитая: архаичные гладконосые (Chiroptera, Vespertilionidae: Myotinae, Kerivoulinae, Murinae) // Plecotus et al. V. 15–16. P. 3–13.
- Крусков С.В., 2014. Бакулюмы рукокрылых Индокитая: ринолофоиды (Chiroptera: Rhinolophidae, Hipposideridae) // Plecotus et al. V. 17. P. 3–17.
- Кузнецов Г.В., 1992. О трофических связях млекопитающих с видами рода *Quercus* в Юго-Восточной Азии // Зоологические исследования во Вьетнаме. М.: Наука. С. 160–178.
- Кузнецов Г.В., 2003. Млекопитающие Вьетнама: эколого-фаунистический анализ. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 47 с.
- Кузнецов Г.В., 2006. Млекопитающие Вьетнама. М.: Товарищество научных изданий КМК. 420 с.
- Кузнецов Г.В., 2009. Сравнительная экология древесной белки *Callosciurus flavimanus* и наземной крысы *Maxomys surifer* в тропическом лесу национального парка Кат Тиен (южный Вьетнам) // Зоологический журнал. Т. 88. № 5. С. 596–606.
- Кузнецов Г.В., 2012. О факторах, влияющих на структуру доминирования фоновых видов грызунов в тропических лесах Вьетнама // Известия РАН, серия биологическая. № 6. С. 644–651.
- Кузнецов Г.В., Борисенко А.В., Рожнов В.В., 2001. Состав фауны млекопитающих Национального парка Ву Куанг // Материалы зоолого-ботанических исследований в Национальном парке Ву Куанг (провинция Ха Тинь, Вьетнам). Москва–Ханой: Тропический Центр. С. 161–189.
- Кузнецов Г.В., Рожнов В.В., 1998. Млекопитающие Шапы и горного массива Фансипан: видовое разнообразие и проблемы его сохранения // Материалы зоолого-ботанических исследований в горном массиве Фансипан (северный Вьетнам). Москва–Ханой: Тропический Центр. С. 129–158.
- Кузнецов Г.В., Филатова Т.Н., 2008. Численность и пространственное распределение желтолапой белки (*Callosciurus flavimanus*) в тропических лесах южного Вьетнама // Зоологический журнал. Т. 87. № 5. С. 601–608.
- Кузнецов Г.В., Филатова Т.Н., 2008а. О структуре сообщества грызунов в тропических лесах южного Вьетнама // Известия РАН, серия биологическая. № 5. С. 597–606.
- Лямин О.И., Сигель Д.М., Евсигнеев Р.В., Назаренко Е.А., Рожнов В.В., 2021. Особенности цикла сон–бодрствование и циркадной активности малого оленка (*Tragul kanchil*) // Доклады РАН. Науки о жизни. Т. 500. С. 437–442.

- Медведев Л.Н. (ред.), 1983. Фауна и экология животных Вьетнама. М.: Наука. 208 с.
- Неклюдова Т.И., 1992. Строение специфических желез кожи анальной области китайского барсука (*Melogale moschata*) и теледу (*Arctonyx collaris*) // Зоологические исследования во Вьетнаме. Ред. Соколов В.Е. М.: Наука. С. 41–55.
- Рожнов В.В., 1992. Некоторые материалы к эколого-физиологической характеристике виверр Вьетнама // Материалы зоологических исследований во Вьетнаме (1987–1990 гг.). М.: ИЭМЭЖ РАН. С. 15–16.
- Рожнов В.В., 1992а. Некоторые материалы по размножению *Felis bengalensis* в центральном Вьетнаме // Материалы зоологических исследований во Вьетнаме (1987–1990 гг.). М.: ИЭМЭЖ РАН. С. 17–18.
- Рожнов В.В., 1992б. Материалы по размножению некоторых видов беличьих (Sciuridae) Вьетнама // Материалы зоологических исследований во Вьетнаме (1987–1990 гг.). М.: ИЭМЭЖ РАН. С. 18–22.
- Рожнов В.В., 1994. Материалы по биологии барсуков Вьетнама // Зоологический журнал. Т. 73. № 7–8. С. 227–232.
- Рожнов В.В., 1994а. К вопросу о плодовитости и возрастном составе популяций млекопитающих первичного тропического леса Восточного Индокитае // Известия РАН, серия биологическая. № 6. С. 922–928.
- Рожнов В.В., 1995. Таксономические заметки о харзе *Martes flavigula* // Зоологический журнал. Т. 74. № 2. С. 131–138.
- Рожнов В.В., 1998. Естественно-исторические исследования в Индокитае: ретроспективный обзор // Материалы зоолого-ботанических исследований в горном массиве Фансипан (северный Вьетнам). Сб. научных работ, серия “Биологическое разнообразие Вьетнама”. Москва–Ханой: Тропический Центр. С. 11–66.
- Рожнов В.В., Абрамов А.В., 2009. Насекомоядные млекопитающие горного массива Нгоклин, Вьетнам // Животный мир горных территорий. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 455–459.
- Рожнов В.В., Кузнецов Г.В., 1986. К изучению суточной активности и поведения яванского панголина // Фауна и экология млекопитающих и птиц Вьетнама. М.: Наука. С. 37–39.
- Рожнов В.В., Кораблев М.П., Абрамов А.В., 2019. Систематика и распространение во Вьетнаме хорьковых барсуков рода *Melogale* (Mammalia, Mustelidae): первые генетические данные // Доклады Академии наук. Т. 485. № 4. С. 516–520.
- Рожнов В.В., Кузнецов Г.В., Неклюдова Т.И., Фам Чонг Ань, Чан Ван Дык, 1992. Экологические и этологические наблюдения за древесными видами виверр Вьетнама // Зоологические исследования во Вьетнаме. М.: Наука. С. 132–148.
- Рожнов В.В., Найденов Св.В., 1997. Материалы к характеристике новорожденных у обыкновенного мусанга (*Paradoxurus hermaphroditus*) // Тропцентр-98. Сб. работ к 10-летию Тропического центра. Книга 1. Части I–II. Биологическое разнообразие и современное состояние тропических экосистем Вьетнама. Тропическая медицина. Москва–Ханой: Тропический Центр. С. 69–73.
- Рожнов В.В., Рожнов Ю.В., 1998. О хемокоммуникации обыкновенного мусанга, *Paradoxurus hermaphroditus* (Mammalia, Carnivora) // Зоологический журнал. Т. 77. № 9. С. 1032–1041.
- Рожнов В.В., Рожнов Ю.В., 2003. Роль экскретов разного типа в опосредованной хемокоммуникации обыкновенного мусанга, *Paradoxurus hermaphroditus* Pallas, 1777 (Mammalia, Carnivora) // Известия РАН, серия биологическая. № 6. С. 698–705.
- Самохин Н.Л. (ред.), 2013. Тропцентр-2012. Библиографический указатель публикаций Тропического центра за 1989–2011 гг. Изд. 4-е, доп. Ханой: NXB Thanh Nien. 194 с.
- Смирин Ю.М., Шилова С.А., Щипанов Н.А., 1992. Некоторые особенности территориального распределения и поведения рюккюйской мыши (*Mus caroli* Bonhote) // Синантропизация грызунов и ограничение их численности. М. С. 70–87.
- Соколов В.Е. (ред.), 1982. Животный мир Вьетнама. М.: Наука. 168 с.
- Соколов В.Е. (ред.), 1986. Фауна и экология млекопитающих и птиц Вьетнама. М.: Наука. 158 с.
- Соколов В.Е. (ред.), 1992. Зоологические исследования во Вьетнаме. М.: Наука. 280 с.
- Соколов В.Е., Кузнецов Г.В. (ред.), 1992. Материалы зоологических исследований во Вьетнаме (1987–1990). М.: ИЭМЭЖ РАН. 48 с.
- Соколов В.Е., Кузнецов Г.В., Рожнов В.В., Хунь Д.З., 1992. Исследования фауны млекопитающих Вьетнама // Материалы зоологических исследований во Вьетнаме (1987–1990 гг.). М.: ИЭМЭЖ РАН. С. 26–27.
- Соколов В.Е., Кузнецов Г.В., Хунь Д.З., Шунг К.В., Ань Ф.Ч., 1986. Таксономический список видов млекопитающих Вьетнама // Фауна и экология млекопитающих и птиц Вьетнама. М.: Наука. С. 5–14.
- Соколов В.Е., Рожнов В.В., Ань Ф.Ч., 1997. Новый вид виверры рода *Viverra* (Mammalia, Carnivora) из Вьетнама // Зоологический журнал. Т. 76. № 5. С. 585–589.
- Соколов В.Е., Рожнов В.В., Ань Ф.Ч., 1999. Новые данные о *Viverra tainguensis* Sokolov, Rozhnov et Pham Trong Anh, 1997 (Mammalia, Carnivora) из Вьетнама // Зоологический журнал. Т. 78. № 6. С. 759–763.
- Соколов В.Е., Хунь Д.З., Чернова О.Ф., Алпатова Е.В., 1992а. Морфология кожных специфических желез млекопитающих Вьетнама (Dermoptera, Primates, Artiodactyla, Pholidota, Rodentia) // Зоологические исследования во Вьетнаме. Ред. Соколов В.Е. М.: Наука. С. 4–41.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф., 1982. Гистология кожных желез некоторых млекопитающих Вьетнама // Животный мир Вьетнама. Ред. Соколов В.Е. М.: Наука. С. 34–52.
- Соколов В.Е., Шилова С.А., Громов В.С., Шекарова О.Н., Щипанов Н.А., 1993. Некоторые черты экологии и поведения рыжих колочих крыс *Maxomys surifer* Miller // Экология. № 3. С. 46–53.
- Соколов В.Е., Шилова С.А., Щипанов Н.А., Сунцов В.В., Чан Ван Дык, Попов И.Ю., 1991. Некоторые черты

- фауны и экологии млекопитающих на территориях Южного Вьетнама, подвергшихся воздействию “экологической войны” // Зоологический журнал. Т. 70. № 2. С. 101–113.
- Соколов В.Е., Шипанов Н.А., Шилова С.А., 1992. Перспективы популяционного подхода к анализу антропогенной динамики тропических систем // Успехи современной биологии. Т. 112. № 1. С. 130–138.
- Сунцов В.В., 1993. О роли диких мелких млекопитающих в очагах чумы Вьетнама // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунологии. № 6. С. 526–527.
- Сунцов В.В., 2012. Происхождение возбудителя чумы микроба *Yersinia pestis*: структура видообразовательного процесса // Известия РАН, серия биологическая. № 1. С. 5–13.
- Сунцов В.В., 2014. Происхождение и мировая экспансия микроба чумы *Yersinia pestis*: фактор изоляции // Успехи современной биологии. Т. 134. № 4. С. 409–423.
- Сунцов В.В., Ли Т.В.Х., Сунцова Н.И., 1995. Роль диких мелких млекопитающих в очагах чумы Вьетнама // Зоологический журнал. Т. 74. Вып. 9. С. 119–127.
- Сунцов В.В., Ли Т.В.Х., 1991. Некоторые черты фауны мелких млекопитающих и их блох в очагах чумы на плато Тайнгун, Вьетнам // Природно-очаговые инфекции и их профилактика. Саратов: Микроб. С. 71–78.
- Сунцов В.В., Ли Т.В.Х., Сунцова Н.И., 1992. Некоторые черты фауны блох (Insecta, Siphonaptera) мелких млекопитающих Вьетнама // Зоологический журнал. Т. 71. Вып. 9. С. 88–93.
- Сунцов В.В., Ли Т.В.Х., Сунцова Н.И., 1992а. Замечания о блохах (Siphonaptera) в очагах чумы на плато Тайнгун, Вьетнам // Паразитология. Т. 26. Вып. 6. С. 516–520.
- Сунцов В.В., Сунцова Н.И., 2006. Чума. Происхождение и эволюция эпизоотической системы (экологические, географические и социальные аспекты). М.: Товарищество научных изданий КМК. 247 с.
- Сунцов В.В., Сунцова Н.И., 2008. Макро- и микроэволюция в проблеме происхождения и мировой экспансии чумного микроба *Yersinia pestis* // Известия РАН, серия биологическая. № 4. С. 645–657.
- Сунцов В.В., Сунцова Н.И., 2013. Замечания о блохах *Xenopsylla vexabilis* Jordan, 1925 (Pulicidae: Siphonaptera) во Вьетнаме в связи с проблемой антропогенных очагов чумы // Паразитология. Т. 47. № 6. С. 422–436.
- Сунцов В.В., Сунцова Н.И., Матросов А.Н., Кузнецов А.А., Данг Т.Д., Лыонг Т.М., Слудский А.А., Куклев Е.В., Тарасов М.А., Касьян И.А., Майоров Н.В., Астахова Т.С., 2014. Антропоургические очаги чумы Вьетнама: прошлое и настоящее // Проблемы особо опасных инфекций. № 4. С. 29–35.
- Сунцов В.В., Сунцова Н.И., Нгуен А.Ф., 1997. Биоценологическая структура очагов чумы во Вьетнаме // Тропцентр-98. Сборник работ к 10-летию Тропического центра РАН, Кн.1. Москва–Ханой. С. 455–508.
- Сунцов В.В., Сунцова Н.И., Румак В.С., Данг Т.Д., Хоанг А.Т., Лыонг Т.М., 2011. Структура и генезис эпизоотических систем “грызун–блоха микроб *Yersinia pestis*” в ценозах Вьетнама, включая территории экоцида // Окружающая среда и здоровье человека в загрязненных диоксинами регионах Вьетнама. Ред. Румак В.С. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 202–258.
- Сунцова Н.И., Сунцов В.В., Хоанг А.Т., Данг Т.Д., 2008. Крысиные очаги чумы Вьетнама: природные или антропогенные? // Вестник Российской военно-медицинской академии. № 3. С. 301–302.
- Тьен Д.В., 1962. Материалы по фауне позвоночных Вьетнама // Зоологический журнал. Т. 41. С. 724–735.
- Тьен Д.В., 1965. О формах белок *Callosciurus erythraeus* и их распространении во Вьетнаме // Зоологический журнал. Т. 44. С. 1238–1244.
- Тьен Д.В., 1978. Опыт зоогеографического районирования Вьетнама // Зоологический журнал. Т. 57. № 4. С. 582–586.
- Чернова О.Ф., Алпатова Е.В., 1992. Строение препуциальной железы гигантской летяги (*Petaurista petaurista*) // Материалы зоологических исследований во Вьетнаме (1987–1990). Ред. Соколов В.Е., Кузнецов Г.В. М.: ИЭМЭЖ РАН. С. 31–33.
- Чернова О.Ф., Куликов В.Ф., Абрамов А.В., 2015. Строение волосяного покрова большеухой гимнуры (*Otohyalomys megalotis*) // Труды ЗИН РАН. Т. 319. № 3. С. 428–440.
- Чернова О.Ф., Куликов В.Ф., Щинов А.В., Рожнов В.В., 2012. Особенности строения волосяного покрова китайской (*Neotetracus sinensis*) и малой (*Hylomys suillus*) гимнур (Insectivora, Erinaceomorpha, Erinaceidae) // Зоологический журнал. Т. 91. № 8. С. 980–993.
- Шекарова О.Н., 1998. Популяционная экология рыжей колючей крысы (*Maxomys surifer* Miller, 1900), Южный Вьетнам. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 26 с.
- Шекарова О.Н., Калинин А.А., Сунцов В.В., 1995. Особенности суточной активности некоторых видов синантропных (род *Rattus*) и экзотропных (роды *Leopoldamys*, *Maxomys*, *Berylmys*) крыс // Зоологический журнал. Т. 74. № 6. С. 122–128.
- Шилова С.А., Смирин Ю.М., Шипанов Н.А., 1992. Некоторые черты социального поведения рюккюйской мыши (*Mus caroli*) // Материалы зоологических исследований во Вьетнаме (1987–1990 гг.). М.: ИЭМЭЖ РАН. С. 33–34.
- Шунг К.В., Кузнецов Г.В., 1992. Об эколого-фаунистических группировках грызунов фауны Вьетнама // Зоологические исследования во Вьетнаме. М.: Наука. С. 198–204.
- Щинов А.В., Рожнов В.В., Абрамов А.В., 2009. Экология и поведение китайской гимнуры *Neotetracus sinensis* в северном Вьетнаме // Животный мир горных территорий. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 519–522.
- Шипанов Н.А., 1992. Попытка использования популяционных параметров мелких млекопитающих для характеристики состояния экосистем Южного Вьетнама // Материалы зоологических исследований во Вьетнаме (1987–1990). М. С. 36–37.

- Щипанов Н.А., Калинин А.А., 2006. Распределение мелких млекопитающих в трех ярусах тропического леса Южного Вьетнама // Доклады Академии наук. Т. 410. № 2. С. 281–285.
- Щипанов Н.А., Шекарова О.Н., Фан Ван Тхан, 1996. Специфика популяционных структур мелких млекопитающих ненарушенных экосистем на примере рыжей колючей крысы (*Maxomys surifer* Miller, 1900) // Отдаленные последствия войны в Южном Вьетнаме. Ред. Соколов В.Е., Шилова С.А. М. С. 129–164.
- Abramov A.V., Kruskop S.V., 2012. The mammal fauna of Cat Ba Island, northern Vietnam // Russian Journal of Theriology. V. 11. № 1. P. 57–72.
- Abramov A.V., Rozhnov V.V., 2014. The southernmost record of small-toothed ferret badger *Melogale moschata* – further evidence of syntopy by two ferret badger species // Small Carnivore Conservation. V. 51. P. 68–70.
- Abramov A.V., Aniskin V.M., Rozhnov V.V., 2012. Karyotypes of two rare rodents, *Hapalomys delacouri* and *Typhlomys cinereus* (Mammalia, Rodentia), from Vietnam // ZooKeys. V. 164. P. 41–49.
- Abramov A.V., Balakirev A.E., Rozhnov V.V., 2014. An enigmatic pygmy dormouse: molecular and morphological evidence for the species taxonomic status of *Typhlomys chapensis* (Rodentia: Platacanthomyidae) // Zoological Studies. V. 53. P. 34.
- Abramov A.V., Balakirev A.E., Rozhnov V.V., 2017. New insights into the taxonomy of the marmoset rats *Hapalomys* (Rodentia: Muridae) // Raffles Bulletin of Zoology. V. 65. P. 20–28.
- Abramov A.V., Balakirev A.E., Rozhnov V.V., 2017a. New data on the distribution and intraspecific variation of the Millard's giant rat *Dacnomys millardi* (Mammalia, Rodentia) from Vietnam // Mammal Research. V. 62. № 3. P. 307–311.
- Abramov A.V., Bannikova A.A., Rozhnov V.V., 2012a. White-toothed shrews (Mammalia, Soricomorpha, *Crocidura*) of coastal islands of Vietnam // ZooKeys. V. 207. P. 37–47.
- Abramov A.V., Bannikova A.A., Chernetskaya D.M., Lebedev V.S., Rozhnov V.V., 2017b. The first record of *Episoriculus umbrinus* from Vietnam, with notes on the taxonomic composition of *Episoriculus* (Mammalia, Soricidae) // Russian Journal of Theriology. V. 16. № 2. P. 117–128.
- Abramov A.V., Bannikova A.A., Lebedev V.S., Rozhnov V.V., 2017c. Revision of *Chimarrogale* (Lipotyphla: Soricidae) from Vietnam with comments on taxonomy and biogeography of Asiatic water shrews // Zootaxa. V. 4232. № 2. P. 216–230.
- Abramov A.V., Bannikova A.A., Lebedev V.S., Rozhnov V.V., 2018. A broadly distributed species instead of an insular endemic? A new find of the poorly known Hainan gymnure (Mammalia, Lipotyphla) // ZooKeys. V. 795. P. 77–81.
- Abramov A.V., Can D.N., Hai B.T., Son N.T., 2013. An annotated checklist of the insectivores (Mammalia, Lipotyphla) of Vietnam // Russian Journal of Theriology. V. 12. № 2. P. 57–70.
- Abramov A.V., Duckworth J.W., Wang Y., Robertson S., 2008. The strip-backed weasel *Mustela strigidorsa*: taxonomy, ecology, distribution and status // Mammal Review. V. 38. № 4. P. 247–266.
- Abramov A.V., Jenkins P.D., Rozhnov V.V., Kalinin A.A., 2008a. Description of a new species of *Crocidura* (Soricomorpha: Soricidae) from the island of Phu Quoc, Vietnam // Mammalia. V. 72. P. 269–272.
- Abramov A.V., Kalinin A.A., Morozov P.N., 2007. Mammal survey on Phu Quoc Island, southern Vietnam // Mammalia. V. 71. № 1–2. P. 40–46.
- Abramov A.V., Kruskop S.V., Shchinov A.V., 2010. Small mammals of the Dalat Plateau, southern Vietnam // Russian Journal of Theriology. V. 8. № 2. P. 61–73.
- Abramov A.V., Meschersky I.G., Rozhnov V.V., 2009. On the taxonomic status of the harvest mouse *Micromys minutus* (Rodentia: Muridae) from Vietnam // Zootaxa. № 2199. P. 58–68.
- Abramov A.V., Rozhnov V.V., Morozov P.N., 2006. Notes on mammals of the Ngoc Linh Nature Reserve (Vietnam, Kon Tum Province) // Russian Journal of Theriology. V. 5. № 2. P. 85–92.
- Abramov A.V., Rozhnov V.V., Shchinov A.V., Son N.T., 2009a. Distribution of rare and lesser-known insectivores (Soricomorpha) in Vietnam // Proceedings of the 3rd National Scientific Conference on ecology and biological resources. Hanoi: IEBR. P. 9–11.
- Abramov A.V., Rozhnov V.V., Shchinov A.V., Makarova O.V., 2007a. New records of the Asiatic short-tailed shrew *Blarinella griselda* (Soricidae) from Vietnam // Mammalia. V. 71. № 4. P. 181–182.
- Abramov A.V., Shchinov A.V., Tien T.Q., 2013a. Insectivorous mammals (Mammalia: Eulipotyphla) of the Ba Vi National Park, northern Vietnam // Proceedings of Zoological Institute of RAS. V. 317. № 3. P. 221–225.
- Abramov A.V., Tikhonov A.N., Orlov N.L., 2016. Recent record of Annamite striped rabbit *Nesolagus timminsi* (Mammalia, Leporidae) from Vietnam // Russian Journal of Theriology. V. 15. № 2. P. 171–174.
- Adler G.H., Mangan S.A., Suntsov V.V., 1999. Richness, abundance, and habitat relations of rodents in the Lang Bian mountains of southern Viet Nam // Journal of Mammalogy. V. 80. № 3. P. 891–898.
- Averianov A.O., Abramov A.V., Tikhonov A.N., 2000. A new species of *Nesolagus* (Lagomorpha, Leporidae) from Vietnam with osteological description // Contributions from the Zoological Institute, Saint Petersburg. № 3. P. 1–22.
- Balakirev A.E., Abramov A.V., Rozhnov V.V., 2012. Taxonomic revision of *Niviventer* (Rodentia, Muridae) from Vietnam: a morphological and molecular approach // Russian Journal of Theriology. V. 10. P. 1–26.
- Balakirev A.E., Abramov A.V., Rozhnov V.V., 2013. Revision of the genus *Leopoldamys* (Rodentia, Muridae) as inferred from morphological and molecular data, with a special emphasis on the species composition in continental Indochina // Zootaxa. V. 3640. № 4. P. 521–549.
- Balakirev A.E., Abramov A.V., Rozhnov V.V., 2014. Phylogenetic relationships in the *Niviventer-Chiromyscus* complex (Rodentia, Muridae) inferred from molecular data, with description of a new species // ZooKeys. V. 451. P. 109–136.
- Balakirev A.E., Abramov A.V., Rozhnov V.V., 2017. The phylogeography of red spiny rats *Maxomys surifer* (Rodentia, Muridae) from Vietnam // Russian Journal of Theriology. V. 16. № 2. P. 117–128.

- tia, Muridae) in Indochina with comments on taxonomy and description of new subspecies // Zoological Studies. V. 56. P. 6.
- Balakirev A.E., Abramov A.V., Rozhnov V.V., 2021. Distribution pattern and phylogeography of tree rats *Chiromyscus* (Rodentia, Muridae) in eastern Indochina // Zoosystematics and Evolution. V. 97. № 1. P. 83–95.
- Balakirev A.E., Aniskin V.A., Tran Quang Tien, Rozhnov V.V., 2013a. The taxonomic position of *Tonkinomys daovantieni* (Rodentia: Muridae) based on karyological and molecular data // Zootaxa. V. 3734. № 5. P. 536–544.
- Balakirev A.E., Rozhnov V.V., 2019. Taxonomic revision of beautiful squirrels (*Callosciurus*, Rodentia: Sciuridae) from the *Callosciurus erythraeus/finlaysonii* complex and their distribution in eastern Indochina // Raffles Bulletin of Zoology. V. 67. P. 459–489.
- Bannikova A.A., Abramov A.V., Borisenko A.V., Lebedev V.S., Rozhnov V.V., 2011. Mitochondrial diversity of the white-toothed shrews (Mammalia, Eulipotyphla, *Crocidura*) in Vietnam // Zootaxa. № 2812. P. 1–20.
- Bannikova A.A., Lebedev V.S., Abramov A.V., Rozhnov V.V., 2014. Contrasting evolutionary history of hedgehogs and gymnures (Mammalia: Erinaceomorpha) as inferred from a multigene study // Biological Journal of Linnean Society. V. 112. № 3. P. 499–519.
- Bannikova A.A., Jenkins P.D., Solovyeva E.N., Pavlova S.V., Demidova T.B., Simanovsky S.A., Sheftel B.I., Lebedev V.S., Fang Y., Dalen L., Abramov A.V., 2019. Who are you, Griselda? A replacement name for a new genus of the Asiatic short-tailed shrews (Mammalia, Eulipotyphla, Soricidae): molecular and morphological analyses with the discussion of tribal affinities // ZooKeys. № 888. P. 133–158.
- Björkegren B., 1941. On a new weasel from northern Tonkin // Arkiv för Zoologi. V. 33B. № 15. P. 1–4.
- Bonhote J.L., 1907. On a collection of mammals made by Dr. Vassal in Annam // Proceedings of Zoological Society of London. V. 38. P. 2–11.
- Borissenko A.V., Kruskop S.V., 2003. Bats of Vietnam and adjacent territories. An identification manual. Moscow: GEOS. 203 p.
- Borisenko A.V., Kruskop S.V., Ivanova N.V., 2008. A new mouse-eared bat (Mammalia: Chiroptera: Vespertilionidae) from Vietnam // Russian Journal of Theriology. V. 7. P. 57–69.
- Can D.N., Abramov A.V., Tikhonov A.N., Averianov A.O., 2001. Annamite striped rabbit *Nesolagus timminsi* in Vietnam // Acta Theriologica. V. 46. № 4. P. 437–440.
- Delacour J., 1940. Liste provisoire des mammifères de l'Indochine française // Mammalia. V. 4. № 1. P. 20–29.
- Delacour J., 1940a. Liste provisoire des mammifères de l'Indochine française // Mammalia. V. 4. № 2. P. 46–58.
- Dobson G.E., 1878. Notes on recent additions to the collection of Chiroptera in the Museum d'Histoire Naturelle at Paris with descriptions of a new and rare species // Proceedings of Zoological Society of London. P. 873–889.
- Dung V.V., Giao P.M., Nguyen N.C., Tuoc D., Arctander P., MacKinnon J., 1993. A new species of living bovid from Vietnam // Nature. V. 363. P. 443–445.
- Ge D., Lu L., Xia L., Du Y., Wen Z., Cheng J., Abramov A.V., Yang Q., 2018. Molecular phylogeny, morphological diversity, and systematic revision of a species complex of common wild rat species in China (Rodentia, Murinae) // Journal of Mammalogy. V. 99. № 6. P. 1350–1374.
- Ge D., Lu L., Abramov A.V., Wen Z., Cheng J., Xia L., Vogler A.P., Yang Q., 2019. Coalescence models reveal the rise of the white-bellied rat (*Niviventer confucianus*) following the loss of Asian megafauna // Journal of Mammalian Evolution. V. 26. № 3. P. 423–434.
- Ge D., Feijó A., Abramov A.V., Wen Z., Liu Z., Cheng J., Xia L., Lu L., Yang Q., 2021. Molecular phylogeny and morphological diversity of the *Niviventer fulvescens* species complex with emphasis on species from China // Zoological Journal of Linnean Society. V. 191. № 2. P. 528–547.
- Ge D., Feijó A., Wen Z., Abramov A.V., Lu L., Cheng J., Pan S., Ye S., Xia L., Jiang X., Vogler A.P., Yang Q., 2021a. Demographic history and genomic response to environmental changes in a rapid radiation of wild rats // Molecular Biology and Evolution. V. 38. № 5. P. 1905–1923.
- Giao P.M., Tuoc D., Dung V.V., Wikramanayake E.D., Amato G., Arctander P., MacKinnon J.R., 1998. Description of *Muntiacus truongsongensis*, a new species of muntjac (Artiodactyla: Muntiacidae) from Central Vietnam, and implications for conservation // Animal Conservation. V. 1. P. 61–68.
- Gray J.E., 1860. Early notice of the *Tapaia* found in Pulo Condore // Annals and Magazine of Natural History. Ser.3. V. 5. P. 71.
- Hai B.T., Motokawa M., Kawada S.-I., Abramov A.V., Son N.T., 2020. Skull variation in Asian moles of the genus *Eurosaptor* (Eulipotyphla: Talpidae) in Vietnam // Mammal Study. V. 45. № 4. P. 265–280.
- Hoffmann M., Abramov A., Duc H.M., Trai L.T., Long B., Nguyen A., Son N.T., Rawson B., Timmins R., Bang T.V., Willcox D., 2019. The status of wild canids (Canidae, Carnivora) in Vietnam // Journal of Threatened Taxa. V. 11. № 8. P. 13951–13959.
- Jenkins P.D., Abramov A.V., Bannikova A.A., Rozhnov V.V., 2013. Bones and genes: resolution problems in three Vietnamese species of *Crocidura* (Mammalia, Soricomorpha, Soricidae) and the description of an additional new species // ZooKeys. V. 313. P. 61–79.
- Jenkins P.D., Abramov A.V., Rozhnov V.V., Makarova O.V., 2007. Description of two new species of white-toothed shrews belonging to the genus *Crocidura* (Soricomorpha: Soricidae) from Ngoc Linh Mountain, Vietnam // Zootaxa. № 1589. P. 57–68.
- Jenkins P.D., Abramov A.V., Rozhnov V.V., Olsson A., 2010. A new species of *Crocidura* (Soricomorpha: Soricidae) from southern Vietnam and north-eastern Cambodia // Zootaxa. № 2345. P. 60–68.
- Kruskop S.V., 2011. New data on the bat fauna of Con Dao Islands // Russian Journal of Theriology. V. 10. P. 37–46.
- Kruskop S.V., 2013. New record of poorly known bat *Myotis phanluongi* (Mammalia, Chiroptera) from Southern Vietnam // Russian Journal of Theriology. V. 12. P. 79–81.
- Kruskop S.V., 2013a. Bats of Vietnam: Checklist and an identification manual. Moscow: KMK Scientific Press. 300 p.

- Kruskop S.V., 2014. Valid name for the Pratt's leaf-nosed bat, *Hipposideros pratti* (Hipposideridae, Chiroptera, Mammalia) // Russian Journal of Theriology. V. 13. P. 105–108.
- Kruskop S.V., Borisenko A.V., 2013. A new species of South-East Asian *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae), with comments on Vietnamese 'whiskered bats' // Acta Chiropterologica. V. 15. № 2. P. 293–305.
- Kruskop S.V., Eger J.L., 2008. A new species of tube-nosed bat *Murina* (Vespertilionidae, Chiroptera) from Vietnam // Acta Chiropterologica. V. 10. P. 213–220.
- Kruskop S.V., Shchinov A.V., 2010. New remarkable bat records in Hoang Lien Son mountain range, northern Vietnam // Russian Journal of Theriology. V. 9. P. 1–8.
- Kruskop S.V., Tsytsulina K.A., 2001. A new big-footed mouse-eared bat *Myotis annamiticus* sp. nov. (Vespertilionidae, Chiroptera) from Vietnam // Mammalia. V. 65. № 1. P. 63–72.
- Kruskop S.V., Kalyakin M.V., Abramov A.V., 2006. First record of *Harpiola* (Chiroptera, Vespertilionidae) from Vietnam // Russian Journal of Theriology. V. 5. № 1. P. 15–18.
- Kruskop S.V., Abramov A.V., Lebedev V.S., Bannikova A.A., 2022. Uncertainties in systematics of flying squirrels (Pteromyini, Rodentia): implications from a new record from Vietnam // Diversity. V. 14. № 8. P. 610.
- Kuznetsov G.V., Filatova T.N., 2007. Rodent community in tropical forests in south Vietnam: comparative ecology of two dominant species and implications for conservation // Integrative Zoology. V. 2. № 3. P. 136–143.
- Ly N.T., Hai B.T., Motokawa M., Oshida T., Endo H., Abramov A.V., Kruskop S.V., Nguyen V.M., Vu T.D., Le D.M., Nguyen T.T., Rawson B., Son N.T., 2019. Small mammals of the Song Thanh and Saola Quang Nam Nature Reserves, central Vietnam // Russian Journal of Theriology. V. 18. № 2. P. 120–136.
- Lyamin O.I., Siegel J.M., Nazarenko E.A., Rozhnov V.V., 2021. Sleep in the lesser mouse-deer (*Tragulid kanchil*) // Sleep. V. 45. № 7. z.sab199.
- Meschersky I.G., Abramov A.V., Lebedev V.S., Chichkina A.N., Rozhnov V.V., 2016. Evidence of a complex phylogeographic structure in the Indomalayan pencil-tailed tree mouse *Chiropodomys gliroides* (Rodentia: Muridae) in eastern Indochina // Biochemical Systematics and Ecology. V. 65. P. 147–157.
- Milne-Edwards M.A., 1872. Recherches pour servir à l'histoire naturelle des mammifères. Paris: Masson. V. 1. 394 p.
- Nguyen T.T., Ly N.T., Vu T.D., Hai B.T., Nguyen D.D., Abramov A.V., Kruskop S.V., Le D.M., Son N.T., 2020. The first studies of small mammals of the Cham Chu and Bac Me Nature Reserves, north-eastern Vietnam // Russian Journal of Theriology. V. 19. № 2. P. 193–209.
- Osgood W.H., 1932. Mammals of the Kelley-Roosevelts and Delacour Asiatic expeditions // Publications of the Field Museum of Natural History. Zoological Series. V. 18. № 10. P. 193–339.
- Panyutina A.A., Kuznetsov A.N., Volodin I.A., Abramov A.V., Soldatova I.B., 2017. A blind climber: the first evidence of ultrasonic echolocation in arboreal mammals // Integrative Zoology. V. 12. № 2. P. 172–184.
- Pavlova S.V., Biltueva L.S., Romanenko S.A., Lemskaya N.A., Shchinov A.V., Abramov A.V., Rozhnov V.V., 2018. First cytogenetic analysis of lesser gymnures (Erinaceomorpha: Galericinae: *Hylomys*) from Vietnam // Comparative Cytogenetics. V. 12. № 3. P. 361–372.
- Peter W.P., Feiler A., 1994. Hörner von einer unbekannten bovidenart aus Vietnam (Mammalia: Ruminantia) // Faunistische Abhandlungen. Staatliches Museum für Tierkunde in Dresden. V. 19. P. 247–253.
- Peter W.P., Feiler A., 1994a. Eine neue Bovidenart aus Vietnam und Cambodia (Mammalia: Ruminantia) // Zoologische Abhandlungen Staatliches Museum für Tierkunde, Dresden. V. 48. № 2. P. 169–176.
- Pousargeus E., 1904. Mammifères de l'Indochine // Mission Pavi Indochine 1879–1895. Etudes diverses. III. Recherches sur l'histoire naturelle de l'Indo-Chine orientale. Pavie A.J.M. (Ed.). Paris: Ernest Leroux. P. 510–549.
- Robinson H.C., Kloss C.B., 1922. New mammals from French Indo-China and Siam // Annals and Magazine of Natural History. Ser. 9. V. 9. P. 87–99.
- Rozhnov V.V., 1994. Notes on the behaviour and ecology of the binturong (*Arctictis binturong*) in Vietnam // Small Carnivore Conservation. № 10. P. 4–5.
- Rozhnov V.V., 1994a. Milk teeth of the *Melogale personata* and *Arctonyx collaris* and some notes on the evolution of the badgers // Small Carnivore Conservation. № 10. P. 14.
- Rozhnov V.V., 1995. Nomenclature note on the name of the genus *Lamprogale* (Mustelidae: Mammalia) // Lutreola. № 6. P. 23–24.
- Rozhnov V.V., Abramov A.V., Kuznetsov G.V., Morozov P.N., 2008. Phan 3. Khu he dong vat co vu Hoang Lien Son // Da dang sinh hoc Hoang Lien Son. Hanoi. P. 80–103. (на вьетнамском языке).
- Rozhnov V.V., Kuznetsov G.V., Anh P.T., 1992. New distributional information on Owston's palm civet // Small Carnivore Conservation. № 6. P. 7.
- Rozhnov V.V., Kuznetsov G.V., Anh P.T., 1993. New data on the distribution of small carnivores in Vietnam // Lutreola. № 2. P. 14–15.
- Rozhnov V.V., Anh P.T., 1999. A note on the Tainguen civet – a new species of viverrid from Vietnam (*Viverra tainguenensis* Sokolov, Rozhnov & Pham Trong Anh, 1997) // Small Carnivore Conservation. № 20. P. 11–14.
- Rozhnov V.V., Rutovskaya M.V., 1996. Vocalizations of the common palm civet (*Paradoxurus hermaphroditus*) during mating // Lutreola. № 7. P. 6–9.
- Sterling E.J., Hurley M.M., Le D.M., 2006. Vietnam: a natural history. New Haven and London: Yale University Press. 423 p.
- Sokolov V.E., Shilova S.A., Shchipanov N.A., 1994. Peculiarities of small mammal populations as criteria for estimating anthropogenic impacts on tropical ecosystems // International Journal of Ecology and Environmental Sciences. V. 20. P. 375–386.
- Suntsov V.V., Ly T.V.H., Adler G.H., 2003. Distribution of rodents along a gradient of disturbance on the Tay Nguyen Plateau of southern Viet Nam // Mammalia. V. 67. № 3. P. 379–383.
- Thomas O., 1925. The mammals obtained by Mr. Herbert Stevens on the Sladen-Godman Expedition to Tonkin // Pro-

- ceedings of Zoological Society of London. V. 25. P. 495–506.
- Thomas O., 1927. The Delacour exploration of French Indo-China – Mammals // Proceedings of Zoological Society of London. V. 97. № 1. P. 41–58.
- Tien D.V., 1960. Sur une nouvelle espece de *Nycticebus* au Vietnam // Zoologischer Anzeiger. V. 164. P. 240–243.
- Tien D.V., 1961. Notes sur une collection de micromammiferes de la region de Hon-Gay // Zoologischer Anzeiger. V. 166. № 7–8. P. 290–298.
- Tien D.V., 1963. Etude preliminaire de la faune des mammiferes de la region de Phu Quy (Province de Nghe An, C.Vietnam) // Zoologischer Anzeiger. V. 171. № 11–12. P. 448–456.
- Tien D.V., 1966. Notes sur une collection de petits mammiferes des regions de Thanh-hoa, Nghe-an, Ha-tinh et Quang-binh (Centre Vietnam) // Zoologischer Anzeiger. V. 176. № 6. P. 428–437.
- Tien D.V., 1967. Sur les formes du rat surifer *Rattus surifer* Miller (Muridae, Rodentia) au Vietnam // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. V. 43. № 2. P. 215–224.
- Tien D.V., 1978. Sur une collection de mammiferes du plateau de Moe Chau. Nord Vietnam // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. V. 54. № 2. P. 377–391.
- Tilker A., Nguyen A., Timmins R.J., Gray T.N.E., Steinmetz R., Abramov A.V., Wilkinson N., 2020. No longer Data Deficient: recategorizing the Annamite striped rabbit *Nesolagus timminsi* as Endangered // Oryx. V. 54. № 2. P. 151.
- Tuoc D., Dung V.V., Dawson S., Arctander P., MacKinnon J., 1994. Introduction of a new large mammal species in Viet Nam // Science and Technology News, 4–13 March. Hanoi: Forest Inventory and Planning Institute. P. 5.
- Volodin I.A., Panyutina A.A., Abramov A.V., Ilchenko O.G., Volodina E.V., 2019. Ultrasonic bouts of a blind climbing rodent (*Typhlomys chapensis*): acoustic analysis // Bioacoustics. V. 28. № 6. P. 575–591.
- Youlatos D., Panyutina A.A., 2014. Habitual bark gleanings by Cambodian striped squirrels *Tamiops rodolphii* (Rodentia: Sciuridae) in Cat Tien National Park, South Vietnam // Mammal Study. V. 39. № 2. P. 73–81.
- Youlatos D., Karantanis N.E., Panyutina A.A., 2017. Pedal grasping in the northern smooth-tailed treeshrew *Dendrogale murina* (Tupaiaidae, Scandentia): insights for euarchantan pedal evolution // Mammalia. V. 81. № 1. P. 61–70.
- Zemlemerova E.D., Bannikova A.A., Lebedev V.S., Rozhnov V.V., Abramov A.V., 2016. Secrets of the underground Vietnam: an underestimated species diversity of Asian moles (Lipotyphla: Talpidae: *Euroscaptor*) // Proceedings of Zoological Institute of RAS. V. 320. № 2. P. 193–220.

A “LOST WORLD” OF MAMMALS IN EASTERN INDOCHINA: RUSSIAN STUDIES IN VIETNAM

V. V. Rozhnov¹, *, A. V. Abramov², **

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

²Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 199034 Russia

*e-mail: rozhnov-v-2015@yandex.ru

**e-mail: alexei.abramov@zin.ru

The review is devoted to mammalogical research in Vietnam. A brief history of the study of mammals in eastern Indochina from the 17th century to the present is given. The main attention is paid to Soviet and Russian research carried out within the framework of the activities of the Joint Russia-Vietnam Tropical Research and Technological Center (established since 1987). The main topics of the mammalogical research and scientific publications of Russian scientists are analyzed.

Keywords: mammals, zoogeography, morphology, taxonomy, faunistics

УДК 599:576.316.7

ЦИТОГЕНЕТИКА МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ЕЕ ВКЛАД В РАЗРАБОТКУ ХРОМОСОМНЫХ ДИАГНОЗОВ И СИСТЕМЫ ВИДОВ

© 2023 г. В. Н. Орлов^а, Е. А. Ляпунова^б, М. И. Баскевич^а, И. В. Картавец^с,
В. М. Малыгин^д, Н. Ш. Булатова^{а, *}

^аИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, 119071 Россия

^бИнститут биологии развития имени Н.К. Кольцова РАН,
Москва, 113994 Россия

^сБиолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН,
Владивосток, 690022 Россия

^дБиологический факультет Московского государственного университета
имени М.В. Ломоносова, Москва, 119234 Россия

*e-mail: bulatova.nina@gmail.com

Поступила в редакцию 19.12.2022 г.

После доработки 10.01.2023 г.

Принята к публикации 11.01.2023 г.

Впервые выполнен обзор исследований хромосомных наборов млекопитающих Палеарктики, проведенных российскими кариологами и внесших важный вклад в совершенствование таксономии млекопитающих. Для многих видов млекопитающих процесс видообразования был сопряжен с изменчивостью числа и морфологии хромосом, поэтому кариотипы часто используют в качестве диагностических особенностей морфологически сходных криптических видов (видов-двойников). Обсуждаются перспективы цитогенетических исследований в области видообразования, в частности усиление отбором репродуктивной изоляции, инициированной хромосомными перестройками.

Ключевые слова: кариотип, “хромосомные виды”, цитогенетика животных, видообразование

DOI: 10.31857/S0044513423040104, **EDN:** UVXCZB

Вывод Феодосия Добжанского о “генетических основах классификации” (Dobzhansky, 1937, перевод: Добжанский, 2010) в дальнейшем многократно подтверждался. Хромосомные наборы дискретны, совмещают морфологические и генетические особенности, поэтому представляют интерес для использования в биологической классификации. В конце 40-х годов в первой сводке Маттея (Matthey, 1949) по хромосомам позвоночных были охарактеризованы хромосомные наборы 134 видов и подвидов млекопитающих и 176 видов в атласе Макино (Makino, 1951). В 50-е годы были подведены итоги и сделаны важные обобщения об эволюции хромосом и их роли в видообразовании (Wallace, 1953; White, 1954, 1957). Но впервые идея использования хромосомных наборов в систематике животных получила развитие в статье Воронцова (1958) “Значение изучения хромосомных наборов для систематики млекопитающих”, в которой собраны сведения о хромосомах 269 видов млекопитающих. Даже через 7 лет после публикации эта работа не потеряла своей актуальности и была издана в виде отдельной книги на

английском языке Смитсоновским институтом (Вашингтон, США). Этот “...обзор по кариосистематике позвоночных, сделанный в самом начале научного пути Н. Воронцова (в 24 года!), сделал его имя узнаваемым в отечественной и мировой науке, а его самого — признанным авторитетом в теоретической систематике животных” (Яблоков, 2017, с. 11).

В 1959 г. на конференции “Дарвиновские дни в Ленинграде” Воронцов выступил с докладом “Виды хомяков Палеарктики *in statu nascendi*”, который затем был опубликован в виде статьи (1960). Материалом для этой публикации послужили хомяки, отловленные и переданные Р. Маттею. В статье был обоснован “генетический” способ видообразования: “На основе изучения дивергенции близких форм хомяков было показано, что изменения хромосомных чисел (в особенности путем робертсоновских перестроек) могут не только завершать процесс экологической и морфологической дифференциации видов путем генетической изоляции, но и сами по себе слу-

жить основой для морфологической дивергенции близких форм” (цит. по: Воронцов, 1999, с. 552).

Исследования хромосомных наборов млекопитающих из популяций на территории нашей страны на собственной лабораторной базе начались в Институте цитологии и генетики СО АН СССР, Новосибирск (Н.Н. Воронцов, Е.А. Ляпунова, С.И. Раджабли) и в МГУ, Москва (В.Н. Орлов). Первые работы были опубликованы в середине 60-х годов (Воронцов, Раджабли, 1967; Воронцов и др., 1967; Орлов, Аленин, 1968).

Кариологическое направление в систематике быстро развивалось и в 1969 г. было представлено сложившейся школой на II Всесоюзном совещании по млекопитающим. Программа совещания включала доклад Н.Н. Воронцова “Проблемы современной систематики млекопитающих” и 33 сообщения на секциях, связанные с исследованием кариотипов. К этому совещанию был подготовлен сборник материалов “Млекопитающие: Эволюция. Кариология. Фаунистика. Систематика”. На последующих съездах Всесоюзного (Всероссийского) Териологического Общества (1-й съезд в январе 1973 года) кариологические работы постоянно занимают видное место среди докладов секции “Систематика”. Первый этап широких кариологических исследований млекопитающих в стране был охарактеризован как кариосистематика (Орлов, 1970, 1974).

Центры кариологических исследований млекопитающих возникали во многих городах: в Нальчике (А.К. Темботов, Р.И. Дзюев), Магадане (Ф. Б. Чернявский, А.И. Козловский), Саратове (А.И. Белянин), Екатеринбурге (Э.А. Гилева), Владивостоке (Н.Н. Воронцов, Е.А. Ляпунова). Кариосистематическое направление развивается в Институте проблем экологии и эволюции РАН в Москве (В.Е. Соколов, В.Н. Орлов). В 90-е годы новым центром кариологии млекопитающих в Москве становится Институт биологии развития РАН (Н.Н. Воронцов), в 2000-е в ИЦИГ СО РАН и Институте общей генетики РАН развертываются исследования мейоза у млекопитающих (П.М. Бородин, О.Л. Коломиец). В Новосибирске новый Институт молекулярной и клеточной биологии СО РАН становится лидером молекулярной цитогенетики (А.С. Графодатский, В.А. Трифонов). Общие интересы связывают все эти годы отдел млекопитающих Зоологического института РАН в Санкт-Петербурге с этими центрами.

В 1970–1980-е годы исследования кариотипов диких млекопитающих приобрели широкий размах. Списки хромосомных чисел млекопитающих, составленные Маттеем (Mattheu, 1973), включают 1560 форм, в списке Е.Ю. Иваницкой (Орлов, Булатова, 1983) – 2050 форм. Сейчас это число, по-видимому, превышает 3000. Известные в настоящее время данные указывают как на стабильность

хромосомных наборов, так и на накопление хромосомных перестроек в эволюции видов. Внутрипопуляционный полиморфизм был описан примерно у 8 десятков видов млекопитающих, т.е. менее чем у 4% (Ляпунова, Картавцева, 1976). Среди хромосомных перестроек в эволюции кариотипов описаны центрические соединения, перичентрические инверсии, добавочные хромосомы, делеции и дупликации, которые нередко связаны с гетерохроматином и которые известны как для половых хромосом, так и для аутосом (Orlov, Bulatova, 1989). Реже других обнаруживались изменения, связанные с реципрокными и нерципрокными транслокациями, а также с тандемными слияниями (Dobigny et al., 2017). Развитие с 70-х годов методов дифференциальной окраски хромосом последовательно повышало разрешающие уровни хромосомной дифференциации для изучения вопросов систематики и филогенетических взаимоотношений видов.

Публикуются монографии и атласы по кариосистематике и цитогенетике (Орлов, 1974; Анбиндер, 1980; Орлов, Булатова, 1983; Графодатский, Раджабли, 1988; Гилева, 1990; Мейер и др., 1996; Дзюев, 1998; Картавцева, 2002; Сафронова и др., 2018; Stanyon, Graphodatsky, 2012; Searle et al., 2019; Graphodatsky et al., 2020) и главы в международных изданиях по цитогенетике (Graphodatsky, 1989; Orlov, Bulatova, 1989; Yang, Graphodatsky, 2009; Pavlova, Searle, 2018; Borodin et al., 2019; Bulatova et al., 2019; Fedyk et al., 2019). Данные о кариотипах видов стали постоянно включаться в монографии по видам и систематические сводки.

Задачу этого обзора мы видим в подведении некоторых итогов развития в нашей стране кариологического направления в систематике млекопитающих, вклада цитогенетических исследований в концепцию вида и совершенствование системы видов млекопитающих.

Цитогенетическая дифференциация популяций и совершенствование системы видов млекопитающих

Проблема создания таксономической системы организмов, являющейся отображением эволюционного процесса, остается актуальной и по сей день. Несомненно, что применение разных подходов и методов, как классических, так и сравнительно новых, в первую очередь генетических, позволяет значительно расширить представления о степени дифференциации близких форм, которым еще не придан статус вида, и о филогенетических связях надвидовых таксонов. Построение такой системы подразумевает выявление закономерностей видообразования — ключевого процесса эволюции.

Хромосомные наборы менее подвержены конвергенции, по сравнению с признаками, обычно используемыми в работе с музейными коллекциями. Кариологический анализ позволяет, с одной стороны, выявить случаи родства морфологически далеко дивергировавших видов, а с другой — установить случаи репродуктивной изоляции форм, ранее относимых к одному политипическому виду. Данные, накопленные на основе изучения цитогенетики популяций млекопитающих, легли в основу формирования представлений о хромосомном пути видообразования. Цитогенетические различия популяций, в отличие от морфологических и молекулярных различий, прямо коррелируют с нарушениями плодовитости гибридов. Среди многих десятков работ, посвященных хромосомному видообразованию (см. Vorontsov, Lyapunova, 1989), следует особо выделить монографии Уайта (White, 1978) и Кинга (King, 1993).

В экспериментальных работах генетиков первой половины 20-го века была разработана модель возникновения гибридной стерильности при скрещивании особей разных популяций, различающихся генными мутациями. Позднее эта модель получила название модели BDM (Бэтсона—Добжанского—Мёллера) (Cooper, Orr, 2004). Но эта модель также может быть использована и для объяснения возникновения гибридной стерильности при скрещивании особей, отличающихся хромосомными перестройками (Бородин, Поляков, 2008).

В соответствии с моделью BDM предковый вид подразделяется на географически изолированные популяции, в которых накапливаются генные различия (или различные хромосомные перестройки). Хромосомные перестройки могут накапливаться и фиксироваться в популяции только при условии, если плодовитость гетерозигот и гомозигот не отличается. При вторичном контакте изолированных популяций, в которых накопились разные хромосомные перестройки, в мейозе I гибридов образуются сложные фигуры конъюгирующих хромосом — транслокационные кресты, цепи и кольца хромосом, кроссоверные хроматиды и другие отклонения от нормального мейоза. За десятилетия цитогенетических исследований было убедительно показано, что у таких “сложных гетерозигот”, по сравнению с гомозиготами, неизбежно понижается плодовитость, поэтому их распространение ограничивается гибридными зонами. Из пониженной плодовитости “сложных гетерозигот” исходят все модели хромосомного видообразования (обзор: Баклушинская, 2016). Хромосомное видообразование не предполагает обязательного накопления морфологических различий. Поэтому могут возникать репродуктивно изолированные виды, не отличающиеся по морфологическим признакам,

с которыми работают систематики, это и есть криптические виды, или виды-двойники.

В 1960–1970-х годах систематики во многом исчерпали возможности разработки таксономии млекопитающих Палеарктики с использованием морфологических подходов и в своих работах стали использовать цитогенетические методы. Выявление криптических видов стало необходимым звеном в описании биологического разнообразия и в то же время привлекало внимание к обсуждению на новом уровне концепций вида и видообразования. Первой находкой двух криптических и совместно обитающих на большом участке ареала видов стали серые полевки *Microtus arvalis* Pall. и *M. subarvalis* Meyer, Orlov et Skholl (Мейер и др., 1969, 1972). За прошедшие 50 лет систематикам так и не удалось обнаружить надежных кариологических признаков этих видов и достоверно установить по сохранившимся музейным коллекциям старший синоним *M. subarvalis*.

Совместное обитание криптических видов млекопитающих прямо связано с ольфакторной коммуникацией — преобладающим у млекопитающих способом общения. Равный интерес представляют не только совместно обитающие, но и аллопатрические морфологически сходные виды, обнаруженные во многих таксонах млекопитающих с использованием преимущественно хромосомных маркеров, по которым можно судить и о степени репродуктивной изолированности сравниваемых форм. Признание видового ранга таких выявленных географически замещающих и кариологически отличающихся криптических форм требует дополнительных доказательств репродуктивной изоляции, подтверждения с помощью экспериментальной гибридизации или же использования количественных критериев, разработанных для молекулярных сопоставлений (Baker, Bradley, 2006). Существование криптических видов доказывает преимущество биологической концепции вида по сравнению с морфологической и согласуется с эволюционной (филогенетической) концепцией вида (Cracraft, 1983).

На примере отдельных родов из четырех отрядов млекопитающих Палеарктики мы покажем вклад кариологических исследований в выявление криптических видов, филогенетических связей популяций одного вида, совершенствование системы видов млекопитающих.

Под Sorex L. Цитогенетические исследования показали ведущую роль кариотипа в диагностике многих видов бурозубок. Группа “aganeus” из 9 палеарктических и неарктических видов бурозубок характеризуется одинаковым половым триаллом у самцов и практически полной гомологией хромосомных наборов по G-исчерченности хромосом при четких различиях кариотипов. На территории РФ известны четыре вида из груп-

пы “*araneus*” (*Sorex araneus* L., *Sorex satunini* Ogn., *Sorex tundrensis* Mer. и *Sorex daphaenodon* Thos.). Детальный анализ кариотипов палеарктического вида *S. tundrensis* показал его отличия от неарктического *S. arcticus* Kerr, с которым его ранее объединяли (Иваницкая, Козловский, 1985).

Таксономическая структура прежнего большого политипического вида обыкновенной бурозубки, *S. araneus* s. lato, в последние десятилетия была пересмотрена с использованием цитогенетических методов. Было выделено пять криптических видов (*S. araneus* L., *S. granarius* Mill., *S. coronatus* Mill., *S. satunini* Ogn., *S. antinorii* Bon.) и обсуждались филогенетические связи между ними (Орлов и др., 2011; Searle et al., 2019). Кариотип, близкий к исходному для надвида, сохранился у *S. granarius*. У этого вида все аутосомы акроцентрические, за исключением пары самых мелких, в то время как другие виды имеют общие или уникальные центрические соединения аутосом. Современные изолированные виды этого надвида имеют общие робертсоновские соединения, что указывает на существование в плейстоцене общего предкового полиморфного вида и свободное распространение хромосомных перестроек по его ареалу. В фауне РФ два вида из прежнего *S. araneus* s. lato.

S. araneus ($2n = 20-33$, NFA = 36). Для вида показан полиморфизм кариотипа по 37 центрическим соединениям хромосом, из которых пять — общие с *S. satunini*, *S. coronatus* и *S. antinorii*. На ареале выделено 76 хромосомных рас, различающихся центрическими соединениями хромосом и в различной степени изолированных узкими и широкими гибридными зонами (Bulatova et al., 2019). Примерно половина всех хромосомных рас отличается фиксированными центрическими соединениями, что указывает на монофилетическое возникновение таких групп популяций.

S. satunini ($2n = 24-25$, NFA = 42) (Козловский, 1973; Borisov, Orlov, 2012). Хромосомный набор отличается от кариотипа обыкновенной бурозубки робертсоновскими соединениями трех пар хромосом и сдвигом центромер в трех парах хромосом. Поэтому в мейозе гибридов должны возникать сложные гетерозиготы, нарушающие гаметогенез. Описана зона контакта с обыкновенной бурозубкой без гибридизации (Стахеев и др., 2020).

При сравнении кариотипов четырех видов бурозубок группы “*caecutiens*” (*S. caecutiens* Laxm., *S. isodon* Tur., *S. unguiculatus* Dobs. и *S. roboratus* Holl.) со сходными кариотипами ($2n = 42$, NFA = 66–68) обнаружена полная гомологичность аутосом и половых хромосом (идентичность в расположении G-полос), и только некоторые аутосомы могут отличаться одна от другой положением центромер в результате инверсий (Козловский,

Орлов, 1971; Иваницкая и др., 1986; Biltueva et al., 2000).

Кариологические исследования доказали видовую самостоятельность бурозубок группы “*minutus*”, отличающихся значительными перестройками в кариотипе: *S. minutus* L. — $2n = 42$, NF = 54 (Орлов, Аленин, 1968; Biltueva et al., 2000), *S. volnuchini* Ogn. — $2n = 40$, NF = 56 (Козловский, 1973a), *S. gracillimus* Thos. — $2n = 36$, NF = 60 (Иваницкая и др., 1986). Ближайшие находки малой бурозубки и бурозубки Волнухина без признаков гибридизации сделаны в соседних долинах малых рек Кагальник и Ея, южнее Нижнего Дона (Стахеев и др., 2010). В амфиберингийской группе “*cinereus*” уточнен кариологический диагноз видов и показано отсутствие на территории РФ неарктического вида *S. cinereus* (Иваницкая, Козловский, 1985).

Род *Ovis* L. Первые генетические исследования 1970-х годов разнообразных морфологических форм горных баранов рода *Ovis* показали их разделение на три монофилетические хромосомные формы: группу подвидов “*musimon*” — муфлоны ($2n = 54$, NF = 60), группу подвидов “*vignei*” — уриалы ($2n = 58$, NF = 60) и группу подвидов “*ammon*” — архары и аргали ($2n = 56$, NF = 60) (Воронцов и др., 1972; Nadler et al., 1973; Korobitsyna et al., 1974; Орлов, 1978). Первоначально исследователи предлагали придать этим хромосомным формам видовой статус, что в дальнейшем не нашло поддержки из-за отсутствия репродуктивной изоляции. Согласно результатам дифференциальной G-окраски, две пары крупных маркерных метацентриков идентичны у всех изученных баранов (Ляпунова и др., 1997; Bunch et al., 1998). Была показана принадлежность самой северной изолированной формы горных баранов *O. severtzovi* Nasonov к архаро-аргалоидной группе “*ammon*” ($2n = 56$) (Ляпунова и др., 1997), что послужило дополнительным обоснованием необходимости охраны этой малочисленной популяции. Монофилетическое происхождение каждой из трех хромосомных форм горных баранов в дальнейшем было подтверждено филогеографическим исследованием (Кузнецова и др., 2002).

Род *Ochotona* Link. Анализ кариотипических характеристик пищевых родов *Ochotona* позволил не только диагностировать виды данного рода, но и приблизиться к пониманию надвидовой структуры рода (Воронцов, Иваницкая, 1973; Орлов и др., 1978; Формозов и др., 1999, 2004; Формозов, Бахлушинская, 1999, 2011). В данной группе хромосомные числа нередко совпадают, несколько видов имеют $2n = 38$ и $2n = 40$, но морфология хромосом, количество и распределение блоков гетерохроматина, а также ядрышкового организатора оказываются видоспецифичными.

Под *Spermophilus Cuvier*. Исследование хромосомных наборов сусликов позволило подтвердить видовую самостоятельность *S. xanthoprymnus* Bennett ($2n = 42$) и *S. citellus* L. ($2n = 40$) (Воронцов, Ляпунова, 1969, 1972; Lyapunova, Vorontsov, 1970). Показано наличие двух хромосомных форм у *S. suslicus* Güld., заслуживающих статуса вида (Воронцов, Ляпунова, 1969; Фрисман и др., 1999). Между Волгой и Днестром обитает форма с $2n = 34$, а по правую сторону Днестра – форма с $2n = 36$ (Цвирка и др., 2000). Для аллопатрических кариоморф электрофоретический анализ 15 аллозимных белковых систем показал, что формы хорошо различаются по двум локусам (*Alb* и *Tf*). Таким образом, подразделение *S. suslicus* на две кариотипические формы сопровождается дифференциацией этих форм на аллозимном уровне. Длиннохвостые суслики, считавшиеся одним видом *S. undulatus* Pall., разделены на два – *S. parryi* Rich. ($2n = 32$) и *S. undulatus* Brandt ($2n = 34$) (Ляпунова, 1969; Воронцов, Ляпунова, 1970). С помощью методов дифференциального окрашивания хромосом показаны различия кариотипов с $2n = 36$ у *S. pygmaeus* Pall. и *S. musicus* Menet., которые можно считать видоспецифичными (Цвирка, Кораблев, 2014).

Под *Marmota Blumenbach*. Описаны хромосомные наборы шести палеарктических видов сурков. Показана их гомологичность у всех видов ($2n = 36–38$, NF = 70), за исключением *M. camtschatica* Pall. ($2n = 40$, NF = 70) (Ляпунова, Воронцов, 1969). Сурок Кашенко (*M. kastschenko*i Stroganov et Judin) выделен из *M. baibacina* Kast. на основании одной хромосомной перестройки ($2n = 36$) (Брандлер, 2003), но чаще рассматривается как подвид или полувид (Steppan et al., 2011).

Под *Sicista Gray*. Хромосомные исследования мышовок послужили стимулом к последующим таксономическим ревизиям и описанию в их составе кариологически дискретных географически замещающих криптических видов. С использованием кариологических данных такие виды были обнаружены в выделенных на основе особенностей гениталий самцов группах аллопатрических видов: “subtilis”, “betulina”, “tianschanica”, “caucasica” (Соколов, Ковальская, 1990).

Группа “betulina” включает два географически замещающих кариологически дискретных криптических вида: *S. betulina* Pall. ($2n = 32$) и *S. strandi* Formosov ($2n = 44$, NF = 52) (Соколов и др., 1989), степень хромосомной дифференциации которых достаточна для заключения об их репродуктивной изолированности.

Группа “caucasica” (группа одноцветных мышовок Кавказа) (Соколов, Ковальская, 1990) включает 6 географически изолированных хромосомных форм, рассматриваемых в рамках четырех видов-двойников: *S. caucasica* Vinog. ($2n = 32$,

NF = 48; $2n = 32$, NF = 46); *S. kluchorica* Sokolov et al. ($2n = 24$, NF = 44); *S. kazbegica* Sokolov et al. ($2n = 42$, NF = 52; $2n = 40$, NF = 50) и *S. armenica* Sokolov et Baskevich ($2n = 36$, NF = 52) (Соколов и др., 1981, 1986; Соколов, Баскевич, 1988; Баскевич, Малыгин, 2009). Наиболее обособлены среди сравниваемых видов группы “caucasica” с Большого Кавказа 42-хромосомная *S. kazbegica* (древняя) и 24-хромосомная *S. kluchorica* (самая молодая в группе): их G-окрашенные хромосомы различаются девятью не-робертсоновскими транслокациями и двумя перицентрическими инверсиями. Наиболее близки между собой две географически изолированные внутривидовые формы *S. kazbegica*, кариотипы которых различаются одной тандемной транслокацией, а также две формы *S. caucasica*, хромосомные наборы которых различаются одной перицентрической инверсией (Соколов, Баскевич, 1992; Баскевич и др., 2004, 2015).

В отдельную группу выделен вид *S. tianschanica* Salen., у которого выявлена географическая изменчивость кариотипа (Соколов, Ковальская, 1990). Описаны три варианта кариотипа, приуроченных к различным изолированным участкам обитания в пределах видового ареала: форма terskei ($2n = 32$, NF = 54: центральный и северный Тянь-Шань), форма talgar ($2n = 32$, NF = 56: Заилийский Алатау) и форма djungar ($2n = 34$, NF = 54: Джунгарский Алатау, Тарбагатай) (Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987; Соколов, Ковальская, 1990a). Было высказано предположение о возможном видовом уровне различий между обнаруженными в горах Тянь-Шаня географически замещающими кариоморфами, составляющими группу “tianschanica” (Соколов, Ковальская, 1990a). Эта гипотеза нашла убедительное подтверждение в ходе последующих молекулярных исследований (Lebedev et al., 2021).

Ранее полагали, что в группе “subtilis” имеется только два морфологически сходных вида: *S. subtilis* s. str. и *S. severtzovi* Ogn. (Соколов и др., 1986a). Использование методов дифференциальной окраски хромосом открыло новые возможности для изучения систематического разнообразия этой группы (Анискин и др., 2003; Баскевич и др., 2010, 2011). Цитогенетические исследования мышовок группы “subtilis” в бассейне Среднего Дона привели к обнаружению серии из пяти в значительной степени дивергировавших хромосомных форм (криптических видов): *S. subtilis* s. str. ($2n = 24$, NF = 40–46), *S. severtzovi* ($2n = 26$, NF = 48), *S. nordmanni* ($2n = 26$, NF = 48), *Sicista* sp. n. 1 ($2n = 22–26$, NF = 41–46), *Sicista* sp. n. 2 ($2n = 16–22$, NF = 28–31). Различия кариотипов разной степени сложности на уровне G-окраски определялись 10–29 структурными перестройками хромосом (Kovalskaya et al., 2011).

Кроме того, из низовий Дона (Цимлянские пески) была описана форма *cimlanica* ($2n = 22$, $NF = 35-36$), первоначально рассматриваемая как подвид темной мышовки *S. severtzovi cimlanica* (Ковальская и др., 2000), а позднее по уровню хромосомной дифференциации для нее постулировался видовой статус (Lebedev et al., 2020). Очевидно, что необходимы дополнительные исследования криптических видов мышовок.

Род *Myospalax* Laxmann. Кариологическое исследование подтвердило концепцию узкого вида у цокоров (Lyapunova et al., 1974). Хромосомные данные поддерживают видовую обособленность *M. myospalax* Laxm. ($2n = 44$, $NFA = 80-84$) и *M. aspalax* Thomas ($2n = 62$, в популяции из РФ: $NFA = 113-114$, из Монголии: $NFA = 110-112$) (Lyapunova et al., 1974; Мартынова, Воронцов, 1975; Воронцов, Мартынова, 1976; Мартынова, 1976; Орлов, Баскевич, 1978).

Противоречивое положение в системе рода формы *M. epsilanus* Thomas (подвид *M. psilurus* Milne-Edwards или отдельный вид) было уточнено на основе комплексного анализа, включающего сравнительную кариологию двух изолированных популяций группы “*M. psilurus* – *M. epsilanus*” с Дальнего Востока России и из Забайкалья (Puzachenko et al., 2014; Tsvirka et al., 2015). У всех исследованных цокоров $2n = 64$, однако имеются существенные различия в структуре кариотипа между популяциями из региона Забайкалья (“*epsilanus*”) и Дальнего Востока России (“*psilurus*”) (Tsvirka et al., 2015). Кариологические особенности этих форм дополнены электрофоретическими и молекулярными данными, и генетические дистанции между ними оказались сопоставимыми с различиями пары близкородственных видов *M. aspalax* и *M. armandii* (Tsvirka et al., 2015). Ранее у *M. armandii* был показан видоспецифичный кариотип ($2n = 62-66$) (Пузаченко и др., 2011). Сравнительный анализ кариотипов и генетические исследования рода *Myospalax* позволили высказать предположение о происхождении алтайского цокора (*M. myospalax*) ($2n = 44$) независимо от *M. aspalax* ($2n = 62$) и от *M. psilurus* ($2n = 64$) (Мартынова, 1983).

Род *Calomyscus* Thomas. Таксономия рода *Calomyscus* до сих пор не ясна. Различие кариотипов по числу хромосом хомячков Нахичевани ($2n = 32$) и Туркмении ($2n = 30$) позволило провести ревизию морфологических характеристик и описать новый вид из Нахичевани – *C. urartensis* Vor. et Kart. (Воронцов и др., 1979). Анализ кариотипов этих видов с помощью G-окраски хромосом показал не только различия по числу хромосом, но и отсутствие гомологичных слияний хромосом, образовавших двуплечие хромосомы разных видов (Графодатский и др., 1989). В этой же работе описаны хромосомные морфы *Calomyscus*: А) $2n = 44$;

В) $2n = 44$; С) $2n = 30$; D) $2n = 32$. Позже одной из 44 хромосомных форм было дано новое видовое название *C. firiusaensis* Meyer et Malikov (Мейер, Маликов, 2000). Для новых хромосомных форм – $2n = 37$, $NFA = 44$; $2n = 50$, $NFA = 50$; $2n = 52$, $NFA = 56$ – таксономический статус все еще не ясен (Romanenko et al., 2021).

Род *Cricetulus* Milne-Edwards. На первых этапах кариологических исследований этого рода в 60-х годах были описаны различия кариотипов хороших морфологических видов, *C. migratorius* Pall. ($2n = 22$) и *C. barabensis* Pall. ($2n = 20$), а также обнаружены отличия кариотипов спорных видов, морфологически очень сходных, *C. barabensis* Pall. ($2n = 20$) и *C. griseus* Milne-Edwards ($2n = 22$) (Matthey, 1973). В 70-е годы описан кариотип хорошего морфологического вида *C. longicaulatus* Milne-Edwards ($2n = 24$) (Орлов и др., 1978) и двух криптических видов надвидовой группы *C. barabensis* s. l. – *C. pseudogriseus* Iskhakova ($2n = 24$) (Орлов, Исхакова, 1975) и *C. sokolovi* Orlov et Malygin ($2n = 20$) (Орлов, Малыгин, 1988).

Применение методов дифференциальной окраски хромосом в исследованиях рода *Cricetulus* началось со сравнительного изучения кариотипов *C. migratorius* и *C. barabensis* с кариотипами других видов подсемейства Cricetinae. Анализ G-окраски показал, что оба вида имеют сходные по рисунку G-полос пары хромосом и различаются небольшим числом перестроек. Вместе с тем по числу сходных пар и характеру хромосомных перестроек кариотипы *Cricetulus migratorius* и *Cricetulus cricetus* более сходны между собой, чем кариотипы *C. migratorius* и *C. barabensis* (Раджабли, 1975).

Кариотип *C. sokolovi* в последние годы был изучен с использованием метода FISH, который показал перестройку многих хромосом; по филогенетическому анализу гена *cyt b* этот вид оказался сестринским по отношению ко всем видам группы *C. barabensis* s. l. (Poplavskaya et al., 2017).

По данным FISH (Romanenko et al., 2007), а также по данным об изменчивости структурного гетерохроматина (Вакурин и др., 2014) были показаны значительные различия структуры хромосом всех описанных хромосомных форм в группе *C. barabensis* s. l. и ошибочность их отнесения к одному виду. Новые сведения об отсутствии интенсивной гибридизации в зонах контакта *C. barabensis* и *C. pseudogriseus* и различия в локализации повторов яДНК в хромосомах *C. barabensis* и *C. griseus* подтверждают видовой статус этих форм (Поплавская и др., 2012; Ivanova et al., 2022).

Род *Lemmus* Link. Видов этого рода имеют преимущественно 50 акроцентрических хромосом в диплоидном наборе ($2n = NF = 50$). В кариотипе *L. sibiricus chrysogaster* J.A. Allen ($2n = 50$, $NF = 54$) кроме 46 акроцентриков имеются две пары субтелоцентрических аутосом. В геноме *L. s. chrysogas-*

ter С-гетерохроматина больше, чем у всех других исследованных форм рода *Lemmus*. У гибридных самок *L. s. chrysogaster* × *L. lemmus* и *L. s. sibiricus* × *L. amurensis* во время первого мейотического деления происходит десинапсис некоторых хромосом, что свидетельствует о генетической дивергенции родительских форм. Цитогенетические особенности *L. s. chrysogaster* подтверждают его видовую самостоятельность (Гилева и др., 1984).

Под *Dicrostonyx Gloger*. В 70-е годы в морфологически сходных голарктических популяциях копытных леммингов был обнаружен значительный хромосомный полиморфизм (Rausch, Rausch, 1972; Гилева, 1973, 1975; Козловский, 1974). В дальнейшем выяснилось, что в Палеарктике диплоидное число постоянных А-хромосом (более крупных) варьирует от 28 до 50, в кариотипах многих популяций отмечают разное число мелких добавочных В-хромосом. В материковых тундрах Палеарктики описаны четыре хромосомные расы *D. torquatus* Pall. (Gileva, 1983; Fredga et al., 1999). Ареалы рас II и III частично перекрываются без гибридизации, поэтому возможна их репродуктивная изолированность. Совпадают распространение расы I и номинативного подвида, а также распространение рас II, III и IV и подвида *chionapeus*.

Копытные лемминги о-ва Врангель были описаны как новый вид *D. vinogradovi* Ogn. (Чернявский, Козловский, 1980). В популяции о-ва Врангель $2n$ уменьшено до 28 хромосом, $NF = 50$, В-хромосомы отсутствуют (Козловский, 1974; Чернявский, Козловский, 1980). Репродуктивная изоляция леммингов о-ва Врангель и материковых тундр Палеарктики показана в экспериментальных скрещиваниях (Чернявский, Козловский, 1980; Gileva et al., 1994).

На основании изменчивости митохондриального гена *cyt b* голарктический род *Dicrostonyx* подразделяют на две группы: североамериканскую (включая популяцию о-ва Врангель) и евразийскую (Fedorov et al., 1999). Но *D. vinogradovi* оказывается сестринским видом по отношению ко всем исследованным популяциям Северной Америки, в т.ч. и Аляски (Смирнов, Федоров, 2003), следовательно, его можно рассматривать как представителя отдельной эволюционной линии в североамериканской группе копытных леммингов. Поскольку время изоляции палеарктических и неарктических копытных леммингов оценивается в 1 млн лет или больше (Fedorov, Goropashnaia, 1999), столь же длительной могла быть изоляция эволюционной линии *D. vinogradovi* от неарктических популяций. Поэтому не исключено, что лемминги о-ва Врангель могут оказаться криптическим видом в составе неарктической группы этого рода и вид *D. vinogradovi* Ogn. желательно сохранять в списке млекопитающих РФ.

Под *Alticola Banford*. С помощью классических цитогенетических методов, включая методы дифференциальной окраски хромосом (G-, C-полосатость), можно охватить часть видов рода (*A. argentatus* Sev., *A. barakshin* Bann., *A. lemmius* Miller, *A. macrotis* Radde, *A. semicanus* G. Allen, *A. strelzowi* Kast.) и сделать лишь косвенный вклад в построение его естественной системы. При этом для всех кариотипированных видов и подвигов *Alticola* отмечена консервативность кариотипа, в котором, как правило, все аутосомы, за исключением самой мелкой пары, и гетерохромосомы представлены акроцентриками ($2n = 56$, $NF = 58$), что характерно и для представителей других родов трибы *Prometheomyini*. Однако у ряда кариологически изученных видов *Alticola* была выявлена межпопуляционная и межподвидовая изменчивость кариотипа, связанная с вариабельностью количества гетерохроматина в некоторых парах аутосом и гетерохромосом (Яценко, 1980; Вукова et al., 1978). Например, у принадлежащих к одной группе “*stoliczkanus*” видов подрода *Alticola* (*A. barakshin*, *A. semicanus*, *A. strelzowi*) отмечена вариабельность морфологии 1-й пары аутосом и гетерохромосом (Яценко, 1980) или у *A. lemmius*, представителя подрода *Ashizomys* Miller, в кариотипе изменчивыми оказались пары аутосом №№ 1, 5, 9 и гетерохромосомы (Вукова et al., 1978). Использование молекулярно-цитогенетических методов FISH применительно к некоторым представителям рода *Alticola* (*A. barakshin*, *A. olchonensis* Litvin., *A. strelzowi* и *A. tuvinicus* Ogn.) подтверждает представления о консервативности эухроматиновых районов хромосом и о роли вариации гетерохроматина в формообразовании *Alticola* (Романенко, 2019).

Под *Ellobius Fischer*. Подтверждено разделение *Ellobius fuscicapillus* Blyth на два вида с существенными различиями хромосомных наборов: стандартно диплоидный у *E. fuscicapillus* ($2n = 36$) и с необычной системой половых хромосом (ХО) у *E. lutescens* Thomas ($2n = 17$) (Воронцов и др., 1969; Ляпунова, Воронцов, 1978). Выделено три вида-двойника (вместо одного вида): *E. talpinus* Pall. ($2n = 54$, $NF = 54$), *E. tancrei* Blasius ($2n = 54$, $NF = 56$), *E. alaicus* Vorontsov et al. 1969 ($2n = 52$, $NF = 56$). Все три криптические вида аллопатричны, гибридизация если и есть, то локальна, широкая интрогрессия не показана (Воронцов и др., 1969; Якименко, Ляпунова, 1986).

На большей части ареала от Украины до Монголии обитают виды с $2n = 54$, без субметацентрической хромосомы (*E. talpinus* s. str., $NF = 54$) и с субметацентрической хромосомой (*E. tancrei*, $NF = 56$), имеющей неочтенномеру (Bakloushinskaya et al., 2012). Цитогенетическим открытием был Робертсоновский веер у слепушонок *E. tancrei*, локализованный на узкой территории доли-

ны р. Сурхоб и верховьев р. Вахш (Памиро-Алай) (Ляпунова и др., 1984).

В долине р. Сурхоба–Вахша описаны многочисленные варианты кариоморф, возникших при закреплении робертсоновских транслокаций, в т.ч. частично гомологичных (Bakloushinskaya et al., 2012; Romanenko et al., 2019). Столь широкой изменчивости хромосом ($2n$ от 54 до 30) на ограниченном ареале не было отмечено ни у одного вида. Не подлежит сомнению, что здесь идет интенсивный процесс хромосомного видообразования. Из трех разных форм с $2n = 32–34$ каждая приобрела собственный ареал. Дальше всего в этом направлении продвинулась *E. alaicus*, для которой только недавно описана хромосомная изменчивость ($2n = 52–48$) и существенно расширен ареал: от Памиро-Алая до Тянь-Шаня (Bakloushinskaya et al., 2019; Tambovtseva et al., 2022). Хромосомные перестройки у этого вида происходят в режиме “реального времени”: за 30 лет наблюдений, например, в популяции в Таджикистане закрепились робертсоновская транслокация, диплоидное число изменилось с 50 на 48. Вероятно, такое быстрое формирование робертсоновских транслокаций может быть связано с особыми контактами хромосом в мейозе, обнаруженными у этого вида (Matveevsky et al., 2020).

Изучение мейоза у гибридов разных форм и видов слепушонок было начато еще в 1980-е годы, когда впервые были показаны “сложные гетерозиготы” — цепочки конъюгирующих хромосом, образующиеся у гибридов с большим числом транслокаций (Bogdanov et al., 1986). Позднее “сложные гетерозиготы” обнаружены у разных вариантов внутривидовых гибридов, а в случае межвидовых гибридов (*E. tancrei* × *E. talpinus*) именно анализ мейоза позволил выявить причину репродуктивной изоляции двух этих криптических видов (Matveevsky et al., 2020a).

Для криптических видов *E. talpinus* и *E. tancrei* неизвестны зоны вторичного контакта в природе. *E. tancrei* и *E. alaicus* имеют узкую зону контакта, описаны единичные гибриды, широкая интродукция неизвестна (Bakloushinskaya et al., 2019; Tambovtseva et al., 2022). Внутривидовые хромосомные формы *E. tancrei* из-за наличия негомологичных слияний не могут скрещиваться между собой, но, вероятно, как и домовые мыши в Ретийских Альпах, дают гибридов с исходной формой. Это ведет к формированию разнообразных кариотипов, “мини-вееров” в пределах каждой из трех описанных форм (Romanenko et al., 2019), и возникновению некоторого потока генов между формами из-за возвратных скрещиваний. Такую систему трудно назвать аллопатрической гибридизацией, формы обитают парапатрично с исходной, 54-хромосомной *E. tancrei*. В настоящее время на Памиро-Алае наблюдается значительная

изменчивость кариотипов слепушонок при полном отсутствии морфологической и экологической дифференцировки (Lyapunova et al., 1980).

Род *Alexandromys* Ognev. 12 видов восточноазиатских полевок по морфологическим и генетическим данным недавно выделены из рода *Microtus* в самостоятельный род *Alexandromys* (Абрамсон, Лисовский, 2012). Криптические виды этого рода — *A. maximowiczii* Schrenk, *A. mujanensis* Orlov et Kovalskaya, *A. evoronensis* Kovalskaya et Sokolov — входят в надвидовую группу “*maximowiczii*” и различаются по числу и морфологии хромосом (Мейер и др., 1996), причем последние два вида выделены на основании кариологических особенностей (Орлов, Ковальская, 1978; Ковальская, Соколов, 1980). Два вида полевок — *A. maximowiczii* и *A. evoronensis* — имеют внутри- и межпопуляционную изменчивость по структурным хромосомным перестройкам, что позволило для первого вида описать разнообразие хромосомных форм ($2n = 38–44$) (Ковальская, и др., 1980; Kartavtseva et al., 2008), для второго — две хромосомные расы в трех изолированных популяциях юга ДВ России: эворон ($2n = 38–41$, NF = 54–59) и арги ($2n = 34$, 36, 37, NF = 51–56) (Картавцева и др., 2021). Уникальный полиморфизм этих рас заключался во множественных структурных перестройках хромосом 11 пар, включающих как центромерные, так и тандемные слияния. Для расы арги выявлено тандемное слияние двух двуплечих хромосом и одной двуплечей хромосомы с образованием крупной двуплечей хромосомы в гетерозиготном состоянии. На данном этапе мы наблюдаем процесс незавершенного видообразования с участием хромосомных преобразований в изолированных популяциях (Kartavtseva et al., 2021). Морфологический и хромосомный анализ северного подвида (в Хабаровском крае и Якутии) полевки Максимовича поставил под сомнение его принадлежность к этому виду (Воронцов и др., 1988). Дальнейшие морфологические и генетические исследования дали основание выделить этот подвид сначала в самостоятельный вид — полевку Громова (*A. gromovi*) (Sheremetyeva et al., 2009), а обнаружение его на о-ве Большой Шантар в Охотском море позволили дать новое видовое латинское название — *A. shantaricus* (Докучаев, Шереметьева, 2017).

С помощью методов молекулярной филогенетики (Bannikova et al., 2010; Haring et al., 2011) уточнен состав подрода *Alexandromys*: к нему отнесен ряд таксонов, филогенетическое положение которых вызывало сомнения, — *A. mongolicus* Radde 1861, *A. middendorffii* Poljakov 1881 и *A. limnophilus malygini* (Courant et al., 1999).

Положение *A. limnophilus* Büchner в различных молекулярных реконструкциях рода *Alexandromys* оценивается неоднозначно: *A. limnophilus* рас-

смачивается как сестринский таксон *A. fortis* Büchner (Bannikova et al., 2010) или как базальный вид в группе “middendorffii” (Lyssovsky et al., 2018) подрода *Alexandromys*, или же как сестринский вид *A. oeconomus* Pall. (Steppan, Schenk, 2017), но уже в составе другого подрода *Oecomicrotus* (Krystufek, Shenbrot, 2022). По хромосомным данным кариотипы *A. limnophilus* ($2n = 38$) и *A. oeconomus* ($2n = 30$) легко гомологизируются, и их оценивали как криптические виды (Малыгин и др., 1990). В определенной степени различия кариотипов коррелируют с результатами молекулярной реконструкции (Steppan, Schenk, 2017). При этом другая группа хромосомных данных поддерживает близость 30-хромосомных видов *Alexandromys* (*A. oeconomus*, *A. kikuchii* Kuroda, *A. montebellii* Milne-Edwards) в связи со сходством их кариотипов и уникальным (синаптическим) поведением гетерохромосом в профазе мейоза (Borodin et al., 1995; Mekada et al., 2001). Эти данные согласуются с данными, полученными Баниковой с коллегами (Bannikova et al., 2010), но противоречат молекулярным реконструкциям некоторых других исследователей.

Род *Microtus* Schrank (подрод *Terricola* Fatio).

В настоящее время исследованы кариотипы практически всех представителей подрода и показано, что число хромосом варьирует от $2n = 32$ до $2n = 62$. Высокий уровень кариологического разнообразия, выявленный в подрode *Terricola*, послужил пусковым механизмом для таксономических ревизий таксона, в составе которого позднее были обнаружены криптические формы на разных стадиях их таксономической дифференциации (Иванов, Темботов, 1972; Хатухов и др., 1978; Ляпунова и др., 1988; Ахвердян и др., 1992).

Так, в регионе Кавказа известны 12 морфологически сходных кариоморф подрода и признаются два криптических вида кустарниковых полевков: 1) кустарниковая полевка *M. (T.) majori* Thomas, которая представлена широко распространенной на Большом и Малом Кавказе лесной формой со стабильным кариотипом ($2n = 54$, NF = 60); 2) дагестанская полевка *M. (T.) daghestanicus* Shidl., объединяющая субальпийских полевков Большого и Малого Кавказа. В этом виде известно 11 кариоморф с различным числом хромосом $2n = 54, 53, 52, 46, 45, 44, 43, 42\text{“A”}, 42\text{“B”}, 40, 38$, но при стабильном числе плеч хромосом NF = 58 — так называемый Робертсоновский веер (Ахвердян и др., 1992).

Разные хромосомные формы *M. (T.) daghestanicus* аллопатричны или симпатричны, и в зонах их контакта встречаются гибридные формы. Большая часть форм веера может скрещиваться, давая плодовитое потомство, однако для некоторых форм экспериментально показана репродуктивная изоляция (Мамбетов, Дзуев, 1988). Поэто-

му некоторые исследователи рассматривают формы с $2n = 38$ и $2n = 42\text{“A”}$, с ареалом на Малом Кавказе, в качестве самостоятельного вида *M. (T.) nasarovi* Shidl. (Хатухов и др., 1978). Такая точка зрения, однако, не нашла поддержки у таксономистов (Krystufek, Shenbrot, 2022).

Ареалы *M. (T.) daghestanicus* и *M. (T.) majori* перекрываются на значительном пространстве Большого и Малого Кавказа. Ни в одном случае их совместного обитания не отмечалась гибридизация (Хатухов и др., 1978; Баскевич и др., 1984), что подтверждает их видовой статус. Этот вывод находит поддержку в данных по гибридизации. Так, экспериментальная гибридизация между этими видами выявила почти полную стерильность гибридных самцов и самок (Мамбетов, Дзуев, 1988).

Кавказский эндемик *M. (T.) daghestanicus*, характеризующийся широким хромосомным полиморфизмом Робертсоновского типа, входит в одну группу с широко ареальным европейско-малоазиатским видом *M. (T.) subterraneus* Selys-Long. В составе этого вида были обнаружены три географически замещающие кариоморфы, различающиеся как числом хромосом, так и их морфологией (Баскевич и др., 2018; Bogdanov et al., 2021). У подземных полевков, населяющих северную часть ареала в Европе, кариотип состоит из 54 хромосом, тогда как южно-европейские популяции характеризуются 52-хромосомным кариотипом. Первоначально для этих географически замещающих кариоморф Восточной Европы постулировался видовой уровень различий: их было предложено рассматривать как криптические виды *M. (T.) dacius* ($2n = 52$) и *M. (T.) subterraneus* ($2n = 54$) (Загороднюк, 1992). Однако результаты экспериментальной гибридизации и проведенный позднее анализ полиморфизма гена *cyt b* позволили установить их конспецифичность (Баскевич и др., 2018; Bogdanov et al., 2021).

Третий вариант кариотипа у подземной полевки ($2n = 54$, NF = 60) выявлен на севере Малой Азии: он отличается от 54-хромосомного европейского кариотипа морфологией и особенностями локализации гетерохроматина X-хромосомы (Macholan et al., 2001). Недавно был обнаружен высокий уровень обособленности по молекулярным маркерам (*cyt b*, фрагменты ядерных генов *BRCA1*, *XIST*, *IRBP*) выборки из Самсуна, находящейся в пределах ареала этой кариоморфы (Bogdanov et al., 2021), и в последней таксономической сводке по полевым эту форму рассматривают как криптический вид *M. (T.) fingeri* Neuchauser 1936 (Krystufek, Shenbrot, 2022).

Род *Microtus* (подрод *Microtus* s. str.). Таксономическая структура большого политипического вида *Microtus arvalis* Pall. была полностью переработана по итогам кариологических исследований и экспериментов по гибридизации (Малыгин,

1983; Обыкновенная полевка: виды-двойники, 1994; Мейер и др., 1996). В этом виде впервые для млекопитающих выделены совместно обитающие криптические виды, *Microtus arvalis* Pall. ($2n = 46$, NF = 84) и *M. subarvalis* Meyer et al. ($2n = 54$, NF = 56) (Мейер и др., 1969, 1972). В дальнейшем название *M. subarvalis* было заменено старшим синонимом *M. rossiaemeridionalis* Ogn. (Малыгин, Яценко, 1986). Началось изучение парапатрической зоны контакта двух 46-хромосомных таксонов в европейской части России (Мейер и др., 1997). Одновременно были обнаружены аллопатрическая и криптическая формы обыкновенной полевки с $2n = 46$ и NF = 72 (Орлов, Малыгин, 1969), для которой позднее был предложено видовое название *M. obscurus* Eversmann (Малыгин, 1983). На видовую обособленность *obscurus* указывают как анализ мейоза (полное подавление кроссинговера в гетероморфных районах хромосом, что должно приводить к ограничению потока генов в зоне контакта между *M. arvalis* и *M. obscurus*) (Башева и др., 2014), так и молекулярные различия этих форм (Лавренченко и др., 2009; Булатова и др., 2010). Методом FISH выявлены молекулярные маркеры цитогенетической дифференциации этих криптических таксонов (Булатова и др., 2013). Политипия 46-хромосомного кариотипа по сайтам интеркалярной теломерной пробы (ITS) и рибосомальной ДНК (рДНК) подчеркивает генетическую обособленность *M. arvalis* и *M. obscurus*. Ареалы *M. obscurus* и *M. rossiaemeridionalis* частично перекрываются, и в этой области они ведут себя как симпатрические виды.

Показана видовая самостоятельность четырех географически изолированных форм: *M. transcaspicus* Sat. ($2n = 52$, NF = 54), *M. ilaeus* Thomas ($2n = 54$, NF = 80) (Ляпунова, Мироханов, 1969; Малыгин, 1983; Мейер и др., 1996), *M. kermanensis* Rog. ($2n = 54$, NF = 56) (Golenishchev et al., 2001) и *M. mystacinus* de Filip. ($2n = 54$, NF = 56) (Bikchurina et al., 2021).

Род *Microtus* (подрод *Sumeriomys* Argyropulo). Интерес к изучению кариотипа *Microtus schidlovskii* Arg. был вызван неопределенностью систематического положения крупных полевок Закавказья. Эти полевки рассматривались разными авторами как мелкая форма *M. guentheri* Danford et Alston либо как подвид *M. socialis* Pall. Анализ хромосомных наборов позволил сделать заключение, что *M. schidlovskii* ($2n = NF = 62$) принадлежит к группе *M. socialis* ($2n = NF = 62$), а не к *M. guentheri* ($2n = 54$, NF = 56). Данные по гибридизации *M. socialis* и *M. schidlovskii* показали у гибридов F_1 мужскую стерильность и сниженную плодовитость у самок. Это подтверждало видовую самостоятельность *M. schidlovskii* на Кавказе (Ахвердян и др., 1991, 1991a). Описание кариотипа с другим числом хромосом ($2n = 60$) у *M. schidlovskii* из Армении говорит о возможности новых открытий

в этой таксономической группе (Mahmudi et al., 2022).

Род *Meriones* Illiger. Впервые кариотипы песчанок 8 видов рода на территории бывшего Советского Союза и Монголии описаны сотрудниками в многочисленных работах двух лабораторий под руководством Н.Н. Воронцова (Новосибирск, Владивосток) и В.Н. Орлова (Москва). Информация об этих публикациях дана в обзорной работе Коробицыной и Картавцевой (1984). Применение методов дифференциального окрашивания хромосом исследованных видов позволило констатировать стабильность числа хромосом, показав их видовую специфичность, и выявить географическую изменчивость количества и локализации С-позитивного гетерохроматина для *M. tristrami* Thomas (Коробицына и др., 1984), *M. libycus* Licht. (Коробицына, Картавцева, 1992), *M. meridianus* Pall. (Коробицына, Картавцева, 1988). Было высказано предположение о возможной связи дуплицированного материала гетерохроматина хромосом с различной резистентностью особей к чумному микробу. Для *M. tristrami* Азербайджана внутривидовые группировки с различной резистентностью к чумному микробу также могут быть маркированы особенностями перераспределения С-гетерохроматина. Данные о наличии внутривидовой изменчивости 15-й пары хромосом *M. meridianus* (инверсии, делеции — дубликации, транслокации) позволили пересмотреть подвидовую структуру. Вероятно, особи, распространенные на территории Монголии, принадлежат самостоятельному виду *M. psammophilus*, что было показано молекулярно-генетическими методами (Neronov et al., 2009).

Род *Apodemus* Kaup. Хромосомные и морфологические исследования позволили четко разделить *Apodemus speciosus* Temm. на два вида и показать, что японская мышь (*A. speciosus*) обитает только на островах японского архипелага, а на материке — восточноазиатская (*A. peninsulae* Thomas = *A. giliacus*) (Воронцов и др., 1977).

Род *Sylvaemus* Ognev. Использование особенностей хромосом для уточнения систематического положения перспективно, даже в тех случаях, когда симпатрические формы не различаются по числу хромосом и G-окраске, как в роде *Sylvaemus* ($2n = 48$) (Челомина и др., 1998; Картавцева, 2002). Поскольку различия в положении гетерохроматиновых блоков и ЯОР могут служить маркерами инверсий, то они могут быть связаны с нарушением мейоза у гибридов.

В некоторых районах Восточной Европы совместно распространены три вида рода *Sylvaemus*: *S. flavicollis* Melchior, *S. sylvaticus* L. и *S. uralensis* Ogn. Показаны диагностические различия этих видов по расположению гетерохроматиновых блоков и ЯОР, а также различия *S. sylvaticus* За-

падной и Восточной Европы (Орлов и др., 1996; Orlov et al., 1996). Поскольку этот вид до сих пор не изучен из места типа (Швеция, Упсала), то его номенклатура остается неясной. Остаются также неясными отношения *S. uralensis* Ogn. Восточной Европы и описанной из Карпат *S. microps* Kratochvil et Rosicky.

Для двух совместно обитающих на Кавказе видов *S. uralensis* Ogn. и *S. ponticus* Sviridenko показаны диагностические различия по гетерохроматиновым блокам, присутствующие в популяциях как восточной (Козловский и др., 1990), так и западной части лесного пояса (Баскевич и др., 2004а).

По некоторым оценкам степень дифференциации видов рода *Sylvaemus* имеет наименьшее значение на морфологическом уровне, наибольшие значения на изотимном уровне и средние на молекулярном и хромосомном (FISH-анализ С-позитивных районов хромосом) уровнях (Рубцов и др., 2011).

Род *Mus* L. Для *Mus musculus musculus* L., у которых неизвестен полиморфизм робертсоновского типа, в отличие от *Mus musculus domesticus* Schwarz et Schwarz (Капанна, 1988), описана изменчивость по количеству и распределению аутосомного гетерохроматина (Булатова и др., 1984; Якименко, Коробицына, 2007). Для различения ряда видовых и подвиговых таксонов домашних мышей *Mus* с одним и тем же диплоидным числом ($2n = 40$) могут быть использованы особенности морфологии половых хромосом, прицентромерного гетерохроматина. Кариотип *M. spretus* Lataste отличается миниатюрная Y-хромосома, тогда как один из вариантов X-хромосомы ('*molossinus*' type) характерен не только для обитающего в Японии *M. m. molossinus*, но и для всех изученных образцов *Mus m. musculus* L. с территории бывшего Советского Союза, а плезиоморфный вариант X-хромосомы '*domesticus*' обнаруживается у *M. m. domesticus*, *M. m. hortulanus* Nord., *M. abbotti* Water. и *M. spretus* Lataste (Korobitsyna et al., 1993). Цитогенетические характеристики наряду с данными по изменчивости мтДНК послужили основанием для реконструкции путей расселения разных групп домашних мышей в Евразии (Suzuki et al., 2015).

В приведенных выше примерах цитогенетической дифференциации популяций мы отмечали связанные с ними гибридные нарушения, которые могут вести к возникновению репродуктивной изоляции. Для внутривидовой таксономии и микроэволюционных исследований крайне важно использование хромосомных перестроек также в качестве показателей монофилетического происхождения групп популяций (хромосомных форм). Любые фиксированные хромосомные перестройки (т.е. достигшие в популяциях частоты, близкой к 100%) указывают на генеалогическое родство таких групп популяций (Baker, Bradley,

2006). Поэтому появляется возможность сопоставить фенотипическое сходство популяций и их родство и оценить роль прошлой эволюции вида в формировании его современной географической изменчивости.

В эволюционной таксономии основной задачей считают построение монофилетических таксонов или наличие определенного соответствия между классификацией и филогенезом организмов. Но во внутривидовой таксономии такая задача не ставится из-за отсутствия сведений о филогенетических связях популяций. Систематики оценивают только сходство и различия популяций, поэтому подвид не рассматривается как "единица эволюции" за исключением редких случаев изолятов (Mayr, 1969).

Следы прошлой рефугиальной структуры вида нивелируются в процессах расселения популяций в теплые межледниковья, такие как голоцен. Следы прошлой рефугиальной структуры вида сохраняют филогруппы и популяции с хромосомными перестройками. Если для сохранения филогрупп необходима географическая или генетическая изоляция, то границы хромосомных форм могут сохраняться и в условиях свободного потока генов (Horn et al., 2012).

Например, монофилетическое происхождение трех групп подвидов горных баранов (*Ovis ammon* L.), первоначально показанное на хромосомах, было подтверждено и на молекулярных данных, поскольку в своей эволюции эти группы баранов оказались географически изолированными (хотя не исключено и ослабление потока генов в зонах их гибридизации). Напротив, на современном ареале обыкновенной буроzubки (*Sorex araneus*) молекулярные различия между популяциями стерты. При этом сохраняются хромосомные перестройки, указывающие на монофилетическое происхождение некоторых хромосомных рас. Такие хромосомные расы в настоящее время разделены узкими гибридными зонами.

Цитогенетическая дифференциация популяций и формирование отбором этнологической изоляции: перспективы исследований

На первых этапах цитогенетических исследований дрозофил и млекопитающих репродуктивная изолированность при небольших хромосомных различиях объяснялась сальтационным (быстрым) видообразованием. Но для возникновения полной репродуктивной изоляции совершенно не обязательна стерильность гибридов. Процесс формирования репродуктивной изоляции складывается из двух этапов: (1) возникновения пониженной приспособленности гибридных особей и (2) формирования отбором этнологической изоляции контактирующих популяций. Даже в

случае небольшого понижения плодовитости гетерозигот, вызванного хромосомными различиями, отбор способен сформировать этологическую изоляцию, преимущественное скрещивание в пределах каждой формы, вплоть до полной репродуктивной изоляции контактирующих форм (Соупе, Огг, 2004).

В мировой литературе усиление генетической изоляции естественным отбором, формирующим этологическую изоляцию, называют “reinforcement” (русского термина нет) (Соупе, Огг, 2004). Как следствие “reinforcement” в природных популяциях млекопитающих не известны стерильные гибриды, а при экспериментальных скрещиваниях репродуктивно изолированных в природе видов иногда получают плодовитое потомство. Стали накапливаться сведения о том, что у многих видов, от дрозофил до млекопитающих, не наблюдается прямой зависимости между величиной генетических различий (генных или хромосомных) и сформированным отбором уровнем этологической изоляции. Поэтому в исследовании процессов видообразования следует обращать внимание даже на небольшие нарушения мейоза у гибридов. Исследования формирования отбором репродуктивной изоляции еще только начинаются и представляют перспективное направление эволюционных исследований.

В соответствии с моделью BDM (Бэтсона—Добжанского—Мёллера) условием формирования генетических изолирующих механизмов служит возникновение изолированных популяций. Такие условия многократно возникали в истории экосистем Земли. Климат Земли в плейстоцене (два последних млн лет) называют ледниковым из-за периодического длительного понижения среднегодовых температур на 6–8°C (по сравнению с серединой 20 века). Только за последние 420 тыс. лет истории Земли известны четыре длительных похолодания, каждое продолжительностью от 70 до 110 тыс. лет (Petit et al., 1999). В периоды оледенений ареалы многих видов умеренных областей Европы сокращались и фрагментировались (Hewitt, 1996). Те же процессы шли и в Азии. Накопившиеся в популяциях нейтральные хромосомные перестройки могли фиксироваться в малых изолированных популяциях ледниковых рефугиумов (Орлов и др., 2017).

Лишь в качестве исключения можно рассматривать относительно быструю хромосомную эволюцию в популяциях домовых мышей Западной Европы (*Mus musculus domesticus*) на протяжении трех последних тысяч лет. Накопление хромосомных перестроек можно объяснить повышенной частотой межхромосомных обменов и других мутаций в прицентромерных районах хромосом (Garagna et al., 2014), а их быструю фиксацию — демовой структурой популяций этого вида—ком-

менсала (Лавренченко, Булатова, 2015). У слепушонки *E. alaicus* крайне быстро, за три десятилетия, произошла фиксация робертсоновской транслокации в популяции Таджикистана (Matveevsky et al., 2020a).

В современный теплый и относительно короткий (12 тыс. лет) период в истории Земли (голоцен) возникали разнообразные зоны “аллопатрической гибридизации” между ранее изолированными популяциями (Mayr, 1963). Использование этого термина полезно, когда надо подчеркнуть, что гибридная зона возникла в результате вторичного контакта. Современные географические изоляты известны на периферии видового ареала, в то время как зоны аллопатрической гибридизации могут обнаруживаться в любой части ареала вида. Их расположение определяется прошлой рефугиальной структурой вида.

Зоны аллопатрической гибридизации часто рассматривают в качестве ключевых объектов для исследования процессов видообразования и оценки степени изолированности контактирующих популяций (Jiggins, Mallet, 2000). Хорошим примером зон “аллопатрической гибридизации” у млекопитающих служат гибридные зоны между хромосомными расами обыкновенной бурозубки.

Существует несколько способов оценить изолированность контактирующих популяций. Прежде всего, в исследовании зон контакта можно оценить интенсивность гибридизации с использованием цитогенетических или молекулярных маркеров. На видовой статус контактирующих форм указывает отсутствие гибридизации, например, в зонах контакта *C. barabensis* и *C. pseudo-griseus* (Поплавская и др., 2012). Поток генов может прерываться и в узкой гибридной зоне, например, обыкновенной бурозубки и *Sorex antinorii* Bop. в Альпах (Yannic et al., 2009) или в достаточно широкой, до 30 км, гибридной зоне домовых мышей *Mus m. musculus* и *M. m. domesticus* (Bímová et al., 2011).

Для оценки степени репродуктивной изоляции в зонах контакта (прежде всего этологической) используют традиционные методы исследования поведенческой изоляции, когда сравнивают контактирующие формы *in vitro* на особях, взятых из зон аллопатрии и гибридизации. Например, так были показаны этологическая изоляция в отмеченной выше зоне аллопатрической гибридизации домовых мышей (Bímová et al., 2011) и этологическая изоляция филогрупп обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) (Beysard et al., 2015). Подобные прямые методы оценки этологической изоляции контактирующих форм ограничены видами, с которыми удобно работать *in vitro*.

Для количественной оценки ассортативности скрещиваний (этологической изоляции), в зонах аллопатрической гибридизации, можно исполь-

зовать дефицит гетерозигот (индекс инбридинга, F_{IS}) (Jiggins, Mallet, 2000) или степень ассортативности скрещиваний (индекс R) (Орлов и др., 2019), т.е. отклонения найденных частот хромосом от ожидаемых при случайном скрещивании по Харди–Вайнбергу с учетом эффекта Валунда. Среди млекопитающих известны три модельных объекта, на которых в последние десятилетия исследуется роль центрических соединений хромосом в возникновении репродуктивной изоляции: западноевропейская домовая мышь, обыкновенная бурозубка и виды рода слепушенок.

У обыкновенной бурозубки известны десятки гибридных зон между хромосомными расами, с различными центрическими соединениями хромосом (зоны парapatрической гибридизации). Детально описана структура некоторых гибридных зон, в том числе и на территории РФ (обзор Fedyk et al., 2019). В 11 гибридных зонах между хромосомными расами и в гибридной зоне между криптическим видом бурозубкой Бонапарта (*Sorex antinorii* Bon.) и хромосомной расой Vaud обыкновенной бурозубки рассчитаны индексы дефицита гетерозигот и ассортативности скрещиваний (Орлов и др., 2019).

Хорошо прослеживается связь между ассортативностью скрещиваний и усложнением конфигурации конъюгирующих хромосом в мейозе. В гибридных зонах с “простыми гетерозиготами”, конъюгацией трех хромосом в мейозе I индекс инбридинга близок к 0 и частота гомозигот и гетерозигот соответствует ожидаемым в предположении случайного скрещивания по Харди–Вайнбергу. Внутрипопуляционный хромосомный полиморфизм по одному – трем центрическим соединениям хромосом, сопровождающийся “простыми гетерозиготами”, часто встречается в популяциях обыкновенной бурозубки.

В гибридных зонах хромосомных рас обыкновенной бурозубки со “сложными гетерозиготами” (кольцами из 4–5 хромосом) в мейозе I отмечается достоверный дефицит гетерозигот, а доля ассортативных скрещиваний (R) в гибридной зоне между особями одной хромосомной формы приближается к половине всех скрещиваний (0.37–0.55) (Орлов и др., 2019).

В гибридных зонах с более “сложными гетерозиготами” (цепи из 9–11 конъюгирующих хромосом и кольца из 6 хромосом), например, между хромосомными расами Новосибирск/Томск (Polyakov et al., 2011), Селигер/Москва (Bulatova et al., 2011), Селигер/Западная Двина (Орлов и др., 2013) и Печора/Кириллов (Pavlova, Shchipanov, 2014), доля ассортативных скрещиваний значительно увеличивается, до 0.86–0.96. Но даже в таких гибридных зонах поток генов не прерывается (Григорьева и др., 2015), хотя и сокращается, судя по достоверным морфометрическим различиям

челюстного аппарата у бурозубок контактирующих популяций хромосомных рас (Орлов и др., 2013а).

В зоне контакта в Альпах хромосомной расы Vaud обыкновенной бурозубки и бурозубки Бонапарта полная генетическая изоляция при сохранении узкой гибридной зоны достигается при 9 различных центрических соединениях и гетерозиготах с цепями из 7 и 11 конъюгирующих хромосом (Yannic et al., 2009) при $R = 0.995$ (Орлов и др., 2019). Следовательно, полное прерывание потока генов в этой гибридной зоне происходит при тех же гетерозиготах, как и во многих генетически не изолированных хромосомных расах обыкновенной бурозубки. Вероятнее всего, полная генетическая изоляция в этом случае достигается усилением этологической изоляции. Хотя современный контакт обыкновенной бурозубки и бурозубки Бонапарта произошел относительно недавно, в конце 19 века (Yannic et al., 2009), но изоляцию этих криптических видов относят к середине плейстоцена (Mackiewicz et al., 2017).

Изолирующий эффект хромосомных перестроек целиком зависит от их типа. Криптические виды *M. (T.) majori* и *M. (T.) daghestanicus* в зоне симпатрии на Западном Кавказе различаются положением центромеры в двух первых парах аутосом (транспозиция), перичентрической инверсией в 26-й паре аутосом и парацентрической инверсией X-хромосомы (Баскевич и др., 2015). В настоящее время недостаточно данных, чтобы вывести общее правило корреляции хромосомных различий и стерильности гибридов. Хорошо известно, что гибридные нарушения могут сопровождаться и генными различиями. Тем не менее различия кариотипов оказываются таксономическим признаком, который дает возможность рассчитывать дефицит гетерозигот в зонах аллопатрической гибридизации и оценить степень репродуктивной изоляции контактирующих форм по этим показателям.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Начиная с 1970-х годов развитие методов дифференциальной окраски хромосом, а в дальнейшем FISH-анализ, последовательно повышали разрешающие уровни цитогенетической дифференциации для изучения вопросов систематики и филогенетических взаимоотношений видов. Цитогенетические исследования существенно изменили таксономию млекопитающих. Выяснилось, что многие виды, традиционно считавшиеся большими политипическими, представляют собой комплексы морфологически сходных, но генетически хорошо различимых и репродуктивно изолированных видов. Выявление криптических (скрытых видов-двойников) является необходимым звеном в описании биологического разнообразия и в то

же время привлекает внимание к обсуждению на новом уровне концепций вида и видообразования.

Для систематики изучение хромосом интересно как исследование ядерных структур, изменение состава, формы и числа которых приводит к генетической изоляции. Только в конце 20-го века было показано, что для возникновения полной репродуктивной изоляции совершенно не требуется стерильности гибридов. Процесс возникновения репродуктивной изоляции складывается из двух этапов — возникновения пониженной приспособленности гибридных особей и формирования отбором этологической изоляции контактирующих популяций. Было показано, что даже в случае небольшого понижения плодовитости гетерозигот, вызванного хромосомными различиями, отбор может формировать этологическую изоляцию, преимущественное скрещивание в пределах каждой формы, вплоть до полной репродуктивной изоляции контактирующих форм. Исследования формирования отбором репродуктивной изоляции еще только начинаются и представляют перспективное направление эволюционных исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке госзадания лаборатории эволюционной зоологии и генетики ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН № 121031500274-4 и госзадания ИБР РАН № ГЗ 0088-2021-0019 и ИПЭЭ РАН № FFER-2021-0003.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И., Лисовский А.А., 2012. Подсемейство Arvicolinae. Млекопитающие России: систематико-географический справочник // Под ред. И.Я. Павлинова, А.А. Лисовского. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 52. С. 127–141.
- Анбиндер Е.М., 1980. Кариология и эволюция ластоногих. М.: Наука. 151 с.
- Анискин В.М., Богомолов П.Л., Ковальская Ю.М., Лебедев В.С., Суров А.В., Тихонов И.А., 2003. Кариологическая дифференциация мышовок группы “subtilis” (Rodentia, *Sicista*) на юго-востоке Русской равнины // Материалы Международного совещания “Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих”. Санкт-Петербург: ЗИН РАН. С. 27–29.
- Ахвердян М.Р., Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., 1991. О видовой самостоятельности плоскогорной полевки Шидловского *Microtus schidlovskii* Argyropulo, 1933 (Rodentia, Cricetidae) из западной Армении // Биологический журнал Армении. Т. 44. С. 260–265.
- Ахвердян М.Р., Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., 1991a. Плоскогорная полевка Шидловского *Microtus schidlovskii* (Rodentia, Cricetidae) — самостоятельный вид фауны Армении // Биологический журнал Армении. Т. 44. С. 266–271.
- Ахвердян М.Р., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., 1992. Кариология и систематика кустарниковых полевых Кавказа и Закавказья (*Terricola*, Arvicolinae, Rodentia) // Зоологический журнал. Т. 71. С. 96–110.
- Баклушинская И.Ю., 2016. Хромосомные перестройки, реорганизация генома и видообразование // Зоологический журнал. Т. 95. С. 376–393.
- Баскевич М.И., Богданов А.С., Хляп Л.А., Шварц Е.А., Литвинова Е.М., 2018. Таксономическая интерпретация аллопатрических форм млекопитающих на примере двух кариоформ подземной полёвки *Microtus (Terricola) subterraneus* (Rodentia, Arvicolinae) из Восточной Европы // Доклады РАН. Т. 480. С. 751–755.
- Баскевич М.И., Лукьянова И.В., Ковальская Ю.М., 1984. К распространению на Кавказе двух форм кустарниковых полевых *Pitymys majori* Thomas, *Pitymys daghestanicus* Schidl.) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биол. Т. 89. С. 29–33.
- Баскевич М.И., Малыгин В.М., 2009. Хромосомные подходы в изучении закономерностей формирования генетического и таксономического разнообразия грызунов Кавказа на примере мышовок, *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea) фауны Кавказского региона // Горные экосистемы и их компоненты. Материалы III международной конференции, 24–29 авг. 2009 г., Нальчик. М.: Товарищество научных изданий КМК. Ч. 2. С. 204–210.
- Баскевич М.И., Окулова Н.М., Потапов С.Г., Варшавский А.А., 2004. Диагностика, распространение и эволюция одноцветных мышовок Кавказа (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) // Зоологический журнал. Т. 83. С. 220–233.
- Баскевич М.И., Опарин М.Л., Черепанова Е.В., Авиллова Е.А., 2010. Хромосомная дифференциация степной мышовки, *Sicista subtilis* (Rodentia, Dipodoidea) в Саратовском Поволжье // Зоологический журнал. Т. 89. С. 749–757.
- Баскевич М.И., Потапов С.Г., Миронова Т.А., 2015. Криптические виды грызунов Кавказа как модели в изучении проблем вида и видообразования // Журнал общей биологии. Т. 75. № 4. С. 333–349.
- Баскевич М.И., Потапов С.Г., Окулова Н.М., Балакирев А.Е., 2004a. Диагностика мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) из западной части Большого Кавказа в условиях симбиотопии // Зоологический журнал. Т. 83. С. 1261–1269.
- Баскевич М.И., Сапельников С.Ф., Власов А.А., 2011. Новые данные по хромосомной изменчивости темной мышовки (*Sicista severtzovi*, Rodentia, Dipodoidea) из Центрального Черноземья // Зоологический журнал. Т. 90. С. 59–66.
- Башева Е.А., Торгашева А.А., Голенищев Ф.Н., Фрисман Л.В., Бородин П.М., 2014. Синапсис и рекомбинация хромосом у гибридов между хромосомными формами обыкновенной полевки *Microtus arvalis*: “arvalis” и “obscurus” // Доклады РАН. Т. 456. С. 735–737.

- Бородин П.М., Поляков А.В., 2008. Гены, хромосомы и видообразование // Современные проблемы биологической эволюции: труды конференции к 100-летию Гос. Дарвиновского музея. М.: Изд. ГДМ. С. 136–148.
- Брандлер О.В., 2003. К видовой самостоятельности лесостепного сурка *Marmota kastschenkoii* (Rodentia, Marmotinae) // Зоологический журнал. Т. 82. С. 1498–1505.
- Булатова Н.Ш., Голенищев Ф.Н., Ковальская Ю.М., Емельянова Л.Г., Быстракова Н.В. и др., 2010. Цитогенетическое изучение парапатрической зоны контакта двух 46-хромосомных форм обыкновенной полевки в Европейской России // Генетика. Т. 46. С. 502–508.
- Булатова Н.Ш., Орлов В.Н., Котенкова Е.В., 1984. Новые данные об изменчивости гетерохроматина в популяциях домовых мышей // Доклады АН СССР. Т. 275. С. 758.
- Булатова Н.Ш., Павлова С.В., Романенко С.А., Сердюкова Н.А., Голенищев Ф.Н. и др., 2013. Молекулярно-цитогенетические маркеры криптических видов и гибридов надвидового комплекса обыкновенных полевков *Microtus arvalis* s. l. // Цитология. Т. 55. С. 268–270.
- Вакурин А.А., Картавецова И.В., Кораблев В.П., Павленко М.В., 2014. Особенности цитогенетической дифференциации хомячков *Cricetulus barabensis* и *Cricetulus pseudogriseus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. Т. 93. С. 877–886.
- Воронцов Н.Н., 1958. Значение изучения хромосомных наборов для систематики млекопитающих // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биол. Т. 63. С. 5–86.
- Воронцов Н.Н., 1960. Виды хомячков Палеарктики (Cricetinae – Rodentia) in statu nascendi // Доклады АН СССР. Т. 132. С. 1448–1451.
- Воронцов Н.Н., 1999. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Издат. отдел УНЦ ДО МГУ, Прогресс-Традиция, АБФ. 640 с.
- Воронцов Н.Н., Боескоров Г.Г., Ляпунова Е.А., Ревин Ю.В., 1988. Новая хромосомная форма и изменчивость коренных зубов у полевки *Microtus maximoviczii* // Зоологический журнал. Т. 67. С. 205–214.
- Воронцов Н.Н., Бекасова Т.С., Крал Б., Коробицина К.В., Иваницкая Е.Ю., 1977. О видовой принадлежности азиатских лесных мышей рода *Apodemus* Сибири и Дальнего Востока // Зоологический журнал. Т. 56. С. 437–449.
- Воронцов Н.Н., Боескоров Г.Г., Межжерин С.В., Ляпунова Е.А., Кандауров А.С., 1992. Систематика лесных мышей подрода *Sylvaemus* Кавказа (Mammalia, Rodentia, *Apodemus*) // Зоологический журнал. Т. 71. С. 119–131.
- Воронцов Н.Н., Иваницкая Е.Ю., 1973. Сравнительная кариология пищух (Lagomorpha, Ochodontidae) Северной Палеарктики // Зоологический журнал. Т. 52. С. 584–588.
- Воронцов Н.Н., Картавецова И.В., Потапова Е.Г., 1979. Систематика мышевидных хомячков рода *Calomyscus* (Cricetidae). I. Кариологическая дифференциация видов-двойников из Закавказья и Туркмении и обзор видов рода *Calomyscus* // Зоологический журнал. Т. 58. С. 1213–1224.
- Воронцов Н.Н., Коробицина К.В., Надлер Ч.Ф., Хоффман Р., Сапожников Г.Н., Горелов Ю.К., 1972. Цитогенетическая дифференциация и границы видов у настоящих баранов (*Ovis* s. str.) Палеарктики // Зоологический журнал. Т. 51. С. 1109–1122.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., 1969. Хромосомы сусликов Палеарктики (*Citellus*, Marmotinae, Sciuridae, Rodentia) // Млекопитающие: Эволюция. Кариология. Фаунистика. Систематика. Новосибирск. С. 41–47.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., 1970. Хромосомные числа и видообразование у наземных белых (Sciuridae, Xerinae, Marmotinae) Голарктики // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биол. Т. 75. С. 112–126.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., 1972. Цитогенетические доказательства существования закавказско-сонорских дизъюнкций ареалов некоторых млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 51. С. 1697–1704.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., Закарян Г.Г., Иванов В.Г., 1969. Кариология и систематика рода *Ellobius* (Microtinae, Rodentia) // Млекопитающие: Эволюция. Кариология. Фаунистика. Систематика. Новосибирск. С. 127–129.
- Воронцов Н.Н., Мартынова Л.Я., 1976. Популяционная цитогенетика алтайского цокора *Myospalax myospalax* Laxm. (Rodentia, Myospalacinae) // Доклады АН СССР. Т. 230. С. 447–449.
- Воронцов Н.Н., Раджабли С.И., 1967. Хромосомные наборы и цитогенетическая дифференциация двух форм слепушонок надвида *Ellobius talpinus* L. // Цитология. Т. 9. С. 846–852.
- Воронцов Н.Н., Раджабли С.И., Ляпунова К.Л., 1967. Кариологическая дифференциация аллопатрических форм хомячков надвида *Phodopus sungorus* и гетероморфизм половых хромосом у самок // Доклады АН СССР. Т. 172. С. 703–705.
- Гилева Э.А., 1973. В-хромосомы, необычное наследование половых хромосом и соотношение полов у копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus torquatus* Pall., 1779 // Доклады АН СССР. Т. 213. С. 952–955.
- Гилева Э.А., 1975. Кариотип *Dicrostonyx torquatus chionuraeus* Allen и необычный хромосомный механизм определения пола у палеарктических леммингов // Доклады АН СССР. Т. 224. С. 697–700.
- Гилева Э.А., 1990. Хромосомная изменчивость и эволюция. М.: Наука. 141 с.
- Гилева Э.А., Кузнецова И.А., Чепраков М.И., 1984. Хромосомные наборы и систематика настоящих леммингов (*Lemmus*) // Зоологический журнал. Т. 63. С. 105–114.
- Графодатский А.С., Раджабли С.И., 1988. Хромосомы сельскохозяйственных и лабораторных млекопитающих. Атлас. Новосибирск: Наука. 128 с.
- Графодатский А.С., Раджабли С.И., Мейер М.Н., Маликов В.Г., 1989. Сравнительная цитогенетика хомячков рода *Calomyscus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. Т. 68. С. 151–157.
- Григорьева О.О., Борисов Ю.М., Стахеев В.В., Балакирев А.Е., Кривоногов Д.М., Орлов В.Н., 2015. Генети-

- ческая структура популяций обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. 1758 (Mammalia, Lipotyphla) на сплошных и фрагментированных участках ареала // Генетика. Т. 51. С. 711–723.
- Дзуев Р.И., 1998. Хромосомные наборы млекопитающих Кавказа. Нальчик: Эльбрус. 256 с.
- Добжанский Ф.Г., 2010. Генетика и происхождение видов. М. — Ижевск: Институт компьютерных исследований, НИИ “Регулярная и хаотическая динамика”. 384 с. [Dobzhansky T., 1937. Genetics and the origin of species. N. Y.: Columbia University Press. 364 p.]
- Докучаев Н.Е., Шереметьева И.Н., 2017. Об идентичности серых полевок (Cricetidae, Rodentia) острова Большой Шантар (Охотское море) и полевок Громова (*Alexandromys gromovi* Vorontsov et al., 1988) // Зоологический журнал. Т. 96. С. 1425–1430.
- Загороднюк И.В., 1992. Географическое распространение и уровни численности *Terricola subterraneus* на территории СССР // Зоологический журнал. Т. 71. С. 86–97.
- Иваницкая Е.Ю., Козловский А.И., 1985. Кариотипы палеарктических землероек-бурозубок подрода *Otisor* с комментариями по систематике и филогении группы “cinereus” // Зоологический журнал. Т. 64. С. 950–953.
- Иваницкая Е.Ю., Козловский А.И., Орлов В.Н., Ковальская Ю.М., Баскевич М.И., 1986. Новые данные о кариотипах землероек-бурозубок фауны СССР (*Sorex*, Soricidae, Insectivora) // Зоологический журнал. Т. 65. С. 1228–1236.
- Иванов В.Г., Темботов А.К., 1972. Хромосомные наборы и таксономический статус кустарниковых полевок Кавказа // Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа. Нальчик. Т. 1. С. 45–71.
- Капанна Э., 1988. Изменчивость кариотипа и хромосомное видообразование у *Mus domesticus* // Зоологический журнал. Т. 67. С. 1699–1713.
- Картавец И.В., 2002. Кариосистематика лесных и полевых мышей (Rodentia: Muridae). Владивосток: Дальнаука. 142 с.
- Картавец И.В., Шереметьева И.Н., Павленко М.В., 2021. Множественный хромосомный полиморфизм, хромосомной расы “Эворон” эворонской полевки (Rodentia, Arvicolinae) // Генетика. Т. 57. С. 82–94.
- Ковальская Ю.М., Соколов В.Е., 1980. Новый вид полевки (Rodentia, Cricetidae, Microtinae) из Нижнего Приамурья // Зоологический журнал. Т. 59. С. 1409–1446.
- Ковальская Ю.М., Хотолху Н., Орлов В.Н., 1980. Географическое распространение хромосомных мутаций в структуре вида *Microtus taximowiczii* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. Т. 59. С. 1862–1867.
- Ковальская Ю.М., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Суров А.В., Богомолов П.Л., 2000. Новые находки хромосомных форм мышовок группы *subtilis* и описание *Sicista severtzovi cimlanica* subsp. n. (Mammalia, Rodentia) из среднего течения Дона // Зоологический журнал. Т. 79. С. 954–964.
- Козловский А.И., 1973. Соматические хромосомы двух видов землероек-бурозубок Кавказа // Зоологический журнал. Т. 52. С. 571–576.
- Козловский А.И., 1973а. Результаты кариологического обследования аллопатрических форм малой бурозубки (*Sorex minutus*) // Зоологический журнал. Т. 52. С. 390–398.
- Козловский А.И., 1974. Кариологическая дифференциация северо-восточных подвидов копытных леммингов // Доклады АН СССР. Т. 219. С. 981–984.
- Козловский А.И., Наджафова Р.С., Булатова Н.Ш., 1990. Цитогенетический hiatus между симпатрическими формами лесных мышей Азербайджана // Доклады АН СССР. Т. 315. С. 219–222.
- Козловский А.И., Орлов В.Н., 1971. Кариологическое подтверждение видовой самостоятельности *Sorex isodon* Turov // Зоологический журнал. Т. 50. С. 1056–1062.
- Коробицына К.В., Картавец И.В., 1984. Некоторые вопросы эволюции кариотипа песчанок подсемейства Gerbillinae, Alston 1876 (Rodentia, Cricetidae) // Эволюционные исследования. Макроэволюция. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 113–139.
- Коробицына К.В., Кораблев В.П., Картавец И.В., 1984. Внутривидовой и внутривидовой аутосомный полиморфизм малоазийской песчанки *Meriones tristrami* Thomas, 1892 (Gerbillinae, Cricetidae, Rodentia) // Вопросы изменчивости и зоогеографии млекопитающих. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 3–13.
- Коробицына К.В., Картавец И.В., 1988. Изменчивость и эволюция кариотипа песчанок (Rodentia, Cricetidae, Gerbillinae). Сообщ. I. Кариотипическая дифференциация полуденных песчанок фауны СССР // Зоологический журнал. Т. 67. С. 1889–1899.
- Коробицына К.В., Картавец И.В., 1992. Изменчивость и эволюция кариотипа песчанок (Rodentia, Cricetidae, Gerbillinae). Сообщ. 2. Гетерохроматин и его внутривидовая и внутривидовая вариативность у краснохвостой песчанки *Meriones libycus* // Зоологический журнал. Т. 71. С. 83–95.
- Кузнецова М.В., Холодова М.В., Луцкина А.А., 2002. Филогенетический анализ последовательностей митохондриальных генов *12S* и *16S* рРНК представителей семейства Bovidae: новые данные // Генетика. Т. 38. С. 1115–1124.
- Лавренченко Л.А., Булатова Н.Ш., 2015. Роль гибридных зон в формообразовании (на примере хромосомных рас домовых мышей *Mus domesticus* и обыкновенной бурозубки *Sorex araneus*) // Журнал общей биологии. Т. 76. С. 280–294.
- Лавренченко Л.А., Потапов С.Г., Булатова Н.Ш., Голенищев Ф.Н., 2009. Изучение естественной гибридизации двух форм обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) молекулярно-генетическими и цитогенетическими методами // Доклады РАН. Т. 426. С. 135–138.
- Ляпунова Е.А., 1969. Описание хромосомного набора и подтверждение видовой самостоятельности *Citellus parryi* // Млекопитающие: Эволюция. Кариология. Фаунистика. Систематика. Новосибирск. 1969. С. 53–54.
- Ляпунова Е.А., Ахвердян М.Р., Воронцов Н.Н., 1988. Робертсоновский веер изменчивости хромосом у субальпийских полевок Кавказа (*Pitymys*, Microtinae,

- Rodentia) // Доклады АН СССР. Т. 273. С. 1204–1208.
- Ляпунова Е.А., Банч Е.Д., Воронцов Н.Н., Хоффманн Р.С., 1997. Хромосомные наборы и систематическое положение барана Северцова (*Ovis ammon severtzovi* Nasonov 1914) // Зоологический журнал. Т. 76. С. 1083–1093.
- Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., 1969. Новые данные о хромосомах евразийских сурков // Млекопитающие: Эволюция. Кариология. Фаунистика. Систематика. Новосибирск. С. 36–40.
- Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., 1978. Генетика слепушонка (*Ellobius* Rodentia). Сообщение I. Кариологическая характеристика четырех видов *Ellobius* // Генетика. Т. 14. С. 2012–2024.
- Ляпунова Е.А., Жолнеровская Е.И., 1969. Хромосомные наборы некоторых беличьих // Млекопитающие: Эволюция. Кариология. Фаунистика. Систематика. Новосибирск. 1969. С. 57–60.
- Ляпунова Е.А., Ивеницкий С.Б., Кораблев В.П., Янина И.Ю., 1984. Полный робертсоновский веер хромосомных форм слепушонка надвида *Ellobius talpinus* // Доклады АН СССР. Т. 274. С. 1209–1213.
- Ляпунова Е.А., Картавецова И.В., 1976. О мутантных кариотипах с описанием нормального кариотипа *Mesocricetus raddei* // Зоологический журнал. Т. 50. С. 1414–1418.
- Ляпунова Е.А., Мироханов Ю.М., 1969. Хромосомный набор и видовая самостоятельность *Microtus transcasicus* // Млекопитающие: Эволюция. Кариология. Фаунистика. Систематика. Новосибирск. 1969. С. 141–143.
- Малыгин В.М., 1983. Систематика обыкновенных полевков. М.: Наука. 208 с.
- Малыгин В.М., Орлов В.Н., Яценко В.Н., 1990. Видовая обособленность *Microtus limnophilus*, связь с *M. oeconomus* и распространение вида в Монголии // Зоологический журнал. Т. 69. С. 115–128.
- Малыгин В.М., Яценко В.Н., 1986. Номенклатура видов-двойников обыкновенных полевков (Cricetidae, Rodentia) // Зоологический журнал. Т. 65. С. 579–591.
- Мамбетов А.Х., Дзюев Р.И., 1988. Таксономические аспекты гибридизации рода *Pytimys* Кавказа // Проблемы горной экологии. Нальчик: Изд-во КБГУ. С. 29–57.
- Мартынова Л.Я., 1976. Хромосомная дифференциация трех видов цокоров (Rodentia, Myospalacidae) // Зоологический журнал. Т. 55. С. 1265–1267.
- Мартынова Л.Я., 1983. Генетические аспекты видообразования двух групп роющих грызунов: цокоров и слепышей // III Съезд Всесоюзного Териологического общества, тез. докл. М. С. 34–35.
- Мартынова Л.Я., Воронцов Н.Н., 1975. Популяционная цитогенетика цокоров (Rodentia, Myospalacinae) // Систематика и цитогенетика млекопитающих. Всесоюзный симпозиум. М. С. 13–15.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Булатова Н.Ш., Артоболовский Г.В., 1997. О распространении двух хромосомных форм *Microtus arvalis* в Европейской России // Зоологический журнал. Т. 76. С. 487–493.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.В., 1996. Серые полевки (подрод *Microtus*) фауны России и сопредельных территорий // Труды Зоологического института РАН. Т. 232. СПб. 320 с.
- Мейер М.Н., Маликов В.Г., 2000. Новый вид и новый подвид мышевидных хомячков рода *Calomyscus* (Rodentia, Cricetidae) из южной Туркмении // Зоологический журнал. Т. 79. С. 219–223.
- Мейер М.Н., Орлов В.Н., Схолль Е.Д., 1969. Использование данных кариологического, физиологического и цитологического анализов для выделения нового вида у грызунов (Rodentia, Mammalia) // Доклады АН СССР. Т. 188. С. 1411–1414.
- Мейер М.Н., Орлов В.Н., Схолль Е.Д., 1972. Виды-двойники в группе *Microtus arvalis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. Т. 51. С. 151. С. 724–738.
- Обыкновенная полевка: виды — двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779, *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924. М.: Наука. 1994. 432 с.
- Орлов В.Н., 1970. Эволюционные аспекты хромосомной дифференциации млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 49. С. 813–830.
- Орлов В.Н., 1974. Кариосистематика млекопитающих. М.: Наука. 207 с.
- Орлов В.Н., 1978. Систематика горных баранов и происхождение домашних овец по кариологическим данным // Эколого-морфологические особенности диких родичей домашних овец. М.: Наука. С. 5–16.
- Орлов В.Н., Аленин В.П., 1968. Кариотипы некоторых видов землероек рода *Sorex* (Insectivora, Soricidae) // Зоологический журнал. Т. 47. С. 1071–1074.
- Орлов В.Н., Балакирев А.Е., Борисов Ю.М., 2011. Филогенетические связи кавказской бурозубки *Sorex satunini* Ogn. (Mammalia) в надвиде *Sorex araneus* по данным кариологического анализа и секвенирования гена *cyt b* мтДНК // Генетика. Т. 47. С. 805–813.
- Орлов В.Н., Баскевич М.И., 1978. Хромосомный набор забайкальского цокора (*Myospalax aspalax* Pall. 1766) из МНР // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биол. Т. 83. С. 57–59.
- Орлов В.Н., Борисов Ю.М., Черепанова Е.В., Милюшиных А.Н., 2013. Ассортативное скрещивание в гибридных зонах хромосомной расы Западная Двина обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Mammalia) // Доклады РАН. Т. 451. С. 110–113.
- Орлов В.Н., Булатова Н.Ш., 1983. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. М.: Наука. 405 с.
- Орлов В.Н., Исхакова Э.Н., 1975. Таксономия надвида *Cricetulus barabensis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. Т. 54. Вып. 4. С. 597–604.
- Орлов В.Н., Ковальская Ю.М., 1978. *Microtus mujanensis* sp. n. (Rodentia, Cricetidae) из бассейна р. Витим // Зоологический журнал. Т. 57. С. 1224–1232.
- Орлов В.Н., Козловский А.М., Наджафова Р.С., Булатова Н.Ш., 1996. Хромосомные диагнозы и место генетических таксонов в эволюционной классификации лесных мышей подрода *Sylvaemus* Европы (*Apodemus*, Muridae, Rodentia) // Зоологический журнал. Т. 75. С. 88–102.
- Орлов В.Н., Кривоногов Д.М., Черепанова Е.В., Щегольков А.В., Григорьева О.О., 2019. Ассортативное скрещивание в гибридных зонах между хромосомными расами обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* L.

- (Soricidae, Soricomorpha) // Успехи современной биологии. Т. 139. С. 315–325.
- Орлов В.Н., Малыгин В.М., 1969. Две формы 46-хромосомной обыкновенной полевки, *Microtus arvalis* // Млекопитающие: Эволюция. Кариология. Фаунистика. Систематика. Новосибирск. С. 143–144.
- Орлов В.Н., Малыгин В.М., 1988. Новый вид хомячков – *Cricetulus sokolovi* sp. n. (Rodentia, Cricetidae) из Монгольской Народной Республики // Зоологический журнал. Т. 67. С. 304–308.
- Орлов В.Н., Ражабли С.И., Малыгин В.М., Хотолху Н., Ковальская Ю.М. и др., 1978. Кариотипы млекопитающих Монголии // География и динамика растительного и животного мира МНР. М.: Наука. С. 149–164.
- Орлов В.Н., Сычева В.Б., Черепанова Е.В., Борисов Ю.М., 2013а. Краниометрические различия контактирующих хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Mammalia) как следствие их ограниченной гибридизации // Генетика. Т. 49. С. 479–490.
- Орлов В.Н., Черепанова Е.В., Кривоногов Д.М., Щегольков А.В., Борисов Ю.М., 2017. Зональные и рефугиальные этапы в эволюции видов: пример обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* L. (Soricidae, Soricomorpha) // Успехи современной биологии. Т. 138. С. 119–134.
- Поплавская Н.С., Лебедев В.С., Банникова А.А., Мещерский И.Г., Суров А.В., 2012. Дивергенция кариоформ в надвидовом комплексе *Cricetulus barabensis* sensu lato и их взаимоотношения в зонах природного контакта // Журнал общей биологии. Т. 73. С. 183–197.
- Пузаченко А.Ю., Павленко М.В., Кораблев В.П., Цвирка М.В., 2011. Цокор Арманда (*Myospalax armandii* Milne-Edwards, 1867) новый вид в фауне России // Териофауна России и сопредельных территорий (IX съезд Териологического общества). Материалы международного совещания (1–4 февраля 2011 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 386.
- Раджабли С.И., 1975. Кариотипическая дифференциация хомячков Палеарктики (Rodentia, Cricetinae) // Доклады АН СССР. Т. 225. С. 697–700.
- Романенко С.А., 2019. Хромосомная организация и эволюция геномов грызунов (Rodentia, Mammalia). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск. 37 с.
- Рубцов Н.Б., Карамышева Т.В., Богданов А.С., Лихошвай Т.В., Картавцева И.В., 2011. Сравнительный FISH-анализ С-позитивных районов хромосом лесных мышей (Rodentia, Muridae, *Sylviaemus*) // Генетика. Т. 47. С. 1236–1246.
- Сафронова Л.Д., Черепанова Е.В., Малыгин В.М., Сергеев Е.Г., 2018. Атлас синаптонемных комплексов (СК-кариотипов) некоторых видов млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК. 83 с.
- Смирнов Н.Г., Федоров В.Б., 2003. Копытные лемминги Голарктики: следы расселения в связи с историей арктической биоты // Экология. № 5. С. 370–376.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., 1988. Новый вид одноцветных мышовок (Rodentia, Dipodoidea) с Малого Кавказа // Зоологический журнал. Т. 67. С. 300–304.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., 1992. Новая хромосомная форма одноцветных мышовок из Северной Осетии (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) // Зоологический журнал. Т. 71. С. 94–103.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М., 1981. Ревизия одноцветных мышовок (Rodentia, Dipodidae) // Зоологический журнал. Т. 60. С. 1386–1393.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М., 1986. *Sicista kazbegica* sp. n. (Rodentia, Dipodidae) из бассейна верхнего течения реки Терек // Зоологический журнал. Т. 65. С. 949–952.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М., 1986а. Изменчивость кариотипа степной мышовки, *Sicista subtilis* Pallas 1778 и обоснование видовой самостоятельности *S. severtzovi* Ognev 1935 (Rodentia, Zapodidae) // Зоологический журнал. Т. 65. С. 1684–1692.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю.М., 1990. Система рода *Sicista* и хромосомные формы тяньшанской мышовки, *S. tianshanica* Salensky 1903 // Тезисы докладов V Съезда Всесоюзного териологического общества. Ч. 1. М. С. 99–100.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю.М., 1990а. Кариотипы мышовок Северного Тянь-Шаня и Сихотэ-Алиня // Зоологический журнал. Т. 69. С. 152–157.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю.М., Баскевич М.И., 1982. Систематика и сравнительная цитогенетика некоторых видов мышовок рода *Sicista* фауны СССР (Rodentia, Dipodoidea) // Зоологический журнал. Т. 61. С. 102–108.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю.М., Баскевич М.И., 1989. О видовой самостоятельности мышовки Штранда *Sicista strandi* Formosov (Rodentia, Dipodoidea) // Зоологический журнал. Т. 68. С. 95–106.
- Стахеев В.В., Балакирев А.Е., Григорьева О.О., Шестак А.Г., Потапов С.Г. и др., 2010. Распространение криптических видов бурозубок рода *Sorex* (Mammalia), диагностированных по молекулярным маркерам, в междуречье Дона и Кубани // Поволжский экологический журнал. № 4. С. 11–14.
- Стахеев В.В., Махоткин М.А., Григорьева О.О., Корниенко С.А., Макариков А.А. и др., 2020. Первые сведения о зоне контакта и гибридизации криптических видов бурозубок *Sorex araneus* и *Sorex satunini* (Eulipotyphla, Mammalia) // Доклады РАН. Науки о жизни. Т. 494. С. 517–521.
- Формозов Н.А., Лисовский А.А., Баклушинская И.Ю., 1999. Кариологическая диагностика пищух (*Ochotona*, Lagomorpha) плато Путорана // Зоологический журнал. Т. 78. С. 606–612.
- Формозов Н.А., Баклушинская И.Ю., 1999. О видовом статусе хэнтэйской пищухи (*Ochotona hoffmanni* Formozov et al. 1996) и внесении ее в состав фауны России // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биол. Т. 104. С. 68–72.
- Формозов Н.А., Баклушинская И.Ю., 2011. Маньчжурская пищуха (*Ochotona mantchurica scorodumovi*) из междуречья Шилки и Аргуни: кариотип и вопросы таксономии пищух Приамурья и прилежащих территорий // Зоологический журнал. Т. 90. С. 490–497.

- Формозов Н.А., Баклушинская И.Ю., Ма Ю., 2004. Таксономический статус алашанской пищухи, *Ochotona argentata* (хребет Алашань, Нинся-хуэйский автономный округ, Китай) // Зоологический журнал. Т. 83. С. 995–1007.
- Фрисман Л.В., Кораблев В.П., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., Брандлер О.В., 1999. Аллозимная дифференциация разнохромосомных форм крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Guld 1770, Rodentia) // Генетика. Т. 35. С. 378–384.
- Хатухов А.М., Дзюев Р.И., Темботов А.К., 1978. Новые кариотипические формы кустарниковых полевков (*Pitymys*) Кавказа // Зоологический журнал. Т. 57. С. 1566–1570.
- Цвирка М.В., Кораблев В.П., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., 2000. Различия цитогенетических характеристик в зонах симпатрии 36-хромосомных сусликов // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. Сборник статей. М. С. 177–179.
- Цвирка М.В., Кораблев В.П., 2014. К вопросу о хромосомном видообразовании на примере малого (*Spermophilus pygmaeus* (Pallas 1778) и (*Spermophilus musicus* (Menetries 1832)) сусликов (Rodentia, Sciuridae) // Зоологический журнал. Т. 93. С. 917–925.
- Челомина Г.Н., Павленко М.В., Картавецца И.В., Боесков Г.Г., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., 1998. Генетическая дифференциация лесных мышей Кавказа: сравнение изозимной, хромосомной и молекулярной дивергенции // Генетика. Т. 34. С. 213–225.
- Чернявский Ф.Б., Козловский А.И., 1980. Видовой статус и история копытных леммингов (*Dicrostonyx*, Rodentia) острова Врангеля // Зоологический журнал. Т. 60. С. 266–273.
- Яблоков А.В., 2017. Предисловие к книге “Николай Воронцов. Воспоминания и размышления”. М.: Новый хронограф. С. 8–14.
- Якименко Л.В., Коробицына К.В., 2007. Вариабельность хромосомы 1 с инсерциями HSR в природных и синантропных популяциях домовый мыши (*Mus musculus* L. 1758) // Генетика. Т. 43. С. 1084–1090.
- Якименко Л.В., Ляпунова Е.А., 1986. Цитогенетическое подтверждение принадлежности обыкновенных слепушонок из Туркмении к виду *Ellobius talpinus* s. str. // Зоологический журнал. Т. 65. С. 946–949.
- Яценко В.Н., 1980. С-гетерохроматин и хромосомный полиморфизм гоби-алтайской полевки (*Alticola stoliczkanus barakschin* Bannikov 1948, Rodentia, Cricetidae) // Доклады АН СССР. Т. 254. С. 1009–1010.
- Baker R.J., Bradley R.D., 2006. Speciation in mammals and the genetic species concept // Journal of Mammalogy. V. 87. P. 643–662.
- Bakloushinskaya I., Lyapunova E.A., Saidov A.S., Romanenko S.A., O'Brien P.C.M. et al., 2019. Rapid chromosomal evolution in enigmatic mammal with XX in both sexes, the Alay mole vole *Ellobius alaicus* Vorontsov et al. 1969 (Mammalia, Rodentia) // Comparative Cytogenetics. V. 13. P. 147–177.
- Bakloushinskaya I.Yu., Matveevsky S.N., Romanenko S.A., Serdukova N.A., Kolomiets O.L. et al., 2012. A comparative analysis of the mole vole sibling species *Ellobius tancrei* and *E. talpinus* (Cricetidae, Rodentia) through chromosome painting and examination of synaptonemal complex structures in hybrids // Cytogenetic and genome research. V. 136. P. 199–207.
- Bannikova A.A., Lebedev V.S., Lissovsky A.A., Matrosova V., Abramson N.I. et al., 2010. Molecular phylogeny and evolution of the Asian lineage of vole genus *Microtus* (Rodentia: Arvicolinae) inferred from mitochondrial cytochrome *b* sequence // Biological Journal of the Linnean Society. V. 99. P. 595–613.
- Beysard M., Krebs-Wheaton R.K., Heckel G., 2015. Tracing reinforcement through asymmetrical partner preference in the European common vole *Microtus arvalis* // BMC Evolutionary Biology. V. 15. P. 170–181.
- Bikchurina T.I., Kizilova E.A., Borodin P.M., Golenishchev F.N., Mahmoudi A., 2021. Reproductive isolation between taxonomically controversial forms of the gray voles (*Microtus*, Rodentia; Arvicolinae): cytological mechanisms and taxonomical implications // Frontiers in genetics. V. 12. Art. 653837. P. 1–14.
- Biltueva L.S., Perelman P.L., Polyakov A.V., Zima J., Danneilid E. et al., 2000. Comparative chromosome analysis in three *Sorex* species: *S. raddei*, *S. minutus* and *S. caecutiens* // Acta Theriologica. V. 45. Suppl. 1. P. 119–130.
- Bímová B.V., Macholán M., Baird S.J.E., Munclinger P., Dufková P. et al., 2011. Reinforcement selection acting on the European house mouse hybrid zone // Molecular Ecology. V. 20. P. 2403–2424.
- Bogdanov A., Khlyap L., Kefelioglu H., Selcuk A.Y., Stakheev V.V., Baskevich M.I., 2021. High molecular variability in three pine vole species of the subgenus *Terricola* (*Microtus*, Arvicolinae) and plausible source of polymorphism // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. V. 59. P. 2519–2538.
- Bogdanov Yu.F., Kolomiets O.L., Lyapunova E.A., Yanina I.Yu., Mazurova T.F., 1986. Synaptonemal complexes and chromosome chains in the rodent *Ellobius talpinus* heterozygous for the ten Robertsonian translocations // Chromosoma (Berl.). V. 94. P. 94–102.
- Borisov Yu., Orlov V., 2012. A comparison of the chromosome G-banding pattern in two *Sorex* species, *S. satunini* and *S. araneus* (Mammalia, Insectivora) // Comparative Cytogenetics. V. 6. P. 267–271.
- Borodin P.M., Fedyk S., Chetnicki W., Torgasheva A.A., Pavlova S.V., Searle J.B., 2019. Meiosis and fertility associated with chromosomal heterozygosity // Shrews, Chromosomes and Speciation. Searle J.B., Polly P.D., Zima J. (Eds). Chapter 7. Cambridge: Cambridge University Press. P. 217–270.
- Borodin P.M., Sablina O.V., Rodionova M.I., 1995. Pattern of X-Y chromosome pairing in microtine rodents // Hereditas. V. 123. P. 17–23.
- Bulatova N.S., Biltueva L.S., Pavlova S.V., Zhdanova N.S., Zima J., 2019. Chromosomal differentiation in the common shrew and related species // Shrews, Chromosomes and Speciation. Searle J.B., Polly P.D., Zima J. (Eds). Chapter 5. Cambridge: Cambridge University Press. P. 134–184.
- Bulatova N., Jones R.M., White T.A., Shchipanov N.A., Pavlova S.V., Searle J.B., 2011. Natural hybridization between extremely divergent chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus*, Soricidae, Soricomor-

- pha): hybrid zone in European Russia // *Journal of Evolutionary Biology*. V. 24. P. 573–586.
- Bunch T.D., Vorontsov N.N., Lyapunova E.A., Hoffmann R.S., 1998. Chromosome number of Severtzov's sheep (*Ovis ammon severtzovi*): G- banded karyotype comparisons within *Ovis* // *Journal of Heredity*. V. 89. P. 267–269.
- Bykova G.V., Vasilyeva I.A., Gileva E.A., 1978. Chromosomal and morphological diversity in 2 populations of Asian mountain vole, *Alticola lemmings* Miller (Rodentia, Cricetidae) // *Experientia*. V. 34. P. 1146–1148.
- Courant F., Brunet-Lecomte P., Volobouev V., Chaline J., Quéré J.-P. et al., 1999. Karyological and dental identification of *Microtus limnophilus* in a large focus of alveolar echinococcosis (Gansu, China) // *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris*. V. 322. P. 473–480.
- Coyne J.A., Orr H.A., 2004. Speciation. Sunderland: Sinauer Associates, Inc. 480 p.
- Cracraft J., 1983. Species concepts and speciation analysis // *Current Ornithology*. Johnston R.F. (Ed.). 1. Plenum. N. Y. P. 159–187.
- Dobigny G., Britton-Davidian J., Robinson T.J., 2017. Chromosomal polymorphism in mammals: an evolutionary perspective // *Biological Reviews*. V. 92. P. 1–21.
- Fedorov V.B., Goropashnaya A.V., 1999. The importance of ice ages in diversifications of Arctic collared lemmings (*Dicrostonyx*): evidence from the mitochondrial cytochrome *b* region // *Hereditas*. V. 130. P. 301–307.
- Fedorov V., Fredga K., Jarrel G., 1999. Mitochondrial DNA variation and the evolutionary history of chromosomes races of collared lemmings (*Dicrostonyx*) in the Eurasian Arctic // *Journal of Evolutionary Biology*. V. 12. P. 134–145.
- Fedyk S., Pavlova S.V., Chętnicki W., Searle J.B., 2019. Chromosomal Hybrid Zones // *Shrews, Chromosomes and Speciation*. Searle J.B., Polly P.D., Zima J. (Eds). Chapter 8. Cambridge: Cambridge University Press. P. 271–312.
- Fredga K., Fedorov V., Jarrel G., Jonsson L., 1999. Genetic diversity in Arctic lemmings // *Ambio*. V. 28. P. 261–269.
- Garagna S., Page J., Fernandez-Donoso R., 2014. The Robertsonian phenomenon in the house mouse: mutation, meiosis and speciation // *Chromosoma*. V. 123. P. 529–544.
- Gileva E.A., 1983. A contrasted pattern of chromosome evolution in two genera of lemmings, *Lemmus* and *Dicrostonyx* (Mammalia, Rodentia) // *Genetics*. V. 60. P. 173–179.
- Gileva E.A., Khopunova S.E., Novokshanova T.G., Zibina E.V., 1994. Chromosomal speciation and folliculogenesis in the semisterile interspecific hybrids of the varying lemmings // *Zhurnal Obshchei Biologii*. V. 55. P. 700–707.
- Golenishev F.N., Meyer M.N., Bulatova N.Sh., 2001. The hybride zone between two karyomorphs of *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolidae) // *Proc. Zool. Inst. RAS*. V. 289. P. 89–94.
- Graphodatsky A.S., 1989. Conserved and variable elements of mammalian chromosomes. in: *Halnan CRE*, ed. Cytogenetics of animals, Oxon, UK: CAB International Press. P. 95–124.
- Graphodatsky A.S., Perelman P.L., O'Brien S.J. (Eds), 2020. Atlas of mammalian chromosomes. (2nd edition). USA: Wiley-Blackwell. 1008 p.
- Haring E., Sheremetyeva I.N., Kryukov A.P., 2011. Phylogeny of Palearctic vole species (genus *Microtus*, Rodentia) based on mitochondrial sequences // *Mammalian Biology*. V. 76. C. 258–267.
- Hewitt G.M., 1996. Some genetic consequences of Ice ages, and their role in divergence and speciation // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 58. P. 247–276.
- Horn A., Basset P., Yannic G., Banaszek A., Borodin P.M. et al., 2012. Chromosomal rearrangements do not seem to affect the gene flow in hybrid zones between karyotypic races of the common shrew (*Sorex araneus*) // *Evolution*. V. 66. P. 882–889.
- Ivanova N.G., Kartavtseva I.V., Stefanova V.N., Ostromyshenskii D.I., Podgornaya O.I., 2022. Tandem repeat diversity in two closely related hamster species – The Chinese hamster (*Cricetulus griseus*) and Striped Hamster (*Cricetulus barabensis*) // *Biomedicine*. V. 10. P. 925.
- Jiggins C.D., Mallet J., 2000. Bimodal hybrid zones and speciation // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 15. P. 250–255.
- Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Korobitsina K.V., Nemkova G.A., Konovalova E. V. et al., 2008. Chromosomal forms of *Microtus maximowiczii* (Schrenk, 1859) (Rodentia, Cricetidae): variability in 2n and NF in different geographic region // *Russian Journal of Theriology*. V. 7. P. 89–97.
- Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Pavlenko M.V., 2021. Intraspecific multiple chromosomal variations including rare tandem fusion in the Russian Far Eastern endemic evoron vole *Alexandromys evoronensis* (Rodentia, Arvicolidae) // *Comparative Cytogenetics*. V. 15. P. 393–411.
- King M., 1993. Species evolution. The role of chromosome change. Cambridge: Cambridge University Press. 336 p.
- Korobitsyna K.V., Nadler C.F., Vorontsov N.N., Hoffmann R.S., 1974. Chromosomes of the Siberian snow sheep, *Ovis nivicola*, and implications concerning the origin of amphiberian wild sheep (subgenus *Pachyceros*) // *Quaternary Research*. V. 4. P. 235–245.
- Korobitsyna K.V., Yakimenko L.V., Frisman L.V., 1993. Genetic differentiation of house mice in the fauna of the former USSR: results of cytogenetic studies // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 48. P. 93–112.
- Kovalskaya Y.M., Aniskin V.M., Bogomolov P.L., Surov A.V., Tikhonov I.A. et al., 2011. Karyotype reorganization in the subtilis group of birch mice (Rodentia, Dipodidae, *Sicista*): unexpected taxonomic diversity within a limited distribution // *Cytogenetic and Genome Research*. V. 132. P. 271–288.
- Krystufek B., Shenbrot G., 2022. Voles and lemmings (Arvicolinae) of the Palearctic Region. Maribor: Univ. Press. 436 p.
- Lebedev V.S., Kovalskaya Yu.M., Solovyeva E.N., Zemlem-erova E.D., Bannikova A.A. et al., 2021. Molecular systematics of the *Sicista tianschanica* species complex: a contribution from historical DNA analysis // *PeerJ*. V. 9. e10759.
<https://doi.org/10.7717/peerj.10958>

- Lebedev V., Poplavskaya N., Bannikova A., Rusin M., Surov A., Kovalskaya Yu., 2020. Genetic variation in the *Sicista subtilis* (Pallas, 1773) species group (Rodentia, Sminthidae), as compared to karyotype differentiation // *Mammalia*. V. 84. P. 185–194.
- Lisovsky A.A., Petrova T.V., Yatsentyuk S.P., Golenishchev F.N., Putincev N.I. et al., 2018. Multilocus phylogeny and taxonomy of East Asian voles *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolinae) // *Zoologica Scripta*. V. 47. P. 9–20.
- Lyapunova E.A., Vorontsov N.N., 1970. Chromosomes and some issue of the evolution of the ground squirrel genus *Citellus* (Rodentia, Scuridae) // *Experientia*. V. 26. P. 1033–1038.
- Lyapunova E.A., Vorontsov N.N., Korobitsina K.V., Ivanitskaya E.Yu., Borisov Yu.M. et al., 1980. A Robertsonian fan in *Ellobius talpinus* // *Genetica* (Hague). Vols 52/53. P. 239–247.
- Lyapunova E.A., Vorontsov N.N., Martynova L.Ya., 1974. Cytogenetical differentiation of burrowing mammals in the Palearctic // *Symposium Theriologicum II*, Proc. Intern. Symp. on Species and Zoogeography of European Mammals. Praha–Brno: Publ. House Academia. P. 203–215.
- Macholan M., Filippucci M.G., Zima J., 2001. Genetic variation and zoogeography of pine voles of the *Microtus subterraneus/majori* group in Europe and Asia Minor // *Journal of Zoology*. V. 255. P. 31–42.
- Mackiewicz P., Moska M., Wierzbicki H., Gagat P., Mackiewicz D., 2017. Evolutionary history and phylogeographic relationships of shrews from *Sorex araneus* group // *PLoS ONE*. V. 12. e0179760.
- Mahmoudi A., Golenishchev F.N., Malikov V.G., Arslan A., Pavlova S.V. et al., 2022. Taxonomic evaluation of the “irani–schidlovskii” species complex (Rodentia: Cricetidae) in the Middle East: A morphological and genetic combination // *Journal of Comparative Zoology*. V. 300. P. 1–11.
- Makino S., 1951. An atlas of the chromosome numbers in animals. (2nd ed. (1st American ed.)). Iowa State College Press. 290 p.
- Matthey R., 1949. Les Chromosomes des Vertébrés. Lausanne: F. Rouge. 360 p.
- Matthey R., 1973. The chromosome formulae of eutherian mammals // *Cytotaxonomy and vertebrate evolution*. Chiarelli A.B., Capanna E. (Eds). Academic Press Inc. P. 531–616.
- Matveevsky S., Kolomiets O., Bogdanov A., Alpeeva E., Bakloushinskaya I., 2020. Meiotic chromosome contacts as a plausible prelude for Robertsonian translocations // *Genes*. V. 11. Art. 386.
- Matveevsky S., Tretiakov A., Kashintsova A., Bakloushinskaya I., Kolomiets O., 2020a. Meiotic nuclear architecture in distinct mole vole hybrids with Robertsonian translocations: chromosome chains, stretched centromeres, and distorted recombination // *International Journal of Molecular Science*. V. 21. Art. 7630.
- Mayr E., 1963. Animal species and evolution. Harvard: Harvard Univ. Press. 659 p.
- Mayr E., 1969. Principles of systematic zoology. N.Y.: McGraw Hill Bok Co. 428 p.
- Mekada K., Harada M., Lin L.K., Koyasu K., Borodin P.M., Oda S.-I., 2001. Pattern of X-Y chromosome pairing in the Taiwan vole, *Microtus kikuchii* // *Genome*. V. 44. P. 27–31.
- Nadler C.F., Korobitsina K.V., Hoffmann R.S., Vorontsov N.N., 1973. Cytogenetic differentiation, geographic distribution, and domestication in Palearctic sheep (*Ovis*) // *Zeitschrift für Säugetierekunde*. V. 38. P. 109–125.
- Neronov V.M., Abramson N.I., Warshavsky A.A., Karimova T.Y., Khlyap L.A., 2009. Chorological structure of the range and genetic variation of the midday gerbil (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) // *Doklady Biological Sciences*. V. 425. P. 135–137.
- Orlov V.N., Bulatova N.Sh., 1989. Population cytogenetics of animals // *Sov. Sci. Rev. F. Physiol. Gen. Biol.* V. 3. P. 61–96.
- Orlov V.N., Bulatova N. Sh., Nadjafova R.S., Kozlovsky A.I., 1996. Evolutionary classification of European wood mice of the subgenus *Sylvemus* based on allozyme and chromosome data // *Bonner Zoologische Beiträge*. V. 46. P. 191–202.
- Pavlova S.V., Searle J.B., 2018. Chromosomes and speciation in mammals // *Handbook of Zoology. Mammalian Evolution, Diversity and Systematics*. Zachos F., Asher R. (Eds). Chapter 2. Berlin–Boston: De Gruyter. P. 17–38.
- Pavlova S.V., Shchipanov N.A., 2014. A hybrid zone between the Kirillov and Petchora chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus* L. 1758) in northeastern European Russia: a preliminary description // *Acta Theriologica*. V. 59. P. 415–426.
- Petit J. R., Jouzel J., Raynaud D., Barkov N. I., Barnola J.-M. et al., 1999. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica // *Nature*. V. 399. P. 429–436.
- Polyakov A., White T., Jones R., Borodin P.M., Searle J.B., 2011. Natural hybridization between extremely divergent chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus*, Soricidae, Soricomorpha): hybrid zone in Siberia // *Journal of Evolutionary Biology*. V. 24. P. 1393–1402.
- Poplavskaya N., Romanenko S., Serdyukova N., Trifonov V., Yang F., 2017. Karyotype evolution and phylogenetic relationships of *Cricetulus sokolovi* Orlov et Malygin 1988 (Cricetidae, Rodentia) inferred from chromosomal painting and molecular data // *Cytogenetic and genome research*. V. 152. № 2. C. 65–72.
- Puzachenko A.Yu., Pavlenko M.V., Korablev V.P., Tsvirka M.V., 2014. Karyotype, genetic and morphological variability in North China zokor *Myospalax psilurus* (Rodentia, Spalacidae, Myospalacinae) // *Russian Journal of Theriology*. V. 13. P. 27–46.
- Raush R.L., Raush V.R., 1972. Observation on chromosomes of *Dicrostonyx torquatus stensonsi* Nelson and chromosomal diversity in varying lemmings // *Z. f. Säugetierkunde*. V. 37. P. 372–374.
- Romanenko S.A., Lyapunova E.A., Saidov A.S., O'Brien P.C., Serdyukova N.A. et al., 2019. Chromosome translocations as a driver of diversification in mole voles *Ellobius* (Rodentia, Mammalia) // *International Journal of Molecular Sciences*. V. 20. P. 4466.
- Romanenko S.A., Malikov V.G., Mahmoudi A., Golenishchev F.N., Lemskaya N.A. et al., 2021. New data on

- comparative cytogenetics of the mouse-like hamsters (*Calomyscus* Thomas 1905) from Iran and Turkmenistan // *Genes*. 12. 964.
<https://doi.org/10.3390/genes12070964>
- Romanenko S.A., Volobouev V.T., Perelman P.L., Lebedev V.S., Serdukova N.A. et al., 2007. Karyotype evolution and phylogenetic relationships of hamsters (Cricetidae, Muroidea, Rodentia) inferred from chromosomal painting and banding comparison // *Chromosome Research*. V. 15. P. 283–297.
- Searle J.B., Polly P.D., Zima J. (Eds), 2019. *Shrews, Chromosomes and Speciation* (Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Bio). Cambridge: Cambridge University Press. 475 p.
- Sheremeteyeva I.N., Kartavtseva I.V., Kryukov A.P., Voita L.L., Haring E., 2009. Chromosomal and morphological variability of *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae) in the territory of Russia and reinstatement of *Microtus gromovi* Vorontsov, Boeskorov, Lyapunova et Revin 1988, stat. nov. // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. V. 47. P. 42–48.
- Sokolov V.E., Kovalskaya Yu.M., Baskevich M.I., 1987. Review of karyological research and the problems of systematics in the genus *Sicista* (Zapodidae, Rodentia, Mammalia) // *Folia Zoologica*. V. 6. P. 35–44.
- Stanyon R., Graphodatsky A. (Eds), 2012. *Evolutionary dynamics of mammalian karyotypes*. Basel: Karger. 208 p.
- Steppan S.J., Kenagy G.J., Zawadzki C., Robles R., Lyapunova E.A., Hoffmann R.S., 2011. Molecular data resolve placement of the Olympic marmot and estimate dates of trans-Beringian interchange // *Journal of Mammalogy*. V. 92. P. 1028–1037.
- Steppan S.J., Schenk J.J., 2017. Muroid rodent phylogenetics: 900-species tree reveals increasing diversification rates // *PLoS One*. V. 12. e0183070.
- Suzuki H., Yakimenko L.V., Usuda D., Frisman L.V., 2015. Tracing the eastward dispersal of the house mouse, *Mus musculus* // *Genes and environment*. V. 37. P. 1–9.
- Tambovtseva V., Bakloushinskaya I., Matveevsky S., Bogdanov A., 2022. Geographic mosaic of extensive genetic variations in subterranean mole voles *Ellobius alaicus* as a consequence of habitat fragmentation and hybridization // *Life*. V. 12. Art. 728.
- Tsvirka M.V., Pavlenko M.V., Korablev V.P., Puzachenko A.Yu., 2015. Genetic and morphological differentiation and systematic of North China Zokor *Myospalax psilurus* (Rodentia, Spalacidae) // *Modern achievements in population evolutionary and ecological genetics: program and abstract of Int. Symp.* P. 49.
- Vorontsov N.N., Lyapunova E.A., 1989. Two ways of speciation // *Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations*. Fontdevila A. (Ed.). Berlin–Heidelberg–New York: Springer-Verlag. P. 220–245.
- Wallace B., 1953. On co-adaptation in *Drosophila* // *The American Naturalist*. V. 87. P. 343–358.
- White M.J.D., 1954. *Animal cytology and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press. 255 p.
- White M.J.D., 1957. Some general problems of chromosomal evolution and speciation in animals // *Survey of Biological Progress*. V. 3. P. 109–154.
- White M.J.D., 1978. *Modes of speciation*. San Francisco: Freeman & Co. 455 p.
- Yang F., Graphodatsky A.S., 2009. Animal Probes and Zoo-FISH // *Fluorescence In Situ Hybridization (FISH) – Application Guide*. Chapter 29. Liehr T. (Ed.). Berlin–Heidelberg: Springer-Verlag. P. 323–346.
- Yannic G., Basset P., Hausser J., 2009. Chromosomal rearrangements and gene flow over time in an inter-specific hybrid zone of the *Sorex araneus* group // *Heredity*. V. 93. P. 1–10.

MAMMALIAN CYTOGENETICS AND ITS CONTRIBUTION TO THE DEVELOPMENT OF CHROMOSOMAL DIAGNOSES AND THE SPECIES SYSTEM

V. N. Orlov¹, E. A. Lyapunova², M. I. Baskevich¹, I. V. Kartavtseva³, V. M. Malygin⁴, N. Sh. Bulatova^{1,*}

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

²Koltsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 113994 Russia

³Biology and Soil Institute of Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia

⁴Biology Department, M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

*e-mail: bulatova.nina@gmail.com

An overview of the studies on the sets of chromosomes in Palaearctic mammals is presented, conducted by Russian karyologists who have made important contributions to the improvement of mammalian taxonomy. As for many mammalian species the process of speciation could have been associated with variability in the number and morphology of chromosomes, karyotypes are often used as diagnostic features of morphologically similar cryptic species (twin species). The prospects of cytogenetic research in the field of speciation are discussed, in particular, the selection-based reinforcement of reproductive isolation initiated by chromosomal rearrangements.

Keywords: karyotype, “chromosome species”, animal cytogenetics, speciation

УДК 551.77,551.76,551.8:574

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

© 2023 г. А. К. Агаджанян*

Палеонтологический институт имени А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

*e-mail: aagadj@paleo.ru

Поступила в редакцию 21.10.2022 г.

После доработки 10.02.2023 г.

Принята к публикации 15.02.2023 г.

Изложены современные взгляды на происхождение и раннюю эволюцию млекопитающих. Используются материалы, накопленные автором, по морфологии современных и ископаемых однопроходных, сумчатых и плацентарных. Суммируются данные по мезозойским млекопитающим, в т.ч. полученные за последние годы. Предложена модель механизма морфогенетических преобразований в ходе эволюционного развития Mammalia. Дан обзор основных направлений эволюции млекопитающих от позднего триаса до кайнозоя.

Ключевые слова: Mammalia, эволюция, мезозой, кайнозой

DOI: 10.31857/S0044513423040037, **EDN:** UYATMR

Вопросы происхождения, ранней эволюции и основных направлений развития класса Mammalia обсуждаются достаточно давно. Им посвящен ряд фундаментальных исследований (Simpson, 1928, 1929; Mesozoic mammals..., 1979; Kielan-Jaworowska et al., 2004; Ромер, Парсонс, 1992). Однако за последние 10–15 лет появились новые материалы, которые значительно расширяют существующие представления о географии и направлениях эволюции этой важнейшей группы позвоночных (Лопатин, 2013, 2018; Kemp, 2005, 2006; Averianov et al., 2013). Возникает необходимость более глубокого анализа накопленных к настоящему времени данных.

В основу работы положены материалы автора по анатомии современных утконоса, ехидны и целого ряда сумчатых Австралии, палеонтологические коллекции млекопитающих Музеев Естественной Истории Сиднея, Лондона, Мюнхена, Парижа, Токио, Пекина. Благодаря любезности и поддержке коллег были доступны палеонтологические и зоологические коллекции Института экологии растений и животных РАН в Екатеринбурге, Зоологического института РАН в Санкт-Петербурге, Института археологии и этнографии РАН в Новосибирске, каф. Палеонтологии Томского государственного университета. И, разумеется, автор постоянно имел доступ к обширнейшим коллекциям Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН в Москве.

Происхождение млекопитающих

Возникновение Mammalia связано с выходом позвоночных на сушу, с дальнейшей эволюцией наземных тетрапод, с вычленением ствола синапсид, с длительным и сложным процессом маммализации. Большая часть этих преобразований приходится на конец палеозоя и начало мезозоя. Однако и после обособления ствола млекопитающих происходило неуклонное совершенствование всех основных систем и органов представителей класса Mammalia. Это обеспечило им ведущее положение в сообществах Земли на протяжении кайнозоя.

Выход позвоночных на сушу произошел в верхнем девоне около 360 млн лет назад. Ему предшествовал выход на сушу растений и беспозвоночных, что создавало наличие биоресурсов для плотоядных амфибий. Освоение новой среды обитания потребовало коренного преобразования основных систем жизнеобеспечения, в т.ч., локомоторного аппарата. Водные позвоночные палеозоя, как и современные, в качестве основного движителя использовали хвост, а конечности служили, прежде всего, рулями глубины. Их плоскость располагалась горизонтально, что обеспечивало оптимальное выполнение данной функции. Такая позиция конечностей у водных позвоночных отработывалась в течение 100 млн лет и прочно зафиксировалась в их анатомии. Однако на суше передвигаться на таких, направленных в стороны (латерально), конечностях было невозможно. Выползая на сушу, первые наземные позвоночные (амфибии) лежали брюхом на грунте, а конечно-

сти, как плавники, торчали в стороны. На стадии рептилий они приподняли над субстратом тело, но при этом оно было расположено между конечностями, что крайне неэффективно с точки зрения расхода мышечной энергии. В дальнейшем позвоночные, осваивая сушу, должны были преодолеть наследие длительного существования в водной среде и перевести конечности в вертикальное (парасагиттальное) положение. Для этого требовались очень крупные преобразования всей опорно-двигательной системы. Одновременно происходили изменения в строении черепа, покровов и других частей тела. Эти преобразования протекали по-разному в разных филогенетических линиях, важнейшие из которых — диапсиды и синапсиды.

Разделение наземных позвоночных на диапсид и синапсид

Обе группы наземных позвоночных — диапсиды и синапсиды — обособились в позднем палеозое от близких форм котилозавров. Их предшественники, амфибии, имели примитивные мешкообразные легкие, а их ребра не обладали подвижностью, что обуславливало малую эффективность системы нагнетания воздуха и, следовательно, газового обмена. Помимо легких и кожного покрова у лабиринтодонтосов дополнительным органом дыхания была ротовая полость, что тормозило эволюцию челюстного аппарата и всего черепа. Появление на стадии рептилий более совершенных ячеистых легких и подвижных ребер сняло с ротовой полости эту функцию, что, в свою очередь, открыло пути преобразования черепа. Его поперечный профиль становится сводчатым, а в крыше черепа появляются окна, благодаря которым жевательные мышцы *m. temporalis* больше не были ограничены размерами ротовой полости и могли беспрепятственно развиваться, прикрепляясь верхними концами к наружной поверхности черепа. У диапсид появились два таких окна и, следовательно, две скуловые дуги (апсиды), у синапсид — одно окно и одна скуловая дуга (апсида) с каждой стороны черепа. В этом состоит одно из важных, но не единственных, различий в строении черепа двух названных групп.

К **диапсидам** относятся текодонты, крокодилы, динозавры, ящерицы, змеи и птицы. Они имеют кинетический череп, т.е. подвижные сочленения между отдельными его частями. Одно из главных направлений эволюции диапсид — формирование ажурной и подвижной структуры черепа. Их нижняя челюсть состоит из нескольких костей, унаследованных от лабиринтодонтосов. Раскрывая рот, ящерицы и змеи не только отводят вниз (опускают) нижнюю челюсть, но могут приподнимать и опускать переднюю часть верхней челюсти. Высокой подвижностью обладают

нижнечелюстной сустав и симфиз между двумя половинами нижней челюсти. Причем нижнечелюстной сустав может изменять свое положение относительно базикраниальной части черепа, смещаясь латерально. Это позволяет диапсидам заглатывать очень крупную добычу. Змеи, как известно, могут заглатывать объекты, размер которых значительно превышает диаметр их тела.

У диапсид происходит постоянная смена зубов. Вместо выпавших или обломанных зубов вырастают другие. Такая лабильная смена зубов исключает окклюзию. Поэтому у диапсид не выработался зубной аппарат разрезающего или перетирающего типа.

У диапсид фактически не было мозговой коробки. Полость, в которой расположен головной мозг, была открыта спереди. Сам мозг и у древних, и у современных диапсид (кроме птиц) очень примитивен.

В стволе диапсид по-своему происходила эволюция локомоторного аппарата. Многие из них перешли к бипедии, что сопровождалось редукцией передних конечностей, или вовсе к утрате конечностей, как, например, произошло в эволюции змей.

Диапсиды, по-видимому, никогда не обладали гомойотермией — физиологически обусловленной стабильной температурой тела (за исключением птиц). Лишь у крупных диапсид, из-за их большой массы, инерционно сохранялась более или менее постоянная температура тела. У всех диапсид эритроциты имеют ядра.

К **синапсидам** относятся пеликозавры, терапсиды и млекопитающие. Большое значение для понимания происхождения класса *Mammalia* имеют фундаментальные исследования Татаринова (1974, 1976). Череп синапсид не обладал кинетизмом. Наоборот, со временем он становился все более монолитным. Консолидация элементов черепа дала возможность уже в триасе сформировать черепную коробку, что открывало в дальнейшем возможность развития крупного головного мозга. Число костей нижней челюсти у синапсид неуклонно уменьшалось. В итоге из шести костей осталась только одна — зубная, *os dentale*. Количество зубов и их положение в челюсти стабилизировались, и стала возможной окклюзия. Это, в свою очередь, позволило осуществлять первичную обработку пищи в ротовой полости.

В эволюции локомоторного аппарата синапсиды вначале уступали диапсидам. Ни в перми, ни в триасе они не освоили передвижение на двух конечностях, а перевести свои конечности в вертикальное положение они смогли лишь на стадии млекопитающих.

Древнейшие *Synapsida*, представители отряда *Pelycosauria*, известны из позднего карбона (320—298.9 млн лет). Специализированные пеликозавры

существовали на протяжении почти всего пермского периода (298.9–252.17 млн лет). Они имели сравнительно небольшие размеры: от ящерицы до крупного варана. Большинство пеликозавров было плотоядными. Лишь для Caseidae допускается растительноядение. Вероятно, пеликозавры могли регулировать в некоторых пределах температуру тела. Остистые отростки их позвонков поднимались на значительную высоту. Между ними была натянута кожная перепонка “парус”, которая могла обеспечивать прогрев кровеносных сосудов. Возможно, это была первая попытка регулировать температуру тела.

В пермском периоде синапсиды первыми в истории Земли создали богатую и разнообразную фауну наземных позвоночных. Только два региона сохранили окаменевшие остатки ее представителей в значительном количестве: Южная Африка и Русская платформа (бассейн верхней Волги, Северной Двины и Башкирия). В середине пермского периода от пеликозавров обособился отряд Therapsida. В поздней перми (258–252.2 млн лет) представители этого ствола дали очень широкую адаптивную радиацию. Среди них были как мелкие, так и крупные животные, достигавшие размеров тапира и даже носорога, а хищники — размеров тигра. Они занимали экологические ниши всеядов (Dinocerphalia), хищников (Gorgonopsia) и специализированных растительноядов (Anomodontia). Однако к концу перми значительная их часть вымерла, лишь Kannemeyeriidae, крупные растительнояды, дожили до среднего триаса. Кроме того, представители Therocerphalia и Synodontia успешно пережили позднюю пермь, а Synodontia дали и заметное увеличение разнообразия в середине триаса. В целом, это были плотоядные животные мелких и средних размеров. Среди них были как специализированные хищники (Procynosuchidae, Synognathidae и др.), так и неспециализированные растительнояды (Biottheriidae, Tritylodontidae и др.). Их отличали сравнительно низкий уровень пищевой специализации и несовершенство локомоторного аппарата. Однако общий уровень эволюционной продвинутости у них был достаточно высок. Это выражалось в образовании костного нёба, очень большом размере височных окон (и, соответственно, височной мускулатуры), формировании окклюзии зубного аппарата, усложнении самих зубов, увеличении размеров зубной кости и неуклонной редукции постдентальных костей нижней челюсти. Позвоночный столб и скелет конечностей также обладали рядом продвинутых черт. Именно от плотоядных, неспециализированных мелких триасовых териодонтов, возможно Synognathidae, обособились древнейшие млекопитающие. Однако ни одна из известных на сегодня групп териодонтов не может рассматриваться непосредственным предком млекопитающих. Это связано с тем, что

териодонты представлены в палеонтологической летописи специализированными формами, а первые млекопитающие позднего триаса очень примитивны по своей морфологии. Татаринов (1976) вслед за Т. Гексли допускал обособление млекопитающих непосредственно от позвоночных амфибиального уровня организации.

К началу юры диапсиды вытеснили синапсид, в основном благодаря освоению двуногой локомоции. В наземных сообществах хищные динозавры полностью заменили хищных синапсид. Некоторые растительноядные синапсиды пережили свое время и сосуществовали с динозаврами, но в целом биота синапсид была почти нацело стерта сообществом диапсид, господство которых продолжалось с начала юры до конца мела (185–65 млн лет). В конце мелового периода началось вымирание представителей динозавровой фауны. Однако многие диапсиды (крокодилы, ящерицы, змеи) успешно освоили биоты кайнозоя и существуют и теперь, а птицы делят с млекопитающими господствующее положение среди животных суши.

В кайнозое начался новый расцвет синапсид (млекопитающих), но уже на принципиально другом уровне организации. Этому расцвету предшествовал длительный и сложный процесс морфологических и физиологических преобразований. Он растянулся приблизительно на 130 млн лет от позднего триаса до конца мела. Процесс приобретения признаков млекопитающих (маммализация) протекал параллельно в нескольких эволюционных линиях поздних териодонтов, что породило разнообразие мезозойских млекопитающих, большинство из которых вымерло к началу кайнозоя. Можно выделить общие тенденции и направления морфогенеза, характерные для всех представителей класса Mammalia.

Процесс маммализации охватывал глубокие преобразования морфологии и физиологии поздних териодонтов. Главные из них приведены ниже.

Перестройка общей организации строения тела

— Одними из важных преобразований на пути маммализации были: удлинение шейного отдела и увеличение подвижности образующих его позвонков; усложнение строения двух первых позвонков: атланта и эпистрофея; появление двух затылочных мышечков. Это привело к значительному увеличению подвижности головы относительно туловища, что сделало более эффективной работу челюстного аппарата при захвате добычи. Главным следствием этой подвижности явилось увеличение количества и улучшение качества информации, которую получают анализаторы: зрительный, слуховой, обонятельный, тактильный.

В свою очередь, увеличение объема поступающей информации — необходимое условие развития центральной нервной системы.

— Подвижность переднего отдела позвоночника обеспечивалась и редукцией шейных ребер, которые присутствуют у всех рептилий и еще сохраняются у терапсид, но отсутствуют уже у первых млекопитающих. При этом редуцируется большая часть тела каждого шейного ребра, а проксимальные их концы сохраняются, прирастая двумя своими головками к телу позвонка. Эти изменения приводят к образованию гемального канала, через который проходит позвоночная артерия, снабжающая кровью головной отдел. Формирование канала обеспечивает бесперебойное снабжение головы кровью, которое не зависит от изгибов шеи.

Редукция ребер произошла и в поясничном отделе. Это снимало запреты на увеличение в случае необходимости размеров брюшной полости, что открывало путь к освоению совершенного растительноядения, а впоследствии и к живорождению.

— В процессе маммализации происходит увеличение крестцового отдела позвоночника, усиливается связь между крестцовыми позвонками и костями таза, что повышает эффективность работы задних конечностей.

— У млекопитающих нарастает дорсостабильность грудного и поясничного отделов позвоночника, особенно в эволюционных стволах копытных. В противоположность рептилиям резко снижается латеральная подвижность грудных и поясничных позвонков.

— Изменяется роль хвостового отдела позвоночника. У рыб и амфибий хвост выполнял, прежде всего, роль движителя, у некоторых групп рептилий, например ихтиозавров, — роль балансира, органа защиты или движителя. У млекопитающих хвост становится органом терморегуляции. Показано, например, что хвост русской выхухоли выполняет функции “теплового окна”, которое может менять температуру более чем на 30°C в зависимости от условий охлаждения или перегрева животного (Еськова и др., 2022). Вторично у некоторых млекопитающих хвост может выполнять функции движителя, парашюта, балансира, органа опоры, захвата, коммуникации и др.

— Важным этапом маммализации является изменение положения конечностей от латерального к парасагитальному. Только при вертикальной постановке конечностей возможна оптимизация их работы при передвижении на суше. Однако это требует перестройки всей структуры скелета. В передней и задней конечностях постепенно формируется шейка плечевой и бедренной костей, что позволяет расположить эти кости под углом к плоскости сустава. Меняют положение стопы передней и задней конечностей, они разво-

рачиваются вперед. Изменяют положение локтевой и коленный суставы. При этом коленный сустав смещается медиально и вперед, что сохраняет положение большой и малой берцовых костей по отношению к костям стопы. Большая берцовая кость располагается медиальнее, малая берцовая кость латеральнее костей стопы и коленного сустава. Более сложные преобразования происходят в локтевом суставе, который смещается медиально и назад. При этом дистальный конец локтевой кости, связанный со стопой, занимает латеральную позицию по отношению к костям стопы, а проксимальный конец занимает медиальную позицию по отношению к локтевому суставу. В свою очередь, нижний конец радиуса оказывается медиальнее по отношению к костям передней стопы, а верхний конец — латеральнее по отношению к локтевому суставу плечевой кости. Происходит перекрещивание костей предплечья. Это был трудный и длительный процесс морфогенеза, который затянулся до конца мелового периода. Однако столь сложное преобразование открывало в будущем возможность пронации и супинации предплечья, что резко увеличивало функциональные возможности передних конечностей. В итоге именно это существенно повысило эффективность охотничьих адаптаций хищников и заложило основы орудийной деятельности гоминид.

Латеральная постановка конечностей еще сохранялась у большинства млекопитающих мезозоя. Она описана для триконодонта *Jeholodens* из нижнего мела Китая, симметродонта *Zhangheotherium* из отложений первой половины нижнего мела Китая, для мультитуберкулята мела Монголии (Hu et al., 1997; Qiang et al., 1999; Kielan-Jaworowska, Gambaryan, 1994).

Перестройка черепа и челюстного аппарата

— Одна из модернизаций черепа была выражена в увеличении височного окна, что сделало возможным увеличение височной мускулатуры. Если у пеликозавров ранней перми височное окно было меньше размеров глазницы, то у триасовых терапсид оно значительно превышает размер глазницы. В позднем триасе этот процесс завершается полным слиянием глазницы и височного окна. И такое строение височной области сохраняется у всех мезозойских млекопитающих. Лишь в кайнозое, по мере развития *m. masseter* (жевательной мышцы), вторично возникает заглазничная перемычка для укрепления скуловой дуги, т.к. именно к ней крепится этот мускул. У приматов за счет разрастания заглазничной перегородки полость глазницы частично, а у гоминид полностью, изолирована от жевательной мускулатуры, что очень важно для независимой работы глазных мышц.

— Другая крупная перестройка черепа — формирование костного нёба. Уже на стадии поздних териодонтов происходит разрастание верхнечелюстных и нёбных костей. Постепенно медиальные края этих костей соединяются друг с другом и образуют костное нёбо. Благодаря этому разъединяются ротовая полость и дыхательный тракт, что снимает запреты на одновременное дыхание и питание животного. Возникает возможность жевания, т.е. лучшей обработки пищевого комка. Это, в свою очередь, обуславливает более эффективное усвоение питательных веществ и, следовательно, повышение уровня обмена, необходимого для поддержания постоянной температуры тела. Кроме того, выполнение любых функций челюстным аппаратом не блокирует процесс дыхания.

— Модернизация затрагивает и нижнюю челюсть, которая претерпевает существенные преобразования (Simpson, 1928, 1929, 1938; Kermack, Mussett, 1958; Novacek, 1986; Parrington, 1979; Allin, Hopson, 1992). Начинаются они с разрастания зубной кости, которая неуклонно увеличивается в размерах от пермских пеликозавров к поздне-триасовым териодонтам. Если у пеликозавров зубная кость (*os dentale*) занимала лишь переднюю часть нижней челюсти, то у поздних териодонтов она занимает все пространство от симфиза до нижнечелюстного сустава и составляет основную массу челюсти. Увеличение размеров зубной кости сопровождается редукцией остальных (постдентальных) костей. Они уменьшаются в размерах, и большинство из них постепенно исчезает. Дольше других сохраняются сочленованная (*os articulare*) и угловая (*os angulare*) кости. Первая из них, *os articulare*, у териодонтов образует нижнечелюстной сустав, упираясь в квадратную кость черепа (*os quadratum*). Вторая, *os angulare*, — имеет форму дуги и поддерживает барабанную перепонку. В позднем триасе зубная кость, разрастаясь назад, упирается в чешуйчатую кость черепа (*os squamosum*). При этом у первых млекопитающих возникает двойное сочленение нижней челюсти с черепом: *articulare—quadratum* (рептилийное) и *dentale—squamosum* (млекопитающее), которое сохранялось на протяжении нескольких миллионов лет. В дальнейшем, в течение юры усиливается контакт *dentale—squamosum*, а сустав *articulare—quadratum* теряет свое значение. Его кости уменьшаются, смещаются в процессе эволюции от нижней челюсти к основанию черепа и выполняют функцию звукопередаточного механизма от барабанной перепонки, которая натянута на кольцо угловой кости, к стремечку. Последнее упирается в овальное окно каменистой кости (*os petrosum*) и передает звуковые колебания в полость, где расположены вестибулярный аппарат и улитка, т.е. собственно слуховой сенсор. Таким образом, в процессе маммализации угловая кость

рептилий преобразуется в тимпанальную (*os tympanicum*) кость млекопитающих и несет барабанную перепонку, сочленованная кость териодонтов и первых млекопитающих становится молоточком (*malleus*), ручка которого примыкает к барабанной перепонке, а проксимальная часть причленяется к *quadratum*, сама квадратная кость становится наковальней (*incus*). Так формируется звукопередаточный механизм в полости среднего уха современных млекопитающих. Третий элемент этого механизма — стремечко (*stapes*) — первичен и унаследован еще от рептилий и даже амфибий. На стадии рыб он выполнял роль подвески (*hyomandibulare*), которая обеспечивала приращение нижней челюсти к черепу.

Трехчленная структура этой системы сделала возможной передачу внешнего механического воздействия на барабанную перепонку, далее — на каменистую кость и улитку не только перпендикулярно плоскости перепонки, но и под углом к ней, точнее в трех разных плоскостях. Это позволило в дальнейшем осуществлять смещение вестибулярного аппарата и сенсорной части слухового анализатора, улитки (*cochlea*), в самых различных направлениях относительно барабанной перепонки, т.е. наружного уха. Трехчленный звукопроводящий механизм снимает запреты на любые модификации базикраниальной части черепа и пространственные перемещения каменистой кости в процессе эволюции. В полной мере эти возможности были реализованы в стволе Theria и, особенно, Eutheria. У них каменистая кость и, следовательно, вестибулярный аппарат с улиткой смещаются медиально и вверх по отношению к чешуйчатой кости. Точнее, *retrosom* мало меняет свое пространственное положение по отношению к *basioccipitale*, но при этом *squamosum* постоянно расширяется в связи с неуклонным расширением мозговой полости и смещается латерально. Вентральный край этой кости опускается вниз. В итоге чешуйчатая кость закрывает *retrosom* и последняя оказывается на внутренней стороне *squamosum*, под ее защитой. *Os petrosum* практически изолирована от воздействия внешней среды, в т.ч. и мускулатуры. У большинства современных млекопитающих *retrosom* погружена в костную структуру черепной коробки и не принимает участия в формировании внешних стенок полости среднего уха. Эту функцию выполняет, как правило, *os tympanicum*, реже *alisphenoidum*, а иногда особая кость *os bullae* или *entotympanicum* (Weber, 1927). Названные кости не только образуют костную перегородку между глоткой и полостью среднего уха, но и формируют резонаторную камеру: *bulla tympani*. В формировании резонаторных полостей может принимать участие и *squamosum*, например, у неполозубых (*Edentata*). Лишь у приматов, особенно у *Lemuridae*, латеральный край каменистой кости

образует тонкую выгнутую пластинку, которая принимает участие в формировании слуховой капсулы. Правда, у разных приматов соотношение каменистой и барабанной кости при этом различно (Weber, 1927; Szalay, Delson, 1979). У высших приматов слуховая капсула и слуховой проход формируются полностью за счет *os tympanicum*.

Наличие сочленений в звукопроводящей системе *malleus—incus—stapes* открывало возможности эволюционных преобразований базальной части черепа. Подтверждает это положение ряд фактов. У большинства представителей *Metatheria* и древнейших *Eutheria* отдельные косточки в системе *malleus—incus—stapes* сохраняют подвижное сочленение между собой. Однако у представителей специализированных групп, формирование которых закончилось к эоцену, *malleus* и *incus* теряют подвижное сочленение друг с другом и фактически образуют единый, консолидированный рычаг сложной формы. К этому времени сложились основные адаптивные и морфологические типы млекопитающих (отряды), сформировалась принципиальная конструкция их черепов и они приобрели современный облик. Каменистая кость (*petrosus*) заняла положение на внутренней поверхности *squamosum*, и в каждой эволюционной линии млекопитающих звукопередающий механизм среднего уха достиг своей конструктивной и функциональной оптимизации. После этого отпала необходимость в подвижном сочленении *malleus—incus*, происходит его оксификация, например, у грызунов в ходе онтогенеза (Weber, 1927).

От нижней челюсти к базальной части черепа смещается и угловая кость (*angulare*), которая несет барабанную перепонку и в качестве *os tympanicum* формирует наружную стенку полости среднего уха.

Трехчленность звукопроводящего механизма имеет и другой адаптивный смысл. При внезапных и очень больших нагрузках на барабанную перепонку ударной волны она выполняет роль демпфера, ослабляя отрицательные воздействия (перегрузки) на сенсорную часть слухового аппарата.

Параллельно с этими процессами происходила и модернизация черепа в целом. Но в подклассах *Prototheria*, *Eotheria* и *Theria* она протекала по-разному (Kermack, Kielan-Jaworowska, 1971; Crompton, Ai-Lin Sun, 1985; Lillegraven, Krust, 1991; Hopson, Rougier, 1993; Wible, Hopson, 1993; Агаджанян, 2003, 2003а; Lopatin, Averianov, 2009). У *Prototheria* и *Eotheria* основную роль в формировании боковой стенки мозговой капсулы играла каменистая кость (*os petrosus*), а у *Theria* — чешуйчатая (*os squamosum*). У прототериевых млекопитающих мозговая капсула формируется

спереди в значительной мере за счет алисфеноида, а сбоку — за счет *os petrosus*. Чешуйчатая кость черепа, в виде небольшой изогнутой пластинки, прикрывала мозговую коробку лишь сзади и сбоку. Такой тип строения черепа имеют представители отрядов: *Triconodonta* (Kermack et al., 1981), *Docodonta* (Lillegraven, Krust, 1991), *Monotremata* (Bemmelen, 1901; Archer et al., 1992), *Multituberculata* (Kielan-Jaworowska, 1971; Clemens, Kielan-Jaworowska, 1979; Miao, 1988) и *Gondwanatheria* (Krause et al., 1997, 2014, 2020). У представителей этих отрядов форма черепа примерно одинаковая. Их череп широкий в затылочной части и плавно суживается к роstrуму. Суставные площадки для причленения нижней челюсти расположены на уровне затылочного отверстия. У *Metatheria* и *Eutheria* краниальная часть черепа неуклонно разрастается назад и затылочное отверстие *for. magnum* все дальше смещается назад от линии *fossa glenoidea*.

Скуловая кость (*os jugale*) у *Prototheria* постепенно утрачивалась в процессе эволюции. У позднеюрского докодонта *Haldonodon* она еще присутствует (Lillegraven, Krust, 1991), однако тенденция сближения концов скуловых отростков *os maxillare* и *os squamosum* уже хорошо выражена. Ее практически нет у современных *Monotremata*. Хотя, на самом деле, у *Ornithorhynchus* скуловая кость сохраняется в виде маленького рудимента в составе глазничного выступа скуловой дуги. К ней крепится передний край хрящевой трубки наружного слухового прохода, который открывается у утконосов в глазницу. У ехидны слуховой проход открывается в задней части черепа, и у нее скуловая кость отсутствует. У *Multituberculata* скуловая дуга формировалась за счет скуловых отростков верхнечелюстной и чешуйчатой костей. Однако сама *os jugale* иногда сохранялась в виде небольшой пластинки на внутренней поверхности скулового отростка *os maxillare*. Она отмечена у позднеюрских *Paulchoffatiidae*, позднемиоценового *Nemegtbaatar*, палеоэоценового *Ptilodus*, у эоценового *Ectypodus* (Hopson et al., 1989).

Morganucodon, поздне триасовый представитель *Triconodonta*, имел тонкую и вытянутую *os jugale*, которая принимала участие в формировании скуловой дуги. Однако промежуток скуловой дуги, образованный *os jugale*, был небольшой. Еще более короткую скуловую кость имел позднеюрский-раннемиоценовый *Jeholodens* (Ji et al., 1999).

У териевых млекопитающих в ходе филогенеза *os squamosum* значительно увеличивалась в размерах, прикрывая каменистую кость. Боковая стенка мозговой капсулы формируется за счет *os squamosum*. Алисфеноид небольшой и прикрывает только передненижнюю часть мозговой полости. Скуловая кость (*os jugale*) присутствует у териевых млекопитающих (за исключением не-

которых насекомоядных), играя важную роль в формировании скуловой дуги. У большинства эволюционно продвинутых групп она увеличивается в размерах, принимает участие в защите глазницы и является местом прикрепления жевательной мускулатуры. Развитие скуловой дуги в значительной мере определяет степень развития и функциональные возможности жевательного мускула.

Другое существенное преобразование черепа — закрытие отверстия третьего (теменного) глаза. Как известно, этот непарный светочувствительный орган присутствует у некоторых бесчелюстных, рыб, земноводных и рептилий. Он служит для восприятия интенсивности света и для ориентирования в пространстве. На черепе ему соответствует хорошо выраженное теменное отверстие, прикрытое кожей. Непарный глаз может находиться в самом этом отверстии (у большинства рептилий), над черепом (у бесчелюстных земноводных и некоторых рыб) или под ним (у миног и некоторых рептилий). У высших позвоночных теменное отверстие сдвигается назад. У терапсид оно находилось уже в задней части свода черепной коробки. Такое перемещение отверстия и в дальнейшем его замыкание объясняется тем, что промежуточный мозг в ходе эволюции отодвигался назад из-за увеличения размеров полушарий головного мозга. Увеличиваясь в размерах, эти полушария закрывают сверху промежуточный мозг, теряется светочувствительная функция пинеального органа, и он трансформируется у млекопитающих в железу внутренней секреции — эпифиз.

В целом, в процессе эволюционных преобразований количество костей в черепе териовых млекопитающих уменьшается, эти кости все более консолидируются, нарастают объем и конструктивная целостность черепной коробки.

Существенные изменения в процессе маммализации претерпевает зубная система. Зубы амфибий и большинства рептилий, изнашиваясь, беспорядочно заменяются на протяжении всей жизни животного. Количество их варьирует в довольно широких пределах, а по своей морфологии они мало отличаются друг от друга. У представителей этих групп отсутствует окклюзия — постоянное и точное смыкание верхних и нижних зубов. Исключение составляют лишь утконосые динозавры, гадрозавры, представители диапсид, у которых развивалась целая батарея зубов в верхней и нижней челюстях, обеспечивая перетирание жесткой растительной пищи. У териодонтов, особенно позднетриасовых, количество зубов стабилизируется. Возникает гетеродонтия. Щечные зубы усложняются. У всех зубов ясно выражены: коронка, шейка и корень. Коронки верхних щечных зубов расширяются и противостоят нижним

зубам. Появляется окклюзия, и, как следствие, образуются фасетки стирания. Из териодонтов наиболее сложно устроенные зубы имели *Tritylodontidae*, растительоядные цинодонты, жившие в позднем триасе и юре. Это были специализированные животные с массивной челюстью, которые не могли быть непосредственными предками млекопитающих. Обособление млекопитающих, вероятно, происходило от мелких специализированных плотоядных териодонтов, таких как *Cynognathidae*, *Dviniidae*, *Traversodontidae*, *Chiniquodontidae*.

Преобразования важнейших морфо-физиологических параметров синапсид в процессе маммализации. Некоторые преобразования морфо-физиологических параметров возникли еще на стадии териодонтов, а другие окончательно сложились на поздних стадиях эволюции млекопитающих.

— Волосистой покров был одним из признаков, формирование которого произошло очень рано. Его наличие реконструируется уже для терапсид поздней перми, например для *Lycaenops*, *Thrinaxodon*, *Proburnetia* и др. Первоначально, по-видимому, волосы возникли в виде тонких и длинных кератиновых образований: вибрисс. Их назначение, как и у современных млекопитающих, — создавать зону тактильного контроля вокруг головы. Благодаря вибриссам, животное получает информацию о предметах, расположенных на близком расстоянии от головы (и не только) или находящихся в зоне непосредственного с вибриссами контакта. Но уже в триасе циногнаты обладали сплошным волосистым покровом, который является необходимым условием и маркером гомойотермии.

— Важной особенностью эволюции млекопитающих являются изменения эритроцитов крови. Во-первых, они существенно уменьшились в размерах, что значительно увеличило общую суммарную площадь их поверхности на единицу объема. Во-вторых, они утратили ядра, в противоположность эритроцитам всех других позвоночных. Зная время расхождения основных стволов млекопитающих, можно предполагать, что исчезновение ядер в эритроцитах произошло еще в триасе. Этот ароморфоз означал значительное повышение функциональных возможностей крови. Форма двояковогнутых линз увеличивает площадь каждого эритроцита и, таким образом, скорость поглощения кислорода. Отсутствие ядра позволяет менять параметры клетки, у клеток появляется возможность сжиматься и принимать форму эллипса при прохождении через очень узкие капилляры, что обеспечивает высокую плотность системы капилляров и, как следствие, максимально эффективный газообмен.

— Гомойотермия, важнейший признак синапсидного ствола, начала формироваться на очень

ранних этапах эволюции. Одним из признаков теплокровности является развитие нижних обонятельных раковин — максиллотурбиналий (Татаринов, 1976). Они достаточно хорошо выражены уже у позднепермских скалопозавров, например, из местонахождения Котельнич (Татаринов, 1999). Существуют и другие доказательства становления гомойотермии на стадии терапсид. На костях верхней и нижней челюстей в их передней части отчетливо прослеживается сеть желобков, в которых были расположены кровеносные сосуды и нервы. У прогрессивных тероцефалов верхнегубные сосуды и нервы образовывали сеть, аналогичную сети вибриссовых сосудов и нервов млекопитающих (Татаринов, 1976). Следовательно, у этих форм в зачаточном виде существовал волосяной покров, необходимый при становлении гомойотермии.

Гомойотермия — значительное ароморфное преобразование — делает возможными резкое увеличение скорости метаболизма, интенсификацию мышечной активности и значительное повышение активности нервной системы. Вряд ли можно назвать случайностью то, что у иктидозухойд максиллотурбиналии, функция которых состоит в подогреве вдыхаемого воздуха, заметно крупнее, чем у обычных пермских териодонтов (Татаринов, 1999).

Высокая и постоянная температура тела обуславливает высокую и постоянную скорость биохимических реакций, что поддерживает высокий уровень обмена веществ. Кроме того, гомойотермия делает возможным существование в кишечнике специализированной бактериальной флоры, которая обеспечивает расщепление молекул клетчатки. Это открывает путь к эффективному растительному питанию в мелком размерном классе.

Только при гомойотермии возможна дистанционная хеморецепция, т.е. обоняние. Это связано с тем, что чувствительность хеморецепторов зависит от скорости химических реакций и эффективна лишь при высокой и постоянной температуре.

Процессы морфогенеза, разумеется, не закончились после становления млекопитающих признаков в стволе синапсид. Перечисленные выше особенности были характерны уже для всех млекопитающих конца юры и начала мелового периода. В дальнейшем продолжалось совершенствование общей организации, отдельных систем и органов млекопитающих. Правда, в разных эволюционных линиях оно протекало по-разному. Это обуславливало возникновение нескольких направлений ранней эволюции млекопитающих (McKenna, 1969; Crompton, Jenkins, 1979; Rowe, 1988; Novacek, 1990; Kielan-Jaworowska, 1992; Аверьянов, Лопатин, 2011, 2014; Averianov et al., 2013, 2013a; Lopatin, Averianov, 2017). Начиная уже с триаса, в

рамках класса *Mammalia* выделяется несколько крупных стволов: подклассы *Eotheria*, *Prototheria* и *Theria*, их состав и временное распространение показано в табл. 1.

Расцвет *Eotheria* и *Prototheria* приходится на мезозой, *Theria* — на кайнозой. Морфологические преобразования в этих группах протекали по-разному, что определяло их судьбы на разных этапах эволюционной истории.

Эволюция млекопитающих в мезозое

Для представителей подклассов *Eotheria* и *Prototheria* с момента появления их в геологической летописи характерно сложное и специализированное строение зубного аппарата. При этом каждый отряд имел уникальный тип строения зубной системы. Ниже приведена их краткая характеристика.

Подкласс *Eotheria* Kermack et Mussett 1958

— **Отряд *Triconodonta*.** На ранних стадиях эволюции верхние и нижние зубы были сходны по своей морфологии. Количество резцов 3–4. Клык один, хорошо развит. Премоляров 3–5, чаще 4. Моляров 3–5, чаще 4. Щечные зубы имели три крупных бугра, сжатых латерально и вытянутых вдоль продольной оси челюсти. Параллельно им на лингвальной стороне нижних зубов и буккальной стороне верхних присутствуют небольшие дополнительные бугорки по основанию коронки. Бугры островершинные. Таковыми они сохранялись на протяжении всей жизни животного, благодаря стиранию боковых склонов, о чем свидетельствуют фасетки, вытянутые от вершины к основанию коронки. Представители *Triconodonta* известны в Северной Америке, Южной Америке Евразии, Африке и в Сибири. Они существовали от позднего триаса до конца мела, т.е. более 150 млн лет. На протяжении этого длительного периода во всех регионах представители этого отряда имели примерно одинаковое строение щечных зубов. Правда, к концу нижнего мела наблюдается тенденция преобразования зубной системы. У *Gobiconodon* из Монголии, например, верхние щечные зубы, в противоположность нижним, имели коронку, расширенную на буккальной стороне. Щечные зубы нижней челюсти, напротив, претерпевали сжатие в трансверсальном направлении, т.е. приобретали разрезающую функцию.

Подкласс *Prototheria* Gill 1872

— **Отряд *Docodonta*** включает несколько семейств. Они существовали на протяжении средней и верхней юры. Описано около 7 родов из Шотландии, Англии, Португалии, Монголии и Северной Америки. Наиболее распространенные

Таблица 1. Таксономическая структура класса Млекопитающих

Таксоны	Время
CLASSIS MAMMALIA	T ₃ -R
subclassis Eotheria Kermack et Mussett 1958	T ₃ -J ₂
ordo Morganucodonta (Kermack, Musset et Rigney 1973)	T ₃ -K ₁
ordo Triconodonta Osborn 1888	J ₂ -K ₂
subclassis Prototheria Gill 1872	T ₃ -R
infraclassis Docodontiformes (Kinman 1994) comb. et rank n.	T ₃ -K ₁
ordo Docodonta Kretzoi 1946	J ₂ -K ₁
infraclassis Monotremata (C.L. Bonaparte 1837) rank n.	K ₁ -R
ordo Platyptoda (Gill 1872) McKenna 1993	K ₁ -R
ordo Tachyglossa (Gill 1872) McKenna 1993	N ₁ -R
infraclassis Allotheria (Marsch 1880) Hopson 1970	T ₃ -P ₃
ordo Haramiyida McKenna et Bell 1998	T ₃ -J ₁
ordo Multituberculata Cope 1884	J ₂ -P ₃
order Gondwanatheria Mones 1987	K ₂ -Kz
subclassis Theria Parker et Haswell 1897	T ₃ -R
infraclassis Pantotheria (Marsh 1880) Simpson 1929	T ₃ -K ₂
ordo Kuehneotheria McKenna 1975	T ₃ -J ₃
ordo Symmetrodonta (Simpson 1925)	J ₁ -K ₂
ordo Eupantotheria Kermack et Mussett 1958	J ₁ -K ₂
infraclassis Metatheria Huxley 1880	[J ₂]K ₁ -K ₂ -R
infraclassis Eutheria Huxley 1880	J ₂ -R

из них Docodontidae Marsh 1887. Представители семейства имели небольшие резцы с уплощенной лопатообразной коронкой, в количестве 3–5, один крупный клык. Верхние премолары одновершинные; несли по одному дополнительному бугорку спереди и сзади от главного бугра. При этом задний бугорок едва выражен, и оба они смещены от продольной оси зуба. Верхние и нижние премолары имеют сходное строение. Их количество варьирует от 3 до 4. Количество моляров у разных представителей — от 5 до 8. Верхние моляры имеют в плане форму трапеции с закругленными углами, в средней части которой выражено сужение, т.е. длина наружного и внутреннего краев коронки больше, чем длина коронки посередине. Наружная и внутренняя части зуба несут по одному крупному бугру, которые соединены между собой узким поперечным гребнем. При этом лингвальный бугор меньше, чем буккальный.

Значительное своеобразие характерно для нижних моляров. Их коронка вытянута вдоль челюсти и в плане имеет овальную форму. Она несет один крупный бугор на буккальной стороне и два бугра чуть меньших размеров на лингвальной стороне зуба. Все три бугра островершинные и

несут небольшие фасетки стирания. Каждый из внутренних бугров соединен с наружным узким гребнем. Задний из этих гребней развит сильнее переднего. Впереди и сзади от этих бугров коронка имеет углубления-долины, напоминающие талонидные бассейны. При жевании у Docodonta преобладали передне-задние движения, а не поперечные, как у Theria (Butler, 1986). С некоторыми вариациями такое строение имеют представители родов *Haldanodon*, *Docodon*, *Borealestes*, *Peraiocynodon* (Butler, 1997).

Уклоняющееся строение имеют моляры Simpsonodontidae (Kermack et al., 1987; Averianov et al., 2010; Butler, 1997; Martin, Averianov, 2010). Их верхние моляры не имеют продольного сужения (“перехвата”) в средней части или оно выражено очень слабо. Сами бугорки зубов отличаются массивностью и несколько иным взаиморасположением. Нижние щечные зубы имеют строение, аналогичное строению зубов *Docodon*, но в задней части коронки имеют несколько небольших складок (“морщин”). Однако расположение бугорков и расположение фасетки стирания остаются сходными у всех представителей Docodonta (Kermack et al., 1987; Lopatin, Averianov, 2005).

За время своего существования докодонты освоили разные экологические ниши, что породило разнообразие адаптивных специализаций. Помимо наземных, известны формы амфибиальные — *Castorocauda*, лазающие — *Agilodocodon* и роющие — *Docofossor* (Ji et al., 2006; Meng et al., 2015; Luo et al., 2015).

Никаких аналогий, а тем более гомологий, моляры Docodonta с тритуберкулярными зубами Eutheria не имеют. Docodonta, безусловно, формировались конвергентно с другими млекопитающими. Хотя были сделаны попытки сблизить юрских докодонтов с “симметродонтом” *Woutersia* из позднего триаса Франции (Sigogneau-Russell, Hahn, 1995; Butler, 1997).

— **Отряд Monotremata:** его современные представители *Ornithorinchus*, *Tachyglossus* и *Zaglossus*, как известно, лишены зубов во взрослом состоянии. Однако современные утконосы на ранних стадиях постнатального развития имеют щечные зубы и рудименты резцов. Коронки щечных зубов *Ornithorinchus* по соотношению размеров бугров и гребней отдаленно напоминают зубы *Docodonta*.

Из отложений позднего олигоцена — раннего миоцена Риверслей Австралии известен *Obdurodon*, череп которого почти идентичен черепу современного утконоса (Archer et al., 1992). Этот утконос, в отличие от современного, обладал постоянно функционирующими зубами. Вместе с черепом были найдены и отдельные разрозненные зубы. Верхние и нижние премоляры *Obdurodon* были одновоскрешные, довольно простого строения, прокалывающего типа. Коронка верхних моляров была образована четырьмя поперечными гребнями, которые попарно были плотно прижаты друг к другу и соединились на лингвальной стороне зуба, образуя на жевательной поверхности две U-образные структуры. Еще более удивительное строение имели нижние моляры. Их коронки несли 5 бугров: 2 на буккальной стороне и 3 на лингвальной. Два передних бугра, наружный и внутренний, соединены поперечным гребнем. Два задних внутренних бугра соединены поперечными гребнями с одним задним наружным бугром, т.е. задние гребни формируют U-образную структуру (Archer et al., 1992; Pian et al., 2013). Таким образом, нижние моляры *Obdurodon* не имеют аналогов ни тригонидов, ни талонидов. По типу образования гребней, которые расположены в задней части зуба (а не в передней, как у Theria), нижние моляры *Obdurodon* аналогичны молярам *Docodonta*.

Еще более выразительны щечные зубы *Steropodon galmani*, представителя Monotremata, найденного в отложениях второй половины раннего мела Австралии (Archer et al., 1985). Он был описан по фрагменту правой ветви довольно массивной нижней челюсти с тремя молярами M_{1-3} . Об-

разец был найден в отложениях формации Griman Creek, Австралии, возраст которой — конец раннего мела (Альб). Состав фауны: двоякодышащие рыбы (*Ceratodus wollastoni*, *Neoceratodus forsteri*), черепахи, плезиозавры, крокодилы, тероподы (*Rapator ornitholestoides*), орнитоподы (*Fulgurotherium australe*), зауроподные динозавры.

Судя по сохранившейся альвеоле, последний премоляр у *Steropodon* был хорошо развит. Совершенно необычно для меловых млекопитающих, и млекопитающих вообще, было строение коронки зубов (Агаджанян, 2003а). Самый маленький из зубов — последний. Два предшествующих зуба — более крупные. Коронки двух первых зубов в проекции имеют форму прямоугольников с округлыми углами. Коронка последнего зуба в проекции напоминает трапецию (рис. 1). Уже этот признак — столь расширенные в основании коронки щечные зубы — не известны для раннемеловых Theria. Два задних зуба (M_2 и M_3), несмотря на различия в размерах, имеют сходное строение коронки. Они несут по два бугра на буккальной стороне зуба и по три — на лингвальной. Передний буккальный бугор соединен с двумя передними лингвальными буграми островоскрешными гребнями так, что гребни образуют U-образную структуру. Задний буккальный и задний лингвальный бугры соединены двумя плотно сжатыми гребнями, которые образуют структуру сжатого овала. Передний моляр (M_1) имеет по два бугра на буккальной стороне и по два — на лингвальной, которые также соединены поперечными гребнями. В отличие от M_2 и M_3 , на этом зубе гребни не парные. Лишь от заднего буккального бугра, помимо высокого заднего гребня, к лингвальной стороне коронки направлен небольшой передний гребень, который при этом достигает только середины зуба. На всех зубах хорошо развиты передний и задний цингулюмы. Подобных структур нет у меловых Theria. Когда в эволюции Theria появляется талонид и начинает увеличиваться задняя часть коронки, то возникший гипоконид бывает, прежде всего, связан с тригонидом, а конкретно, с метаконидом. Лишь впоследствии формируется энтоконид и еще позже образуется связывающий их гребень. У *Steropodon* передняя часть зуба, “тригонид”, не связан с его задней частью, “талонидом”. Никакого сходства между зубами *Steropodon* и представителями Theria уловить не удастся. Если еще учесть меловый возраст австралийского животного и сравнить его, например, с меловыми *Aegialodon* Северного полушария, то станет очевидной огромная морфологическая и эволюционная дистанция между Monotremata и Theria.

Сравнение щечных зубов *Steropodon* и *Obdurodon*, напротив, показывает их очень большое сходство. Средний нижний зуб *Steropodon* (M_2) практически идентичен голотипу *Obdurodon in-*

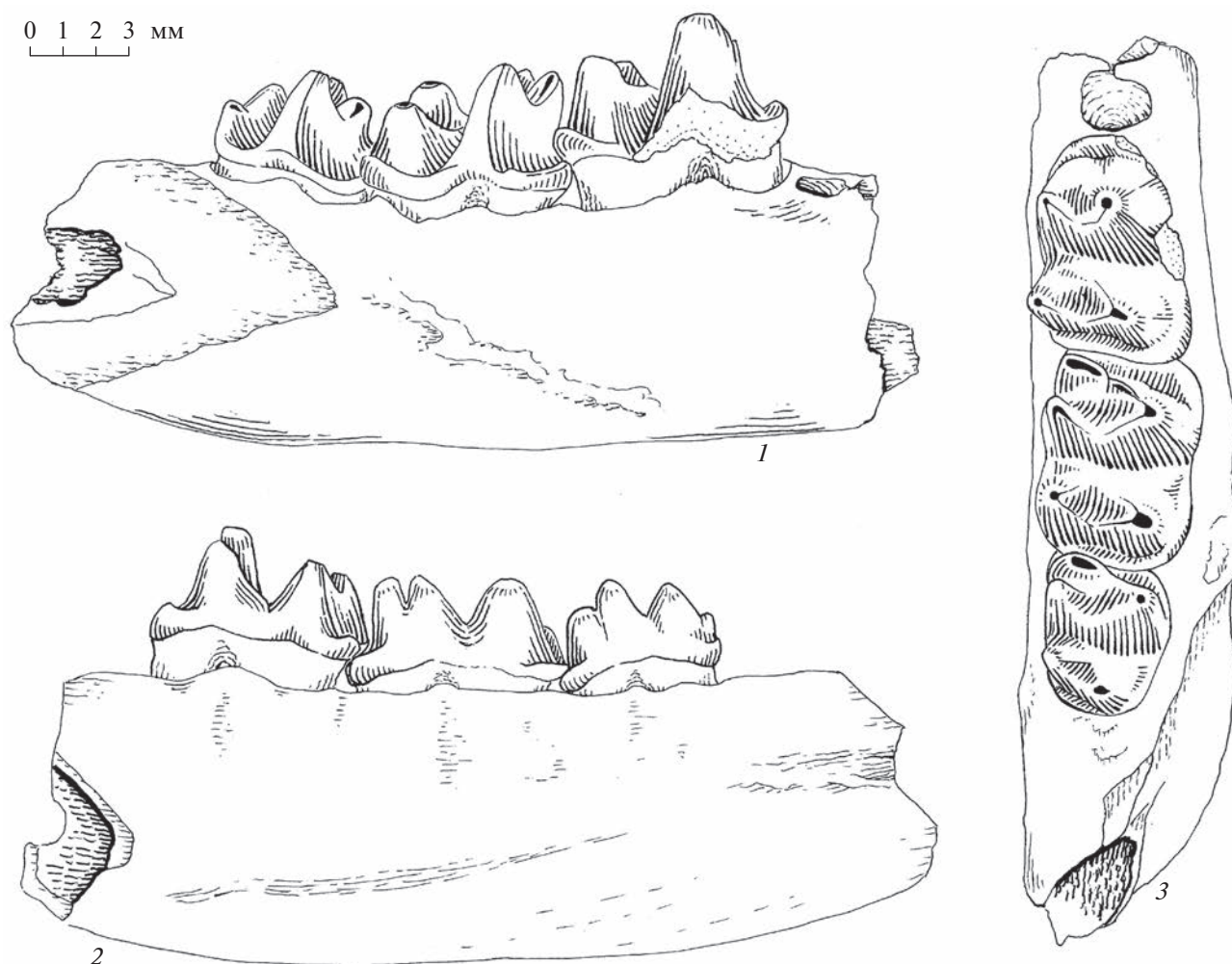


Рис. 1. Фрагмент нижней челюсти *Steropodon galmani* Archer, Flannery, Rithcie et Molnar 1985: 1 – вид с буккальной (внешней) стороны, 2 – вид с лингвальной (внутренней) стороны, 3 – вид сверху.

signis. Зубы *Obdurodon* по общему плану строения не отличаются от зубов *Steropodon*, но выглядят более специализированными. Не вызывает сомнений то, что сходство и преемственность зубной системы *Steropodon*–*Obdurodon*–*Ornithorinchus* отражают принадлежность названных групп к единой эволюционной линии.

Известны и другие материалы по меловым млекопитающим Австралии. Они получены из отложений формации Вонтагги на юге штата Виктория в местонахождении Флэт Рок (Rich et al., 1999). По наличию спор *Pilosisporites notensis* и данным циркониевого метода, это местонахождение датируется низами апта: 121–112.5 млн лет. *Ausktribosphenos nyktops*, описанный по нижней челюсти, отнесен авторами к трибосфеническим млекопитающим, т.е. Eutheria. Однако Арчер (Musser, Archer, 1998) склонен относить его к перамуридам либо к однопроходным. Последнее кажется наиболее вероятным. Моляры *Ausktribos-*

phenos имеют укороченную заднюю часть коронки и этим они несколько отличаются от зубов *Steropodon*, что, по-видимому, и создало сходство с трибосфеническими молярами. Однако взаиморасположение бугров, их наклон и строение гребней, соединяющих эти бугры, более всего напоминают зубы *Steropodon* и некоторых представителей *Docodonta*. Кроме того, зубы этих млекопитающих существенно отличаются от моляров плацентарных млекопитающих раннего мела, которые хорошо известны. Напомним, что у позднемюрских симметродонтов верхние и нижние моляры были примерно одинакового строения и не имели талонида, а тем более гипокона. Это подтверждается обширными материалами из Северной Америки и Европы (Simpson, 1928, 1929; Kemp, 2005, 2006). Лишь у некоторых представителей, например *Peramus tenuirostris*, на нижних зубах появляется маленький низкий бугорок в задней части коронки, который соединяется не-

большим гребнем с метаконом. У представителей *Theria* из раннего мела Азии, таких как *Kielantherium*, *Arguitherium* и др., талонид на нижних зубах выражен довольно хорошо, но лишь в виде единственного бугорка, который по размерам значительно уступает тригонидной части зуба. И только у позднемиловых *Theria* талонидная часть зуба достигает размеров тригониды, например у *Deltatheridium*, *Kennalestes*, *Zalambdalestes* и др. из Монголии, *Paleomolops* из Техаса, *Daulestes* из Узбекистана (McKenna, Kielan-Jaworowska, 2000) и даже превышает его по длине. При этом тригонид, как правило, остается шире талонида. Только у кайнозойских насекомоядных талонид превышает по своей ширине тригонид. Если принять трибосфеническую природу зубов *Ausktribosphenos*, то тогда надо допустить, что австралийские “Placentalia” достигли эволюционного уровня плацентарных Северного Полушария примерно на 100 млн лет раньше. Это утверждение не соответствует фактам, накопленным за последние десятилетия, и его нельзя принять всерьез.

Кроме своеобразного строения зубов, есть и другие доводы против отнесения австралийских меловых млекопитающих к плацентарным. *Ausktribosphenos* имеет своеобразное строение нижней челюсти. Она тонкая и лишена углового отростка, а ее нижний край изогнут кверху в проксимальной части. Ни один представитель ископаемых и современных *Theria*, начиная с триасового *Kuehneotherium*, не имел и не имеет такое строение нижней челюсти. Подобное строение характерно только для *Obdurodon* и современного *Ornithorinchus*.

В отложениях формации Вонтагги, названной выше, найден еще один очень интересный образец (Rich et al., 2001, 2016). Это нижняя челюсть, которая имеет небольшой, но хорошо выраженный угловой отросток. По строению суставного отростка, слегка отогнутого внутрь, вытянутого назад и вверх, эта челюсть напоминает челюсть *Ornithorinchus*. Это указывает на то, что в прошлом морфологическое и адаптивное разнообразие *Monotremata* было достаточно велико. Ведь в Южном Полушарии они были широко распространены. Из палеоцена Южной Америки, например, описан *Monotrematum sudamericanum* — форма, близкая по строению зубов к *Obdurodon* (Pascual et al., 1992, 2002). Не приходится сомневаться в том, что ареал *Monotremata* охватывал все южные континенты и на этом обширном пространстве существовали различные таксономические и экологические формы.

Наконец, к *Monotremata* был отнесен фрагмент нижней челюсти представителя нового семейства *Kollikodontidae*, найденный в раннемеловых отложениях (средний альб) формации Гриман Крик Австралии (Flannery et al., 1995).

Однако, как показали наши наблюдения, образец *Kollikodon* не имеет никаких признаков, указывающих на его отношение к *Monotremata*. Более всего по своей морфологии он напоминает *Phalangiridae*.

— **Отряд Haramiidae** — своеобразная группа, положение которой в системе было довольно долго “болезненно непонятным” (Simpson, 1928, с. 53). Сам Г.Г. Симпсон относил представителей *Haramiidae* к отряду *Multituberculata*. Позднее они рассматривались как семейство *insertae sedis* в рамках *Multituberculata*. Однако в сводке Пивто, например, они помещены среди терапсид (Pivteau, 1961). В первом издании сводки Мюллера *Haramiidae* не упоминаются среди млекопитающих, а во втором издании они отнесены к *Multituberculata* уже в ранге подотряда (Müller, 1970, 1989). Накопление новых материалов (Jenkins et al., 1997) показало, что эта триасовая группа, несомненно, принадлежит млекопитающим, правда, очень своеобразным. Они имели полный набор зубов: резцов 4, клык 1, премоляров 4, моляров 3. Верхние и нижние резцы довольно крупные и направлены вперед. Между третьим и четвертым резцами была небольшая диастема. Клык — крупнее премоляров. Моляры значительно крупнее премоляров. Первые и вторые моляры верхней и нижней челюсти крупнее третьих моляров. Все, и верхние и нижние, моляры несут продольную долинку в центральной части коронки зуба, которая разделяет два ряда бугорков. На верхних зубах буккальные бугорки крупнее лингвальных, на нижних зубах крупнее лингвальные бугорки. При смыкании зубов внутренний ряд бугорков верхних моляров оказывался в продольной долилке (“бассейне”) нижних моляров. По морфологии щечных зубов *Haramiidae* более всего напоминают представителей *Multituberculata*, с которыми они, вероятно, связаны общим предком. Однако их морфология в целом предполагает достаточную удаленность друг от друга двух названных групп. Очень своеобразно строение резцов *Haramiavia*. Они небольшие, особенно верхние, и были расположены в челюсти с некоторым интервалом. По-видимому, резцы *Haramiidae* в процессе эволюции испытывали некоторую редукцию. Первоначально *Haramiidae* были известны только из позднего триаса и ранней юры, хотя и высказывались предположения о возможном присутствии их в средней юре. Из отложений средней юры Англии была описана серия зубов (30 экз.) вновь выделенного семейства *Eleutherodontidae* (Kermack et al., 1998). Анализ морфологии и механизма жевания убедительно показал, что зубная система *Eleutherodon* аналогична таковой представителей *Haramiidae*. Единственное отличие — несколько большее количество бугорков, которые обрамляют центральную долинку каждого зуба. Щечные зубы

Eleutherodon имели сильно развитые корни, что предполагает большие статические нагрузки на коронки зубов при сжатии челюстей. Вместе с тем коронки зубов не имеют явных следов стирания, т.е. нет свидетельства повышенных абразивных нагрузок. Все это предполагает потребление жесткой, но высококалорийной пищи: семян растений и, возможно, беспозвоночных. Большинство харамиид были небольшого размера. Например, *Arboroharamiya allinhopsoni* из Китая имел череп длиной 30.8 мм. Он имел кожную складку, покрытую мехом, между передними и задними лапами и был способен к планирующему полету (Han et al., 2017). Возраст отложений, в которых была сделана находка, 164–159 млн лет, т.е. начало поздней юры. Можно уверенно предполагать, что зверьки вели древесный образ жизни. Из средней–поздней юры Китая известен и более крупный представитель этого рода: *A. jenkinsi*, размеры которого на 30–40% превышали размеры *A. allinhopsoni* (Zheng et al., 2013). Анализ морфологии костей конечностей также указывает на его древесный образ жизни.

— **Отряд Multituberculata** отличается наибольшим своеобразием зубной системы среди всех мезозойских и раннекайнозойских млекопитающих. Представители группы имели хорошо выраженные черты растительноядной адаптации с момента появления в геологической летописи. Multituberculata существовали более 100 млн лет от юры до середины кайнозоя. На протяжении этого времени их зубная система неуклонно совершенствовалась, сохраняя одновременно первоначальный план строения. Ее отличительные черты — гипертрофированное развитие резцов, особенно передней пары, редукция клыков, образование диастемы, уменьшение в процессе эволюции количества щечных зубов при усложнении структуры каждого из них, формирование в нижней челюсти высококоронкового премоляра режущего типа. Наружные и внутренние бугры щечных зубов не соединялись поперечными гребнями, они туповершинные и обособлены друг от друга. Премоляры P4 верхние и, особенно, нижние Multituberculata напоминают P4 некоторых примитивных кенгуру и фалангид. Виды, существовавшие в палеоцене, обладали крупными резцами, которые, подобно резцам грызунов, были уплощены и лишь спереди покрыты эмалью. Нижние резцы очень рано в эволюции приобрели аризондантию. Верхние резцы, хотя и сохраняли корни, но сильно редуцированные.

Представители древних семейств Plagiaulacidae и Paulchoffatidae, жившие в юре и раннем мелу, имели почти полный набор зубов: I 3/3; C 1-2/0; P 5-4/4-3; M 2/2. У форм позднего мела и раннего кайнозоя количество зубов заметно уменьшается. Taeniolabidae, например, имели: I 2/1; C 0/0; P 4/2; M 2/2. Уменьшение числа зубов

сопровождалось их усложнением, особенно P₄, M₁, M¹⁻². Причем у древних Multituberculata строение щечных зубов было подобно таковому у Haramiyidae, т.е. коронка каждого зуба несла два ряда бугорков (по 3–4 в каждом ряду), вытянутых вдоль зуба с глубокой продольной долиной между ними. У поздних Multituberculata происходят изменения в строении этих зубов. Они несут три ряда бугорков, количество которых в каждом ряду могло достигать 10, и, соответственно, исчезла продольная долина.

— **Отряд Gondwanatheria** включает 3 вымерших семейства и 2 вымерших рода incertae sedis. Представители отряда известны из отложений верхнего мела и палеоцена (83.6–55.5 млн лет) на территории континентов, которые в юре входили в состав Гондваны — единого массива суши Южного полушария (Krause et al., 1997). Первоначально они были описаны из Южной Америки. Позднее их остатки были обнаружены в Антарктиде, Южной Африке, на Мадагаскаре и в Индии. На Мадагаскаре две их находки представлены черепами и почти полным скелетом, что позволило уточнить положение группы в системе млекопитающих. Боковая стенка черепной коробки мадагаскарских *Adalatherium* и *Vintana* формировалась за счет алисфеноида в передней части и каменистой кости сзади, которые примыкали друг к другу в нижней части черепа. Пространство между ними в верхней части прикрывала чешуйчатая кость (squamosum). Подобное строение черепа имели представители Prototheria. Гондванатерии, вероятно, близки многобугорчатым, являются родственной им, но самостоятельной группой.

По строению зубной системы гондванатерии разделяются на две клады. В одну из них входят таксоны, представители которых имели низкокоронковые щечные зубы с хорошо выраженными корнями: *Ferugliotherium* и *Trapalcotherium* из позднего мела Аргентины (Krause et al., 1992; Rougier et al., 2009; Gurovich, Beck, 2009) и *Adalatherium* из отложений позднего мела Мадагаскара (Krause et al., 2020). При этом *Ferugliotherium* и *Trapalcotherium* имеют сходное строение зубов и по этому признаку отдаленно напоминают хомякообразных. А брахиодонтные моляры *Adalatherium* имеют своеобразное, уникальное, ни с чем не сравнимое строение и очень отдаленно напоминают щечные зубы Sciuridae. Открытие *Adalatherium* важно еще и тем, что это единственный гондванатерий, представленный в летописи полным скелетом, который ясно демонстрирует наличие кости epiрubis, как и у всех мезозойских млекопитающих.

Другую кладу гондванатериев образуют таксоны, представители которых имели высококоронковые щечные зубы. К ним относятся *Gondwanatherium* из верхнего мела Аргентины, *Sudamerica*

из раннего палеоцена Аргентины и Антарктиды (Koenigswald et al., 1999), *Galulatherium* из отложений апт-сеномана Танзании (O'Connor et al., 2019), *Lavanify* (Krause et al., 1997), *Vintana* из позднего мела Мадагаскара и *Bharattherium* из позднего мела Индии (Prasad et al., 2007; Verma et al., 2012). Череп *Vintana* в целом по своему строению очень похож на череп *Adalatherium*. Однако щечные зубы *Vintana* мезодонтные, имеют глубокие входящие складки и островки эмали на жевательной поверхности (Krause et al., 2014), которые заполнены наружным цементом. В стволе териевых млекопитающих подобное строение моляров возникает только в конце кайнозоя, во второй половине миоцена. Это свидетельствует о том, что формирование щечных зубов, в значительной степени адаптированных к питанию растительной пищей, происходило у гондванатериев приблизительно на 60 млн лет раньше, чем у сумчатых и плацентарных млекопитающих. Череп *Vintana* характеризуется ярко выраженными признаками инадаптивного развития. Его скуловые кости (os jugale) имеют крупные выросты, направленные вниз, со следами крепления жевательной (массетерной) мускулатуры на внешней поверхности. Такое строение скуловых дуг имеют некоторые позднекайнозойские дипродонтные сумчатые Австралии и некоторые неполнозубые Южной Америки.

На основании результатов детального анализа можно предположить родство этой группы с *Multituberculata* (Gurovich, 2005).

Приведенные выше краткие характеристики мезозойских млекопитающих, за исключением некоторых деталей, не претерпели принципиальных морфологических изменений в течение более чем 160 млн лет существования подклассов *Prototheria* и *Eotheria*. Совершенно иначе складывалась эволюция в стволе *Theria*.

Подкласс *Theria* Parker et Haswell 1897

Начальная стадия эволюции *Theria* характеризуется очень простым строением зубной системы. Основу коронки щечных зубов составлял крупный центральный островершинный конус, который дополняли два небольших конуса спереди и сзади от него. При этом верхние и нижние зубы имели практически одинаковое строение на ранних стадиях эволюции. Такой облик имеют зубы *Kuehneotherium*, древнейшего симметродонта из позднего триаса — ранней юры Шотландии (Kermack et al., 1968). Причем у *Kuehneotherium* передний и задний бугорки уже несколько смещены от продольной оси коронки: на верхних зубах — наружу, а на нижних зубах — внутрь. В последующей истории отряда *Symmetrodonta* на протяжении первого этапа эволюции от позднего триаса до середины мела происходил сдвиг первого и третьего

бугорков латерально на верхних зубах и медиально на нижних.

Этот процесс предопределяет формирование “прототрибосфенических” зубов у поздних симметродонтов, а в дальнейшем трибосфенических зубов *Metatheria* и *Eutheria*. В поздней юре в некоторых линиях начинается обособление площадки будущего талонида на нижних щечных зубах. К позднему мелу талонид достигает по размерам тригонидной части коронки, энтоконид и метаконид соединяются гребнем, формируется бассейн талонида. Коронка нижних щечных зубов вытягивается вдоль оси челюсти. Преобразование верхних щечных зубов протекало иначе. Четвертый, дополнительный, бугор гипокон закладывался в эволюции значительно позднее, только в кайнозое. Однако уже в начале позднего мела коронка верхних щечных зубов расширялась латерально при смещении пара- и метаконов буккально к внешней стороне челюсти. Возникла структурная асимметрия в строении верхних и нижних щечных зубов. Кроме того, в линиях *Theria* наблюдается неуклонное сокращение количества зубов при дальнейшем усложнении, морфологической и функциональной специализации каждого из них. Параллельно происходят описанные выше изменения в строении всего черепа, особенно базикраниальной его части. Преобразуется посткраниальный скелет, медленно, но неуклонно формируется парасагиттальная постановка конечностей. Одновременно происходит усиление крестца за счет консолидации отдельных позвонков. В линии *Eutheria* редуцируются, а к началу кайнозоя полностью исчезают эпипубические кости, что знаменует появление специализированной плацентарности.

В целом, в базальной эволюции *Mammalia* ясно выделяется несколько независимых линий развития:

— Линия *Triconodonta* характеризуется сходством строения верхних и нижних зубов на ранних этапах эволюции, наличием трех крупных бугров по центральной оси моляров, сжатых латерально.

— Линия *Docodonta* характеризуется различием в строении верхних и нижних зубов, наличием двух конусов на верхних щечных зубах, расположенных по латеральному и медиальному краям коронки, и наличием поперечного гребня на этих зубах. Средняя часть коронки верхних зубов сжата в передне-заднем направлении.

— Линия *Monotremata* характеризуется сходством строения верхних и нижних зубов с *Docodonta*, ископаемые формы утконосов отличаются наличием поперечных гребней, которые образуют две U-образные структуры.

— Линия *Haramiidae*—*Multituberculata* характеризуется сходством морфологии верхних и ниж-

них зубов, наличием на ранних стадиях эволюции продольной долилки по центральной оси зуба, которая обрамляется латерально и медиально рядом небольших туповершинных бугорков.

— Линия *Gondwanatheria* — некоторые представители имели мезодонтные и даже гипсодонтные щечные зубы, аризондонтные резцы, у некоторых появился наружный цемент. Причем такие признаки приобретены еще в мезозое.

— Линия *Theria* характеризуется сходством строения верхних и нижних зубов на ранней стадии эволюции, при этом каждый щечный зуб состоит из одного крупного конуса и двух небольших конусов, переднего и заднего, смещенных от продольной оси зуба. Последующие пути и формы преобразования верхних и нижних зубов различны. Верхние зубы расширяются латерально, нижние — вдоль оси челюсти.

Представители пяти первых эволюционных направлений сохраняли в течение всего мезозоя удивительную стабильность строения зубной системы и структуры щечных зубов. Лишь в линиях *Naramiidae* и *Multituberculata* в процессе эволюции наблюдается формирование третьего продольного ряда бугорков.

В линии *Theria*, начиная со второй половины мела, скорости эволюционных преобразований коронки щечных зубов и резцов неуклонно возрастали. Сначала между протоконом, параконном и метаконом верхних зубов появились промежуточные бугорки: параконуль и метаконуль. В линии *Metatheria* происходило увеличение коронки за счет стилирной полки (расширения наружного края верхних зубов), в линии *Eutheria* — за счет увеличения размеров параконуля и метаконуля. В раннем кайнозое в обеих линиях *Theria* происходит образование гипокона, дополнительного бугорка на верхних молярах. Коронки щечных зубов становятся квадритуберкулярными. В дальнейшем на этой основе формируется все разнообразие зубов современных млекопитающих.

Таким образом, представители одних линий сохраняют стабильность своей морфологии на протяжении многих миллионов лет, представители других — претерпевают значительные морфологические изменения. Возникает вопрос о причинах столь разных судеб различных эволюционных линий *Mammalia*. По-видимому, таких причин несколько.

Одна из этих причин — природа морфологических преобразований. Постоянство структур фенотипа обеспечивается стабилизирующим отбором и регуляторными механизмами самого организма (Шмальгаузен, 1968). Любое преобразование признака в процессе эволюции возможно только при дестабилизации его адаптивной нормы и увеличении масштабов изменчивости (Шишкин, 1987, 1988, 1988а; Раутиан, 1988, 2006), (рис. 2).

Это может происходить лишь при ослаблении стабилизирующего отбора и деструкции регуляторных механизмов. Однако дестабилизация признака, а тем более нескольких признаков одновременно, угрожает существованию таксона. Чем глубже уровень дестабилизации признака и выше уровень его варибельности, тем больше угроза существованию таксона, но тем более крупное морфологическое преобразование может быть реализовано (рис. 3). Возникает эффект “игольного ушка” — увеличение внутривидовой изменчивости приводит к снижению доли индивидов, максимально адаптированных к данным условиям внешней и внутренней среды. Чем значительнее внутривидовая изменчивость, тем меньше в популяции хорошо адаптированных индивидов. Если дестабилизации подвергается несколько признаков одновременно, угроза существования популяции еще больше возрастает. Именно поэтому в процессе эволюции невозможно одновременное преобразование большого числа признаков, ибо нарушение запрета неизбежно приводит к нарушению преемственности и к элиминации таксона. Поэтому так редко фиксируются крупные морфологические преобразования и, соответственно, появление таксонов высокого ранга. Таким образом, стабильность морфологии скелета, черепа, зубной системы *Triconodonta*, *Docodonta*, *Monotremata*, *Multituberculata* и *Gondwanatheria* объясняется сложностью строения представителей этих отрядов и высоким уровнем специализации с момента их появления в геологической летописи. Представители *Theria*, напротив, имели наименее специализированную и простую структуру зубов, всей зубной системы и посткраниального скелета. Это определяло их статус “изгоев” в наземной биоте мезозоя. Но при этом они имели меньше рисков и больше шансов на морфогенетические преобразования.

Существует и дополнительное объяснение. В мезозое структура экологических ниш наземных позвоночных была достаточно плотной. В триасе это было обусловлено адаптивным разнообразием териодонтов, большинство из которых по уровню пищевой специализации значительно превосходили первых млекопитающих. В юре и в мелу господствующее положение в наземных сообществах занимали диапсиды (“динозавры”). Дестабилизация фенотипа первых млекопитающих и связанное с этим нарушение адаптивной нормы могли привести к исчезновению их популяций. Лишь у *Theria*, имевших подчиненное значение в мезозойской биоте, уровень специализации черепа, зубной системы и посткраниального скелета был невысоким, ограничения на ее преобразования были менее жесткими. Структура динозавровых сообществ обуславливала функционирование стабилизирующего отбора, в том числе, и в популяциях млекопитающих.

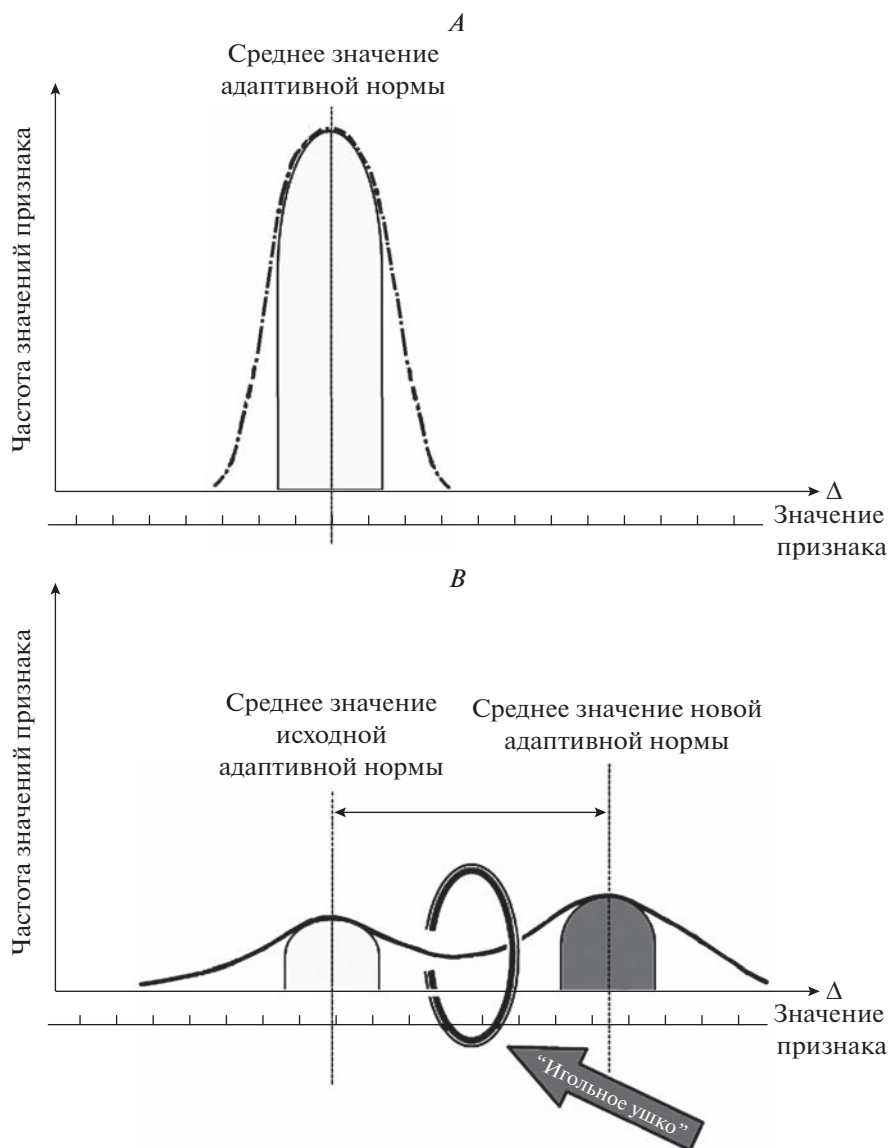


Рис. 2. Соотношение старой и новой адаптивной нормы признака в процессе дестабилизации и морфогенеза: *A* – исходное распределение частот значений признака до начала морфогенетического преобразования, *B* – новое распределение частот значений признака после морфогенетического преобразования. Чем больше дистанция между старой и новой нормой признака, тем меньшее количество особей в популяции адаптировано к условиям среды, тем меньше “игольное ушко”, тем выше риск вымирания популяции и элиминации таксона в ходе исторического развития.

ших. И только после крушения биоты динозавров началась их бурная радиация.

Морфологические преобразования коронки зубов тесно связаны со структурой всего зубного аппарата. Чем сложнее строение и выше специализация отдельных зубов, тем меньше количество таких зубов в зубной системе. Это правило не знает исключений. Ему может быть дано объяснение. Как показывают наблюдения над врожденной тератологией и aberrantными формами зубов современных и ископаемых млекопитающих, на левой и правой сторонах челюсти морфология каждого зуба проявляется независимо друг от друга

и может существенно различаться. Это предполагает, что онтогенез каждого зуба определяется сложным набором генов. Поскольку зубы любого млекопитающего образуют единый функциональный ансамбль, реализации геномных программ для каждого зуба должна быть в онтогенезе жестко скоррелирована между собой. Чем полнее зубная система, тем сложнее достигнуть такой корреляции развития. Чем меньше количество зубов, тем могут быть проще и, следовательно, надежнее как геномные, так и регуляторные механизмы их формирования в онтогенезе. По-видимому, именно с этим связано морфологическое

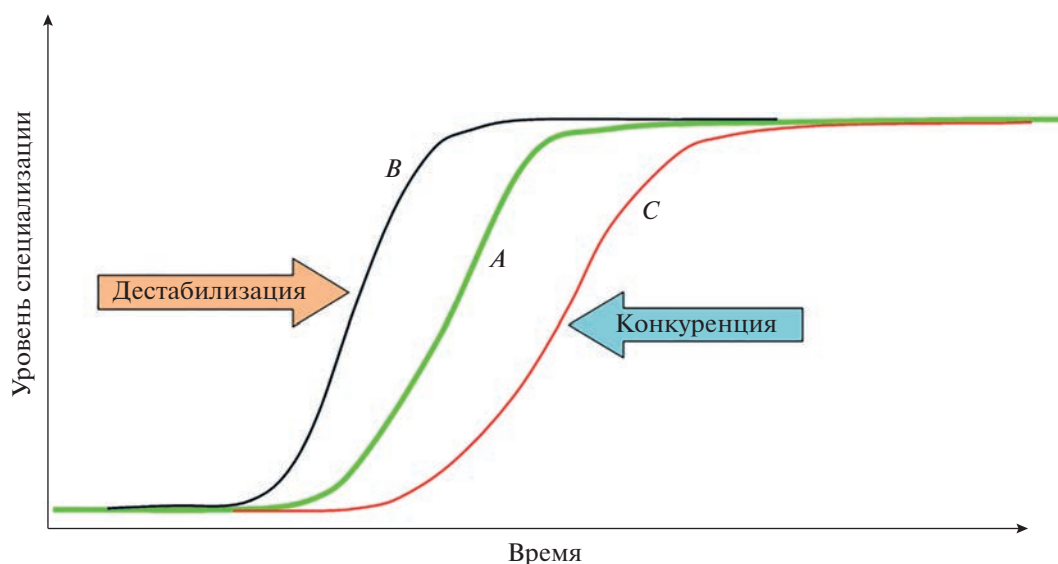


Рис. 3. Важнейшие факторы (Сцилла и Харибда), определяющие прохождение через “игольное ушко” араморфного преобразования признаков: *A* — сбалансированный вариант морфогенеза; *B* — быстрый вариант морфогенеза с кардинальными преобразованиями, резким снижением адаптивных возможностей и высокой вероятностью вымирания; *C* — замедленный вариант морфогенеза с минимальными преобразованиями, плавным и небольшим снижением адаптивных возможностей и риском быть вытесненным конкурентами.

разнообразие зубов кайнозойских Theria. Сокращение количественных показателей зубной системы открыло для Theria пути модификации и усложнения каждого зуба (Агаджанян, 2003а). На основании наблюдений можно предположить, что уменьшение количества геномных и регуляторных программ, реализующих одновременно развитие зубной системы в онтогенезе, облегчает их взаимную координацию. Вероятно, это правило может быть распространено на развитие всех систем организма.

Вымирание отрядов Prototheria и Eotheria было предопределено, т.к. они не имели возможности изменить свой статус в сообществе. Переход в крупный размерный класс им был закрыт хищными динозаврами, а в мелком размерном классе их стали в конце мела теснить обладатели трибосфенических щечных зубов, представители Metatheria и Eutheria. При этом некоторые из них, например дидельфид *Didelphodon vorax* из позднего мела Северной Америки и Канады, достигал размеров небольшой собаки и веса до 6 кг (Fox, Naylor, 2006; Wilson et al., 2016). Судя по строению зубной системы, он занимал экологическую нишу не только хищника, но и падальщика. Кроме того, Eutheria приобрели еще одно важное преимущество — более совершенный тип размножения: плацентарность, формирование которой началось в самом конце позднего мела. Основные направления эволюции млекопитающих в мезозое показаны на рис. 4.

Как известно, современные Monotremata размножаются путем откладывания яиц. При этом строение их генеративной системы имеет большие отличия от таковой других млекопитающих. У Monotremata нет пузырьков vesicula seminalis, коагулянтной железы и дискретной простатической железы, которые характерны для большинства млекопитающих. У Monotremata отсутствуют увеличенная простата и комплекс бульбоуретральных желез, описанных для большинства млекопитающих. Очень своеобразно строение сперматозоидов. У *Ornithorynchus* и *Tachyglossus* головка сперматозоида сильно вытянута и имеет периферическое расположение хроматина в ядре, аналогично сперматозоидам птиц.

Развитие яйцевых фолликулов Monotremata имеет сходство с таковым у зауропсидных рептилий. Строение покровов яиц Monotremata также типично для яиц зауропсид. Их мукоидная оболочка и скорлупа образуются при овуляции яиц во время их прохождения через фаллопиевы трубы или в матке. Полностью сформировавшаяся скорлупа яиц утконоса и ехидны имеет очень сходную структуру. Ультраструктура поверхности внутриматочных яиц утконоса построена из свободно расположенных нерегулярных гранул, что контрастирует с фиброзной структурой птичьих яиц.

Уникальный репродукционный цикл у самок однопроходных является следствием интеграции маточной желточной секреторной фазы, т.е. они имеют зауропсидный тип репродукции. На формирование основного источника питания эмбри-

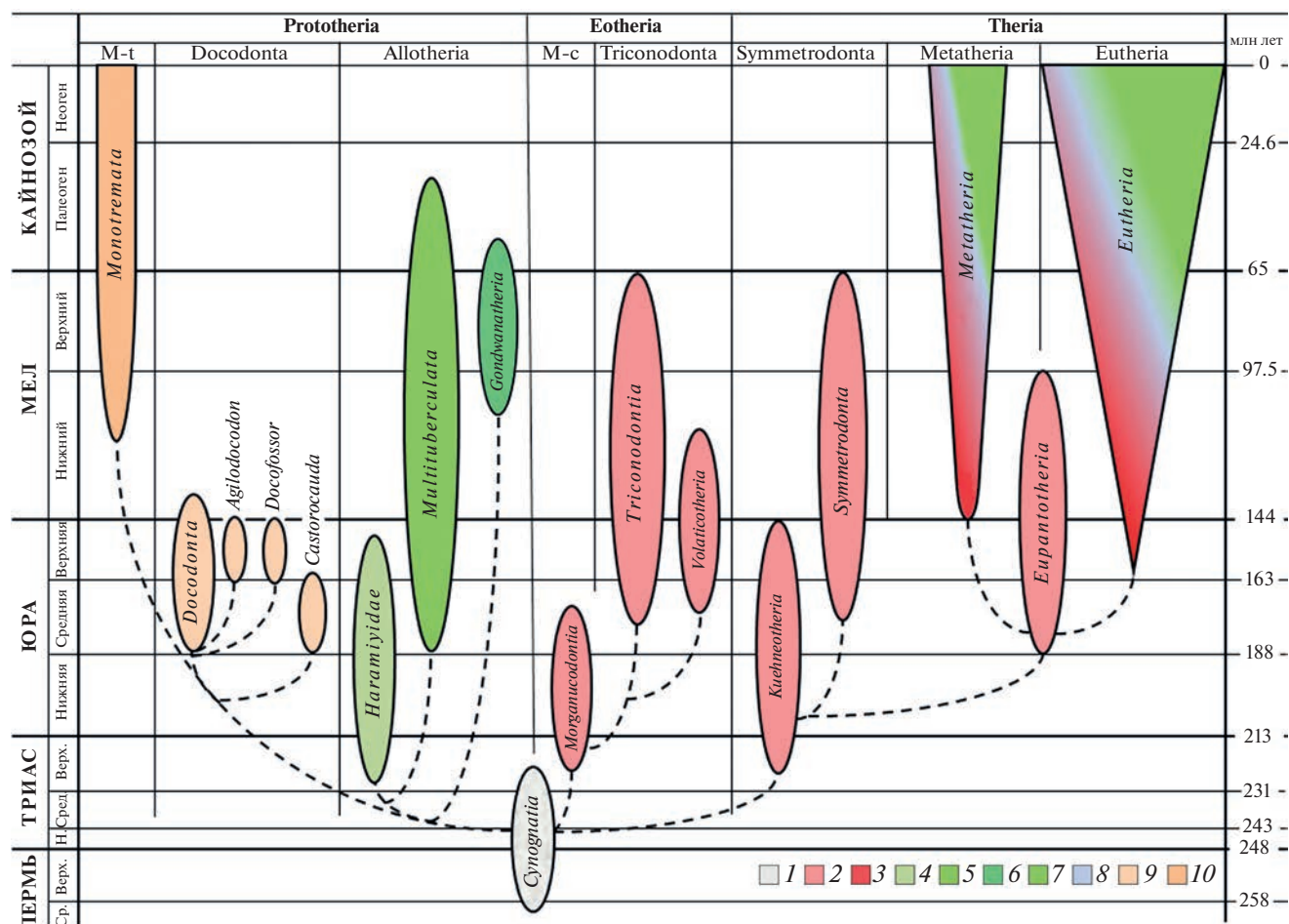


Рис. 4. Направления адаптивной радиации млекопитающих мезозоя:

1 – различные адаптивные типы поздних териодонтов Synognathia; 2 – неспециализированное плотоядение, преимущественно беспозвоночными; 3 – специализированное плотоядение, в т.ч. позвоночными; 4 – неспециализированное растительноядение, преимущественно семеноядение, и питание беспозвоночными; 5 – специализированное растительноядение, преимущественно семеноядение, питание генеративными частями растений, луковицами, клубнями, корневищами; 6 – высокоспециализированное растительноядение, включая питание вегетативными частями растений; 7 – высокоспециализированное растительноядение, включая питание компонентами травяного покрова; 8 – смешанный тип питания, включающий питание растительными и животными объектами; 9 – преимущественное питание мелкими беспозвоночными; 10 – питание крупными водными беспозвоночными и личинками термитов.

она идут продукты секреции слизистой оболочки матки (во время желточной фазы развития эмбриона), а не яичника.

Физиология размножения Monotremata и арханизм их генеративной системы сохраняют до сегодняшнего дня облик генеративной системы наземных позвоночных триаса, а, вероятно, и более древних этапов эволюции позвоночных. Судя по всему, яйцоткладывание было характерным типом размножения всех предшественников Monotremata, т.е. Docodonta и Multituberculata. Анализ размножения Multituberculata посвящено специальное исследование (Kielan-Jaworowska, 1979). На основании формы и размеров тазовых костей *Kryptobaatar dashzevegi* был сделан вывод о том, что Multituberculata, возможно, обладали живо-

рождением, правда, размер появлявшихся на свет детенышей был очень маленький, подобно размерам детенышей современных Marsupialia. Во всех случаях можно утверждать, что ни один из представителей Prototheria не обладал плацентарностью современного типа. Более того, судя по всему, плацентарность, как набор морфологических и физиологических признаков длительного вынашивания эмбрионов, возникла сравнительно недавно даже в стволе Theria.

Маркером появления плацентарности является исчезновение эпипубических (сумчатых) костей. Развитие крупного эмбриона невозможно при наличии эпипубических костей, т.к. они ограничивают размеры брюшной полости. Эти кости имели все териодонты, все известные Про-

totheria и Eotheria, юрские и меловые Theria и даже позднемеловые Eutheria (Jäger et al., 2020; Kielan-Jaworowska, 1979; Hu et al., 1997; Novacek et al., 1997; Szalay, Trofimov, 1996). Это означает, что плацентарность, как комплекс признаков длительного вынашивания эмбриона, окончательно сформировалась в стволе Eutheria только к началу кайнозоя. Группы, в которых возникла плацентарность, получили существенные преимущества, особенно на стадии пренатального развития. Принципиальное увеличение сроков эмбриогенеза привело к увеличению роли регуляторных механизмов в онтогенетических и филогенетических преобразованиях, сделало эти процессы более пластичными, увеличило скорость эволюционной реакции таксонов на требования внешней среды. Усиление связи организма эмбриона и организма матери оказалось особенно важным для развития и эволюционных преобразований нервной системы и, прежде всего, головного мозга. Именно по уровню развития центральной нервной системы Eutheria принципиально отличаются от Prototheria, Eotheria, Metatheria. Именно центральная нервная система получает гипертрофированное развитие в эмбриогенезе плацентарных. Это объясняется двумя причинами: физиологической и функциональной.

Эмбрион плацентарных, в т.ч. их головной мозг, лучше обеспечивается кислородом и питательными веществами, чем детеныш Metatheria, висящий на соске в сумке матери. Кроме того, новорожденный детеныш сумчатого должен обладать мощной лицевой и челюстной мускулатурой для реализации функции сосания, что накладывает ограничения на постнатальные преобразования черепа.

У плацентарных на эмбриональной стадии головной мозг, центральная нервная система, пребывают в функциональной паузе. Развитие “органа” (головного мозга) жестко не связано с существованием эмбриона. Отсутствие прямой связи между развитием эмбриона и структурой центральной нервной системы снимает запреты на ее преобразование. Невозможно существование системы, в которой головной мозг преобразовывался бы сам и одновременно отвечал бы за нормальное функционирование развивающегося организма. Продолжительная беременность удлинила сроки онтогенетического развития центральной нервной системы и, следовательно, повысила возможности ее преобразования и усложнения. Таким образом, плацентарность явилась для позвоночных спусковым механизмом эволюции головного мозга.

Это хорошо видно при сравнении головного мозга различных представителей класса Mammalia. Морфология мозга довольно хорошо изучена по следам и отливкам полости черепной короб-

ки триконодонтид, докодонтов, мультитуберкулят и эупантотериев (Simpson, 1928; Lillegraven, Krust, 1991; Kielan-Jaworowska, 1983, 1986; Krause, Kielan-Jaworowska, 1993). Установлено, что они имели сходное строение головного мозга, для которого было характерно слабое развитие полушарий переднего мозга. Большие полушария головного мозга имели продолговатую форму, по своим размерам лишь незначительно превышали обонятельные доли и были лишены складок. У всех мезозойских млекопитающих, включая Eupantotheria (непосредственных предков Metatheria и Eutheria), большие полушария не перекрывали мозжечка. При этом размеры самого мозжечка едва превышали диаметр спинного мозга. У современных ехидны и утконоса, в противоположность мезозойским млекопитающим, передние полушария значительно превышают по своим размерам обонятельные доли и частично прикрывают переднюю часть мозжечка. Кроме того, у ехидны лобные доли несут по две складки, которые разделяют соматосенсорную и моторную, зрительную и аудиторную области кортекса (Rowe, Bohringer, 1992). Все это резко контрастирует с морфологией центральной нервной системы современных млекопитающих, полушария головного мозга которых значительно превышают по размерам обонятельные доли и полностью покрывают мозжечок. Исключение составляют, например, тенреки, у которых мозжечок не полностью прикрыт полушариями головного мозга.

Внутри группы Metatheria и Eutheria также существуют значительные различия в величине и пропорциях головного мозга. Хорошо известны сопоставления мозговой полости черепов сумчатого волка (*Thylacinus*) и волка (*Canis*), сумчатого дьявола (*Sarcophilus*) и росомахи (*Gulo*) (Weber, 1927). Имея сходные размеры и схожую экологию, названные представители сумчатых имеют значительно меньший объем черепной коробки, чем их аналоги плацентарных.

Увеличение размеров головного мозга ярко выражено и в эволюции плацентарных. Сопоставление представителей лошадеобразных (эоценового *Hyracotherium*, олигоценового *Meshippus*, раннемиоценового *Anchitherium*, позднемиоценового *Merychippus*, плиоценового *Pliohippus* и плейстоценовой *Equus*) показывает неуклонное увеличение размеров головного мозга, увеличение количества и усложнение складок коры (Edinger, 1948). Выразительную картину дает сравнение небольшого головного мозга эоценового *Dinoceras* и крупного мозга современной *Equus* (Weber, 1927). Тенденция увеличения головного мозга ярко выражена в эволюции приматов (Szalay, Delson, 1979).

Важно подчеркнуть, что начало принципиальных преобразований головного мозга приходится

на палеоцен и совпадает по времени с исчезновением сумчатых костей у *Eutheria*, т.е. с появлением совершенной плацентарности.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке фонда РФФИ, проект № 22-28-00049.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянов А.О., Лопатин А.В., 2011. Филогения Триконодонтов и Симметродонтов и происхождение современных млекопитающих // Доклады Академии наук. Т. 436. № 2. С. 276–279.
- Аверьянов А.О., Лопатин А.В., 2014. О филогенетическом положении Однопроходных млекопитающих (*Mammalia*, *Monotremata*) // Палеонтологический журнал. № 4. С. 83–104.
- Агаджанян А.К., 2003. Вопросы ранней радиации млекопитающих // Палеонтологический журнал. № 1. С. 78–91.
- Агаджанян А.К., 2003а. Адаптивная радиация млекопитающих: основные этапы // Палеонтологический журнал. № 2. С. 73–81.
- Еськова К.А., Рutowская М.В., Ивлев Ю.Ф., 2022. Тепловые окна у русской выхухолы. Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии. (XI Съезд Териологического общества при РАН). Материалы конференции с международным участием, 14–18 марта 2022 г., г. Москва, ИПЭЭ РАН. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 109.
- Ковалевский В.О., 1875. Остеология двух ископаемых видов из группы копытных. *Entelodon* и *Gelocus aymardi* // Известия Императорского общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. Т. XVI. Вып. 1. С. 2–61.
- Ковалевский В.О., 1948. Об *Anchitherium aurelianense* Сув. и о палеонтологической истории лошадей. 1873. В.О. Ковалевский. Палеонтология лошадей. Изд. АН СССР. С. 1–147.
- Ковалевский В.О., 1948а. Остеология *Anchitherium aurelianense* Сув. как формы, выясняющей генеалогию типа лошадей. 1873. В.О. Ковалевский. Палеонтология лошадей. Изд. АН СССР. С. 153–252.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С., 1993. Юрский экологический кризис сообщества наземных тетрапод и эвристическая модель сопряженной эволюции сообщества и биоты // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука. С. 60–95.
- Лопатин А.В., 2013. Новые находки раннемеловых млекопитающих в Монголии // Доклады Академии Наук. Т. 449. № 4. С. 491–493.
- Лопатин А.В., Аверьянов А.О., Мащенко Е.Н., Лещинский С.В., 2009. Раннемеловые млекопитающие Западной Сибири. 2. *Tegotheriidae* // Палеонтологический журнал. № 4. С. 92–100.
- Лопатин А.В., 2018. Современные данные о происхождении и ранней радиации млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 97. № 8. С. 1013–1020.
- Раутиан А.С., 1988. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра. С. 76–118.
- Раутиан А.С., 2006. Букет законов эволюции. Эволюция биосферы и биоразнообразия. Ред. С.В. Рожнов. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 20–18.
- Ромер А.Ш., Парсонс Т., 1992. Анатомия позвоночных. Т. 1. М.: Мир. 355 с.
- Татаринов Л.П., 1974. Териодонты СССР // Труды Палеонтологического института АН СССР. Т. 143. М.: Наука. 251 с.
- Татаринов Л.П., 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 258 с.
- Татаринов Л.П., 1999. Носовая полость, максиллярная сенсорная система и некоторые особенности головного мозга иктидозухойдей (*Reptilia*, *Theriodontia*) // Палеонтологический журнал. № 1. С. 101–113.
- Шишкин М.А., 1987. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоэкологические кризисы. М.: Наука. С. 76–124.
- Шишкин М.А., 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 2. С. 142–169.
- Шишкин М.А., 1988а. Закономерности эволюции онтогенеза. Современная палеонтология. Том 2. С. 169–209.
- Шмальгаузен И.И., 1968. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М.: Наука. 451 с.
- Allin E.F., Hopson J.A., 1992. Evolution of the auditory system in Synapsida (“mammalian-like reptiles” and primitive mammals) as seen in the fossil record // The evolution biology of hearing. New York—Berlin etc.: Springer-Verlag. P. 587–614.
- Archer M., Flannery T.F., Ritchie A., Molnar R.E., 1985. First Mesozoic mammal from Australia – an Early Cretaceous monotreme // Nature. V. 318. P. 363–366.
- Archer M., Jenkins F., Hand S.J., et al., 1992. Description of the skull and non-vestigial dentition of a Miocene platypus (*Obdurodon diksoni* n.sp.) from Riversleigh, Australia, and the problem of monotreme origins // Platypus and Echidnas. N.S. Wales: Publ. Royal Zool. Soc. P. 15–27.
- Averianov A.O., Lopatin A.V., Krasnolutskii S.A., Ivantsov S.V., 2010. New Docodontans from the Middle Jurassic of Siberia and reanalysis of Docodonta interrelationships // Proceed. of the Zoological Institute RAS. V. 314. № 2. P. 121–148.
- Averianov A., Martin T., Lopatin A., Krasnolutskii S.A., 2013. Stem therian mammal *Amphibetulimus* from the Middle Jurassic of Siberia. *Paläontologische Zeitschrift*. Scientific Contributions to Palaeontology. S. 1–10. ISSN 0031-0220.
- Averianov A.O., Martin Th., Lopatin A.V. b., 2013a. A new phylogeny for basal Trechnotheria and Cladotheria and affinities of South American endemic Late Cretaceous mammals. *Naturwissenschaften*. Bd. 100. S. 311–326. <https://doi.org/10.1007/s00114-013-1028-3>

- Bemmelen J.F. van*, 1901. Der Schädelbau der Monotremen // Semons Zool. Forschungsreisen in Australien usw. Jena. Dritter Band: Monotremen und Marsupialier. II. Lieferung IV. 94 S.
- Butler P.M.*, 1986. Docodont molars as tribosphenic analogues (Mammalia, Jurassic) // Mem. Museum. Nat. Histoir, Paris, Ser. C. V. 53. P. 329–340.
- Butler P.M.*, 1997. An alternative hypothesis on the origin of Docodont molar teeth // Journal of Vertebrate Paleontology. V. 17 (2). P. 435–439.
- Clemens W.A., Kielan-Jaworowska Z.*, 1979. Multituberculata // Mesozoic mammals: the first two-thirds of mammalian history. Ed. J.A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska, W.A. Clemens. Berkely: Univ. California Press. P. 99–149.
- Crompton A.W., Ai-Lin Sun.*, 1985. Cranial structure and relationships of the Liassic mammal Sinoconodon // Zool. J. Linn. Soc. V. 85. P. 99–119.
- Crompton A.W., Jenkins F.A.*, 1979. Origin of mammals // Mesozoic mammals: the first two-thirds of mammalian history. Ed. J.A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska, W.A. Clemens. Berkely: Univ. California Press. P. 59–73.
- Edinger T.*, 1948. Evolution of horse brain. Mem. Geol. Soc. Amer., mem. 25. P. 1–177.
- Flannery T.F., Archer M., Rich T.H., Jones R.*, 1995. A new family of monotremes from the Cretaceous of Australia. Nature. V. 377. № 6548. P. 418–420.
- Fox R.C., Naylor B.G.*, 2006. Stagodontid marsupials from the Late Cretaceous of Canada and their systematic and functional implications // Acta Palaeontologica Polonica. V. 51. № 1. P. 13–36.
- Gurovich Y.*, 2005. Bio-Evolutionary aspects of Mesozoic Mammals: Description, phylogenetic relationships and evolution of the Gondwanatheria, (Late Cretaceous and Paleocene of Gondwana). Tesis presentada para obtener el título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el area de Ciencias Biológicas. Buenos Aires. P. 1–546.
- Gurovich Y., Beck, R.*, 2009. The phylogenetic affinities of the enigmatic mammalian clade Gondwanatheria // Journal of Mammalian Evolution. V. 16. № 1. P. 25–49.
- Han G., Mao F., Bi S., Wang Y., Meng J.*, 2017. A Jurassic gliding euharamiyidan mammal with an ear of five auditory bones // Nature. V. 451–466.
- Hopson J.A., Kielan-Jaworowska Z., Allin E.F.*, 1989. The cryptic jugal of multituberculates // Journal of Vertebrate Paleontology. V. 9. № 2. P. 201–209.
- Hopson J.A., Rougier G.W.*, 1993. Braincase structure in the oldest known skull of therian mammal: implications for mammalian systematics and cranial evolution // Amer. J. Sci. V. 293. P. 268–299.
- Hu Y., Wang Y., Luo Z., Li C.*, 1997. A new symmetrodont mammal from China and its implications for mammalian evolution // Nature. V. 390. № 13. P. 137–142.
- Jäger K.R.K., Luo Z.-X., Martin T.*, 2020. Postcranial skeleton of Henkelotherium guimarotae (Cladotheria, Mammalia) and locomotor adaptation // Journal of Mammalian Evolution. V. 27. P. 349–372.
- Jenkins F.A., Gatesy S.M., Shubin N.H., Amaral W.W.*, 1997. Haramiyids and Triassic mammalian evolution // Nature. V. 385. № 20. P. 715–718.
- Ji Q., Zhe-Xi Luo, Ji Shu'an.*, 1999. A Chinese triconodont mammal and mosaic evolution of the mammalian skeleton // Nature. № 398. P. 326–330.
- Ji Q., Luo, Z. X., Yuan C.-X., Tabrum A.R.*, 2006. A swimming mammaliaform from the Middle Jurassic and ecomorphological diversification of early mammals // Science, V. 311. P. 1123–1126.
- Kemp T.S.*, 2005. The Origin and Evolution of Mammals. Oxford University Press. 331 p.
- Kemp T.S.*, 2006. The origin and early radiation of the therapsid mammal-like reptiles: a palaeobiological hypothesis // Journal Compilation European Society for Evolutionary Biolog. P. 1231–1247.
- Kermack K.A., Mussett F.*, 1958. The jaw articulation of the Docodonta and the classification of Mesozoic mammals // Proc. Royal Soc. Ser. B. V. 148. P. 204–215.
- Kermack D.M., Kermack K.A., Mussett F.*, 1968. The Welsh pantothere Kuehneotherium praecursoris // Zool. J. Linn. Soc. V. 47. № 312. P. 407–423.
- Kermack K.A., Kermack D.M., Lees P.M., Mills J.R.E.*, 1998. New multituberculate-like teeth from the Middle Jurassic of England // Acta Palaeontologica Polonica. V. 43. № 4. P. 581–606.
- Kermack K.A., Kielan-Jaworowska Z.*, 1971. Therian and nontherian mammals // Zool. J. Linn. Soc. V. 50. Suppl. 1. P. 103–115.
- Kermack K.A., Lee A.J., Lees P.M., Mussett F.*, 1987. A new docodont from the Forest Marble. Zoological // Journal of the Linnean Society. V. 89. P. 1–39.
- Kermack K.A., Mussett F., Rigney H.W.*, 1981. The skull of Morganucodon // Zool. J. Linn. Soc. London. V. 71. P. 1–158.
- Kielan-Jaworowska Z.*, 1979. Pelvis structure and nature of reproduction in Multituberculata // Nature. V. 277. № 5695. P. 402–403.
- Kielan-Jaworowska Z.*, 1983. Multituberculate endocranial casts // Palaeovertebrata. V. 13. № 1–2. P. 1–12.
- Kielan-Jaworowska Z.*, 1986. Brain evolution in Mesozoic mammals // Contributions to Geology, University of Wyoming. Special paper 3. P. 21–34.
- Kielan-Jaworowska Z.*, 1992. Interrelationships of Mesozoic mammals // Histor. Biol. V. 6. P. 185–202.
- Kielan-Jaworowska Z., Cifelli R., Luo Zhe-Xi.*, 2004. Mammals from the age of dinosaurs: origins, evolution, and structure. New York: Columbia University Press. 630 p.
- Kielan-Jaworowska Z., Gambaryan P.P.*, 1994. Postcranial anatomy and habits of Asian multituberculate mammals // Fossils & strata. № 36. 92 p.
- Koenigswald W. v., Goin F., Pascual R.*, 1999. Hypsodonty and enamel microstructure in the Paleocene gondwanatherian mammal *Sudamerica ameghinoi* // Acta Palaeontologica Polonica. V. 44 (3). P. 263–300.
- Krause D.W., Kielan-Jaworowska Z., Bonaparte J.F.*, 1992. Ferugliotherium Bonaparte, the first known multituberculate from South Africa // J. Vert. Paleont. V. 12. P. 351–376.
- Krause D.W., Kielan-Jaworowska Z.*, 1993. The endocranial cast and encephalization quotient of *Ptilodus* (Multituberculata, Mammalia) // Palaeovertebrata. V. 22. № 2–3. P. 99–112.

- Krause D.W., Prasad G.V.R., von Koenigswald W., Sahni A., Grinek F.E., 1997. Cosmopolitanism among Gondwanan Late Cretaceous mammals // *Nature*. V. 390. P. 504–507.
- Krause D.W., Hoffmann S., Wible J.R., Kirk E.C., Schultz J.A., von Koenigswald W., Groenke J.R., Rossie J.B., O'Connor P.M., Seiffert E.R., Dumont E.R., Holloway W.L., Rogers R.R., Rahantariisoa L.J., Kemp A.D., Andriamialison H., 2014. First cranial remains of a gondwanatherian mammal reveal remarkable mosaicism // *Nature*. V. 515. P. 513–527.
- Krause D.W., Hoffmann S., Hu Y., Wible J.R., Rougier G.W., Kirk E.C., Groenke J.R., Rogers R.R., Rossie J.B., Schultz J.A., Evans A.R., Koenigswald von W., Rahantariisoa L.J., 2020. Skeleton of a Cretaceous mammal from Madagascar reflects long-term insularity // *Nature*. V. 581. P. 421–439.
- Lillegraven J.A., Krust G., 1991. Cranio-mandibular anatomy of *Haldanodon expectatus* (Docodonts; Mammalia) from the Late Jurassic of Portugal and its implications to the evolution of mammalian characters // *Contrib. Geol. Univ. Wyoming*. V. 28. № 2. P. 39–138.
- Lopatin A.V., Averianov A.O., 2005. A new Docodont (Docodonts, Mammalia) from the Middle Jurassic of Siberia // *Doklady Biological Sciences*. V. 405. P. 434–436.
- Lopatin A.V., Averianov A.O., 2009. Mammals that coexisted with dinosaurs finds on Russian territory // *Vestnik Rossiiskoi Akademii Nauk*. V. 79. № 6. P. 523–529.
- Lopatin A.V., Averianov A.O., 2017. The stem placental mammal *Prokennalestes* from the Early Cretaceous of Mongolia // *Paleontological Journal*. V. 51. № 12. P. 1293–1374.
- Luo Z.X., Meng Q.J., Ji Q., Liu D., Zhang Y.G., Neander A.I., 2015. Evolutionary development in basal mammaliaforms as revealed by a docodontan // *Science*. V. 347 (6223). P. 760–764.
- Martin T., Averianov A.O., 2010. Mammals from the Middle Jurassic Balabansai Formation of the Fergana Depression, Kyrgyzstan // *Journal of Vertebrate Paleontology*. V. 30. P. 855–871.
- McKenna M.C., 1969. The origin and early differentiation of therian mammals // *Ann. New York Acad. Sci.* V. 167. P. 217–240.
- McKenna M.C., Kielan-Jaworowska Z., 2000. Earliest eutherian mammal skull, from the Late Cretaceous (Coniacian) of Uzbekistan // *Acta Paleontol. Pol.* V. 45. № 1. P. 1–54.
- Meng Q.J., Ji Q., Zhang Y.G., Liu D., Grossnickle D.M., Luo Z.X., 2015. An arboreal docodont from the Jurassic and mammaliaform ecological diversification // *Science*. V. 347. P. 764–768.
- Mesozoic mammals: the first two-thirds of mammalian history, 1979. Ed. J.A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska, W.A. Clemens. Berkeley: Univ. California Press. 311 p.
- Miao D., 1988. Skull morphology of *Lambdopsalis bulla* (Mammalia, Multituberculata) and its implications to mammalian evolution. Spec. pap., Univ. Wyoming. Contr. Geol. № 4. P. 1–104.
- Müller A.H., 1970. Lehrbuch der Paläozoologie. Band III. Vertebraten, Mammalia. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag. 855 S.
- Müller A.H., 1989. Lehrbuch der Paläozoologie. Band III. Vertebraten, Mammalia. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag. 865 S.
- Musser A.M., Archer M., 1998. New information about the skull and dentary of the Miocene platypus *Obdurodon dicksoni*, and a discussion of ornithorhynchid relationships // *Philos. Trans. Royal Soc. of London. Ser. B*. V. 353. P. 1063–1078.
- Novacek M.J., 1986. Origin and transformation of the mammalian stapes // *Contrib. Geol. Univ. Wyoming. Spec. Pap.* 3. P. 35–53.
- Novacek M.J., 1990. Morphology, paleontology, and the higher clades of mammals // *Current mammalogy*. V. 2. Ed. H.H. Genoways. N.Y.: Plenum Publ. Corp. P. 507–543.
- Novacek M.J., Rougier G.W., Wible J.R., McKenna M.C., Dashzeveg D., Horovitz I., 1997. Epipubic bones in eutherian mammals from the Late Cretaceous of Mongolia // *Natura*. V. 389. № 2. P. 483–485.
- O'Connor P.M., Krause D.W., Stevens N.J., Groenke J.R., MacPhee R.D.E., Kalthoff D.C., Roberts E.M., 2019. A new mammal from the Turonian–Campanian (Upper Cretaceous) Galula Formation, southwestern Tanzania // *Acta Palaeontologica Polonica*. V. 64. № 1. P. 65–84.
- Parrington F.R., 1979. The evolution of the mammalian middle and outer ears: a personal review // *Biol. Rev.* V. 54. P. 369–387.
- Pascual R., Archer M., Jaureguizar E.O., Prado J.L., Godthelp H., Hand S.J., 1992. First discovery of monotremes in South America // *Nature*. V. 356. P. 704–705.
- Pascual R., Goin F.J., Balarino L., Udrizsar Sauthier D.E., 2002. New data on the Paleocene monotreme *Monotrematum sudamericanum*, and the convergent evolution of triangulate molars // *Acta Palaeontologica Polonica*. V. 47. № 3. P. 487–492.
- Pian R., Archer M., Hand S.J., 2013. A new, giant platypus, *Obdurodon tharalkooschild*, sp. nov. (Monotremata, Ornithorhynchidae), from the Riversleigh World Heritage Area, Australia // *Journal of Vertebrate Paleontology*. V. 33. № 6. P. 1255–1259.
- Piveteau J., 1961. *Traité de Paléontologie*. Tome VI. L'origine des Mammifères et les aspects fondamentaux de leur évolution. Paris. 1135 p.
- Prasad G.V.R., Verma O., Sahni A., Krause D.W., Khosla A., Parmar V., 2007. A new Late Cretaceous Gondwanatherian mammal from Central India // *Proc. Indian Natn. Sci. Acad.* V. 73. № 1. P. 17–24.
- Qiang J., Zhexi L., Shu-an J., 1999. A Chinese triconodont mammal and mosaic evolution of the mammalian skeleton // *Nature*. V. 398. P. 326–330.
- Rich T.H., Hopson J.A., Gill P.G., Trusler P., Rogers-Davidson S., Morton S., Cifelli R.L., Pickering D., Kool L., Siu K., Burgmann F.A., Senden T., Evans A.R., Wagstaff B.E., Seegets-Villiers D., Corfe I.J., Flannery T.F., Walker K., Musser A.M., Archer M., Pian R., Vickers-Rich P., 2016. The mandible and dentition of the Early Cretaceous monotreme *Teinolophos trusleri* // *Australasian Journal of Palaeontology*. Alcheringa 40, ISSN 0311-5518.
- Rich T.H., Vickers-Rich P., Constantine A., Flannery T.F., Kool L., Van Klaveren N., 1999. Early Cretaceous mam-

- mals from Flat Rocks, Victoria, Australia // Records of the Queen Victoria Museum and Art Gallery. № 106. P. 1–34.
- Rich T.H., Vickers-Rich P., Trusler P., Flannery T.F., Cifelli R., Constantine A., Kool L., van Klaveren N., 2001. Monotreme Nature of the Australian Early Cretaceous mammal *Teinolophos* // Acta Palaeontologica Polonica. V. 46. № 1. P. 113–118.
- Rougier G.W., Chornogubsky L., Casadio S., Arango N.P., Giallombardo A., 2009. Mammals from the Allen Formation, Late Cretaceous, Argentina // Cretaceous Research. V. 30. P. 223–238.
- Rowe M.J., Bohringer R.C., 1992. Functional organization of the cerebral cortex in Monotremes. Platypus and echidnas. Ed. Augee M.L. // Royal Zool. Soc. New South Wales. Mosman. P. 177–193.
- Rowe T., 1988. Definition, diagnosis, and origin of Mammalia // J. Vertebr. Paleontol. V. 8. № 3. P. 241–264.
- Sigogneau-Russell D., Hahn, R., 1995. Reassessment of the late Triassic symmetrodont mammal *Woutersia* // Acta Palaeontologica Polonica. V. 40. 3. P. 245–260.
- Simpson G.G., 1928. A catalogue of the Mesozoic Mammalia in the Geological Department of the British Museum. London, Willam Clowes & Sons, Limited. 208 p.
- Simpson G.G., 1929. American Mesozoic Mammalia. London, New Haven – Yale University Press. 171 p.
- Simpson G.G., 1938. Osteography of the ear region in Monotremes // Amer. Museum Novitas. № 978. P. 1–15.
- Szalay F.S., Delson E., 1979. Evolutionary history of the primates. London: Academic press, INC. 580 p.
- Szalay F.S., Trofimov B.A., 1996. The Mongolian Late Cretaceous *Asiatherium*, and the early phylogeny and paleobiogeography of Metatheria // Journal of Vertebrate Paleontology. V. 16. № 3. P. 474–509.
- Verma O., Prasad G.V.R., Khosla A., Parmar V., 2012. Late Cretaceous Gondwanatherian mammals of India: distribution, interrelationships and biogeographic implications // Journal of the Palaeontological Society of India. V. 57. № 2. P. 95–104.
- Weber M., 1927. Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia. Jena: Verlag von Gustav Fischer. B. I. 444 S.
- Wible J.R., Hopson J.A., 1993. Basicranial evidence for early mammal phylogeny // Mammal phylogeny. N. Y.: Springer-Verlag. P. 45–62.
- Wilson G.P., Ekdale E.G., Hoganson J.W., Cade J.J., Linden A.V., 2016. A large carnivorous mammal from the Late Cretaceous and the North American origin of marsupials // Nature Communications. 7:13734. <https://doi.org/10.1038/ncomms13734> www.nature.com/naturecommunications
- Zheng X., Bi S., Wang X., Meng J., 2013. A new arboreal haramiyid shows the diversity of crown mammals in the Jurassic period // Nature. V. 500. P. 199–202.

THE MAIN DIRECTIONS OF MAMMALIAN EVOLUTION

A. K. Agadzhanian*

Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

**e-mail: aagadj@paleo.ru*

Modern views on the origin and early evolution of mammals are presented. The work uses the material accumulated by the author on the morphology of modern and fossil monotremes, marsupials and placentals. Data on Mesozoic mammals, including those obtained in recent years, are summarized. A model of the mechanism of morphogenetic transformations during the evolutionary development of Mammalia is proposed. An overview of the main directions of the formation of mammals from the Late Triassic to the Cenozoic is given.

Keywords: Mammalia, Mesozoic, Cenozoic

УДК 591.9:599

ТЕРИОФАУНИСТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ: ИСТОРИЯ ИЗМЕНЕНИЯ ПОДХОДОВ И СОВРЕМЕННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ

© 2023 г. А. А. Лисовский*

*Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, 119071 Россия*

**e-mail: andlis@zmmu.msu.ru*

Поступила в редакцию 14.11.2022 г.

После доработки 09.02.2023 г.

Принята к публикации 20.02.2023 г.

Проведен анализ териофаунистических исследований за последние два с половиной века. Прослежены исторические изменения в фаунистике и их связь с ареалогическими концепциями. Выявлены основные факторы, тормозившие развитие ареалогии, несмотря на постоянное возрастание объемов фаунистической информации. Благодаря технологическим и теоретическим изменениям, произошедшим в последние десятилетия, были решены проблемы хранения и поиска фаунистической информации, разработаны подходы к использованию любительских данных, сформулирована необходимая структура собираемой фаунистической информации, описаны подходы к планированию сбора материала. Активное использование фаунистических данных в экологическом моделировании ареалов позволило понять их необходимое пространственное распределение для описания ареалов видов.

Ключевые слова: фаунистические исследования, ареал, млекопитающие

DOI: 10.31857/S0044513423040086, **EDN:** URLIYY

Фаунистические исследования в России традиционно составляют значительный пласт зоологических работ. Такая тенденция понятна, учитывая огромную территорию страны. Кроме исследовательского интереса, долгое время фаунистика представляла интерес и для обеспечения хозяйственных нужд человека. Не будет преувеличением сказать, что современная российская территория сформировалась в процессе уточнения ареала соболя — высокая цена на пушнину XVI–XVII веков стала причиной поиска русскими землепроходцами новых территорий, способных обеспечить казну “мягкой рухлядью” (Кречмар, 2021). После утраты интереса к пушнине, фаунистика получила новый толчок в процессе формирования охотничьего хозяйства (Колосов, 1938; Томилин, 1953), а затем в процессе эпизоотологических исследований (Коренберг, 1979; Егоров и др., 2014; Корзиков и др., 2019). Интенсивность фаунистических исследований, поддерживаемая академическим интересом, не снизилась и позднее.

Какие задачи стоят перед фаунистикой? Очевидно, что базовая ее задача — это сбор информации для описания ареалов животных. Успех сбора фаунистической информации зависит от трех компонент (без учета очень важной в фаунистике

квалификации исследователя): выбор места проведения исследования (перспективный участок на карте), выбор точек для сбора информации на местности (расположение ловушек в конкретных биотопах или на их стыке, позволяющее решить задачи по сбору информации по конкретным видам), выбор методов сбора информации (отловы разными типами ловушек, маршрутные или стационарные наблюдения, установка фотоловушек, ловушек для сбора волос, ДНК-проб и многие другие). Методам сбора фаунистической информации посвящена обширная литература (Новиков, 1949; Приклонский, 1973; Росcock, Jennings, 2006; Hinlo et al., 2017; Шефтель, 2018; Подольский и др., 2019). Выбор конкретных локаций на местности во многом зависит от полевого опыта исследователя и его умения воспринимать публикации по экологии интересующих его видов. Эта работа посвящена в большей степени выбору места проведения фаунистического исследования.

Как и в случае любых пространственных исследований (Wang et al., 2012), точки сбора информации можно выбирать случайно, по ячейкам регулярных сетей или располагать их в ключевых участках в рамках некой концепции описания ареала (здесь и далее слово “ареал” используется

как краткий синоним области распространения). Естественно, в последнем случае выбор точек исследования должен быть полностью определяем теоретической концепцией, т.е. фаунистическое исследование оказывается зависимым от зоо- или биогеографической теории.

Поэтому здесь нельзя обойти стороной смысловую нагрузку понятия ареал. Согласно классическому определению, переходящему из публикации в публикацию уже более полутора веков (Wallace, 1876; Beddard, 1895; Гептнер, 1936; Пузанов, 1938; Абдурахманов и др., 2003; Лисовский, Оболенская, 2014), ареал — это область распространения вида, заселенная не сплошь, а лишь в пределах подходящих биотопов. Это определение блестяще обходит все основные теоретические проблемы выявления области распространения вида. Таких проблем существует как минимум две. Первая из них — это динамика ареалов во времени. Ареал может пульсировать в результате разного наполнения субоптимальных местообитаний в процессе естественной динамики численности. Он может смещаться как следствие изменения природных ландшафтов: локально (пожары, вырубки, сукцессии и т.п.) или глобально (изменение ландшафтов вследствие климатических флуктуаций). Наконец, ареал может изменяться в результате сдвига экологической ниши, занимаемой видом. Поэтому любые ареалогические построения должны сопровождаться указанием временного периода, в котором эти построения имеют смысл.

Вторая проблема — это дискретность понятия “обитает” в отличие от реально существующего в природе явления “появляется с определенной вероятностью”. Свободно передвигающиеся организмы не находятся в какой-либо точке пространства постоянно. Участок пространства может входить в экологический оптимум или пессимум вида, в индивидуальный участок животного, может быть местонахождением основного убежища, может посещаться во время миграций, может быть местом сезонного скопления особей или, наоборот, объектом избегания, хотя участок находится в центре ареала.

Таким образом, ареал — это трудно познаваемая динамичная сущность. Он представляет собой пульсирующую во времени картину пространственного распределения вероятности обитания вида; такая картина может оставаться стабильной до тех пор, пока стабильны заселенные видом ландшафты и занимаемая видом экологическая ниша (Лисовский и др., 2020). Задача познания ареала дополнительно усложняется невозможностью прямой оценки вероятности обитания, предсказываемой либо путем оценки вероятности встреч, либо путем оценки экологической емкости биотопов (Guillera-Aroita et al., 2015). Сего-

дня основным и, по всей видимости, оптимальным способом познания ареалов является карта. Карта позволяет видеть характер пространственного распределения явлений, однако любая карта редуцирует реальность до некоторой модели, заложенной в карту ее автором (Емельянова, Огурева, 2006; Лисовский и др., 2020). Доминирующая модель отображения ареала неизбежно влияет на работу фауниста, подталкивая его к выбору тех или иных мест исследования.

Выбор мест исследования и смена ареалогических концепций

Как осуществляется выбор точек исследования на практике? В XVIII–XIX веках выбор точек был скорее случайным. Фаунистическая информация собиралась руками путешественников или специалистов, маршруты которых были больше связаны с политическими или географическими интересами (Н. Пржевальский, А. Миддендорф, Р. Маак). Специальные зоологические экспедиции были редки, но и в этом случае их маршруты определялись существующими дорогами, соображениями безопасности и т.п. (П. Паллас, А. Романов, Г. Радде). Фаунистической информации в тот период было еще мало, поэтому каждая новая [случайная] находка поступательно увеличивала наши знания об ареале видов. Очертания ареалов складывались из крупных региональных блоков. При этом до второй четверти XX века зоологов больше интересовали общие принципы неоднородности фауны (зоогеографическое районирование), чем ареалы отдельных видов (Житков, 1937).

Во второй четверти XX века задачи описания видовых ареалов начали выходить на первый план, в публикациях появились карты ареалов (Огнев, 1928, 1931). При этом впервые исследователи начали наносить точки находок животных на карту (Шнитников, 1936; Бобринский и др., 1944; Огнев, 1948). Это позволило сформировать не высказанную явно, но интуитивно очевидную гипотезу — вид живет “где-то там, между точками на карте”. Здесь надо заметить, что представление о неоднородности ареала существовало давно. Это неудивительно, ведь уже первобытные охотники не могли не понимать, что искать нужного зверя следует не “к востоку от Волги”, а в лесах или степях определенного типа. Исследователи также прекрасно понимали, что ареал не сплошь заселен видом, а вид живет в свойственных ему ландшафтах внутри некой географической области (Wallace, 1876; Beddard, 1895; Гептнер, 1936; Пузанов, 1938). Промптов (1934) называет эту неоднородность на локальном уровне кружевом ареала; Гептнер (1936) — топографией вида. Карты ареалов (региональный или глобальный уровень) и знания о биотопической приуро-

ченности видов (локальный уровень) существовали параллельно. Этому было две причины. Первая — еще оставались неизученными крупные участки земной поверхности, поэтому переходить на локальный уровень описания ареалов было рано. Вторая — отсутствовал инструмент для познания и описания ареала на локальном уровне. Крупномасштабные ландшафтные карты отсутствовали (Солодянкина и др., 2021), да и анализ крупномасштабных карт на территорию площадью более миллиона квадратных километров был технически очень сложен. Публикация карт ареалов, учитывающих локальный уровень, была невозможна — достаточно представить пачку карт СССР даже масштаба 1 : 500000 с ареалом каждого вида. В качестве дополнительной причины можно упомянуть, что фаунистические, ареалогические и экологические работы чаще всего выполнялись разными людьми.

Ко второй половине XX века региональная изученность России и сопредельных территорий сильно возросла. Общие очертания большинства ареалов видов млекопитающих стали более или менее ясны, начался этап локального уточнения распространения. Значительное внимание было уделено и выявлению кружева ареалов, путем познания связи распространения видов с ландшафтами и их картированию (Тупикова, Комарова, 1979). Целый ряд региональных фаунистических сводок был опубликован в этот период (Лаптев, 1958; Верещагин, 1959; Тавровский и др., 1971; Воронов, 1974; Юдин и др., 1976, 1979; Швецов, 1977; Кривошеев, 1984; Чернявский, 1984; Ревин, 1989).

Надо сказать, что подавляющее большинство фаунистических публикаций не содержит описания принципа выбора места исследования. Видимо, выбор был в достаточной степени случайным или был определен иными, не зависящими от цели познания фауны интересами. Зоолог мог оказаться в каком-то регионе и попутно собрать фаунистическую информацию; регион мог заинтересовать его как таковой (расположением, ландшафтами), а фаунистическое исследование играло вторичную роль в выборе места; место исследования было выбрано из соображений транспортной доступности внутри некоего условного региона; фаунистическое исследование было выполнено попутно с другими зоологическими работами. Наконец, фаунист мог работать по четкому плану, который казался ему настолько очевидным, что он не нашел нужным указать его в публикации. На другой стороне такого подхода лежат региональные фаунистические сводки, в которых выбор точек исследования определен полнотой обследования региона.

Несмотря на большой объем прилагаемых в XX веке усилий, вопрос о подходах к выбору то-

чек для фаунистического исследования так и не был поставлен. В методических пособиях описаны любые этапы исследования от отлова и правил формирования полевого журнала до подходов к картографированию ареалов (Новиков, 1949; Тупикова, Комарова, 1979; Емельянова, Огуреева, 2006; Нумеров и др., 2010; Тимошкина, 2012), но принцип выбора места оставался интуитивным. В то же время, сколько нужно точек подтверждения присутствия вида в большом регионе, чтобы считать, что он полностью заселен этим видом? Насколько детально должен быть обследован каждый ландшафт? Да и нужно ли обследовать каждый ландшафт, если проводится исследование распространения одного вида? Мне не удалось найти ответы на эти вопросы в териологической литературе.

Отсутствие постановки вопроса о географическом распределении и плотности точек регистрации вида для возможности формулирования аргументированных выводов о его распространении вполне естественно отражает качественный характер ареалогических исследований. Выбор точек для сбора информации осуществляется интуитивно, построение карты ареала также полностью зависит от понимания автором особенностей распространения. В ареалогии не было гипотез, доказательств, достоверностей, поэтому не было и количественной оценки исходных фаунистических данных.

По сути основной концепцией ареала на протяжении XX века оставалось упомянутое выше “живет между точками на карте”. Соответственно, с точки зрения фаунистики, для уточнения информации об ареале вида можно было исследовать территорию “между точками” или по краю воображаемого ареала. Каждая новая точка повышала изученность ареала. Подробность фаунистической информации определялась возможностью нанесения условных символов в мелкомасштабных картах публикаций (Верещагин, 1959).

Способы описания ареала

До XIX века целостные описания ареалов были редкостью в силу слабой фаунистической изученности территорий. Описания распространения были очень общими или очень частными и приводились чаще всего среди прочих признаков в общих систематических списках (Erxleben, 1777; Gmelin, 1788). В XIX и начале XX веков описание ареала представляло собой длинный список регионов; степень подробности и упорядоченность этого списка полностью зависели от понимания автором географии территории и характера распространения вида (Симашко, 1851). В свою очередь, восприятие читателя также зависело от знания географии (может быть даже в большей степени, чем у автора — ведь читатель был обязан

знать все топонимы, упоминаемые в публикации) и внутреннего понимания локальных деталей распространения. Таким образом, путь от распространения животного до понимания ареала широким кругом зоологов был четырехчленным: распространение—случайная выборка точек находок—степень знания автором публикации региональной географии—степень знания читателем региональной географии.

Со второй четверти XX века начали применять картографическое отображение ареалов, в т.ч. с указанием мест находок видов символами на карте (Шнитников, 1936; Бобринский и др., 1944; Огнев, 1948). Это резко понизило потерю информации в четырехчленном пути понимания ареала. Ведь теперь из этого пути выпадали региональные обобщения автора публикации: читатель стал волен сам решить, живет зверь “на Алтае” или всего лишь в районе Бийска. Схема понимания стала выглядеть примерно следующим образом: распространение—случайная выборка точек находок—точность отображения автором точек находок—способность читателя воспринять ареал по точкам. Последний пункт, несомненно, очень сложен и является причиной индивидуального восприятия ареала у каждого исследователя. Тем не менее картографическое отображение позволило перейти от догадок на региональном уровне к догадкам на локальном уровне.

В дальнейшем способы описания ареала стали развиваться несколькими независимыми путями. С одной стороны, в публикациях, особенно обобщающих, активно использовали карты ареалов, изображенных способом замкнутых полей. С точки зрения развития ареалогии и фаунистики, видимо, это можно расценивать как регресс. С другой стороны, это возвращало процесс познания ареалов на стадию восприятия глазами автора. Исходные данные опять стали неясны, а карты рисовались широкими мазками. С другой стороны, замкнутое поле психологически воспринимается как нечто завершенное, не вызывающее желания посмотреть, “что там между точками”. Побочным эффектом этого способа отображения стала иллюзия существования границ ареалов; уточнению этих “границ” посвящено множество публикаций.

Другие направления зоологической картографии продолжали развитие способов описания ареалов в крупном масштабе (Тупикова, Комарова, 1979). Основная теоретическая проблема, с которой столкнулись исследователи на предыдущем этапе, это произвол восприятия ареала пользователем при чтении карты. Эта проблема успешно решается добавлением на карту сопроводительной информации, например физико-географической, которая позволяет привязать внимание читающего к определенным, важным для распро-

странения конкретного вида объектам (Lisovsky et al., 2017), но на практике такие карты встречаются нечасто.

Другая, техническая, проблема состояла в том, что бумажные карты всегда имеют слишком мелкий масштаб для отображения кружева ареала на локальном уровне. Увеличение масштаба карт позволяло отразить более мелкие детали, но при этом неизбежно сокращало размеры отображаемой территории (в рамках того же бюджета). В качестве логического финала этого подхода можно привести работу Реймерса (1966), схемы в которой содержат исчерпывающую информацию о распространении видов в исследованном регионе. Но размер этого региона при этом настолько мал, что очень сложно связать опубликованную информацию с ареалом в целом. Другим способом вместить максимум информации в ареал на бумаге оказались кадастровые карты. Этот способ весьма трудоемок, кадастровые карты не очень хорошо читаются, наверное, поэтому таких публикаций относительно немного (Рыбакова, 2007; Емельянова, Оботуров, 2018).

Отдельное направление составили попытки изобразить на карте структуру ареала, т.е. не только “границы” распространения видов, но и оптимумы, пессимумы и локальные разрывы (Тупикова, Комарова, 1979; Емельянова, 2018). Очевидно, что идея создания такого рода карт является большим шагом вперед. Но фактическая их реализация натолкнулась на необходимость сбора огромных массивов данных в течение длительного времени. Очевидно, что такая работа выполняема, как показывает пример создания крупномасштабных геологических и геоморфологических карт. Но бюджеты геологии и биогеографии несопоставимы, как несопоставимы число биологических видов и число факторов, интересующих практическую геологию.

Подытоживая этот раздел, можно констатировать, что использование карт для описания ареалов позволило оптимизировать как само понимание распространения животных, так и определение зон поиска для фаунистов. В то же время, бумажные карты ареалов на практике всегда имеют слишком мелкий масштаб для детального исследования, а отображение реальной структуры ареала, т.е. географического распределения плотности особей, требует неоправданных (финансовыми бюджетами биогеографии) затрат человеческих ресурсов.

Способы публикации фаунистической информации и их последствия

Объемы сбора и принципы представления фаунистической информации постепенно менялись во времени. В XVIII веке информация по фауне

России собиралась в процессе единичных экспедиций. Информацию о местах находок видов можно было получить из опубликованных описаний маршрутов (Паллас, 1788); сохранность добытых экземпляров, по всей видимости, еще не представлялась чем-то особенно важным. В XIX и начале XX веков фаунистика стала в каком-то смысле “музейной” наукой. Публикация новых мест находок млекопитающих сопровождалась указанием музейных номеров подтверждающих экземпляров. Поэтому фаунистические публикации появлялись не после сбора соответствующих экземпляров, а после их поступления в тот или иной музей; автором такой публикации чаще всего становился куратор музейной коллекции, способный уследить за всей картиной распространения видов и корректно определить видовую принадлежность каждого экземпляра. Таким образом, музеи стали основными носителями фаунистической информации. Новые публикации обсуждали в первую очередь музейные экземпляры, упомянутые в предыдущих публикациях, а уж затем точку зрения авторов этих публикаций на определение видов или места их находок.

В советский период, в результате заметного увеличения числа научных работников, ситуация сильно изменилась. Многие специалисты перестали передавать свои сборы в музеи, публикуя вместо этого списки обнаруженных и определенных ими самими животных. По мере своего развития такой подход, как ни странно, стал сильно сдерживать изучение ареалов, несмотря на кажущееся увеличение объема фаунистической информации. Основной причиной замедления изучения ареалов на фоне роста объема такой информации, несомненно, можно считать дефицит специалистов и ограниченность человеческих возможностей. Ведь для построения ареала специалист должен обобщить максимально возможный объем имеющейся информации. По мере роста числа находок видов обработать их становилось все сложнее. Однако эта проблема не касалась музейных сборов. Музейные коллекции упорядочены, прирастают во времени в одном направлении, поэтому для использования новых данных достаточно просмотреть каталоги за последний период. С момента перехода фаунистики от музейной основы к публикационной основе временные затраты специалиста стали расти экспоненциально. Теперь вместо посещения нескольких музеев специалисту по фауне стало необходимо собирать множество разрозненных публикаций. Именно разрозненных, поскольку далеко не все фаунистические работы содержат в списке литературы все предшествующие исследования. Процесс перестал быть однонаправленным во времени, поскольку статьи стали не только публиковаться вновь, но и стало возможным “случайно” найти старые публикации с нужной

информацией. Кроме того, видовая идентификация в публикациях имеет право вызвать сомнение у специалиста. Ситуация усугублялась тем, что редколлегия журналов не были способны справиться с потоком фаунистической информации, к тому же возникло понимание низкой эффективности публикации сырого фаунистического материала. В результате фаунистические работы переместились в сборники, где их стало еще сложнее искать. В итоге задача сбора актуальной информации по распространению того или иного вида превратилась в кошмар неизвестной продолжительности и непоследовательных, разрозненных поисковых действий. При отсутствии единого хранилища данных следующему специалисту приходилось начинать весь путь поиска информации сначала.

Сейчас нельзя сказать уверенно, сколько фаунистических публикаций было посвящено территории России. Оцифровка текстов научных библиотек пока не достигла того уровня, когда это можно было бы прямо посчитать. Можно попробовать косвенно оценить эти цифры (рис. 1). В базе данных <https://elibrary.ru> содержится 871 публикация со словами фауна и млекопитающие (палеонтологические работы были отфильтрованы). Это работы, опубликованные в индексируемых elibrary журналах, или работы, ссылки на которые были приведены в индексируемых журналах. База данных <https://scholar.google.ru> содержит 17000 териофаунистических работ. Это число включает статьи в широком спектре изданий, в т.ч. процитированные в разнообразных сборниках. Несомненно, существуют и не цитировавшиеся работы. Для оценки их доли я посчитал долю статей, которые отсутствуют в <https://scholar.google.ru> и которые были опубликованы в нескольких фаунистических сборниках и одном библиографическом списке (Олькова, Башанов, 1970; Воронов и др., 1970, 1971, 1972, 1975, 1976; Бромлей, Костенко, 1976; Юдин, 1977; Контримавичус, 1978). Цифра составила 40%. Получается, что из общего предполагаемого числа фаунистических работ 40% не используются и только около 3% используются в журнальных статьях.

Подробность географической привязки данных

Подробность географической привязки мест обнаружения животных также менялась во времени, отражая основные тренды в фаунистике. Несомненно, подробность описания места регистрации вида сильно зависит от квалификации специалиста, но существуют и некоторые общие тенденции. Если в начале изучения фауны исследователю было достаточно приблизительно знать регион обитания животного, то по мере накопления данных, музейные этикетки становились все более точными (рис. 2): на них появлялись на-

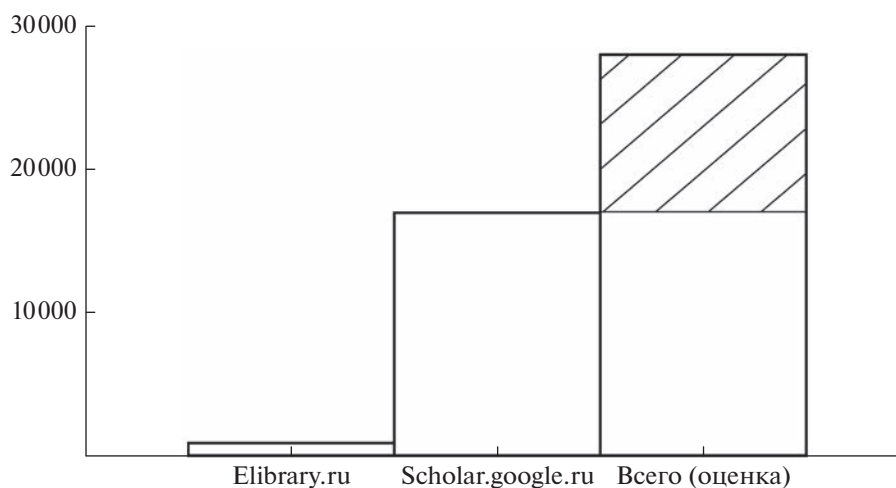


Рис. 1. Количество териофаунистических публикаций, обнаруженных разными библиографическими базами данных. Заштриховано прогнозируемое количество публикаций, которые не были ни разу процитированы в последние годы, поэтому отсутствуют в обеих базах данных.

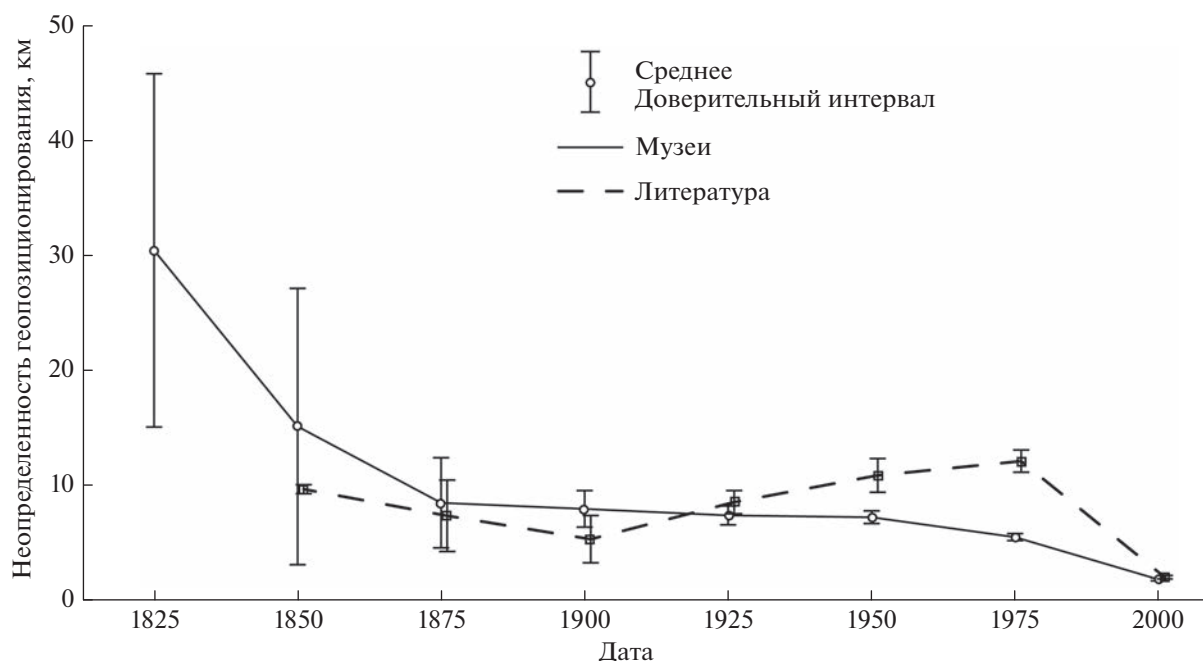


Рис. 2. Изменение неопределенности геопозиционирования мест находок млекопитающих за последние 200 лет по данным <https://rusmam.ru>. Неопределенность геопозиционирования рассчитывали как радиус круга, в котором помещаются все возможные варианты нахождения места, описанного на музейной этикетке или в литературе.

звания рек, хребтов, поселков; направления и расстояния до них. В последние десятилетия в результате активного использования ГИС-технологий в фаунистике, географическая привязка точки регистрации животного стала включать географические координаты. Возрастание неопределенности географической привязки в фаунистических публикациях во второй половине XX века связано с обилием региональных фаунистиче-

ских сводок, содержащих очень генерализованные указания на места обитания животных.

Подытоживая историческую часть статьи, нужно резюмировать основные проблемы, с которыми столкнулась фаунистика в докомпьютерное время. Одной из проблем стало отсутствие четкой концепции сбора фаунистических данных. Как результат, осуществлялся интуитивный выбор мест сбора информации, а способы оценки по-

следствий появления новых данных были неясны. Вторая проблема — ограничение плотности публикации данных возможностями бумажных карт в биогеографии. И наконец, отсутствие единого хранилища фаунистических данных стало причиной потери больших объемов информации в “забытых” публикациях и общего замедления обработки фаунистической информации.

Изменения в фаунистике в последние 20 лет

Ситуация с фаунистическим картографированием коренным образом изменилась с развитием компьютерных технологий: баз данных (БД) и гео-информационных систем (ГИС). Базы данных позволили минимизировать усилия, затрачиваемые на ввод и поиск информации. Электронные карты сняли проблемы мелкомасштабных изображений. Теперь картографический продукт может существовать в любом масштабе (в т.ч. в разных одновременно), любой участок карты может быть просмотрен в крупном масштабе при увеличении (конечно, если исходные данные позволяют создавать карты в разных масштабах). Бюджеты создания разномасштабных карт многократно уменьшились. Наконец, совмещение ГИС и БД позволило создавать ряд карт автоматически. Естественно, это не могло не отразиться на фаунистике, как непосредственно, так и посредством влияния новых биогеографических концепций.

Упорядочивание фаунистической информации

Появление фаунистических баз данных сыграло революционную роль в развитии как фаунистики, так и биогеографии. С одной стороны, они дали возможность огромной экономии во времени каждого исследователя: каждую находку нужно вводить в БД только один раз (не важно, музейный это экземпляр или статья в сборнике), эту работу могут выполнять разные люди; единожды оказавшись в БД, находка за кратчайшее время может быть найдена разными способами интернет поиска. Проверка каждого наблюдения разными экспертами и внутренними средствами БД минимизируют возможность ошибок. С другой стороны, большие массивы данных БД и обилие пользовательских запросов позволили нащупать стандарт структуры фаунистических данных (Wieczorek et al., 2012). Иными словами, стало понятно, какие сопроводительные данные чаще всего бывают востребованы научным сообществом (и, наоборот, без каких данных наблюдение, скорее всего, не будет востребовано). Касательно фаунистических данных это, прежде всего, вид наблюдаемого животного, дата наблюдения, способ сбора информации, автор, описание места и гео-

графические координаты и т.п. (Wieczorek et al., 2012).

Мощнейшим подспорьем фаунистике оказалась возможность привлечения любителей для сбора фаунистических данных. Дефицит специалистов по фауне очевиден. Например, в России на последних съездах ВТО было зарегистрировано около 600 териологов. Понятно, что это не число фаунистов: не все териологи принимают участие в фаунистических исследованиях, как и не все фаунисты принимают участие в Съезде. Но по этой цифре можно составить общее представление о масштабе проблемы: на каждого из 600 териологов приходится 28000 км² территории России. Открытые БД позволили тысячам любителей вносить свой вклад в описание фауны. Использование любительских данных имеет свои ограничения (достоверность определения видов), но эта проблема имеет несколько решений: в научных исследованиях можно ограничивать набор видов, данные по которым собираются любителями, или использовать обязательное фотоподтверждение с экспертной оценкой точности определения (Lysaght, Marnell, 2016; Lissovsky et al., 2018).

В настоящий момент существуют как глобальные любительские БД (<https://www.inaturalist.org>, <https://observation.org>), так и базы данных отдельных стран, среди прочего позволяющие любителям вносить свою информацию (<https://artportalen.se>, <https://maps.biodiversityireland.ie>, <https://www.iop.krakow.pl/ssaki>, <https://nbnatlas.org>, <https://waarnemingen.be>, <https://www.ala.org.au>, <https://www.artsobservasjoner.no>, <https://www.verfspreidingsatlas.nl/zoogdieren>). Более 12000 статей по данным <https://scholar.google.ru> использовали информацию из этих ресурсов.

Ряд стран, воспринявших новые технологии, смог достаточно оперативно подготовить Атласы млекопитающих своей территории. Первым в 1999 г. выходит “Атлас млекопитающих Европы” (Mitchell-Jones et al., 1999). Работа начиналась еще без использования БД, но четкая систематизация данных позволила показать распространение млекопитающих в масштабе почти целой части света. В этом атласе использована стандартная картографическая сетка с размером ячейки 50 × 50 км. Со временем сложился стандарт использования ячейки 50 × 50 км при построении карт ареалов в континентальном масштабе и ячейки 10 × 10 км — в масштабе отдельных стран. Ряд стран издал атласы млекопитающих в таком масштабе (Andèra, 1995; Palomo et al., 2007; Lysaght, Marnell, 2016; Savouire-Soubelet et al., 2018; Crawley et al., 2020), но здесь следует обратить внимание, что благодаря планированию действий, фаунистические исследования через каждые 10 км действительно были проведены.

Изменение концепции ареала

Появление массивов геопривязанных фаунистических данных, а также многочисленных непрерывных в пространстве ГИС-ресурсов (данные дистанционного зондирования, климатические данные и рассчитанные по ним продукты и т.п.) закономерно привело к повышенному интересу к ареалам видов. В результате возникло целое направление “экологического моделирования” ареалов (species distribution modelling, environmental niche modelling), занимающееся реконструкцией структуры ареалов на основании точек регистрации видов и непрерывных данных среды (Peterson et al., 2011; Franklin, 2013; Guisan et al., 2017). Формально концепция ареала не изменилась (Лисовский, Оболенская, 2014). Экологическое моделирование все так же занимается поиском пригодных для вида местообитаний внутри единого ареала, как это было прежде. Но, благодаря совместным интенсивным усилиям широкого круга исследователей и появлению возможности верификации результатов моделирования, многие важные понятия были уточнены и развиты.

Прежде всего, стало понятно, что реально вычисляемым параметром на основании “экологических данных” (данных среды) является пригодность местообитаний для конкретного вида (Guillera-Arroita et al., 2015). Пригодность местообитаний через понятие емкости среды связано с обилием и плотностью населения вида. Поэтому стало возможно создавать карты обилия вида с тем пространственным разрешением, с которым существуют непрерывные данные среды (приблизительно и в среднем около 1×1 км) (Esonomov et al., 2020). Соответственно, создание карты кружева ареала со всеми локальными оптимумами, пессимумами и лагунами перестало быть мечтой. Кроме того, доступность непрерывных пространственных данных по абиотическим факторам (см. Пузаченко и др., 2010; Лисовский и др., 2020) позволила проводить типизацию ландшафтов по оптимальности индивидуально для каждого вида. Раньше на практике чаще всего для биогеографических построений использовали “готовую” типизацию ландшафтов, никак не связанную с экологическими предпочтениями того или иного вида.

Интенсивное развитие методов экологического моделирования позволило впервые сформулировать требования к пространственному распределению фаунистических данных (входящих данных для этого анализа). Было установлено, что фаунистические данные должны быть случайно распределены по всей территории ареала (Elith et al., 2011; Peterson et al., 2011; Guillera-Arroita et al., 2015). Любые агрегации данных приводят к сдвигу результатов анализа и должны быть устранены на подготовительном этапе (Fourcade et al., 2014; Inman et al., 2021). Аналогично, большие

территории, не охваченные фаунистическими данными, негативно влияют на результаты анализа. С такой точки зрения, продуктивнее собирать данные с условным пространственным шагом или обследовать ячейки регулярной сети, чем досконально обследовать небольшой регион (размер шага и региона, несомненно, относительно и зависят от масштаба исследования). Изучение ареала на основании только краевых точек распространения вида можно сравнить с попыткой понять закономерность вылета теннисного мяча за пределы игровой площадки, при условии непрозрачности самой площадки.

Появилась возможность планировать фаунистическое исследование, благодаря доступности карт изученности территории (<https://www.ala.org.au>; <https://rusmam.ru>). Моделирование ареалов позволяет выявить участки, лишенные фаунистических данных и, таким образом, планировать сбор данных по конкретным видам. Возможность количественного сравнения разных моделей (Warren, Seifert, 2011; Radosavljevic, Anderson, 2014; Лисовский, Дудов, 2020), в том числе построенных на основании разных наборов данных, позволяют теперь выдвигать разные фаунистические гипотезы и количественно тестировать их.

Портал Млекопитающие России

Российская национальная БД распространения млекопитающих <https://rusmam.ru> была создана в 2017 г. рабочей группой Териологического общества при РАН (Lisovsky et al., 2018) и содержит по состоянию на октябрь 2022 г. более 200 000 записей. Каждая запись, кроме видовой идентификации, имени автора, даты, описания места и географических координат содержит точность определения географических координат, способ видовой идентификации, характер данных (фото, упоминание в литературе, музейный экземпляр, удаленная регистрация и т.д.), экспертно определяемый балл надежности видовой идентификации и ряд других параметров (Lisovsky et al., 2018). Благодаря структуре рубрикаторов, система позволяет оперативно создавать выборки фаунистических данных для широкого круга задач. Кроме того, обширный набор введенных в систему данных позволяет провести первичный статистический анализ фаунистической информации по территории России.

Прежде всего, можно констатировать, что территория России изучена далеко не полностью, при этом центральные части страны изучены намного слабее периферийных (рис. 3, 4). Кроме того, существуют точки, где собрано непропорционально много информации. Так, если рассматривать все наблюдения в проекции на регулярную сетку с ячейкой 50×50 км, то окажется, что 30.4% всех записей собраны всего лишь в одиннадца-

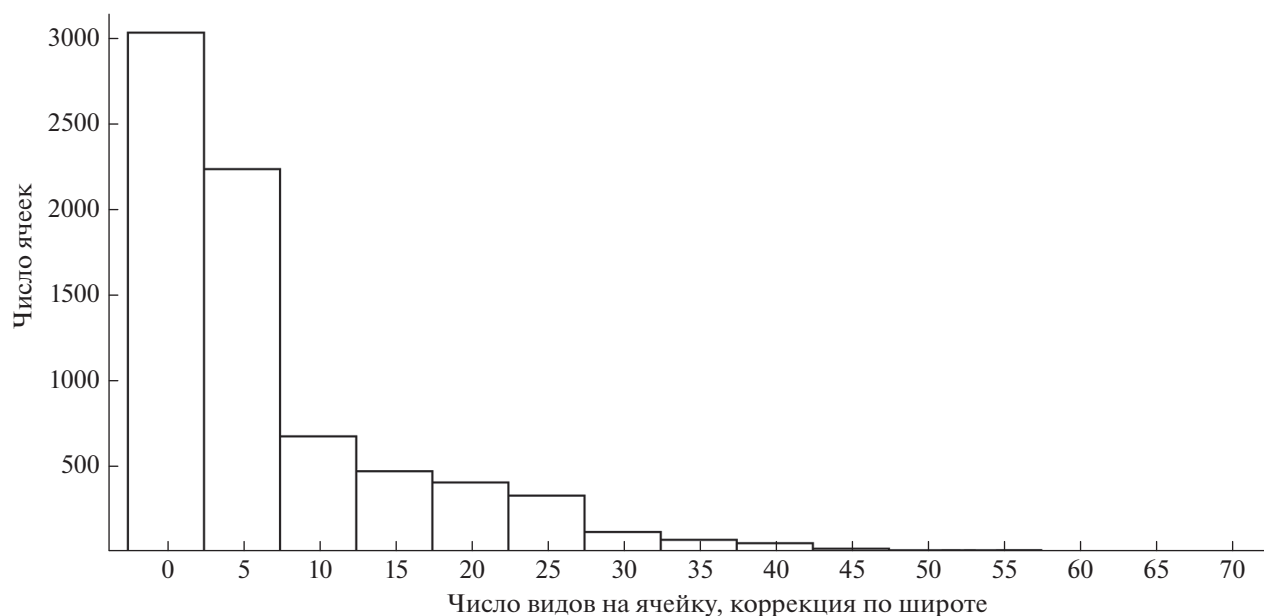


Рис. 3. Распределение числа видов, обнаруженных в каждой ячейке размером 50×50 км на территории России по данным <https://rusmam.ru>. Естественные различия между числом видов в северных и южных широтах нивелированы при помощи линейной регрессии.

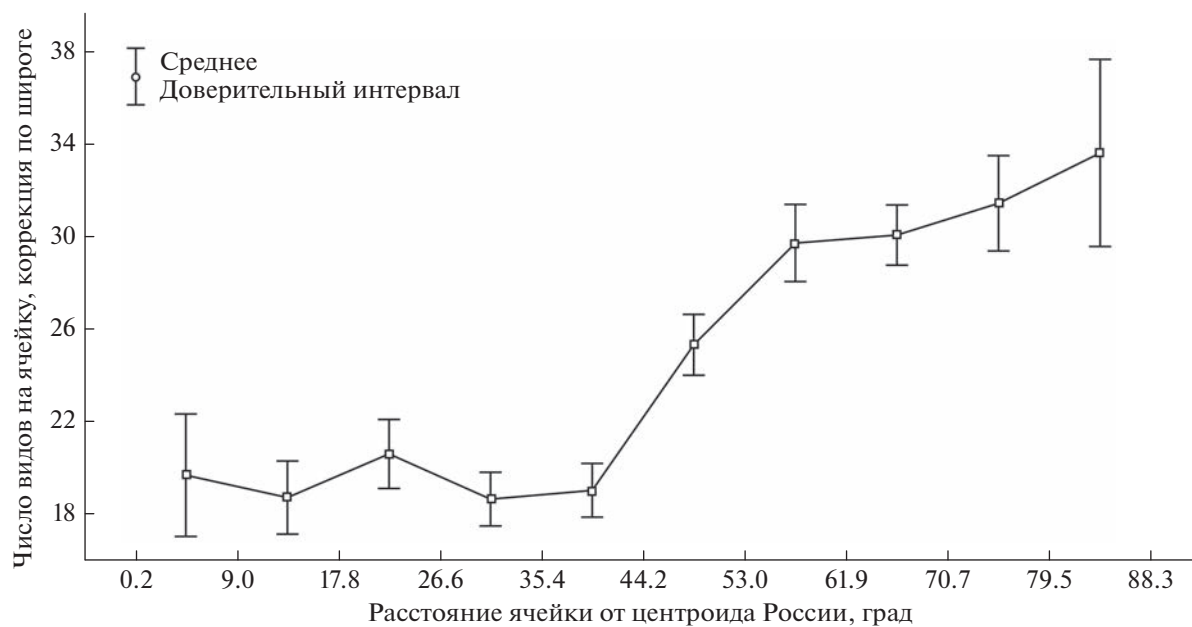


Рис. 4. Распределение числа видов, обнаруженных в каждой ячейке размером 50×50 км на территории России, по удаленности от центра страны по данным <https://rusmam.ru>. Естественные различия между числом видов в северных и южных широтах нивелированы при помощи линейной регрессии.

ти ее квадратах. Остальные записи сделаны в 4429 квадратах из 7453, составляющих территорию страны. Около 10% собранных сейчас данных не могут быть геопривязаны с точностью до 2 км (условный порог, позволяющий использовать данные в большинстве исследований по экологическому моделированию). Также 10.1% всех

данных собраны любителями, при этом 76.7% из них были уверенно определены специалистами по прилагаемым к наблюдениям фото. “Надежные” любительские наблюдения охватывают 192 вида из 323, зарегистрированных в России.

В качестве резюме можно констатировать, что технологические и теоретические изменения,

произошедшие в последние десятилетия, позволили решить ряд проблем, с которыми сталкивалась фаунистика на протяжении длительного времени. Благодаря развитию фаунистических баз данных, были решены проблемы хранения и поиска фаунистической информации; разработаны подходы к использованию любительских данных; сформулирована необходимая структура собираемой фаунистической информации. Развитие ГИС сняло ограничения, связанные с мелким масштабом бумажных карт, и позволило планировать фаунистические исследования. Четкие представления о том, как должны быть пространственно распределены точки находок вида для возможного использования их в экологическом моделировании, позволяют надеяться, что такие данные будут собраны в недалеком будущем.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность В.В. Стахееву (Ростов-на-Дону), Е.В. Оболенской (Москва) и анонимному рецензенту за ценные замечания к тексту рукописи. Тони Митчелл-Джонс любезно предоставил данные по фаунистическим базам данных Европы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдурахманов Г.М., Криволуцкий Д.А., Мяло Е.Г., Огурева Г.Н., 2003. Биogeография. Москва: Издательский центр "Академия". 480 с.
- Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П., 1944. Определитель млекопитающих СССР. Москва: Советская наука. 440 с.
- Бромлей Г.Ф., Костенко В.А. (ред.), 1976. Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 168 с.
- Вережанин Н.К., 1959. Млекопитающие Кавказа. Москва—Ленинград: Издательство АН СССР. 704 с.
- Воронов А.Г., Зими́на Р.П., Кучерук В.В. (ред.), 1976. Фауна и экология грызунов. Москва: Издательство Московского университета. Вып. 13. 304 с.
- Воронов А.Г., Зими́на Р.П., Кучерук В.В., Формозов А.Н. (ред.), 1970. Фауна и экология грызунов. Москва: Издательство Московского университета. Вып. 9. 315 с.
- Воронов А.Г., Зими́на Р.П., Кучерук В.В., Формозов А.Н. (ред.), 1971. Фауна и экология грызунов. Москва: Издательство Московского университета. Вып. 10. 288 с.
- Воронов А.Г., Зими́на Р.П., Кучерук В.В., Формозов А.Н. (ред.), 1972. Фауна и экология грызунов. Москва: Издательство Московского университета. Вып. 11. 262 с.
- Воронов А.Г., Зими́на Р.П., Кучерук В.В., Формозов А.Н. (ред.), 1975. Фауна и экология грызунов. Москва: Издательство Московского университета. Вып. 12. 240 с.
- Воронов В.Г., 1974. Млекопитающие Курильских островов. Ленинград: Наука. Ленинградское отделение. 164 с.
- Гептнер В.Г., 1936. Общая зоогеография. Москва—Ленинград: Биомедгиз. 548 с.
- Егоров Д.С., Крючкова Е.Н., Исаев В.А., Егоров С.В., 2014. Фауна и экология мелких млекопитающих-прокормителей иксодовых клещей в природных очагах бабезиозов в Ивановской области // Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. № 15. С. 90—91.
- Емельянова Л.Г., 2018. Исследование пространственной структуры видовых ареалов как научное направление: история, методология, современные тенденции // Вестник Московского государственного областного университета. № 4. С. 20—31.
- Емельянова Л.Г., Оботуров А.С., 2018. Кадастрово-справочные карты—основа создания карт эколого-географической структуры ареалов млекопитающих // Экосистемы: экология и динамика. Т. 2. № 2. С. 100—126.
- Емельянова Л.Г., Огурева Г.Н., 2006. Биogeографическое картографирование. Учебное пособие. Москва: Географический факультет МГУ. 132 с.
- Житков Б.М., 1937. О зоогеографическом делении суши и зоологической картографии // Памяти академика Михаила Александровича Мензбира. Москва—Ленинград: Издательство АН СССР. С. 129—148.
- Колосов А.М., 1938. История фаунистических исследований Алтая // Труды Алтайского государственного запovedника. № 1. С. 327—366.
- Контримавичус В.Л. (ред.), 1978. Фауна и зоогеография млекопитающих северо-востока Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 168 с.
- Коренберг Э.И., 1979. Мелкие млекопитающие и проблема природной очаговости клещевого энцефалита // Зоологический журнал. Т. 58. № 4. С. 542—552.
- Корзи́ков В.А., Васи́льева О.Л., Габа́раева Е.А., Овсянникова Л.В., 2019. Медицинское значение мелких млекопитающих (ММ) на территории Калужской области // Актуальные вопросы изучения особо опасных и природно-очаговых болезней. С. 284—289.
- Кречмар М.А., 2021. Сибирская книга. История покорения земель и народов сибирских. Москва: Эра. 432 с.
- Кривошеев В.Г. (Ред.), 1984. Наземные млекопитающие дальнего востока СССР: определитель. Москва: Наука. 358 с.
- Лантев И.П., 1958. Млекопитающие таежной зоны Западной Сибири. Томск: Издательство Томского университета. 285 с.
- Лисовский А.А., Дудов С.В., 2020. Преимущества и ограничения методов экологического моделирования ареалов. 2. MaxEnt // Журнал общей биологии. Т. 81. № 2. С. 135—146.
- Лисовский А.А., Дудов С.В., Оболенская Е.В., 2020. Преимущества и ограничения методов экологического моделирования ареалов. 1. Общие подходы // Журнал общей биологии. Т. 81. № 2. С. 123—134.
- Лисовский А.А., Оболенская Е.В., 2014. Исследование ареалов мелких млекопитающих Юго-восточного Забайкалья методом моделирования экологической ниши // Журнал общей биологии. Т. 75. № 5. С. 353—371.

- Новиков Г.А., 1949. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. Москва: Советская наука. 662 с.
- Нумеров А.Д., Климов А.С., Труфанова Е.И., 2010. Полевые исследования наземных позвоночных. Воронеж: Издательско-полиграфический центр Воронежского государственного университета. 301 с.
- Огнев С.И., 1928. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. 1. Насекомоядные и рукокрылые. Москва—Ленинград: Главнаука. 327 с.
- Огнев С.И., 1931. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. 2. Хищные млекопитающие. Москва—Ленинград: Главнаука. 776 с.
- Огнев С.И., 1948. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 6. Грызуны (продолжение). Москва—Ленинград: Издательство АН СССР. 588 с.
- Олькова Н.В., Башанов К.А., 1970. Библиография по грызунам и зайцеобразным Сибири и Дальнего Востока (1786—1967 гг.). Кызыл. 384 с.
- Паллас П.С., 1788. Путешествие по разным провинциям Российского государства. Часть третья, половина первая: 1772 и 1773 годов. Санкт Петербург: Императорская Академия наук. 624 с.
- Подольский С.А., Кастрикин В.А., Левик Л.Ю., Гордеева Я.С., 2019. Методология использования фотоловушек для оценки обилия и сезонных изменений населения млекопитающих на примере Зейского заповедника // Байкальский зоологический журнал. № 2 (25). С. 6—12.
- Приклонский С., 1973. Зимний маршрутный учет охотничьих животных // Методы учета охотничьих животных в лесной зоне. Рязань: Московский рабочий. С. 35—62.
- Промптов А.Н., 1934. Эволюционное значение миграций птиц // Зоологический журнал. Т. 13. № 3. С. 409—436.
- Пузанов И.И., 1938. Зоогеография. Москва: Госиздат. 361 с.
- Пузаченко Ю.Г., Желтухин А.С., Сандлерский Р.Б., 2010. Анализ пространственно-временной динамики экологической ниши на примере популяции лесной куницы (*Martes martes*) // Журнал общей биологии. Т. 71. № 6. С. 467—487.
- Ревин Ю.В., 1989. Млекопитающие Южной Якутии. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. 321 с.
- Реймерс Н.Ф., 1966. Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири. Москва—Ленинград: Наука. 420 с.
- Рыбакова Н., 2007. Кадастр и кадастрово-справочная карта распространения малой пищухи (*Ochotona pusilla* Pallas, 1768) с 1759 по 2002 гг. // Поволжский экологический журнал. Редакция журнала "Поволжский экологический журнал". № 2. С. 140—177.
- Симашко Ю., 1851. Русская фауна, или описание и изображение животных, водившихся в Империи Российской. Часть II. Млекопитающие. Санкт Петербург: Типография Вингебера. 1425 с.
- Солодянкина С.В., Кошкарёв А.В., Ганзей К.С., Исаченко Г.А., Лысенко А.В., Старожилов В.Т., Хорошев А.В., Черных Д.В., 2021. Некоторые итоги и перспективы ландшафтного картографирования России // География и природные ресурсы. Т. 42. № 3. С. 22—36.
- Тавровский В.А., Егоров О.В., Кривошеев В.Г., Попов М.В., Лабутин Ю.В., 1971. Млекопитающие Якутии. Москва: Наука. 660 с.
- Тимошкина О.А., 2012. Методы полевых исследований мелких млекопитающих. Красноярск: Красноярский государственный аграрный университет. 20 с.
- Томилини А.Г., 1953. Млекопитающие Коми-Пермяцкого округа // Труды Московского пушно-мехового института. Т. 4. С. 31—42.
- Туникова Н.В., Комарова Л.В., 1979. Принципы и методы зоологического картографирования. Москва: Изд-во МГУ. 192 с.
- Чернявский Ф.Б., 1984. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. Москва: Наука. 392 с.
- Швецов Ю.Г., 1977. Млекопитающие Байкальской котловины. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. 160 с.
- Шефтель Б.И., 2018. Методы учета численности мелких млекопитающих: 3 // Russian Journal of Ecosystem Ecology. Россия, Пенза: Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования "Пензенский государственный университет". Т. 3. № 3. С. 1—21.
- Шнитников В.Н., 1936. Млекопитающие Семиречья. Москва—Ленинград: Издательство АН СССР. 323 с.
- Юдин Б.С. (ред.), 1977. Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. 304 с.
- Юдин Б.С., Галкина Л.И., Потапкина А.Ф., 1979. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. 296 с.
- Юдин Б.С., Кривошеев В.Г., Беляев В.Г., 1976. Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. 270 с.
- Anděra M., 1995. Atlas of the Mammals of the Czech Republic. Praha: Národní muzeum. V. 1—5.
- Beddard F.E., 1895. A text-book of Zoogeography. Cambridge: University Press. 246 с.
- Crawley D., Coomber F., Kubasiewicz L., Harrower C., Evans P., Waggitt J., Smith B., Matthews F., others., 2020. Atlas of the mammals of Great Britain and Northern Ireland. London: Pelagic Publishing Ltd. 204 p.
- Economov A., Kolesnikov V., Mashkin V., Lissovsky A., 2020. Using spatial data on habitat suitability in estimation of wild boar resources in Russia: 2 // BALTIC FOREST-RY. V. 26. № 2.
- Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudík M., Chee Y.E., Yates C.J., 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists // Diversity and Distributions. V. 17. № 1. P. 43—57.
- Erxleben J.C.P., 1777. Systema regni animalis per classes, ordines, genera, species, varietates: cum synonymia et historia animalium: classis I. Mammalia. Lipsiae: Impensis Weygandianis. 747 p.
- Fourcade Y., Engler J.O., Rödder D., Secondi J., 2014. Mapping Species Distributions with MAXENT Using a Geographically Biased Sample of Presence Data: A Performance Assessment of Methods for Correcting Sampling Bias // PLOS ONE. V. 9. № 5. P. e97122.
- Franklin J., 2013. Species distribution models in conservation biogeography: developments and challenges // Diversity and Distributions. V. 19. № 10. P. 1217—1223.
- Gmelin J.F., 1788. Caroli a Linne... Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, spe-

- ciescum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Lipsiae: Impensis Georg Emanuel Beer. V. 1. 500 p.
- Guillera-Arroita G., Lahoz-Monfort J.J., Elith J., Gordon A., Kujala H., Lentini P.E., McCarthy M.A., Tingley R., Wintle B.A., 2015. Is my species distribution model fit for purpose? Matching data and models to applications: Matching distribution models to applications // *Global Ecology and Biogeography*. V. 24. № 3. P. 276–292.
- Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.E., 2017. Habitat suitability and distribution models: With applications in R. 478 p.
- Hinlo R., Gleeson D., Lintermans M., Furlan E., 2017. Methods to maximise recovery of environmental DNA from water samples // *PLOS ONE. Public Library of Science*. V. 12. № 6. P. e0179251.
- Inman R., Franklin J., Esque T., Nussear K., 2021. Comparing sample bias correction methods for species distribution modeling using virtual species // *Ecosphere*. V. 12. № 3. C. e03422.
- Lisovsky A.A., McDonough M., Dahal N., Jin W., Liu S., Ruedas L.A., 2017. A new subspecies of large-eared pika, *Ochotona macrotis* (Lagomorpha: Ochotonidae), from the Eastern Himalaya // *Russian Journal of Theriology*. V. 16. № 1. P. 30–42.
- Lisovsky A.A., Sheftel B.I., Stakheev V.V., Ermakov O.A., Smirnov D.G., Glazov D.M., Strelnikov D.P., Ekonomov A.V., Titov S.V., Obolenskaya E.V., Kozlov Y.A., Saveljev A.P., 2018. Creating an integrated information system for the analysis of mammalian fauna in the Russian Federation and the preliminary results of this information system // *Russian Journal of Theriology*. V. 17. № 2. C. 85–90.
- Lysaght L., Marnell F. (Ed.), 2016. Atlas of Mammals in Ireland 2010–2015. Waterford: National Biodiversity Data Centre. 207 p.
- Mitchell-Jones A.J., Amori G., Bogdanowicz W., Krystufek B., Reijnders P.J.H., Spitzenberger F., Stubbe M., Thissen J.B.M., Vohralik V., Zima J., 1999. The atlas of European mammals. London: Academic Press. 484 c.
- Palomo L.J., Gisbert J., Blanco J.C., 2007. Atlas y libro rojo de los mamíferos terrestres de España. Madrid: Organismo Autónomo de Parques Nacionales. 588 p.
- Peterson A.T., Soberón J., Pearson R.G., Anderson R.P., Martínez-Meyer E., Nakamura M., Araújo M.B., 2011. Ecological Niches and Geographic Distributions (MPB-49). Princeton University Press. 328 p.
- Pocock M., Jennings N., 2006. Use of hair tubes to survey for shrews: new methods for identification and quantification of abundance // *Mammal Review*. V. 36 (4). C. 299–308.
- Radosavljevic A., Anderson R.P., 2014. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation // *Journal of Biogeography*. V. 41. № 4. P. 629–643.
- Savouire-Soubelet A., Ridoux V., van Canneyt O., Charrassin J.-B., Aulagnier S., Haffner P., 2018. Atlas des Mammifères Sauvages de France: Volume 1: Les Mammifères Marins de France. Paris: French National Museum Natural History. 496 p.
- Wallace A.R., 1876. The geographical distribution of animals with a study of the relations of living and extinct fauna as elucidating the past changes of the earth's surface. New York: Harper and Brothers. V. 1. 503 c.
- Wang J.-F., Stein A., Gao B.-B., Ge Y., 2012. A review of spatial sampling // *Spatial Statistics*. V. 2. P. 1–14.
- Warren D.L., Seifert S.N., 2011. Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria // *Ecological Applications*. V. 21. № 2. P. 335–342.
- Wieczorek J., Bloom D., Guralnick R., Blum S., Döring M., Giovanni R., Robertson T., Vieglais D., 2012. Darwin Core: An Evolving Community-Developed Biodiversity Data Standard // *PLOS ONE. Public Library of Science*. V. 7. № 1. P. e29715.

FAUNISTIC STUDIES ON MAMMALS: HISTORY OF APPROACHES AND RECENT TRENDS

A. A. Lisovsky*

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

*e-mail: andlis@zmmu.msu.ru

An analysis of faunistic studies on mammals has been carried out over the past two and a half centuries. Historical changes in faunistics and their link to arealogical concepts are traced. The main factors that hindered the development of arealogy, despite the constant growth of faunistic information, are identified. Recently, the problems of storing and searching for faunistic information have been solved due to the technological and theoretical changes that have taken place over the last decades, approaches to the use of amateur data have been developed, the necessary structure of the collected faunistic information has been formulated, and the problem of planning the collection of material has been solved. Actively using the faunistic data in species distribution modelling has made it possible to understand their necessary spatial distribution for a species range description.

Keywords: faunistic studies, distribution range, mammals

УДК 599.323;591.522

РАСШИРЕНИЕ АРЕАЛА И ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ НА ВОЛНЕ РАССЕЛЕНИЯ: ПРИМЕР ПОЛУДЕННОЙ ПЕСЧАНКИ (*MERIONES MERIDIANUS* PALLAS 1773, MURIDAE, RODENTIA) В КАЛМЫКИИ

© 2023 г. А. В. Чабовский^а *, Е. Н. Суркова^а, Л. Е. Савинецкая^а, А. А. Кулик^б

^аИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

^бЭлистинская противочумная станция, Элиста, 358000 Россия

*e-mail: tiusha2@mail.ru

Поступила в редакцию 02.12.2022 г.

После доработки 26.02.2023 г.

Принята к публикации 28.02.2023 г.

Механизмы расселения видов и колонизации (освоения новых территорий), лежащие в основе процесса движения ареалов, всегда были в центре интересов фундаментальной экологии. Изменение ареалов обычно происходит медленно, однако деятельность человека, активно влияющая на глобальные процессы (трансформация ландшафтов, потепление климата и биологические инвазии), ускорила движение ареалов настолько, что позволяет изучать его в реальном времени. В Калмыкии трансформация ландшафта с пустынного на степной (и обратно) открыла возможность для изучения движения ареала фонового пустынного вида грызунов – полуденной песчанки (*Meriones meridianus*). Мы исследовали динамику численности и изменение границ распространения песчанок на юге Калмыкии, их физическое состояние и зараженность блохами на волне расселения, а также демографические особенности популяции колонистов, отличающие их от резидентов материнской популяции. Мы обнаружили, что за последние годы в результате нового цикла опустынивания полуденные песчанки быстро продвигаются на запад, формируя новые колонии. Колонисты отличались от резидентов более низким в среднем для популяции весом тела, который был связан не с худшим физическим состоянием, а с возрастной структурой: фертильность самок-колонистов была в несколько раз выше, и, соответственно, популяция колонистов была значительно моложе. Кроме того, колонисты были практически свободны от блох, в отличие от обитателей материнской популяции. Результаты свидетельствуют о том, что популяция колонистов на волне расселения не испытывает негативных последствий низкой численности, а относительная молодость и высокая интенсивность размножения по сравнению с материнской популяцией объясняют ее быстрый рост и распространение.

Ключевые слова: грызуны, ареал, колонизация, демография, половозрастная структура, репродукция

DOI: 10.31857/S0044513423040049, **EDN:** UWBLAN

Ареалы видов никогда не были постоянными, однако в нынешние времена их изменения происходят намного быстрее из-за деятельности человека: трансформации ландшафтов, изменения климата и биологических инвазий (Sage, 2020). Расширение ареалов неразрывно связано со способностью видов к освоению новых территорий (колонизации) (Kokko, López-Sepulcre, 2006; Rajora, 2019). Изучение механизмов колонизации и ее экологических, а также эволюционных последствий имеет важное значение для понимания процессов динамики ареалов и мета-популяций в условиях быстро изменяющихся ландшафтов (Hanski, Gaggiotti, 2004). Такие исследования очень востребованы, хотя на практике их не хватает (Rajora, 2019). Способность к освоению новых

территорий оказывается чрезвычайно важной для видов, позволяя им гибко реагировать на изменения условий обитаний (Cote et al., 2010). Помимо фундаментальной значимости, исследования колонизации важны для управления популяциями уязвимых видов, с одной стороны, с другой – популяциями инвазивных видов, а также видов, имеющих экономическое или медицинское значение (в частности, хозяев природно-очаговых инфекций). Примеры изменения ареалов и инвазий в нашем динамичном мире дают возможность исследовать процесс колонизации в “реальном времени”. Однако этими возможностями редко удастся воспользоваться: нужно оказаться в нужном месте в нужное время (Rajora, 2019).

По этой причине механизмы динамики ареалов и колонизации новых территорий до сих пор слабо изучены по сравнению с динамикой локальных популяций (Kokko, López-Sepulcre, 2006; Rajora, 2019). Способность видов сдвигать или расширять свои ареалы в ответ на изменение условий зависит от склонности и способности особей к перемещению из одного места в другое, иначе говоря, от способности к расселению (Holt, 2003). Без понимания того, почему одни особи расселяются, а другие — нет, нельзя надежно предсказать изменение ареалов видов.

Расселение, т.е. перемещение особи из места рождения к месту размножения (или из места размножения к месту следующего размножения), — одна из самых фундаментальных черт жизненного цикла. Расселение влияет на динамику и эволюцию пространственно-структурированных популяций, поток генов, распространение видов и их способность находить благоприятные условия и осваивать новые ниши (Clobert et al., 2009; Bowler, Benton, 2005). Лишь для небольшого числа видов показано, что склонность к расселению определяется комбинацией индивидуальных свойств: физических, физиологических и поведенческих, которые формируют “синдром расселения” (“dispersal syndrome” — Sih et al., 2004; Bowler, Benton, 2005; Ronce, 2007; Debeffe et al., 2014). За последние 20 лет, особенно в последние годы, накопились данные о том, что расселяющиеся особи часто отличаются от резидентов по фенотипу, и что популяции колонистов — это не случайная выборка из материнской популяции. В свою очередь, фенотипические особенности колонистов-обитателей новых территорий, отличающие их от резидентов-обитателей старых (материнских) поселений, могут специфически влиять на динамику их популяций (Clobert et al., 2009).

Начало исследования синдрома расселения было положено еще в 1971 г., когда Майерс и Кребс (Myers, Krebs, 1971), исходя из идеи, что популяции животных представляют собой совокупность разнокачественных особей, опубликовали большое экспериментальное исследование различий между расселяющимися и оседлыми полевками. Однако до последнего времени не только “синдром расселения”, но даже и отдельные признаки переселенцев были выявлены лишь в нескольких исследованиях природных популяций (Debeffe et al., 2014).

Один из таких признаков — хорошее физическое состояние и здоровье. Избегание высокого пресса хищников и паразитов считают одной из причин расселения из ядра популяции в новые области (Chuang, Peterson, 2016). Соответствен-

но, можно ожидать, что колонисты будут в меньшей степени заражены паразитами, чем обитатели материнских популяций. Меньшая зараженность колонистов паразитами согласуется с представлениями о том, что расселяющиеся особи отличаются лучшим здоровьем и физическими кондициями, в частности большими размером и массой тела (Garrett, Franklin, 1988; Cote et al., 2010; Chuang, Peterson, 2016).

По сравнению с другими особенностями колонистов, демографические аспекты колонизации изучены лучше. По имеющимся данным молодые особи более склонны к расселению, а у млекопитающих в большей степени расселяются самцы, тогда как самки более филопатричны. Соответственно, филопатрия самок может вызвать смещение в соотношении полов в популяциях колонистов в пользу самцов (Bowler, Benton, 2005; Clobert et al., 2012; Li, Kokko, 2019). Однако другие исследования показывают, что самцам более свойственно расселение на короткие дистанции (внутри поселений), что обеспечивает избегание инбридинга, тогда как самки, более зависимые от конкуренции за ресурсы, в большей степени, чем самцы, склонны перемещаться на дальние расстояния: между поселениями или в незанятые местообитания, осваивая новые территории (Gaufre et al., 2009). В результате соотношение полов в зоне колонизации может быть смещено в пользу того или иного пола, что может негативно влиять на интенсивность размножения за счет демографического эффекта Олли — дефицита партнеров противоположного пола (Courchamp et al., 1999; Li, Kokko, 2019). Однако, поскольку на волне расселения вида плотность населения должна быть ниже, чем в ядре популяции, то можно ожидать и противоположного эффекта: в популяции колонистов интенсивность размножения будет выше, так как негативное влияние плотности на репродукцию будет ослаблено (Chuang, Peterson, 2016). Таким образом, демографический состав колонистов и интенсивность их размножения должны отличаться от аналогичных показателей материнской популяции — источника расселения (Ronce, 2007). Однако до сих пор таких исследований в природных популяциях очень мало, что связано с недостатком прямых наблюдений за процессом колонизации в реальном времени (Rajora, 2019).

Редкую возможность для наблюдений за колонизацией дают процессы, происходящие сейчас в пастбищных экосистемах Калмыкии. Динамика сообщества грызунов и их популяций в Калмыкии в последние десятилетия представляет собой пример быстрого изменения численности и пульсации ареалов видов в ответ на трансформацию

ландшафта, вызванную изменением пастбищной нагрузки и климата (Неронов и др., 1997; Шилова и др., 2000; Tchabovsky et al., 2016; Суркова и др., 2022). Цикл опустынивания в 1960–1980 гг. прошлого века сменился быстрым остепнением пастбищ в 1990–2000-е гг., а затем новым циклом опустынивания, который начался в конце 2010-х гг. и продолжается до сих пор (Суркова и др., 2022).

Грызуны реагировали на трансформацию ландшафта с пустынного на степной и снова на пустынный изменениями в распространении и численности в соответствии со своими экологическими предпочтениями (Шилова и др., 2000; Surkova et al., 2019). В частности, в ответ на распространение степи популяция пустынной псаммофильной полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) на юго-востоке Калмыкии после длительного латентного периода резко сократилась, и граница ее ареала к середине 2010-х гг. сдвинулась на восток (Tchabovsky et al., 2016, 2019; Суркова и др., 2022). Начавшийся в 2010-е гг. новый цикл опустынивания способствует расширению пустынных местообитаний и продвижению ареала полуденных песчанок в обратном направлении, на запад. Таким образом, появилась редкая возможность наблюдать за восстановлением популяции, расширением ее ареала и процессом колонизации новых местообитаний, а также демографическими процессами на волне расселения в реальном времени.

Изменения границ ареалов могут быть вызваны как внутренними причинами (например, автоколебаниями численности), так и внешними: циклическими или направленными изменениями условий естественной или антропогенной природы. Соответственно, различается и характер динамики ареала: флуктуации или долговременные направленные тренды в изменении границ. Известны многие примеры исторических изменений ареалов мелких млекопитающих (желтая и степная пеструшки, малый суслик, большая песчанка, обыкновенная слепушонка, малая пищуха и краснохвостая песчанка) аридных экосистем, вызванных внутренними и внешними причинами (Формозов, 1936; Дупал, 2005; Окулова и др., 2014). Полуденная песчанка в Калмыкии — это пример пульсации ареала, обусловленной долговременными изменениями условий как антропогенной (пастбищная нагрузка), так и естественной природы — циклами увлажнения климата Прикаспийской низменности (Суркова и др., 2022).

В этой работе мы исследовали (1) современную динамику численности и ареала полуденной песчанки на его западной границе, (2) физиче-

ское состояние колонистов и зараженность их блохами в зоне расширения ареала, а также (3) демографические особенности популяции колонистов, отличающие их от обитателей материнской популяции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Модельный вид

Полуденная песчанка (*Meriones meridianus* Pallas 1773) — псаммофильный семеноядный вид, который населяет пески различной степени закрепленности, избегая закрытых высокотравных местообитаний (Ралль, 1939; Неронов и др., 1997; Shenbrot et al., 1999). Ареал полуденной песчанки простирается через северо-восточное Предкавказье, северный Прикаспий, центральный и восточный Казахстан, северо-западный Китай и юго-западную Монголию (Nanova, 2014; Nanova et al., 2020). В Калмыкии, на западной границе видового ареала, динамика ее численности и распространения следуют за циклами опустынивания—остепнения, определяемыми колебаниями пастбищной нагрузки и климата (Варшавский и др., 1991; Шилова и др., 2000; Tchabovsky et al., 2016; Суркова и др., 2022).

Район исследований

Работа проведена в Калмыкии, в ее юго-восточной части (Черные земли). Здесь мы организовали сеть точек (ключевых участков), где ежегодно проводим учеты песчанок. Вся область мониторинга разделена на две зоны: “западную” (крайняя часть ареала в Калмыкии) и “восточную” (расположена к востоку ближе к центру ареала). Западная зона включает основной полигон с большим покрытием точек (21 точка на территории площадью $10 \times 10 \text{ км} = 100 \text{ км}^2$), где мы ведем непрерывные наблюдения с 1994 г., и “буферную часть” (8 точек, $10 \times 40 \text{ км} = 400 \text{ км}^2$) — область, которая протянулась на 40 км к востоку от основного полигона. Восточная зона простирается еще на 100 км дальше на восток к центру ареала (15 точек). Точки организованы в два трансекта в направлении расширения ареала: “северо-восток—запад” (от $46^\circ 17' 29''$ с.ш., $46^\circ 41' 54''$ в.д. до $45^\circ 29' 42''$ с.ш., $45^\circ 14' 25''$ в.д. — 150 км) и “восток—запад” (от $45^\circ 25' 23''$ с.ш., $46^\circ 27' 59''$ в.д. до $45^\circ 25' 22''$ с.ш., $45^\circ 15' 36''$ в.д. — 100 км).

Начиная с 70-х гг. (“пустынный период” в динамике пастбищ Калмыкии) и вплоть до 2010-х гг., полуденные песчанки обитали во всех трех зонах. На западе (на основном полигоне) мы регистрировали ее практически во всех точках, а ее плот-

ность достигала 30–40 особей/га (Шилова и др., 2000). В середине 2010-х, в результате остепнения ее численность здесь резко снизилась, жилыми остались единичные поселения, а в 2017 она полностью исчезла из западной зоны (Tchabovsky et al., 2016, 2019): единственное здесь и ближайшее к основному полигону жилое поселение находилось в 50 км к востоку, на восточной границе буферной части западной зоны. Восточная зона оставалась заселенной все эти годы.

Население восточной зоны мы считаем материнскими популяциями резидентов (популяции-источники, source populations), а население западной зоны (основной полигон и буферную часть) — волной расселения и экспансии популяции колонистов. К популяции колонистов относили зверьков из новых поселений, которые возникли в текущий сезон (весна–осень).

Процедура учетов

Учеты проводили в середине сентября–начале октября, в конце репродуктивного сезона, который длится с марта по октябрь. Процедура учетов включала три основных метода:

1) Для анализа динамики численности и распределения песчанок на основном полигоне западной зоны проводили учеты, отлавливая зверьков на шести стационарных линиях ловушек (50–100 ловушек через 5 м), расположенных в разных местообитаниях:

- посадки кандыма по бугристым закрепленным пескам;
- вейниковые сообщества по бугристым пескам;
- злаково-попынная полупустыня на супесчаных почвах;
- попынник по краю такыра;
- песчаннопопынно-разнотравные сообщества в массиве закрепленных песков;
- заросли тамариска по грядовым пескам.

Структура растительности и микрорельеф в местах расположения линий менялись в течение периода наблюдений вслед за изменениями ландшафта. Здесь мы не приводим описания этих изменений, поскольку это выходит за рамки работы. Общие тренды в динамике растительности можно найти в другой нашей работе (Суркова и др., 2022).

Учеты проводили непрерывно с 1994 по 2022 г. Подробности методики стационарных учетов описаны в других работах (Tchabovsky et al., 2016, 2019). До 2017 г. отловы проводили давилками Геро (приманка — хлеб, смоченный в нерафинированном подсолнечном масле), далее и по насто-

ящее время мы используем живоловки конструкции Н.А. Щипанова (Щипанов, 1987) с приманкой из семян подсолнечника, чтобы не вмешиваться в процесс колонизации местообитаний. Предварительно мы показали высокую сопоставимость учетов ловушками Геро и живоловками. При помощи общего дискриминантного анализа мы сравнили уловистость в давилки и живоловки, расположенные в одних и тех же местообитаниях, в зависимости от пола, возраста и массы тела песчанок. Анализ не выявил различий в уловистости в целом (лямбда Уилкса = 0.9, $p = 0.08$), а также отдельно для всех факторов и их взаимодействий ($p > 0.1$ во всех случаях). Доля правильных приписаний составила всего 62%.

2) Для анализа распространения песчанок и продвижения их ареала, начиная с 2017 г. обследовали все ключевые участки в западной зоне (зона расселения популяции колонистов — 29 точек) и восточной зоне (материнская популяция резидентов — 15 точек). На каждом участке мы подсчитывали количество отверстий нор песчанок в полосе шириной 5 м на каждые 100 м маршрута общей длиной 500 м, регистрируя таким образом пространственное распределение занятых и незанятых местообитаний на всей области мониторинга.

3) Для сравнительного анализа индивидуальных и популяционных показателей в западной и восточной зонах, начиная с 2017 г., песчанок отлавливали в местах их обнаружения, расставляя ловушки у отверстий нор. Отловы на стационарных линиях ловушек (пункт 1) за 2017–2022 гг. использовали как источник дополнительных данных.

Исследуемые показатели и анализ

У каждой песчанки при отлове определяли массу тела, наличие блох при визуальном осмотре, пол, возраст, репродуктивный статус (размер семенников у самцов, состояния влагалища и сосков у самок). Зверьков метили индивидуально путем отрезания фаланги пальца — образец для будущего генетического анализа. Индивидуальное мечение позволяло исключать из выборки повторные отловы. На основе полученных данных оценивали (1) размер тела и физическое состояние (по массе тела), (2) зараженность блохами (для 2021 и 2022 гг. — ранее эти данные не собирали), (3) возрастную и (4) половую структуру популяции, а также (5) интенсивность размножения.

В качестве показателя численности песчанок на каждом ключевом участке использовали количество пойманных зверьков в пересчете на 100 ловушек за сутки (уловистость). Для описания мно-

голетней динамики численности в западной зоне (1994–2022) данные по 6 стационарным участкам за каждый год усредняли и логарифмировали. Динамику распределения песчанок описывали по количеству занятых местообитаний за каждый год наблюдений. Для того чтобы оценить равномерность распределения по местообитаниям, использовали коэффициент вариации численности между разными местообитаниями. Для описания движения ареала использовали динамику по годам доли местообитаний, занятых песчанками в западной и восточной зонах.

Для описания возрастной структуры условно выделили три весовые категории песчанок, соответствующие трем возрастам: взрослые (>35 г), полувзрослые (25–35 г) и молодые (<25 г). Масса тела песчанок — хороший показатель их биологического и физиологического возраста (Омаров и др., 2015; Tchabovsky et al., 2019). Молодые зверьки в этой работе — это детеныши последней, осенней, генерации до нательного расселения, они представляют местное население, тогда как взрослые и полувзрослые могут быть как резидентами, так и иммигрантами. Интенсивность размножения оценивали по двум показателям: (1) доле молодых песчанок в популяции и (2) фертильности самок — количестве молодых, приходящихся на одну взрослую самку.

Для статистического анализа данные нормализовали: доли разных возрастных групп в составе населения — при помощи арксинус-трансформации ($\arcsin(\sqrt{x})$), а показатель фертильности (количество молодых на взрослую самку) — путем извлечения квадратного корня. Статистический анализ данных был выполнен в программе Statistica 8.0 (StatSoft, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Популяционная динамика

Популяция полуденных песчанок на основном полигоне в западной зоне демонстрировала нестационарную динамику, в которой можно выделить четыре устойчивых режима с резкими переходами между ними: высокой численности (1994–2002), низкой численности (2003–2016), коллапса (2017–2020) и восстановления (2021–2022) (рис. 1А). В период высокой численности песчанки были распространены практически повсеместно, а их распределение по местообитаниям было достаточно равномерным, на что указывает низкий коэффициент вариации (рис. 1Б). В период низкой численности количество занятых местообитаний сократилось, а распределение песчанок стало значительно более неравномер-

ным — коэффициент вариации численности между разными местообитаниями резко вырос. В 2017 г. песчанки исчезли с территории основного полигона западной зоны, а появились снова лишь в 2021 г. и уже к 2022 г. быстро распространились по большинству местообитаний.

Расширение ареала

Заселение основного полигона песчанками в 2021 г., очевидно, связано с расширением ареала в западном направлении, которое началось в 2018 г. (рис. 2). Уже к 2022 г. большинство местообитаний во всей западной зоне было занято. В восточной зоне песчанки были распространены повсеместно на протяжении всего периода наблюдений.

Демографические параметры

Средняя масса тела в популяции колонистов на западе была значительно ниже, чем в материнской популяции на востоке (тест Стьюдента: $t = -3.9$, $p = 0.03$, рис. 3А). Однако по массе тела внутри возрастных категорий (взрослых и полувзрослых) с учетом пола зверька (эффект пола незначим: ANOVA: $F_{1,91} = 2.7$, $p = 0.1$) колонисты и резиденты не различались ($F_{1,91} = 0.29$, $p = 0.7$; эффект года, включенный как случайный фактор, был незначим $F_{3,91} = 0.8$, $p = 0.5$, рис. 3Б). На востоке, в материнской колонии, зараженность песчанок блохами в 2021 и 2022 гг. составляла 32% ($N = 19$) и 19% ($N = 42$), тогда как среди колонистов зараженных блохами зверьков практически не было: 0% ($N = 26$) и 1% ($N = 102$) (различия достоверны: $\chi^2 = 9.5$, $p = 0.02$ и 16.6, $p < 0.0001$ для 2021 и 2022 гг. соответственно). Популяция колонистов была значительно моложе: средняя по годам доля взрослых на недавно освоенных территориях на западе была значимо ниже (ANOVA: $F_{1,6} = 7.9$, $p = 0.03$), а молодых — значимо выше ($F_{1,6} = 6.8$, $p = 0.04$), чем в материнской популяции на востоке (рис. 3С). Доли полувзрослых зверьков не различались. Фертильность самок (среднее количество молодых на взрослую самку осенью) была значительно выше в популяции колонистов, чем в материнской популяции (ANOVA: $F_{1,6} = 7.9$, $p = 0.03$, рис. 3Д).

ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика популяции, расширение ареала и колонизация

Популяция полуденных песчанок на западной границе ареала в Калмыкии демонстрировала нестационарную динамику с резкими сменами ре-

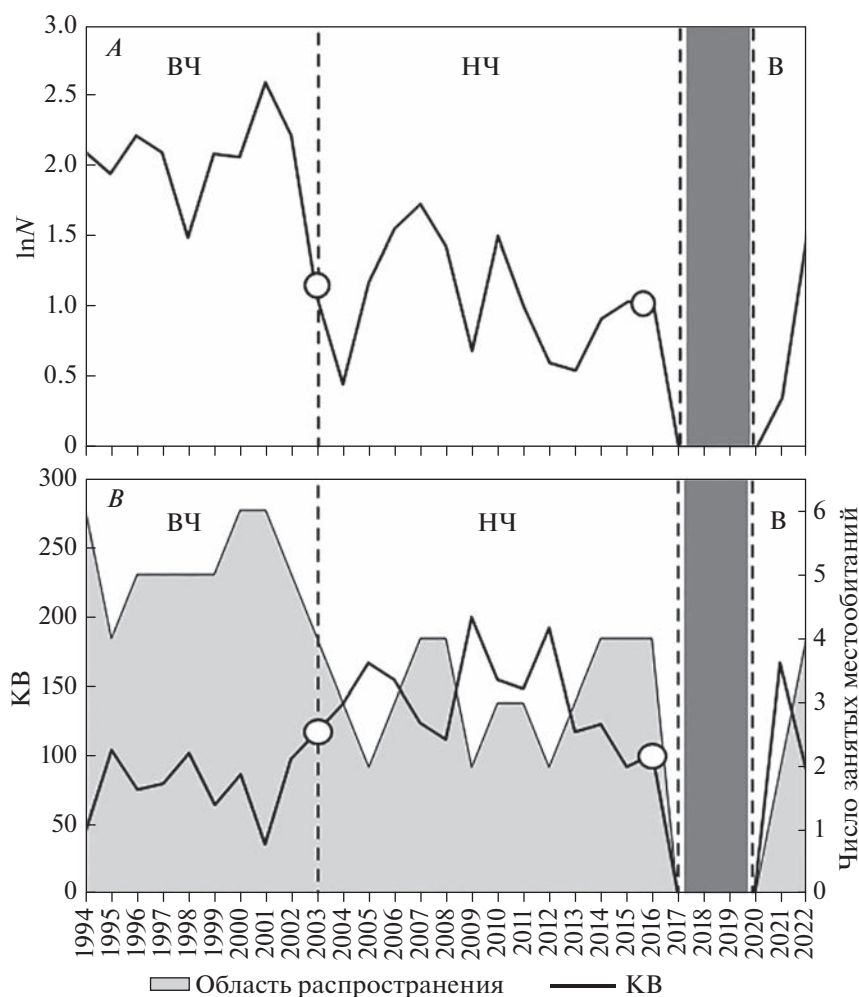


Рис. 1. Многолетняя динамика численности (А) (лог-трансформированный показатель уловистости на 100 ловушек — $\ln N$) и распределения (В) популяции полуденных песчанок на основном полигоне в западной зоне (на юго-западе Черных земель). ВЧ — режим высокой численности, НЧ — низкой численности, В — восстановления. Темно-серой полосой выделен период (2017–2020), когда популяция находилась в режиме коллапса (численность равнялась нулю). КВ — коэффициент вариации численности между разными местообитаниями.

жимов (рис. 1). Такую переходную (state-and-transition) пороговую динамику объясняют экологической упругостью (ecological resilience), свойственной многим биологическим системам (Holling, 1973). При постепенном воздействии внешнего фактора на систему (в нашем случае — при увеличении или снижении поголовья скота), она до поры до времени сохраняет устойчивое состояние, успешно “сопротивляясь” воздействию. Однако по достижении критического порога действия внешнего фактора система не выдерживает и скачкообразно переходит в новый устойчивый режим (Sudding, Hobbs, 2009). Сочетание разного уровня выпаса и разной частоты засух на пастбищах Черных земель порождает скачкообразные малопредсказуемые переходы в динамике попу-

ляций грызунов, и полуденной песчанки в частности (Tchabovsky et al., 2016, 2019).

Низкая численность, неравномерное распределение песчанок и сокращение доли занятых местообитаний в западной популяции в 2003–2016 гг. — результат отложенной по времени реакции песчанок на остепнение пастбищ в 1990–2000-е гг. — предсказывали надвигающийся коллапс популяции (Tchabovsky et al., 2016), который и произошел в 2017 г. (рис. 1). На протяжении следующих нескольких лет западная часть ареала песчанок на Черных землях оставалась незаселенной, несмотря на начавшиеся процессы опустынивания и появление пригодных пустынных местообитаний (Суркова и др., 2022). Мы объясняем задержку в реколонизации ранее покинутых

территорий на западе слабой связанностью фрагментированных местообитаний и низкой численностью: низкая, ниже критического порога, плотность на волне расселения может ограничивать рост популяции и ее распространение за счет эффекта Олли (Chuang, Peterson, 2016). Мы предполагаем, что, когда связанность местообитаний и численность превысили критический уровень (примерно к 2020 г.), популяция перешла в режим быстрого роста и стала расширяться на запад, где начала формироваться и распространяться все дальше популяция колонистов (рис. 2).

Особенности колонистов

Колонисты в среднем весили меньше, чем резиденты материнской популяции на востоке (рис. 3а). Меньшая масса тела может быть связана как с худшим физическим состоянием, так и с меньшим возрастом особей. Сравнение массы тела песчанок внутри половозрастных категорий не обнаружило различий (рис. 3б), следовательно, физические кондиции колонистов были не хуже и не лучше, чем у резидентов. Таким образом, наши данные не подтверждают представления о том, что расселяющиеся особи, и колонисты в их числе, обладают лучшим физическим состоянием или крупнее не расселяющихся сородичей (Garret, Franklin, 1988; Cote et al., 2010; Chuang, Peterson, 2016). Не были получены такие подтверждения и в ряде других работ (Clobert et al., 2009; Chuang, Peterson, 2016).

Меньший средний вес тела песчанок в популяции колонистов на западе по сравнению с этим показателем у обитателей материнской популяции на востоке (рис. 3а), очевидно, связан не с худшим их физическим состоянием, а с более молодым составом населения: среди колонистов доля взрослых песчанок была значительно ниже, а молодых песчанок выше, чем на востоке (рис. 3с). Эти данные соответствуют и более высокой фертильности самок-колонистов: количество молодых осенней генерации, приходящихся на одну самку на западе, было почти в пять раз выше, чем на востоке (в среднем по годам 1.52 против 0.33 для нетрансформированных данных, соответственно). Таким образом, на волне расселения полуденной песчанки мы не наблюдаем негативного эффекта низкой численности — эффекта Олли, — который мог бы сдерживать рост популяции и ее распространение.

Более высокая продуктивность колонистов может быть обусловлена как более интенсивным размножением, так и лучшей выживаемостью молодых. Оба эффекта теоретически вытекают из

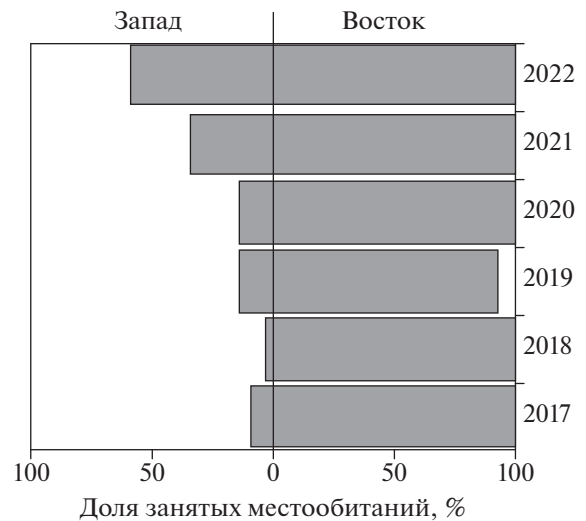


Рис. 2. Изменение доли занятых местообитаний (%) по годам в западной и восточной зонах по результатам учетов нор.

концепции плотно-зависимой регуляции численности, в т.ч. в применении к исследованиям процессов колонизации и расселения. Низкая плотность популяции на волне расселения может не только сдерживать (эффект Олли), но и стимулировать размножение, а также повышать выживаемость за счет ослабленной конкуренции (Chuang, Peterson, 2016). Кроме того, лучшей выживаемости молодых в зоне колонизации может способствовать меньший пресс хищников и паразитов, что считают одной из причин эмиграции животных из материнских популяций (Chuang, Peterson, 2016). Вне зависимости от причин, относительная молодость популяции полуденных песчанок-колонистов и высокая интенсивность размножения по сравнению с материнской популяцией объясняют ее быстрый рост и распространение (рис. 2).

В соответствии с ожиданиями песчанки-колонисты, осваивающие очевидно “чистые” от паразитов местообитания на западе, практически не были заражены блохами, в отличие от резидентов материнской популяции. Можно предположить, что колонисты освобождаются от блох “по дороге”, в процессе расселения. Блохи песчанок размножаются в гнездах своих хозяев: самки, напившись крови, перемещаются в подстилку гнезд, где уже откладывают яйца (так называемые “гнездовые блохи” — Иофф, 1941; Krasnov, 2008). Личинки остаются в гнезде, и вылупившиеся блохи покидают его только тогда, когда в нем появляется хозяин. Этот механизм может объяснить низкую зараженность колонистов блохами. Кроме

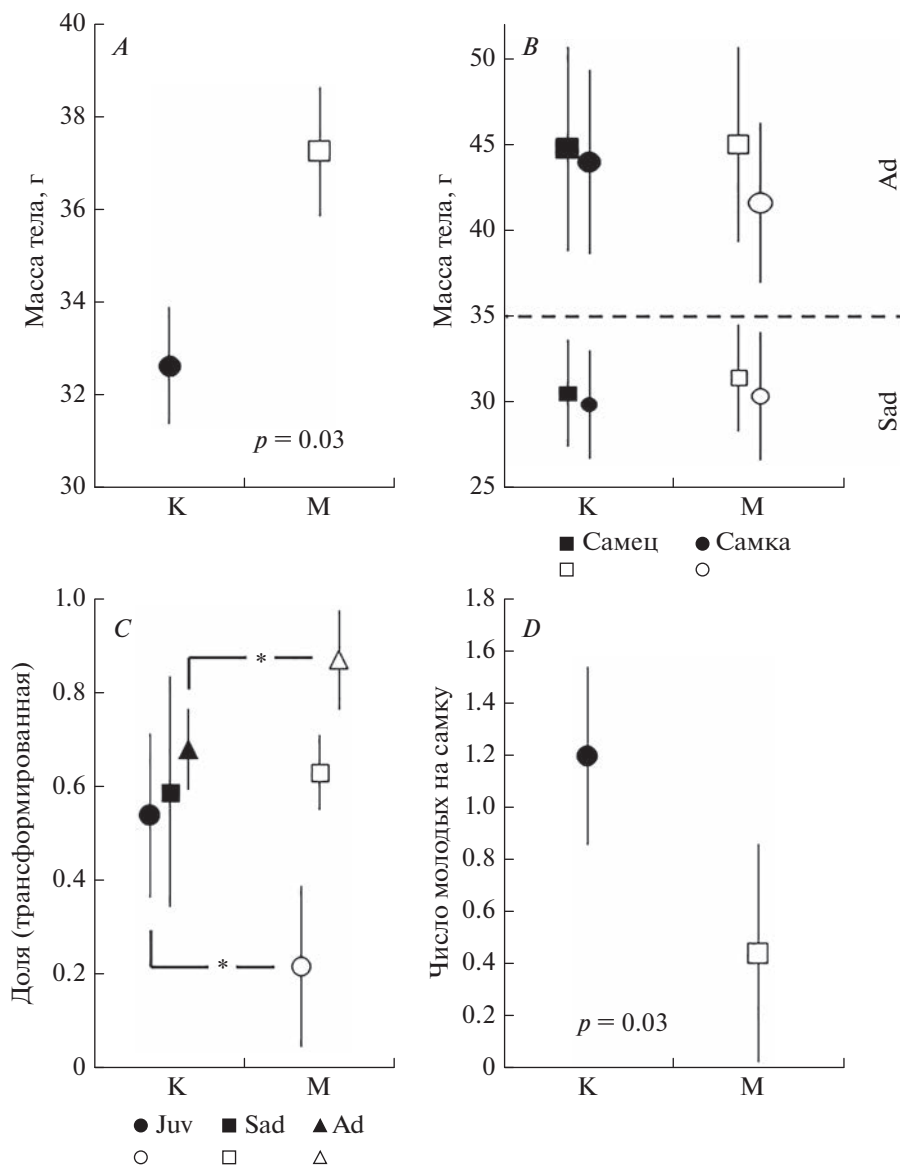


Рис. 3. Сравнительные показатели (среднее $\pm$ стандартное отклонение) полуденных песчанок в популяции колони-стов в западной зоне (К) и в материнской популяции в восточной зоне (М): А — средняя масса тела песчанок, В — масса тела взрослых и полувзрослых самцов и самок, С — доли молодых (Juv), полувзрослых (Sad) и взрослых (Ad) песчанок в населении (арксинус-трансформированные данные: $\arcsin(\sqrt{x})$), D — количество молодых на одну взрослую самку (трансформированные данные: корень (x)).

того, можно предположить, что расселяющиеся колонисты обладают более высоким неспецифическим иммунитетом, т.е. исходно не были заражены блохами. Вне зависимости от непосредственной причины, меньшая зараженность блохами колонистов, очевидно, повышает их приспособленность. Наконец, низкая зараженность песчанок блохами на волне расселения и во вновь сформировавшихся колониях препятствует распространению и развитию эпизоотий чумы: для того чтобы на реколонизированных территориях восстановилась паразитарная система “микроб—

блоха—хозяин”, должно пройти время. Все в целом должно снижать паразитарный и инфекционный пресс на колонистов, облегчая тем самым формирование, развитие и дальнейшее распространение колоний. Однако по мере “взросления” колоний можно ожидать увеличения плотности, усиления конкуренции, пресса хищников и паразитов, а также интенсификации инфекционных процессов и эпизоотий. Это должно стабилизировать популяцию и сдерживать ее дальнейший рост и распространение.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны Д.В. Пожарискому, Я.А. Чабовской, Н.Л. Овчинниковой, А.В. Богатчук, Д.Б. Васильеву, В.С. Швед и другим нашим коллегам за помощь в сборе данных. Большую помощь в организации и проведении исследований оказали руководство и сотрудники государственного природного заказника “Степной” Астраханской обл. Мы благодарны рецензенту за ценные замечания к рукописи.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 22-14-00223, <https://rscf.ru/project/22-14-00223/>).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Варшавский С.Н., Попов Н.В., Варшавский Б.С., Шилов М.Н., Тихомиров Э.Л., Бугаков А.А., 1991. Изменение видового состава грызунов в Северо-Западном Прикаспии под влиянием антропогенных факторов // Зоологический журнал. Т. 70. № 5. С. 92–100.
- Дупал Т.А., 2005. Возможные причины вымирания желтой пеструшки на большей части плейстоценового ареала // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 110. № 4. С. 63–69.
- Иофф И.Г., 1941. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. Пятигорск: Пятигорское издательство. 116 с.
- Неронов В.В., Чабовский А.В., Александров Д.Ю., Касаткин М.В., 1997. Пространственное распределение грызунов в условиях антропогенной динамики растительности на юге Калмыкии // Экология. № 5. С. 369–376.
- Окулова Н.М., Хляп Л.А., Бидашко Ф.Г., Варшавский А.А., Гражданов А.К., Неронов В.В., 2014. Население грызунов Западно-Казахстанской области Республики Казахстан. Сообщение 2. Зоогеографическая характеристика // Аридные экосистемы. Т. 20. № 3. С. 70–78.
- Омаров К.З., Омаров Р.Р., Магомедов М.Ш., 2015. Состояние популяции и особенности питания полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) в Северо-Западном Прикаспии // Вестник Дагестанского научного центра РАН. № 58. С. 15–18.
- Ралль Ю.М., 1939. Введение в экологию полуденных песчанок // Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. Т. 18. № 3–4. С. 41–56.
- Суркова Е.Н., Кулик А.А., Кузнецова Е.В., Базыкина С.Г., Савинецкая Л.Е., Чабовский А.В., 2022. Черные земли Калмыкии: пустыня возвращается? // Природа. № 8. С. 13–20.
- Формозов А.Н., 1936. К вопросу о вымирании некоторых степных грызунов в позднечетвертичное и историческое время // Зоологический журнал. Т. 17. С. 260–270.
- Шилова С.А., Чабовский А.В., Исаев С.И., Неронов В.В., 2000. Динамика сообщества и популяций грызунов полупустынь Калмыкии в условиях снижения нагрузки на пастбища и увлажнения климата // Известия РАН. Серия биологическая. № 3. С. 332–344.
- Щупанов Н.А., 1987. Универсальная живоловка для мелких млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 66. № 5. С. 759–761.
- Bowler D.E., Benton T.G., 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics // Biological Reviews. V. 80. № 2. P. 205–225.
- Chuang A., Peterson C.R., 2016. Expanding population edges: theories, traits, and trade-offs // Global Change Biology. V. 22. № 2. P. 494–512.
- Clobert J., Massot M., Le Galliard J.F., 2012. Multi-determinism in natal dispersal: the common lizard as a model system // Dispersal Ecology and Evolution. Baguette M., Benton T.G. (Eds). Oxford: Oxford University Press. P. 29–40.
- Clobert J., Le Galliard J.F., Cote J., Meylan S., Massot M., 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations // Ecology Letters. V. 12. № 3. P. 197–209.
- Cote J., Clobert J., Brodin T., Fogarty S., Sih A., 2010. Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 365. № 1560. P. 4065–4076.
- Courchamp F., Clutton-Brock T., Grenfell B., 1999. Inverse density dependence and the Allee effect // Trends in Ecology and Evolution. V. 14. № 10. P. 405–410.
- Debeffe L., Morellet N., Bonnot N., Gaillard J.M., Cargnelutti B., Verheyden-Tixier H., Vanpé C., Coulon A., Clobert J., Bon R., Hewison A.J.M., 2014. The link between behavioural type and natal dispersal propensity reveals a dispersal syndrome in a large herbivore // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 281. № 1790. P. 20140873.
- Garrett M.G., Franklin W.L., 1988. Behavioral ecology of dispersal in the black-tailed prairie dog // Journal of Mammalogy. V. 69. № 2. P. 236–250.
- Gauffre B., Petit E., Brodier S., Bretagnolle V., Cosson J.F., 2009. Sex-biased dispersal patterns depend on the spatial scale in a social rodent // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. V. 276. № 1672. P. 3487–3494.
- Hanski I.A., Gaggiotti O.E., 2004. Metapopulation biology: past, present, and future // Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations. Hanski I.A., Gaggiotti O.E. (Eds). San Diego: Academic Press. P. 3–22.
- Holling C.S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. // Annual Review of Ecology and Systematics. V. 4. № 1. P. 1–23.
- Holt R.D., 2003. On the evolutionary ecology of species' ranges // Evolutionary Ecology Research. V. 5. № 2. P. 159–178.
- Krasnov B.R., 2008. Functional and Evolutionary Ecology of Fleas: A Model for Ecological Parasitology. Cambridge: Cambridge University Press. 610 p.
- Kokko H., López-Sepulcre A., 2006. From individual dispersal to species ranges: perspectives for a changing world // Science. V. 313. № 5788. P. 789–791.
- Li X.Y., Kokko H., 2019. Sex-biased dispersal: a review of the theory // Biological Reviews. V. 94. № 2. P. 721–736.

- Myers J.H., Krebs C.J., 1971. Genetic, behavioral, and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *Microtus ochrogaster* // Ecological Monographs. V. 41. № 1. P. 53–78.
- Nanova O., 2014. Geographical variation in the cranial measurements of the midday jird *Meriones meridianus* (Rodentia: Muridae) and its taxonomic implications // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. V. 52. № 1. P. 75–80.
- Nanova O.G., Lebedev V.S., Matrosova V.A., Adiya Y., Undrakhbayar E., Surov A.V., Shenbrot G.I., 2020. Phylogeography, phylogeny, and taxonomical revision of the Midday jird (*Meriones meridianus*) species complex from Dzungaria // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. V. 58. № 4. P. 1335–1358.
- Rajora O.P. (ed.), 2019. Population Genomics: Concepts, Approaches and Applications. Cham: Springer. 839 p.
- Ronce O., 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. P. 231–253.
- Sage R.F., 2020. Global change biology: A primer // Global Change Biology. V. 26. № 1. P. 3–30.
- Shenbrot G.I., Krasnov B.R., Rogovin K.A., 1999. Spatial Ecology of Desert Rodent Communities. Berlin: Springer. 292 p.
- Sih A., Bell A., Johnson J.C., 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview // Trends in Ecology and Evolution. V. 19. № 7. P. 372–378.
- StatSoft Inc., 2007. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. <http://www.statsoft.com>
- Suding K.N., Hobbs R.J., 2009. Threshold models in restoration and conservation: a developing framework // Trends in Ecology and Evolution. V. 24. № 5. P. 271–279.
- Surkova E., Popov S., Tchabovsky A., 2019. Rodent burrow network dynamics under human-induced landscape transformation from desert to steppe in Kalmykian rangelands // Integrative Zoology. V. 14. № 4. P. 410–420.
- Tchabovsky A., Savinetskaya L., Surkova E., 2019. Breeding versus survival: proximate causes of abrupt population decline under environmental change in a desert rodent, the midday gerbil (*Meriones meridianus*) // Integrative Zoology. V. 14. № 4. P. 366–375.
- Tchabovsky A.V., Savinetskaya L.E., Surkova E.N., Ovchinnikova N.L., Kshnyasev I.A., 2016. Delayed threshold response of a rodent population to human-induced landscape change // Oecologia. V. 182. № 4. P. 1075–1082.

RANGE EXPANSION AND POPULATION PATTERNS ON THE WAVE OF COLONIZATION: THE MIDDAY GERBIL (*MERIONES MERIDIANUS* PALLAS 1773, MURIDAE, RODENTIA) IN KALMYKIA TAKEN AS A MODEL

A. V. Tchabovsky¹*, E. N. Surkova¹, L. E. Savinetskaya¹, A. A. Kulik²

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

²Elista Plague-Control Station, Elista, 358000 Russia

*e-mail: tiusha2@mail.ru

The mechanisms of species dispersal and colonization that drive the process of range expansion have always been in the focus of fundamental ecology. Normally, species ranges change slowly, but human activities through global processes (landscape transformations, climate warming, and biological invasions) have speeded up changes in species distributions, thus providing opportunities to observe and study range shifts in real time. In Kalmykia, southern European Russia, human-induced landscape transformations from desert to steppe and vice versa, allowed us to study the colonization process as a result of range expansion in the desert-dwelling rodent, Midday gerbil (*Meriones meridianus*). We studied the population dynamics, demographic characteristics of gerbils, their physical conditions, and infestation with fleas on the wave of colonization compared to the source population. We found that, during recent years, the species range has been rapidly expanding to the west, where gerbils have formed new colonies. The colonists differed significantly from the residents of the source population in a lower average body weight, this being associated not with the poorer physical condition, but with age structure: the fertility rate of female colonists was much higher, and the population of colonists was much younger, compared to the source population. In addition, colonists were much less infested with fleas. Our findings indicate that the population of colonists on the wave of colonization does not experience the negative effects of low numbers, whereas the age structure and high reproductive rate of the younger population accounts for its rapid growth and expansion.

This research was supported by the Russian Science Foundation (project number 22-14-00223, <https://rscf.ru/project/22-14-00223/>).

Keywords: rodent, species range, colonization, demographics, sex-age structure, reproduction

УДК 591.525:599.32

ОТ АГРОФИЛА К СИНУРБИСТУ: КАК ОБЫКНОВЕННЫЙ ХОМЯК (*CRICETUS CRICETUS*) ОСВАИВАЕТ ГОРОДСКУЮ СРЕДУ

© 2023 г. А. В. Суров^а, *, Т. Н. Карманова^а, **, Е. А. Зайцева^б, ***,
Е. А. Кацман^а, ****, Н. Ю. Феоктистова^а, *****

^аИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия

^бФБУЗ «ЦГиЭ в Республике Крым и городе федерального значения Севастополе»,
ул. Набережная, 67, Симферополь, 295034 Республика Крым, Россия

*e-mail: surov@sevin.ru

**e-mail: karmanovatat94@gmail.com

***e-mail: zaycevaolena@gmail.com

****e-mail: elenkz05@gmail.com

*****e-mail: feoktistovanyu@gmail.com

Поступила в редакцию 01.11.2022 г.

После доработки 15.02.2023 г.

Принята к публикации 20.02.2023 г.

В обзоре, обобщающем собственные и литературные данные, на примере обыкновенного хомяка обсуждаются процессы, которые происходят в популяциях мелких млекопитающих при освоении ими городской среды. Исконно, обыкновенный хомяк был, по-видимому, связан с лесостепной зоной, но с развитием земледелия стал гемиагрофилом, заселяя окраины полей, что обеспечивало ему в течение года хорошую кормовую базу. Изменение культуры земледелия (замена фрагментарных полей на обширные площади пашен, занятых монокультурами, использование ядов и удобрений) способствовало тому, что оптимум вида сместился к территориям, занятым садами, огородами, а также урбоценозами. Это привело к изменениям генетической структуры популяций, большему (по сравнению с пригородом) разнообразию аллелей главного комплекса гистосовместимости, отвечающих за устойчивость к патогенам, сокращению периода спячки вплоть до полного отказа от нее, снижению агрессивности к конспецификам, что позволяло на ограниченной территории устраивать большее количество нор и потреблять общие запасы. В качестве дополнительных кормовых ресурсов появилась возможность использования пищевых отходов, что, возможно, привело к изменениям в пищеварительной системе и др. Все это позволяет обыкновенному хомяку успешно существовать в урбанизированной среде, несмотря на сокращение продолжительности жизни из-за большого количества стрессирующих факторов (паразитарная нагрузка, загрязнение и пр.). Предполагается, что не все перечисленные выше черты сформировались в процессе синурбанизации. Многие адаптации, приобретенные ранее, при освоении городской среды оказались эффективными. Очевидно, что путь, проделанный обыкновенным хомяком от экзоантропа к агрофилу и синурбисту, не уникален, многие другие виды млекопитающих и птиц прошли или проходят этот путь в настоящее время.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, синурбанизация, урбоценоз, главный комплекс гистосовместимости, спячка

DOI: 10.31857/S0044513423040153, **EDN:** UXRBPJ

С экологической точки зрения, мир никогда прежде не сталкивался с ситуацией, когда один вид животных — человек (*Homo sapiens*) — практически полностью заселил планету и изменяет ее под свои нужды. Влиянию подвергаются не только территории, на которых непосредственно живут люди, но и биосфера в целом. Человек добывает полезные ископаемые, загрязняет отходами производства почву, воду, атмосферу, уничтожает растения и другие виды животных. Он создает

никогда не существовавшие ранее урболандшафты (Hobbs, Sramer, 2008; Kowarik, 2011; Тихонова и др., 2012), которые к 2030 г. (по данным ООН) будут занимать до 10% суши (United Nations ..., 2018).

На территориях, которые становятся городскими, обитающие здесь виды животных могут (а) мигрировать, (б) сохраниться, если обладают необходимыми преадаптациями для существования в городской среде, (в) выработать специфи-

ческие адаптации к существованию в урболандшафте или (г) вымереть (McDonnell, Hahs, 2015). Конечно, есть виды, которые тысячелетиями делят с человеком его жилища и хозяйственные сооружения и эволюция которых неразрывно связана с *Homo sapiens* (синантропные мыши, крысы и тараканы, домашние животные — собаки, кошки). Хотя большинство видов растений и животных не могут существовать в создаваемых человеком урбоценозах, со второй трети XX века городские популяции стали возникать у неуклонно возрастающего числа видов, которые прежде либо вообще не проявляли склонности к синантропии, либо населяли сельские ландшафты (Морозов, 2021). К концу XX века в населенных пунктах СССР отмечали 71 вид грызунов, что составляет 39.9% списка родентофауны этой территории (Хляп и др., 2000). Таким образом, для данных видов городская среда оказалась приемлемой или, как это ни парадоксально, даже более благоприятной, чем природная. Обитатели городских ландшафтов получают большее число потенциальных убежищ, они могут использовать дополнительные кормовые ресурсы (пищевые отходы, запасы продовольствия, плоды и семена растений, растущих в зеленых зонах городов) и, как правило, в городах у них нет типичных конкурентов и хищников (Khlyar et al., 2012; Тихонова и др., 2012). Однако на территориях, активно освоенных человеком, выше уровень загрязнений (воды, почвы, воздуха) и шума, выше средняя температура воздуха, изменена интенсивность и продолжительность освещения. Эти факторы, очевидно, должны ухудшать условия жизни, как самого человека, так и животных, которые оказываются в городской среде рядом с ним.

Ряд особенностей городских популяций позвоночных животных сформулирован в работе Луняка (Luniak, 2004). Он относит к ним: 1) рост плотности населения, связанный с сокращением размеров участков обитания; 2) изменение экологических стратегий переживания зимнего периода; 3) увеличение продолжительности жизни (за счет лучшего переживания неблагоприятных периодов года); 4) более высокую выживаемость травмированных особей при значительной доле инфицированных и зараженных паразитами; 5) удлинение сезона размножения; 6) изменение (иногда на противоположный) циркадного ритма; 7) изменение рациона; 8) выработку толерантности по отношению к человеку; 9) повышение внутривидовой агрессии.

Однако перечисленные положения были сформулированы этим исследователем, главным образом, на основе изучения птиц, обитающих в городских ландшафтах. Что же касается млекопитающих, в частности грызунов, то таких ис-

следований было проведено немного и насколько справедливо приведенное выше для них — не очевидно. Актуален также вопрос о том, каким образом и почему некоторые виды животных заселяют города?

Биологические особенности синантропных видов грызунов, которые позволяют им соседствовать с человеком, были впервые сформулированы Тупиковой (1947) применительно к домовый мышью (*Mus musculus*). В дальнейшем эту тему развивали и другие отечественные зоологи на примере отдельно взятых видов или групп видов (Соколов, Карасева, 1985; Мешкова, Федорович, 1996; Котенкова, Мунтяну, 2007).

Агрофилам, которые в первую очередь должны были бы становиться синантропами, ранее уделяли меньше внимания (Тупикова и др., 2000). Российские исследователи Хляп и Варшавский (2010) сравнили две группы грызунов — синантропов и агрофилов, анализируя особенности биологии, благодаря которым эти грызуны заселяют населенные пункты или поля и процветают в таких малоблагоприятных для других млекопитающих условиях.

Обе категории видов (синантропы и агрофилы):

1. легко проникают на новые для них территории и быстро их осваивают;
2. способны скапливаться и жить скученно в ограниченном пространстве;
3. способны быстро наращивать свою численность, достигая сверхвысоких показателей: синантропы — в населенных пунктах, а агрофилы — на полях;
4. способны обитать в сильно фрагментированном пространстве: синантропы — в разделенных улицами домах или в пригодных для обитания фрагментах незастроенной территории, а агрофилы — в стациях переживания после практически одномоментного исчезновения корма, убежищ, укрытий в результате пахоты, жатвы или других сельскохозяйственных работ;
5. всеядны, но могут переходить на монокорм, в т.ч. могут питаться только зерном, что особенно важно для агрофильных грызунов, заселяющих посевы зерновых;
6. предпочитают высококалорийные корма, что позволяет зверькам быстро насыщаться, при этом продолжительность активности сокращается, а продолжительность сна — увеличивается.

Безусловно, между истинными синантропами и агрофилами должны быть переходные формы, приспособленные и к тем, и к другим условиям. Одним из таких видов является обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*), который буквально на

протяжении одного поколения людей прошел путь от агрофила до вида-синурбиста¹.

С обыкновенным хомяком в последние несколько десятилетий сложилась весьма нетривиальная ситуация. Еще недавно широко распространенный и промысловый, он в 2020 г. был включен в Красную книгу МСОП с категорией CR (виды, находящиеся на грани исчезновения) (Banaszek et al., 2020). Численность обыкновенного хомяка в естественных биотопах за последние полвека резко сократилась практически на всем ареале (Neumann, Jansman, 2004; Neumann et al., 2004, 2005; La Haye et al., 2012; Surov et al., 2016). При этом вид начал исчезать как из естественных биотопов, так и из агроценозов, где он являлся одним из основных грызунов-вредителей. Мы это связываем с тем, что с середины XX века началась массовая распахка, появилась мощная сельскохозяйственная техника, посевные площади существенно расширились, а лесополосы и межи сократились, усилилась химизация сельского хозяйства, включая обработку полей против вредителей.

Но интересно другое. Одновременно с сокращением численности в агроценозах, обыкновенного хомяка стали чаще фиксировать в населенных пунктах различного уровня (большие и малые города, садовые товарищества, поселки городского типа и т.д.). К настоящему времени популяции этого вида в Западной Европе известны в пригородах и по периферии ряда крупных городов Германии, таких как Майнц, Мангейм, Ганновер, Франкфурт, Гёттинген, Брауншвейг (Niethammer, 1982; Endres, U., 1999; Kupfernagel, 2003). Крупнейшая популяция обыкновенного хомяка в Центральной Европе обитает в столице Австрии — Вене (Hoffmann, 2011; Schmelzer, Herzig-Straschil, 2013; Flamand et al., 2019). В Чехии вид зарегистрирован в Брно 1976–1982 гг. (Pelicán et al., 1983), Праре (Vohralík, 2011) и Оломоуце (Losík et al., 2007; Petrova et al., 2018), в Словакии — в южной части города Кошице (Losík et al., 2007; Petrova et al., 2018), в Польше — в г. Люблине (Łorucki, Szelağ, 2011; Buczek, 2019) и многих других городах. Все эти города находятся в пределах прежнего ареала вида, и речь может идти пока о вселении сюда хомяка с ближайших окраин или “наползании” городов на места обитания вида. Хотя в будущем не исключены и инвазии с расширением естественного ареала.

В России одна из самых старых городских популяций обыкновенного хомяка, по-видимому,

обитает в Москве (Карасева и др., 1999; Feoktistova et al., 2013). Причем ископаемые останки обыкновенного хомяка, наряду с останками промысловых животных, были обнаружены при раскопках культурного слоя 14 городищ дьяковской культуры (V–VII вв. н.э.) в Московской обл., в т.ч. и на территории современной Москвы (10 городищ) (Цалкин, Борисоглебская, 1967). Можно предполагать, что уже в те далекие времена на территории будущего города обыкновенный хомяк обитал рядом с человеком. На территории мегаполиса хомяка регистрировали с конца XIX в. Современная популяция этого вида в Москве и ближнем Подмосковье невелика, в 2018 г. она зафиксирована нами только в районе Борисовских прудов в Царицыно вдоль р. Язвенка и в районе поселка Быково (Раменский р-н Московской обл.) около рыборазводных прудов и на огородах местных жителей.

Результаты проводимых с нашим участием интернет-обследований (Богомолов и др., 2021) и маршрутных экспедиций по России и Казахстану позволяют постоянно выявлять новые города, где обыкновенный хомяк ранее не фиксировался. Так, в 2017–2020 гг. мы регистрировали его норы в частном секторе недалеко от центра г. Владимира, в г. Туле, в г. Казани, отлавливали в Академгородке г. Новосибирска, недалеко от центра г. Барнаула. Есть достоверные свидетельства того, что хомяк обитает в границах городов Нижний Новгород, Пермь, Тюмень, Омск, Красноярск и др.

Одним из регионов, где обыкновенный хомяк в наши дни часто встречается в городах, является Предкавказье. В частности, он обитает в городах: Нальчик, Кисловодск, Грозный, Владикавказ (Феоктистова и др., 2019). Кроме того, в настоящее время отмечен в 18 городах и 42 сельских населенных пунктах Крыма (Товпинец, Алексеев, 1992; Товпинец и др., 2006; Feoktistova et al., 2013a), включая столицу — г. Симферополь, где его присутствие датируется с начала XX в. (Феоктистова и др., 2016). Вероятно, именно в Симферополе сейчас существует самая крупная городская популяция этого вида в мире (Feoktistova et al., 2013; Суров и др., 2015). В Казахстане обыкновенный хомяк обнаружен нами в г. Астане в Президентском парке в самом центре столицы (Феоктистова и др., 2020).

Такое феноменально быстрое изменение предпочтительных местообитаний, вероятно, обусловлено некоторыми биологическими особенностями вида, которые и будут рассмотрены нами ниже.

Как известно, к обитанию в крупных городах легче приспосабливаются эврибионты и эврифаги, обладающие высокой плодовитостью (Карасева и др., 1999). Обыкновенный хомяк, безусловно, обладает всеми этими характеристиками. Его

¹ Синурбанизация (synurbization) означает “освобождение популяции от регулирующего эффекта экосистемы и процесс адаптирования к специфическим условиям городской среды, формированию новых регуляторных связей, по аналогии с синантропизацией” (Andrzejewski et al., 1978).

естественный ареал огромен (около 6 млн км²) — от Пермского края до Северной Осетии и от Бельгии до Красноярского края (Surov et al., 2018). На этой территории, естественно, имеется широкий диапазон условий как биотопических, так и кормовых, которые являются оптимальными для обыкновенного хомяка, тем не менее, по каким-то причинам он предпочитает селиться вблизи человека. Ниже мы рассмотрим некоторые биологические особенности обыкновенного хомяка, позволяющие ему, а по-видимому, и другим видам мелких млекопитающих, осваивать урбандиапазоны.

ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Некоторые ученые рассматривают города как “каменные пустыни” с зелеными островами садов, парков и скверов. Соответственно, в городах можно ожидать эффектов, аналогичных островным. Действительно, в крупных населенных пунктах популяции грызунов-синурбистов обычно приурочены к зеленым зонам, которые разделены жилыми массивами, автодорогами и т.д.

В ряде наших работ описана генетическая структура обыкновенного хомяка в городах: Симферополь, Кисловодск, Астана (Феоктистова и др., 2016, 2019, 2020). Показано, что там, где вид обитает длительное время (Симферополь, Кисловодск), можно выделить обособленные группировки со значительной генетической дистанцией между ними. Так, на территории г. Симферополя обнаружено три группировки, генетическая дистанция между которыми составляет 22–32%. Географически они расположены друг от друга на расстоянии всего 2–4 км (Феоктистова и др., 2016). В Кисловодске выявлено четыре обособленные группировки, находящиеся на расстоянии 1.3–6.3 км друг от друга. При этом генетическая дистанция между ними составляет 11.8–25% (Феоктистова и др., 2019). На окраинах городов, представляющих собой зеленые зоны и примыкающие к пригородной (не урбанизированной) территории, различия между локальными группировками снижаются до 5–9%, что может свидетельствовать о более активной миграции животных в загородных популяциях. Таким образом, городские группировки обыкновенного хомяка отличаются высокой степенью генетической обособленности и сниженным, по сравнению с установленным для города в целом, генетическим разнообразием.

Сходная ситуация описана для белоногого хомячка (*Peromyscus leucopus*) в парках Нью-Йорка (Munshi-South, Nagy, 2014) и вечернего хомячка

(*Calomys musculus*) в Рио Куарто (Аргентина) (Chiappero et al., 2011). В то же время у серой крысы (*Rattus norvegicus*) в городе Сальвадор (Бразилия) хотя и существуют три обособленные группы, генетическое разнообразие внутри них высокое, а степень родства между особями, напротив, низкая (Kajdacs et al., 2013). Иными словами, в городской популяции крыс происходит постоянное перемешивание генофонда, что поддерживает их высокое генетическое разнообразие. Эти различия могут быть обусловлены обитанием крыс в жилищах человека, их более высокой миграционной активностью по сравнению с белоногими и вечерними хомячками, а также обыкновенным хомяком, причем крысы могут использоваться для перемещения городских коммуникаций, в отличие от обитателей зеленых территорий.

Важным представляется вопрос и об изменении генетической структуры видов в процессе освоения ими городской среды. О скорости эволюционных преобразований генома говорить сложно, т.к. для этого необходимо сравнивать историческую и современную ДНК конкретного вида. Мы исследовали ДНК экземпляров обыкновенного хомяка, добытых С.И. Огнёвым в 1907 г. на территории г. Симферополя (коллекция Зоологического музея МГУ). Показано, что 115 лет назад в этом городе обитали животные с гаплотипами мтДНК (объединенного участка гена цитохрома b и D-петли), отличными от гаплотипов ныне живущих здесь животных. Это может свидетельствовать как в пользу того, что город заселялся хомяками неоднократно, так и о том, что происходил “отбор”, в том числе, и по митохондриальным линиям. Ранее митохондриальные гены считались нейтральными, что позволяло использовать их в качестве молекулярных часов, но сейчас показано — митохондриальный геном также может подвергаться действию отбора (Balloux, 2010; Oliveira et al., 2019). У обыкновенной белозубки (*Crocodylus russula*) (Fontanillas et al., 2005) и белоногого хомячка (Pergams, Lacy, 2008) были обнаружены конкретные митохондриальные гаплотипы, которые связаны с более эффективным термогенезом и лучшей выживаемостью особей в зимний период (Fontanillas et al., 2005; Pergams, Lacy, 2008).

Считается, что закрепление в популяциях грызунов вновь возникающих в результате мутаций вариантов последовательностей ДНК происходит крайне редко (один раз в течение нескольких тысячелетий). Поэтому возникновением новых гаплотипов непосредственно в городских популяциях можно пренебречь. Отмечаемое в городах значительное число мтДНК линий свидетельствует о разнообразии особей-основателей или особей, обитавших на этой территории еще до того, как город сформировался, или проникавших на го-

родскую территорию из окрестностей. Как уже отмечалось, в поселениях обыкновенного хомяка в Симферополе присутствуют три, а в Кисловодске — пять мтДНК линий. Из них две в Симферополе и три в Кисловодске являются уникальными для этих городов и в настоящее время не встречаются в окрестностях (Феоктистова и др., 2016, 2019).

Этот факт может свидетельствовать о том, что обнаруженные линии, вероятно, являются “аборигенными” для города. Другие же мтДНК линии, встреченные в этих городах (одна в Симферополе и две в Кисловодске), были встречены и в окрестностях соответствующих городов, что подтверждает возможность обмена генофондом между городом и окрестностями (Феоктистова и др., 2016, 2019). В данном случае прослеживается явная аналогия с заселением Фарерских о-вов серыми крысами, которое сопровождалось эффектом “бутылочного горлышка”, уменьшением количества филогрупп и снижением эффективной численности популяций (Puckett et al., 2020).

Но в ряде случаев, анализируя разнообразие гаплотипов, мы можем “воочию” наблюдать процесс заселения городских территорий видами-синурбистами. Так, в 2017 г. мы обнаружили группировку обыкновенного хомяка в г. Астане. Ее возраст можно абсолютно точно определить, т.к. ее формирование началось только после “экологической катастрофы” — полной трансформации ландшафта при строительстве Президентского парка, которое завершилось в 2008 г. Все особи, пойманные как на территории этого парка, так и в более “старой” восточной его части, оказались носителями одного гаплотипа мтДНК. Присутствие здесь единственной митохондриальной линии можно рассматривать как “эффект основателя” — “митохондриальную Еву” локального масштаба. Сведений о разнообразии гаплотипов в популяциях обыкновенного хомяка в окрестностях Астаны у нас пока нет, однако в выборках из соседних районов и областей (Темиртау, Шучинск, Тургай) обнаружено не менее трех разных гаплотипов исследованного участка мтДНК, а всего на территории Северного Казахстана в настоящее время описано девять гаплотипов мтДНК (Феоктистова и др., 2020).

Подводя итог этому разделу, можно сказать, что для видов-синурбистов характерно формирование генетически обособленных групп (демов), существующих независимо друг от друга при отсутствии обмена или ничтожно малом обмене особями. Генетическая дистанция между отдельными городскими поселениями обычно выше, чем между поселениями вне города. Кроме того, в городах могут сохраняться как аборигенные мтДНК линии, так и линии, проникающие в города с пригородных территорий.

РОСТ ПЛОТНОСТИ НАСЕЛЕНИЯ И СОКРАЩЕНИЕ РАЗМЕРОВ УЧАСТКОВ ОБИТАНИЯ

Несмотря на то, что в городской среде пригодные для жизни обыкновенного хомяка территории обычно изолированы друг от друга, плотность особей в отдельных группировках может быть очень высокой и, как правило, может превышать плотность во внегородских поселениях. Возможно, это связано с обилием и концентрацией кормовых ресурсов, большим разнообразием доступных убежищ и укрытий, а также со снижением пресса хищников. Так, стабильно высокая, а местами даже экстремально высокая плотность обыкновенного хомяка отмечалась нами на протяжении пяти лет наблюдений с 2014 по 2019 год в г. Симферополе (Парк им. Ю.А. Гагарина) (Surov et al., 2019) (табл. 1). Однако не ясно, является ли высокая плотность особенностью именно городских популяций этого вида или это реализация нормы реакции в условиях избытка ресурсов. При этом средняя плотность в других населенных пунктах и в биотопах на неурбанизированных территориях была существенно ниже (табл. 1). Агроландшафты степной части Крыма (лесополоса, разделяющая поле пшеницы) также характеризовались высокой плотностью хомяка (до 25.2 особей/га) (Телицына и др., 1999), а в луговых ассоциациях предгорий Алтая (даже вблизи посадок зерновых) в течение трех летних сезонов плотность поселений хомяка была в среднем 2.5 особей/га (Карасева, 1962).

Сведения о размерах индивидуальных участков обыкновенного хомяка в условиях города крайне немногочисленны. В результате исследования той же локальной популяции обыкновенного хомяка в Парке им. Ю.А. Гагарина в Симферополе на пике сезона размножения (в мае 2016, 2017 гг.) (Surov et al., 2019) с применением методов мечения и радиотелеметрии определены следующие характеристики использования пространства: 1) высокая локальная плотность особей на фоне общей разреженности поселений в городе; 2) уменьшение размеров участков обитания, по сравнению с дикими популяциями; 3) высокая степень обобществления пространства, особенно между половозрелыми самками и самцами; 4) относительно низкая степень обобществления пространства между самками и молодыми особями (недавно перешедшими к самостоятельной жизни).

Таблица 1. Плотность поселений обыкновенного хомяка на урбанизированных территориях

Страна	Город	Плотность поселений	Местообитания	Автор
Австрия	Вена	2.2 нор/га (всего около 3000 особей в городе) 0.7 нор/га 3.8 нор/га 20 особей/га	Кладбища, парки, сады, набережные и посадки вдоль обочин улиц Зеленая зона Городское кладбище Ленточное поселение вдоль шоссе	Hoffmann, 2011
Чехия	Оломоуц	1.8 особей/га	Окраина города (6 лет наблюдений)	Losík et al., 2007
Словакия	Кошица	1.4 нор/га, 0.6 особей/га	Городское кладбище	Čanády, 2013
Польша	Люблин	2.8 особей/га	Поля зерновых культур опытной станции	Banaszek, Ziomek, 2010
Россия	Симферополь	7.8 нор/га 40 нор/га, до 80 особей/га 36 нор/га (локально до 136 нор/га) 20.0–31.8 нор/га, 20.9–27.7 особей/га (локально до 50 особей/га)	Городские районы Ленточное поселение вдоль крупных городских магистралей Аллея вдоль улицы, включая палисадники, газоны и огороды в частном секторе Парк им. Ю.А. Гагарина (5 лет наблюдений)	Buczek, 2019 Товпинец и др., 2006 Surov et al., 2019

АГРЕССИВНОСТЬ ОБЫКНОВЕННОГО ХОМЯКА К КОНСПЕЦИФИКАМ И ПОТЕНЦИАЛЬНЫМ ИСТОЧНИКАМ ОПАСНОСТИ В ГОРОДЕ (СОБАКИ, КОШКИ, ЛЮДИ)

Как отмечает Луняк (Luniak, 2004), у птиц в связи с сокращением участков обитания в городе растет и внутривидовая агрессия. Что касается обыкновенного хомяка, то эта закономерность вряд ли к нему применима за исключением кратковременных периодов конкурентных отношений между самцами за рецептивную самку. Действительно, весной во время активного размножения мы наблюдали как непосредственные агрессивные контакты между самцами, так и многочисленные трупы животных со следами ран. При этом причиной гибели могли быть как соперники, так и собаки. Самцы, занятые поиском самки, теряют бдительность и расходуют много энергии на преследование рецептивной самки и собственно спаривание. Такие животные быстрее становятся добычей собак, как домашних, так и бродячих. Но в целом агрессия в условиях города не характерна для обыкновенного хомяка, и наблюдаемые нами как визуально, так и зафиксированные фотоловушками контакты обычно не имели агрессивного характера. Проявлений толерантности обыкновенного хомяка к человеку в условиях города немного, но это связано, скорее,

с тем, что хомяки и люди существуют как бы в разных временных режимах и обычно не попадают друг другу на глаза. Тем не менее в городах Люблин и Вена отмечены случаи выпрашивания хомяками корма у людей (Buczek, 2019) (И. Хоффман – личное сообщение), что можно рассматривать как выработку у обыкновенного хомяка не только терпимости, но и дружелюбности по отношению к человеку, пойманные же в природе хомяки значительно более агрессивны к человеку, чем городские.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ ПЕРЕЖИВАНИЯ ХОЛОДНОГО ВРЕМЕНИ ГОДА

Для обыкновенного хомяка, в отличие от видов с истинной спячкой (сурков, сусликов, тушканчиков), характерна факультативная, а не облигатная спячка (Kayser, 1962; Gubbels et al., 1989; Wollnik, Schmidt, 1995; Wassmer, 2004). Мы исследовали зимнюю вненоровую активность и спячку обыкновенного хомяка в городской среде (Surov et al., 2019). С этой целью четырем взрослым самцам и одной самке для регистрации температуры тела внутрибрюшинно имплантировали термонакопители (Петровский и др., 2008) и для регистрации местоположения животного – радиопередатчики (Минаев и др., 2016). Это позволяло на

протяжении всего холодного периода года регистрировать местонахождение каждой особи, а после отлова весной прочитать график изменений температуры тела (Surov et al., 2019). По нашим наблюдениям, в г. Симферополе максимальная общая продолжительность спячки (от первого эпизода гипотермии до последнего) составляла от 40 до 105 дней (Surov et al., 2019). У одного из самцов за всю зиму температура тела ни разу не опускалась ниже 35°C, а его ежесуточную наземную активность подтвердили регистрации на фотоловушках. Свежие следы жизнедеятельности хомяков — погрызенные стручки гледичии трехколючковой (*Gleditsia triacanthos*), следы самих животных, а также открытые входы в норы — мы обнаруживали в течение круглого года, включая даже самый холодный месяц (январь). Однако массовые появления взрослых животных регистрировали только в феврале—марте.

Согласно этим данным, в Симферополе есть условия, позволяющие хомякам проводить в спячке меньше времени или вообще отказаться от нее. Возможно, это связано с тем, что в городах (в данном случае в городском парке г. Симферополя) имеется достаточное количество калорийного корма. Влияние количества потребленного корма на продолжительность спячки была показана в работе Сютц с соавторами (Siutz et al., 2018): экспериментальная группа обыкновенных хомяков, получавшая дополнительный калорийный корм перед спячкой, отличалась от контрольной сокращенным периодом зимней спячки.

Получить данные о продолжительности жизни в природе довольно сложно, для этого требуется отслеживание судьбы конкретных индивидуально меченных особей в течение продолжительного времени. Из более чем 500 хомяков, помеченных нами в парке им. Ю.А. Гагарина в Симферополе за 5 лет, две зимы пережили только 2 самца и 2 самки (т.е. менее 1%). Максимальная зафиксированная продолжительность жизни хомяков на площадке по данным мечения составила 590 дней для одного самца и 740 дней для одной самки. При этом из числа сеголеток первую зиму пережило не более 50% особей (Surov et al., 2019). Данные о жизненном цикле обыкновенного хомяка в естественных условиях ограничиваются работой Карасёвой (1962), проведенной 60 лет назад в предгорьях Алтая. Наблюдения на площадке мечения в течение трех летних сезонов показали, что продолжительность жизни обыкновенного хомяка может достигать четырех лет. Хотя эти данные лишь косвенно позволяют сравнить продолжительность жизни хомяков в городских и природных популяциях, они свидетельствуют скорее о сокращении продолжительности жизни животных в городских условиях. Очевидно, что при высокой смертности и короткой продолжительности

жизни поддержание высокой плотности должно обеспечиваться высокой рождаемостью и увеличением количества выводков в течение сезона. Сокращение времени спячки или отказ от нее позволяют продлить сезон размножения и, соответственно, повысить репродуктивный потенциал. Мы неоднократно отмечали в городе зверьков в возрасте 2—3 месяцев даже в марте, что свидетельствует о возможности позднеосеннего размножения, чего никогда не фиксировалось в природных популяциях.

СУТОЧНАЯ АКТИВНОСТЬ И ИЗМЕНЕНИЕ РАЦИОНА

Обыкновенные хомяки в городе часто проявляют дневную активность, что подтверждается как нашими наблюдениями, так и наблюдениями в Вене и Кракове (Schmelzer, Millesi, 2008; Ziomek et al., 2012; Surov et al., 2019). Тем не менее даже в городе активность хомяка, как правило, приурочена к темному времени суток. Она начинается, в зависимости от времени года, в 18—20 часов, а заканчивается в 6—7 часов утра. Это было подтверждено наблюдениями, полученными нами с помощью фотоловушек, установленных в Симферополе на территории ФБУЗ “ЦГиЭ в Республике Крым и городе федерального значения Севастополе”.

Основу рациона обыкновенного хомяка в г. Симферополе составляют цветы и плоды конского каштана (*Aesculus hippocastanum*), клёна платанолистного (*Acer platanoides*), гледичии трехколючковой, дуба черешчатого (*Quercus robur*), грецкого ореха (*Juglans regia*), фундука (*Corylus maxima*), рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia*), калины обыкновенной (*Viburnum opulum*), бирючины обыкновенной (*Ligustrum vulgaris*), чёрной бузины (*Sambucus nigra*), груши обыкновенной (*Pyrus communis*), яблони домашней (*Malus domestica*), сливы домашней (*Prunus domestica*) и вишни (*Prunus* subg. *cerasus*) (Surov et al., 2019). Такое богатое разнообразие декоративных и плодовых деревьев, а также многочисленные травянистые растения (одуванчик, клевер, осоки и пр.), безусловно, обеспечивают хомяков кормом в течение круглого года. Кроме того, обыкновенный хомяк питается улитками, жуками, бабочками и другими беспозвоночными. Важным кормовым ресурсом в г. Симферополе (а также, видимо, в других южных городах) служат овощи и фрукты, хранящиеся в подвалах жилых домов. Но, как показали наши наблюдения и опросы населения, еще более значимыми кормовыми ресурсами для поддержания городской популяции *Cricetus cricetus* являются пищевые остатки из мусоросборников и еда для кошек и собак, оставляемая местными жителями возле домов (Feoktistova et al.,

2013а). Хомяки охотно поедают этот весьма разнообразный корм, иногда даже в присутствии потенциального хищника. Было показано, что состав рациона варьирует в зависимости от сезона и наличия корма. Но в Вене, например, основу питания в течение круглого года составляли различные виды орехов (Roswag et al., 2018).

УСТОЙЧИВОСТЬ К ПАРАЗИТАРНОЙ НАГРУЗКЕ И ИНФЕКЦИЯМ

Обитание на одной территории как аборигенных, так и чужеродных видов, формирующих новые, ранее не существовавшие сообщества с повышенной плотностью населения, нехарактерной кормовой базой и т.д., типично для урболандшафтов (Luniak, 2004). Как следствие, в городе следует ожидать появление новых отношений “паразит–хозяин” и более высокой паразитарной нагрузки. Известно, что в целом городские популяции млекопитающих и птиц чаще подвергаются заражению паразитами и встречаются с большим количеством патогенов, чем сельские (Gliwicz, 1980). При этом в городе вид сталкивается с патогенами и паразитами, не характерными для его естественных мест обитания. Возникает следующий вопрос, как иммунная система животных-синурбистов отвечает на эти городские “вызовы”, в т.ч. на встречу с новыми паразитами, патогенами, загрязнением тяжелыми металлами и т.д.? Оценка аллельного разнообразия генов главного комплекса гистосовместимости (major histocompatibility complex – МНС) может пролить свет на решение этой проблемы и может служить показателем степени приспособленности вида к противодействию негативным факторам городской среды. Эти гены играют ключевую роль в иммунной защите организма, в т.ч. в обеспечении ответа на патогенную нагрузку (Klein, Figueroa, 1986; Hill et al., 1991; Potts, Wakeland, 1993; Brown, Eklund, 1994; Edwards, 1996; Janeway, 2001; Hedrick, 2002; Ujvari et al., 2005; Acevedo-Whitehouse, Cunningham, 2006).

Исследование популяций упомянутого выше белоногого хомячка, обитающего в парках Нью-Йорка, показало, что гены, ответственные за иммунные характеристики особей (так же как и ряд других, ответственных, например, за переработку продуктов, богатых жирами), в городских условиях находятся под выраженным действием положительного отбора (Harris et al., 2013; Harris, Munshi-South, 2017).

Чтобы оценить влияние условий обитания в урбоценозе на особенности иммунной системы обыкновенного хомячка, мы исследовали аллельное разнообразие экзона II гена DRB, входящего в состав МНС класса II, с использованием технологии секвенирования нового поколения (NGS)

(Shiina et al., 2015) у животных из городской (Симферополь) и сельской (окрестные территории) популяций (Феоктистова и др., 2022).

Результаты проведенного анализа показали, что именно городская популяция отличается повышенным разнообразием гена DRB по всем показателям (число аллелей, отмеченных в популяции, среднее число аллелей в генотипе особи, рассчитанные для популяции индексы гаплотипического и нуклеотидного разнообразия). Число аллелей в сельских популяциях обыкновенного хомяка на Крымском п-ове ($n = 11$) было несколько ниже, чем в благополучной экзoантропной популяции Чехии ($n = 13$), но для Симферополя это значение было существенно большим ($n = 19$). Хотя число несинонимичных замен превышало число синонимичных в обеих выборках с Крымского п-ова, действие положительного отбора в городской популяции было заметно выше, чем в сельской (Феоктистова и др., 2022). Полученные результаты позволяют предполагать, что представители городской популяции хомячков Симферополя более устойчивы к противостоянию “городским вызовам” — к инфекциям и паразитарной нагрузке по сравнению с представителями популяций, обитающих вне города.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотрев ряд положений, характеризующих адаптации видов-синурбистов к обитанию в урболандшафтах на примере обыкновенного хомяка, мы пришли к следующим выводам.

1. В городах поселения наземных животных фрагментированы и поэтому формируют хорошо обособленные деми, обмен генами между которыми ограничен. В результате генетическая дистанция между “городскими” группировками одного и того же вида значительно больше, чем между сельскими или природными. При этом в городе могут сохраняться “уникальные” мтДНК линии.

2. На фоне “теплового” загрязнения городов и при избытке кормовых ресурсов зимоспящие виды грызунов могут сокращать период спячки либо гипотермия у них вообще не наступает. Это приводит к удлинению сезона активности и способствует, в конечном счете, повышению репродуктивного потенциала городской популяции, что важно при высоком уровне смертности.

3. Выработка толерантности к конспецификам позволяет более эффективно использовать норы на обобществленной территории. Повышение агрессивности в условиях урбоценозов не является оптимальной стратегией.

4. Изменение диеты, переход на питание “быстрыми углеводами” и кормами, содержащими

большое количество жиров, выгодны в условиях города. Подобная стратегия позволяет животным быстрее восполнить энергетические затраты. С другой стороны, без формирования адаптаций, направленных на переработку легких углеводов, такой тип питания может вызывать метаболический синдром, также ведущий к сокращению продолжительности жизни.

5. Высокий уровень загрязнения городов и другие стрессирующие факторы, включая болезни и паразитарную нагрузку, приводят к сокращению продолжительности жизни отдельных особей, но большее разнообразие иммунных показателей может обеспечивать и большую популяционную жизнестойкость.

6. Применительно к обыкновенному хомяку мы не наблюдаем значительных изменений характера циркадной активности — в целом сохраняется ночная активность, но в отдельных случаях возможно проявление и дневной активности.

Насколько выдвинутые положения применимы к другим видам-синурбистам — сказать сложно. Но проводить комплексные исследования разных видов животных и растений в городах крайне важно. Это: 1) даст нам новые примеры для теории эволюции и 2) расширит понимание возможностей видов адаптироваться к быстро меняющейся городской среде (Donihue, Lambert, 2015). Первое связано с тем, что скорость и масштабы изменений городской среды, вызванных человеком, столь высоки, что эволюционные изменения можно наблюдать в течение достаточно короткого времени. Второе — с тем, что организмы способны к неэволюционным изменениям, они подстраивают свои поведение, физиологию и морфологию к измененной окружающей среде (в нашем случае, городской) (McDonnell, Nahs, 2015). Риклефс (Ricklefs, 1990) выделил три основных адаптивных ответа, которые могут сформироваться в разных временных масштабах: регуляторный (regulatory), адаптационный (acclimatory) и эволюционный (developmental). Регуляторные реакции происходят в течение коротких периодов времени — секунд, минут и часов; эти реакции обычно затрагивают изменения физиологии и поведения. Примерами регуляторных реакций на городскую среду являются, например, изменения в частотах песен у птиц (Hu, Cardoso, 2010) и возникновение поведения избегания у городских млекопитающих (Lowry et al., 2013). В случае с обыкновенным хомяком это могут быть толерантность (привыкание) к присутствию человека или кошки (последние редко нападают на взрослых хомяков), изменение суточного ритма активности. Адаптационный эффект может действовать на протяжении нескольких дней и недель и обычно включает физиологические и морфологические

изменения. Применительно к обыкновенному хомяку мы наблюдаем сокращение или полный отказ от зимней спячки в зависимости от условий года и урожайности кормовых растений. Как регуляторные, так и адаптационные реакции могут быть обратимыми на протяжении жизни индивида. Реакции, связанные с генетически закрепленными свойствами, происходят в течение более длительных периодов времени. Для обыкновенного хомяка мы наблюдаем формирование определенной генетической внутригородской структуры, включая разнообразие аллелей генов МНС, повышение плодовитости, как ответа на высокую смертность и др. свойства, которые отличают городские популяции от сельских или природных.

Данные, полученные при изучении городской экологии, позволят решать не только фундаментальные эволюционные задачи, но и задачи, имеющие чисто практическую значимость. Например, оценить риски, которые несут городские виды для человека, и по возможности их минимизировать. Эти риски не ограничиваются только эпидемиологической опасностью непосредственно для человека. Грызуны могут разрушать коммуникации, могут быть распространителями заболеваний домашних животных, могут повреждать зеленые насаждения. Крайне важно в этом отношении исследовать новые экологические связи, возникающие в условиях города и не имеющие природных аналогов. Следовательно, понимание особенностей и характера экологических процессов, происходящих в урбоценозах, является крайне важным для сохранения “здоровой” и безопасной городской среды.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках Государственного задания ИПЭЭ РАН № FFER-2021-0004.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богомолов П.Л., Феоктистова Н.Ю., Кротова М.В., Суров А.В., 2021. Использование интернет-ресурсов для оценки численности видов, контактирующих с человеком (на примере обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) (Cricetidae, Rodentia) // Поволжский экологический журнал. № 4. С. 458–467.
- Карасева Е.В., 1962. Изучение с помощью мечения особенностей использования территории обыкновенным хомяком в Алтайском крае // Зоологический журнал. Т. 41. № 2. С. 275–285.
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Самойлов Б.Л., 1999. Млекопитающие Москвы в прошлом и настоящем. М.: Наука. 246 с.
- Котенкова Е., Мунтяну А., 2007. Феномен синантропии: адаптации и становление синантропного образа жизни в процессе эволюции домовых мышей

- надвидового комплекса *Mus musculus* s. l. // Успехи современной биологии. Т. 127. № 5. С. 525–539.
- Мешкова Н.Н., Федорович Е.Ю., 1996. Ориентировочно-исследовательская деятельность, подражание и игра как психологические механизмы адаптации высших позвоночных к урбанизированной среде. М.: Аргус. 226 с.
- Минаев А.Н., Пуриков А.В., Рutowская М.В., Махоткина К.А., Суров А.В., Ивлев Ю.Ф., 2016. Радиопередатчик для телеметрической регистрации температуры тела животных мелкого и среднего размера // Зоологический журнал. Т. 95. № 1. С. 108–119.
- Морозов Н.С., 2021. Роль хищников в формировании городских популяций птиц. 1. Кто преуспевает в освоении урболандшафтов? // Зоологический журнал. Т. 100. № 11. С. 1236–1261.
- Петровский Д.В., Новиков Е.А., Мошкин М.П., 2008. Динамика температуры тела обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*, Rodentia, Cricetidae) в зимний период // Зоологический журнал. Т. 87. № 12. С. 1504–1508.
- Соколов В.Е., Карасева Е.В., 1985. Серая крыса — жизненная форма грызуна-синантропа. Распространение и экология серой крысы и методы ограничения ее численности. М.: ИПЭЭ РАН. С. 6–17.
- Суров А.В., Поплавская Н.С., Богомолов П.Л., Кропоткина М.В., Товпинец Н.Н., Кацман Е.А., Феоктистова Н.Ю., 2015. Синурбанизация обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* L., 1758) // Российский журнал биологических инвазий. Т. 4. С. 105–117.
- Телицына А.Ю., Усанов Ю.А., Карасева Е.В., Дмитриева В.В., 1999. Особенности экологии и поведения обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* L.), изучение с применением радиотелеметрии // VI съезд Всероссийского териологического общества. С. 254.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В., Богомолов П.Л., Котенкова Е.В., 2012. Экологические аспекты формирования фауны мелких млекопитающих урбанистических территорий Средней полосы России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 373 с.
- Товпинец Н.Н., Алексеев А.Ф., 1992. Распространение и особенности экологии обыкновенного хомяка в Крыму. Синантропия грызунов и ограничение их численности. М.: Изд-во РАН. С. 393–428.
- Товпинец Н.Н., Евстафьев И.Л., Карасева Е.В., 2006. Склонность к синантропии у обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) на основе исследований в Крыму. В сб.: Фауна в антропогенном ландшафте. Материалы териологической школы. № 8. С. 136–145.
- Тупикова Н.В., 1947. Экология домового мыши средней полосы СССР. Фауна и экология грызунов. С. 5–67.
- Тупикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А.А., 2000. Грызуны полей северо-восточной Палеарктики // Зоологический журнал. Т. 79. № 4. С. 480–494.
- Феоктистова Н.Ю., Мещерский И.Г., Богомолов П.Л., Мещерский С.И., Кацман Е.А., Пельгунова Л.А., Потаниникова Е.В., Суров А.В., 2020. Непреднамеренно поставленный эксперимент—заселение вновь созданного городского парка видом-синурбистом обыкновенным хомяком *Cricetus cricetus* L., 1758 // Известия Академии наук. Серия биологическая. № 2. С. 224–232.
- Феоктистова Н.Ю., Мещерский И.Г., Богомолов П.Л., Мещерский С.И., Поплавская Н.С., Чунков М.М., Юферева В.В., Тельнов В.А., Суров А.В., 2019. Обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*) в Предкавказье: генетическая структура городских и пригородных популяций // Генетика. Т. 55. № 3. С. 337–348.
- Феоктистова Н.Ю., Мещерский И.Г., Карманова Т.Н., Гуреева А.В., Суров А.В., 2022. Разнообразие аллелей главного комплекса гистосовместимости у обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) в городской и сельской популяциях // Известия РАН, сер. биологическая. № 5. С. 470–481.
- Феоктистова Н.Ю., Мещерский И.Г., Суров А.В., Богомолов П.Л., Товпинец Н.Н., Поплавская Н.С., 2016. Генетическая структура городской популяции обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) // Генетика. Т. 52. № 2. С. 221–230.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А., 2010. Синантропные и агрофильные грызуны как чужеродные млекопитающие // Российский журнал биологических инвазий. Т. 3. № 3. С. 73–91.
- Хляп Л.А., Кучерук В.В., Тупикова Н.В., Варшавский А.А., 2000. Оценка разнообразия грызунов населенных пунктов. Животные в городе. Материалы науч.-практ. конф. М. С. 26–29.
- Цалкин В.И., Борисоглебская М.Б., 1967. Млекопитающие Москвы и Подмосковья на рубеже нашей эры. Животное население Москвы и Подмосквья, его изучение, охрана и направленное преобразование. 27–28 апреля 1967 г. М. С. 7–9.
- Acevedo-Whitehouse K., Cunningham A.A., 2006. Is MHC enough for understanding wildlife immunogenetics? // Trends in Ecology & Evolution. V. 21. № 8. P. 433–438.
- Andrzejewski R., Babińska-Werka J., Gliwicz J., Goszczyński J., 1978. Synurbization processes in population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of populations in an urbanization gradient // Acta Theriol (Warsz). V. 23. P. 341–358.
- Balloux F., 2010. The worm in the fruit of the mitochondrial DNA tree // Heredity. V. 104. № 5. P. 419–420.
- Banaszek A., Bogomolov P., Feoktistova N., La Haye M.J.J., Monecke S., Reinert T.E., Rusin M., Surov A., Weinhold U., Ziomek J., 2020. *Cricetus cricetus* // The IUCN Red List of Threatened Species. P. 1–15. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T5529A111875852.en>
- Banaszek A., Ziomek J., 2010. The common hamster (*Cricetus cricetus* L.) population in the city of Lublin // Annales Universitatis Mariae Curie Skłodowska. V. 65. № 1. P. 59–66.
- Brown J.L., Eklund A., 1994. Kin recognition and the major histocompatibility complex: an integrative review // The American Naturalist. V. 143. № 3. P. 435–461.
- Buczek T., 2019. Occurrence of the common hamster *Cricetus cricetus* within the city limits of Lublin // Chrońmy Przyrodę Ojczyzny. V. 75. № 3. P. 186–198.
- Čanády A., 2013. New site of the European hamster (*Cricetus cricetus*) in the urban environment of Košice city (Slovakia) // Zool. Ecol. V. 23. № 1. P. 61–65.

- Chiappero M., Panzetta-Dutari G.M., Gomez M., Castillo E., Polop J., Gardenal C., 2011. Contrasting genetic structure of urban and rural populations of the wild rodent *Calomys musculinus* (Cricetidae, Sigmodontinae) // Mammalian Biology – Zeitschrift für Säugetierkunde. V. 76. P. 41–50.
- Donihue C.M., Lambert M.R., 2015. Adaptive evolution in urban ecosystems // *Ambio*. V. 44. № 3. P. 194–203.
- Edwards S.V., 1996. Polymorphism of genes in the major histocompatibility complex (MHC): implications for conservation genetics of vertebrates. Molecular genetic approaches in conservation New York Oxford University Press. P. 214–237.
- Endres J., U. W., 1999. Möglichkeiten und Maßnahmen zur langfristigen Erhaltung des Feldhamsters (*Cricetus cricetus* L.) im Nordbereich der Universität Göttingen. Göttingen. 263 s.
- Feoktistova N.Y., Meschersky I.G., Tovpinetz N.N., Kropotkina M.V., Surov A.V., 2013. A history of Common hamster (*Cricetus cricetus*) settling in Moscow (Russia) and Simferopol (Ukraine). Beitrage zur Jagd und Wildforschung. Ed. Stubbe M. Gesellschaft für Wildtier- und Jagdforschung e. P. 225–233.
- Feoktistova N.Y., Surov A.V., Tovpinetz N.N., Kropotkina M.V., Bogomolov P.L., Siutz C., Haberl W., Hoffmann I.E., 2013a. The common hamster as a synurbist: a history of settlement in European cities // *Zoologica Poloniae*. V. 58. № 3–4. P. 116–129.
- Flamand A., Rebout N., Bordes C., Guinnefollau L., Bergès M., Ajak F., Siutz C., Milesi E., Weber C., Odile P., 2019. Hamsters in the city: A study on the behaviour of a population of common hamsters (*Cricetus cricetus*) in urban environment // *PLoS One*. V. 14. № 1. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225347>
- Fontanillas P., Depraz A., Giorgi M.S., Perrin N., 2005. Non-shivering thermogenesis capacity associated to mitochondrial DNA haplotypes and gender in the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula* // *Molecular Ecology*. V. 14. № 2. P. 661–670.
- Gliwicz J., 1980. Ecological aspect of synurbanization of the striped field mouse, *Apodemus agrarius* // *Wiadomosci Ekologiczne*. V. 26. P. 117–124.
- Gubbels R.E.M.B., Vangelder J.J., Lenders A., 1989. Thermotelemetric Study on the Hibernation of a Common Hamster, *Cricetus-Cricetus* (Linnaeus, 1758), under Natural Circumstances // *Bijdr Dierkd*. V. 59. P. 27–31.
- Harris S.E., Munshi-South J., Obergfell C., O'Neill R., 2013. Signatures of Rapid Evolution in Urban and Rural Transcriptomes of White-Footed Mice (*Peromyscus leucopus*) in the New York Metropolitan Area // *Plos One*. V. 8. № 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074938>
- Harris S.E., Munshi-South J., 2017. Signatures of positive selection and local adaptation to urbanization in white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) // *Molecular Ecology*. V. 26. № 22. P. 6336–6350.
- Hedrick P.W., 2002. Pathogen resistance and genetic variation at MHC loci // *Evolution*. V. 56. № 10. P. 1902–1908.
- Hill A.V., Allsopp C.E., Kwiatkowski D., Anstey N.M., Twumasi P., Rowe P.A., Bennett S., Brewster D., McMichael A.J., Greenwood B.M., 1991. Common west African HLA antigens are associated with protection from severe malaria // *Nature*. V. 352. № 6336. P. 595–600.
- Hobbs R.J., Cramer V.A., 2008. Restoration ecology: interventionist approaches for restoring and maintaining ecosystem function in the face of rapid environmental change // *Annual Review of Environment and Resources*. V. 33. P. 39–61.
- Hoffmann I.E., 2011. Distribution of Common hamsters in Vienna www.wien.gv.at/umweltschutz/naturschutz/pdf/feldhamster-karte.pdf
- Hu Y., Cardoso G.C., 2010. Which birds adjust the frequency of vocalizations in urban noise? // *Animal Behaviour*. V. 79. № 4. P. 863–867.
- Janeway C.A., 2001. How the immune system works to protect the host from infection: a personal view // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. V. 98. № 13. P. 7461–7468.
- Kajdacs B., Costa F., Hyseni C., Porter F., Brown J., Rodrigues G., Farias H., Reis M., Childs J., Ko A., Caccone A., 2013. Urban population genetics of slum dwelling rats (*Rattus norvegicus*) in Salvador, Brazil // *Molecular Ecology*. V. 22. P. 5056–5070.
- Kayser C., 1962. Effect of a stay at a low temperature associated with darkness on the early appearance of hibernation in the hamster (*Cricetus cricetus*) // *Comptes rendus des seances de la Societe de biologie et de ses filiales*. V. 156. P. 498–500.
- Khlyap L., Glass G., Kosoy M., 2012. Rodents in urban ecosystems of Russia and the USA Rodents: Habitat, Pathology and Environmental Impact S.D. Ed. Triunver A., ed. Nova Science Pub Inc. P. 1–22.
- Klein J., Figueroa F., 1986. Evolution of the major histocompatibility complex // *Critical reviews in immunology*. V. 6. № 4. P. 295–386.
- Kowarik I., 2011. Novel urban ecosystems, biodiversity, and conservation // *Environmental pollution*. V. 159. № 8–9. P. 1974–1983.
- Kupfernagel C., 2003. Raumnutzung umgesetzter Feldhamster *Cricetus cricetus* (LINNAEUS, 1758) auf einer Ausgleichsfläche bei Braunschweig // *Braunschweiger Naturkundliche Schriften*. V. 6. P. 875–887.
- La Haye M.J.J., Neumann K., Koelewijn H.P., 2012. Strong decline of gene diversity in local populations of the highly endangered Common hamster (*Cricetus cricetus*) in the western part of its European range // *Conserv. Genet*. V. 13. № 2. P. 311–322.
- Lopucki R., Szeląg A., 2011. Urban and suburban populations of the common hamster: differences in density and habitat preferences. Studies of animal biology, ecology and conservation in European cities L.J. Eds P. Indykiiewicz, J. Bohner, B. Kavanagh, ed. UTP. Bydgoszcz. P. 525–532.
- Losik J., Lisická L., Hříbková J., Tkadlec E., 2007. Demografická struktura a procesy v přírodní populaci křečků (*Cricetus cricetus*) na Olomoucku // *Lynx* (n. s.), Praha. V. 38. P. 21–29.
- Lowry H., Lill A., Wong B.B., 2013. Behavioural responses of wildlife to urban environments // *Biological reviews*. V. 88. № 3. P. 537–549.

- Luniak M., 2004. Synurbization – adaptation of animal wildlife to urban development. 4th International Urban Wildlife Symposium Tucson, Univ. of Arizona. P. 50–55.
- McDonnell M.J., Hahs A.K., 2015. Adaptation and adaptedness of organisms to urban environments // Annual review of ecology, evolution, and systematics. V. 46. P. 261–280.
- Munshi-South J., Nagy C., 2014. Urban park characteristics, genetic variation, and historical demography of white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) populations in New York City // Peer J. V. 2. P. 310–315.
- Neumann K., Jansman H., 2004. Polymorphic microsatellites for the analysis of endangered common hamster populations (*Cricetus cricetus* L.) // Conserv. Genet. 5. 1. P. 127–130.
- Neumann K., Jansman H., Kayser A., Maak S., Gattermann R., 2004. Multiple bottlenecks in threatened western European populations of the common hamster *Cricetus cricetus* (L.) // Conserv. Genet. V. 5. № 2. P. 181–193.
- Neumann K., Michaux J.R., Maak S., Jansman H.A., Kayser A., Mundt G., Gattermann R., 2005. Genetic spatial structure of European common hamsters (*Cricetus cricetus*) – a result of repeated range expansion and demographic bottlenecks // Mol. Ecol. V. 14. № 5. P. 1473–1483.
- Niethammer J., 1982. *Cricetus cricetus* (Linnaeus, 1758) – Feldhamster. Handbuch der Säugetiere Europas F.K. Eds J. Niethammer, ed. Wiesbaden. P. 7–28.
- Oliveira W., Silva J., de Oliveira M., Cruz-Neto O., da Silva L., Borges L., Sobrinho M., Lopes A., 2019. Reduced reproductive success of the endangered tree brazilwood (*Pau-brasil echinata*, Leguminosae) in urban ecosystem compared to Atlantic forest remnant: lessons for tropical urban ecology // Urban Forestry & Urban Greening. V. 41. P. 303–312.
- Pelican J., Zeida J., Homolka M., 1983. Mammals in the urban agglomeration of Brno // Acta Sc. Nat. Brno. V. 17. № 9. P. 1–49.
- Pergams O.R., Lacy R.C., 2008. Rapid morphological and genetic change in Chicago-area *Peromyscus* // Molecular Ecology. V. 17. № 1. P. 450–463.
- Petrova I., Petrilkova M., Losik J., Gouveia A., Damugi I.E.D., Tkadlec E., 2018. Density-related pattern of variation in body growth, body size and annual productivity in the common hamster // Mammalian Biology. V. 91. P. 34–40.
- Potts W.K., Wakeland E.K., 1993. Evolution of MHC genetic diversity: a tale of incest, pestilence and sexual preference // Trends in Genetics. V. 9. № 12. P. 408–412.
- Puckett E.E., Magnussen E., Khlyap L.A., Strand T.M., Lundkvist Å., Munshi-South J., 2020. Genomic analyses reveal three independent introductions of the invasive brown rat (*Rattus norvegicus*) to the Faroe Islands // Heredity. V. 124. № 1. C. 15–27.
- Ricklefs R.E., 1990. Ecology. New York: Freeman. 896 p.
- Roswag A., Becker N.I., Millesi E., Otto M.S., Ruoss S., Sander M., Siutz C., Weinhold U., Encarnacao J.A., 2018. Stable isotope analysis as a minimal-invasive method for dietary studies on the highly endangered Common hamster (*Cricetus cricetus*) // Mammalia. V. 82. № 6. P. 600–606.
- Schmelzer E., Herzig-Straschil B., 2013. Ziesel, Feldhamster und Ährenmaus im Burgenland. Eisenstadt. 48 s.
- Schmelzer E., Millesi E., 2008. Surface activity patterns in a population of European hamsters (*Cricetus cricetus*) in an urban environment // Proceedings Meeting of the International Hamster Workgroup. The Common Hamster in Europe. Ecology, management, genetics, conservation, reintroduction. P. 19–22.
- Shiina T., Yamada Y., Aarnink A., Suzuki S., Masuya A., Ito S., Ido D., Yamanaka H., Iwatani C., Tsuchiya H., 2015. Discovery of novel MHC-class I alleles and haplotypes in Filipino cynomolgus macaques (*Macaca fascicularis*) by pyrosequencing and Sanger sequencing // Immunogenetics. V. 67. № 10. P. 563–578.
- Siutz C., Ammann V., Millesi E., 2018. Shallow Torpor Expression in Free-Ranging Common Hamsters With and Without Food Supplements // Frontiers in Ecology and Evolution. V. 6. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00190>
- Surov A., Banaszek A., Bogomolov P., Feoktistova N., Monecke S., 2016. Dramatic global decrease in the range and reproduction rate of the European hamster *Cricetus cricetus* // Endangered Species Research. V. 31. P. 119–145.
- Surov A.V., Bogomolov P.L., Feoktistova N.Y., 2018. Revisions of our traditional viewpoints on the common hamster biology // 25th International Hamster Workgroup (Strasbourg, 04-06 October 2018). P. 30–32.
- Surov A.V., Zaytseva E.A., Kuptsov A.V., Katzman E.A., Bogomolov P.L., Sayan A.S., Potashnikova E.V., Tovpinetz N.N., Kuznetsova E.V., Tsellarius A.Y., Feoktistova N.Y., 2019. Circle of life: the common hamster (*Cricetus cricetus*) adaptations to the urban environment // Integrative Zoology. V. 14. № 4. P. 383–395.
- Ujvari B., Olsson M., Madsen T., 2005. Discrepancy in mitochondrial and nuclear polymorphism in meadow vipers (*Vipera ursinii*) questions the unambiguous use of mtDNA in conservation studies // Amphibia-Reptilia. V. 26. № 3. P. 287–292.
- United Nations World Urbanization Prospects: The 2018 Revision, 2018.
- Vohralík V., 2011. New records of *Cricetus cricetus* in the Czech Republic (Rodentia: Cricetidae) // Lynx, n.s. Praha. V. 42. P. 189–196.
- Wassmer T., 2004. Body temperature and above-ground patterns during hibernation in European hamsters (*Cricetus cricetus* L.) // Journal of Zoology. V. 262. № 3. P. 281–288.
- Wollnik F., Schmidt B., 1995. Seasonal and daily rhythms of body-temperature in the European hamster (*Cricetus cricetus*) under seminatural conditions // Journal of Comparative Physiology B. V. 165. № 3. P. 171–182.
- Ziomek J., Banaszek A., Nowak U., Walkiewicz A., 2012. Behaviour of the common hamster juveniles under natural conditions. Proceedings of the 19th Meeting of the International Hamsterworkgroup November 20–22 Herkenrode Abbey, Belgium. P. 27.

FROM AN AGROPHILE TO A SYNURBIST: HOW THE COMMON HAMSTER (*CRICETUS CRICETUS*) IS SETTLING INTO THE URBAN ENVIRONMENT

A. V. Surov^{1, *}, T. N. Karmanova^{1, **}, E. A. Zaitseva^{2, ***},
E. A. Katsman^{1, ****}, N. Yu. Feoktistova^{1, *****}

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky pr., 33, Moscow, 119071 Russia*

²*The Federal State Sanitary and Epidemiological Center in the Republic of Crimea and Sevastopol, 67 Naberezhnaya str., Simferopol, 295034 Republic of Crimea, Russia*

*e-mail: surov@sevin.ru

**e-mail: karmanovata194@gmail.com

***e-mail: zaycevaolena@gmail.com

****e-mail: elenkz05@gmail.com

*****e-mail: feoktistovanyu@gmail.com

In this review, using our own and published data, we discuss the processes that occur in populations of small mammals when they adapt to and master the urban environment, using the common hamster as an example. Originally, the common hamster was apparently associated with the forest-steppe zone, but with the development of agriculture, it became an agrophile, populating the outskirts of fields, which provided it with a good food base throughout the year. Changes in farming culture (fragmentary fields replaced with vast areas of arable land occupied by monocultures, the use of poisons and fertilizers) led to a shift in the ecological optimum of the species to areas occupied by gardens, kitchen gardens and urban ecosystems. This led to changes in the genetic structure of populations, a greater (compared to suburbs) diversity of alleles of the major histocompatibility complex responsible for resistance to pathogens, a reduced hibernation period up to its complete abandonment, and a reduced aggressiveness to conspecifics which allows for more burrows to be arranged in a limited space and for general food storages to be shared and consumed. The use of food wastes as an additional food resource by this species may have led to changes in its digestive and other systems. All of this has allowed the common hamster to successfully exist in an urbanized environment, despite the reduction in life expectancy due to many stressors (parasitic load, pollution etc.). It is assumed that not all of the above traits have been formed in the process of synurbization. Many adaptations acquired earlier, before urbanization, proved to be effective in its development of the urban environment. Obviously, the path taken by the common hamster from a non-commensal species to an agrophile, and finally a synurbist is not unique; many other species of mammals and birds have passed or are on this evolutionary path at the present time.

Keywords: small mammals, synurbization, urban areas, major histocompatibility complex, hibernation

УДК 599.426-152.4(470.54)

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ СЕВЕРНОГО КОЖАНКА (*EPTESICUS NILSSONII*, VESPERTILIONIDAE, CHIROPTERA) НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ (СВЕРДЛОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2023 г. Е. М. Первушина^а, *, В. Н. Большаков^а

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН,
ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия

*e-mail: pervushina@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 08.10.2022 г.

После доработки 20.12.2022 г.

Принята к публикации 21.12.2022 г.

Приведена подробная информация о ранее опубликованных и новых находках северного кожанка (*Eptesicus nilssonii* Keyserling et Blasius 1839) на Среднем Урале в пределах Свердловской области, включая сведения по урбанизированным территориям, сведения о биологии этого вида на зимовке в пещерах и в период активности. На основании стационарных наблюдений впервые описаны репродуктивные группы животных и факт осеннего гона в местах летнего обитания.

Ключевые слова: рукокрылые, северный кожанок, распространение, зимовки, период активности, репродуктивные группы, Средний Урал

DOI: 10.31857/S0044513423040116, **EDN:** UXRZUY

Рукокрылые на Среднем Урале и прилегающих равнинных участках остаются до сих пор слабо изученной группой млекопитающих. На территории региона выявлено 10 видов (Большаков и др., 2005), из них 7 являются оседлыми, зимующими в многочисленных пещерах Урала. Первое место по встречаемости на зимовках занимает северный кожанок (*Eptesicus nilssonii* Keyserling et Blasius 1839) (Большаков и др., 2005). Этот бореальный вид, благодаря своей способности переносить наиболее низкие температуры по сравнению с другими рукокрылыми, проникает далеко на север в крайне холодные регионы России (Громов и др., 1963; Кириллин и др., 2018; Белкин и др., 2019; Быховец, Петров, 2019). На Среднем Урале это типично лесной вид, широко распространенный, но везде немногочисленный. Сбор сведений об особенностях его распространения и биологии в регионе осуществляется с 1957 г. по настоящее время. Ранее были опубликованы подробные сведения о размещении северного кожанка на зимовках в пещерах (Стрелков, 1958; Большаков и др., 2005). Но до сих пор недостаточно информации о находках и биологии вида вне пещер как в холодное время года, так и в период активности. Относительно недавно была опубликована статья об экологии северного кожанка на Южном Урале (Снитко, Снитко, 2015), поэтому особенно интересно сравнить биологию этого вида в более северных условиях обитания Среднего Урала. Цель настоящей работы — обобщить опубликованные

ранее и новые данные о распространении северного кожанка, изучить особенности его биологии в периоды зимовки и активности на территории региона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на Среднем Урале и в прилегающих с востока равнинных районах, в пределах южной половины Свердловской обл. (рис. 1). Это наиболее пониженная часть Уральских гор, ограниченная широтами ($59^{\circ}25' - 55^{\circ}25'$ с.ш.), с высотами около 300–700 м над ур. м., расположенная в пределах таежной зоны. К западу и востоку от центральных массивов приурочены основные районы карстообразования с большим количеством пещер, активно используемые рукокрылыми (Большаков и др., 2005).

В холодное время года была обследована Саранская пещера (Шахта 49), окр. пос. Сарана, Красноуфимский р-н, в 1965, 1976, 1981, 1990, 1991 гг. В теплое время проведены стационарные наблюдения в окрестностях пос. Двуреченск, Сысертский р-н, с апреля по сентябрь 2001–2007 гг. (юго-восток области) и пос. Зайково, Ирбитский р-н, с апреля по сентябрь 2007–2020 гг. (северо-восток области), попутно были сделаны случайные находки на территории г. Екатеринбурга. Всего за период 2001–2021 гг. получены сведения о биологии вида из 13 локалитетов (рис. 1), в ряде случаев животные были переданы коллегами

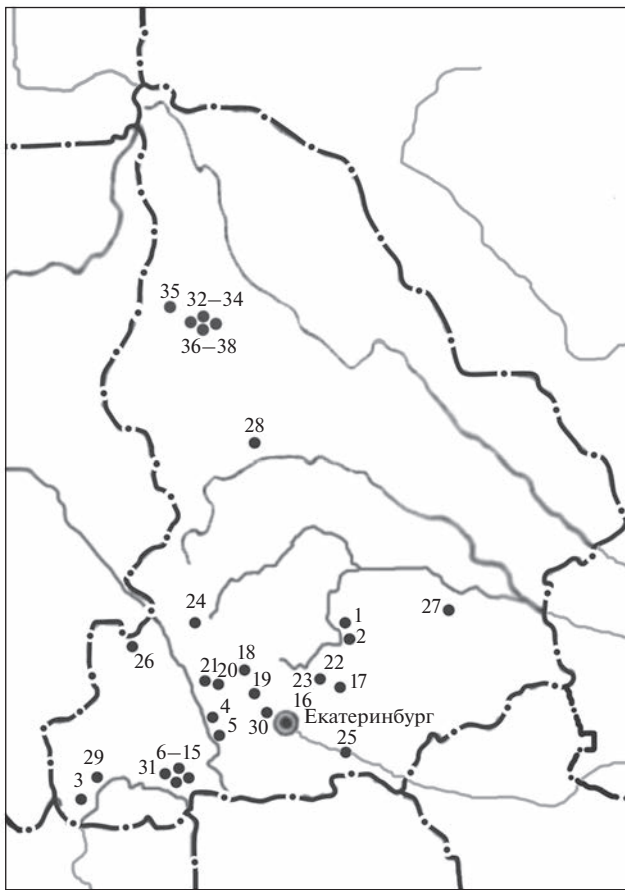


Рис. 1. Карта-схема находок северного кожанка на территории Свердловской обл.

Н.В. Николаевой, В.Г. Ищенко, В.А. Коровиным, С.Г. Мещерягиной, А.Н. Бугаевым, Н.В. Беляевой, А.М. Солониным, В.Н. Олышвангом, А.В. Плотниковой, А.В. Лугаськовым, А.В. Слепухиным, Н.И. Аликиным.

Животных отлавливали в темное время суток около убежищ, на лесных полянах, дорогах и опушках, около рек, озер и т.п. при помощи орнитологических паутинных сетей и мобильной ловушки (Борисенко, 1999). Для обнаружения летучих мышей в полете использовали ультразвуковой детектор MAGENTA ELECTRONICS MK II (Англия). Днем обследовали потенциальные укрытия — чердаки, трещины и щели зданий, дупла деревьев.

У отловленных особей измеряли длину тела (L) и предплечья (R), диаметр семенников по оголенным выступающим частям (D) с помощью штангенциркуля, и массу тела — с помощью электронных весов KERN CM 60-2. Определяли вид, пол и возраст (ad, sad, juv) по наличию широких хрящевых (неокостеневших) прослоек в местах сочленения метакарпальных костей и фаланг передних конечностей (Громов и др., 1963). По состоянию внешних половых признаков оценивали репро-

дуктивный статус взрослых летучих мышей (ad). Все возрастные и репродуктивные группы указаны в табл. 1. К группе juv относили летающих особей первого года жизни (сеголетки) с наличием видимых хрящевых прослоек. К группе sad — летающих особей первого года жизни (сеголетки), у которых к концу лета хрящевые прослойки отсутствуют; животные имеют малую массу и размеры тела, нестертые зубы. Последний показатель обусловлен тем, что у особей первого года жизни зубы имеют остроконечные вершины (Клевезаль, 2007; Газарян, Казаков, 2002; Gol'din et al., 2018), а также полупрозрачную зубную ткань (рис. 2). После первой зимовки полупрозрачность зубов постепенно утрачивается в результате увеличения слоя дентина и стачивания эмали (Клевезаль, Клейненберг, 1967; Клевезаль, 2007). Степень стертости и прозрачности зубной ткани оценивали визуально с помощью лупы. По данным ряда авторов, остроконечность вершин клыков может сохраняться у летучих мышей на второй год жизни (Газарян, Казаков, 2002; Gol'din et al., 2018). Поэтому во избежание ошибок зубы осматривали у всех отловленных животных, но к группе sad относили только тех, которые, помимо нестертых зубов, имели в конце лета и начале осени мелкие размеры. На наш взгляд, это позволяет отделить первогодок от более взрослых животных, подростков и набравших вес во второй половине лета.

Кроме того, осуществляли индивидуальное мечение с помощью орнитологических алюминиевых колец серии XD, XT, XK и специальной серии для рукокрылых VA. Отловленных летучих мышей помещали в полотняные мешочки. Измерение и кольцевание по возможности проводили ночью в местах отлова. Отловленных под утро и днем особей высаживали в укрытие или выпускали в темное время суток, в холодное время года переправляли в пещеру. Все отловленные животные были выпущены в природу. Методы, использованные в данном исследовании, одобрены комиссией по биоэтике Института экологии растений и животных УрО РАН (протокол № 11 от 29.04.2022). Всего отмечено 120 особей, из них окольцовано 93. Помимо этого, были изучены коллекционные материалы Музея ИЭРиЖ УрО РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Места обнаружения вида на территории Свердловской области

Показано на рис. 1. В пещерах: 1 — Гостьковская, Алапаевский р-н, (4 экз.) (Большаков и др., 2005); 2 — Сохаревская, Режевской р-н (1 ♂) (Стрелков, 1958); 3 — Саранская или шахта 49, Красноуфимский р-н, зимой 1965 г. (1 экз.); там же зимой 1976 (2 экз.), 1981 (3 ♂), 1990 (3 экз.), 1991 (6 ♂); в пещерах на р. Чусовой 4 — Коуровская (1 экз.) и 5 — Новоуткинская (Большаков и др., 2005); в пещерах долины р. Серги Нижне-

Таблица 1. Репродуктивные и возрастные группы северного кожанка в период 2001–2021 гг.

Группа (пол, возраст)		Описание	Число особей	L, R, D; масса тела
Самки, ad	Беременные	Внизу живота один или два плотных бугорка. Соски сухие или сморщены, часто увеличены, темного или розового цвета	3	L = 52.3 ± 1.10; R = 39.8 ± 0.20; масса = 11.3 ± 0.26
	Лактирующие	Соски и голое пространство вокруг них сильно увеличено. Половые органы редко красные	11	
	С признаками постлактации	Соски сильно вытянуты, сморщены, темного цвета	13	
	С признаками половой активности	Половые органы красные, увеличены. Внизу живота в редких случаях бывает линное пятно. Соски в состоянии постлактации или мелкие розовые	4	
	Яловые	Соски мелкие темные или розовые, не сухие. Возможно, ранее не рожали	8	
	Яловые	Соски мелкие, сухие розовые или черные. Могли рожать в другие годы	5	
	Состояние не указано	—	6	
Самки, yuv	Летающие особи первого года жизни	Есть хрящевые прослойки в местах сочленения метакarpальных костей и фаланг передних конечностей	5	L = 50.3 ± 1.1; R = 40.1 ± 0.62; масса = 8.8 ± 0.49
Самки, sad	Летающие особи первого года жизни, у которых отсутствуют хрящевые прослойки	Мелкие размеры и масса тела, нестертые зубы, хрящевые прослойки отсутствуют	4	L = 48.2 ± 3.02; R = 39.9 ± 0.42; масса = 9.0 ± 0.32
Самцы, ad	С признаками половой активности	Семенники увеличены (диаметр 7.9–12.5 мм), часто грязно-розового цвета, редко бывает увеличена головка или каудальные придатки	14	L = 52.3 ± 0.51; R = 39.0 ± 0.29; D = 8.3 ± 0.38; масса = 10.2 ± 0.68
	В обычном состоянии	Семенники не увеличены (диаметр 3.0–6.3 мм)	7	
	Состояние не указано	—	16	
Самцы, yuv	Летающие особи первого года жизни	Есть хрящевые прослойки в местах сочленения метакarpальных костей и фаланг передних конечностей	6	L = 46.4 ± 0.6; R = 38.3 ± 0.65; D = 6.1 ± 0.15; масса = 7.7 ± 0.46
Самцы, sad	Летающие особи первого года жизни, у которых отсутствуют хрящевые прослойки	Мелкие размеры и масса тела, нестертые зубы, хрящевые прослойки отсутствуют	9	L = 49.3 ± 1.44; R = 37.9 ± 0.6; D = 5.9 ± 0.69; масса = 9.2 ± 0.67

Примечания. L — длина тела, мм; R — длина предплечья, мм; D — диаметр семенников, мм; масса тела, г. Для каждого показателя $M \pm m$ — среднее и ошибка.

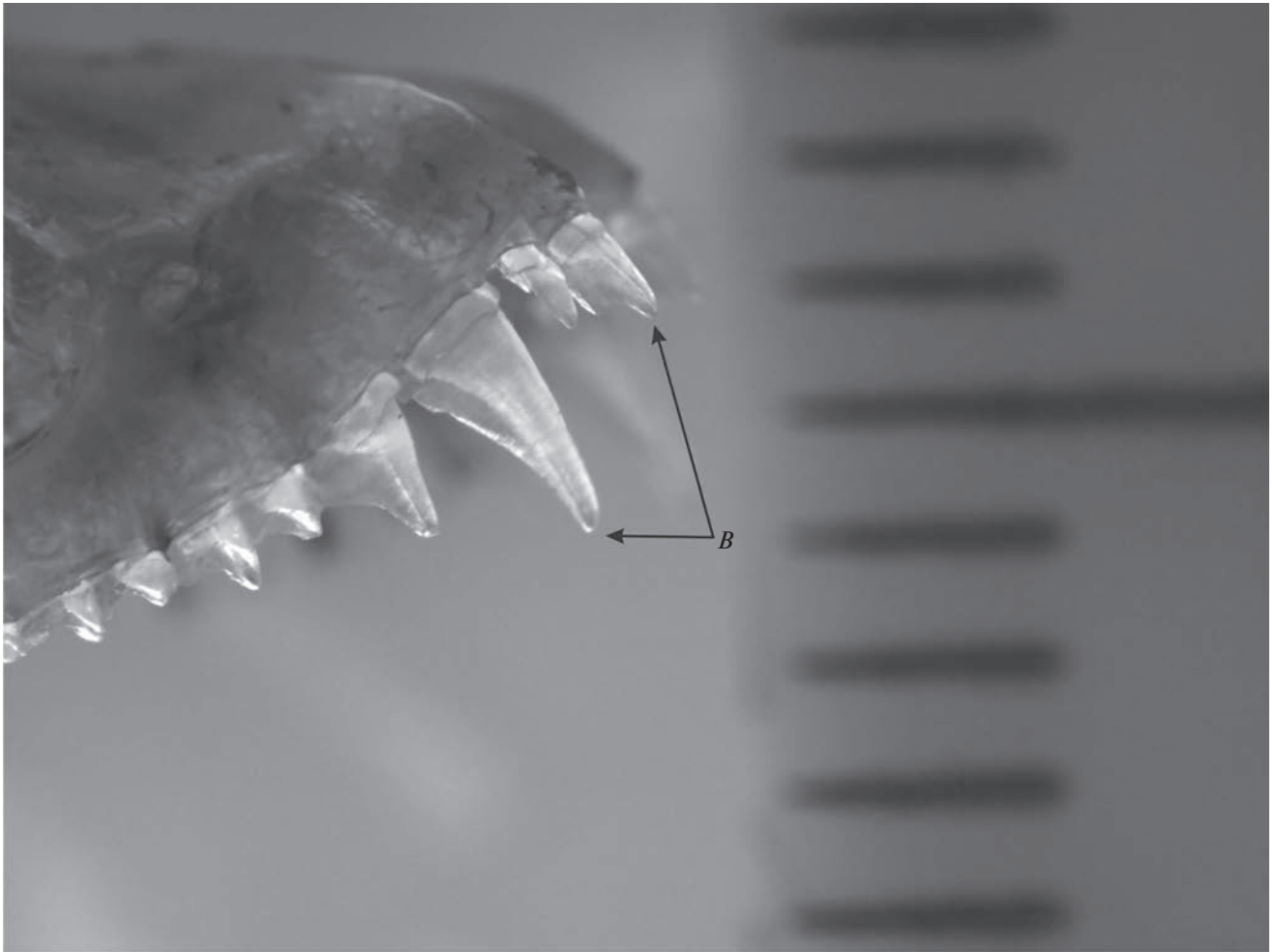


Рис. 2. Зубы северного кожанка первого года жизни: *B* — нестертые вершины зубов.

сергинского р-на, находки за 1997–1999 гг. 6 – Аракаевская (максимальное число за одно посещение от 48 до 79 экз.), 7 – Катниковская (до 10 экз.), 8 – Карстовый Мост (до 18 экз.), 9 – Шахта Рыбникова (до 27 экз.), 10 – Лягушка-2 (1 экз.), 11 – Большой провал (2 экз.), 12 – Дружба (до 6 экз.), 13 – Пильниковская (до 4 экз.), 14 – Аракаево-8 (до 6 экз.), 15 – Малая Аракаевская (до 15 экз.) (Большаков и др., 2005).

В городах: 16 – г. Екатеринбург, в июне 2000 г. (1 ♂ ad) в здании Уральского государственного педагогического университета (Большаков и др., 2005); там же с сентября по ноябрь 2014, 2006, 2010 гг. (5 экз. из них 1 ♀ ad, 2 ♂♂ sad, 1 ♂ ad); там же 7.08.2003 г. (1 ♀ ad); там же в августе 2015 г. на балконе (1 ♂); там же 8.05.2007 г. пойман кошкой на балконе (1 ♀ ad, коллекция музея ИЭРиЖ УрО РАН – ИРАЕ 1700210); там же 7.08.2015 г. на территории парка в дупле липы (1 ♀ ad); 17 – г. Асбест, 16.10.2010 г., залетел в окно (1 ♂ ad); 18 – г. Верхний Тагил, 27.02.2021 г., в квартире попал в мы-

шеловку (1 ♂ ad, музей ИЭРиЖ УрО РАН – ИРАЕ 1.700152).

В мелких населенных пунктах: 19 – пос. Таватуй, Невьянский р-н, 1.05.2003 г. (1 ♂ ad); там же в картофельной яме зимой 2004 г. (1 экз.); 20 – в окр. пос. Аять, Невьянский р-н в садовом доме (1 экз.); 21 – коллективный сад “Березка” (ст. 466 км) между станцией Аять и Таватуй, Невьянский р-н, 23.08.2002 г. залетел в горячую железную трубу (1 ♂ sad); 22 – пос. Зеленый дол, 09.12.2014 г. в картофельной яме (1 ♂ ad); 23 – Этнографический парк “Земля предков” в окр. г. Верхняя Пышма 10.07.2018 пойманы кошкой (музей ИЭРиЖ УрО РАН – 2 ♀♀ ИРАЕ 773424, 773425, 1 ♂ ИРАЕ 773426).

В естественных местообитаниях, включая единичные постройки: 24 – Висимский заповедник, 07.12.2002 г. погиб на печке в зимовье (музей ИЭРиЖ УрО РАН – ИРАЕ 778830); 25 – в окр. пос. Двуреченск, Сысертский р-н, с мая по август 2001–2007 гг. (24 ♂♂ ad, 44 ♀♀ ad, 5 ♂♂ sad, 4 ♀♀ sad, 5 ♂♂ juv, 5 ♀♀ juv); 26 – в окрестностях

д. Шигаево, Шалинский р-н, 11.07.2013 г. (1 ♂ ad); 27 — в окрестностях пос. Скородумское, Ирбитский р-н, с мая по август 2007–2020 гг. (3 ♂ ad, 4 ♀ ad, 1 ♂ juv).

Прочие находки: летом в окрестностях 28 — г. Верхотурье и 29 — г. Красноуфимска (Марвин, 1969); 30 — колонии в дуплах деревьев близ ж. д. станции Огородная (сев.-зап. окрестности г. Екатеринбурга) (Малышев, 1978); 31 — летом в окрестностях пос. Бажуково, Нижнесергинский р-н (Большаков и др., 2005).

Северные районы Свердловской обл.: Североуральский городской округ 32 — пещера “Чертово Городище” (1 экз.) и 33 — Тренькинская пещера (2 экз.), окрестности пос. Черемухово (Орлов, Кузнецова, 2001); там же 34 — в штольне на р. Сосва (3 экз.) (Кузнецов, Козлов, 1958); там же 35 — с. Всеволодо-Благодатское (1 экз.), окрестности заповедника “Денежкин камень” (Чернявская, 1959); там же, пещеры на р. Вагран — 36 — Лягушка (Улитка) (Катана, 2020), 37 — Партизанская (Катана, 2020а) и 38 — Большая Коноваловская (Цурихин, Васильев, 2010).

Зимовки

Среди зимующих рукокрылых северный кожанок отмечен в большинстве пещер региона, является самым холодоустойчивым (Большаков и др., 2005). Обычно животные размещаются в привходовой части пещер, открыто, иногда в небольших углублениях или трещинах, при температурах от -5 до $+1^{\circ}\text{C}$. На всех известных зимовках этот вид не образует больших скоплений, преимущественно отмечаются одиночные особи. Концентрация зимовок в пещерах известна на юго-западе области в долине р. Серги (при плотности пещер и гротов около 0.2 на км^2), где численность для одной пещеры зимой 1998–1999 гг. составила от 2 до 27 особей. Исключение — Аракаевская пещера, где в ноябре 1999 г. зарегистрирована самая крупная зимовка — 79 экз. (Большаков и др., 2005). По данным Стрелкова (1958), зимой 1957 г. в Аракаевской пещере были обнаружены животные обоих полов (3 ♂, 1 ♀).

В ходе наблюдений в пещере Саранской или “шахта 49” зимой 1965, 1976, 1981, 1990, 1991 гг. нами отмечены за одно посещение только самцы от 1 до 6 экз. Вход в пещеру открывается трещиной на дне небольшой карстовой воронки, заносимой зимой снегом. Глубина трещины 49 м, ширина — 0.4 – 2.5 м. Животные по мере продвижения вниз всегда располагались одиночно. Перемещение их во время зимовки по трещине зависело от колебания наружной температуры воздуха. При -12°C снаружи, температура в пещере колебалась от 0.4 до 4.2°C , относительная влажность около 90%. Наиболее холодным был январь 1981 г., наружная температура опускалась до -38°C , и три обнаруженных северных кожанок зимовали в этот

год ниже на 40 см обычного уровня, отмеченного в другие годы наблюдений. При потеплении в марте этого же года эти животные переместились вверх и достигли уровня границы размещения, характерного для обычных зим. Наблюдаемый факт свидетельствует о том, что северные кожанки в течение зимовки перемещаются в наиболее благоприятные по температуре места. Это объясняется необходимостью поддержания летучими мышами оптимальной разницы между температурой тела и температурой среды (Ануфриев, Ревин, 2006).

Вне пещер в холодное время года, согласно описанным выше находкам (рис. 1), вид успешно зимует в городских зданиях (7 находок) и овощных ямах (2 находки). В этих укрытиях обнаружены одиночные особи, из них большинство — самцы (7 из 9 экз.). В городах находки животных учащаются с сентября по ноябрь.

Схожие сведения о зимовках северного кожанка получены на пограничных территориях. Так, в Пермской обл. отдельные особи этого вида и небольшие группы до 40 экз. отмечены в пещерах Пашийской, Ладейной, Темной, Первомайской, Уинской, Мечкинской, Закурьянской (Большаков и др., 2005) и Кунгурской (Наумкин, Сивкова, 2019). На зимовке в пещерах Южного Урала он тоже немногочисленный, в одном укрытии насчитывается от 1–2 до 30 особей, в редких случаях, например в шахте Слюдорудник, — до 47 экз., встречаются животные обоих полов, а в период активности численность около пещер может быть несколько выше, также известны зимовки вида в постройках человека (Большаков и др., 2005; Снитко, Снитко, 2017). В пещерах Северного Урала отмечают от 1–2 до 20 особей (Большаков и др., 2005). На пограничной территории Ханты-Мансийского автономного округа известны зимовки отдельных особей в городских постройках (Бердников, 2009). В сравнении с Южным, Средним и Северным Уралом, на юге Среднего и Нижнего Поволжья, где отсутствуют в массе естественные укрытия рукокрылых в пещерах, северный кожанок, наоборот, формирует массовые скопления до несколько сотен особей, концентрируясь в искусственных подземельях Самарской Луки (окрестности с. Ширяево, Ставропольский р-н Самарской обл.), тоже проявляя одиночный характер размещения внутри микроукрытий (Смирнов и др., 2007).

Период активности

Вывет зимующих животных из убежищ начинается со второй половины апреля и растянут по времени в зависимости от течения весны. На северо-востоке и юго-востоке области они появляются в летних местообитаниях после 15 мая. От мест летних стационарных наблюдений на северо-востоке области ближайшие зимовочные пещеры расположены в 60 км на р. Реж и на юго-

востоке области — в 105 км на р. Серга. В мелких населенных пунктах и в г. Екатеринбурге первые активно летающие животные после зимовки отмечены раньше, уже в начале мая (1.05.2003 г., 8.05.2007 г.), возможно, из-за близости городских зимовочных укрытий. Такое временное различие между вылетом из мест зимовок и прилетом в разных местообитаниях, вероятно, определяется расстоянием между зимовочными и летними убежищами конкретных особей.

В местах стационарных наблюдений и в г. Екатеринбурге в период активности встречаются все основные половозрастные группы вида (взрослые самцы, самки, молодые животные первого года жизни). Соотношение полов среди взрослых животных на северо-востоке области близко 1 : 1 ($n = 7$), на юго-востоке значимо преобладают самки 1 : 1.8 ($n = 68$, $\chi^2 = 4.5$, $p < 0.05$). Соотношение полов для первогодок (juv, sad) близко к 1 : 1 ($n = 19$), что в целом согласуется с данными других авторов (Бердников, 2009; Снитко, Снитко, 2015). За все время исследований были найдены небольшие выводковые колонии до 5–10 особей (3 находки), состоявшие из взрослых размножающихся и яловых самок, к ним могли присоединяться самцы (2 находки). Среди взрослых самок яловые составили 16.7%, следовательно, в размножении участвует только часть животных, что отмечали и другие исследователи (Снитко, Снитко, 2015). Сроки родов растянуты во времени, приходится на июнь, на это указывают даты поимки беременных и лактирующих самок. Беременные особи (табл. 1) на юго-востоке области были отмечены с 4 по 29 июня, лактирующие — с 7 июня по 12 июля, на северо-востоке области лактирующие самки встречаются позднее — с последней декады июня до середины июля. В полевых условиях признаком беременности можно считать наличие внизу живота у самок округлых твердых бугорков (табл. 1), которые хорошо пальпируются и визуально заметны, даже через несколько часов после отлова. Визуальное определение беременности самок северного кожанка на поздних сроках, помимо оценки эмбрионов, было проведено Бердниковым (2009). Следует заметить, что у летучих мышей увеличение нижней части живота беременных самок можно спутать с заполнением кишечника по завершению периода кормежки. Если учитывать тот факт, что наполненный пищей кишечник освобождается уже через час (Первушина и др., 2010), то для подтверждения беременности достаточно понаблюдать за состоянием животных на протяжении 2–3 часов. При соблюдении перечисленных условий прижизненное подтверждение беременности у летучих мышей возможно на поздних сроках.

На юго-востоке области северные кожанки с признаками беременности были отловлены в начале ночи и находились под наблюдением больше трех часов. В двух случаях это были самки с одним бугорком и только одна — с двумя, что указывает

на возможность рождения в условиях Среднего Урала у этого вида двоен. На редкость этого явления косвенно указывает факт численного преобладания в течение 2001–2007 гг. участвовавших в размножении самок по отношению к числу молодых животных (juv, sad) 1.3 : 1 ($n = 63$), соответственно. На Южном Урале рождение у этого вида двоен обычно (Снитко, Снитко, 2015). Схожее явление для северного кожанка — уменьшение размера выводка — было отмечено в северных районах Скандинавии по сравнению с южными территориями (Rydell, 1993). В Ханты-Мансийском автономном округе у самок этого вида бывает как по одному, так и по два эмбриона (Бердников, Стариков, 2008).

Детеныши способны летать приблизительно через месяц после рождения. Сроки становления на крыло молодых летучих мышей растянуты во времени. Первые вылеты молодняка из убежища зафиксированы с середины июля: на юго-востоке с 11.07, на северо-востоке области с 23.07. С этого же времени начинают попадаться самки в состоянии постлактации (табл. 1). Молодые животные с видимыми хрящевыми прослойками отмечены на юго-востоке области до середины августа (16.08.2004 г.), а в конце июля (после 26.07.2006 г.) встречаются уже мелкие по размерам особи без хрящевых прослоек. К третьей декаде августа молодых животных сложно отличить от взрослых по наличию хрящевых прослоек. Поэтому таких особей относили в отдельную группу sad по ряду признаков: имеют по сравнению со взрослыми особями более мелкие размеры, меньшую массу тела и нестертые поверхности зубов (см. в разделе “Материалы и методы”). Раннее развитие молодняка на юго-востоке области наблюдается только у северного кожанка, у остальных видов рукокрылых молодые особи с видимыми хрящевыми прослойками встречаются до конца августа.

Для сравнения, на пограничной Северному Уралу территории Западной Сибири фазы беременности и рождения детенышей северного кожанка отмечены на 1–2 недели позднее, чем на Среднем Урале, беременных и лактирующих самок наблюдают с мая и до третьей декады июля, а поднятие молодняка на крыло происходит только в первой декаде августа (Бердников, 2009). Наоборот, на Южном Урале рождение детенышей начинается раньше, примерно на 1–2 недели, а первые вылеты молодняка происходят с опережением почти на месяц с середины июня, у самок чаще рождаются двойни (Снитко, Снитко, 2015). Возможно, благодаря более комфортным погодным условиям и ранней весне, фазы генеративного цикла для изучаемого вида на Южном Урале смещены на более ранние сроки по сравнению со сроками на территории Среднего и Северного Урала. Кроме того, на Южном Урале северный кожанок формирует более многочисленные выводковые колонии, от 30 до 100 особей, которые к

августу покидают выводковые убежища (Снитько, Снитько, 2015).

На юго-востоке Среднего Урала наблюдали другое поведение животных. К моменту, когда детеныши начинают активно и уверенно летать, в выводковых колониях происходит перегруппировка особей — только часть молодых и взрослых животных покидает выводковые убежища. Некоторые животные первого года жизни, а также взрослые самки и самцы остаются в этих укрытиях до начала сентября (2 из 3 колоний). Во второй декаде августа в этой части региона у северного кожанка наблюдается начало осеннего гона. Так, самка в состоянии половой активности (описание в табл. 1) была найдена 30.08.2001 г. в убежище вместе со взрослым самцом, имеющим увеличенные семенники (диаметр 11.0), в составе небольшой колонии, в которой отмечены кроме них 2 ♀♀ ad с признаками постлактации, 1 ♂ sad и 1 ♀ sad. Кроме того, взрослые самки в состоянии половой активности как с признаками постлактации, так и яловые были отловлены на охотничьих участках совместно со взрослыми самцами, имеющими увеличенные семенники (3 находки), и одиночно в убежище (1 находка). Взрослые самцы с увеличенными семенниками (диаметр 7.9–11.8 мм), часто выпавшими в мошонку, а также имеющие увеличенные головку пениса или каудальные придатки (табл. 1), попадают в отловах единично в конце мая (1 находка 23.05.2007 г.) и массово, начиная с конца июня (27.06.2005 г.) до начала сентября (13 находок). Эти находки свидетельствуют о готовности к спариванию самцов во второй половине лета. В северо-восточной части области животные с признаками половой активности не отмечены. Состояние осеннего гона у северного кожанка описано впервые. В целом, оно имеет некоторые схожие черты с характером гона нетопыря Натузиуса (*Pipistrellus nathusii* Keyserling et Blasius 1839) (Стрелков, Ильин, 1990). По литературным данным, такое увеличение семенников самцов связано с активным сперматогенезом, а гон у летучих мышей в умеренных широтах проходит в период спада сперматогенеза в семенниках и наполнения придатков сперматозоидами (Стуканова, 1976). В литературе имеются сведения, что у изучаемого вида осенний гон приходится на более поздние сроки, нежели отмеченные нами. Так, на Южном Урале спаривание, видимо, происходит на зимовке в пещерах (Снитько, Снитько, 2015), а в условиях Западной Сибири гон возможен по срокам в октябре–ноябре (Стуканова, 1976). В Поволжье в районе высокой концентрации зимовочных укрытий рукокрылых на Самарской Луке спаривание северного кожанка возможно в период перемещения животных из летних местообитаний к местам зимовок (Смирнов и др., 2020). Именно в местах зимовок отмечено высокое генетическое разнообразие особей, но в отдельных зимовочных подземельях выявлены близкородственные груп-

пировки изучаемого вида (Баишев и др., 2014; Смирнов и др., 2020).

Пространственная структура поселений

Характер размещения особей был изучен в местах летнего обитания на юго-востоке области. Пространственная структура этого вида характеризуется формированием небольших по численности группировок не более 10 особей. Скопления отмечены, главным образом, на кормовых участках (общее число группировок 30), обычно это яловые и участвующие в размножении самки с детенышами (56.7%). Реже взрослые самки охотились вместе с самцами (23.3%), а во второй половине лета — для самцов и самок характерно состояние половой активности (10.0%). Единичны находки группировок смешанного типа (взрослые самцы, самки, молодой — 3.3%) и разновозрастные группы (6.6%) — северные кожанки селятся и охотятся совместно с двухцветным кожаном (*Vespertilio murinus* (Linnaeus 1758)). Скопления животных фиксировали в следующих кормовых станциях: около береговой линии на границе с участками леса (6 локалитетов), на опушке леса (1 локалитет), в месте расположения единичных построек человека (1 локалитет). Одиночных северных кожанков отлавливали в глубине лесного массива (на полянах и лесных дорогах) и между постройками, в 3 из 4 случаев это были самцы. Были находки в убежище — за деревянной обшивкой одноэтажных строений найдено 3 небольшие колонии численностью до 5–10 особей, в составе которых были взрослые самцы и самки, а также животные первого года жизни (juv, sad). Под корой сосны была отловлена одиночная самка в состоянии половой активности. Убежища колоний расположены на расстоянии 500–1000 м друг от друга.

Результаты кольцевания показали, что животные разного пола привязаны к своим охотничьим участкам, они могут их использовать постоянно на протяжении всего периода активности как в течение одного года, так и на протяжении нескольких лет подряд (6 повторных отловов для 2 ♂♂ ad, 4 ♀♀ ad). Так, взрослая самка была отловлена в состоянии лактации на лесной дороге около водоема 7.06.2004 г. и 6.07.2005 г. в одном и том же месте. Взрослый самец охотился между постройками и отловлен здесь 28.07.2003 г. и 1.07.2004 г. Другой самец был отловлен в этом же месте в мае и августе 2007 г. Максимальное отмеченное расстояние при перемещении животных от убежища до охотничьих участков составило 1 км для взрослой самки. В целом, наши сведения о пространственном размещении северного кожанка согласуются с результатами исследований, например, полученными на территории Поволжья с помощью телеметрии (Смирнов и др., 2013; Smirnov et al., 2021). Согласно этим исследованиям в характере использования кормовых участков животные также проявляют изрядный консерва-

тизм, а взрослые самцы по сравнению с самками предпочитают держаться отдельно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На Среднем Урале в пределах южной части Свердловской обл., которая характеризуется наличием значительного числа небольших по размерам пещер, северный кожанок распространен повсеместно. Для зимовки вид использует как естественные пещеры и гроты, так и различные укрытия антропогенного происхождения, в том числе городские здания. Большой концентрации особей нигде не образует (исключение — Аракаевская пещера), зимуют преимущественно одиночные особи или мелкие группы особей.

На Среднем Урале, по сравнению с южными районами Урала (Снитко, Снитко, 2015), северный кожанок формирует небольшие выводковые колонии до 5–10 особей, в составе которых отмечаются взрослые самцы; сроки рождения и вылета молодняка отодвигаются на 1–2 недели, у самок чаще рождается по одному детенышу.

В ходе исследований условно выделены репродуктивные и возрастные группы животных: взрослые самки (ad) — беременные, лактирующие, в состоянии постлактации, в состоянии половой активности, яловые; взрослые самцы (ad) — в состоянии половой активности, в обычном состоянии; молодые животные первого года жизни, имеющие хрящевые прослойки (juv); молодые животные первого года жизни без хрящевых прослоек, имеющие малый вес и небольшие размеры тела, нестертые зубы (sad). Признаки, характеризующие каждую группу, позволяют прижизненно оценивать состояние животных в полевых условиях.

На юго-востоке региона в местах летнего обитания со второй декады августа встречаются взрослые самцы и самки в состоянии половой активности, что свидетельствует о начале в это время у северного кожанка осеннего гона.

В целом, животные этого вида сильно рассредоточены в пределах изученной территории, они не образуют в период зимовки крупных скоплений в многочисленных естественных и искусственных укрытиях. В этом случае для вида в целом уменьшается вероятность спаривания и связанного с ним обмена генетической информацией в постоянных местах зимовки. Основываясь на описанном выше факте осеннего гона во второй половине августа, можно предполагать, что в популяциях северного кожанка такое поведение является механизмом, который обеспечивает взаимодействие животных разного пола в местах летнего обитания и компенсирует тем самым отсутствие возможности их встреч для спаривания в районах зимовки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена частично в рамках Государственного задания ИЭРиЖ УрО РАН, № 122021000085-1.

Благодарим за предоставленные сведения о находках Н.В. Николаеву, В.Г. Ищенко, В.А. Коровина, С.Г. Мещерягину, А.Н. Бугаева, Н.В. Беляеву, А.М. Солонина, В.Н. Ольшванга, А.В. Плотникову, А.В. Лугаськова, А.В. Слепухина, Н.И. Аликина и за возможность работать с коллекциями заведующего музеем ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург, Н.Г. Ерохина. Искренне признательны за консультации по структуре зуба Е.А. Кузьминой и Е.П. Изварину — научным сотрудникам ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ануфриев А.И., Ревин Ю.В., 2006. Биоэнергетика зимней спячки летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) в Якутии // *Plecotus et al.* № 9. С. 8–17.
- Баишев Ф.З., Смирнов Д.Г., Вехник В.П., Курмаева Н.М., Титов С.В., 2014. Генетическое разнообразие *Myotis daubentonii* и *Eptesicus nilssonii* (Mammalia: Chiroptera) в условиях Жигулевских гор // *Известия Самарского научного центра Российской академии наук.* Т. 16. № 5 (1). С. 380–385.
- Белкин В.В., Илюха В.А., Хижевский Е.А., Федоров Ф.В., Якимов А.Е., 2019. Изучение фауны летучих мышей (Mammalia, Chiroptera) в Зеленом поясе Феноскандии // *Труды Карельского научного центра РАН.* № 5. Сер. Экологические исследования. С. 17–29.
- Бердников К.А., Стариков В.П., 2008. Размножение и половозрастной состав рукокрылых Ханты-Мансийского автономного округа // *Северный регион: наука, образование, культура.* № 2 (18). С. 16–22.
- Бердников К.А., 2009. Фауна и экология рукокрылых (Chiroptera) равнинной тайги Западной Сибири (на примере Ханты-Мансийского автономного округа). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 24 с.
- Большаков В.Н., Орлов О.Л., Снитко В.П., 2005. Летучие мыши Урала. Екатеринбург: Академкнига. 176 с.
- Борисенко А.В., 1999. Мобильная ловушка для отлова рукокрылых // *Plecotus et al.* № 2. С. 10–19.
- Быховец Н.М., Петров А.Н., 2019. Первая находка северного кожанка (*Eptesicus nilssonii* Keyserling et Blasius, 1839, Vespertilionidae, Chiroptera) в тундре (город Воркута, Республика Коми) // *Вестник ИБ Коми НЦ УрО РАН.* № 4. С. 36–37.
- Газарян С.В., Казаков Б.А., 2002. Экология рыжей вечерницы *Nyctalus noctula* на Северном Кавказе и в Предкавказье. Сообщение 2. Сезонная динамика полового и возрастного состава // *Plecotus et al. pars specialis.* С. 83–88.
- Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А., Соколов И.И., Стрелков П.П., Чапский К.К., 1963. Млекопитающие фауны СССР. Ч. 1. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Под общ. руковод. И.И. Соколова. Вып. 82. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 640 с.
- Катана С.А., 2020. *Eptesicus nilssonii*. Млекопитающие России. Загружено Светлана Александровна 13.03.2020 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://>

- rusmam.ru/data/view?id=61662. Дата обновления: 11.11.2022.
- Катана С.А., 2020а. *Eptesicus nilssonii*. Млекопитающие России. Загружено Светлана Александровна 12.03.2020 [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://rusmam.ru/data/view?id=61640>. Дата обновления: 11.11.2022.
- Кириллин Р.А., Соломонов Н.Г., Ануфриев А.И., Охлопков И.М., 2018. Зимовка северного кожанка (*Eptesicus nilssonii*, Vespertilionidae, Chiroptera) в окрестностях г. Якутска (Центральная Якутия) // Зоологический журнал. Т. 97. № 9. С. 1171–1174.
- Клевезаль Г.А., 2007. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК. 283 с.
- Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е., 1967. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука. 144 с.
- Кузнецов Н.И., Козлов В.И., 1958. Зимовка летучих мышей на Среднем Урале // Бюллетень Общества испытателей природы. Отд. Биология. Т. 63. Вып. 4. С. 131–132.
- Малышев Р.А., 1978. Ночные друзья // Уральский следопыт. № 12. С. 65–66.
- Марвин М.Я., 1969. Фауна наземных позвоночных Урала. Свердловск. 156 с.
- Наумкин Д.В., Сивкова Т.Н., 2019. Новые данные о летучих мышах (Chiroptera: Vespertilionidae) Уральского региона // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 21. № 2 (2). С. 210–214.
- Орлов О.Л., Кузнецова И.А., 2001. Рукокрылые окрестностей заповедника “Денежкин камень” // Исследования эталонных природных комплексов Урала: материалы науч. конф. Екатеринбург. С. 179–182.
- Первушина Е.М., Федякина М.А., Первушин А.А., 2010. Количественные аспекты питания *Vespertilio murinus* и *Myotis daubentonii* // Plecotus et al. № 13. С. 14–16.
- Снитко В.П., Снитко Л.В., 2015. К экологии северного кожанка (*Eptesicus nilssonii*, Chiroptera, Vespertilionidae) на Южном Урале (Ильменский заповедник, Челябинская область) // Зоологический журнал. Т. 94. № 11. С. 1330–1337.
- Снитко В.П., Снитко Л.В., 2017. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) Южного Урала (Челябинская область) // Зоологический журнал. Т. 96. № 3. С. 320–349.
- Смирнов Д.Г., Вехник В.П., Курмаева Н.М., Шепелев А.А., Ильин В.Ю., 2007. Видовая структура и динамика сообществ рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae), зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки // Известия РАН. Сер. биол. № 5. С. 608–618.
- Смирнов Д.Г., Вехник В.П., Курмаева Н.М., Баишев Ф.З., 2013. Использование кормовых участков и убежищ *Eptesicus nilssonii* на Самарской Луке // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. Биология. № 4 (4). С. 69–75.
- Смирнов Д.Г., Баишев Ф.З., Безруков В.А., Вехник В.П., Курмаева Н.М., 2020. Пространственно-генетическая структура населения *Eptesicus nilssonii* (Chiroptera, Vespertilionidae) на южной границе ареала в пределах Европейской части России // Известия РАН. Серия биологическая. № 4. С. 434–448.
- Стрелков П.П., 1958. Материалы по зимовкам летучих мышей в Европейской части СССР // Труды ЗИН. АН СССР. Т. 25: Морфология и биология позвоночных животных. С. 255–303.
- Стрелков П.П., Ильин В.Ю., 1990. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья // Труды ЗИН АН СССР. Т. 225. С. 42–167.
- Стуканова Т.Е., 1976. Рукокрылые юго-востока Западной Сибири и особенности их размножения. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 23 с.
- Цурихин Е.А., Васильев С.Н., 2010. Пещеры Североуральска. Исследования пещер Сосьвинского подрайона Североуральского спелеологического района. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://zoology-kamen.ru/stufnoy-kabinet/putesestviya/pecheri-severouralska.html>. Дата обновления: 11.11.2022.
- Чернявская С.И., 1959. Млекопитающие заповедника “Денежкин камень” // Труды Гос. Заповедника “Денежкин камень”. Вып. 1. Свердловское книжное изд-во. С. 87–113.
- Gol'din P., Godlevska L., Ghazali M., 2018. Age-related changes in the teeth of two bat species: dental wear, pulp cavity and dentine growth layers // Acta Chiropterologica. V. 20. № 2. P. 519–530.
- Rydell J., 1993. *Eptesicus nilssonii* (Keyserling and Blasius, 1839) Northern Bat // Mammalia species. The American Society of Mammalogists. № 430. P. 1–7.
- Smirnov D.G., Bezrukov V.A., Kurmaeva N.M., 2021. Use of habitat and foraging time by females of *Eptesicus nilssonii* (Chiroptera, Vespertilionidae) // Russian J. Theriol. V. 20. № 1. P. 1–10.

BIOLOGY OF *EPTESICUS NILSSONII* (VESPERTILIONIDAE, CHIROPTERA) IN THE MIDDLE URALS, SVERDLOVSK REGION

E. M. Pervushina¹*, V. N. Bolshakov¹

¹Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620144 Russia

*e-mail: pervushina@ipae.uran.ru

In the Middle Urals, Sverdlovsk Region, detailed information, both previously published and new, is provided on the bat species inhabiting urbanized areas, as well as data on the biology of the species wintering in caves. Stationary studies of the biology of *Eptesicus nilssonii* Keyserling et Blasius 1839 were carried out during the period of activity outside the caves. Reproductive groups of animals and the autumn rut in summer habitats are described for the first time.

Keywords: bats, distribution, wintering, period of activity, reproductive groups, autumn rut

УДК 616.98:579.842.23

ТЕРИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В ОЧАГАХ ЧУМЫ НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

© 2023 г. А. Н. Матросов^а, *, А. А. Слудский^а, **,
А. А. Кузнецов^а, ***, К. С. Марцоха^а, ****

^аФКУН Российский научно-исследовательский противочумный институт
“Микроб” Роспотребнадзора, Саратов, 410005 Россия

*e-mail: anmatrosov@mail.ru

**e-mail: rusrapi@microbe.ru

***e-mail: sansanych-50@mail.ru

****e-mail: box4hawx@mail.ru

Поступила в редакцию 15.12.2022 г.

После доработки 29.12.2022 г.

Принята к публикации 03.01.2023 г.

В обзоре представлен вклад териологов в формирование взглядов в развитие теории природной очаговости чумы. Эколого-эпизоотологический мониторинг — один из основных разделов эпидемиологического надзора по этой опасной инфекции. Участие зоологов в изучении вопросов инфекционной патологии зоонозов оказалось своеобразным прорывом в познании факторов энзоотии, эпизоотологии, палеогенеза очагов и эволюции паразитарных систем, закономерностей функционирования природных и антропоургических очагов болезней, их биоценотической и пространственной структуры, в разработке методов оценки состояния популяций носителей и переносчиков возбудителей болезней, контроля численности резервуарных животных и других мер профилактики заболеваний людей. В результате многолетних исследований разработаны понятийный аппарат, методология в области медицинской териологии, определены критерии и регламенты обследовательских и профилактических работ в очагах зоонозов. В современный период разрабатываются и внедряются новые цифровые и геоинформационные технологии, методы дистанционного зондирования природной среды, позволяющие обеспечивать эпидемиологическое благополучие населения на территориях, энзоотичных по чуме и другим природно-очаговым болезням.

Ключевые слова: териология, зооноз, природные и антропоургические очаги чумы, эпидемиологический надзор, эпизоотологический мониторинг, носители и переносчики

DOI: 10.31857/S0044513423040098, **EDN:** UOHSWF

На обширных пространствах бывших Российской империи, Советского Союза, в настоящее время — России и сопредельных стран распространены природные очаги зоонозов — инфекционных болезней диких и сельскохозяйственных животных, возбудители которых случайно передаются и людям (Атлас природных очагов чумы, 2022). На протяжении всей истории многие народы не раз сталкивались с эпидемиями “повальных болезней”, среди которых наиболее опасной инфекцией была чума. Она всегда оставалась одной из самых важных проблем здравоохранения, опустошая села и города от Балтики и Причерноморья до Дальнего Востока. В мировой истории отмечают три пандемии чумы — в VI, XIV и XIX—XX веках, унесшие жизни десятков и сотен миллионов людей. От чумы вымирали целые города, рушились империи. В промежутках между пандемиями вспышки этой болезни разной интен-

сивности регистрировались в каждом столетии (Супотницкий, Супотницкая, 2006).

Рождение отечественной системы специализированных противочумных учреждений было связано с действиями российских властей по ликвидации эпидемических вспышек среди населения в конце XIX—начале XX столетий на юге европейской части страны. На фоне эпидемий чумы в Одессе в 1901–1902, 1911 гг., в Астраханской губернии в 1899–1913 гг., в Уральской обл. в 1903–1916 гг., в Забайкалье в 1903–1916 гг. для борьбы с этой болезнью начали формироваться противочумные пункты и лаборатории. В последующем была создана крупная специализированная система противочумных учреждений — станций, отделений, научно-исследовательских институтов, обеспечивающих эпидемиологическое благополучие населения в сочетанных очагах чу-

мы и других особо опасных зоонозов (Голубинский и др., 1987; Подвиг во имя жизни ..., 2022).

Одним из наиболее важных разделов работы противочумных учреждений является эколого-эпизоотологический мониторинг — проведение наблюдений или измерений на закрепленной сети пунктов (участков, маршрутов) по определенной программе с заданной периодичностью, по результатам анализа которых прогнозируют эпизоотологическую обстановку и ее динамику. Цель мониторинга — изучение и оценка состояния факторов очаговости, определяющих риск заражения населения в природных очагах или на территориях (объектах) заноса (завоза) инфекционных агентов с зараженными животными или людьми.

Развитие эпизоотологии чумы как науки с участием териологов стало возможным только после описания возбудителя чумы Александром Иерсином (Alexandre Yersin) в 1894 г. В период третьей пандемии чумы, получившей распространение, как принято считать, в 1894 г. из Гонконга, было установлено эпизоотологическое значение синантропных крыс, прежде всего черной (*Rattus rattus*) и серой (*R. norvegicus*), из чего специалисты заключили, что именно эти грызуны являются основными резервуарами возбудителя чумы (Mitsell, 1927; Wu Lien The et al., 1936). Случаи выявления в конце XIX—начале XX веков инфицированных диких грызунов (песчанок в Африке, сусликов в США) связывали с их заражением от синантропных крыс, т.е. речь шла лишь о выносе чумного микроба из населенных пунктов в популяции диких грызунов. Однако уже в то время существовали иные взгляды. Некоторые специалисты обращали внимание на связь вспышек чумы среди людей в Монголии и Забайкалье с охотничьим промыслом тарбаганов (Белявский, 1895). Наиболее последовательно идею энзоотии чумы разрабатывал и отстаивал Д.К. Заболотный. Еще в 1899 г. он писал, что “Различные породы грызунов, по всей вероятности, представляют в природе ту среду, в которой сохраняются чумные бактерии. Отсюда явствует, как важно выяснять повальные заболевания водящихся в данной местности грызунов” (Заболотный, 1899). В начале XX века Д.К. Заболотный организовал ряд экспедиций в Забайкалье и Монголию для исследования на чуму сурков-тарбаганов (*Marmota sibirica*). В конце 1912 г. он разработал план исследований по изучению эндемичности чумы в Астраханской губернии и приступил к организации противочумных отрядов. Для повышения результативности работы он привлек профессоров Ю.Н. Вагнера для изучения блох и К.А. Сатунина для изучения фауны, распространения и экологии грызунов (Акиев, Фенюк, 1968). В 1912–1913 гг. были выявлены эпизоотии чумы в популяциях малого су-

лика в Астраханской и Саратовской губерниях, Уральской и Донской областях.

В первые десять лет после описания возбудителя чумы была установлена роль блох как переносчиков чумы. Первым, кто высказал мысль о том, что блохи передают возбудителя при укусе, был Симонд (Simond, 1898). Он же впервые доказал передачу чумы блохами от больного животного здоровому в условиях эксперимента. Честь открытия специфического механизма заражения чумой при укусе блохами принадлежит Бэкоту и Мартину (Bacot, Martin, 1914). Большое значение в развитии отечественных представлений об экологии и роли блох в чумном эпизоотическом процессе имели исследования Иоффа (1927, 1941).

Появление сети противочумных учреждений на территории СССР в первой половине XX века с привлечением к обследованию и изучению природных очагов чумы значительного количества зоологов привело к развитию ряда направлений териологических и энтомологических исследований. Одной из основных задач являлось изучение фауны и экологии носителей и переносчиков возбудителя чумы и других зоонозов. Требовалось определить, какие виды теплокровных животных и членистоногих участвуют в циркуляции и сохранении чумного микроба. Аналогичные исследования проводились в очагах чумы зарубежных государств. В первой половине XX века спонтанное заражение чумой млекопитающих в природных условиях было установлено для 214 видов. Также возбудитель чумы был выделен от 124 видов блох, 8 видов клещей и 1 вида вшей. Ралль (1958, 1960) предложил именовать теплокровных животных, болеющих чумой, — “носителями”, а кровососущих членистоногих — “переносчиками”.

Во второй половине XX века отечественные специалисты Варшавский, Козакевич, Лавровский, Некипелов опубликовали серию обзорных статей по фауне млекопитающих природных очагов чумы Африки, Азии, Южной и Северной Америки (Варшавский и др., 1971; Козакевич и др., 1970, 1972; и др.). Неронов с соавторами подробно описали фауну носителей возбудителя чумы Африки, а в последующем — природных очагов чумы Палеарктики (Неронов и др., 1991; Каримова, Неронов, 2007).

В настоящее время список позвоночных животных мировой фауны, выявленных зараженными чумой в естественных условиях, насчитывает 368 видов, в том числе 363 вида млекопитающих — 2 представителя инфракласса сумчатых (Methateria) и 361 — инфракласса плацентарных (Eutheria) из 9 отрядов, а также 5 видов птиц, принадлежащих к отрядам воробьиных (Passeriformes) и соколообразных (Falconiformes) (Mahmoudi et al., 2021). Наиболее широко в списке представлены грызуны (Rodentia) — 286 видов и хищные (Carnivora) —

33 вида. Уместно отметить, что в первой половине прошлого века птиц считали не восприимчивыми к заражению возбудителем чумы.

Каталог членистоногих переносчиков чумного микроба на сегодняшний день включает 303 вида и подвида, в числе которых 280 видов и подвидов блох (Insecta, Siphonaptera), 6 видов вшей (Insecta, Anoplura), 9 видов иксодовых клещей (Acari, Ixodidae) и 2 вида аргасовых клещей (Acari, Argasidae) и 6 видов гамазовых клещей (Acari, Gamasina) (Слудский, 2014).

В процессе изучения природных очагов чумы выяснилось, что разные виды носителей возбудителя чумы играют далеко не одинаковую роль в природных очагах. Фенюк (1944, 1948) предложил делить носителей чумы на основных и второстепенных, а последних — на факультативных и случайных. Основные носители обеспечивают существование природных очагов чумы. В годы депрессии численности основного носителя его функции могут временно брать на себя другие виды грызунов — дополнительные носители (Хрущевский, 1974). Второстепенные носители участвуют в интенсификации эпизоотий чумы. Таким образом, теплокровные носители в очагах чумы представлены 4 группами: основные, дополнительные, второстепенные и случайные.

Основными носителями возбудителя чумы в природных и антропоургических очагах на территории Евразии являются представители семейств Ochotonidae, Sciuridae, Cricetidae, Muridae; Северной Америки — Sciuridae и Cricetidae; Южной Америки — Caviidae, Leporidae, Sciuridae, Cricetidae, Muridae; Африки — Muridae.

Деление носителей возбудителя чумы на функциональные группы привело к возникновению дискуссии о гостальности очагов чумы. Павловский (1946) под этим термином подразумевал подразделение природных очагов инфекционных болезней по видовому разнообразию животных — резервуаров возбудителя — на моногостальные (с одним видом резервуара) и полигостальные (с несколькими видами резервуаров). При такой трактовке все очаги чумы — полигостальные. Однако позже специалисты стали оценивать гостальность очагов чумы только по числу видов, являющихся основными носителями возбудителя чумы.

Ярыми сторонниками моногостальности (один основной носитель чумы) выступили Леви и Ралль (Леви, 1960; Ралль, 1965). Альтернативного взгляда на гостальность придерживался Н.И. Калабухов. Он считал все очаги чумы полигостальными, писал о сочетании пар носителей и соотношении численности между ними как основных условиях длительности существования очага. По его мнению, необходимая для сохранения очаговости относительная устойчивость численности населения грызунов или их высокая динамическая

плотность не могут быть обеспечены, если инфекция распространяется среди одного вида, подверженного резким колебаниям численности (Калабухов, 1965). Ряд ведущих специалистов допускали существование как полигостальных, так и моногостальных природных очагов чумы (Лавровский, Варшавский, 1970). Так, например, бесспорно, моногостальные очаги — Центрально-Кавказский высокогорный (основной носитель — горный суслик (*Spermophilus musicus*)), Закавказский высокогорный (основной носитель — обыкновенная полевка (*Microtus arvalis*)) и Тянь-Шаньский высокогорный (основной носитель — серый сурок (*Marmota baibacina*)). Нет споров среди специалистов о Волго-Уральском песчаном очаге, который считают полигостальным (два основных носителя — полуденная песчанка (*Meriones meridianus*) и тамарисковая песчанка (*M. tamariscinus*)). Идеи полигостальности Среднеазиатских пустынных и Закавказских равнинных очагов чумы обоснованно отстаивали Эйгелис и Бурделов (Эйгелис, 1980; Бурделов, 1991).

В ходе изучения энзоотии чумы, в связи с экологией носителей, была установлена связь возникновения и дальнейшего развития эпизоотий чумы с фенологией грызунов. Так, сроки начала и интенсификация эпизоотий чумы в популяциях малого суслика (*Spermophilus pygmaeus*) зависят от даты весеннего пробуждения зверьков и периода расселения молодняка (Калабухов, 1929; Тинкер, 1940). Выявлена тесная связь сезонности развития эпизоотий чумы с фенологическими явлениями в образе жизни большой и малых песчанок (*Rhombomys opimus*, *Meriones meridianus*, *M. tamariscinus*, *M. erythrorus*, *M. persicus*), сурков (*Marmota* sp.) и полевок (*Microtus* sp.) (Бибииков, Бибиикова, 1958; Пейсахис, 1958; Некипелов, 1959, 1962; Ралль, 1960; Бурделов, 1965; Олькова, 1974; Эйгелис, 1980; Слудский, 1998; Слудский и др., 2003).

Для изучения взаимоотношений возбудителя чумы и организма теплокровных животных определяли инфекционную чувствительность носителей к чумному микробу. По отношению к высоковирулентным штаммам *Yersinia pestis* все виды можно условно разделить на 2 группы: высокочувствительные и относительно резистентные к чумной инфекции. После весеннего пробуждения происходит постепенное восстановление инфекционной чувствительности зимоспящих видов грызунов, что способствует возникновению и развитию эпизоотий чумы в весенне-летний период. Повышение чувствительности грызунов к чуме наблюдается при стрессировании популяций носителей в результате естественных процессов — при возникновении погодных аномалий, перенаселении, ухудшении кормовых условий, воздействии хищников, а также под воздействием антропогенного пресса (перевыпас, распашки,

мелиоративные работы и др.) (Корнеев и др., 1971; Корнеев, 1986; Тарасов, 2016).

Одна из основных задач эпиднадзора за состоянием очагов чумы — прогнозирование развития обстановки с целями профилактики заражения людей. В этой связи териологи начали разрабатывать и применять методы краткосрочного и долгосрочного прогнозирования эпизоотической активности природных очагов чумы. С этой целью изучали и анализировали роль абиотических факторов космического, планетарного и местного значения, возможности использования данных о динамике климата, тектоники и др. (Лавровский и др., 1984; Дубянский и др., 1977; Попов и др., 2006). Обоснованные краткосрочные прогнозы сбывались с большой долей достоверности, тогда как долгосрочные, в силу сложности явлений в формировании и развитии паразитарных систем, реализовывались лишь частично. Результаты прогнозирования эпизоотической активности природных очагов позволяют своевременно реагировать на обострение ситуации — планировать и проводить профилактические мероприятия, необходимые для предотвращения эпидемических осложнений.

Необходимым условием для прогнозирования эпизоотических ситуаций в природных очагах чумы стало изучение динамики численности основных носителей возбудителя чумы. Изначально предполагалось, что существует прямая зависимость активности очагов чумы от уровня численности носителей возбудителя чумы. Так, по мнению Молларе (Mollaret, 1971), плотность популяций грызунов и ее колебания играют главную роль в возникновении эпизоотий чумы: эпизоотия развивается лишь тогда, когда популяция грызунов достигает определенного, обычно высокого уровня. Однако ряд авторов при изучении динамики численности при эпизоотиях в различных природных очагах чумы отмечали, что эпизоотии регистрируются при разном состоянии численности зверьков. Например, в Предустюртском пустынном очаге такой индикатор распределения эпизоотий, как численность больших песчанок, оказался ненадежным (Ротшильд, 1978). Анализ данных по зависимости эпизоотической активности природных очагов чумы от уровня численности носителей показал, что приуроченность эпизоотий чумы к какой-либо фазе многолетней динамики численности носителей и переносчиков, по-видимому, носит вероятностный характер (Руденчик и др., 1989). Такие факты могли иметь место на поздних фазах развития эпизоотий или после таковых, связанные с массовой гибелью зверьков и блох от чумы (Некипелов, 1962; Бурделов, 1987; Вержущий, Балахонов, 2016).

Для определения площадей эпизоотических участков, объемов профилактических мероприя-

тий и мест проведения дератизации и дезинсекции практические работники противочумной системы должны были обладать информацией о пространственной структуре природных очагов чумы. Под пространственной структурой природного очага чумы понимают наличие на территории этого очага участков различной эпизоотической значимости и их закономерное сочетание (Кучерук, 1972). Ротшильд (1978) предложил при классификации структурных частей очага чумы учитывать два основных признака: длительность проявлений чумы и размеры участков с проявлениями инфекции. По длительности существования эти единицы можно разделить на временные и устойчивые. Элементы временной структуры представляют собой составные части участков эпизоотий, развивающихся в том или ином месте на протяжении нескольких недель или месяцев. Устойчивая структура — это многолетние проявления эпизоотической активности на определенных участках территории (ядра — устойчивая структура; участки с периодическим проявлением, или зона выноса — временная структура). По размеру составные части очагов удается условно разделить, по крайней мере, на три ранга: элементы мелкой, средней и крупной структуры.

Мелкая структура эпизоотий выражается в неравномерном распределении на местности зараженных зверьков и блох, которые обычно концентрируются в группах соседствующих нор. Такие скопления, изученные в поселениях больших песчанок, называли очажками чумных нор (Шарапкова и др., 1958). Очажки включали обычно не больше десяти, реже — до двух десятков нор с чумными грызунами и блохами, которые располагались на протяжении нескольких сотен метров.

Очажки чумных нор формируются, видимо, в пределах микроочагов. Первые представления о “микроочаговом” механизме существования *Y. pestis* в природе основывались на изучении экологии серого сурка *M. baibacina* в Тянь-Шанском высокогорном очаге (Иофф и др., 1951).

В поселении большой песчанки “микроочаг” — это участок, в котором имеется комплекс условий, благоприятных для переживания микроба чумы в пессимальные для паразитарной системы периоды. В микроочагах обеспечивается длительное или постоянное сохранение возбудителя в микропопуляции носителя. Так как поселения грызунов являются элементом ландшафта, то и величина поселений различна в несходной ландшафтно-экологической обстановке. Поэтому и размеры микроочагов неодинаковы: на равнинных участках полупустынь и пустынь они занимают большие площади, в то время как в условиях высокой мозаики биотопов в горах — меньшие. Многие исследователи используют термин “элементарный очаг” как синоним “микроочага” (На-

умов, Лобачев, 1964; Варшавский, 1965). По мнению этих специалистов, элементарные очаги (на примере Приаралья) представляют собой отдельные участки поселений основного носителя чумного микроба — большой песчанки. Длительное сохранение возбудителя чумы в элементарных очагах объясняется тем, что в любые годы в этих очагах наиболее надежно обеспечивается непрерывность контакта возбудителя с восприимчивыми грызунами через переносчиков.

Элементы среднего ранга пространственной структуры очага измеряются в поперечнике несколькими километрами (для большой песчанки). В их пределах разрывы в размещении зараженных животных не превышают нескольких сотен метров, т.е. обычных расстояний между элементами мелкой структуры. Элементы среднего ранга (или, как их называл Б.К. Фенюк, “эпизоотийные пятна”) в типичных случаях представляют собой скопления очажков и редких, единично расположенных чумных нор.

Крупная структура очага чумы включает элементы, измеряемые десятками километров. Внутри крупных эпизоотийных участков всегда выявляются более мелкие пятна (сгущения средних и мелких элементов), удаленные на несколько километров одно от другого.

Важнейшая теоретическая разработка териологов — проведение типизации очагов чумы. Кучерук (1972) выделил на территории Евразии 5 типов природных очагов чумы: 1) суслиный степной зоны, 2) сурчинный степной зоны и горностепного пояса, 3) полевочий высокогорный, 4) песчаночий пустынный, 5) крысиный тропический. Типы очагов выделены по их ландшафтной приуроченности, систематической принадлежности основных носителей и переносчиков, а также по характерным особенностям эпизоотического процесса.

Каримова, Неронов (2007) предложили типологическую и региональную дифференциации очаговой территории чумы в пределах Палеарктики. При выделении типов очагов руководствовались ландшафтными особенностями территории, а при выделении подтипов учитывали данные об основных носителях чумы. На территории Палеарктики по ландшафтным особенностям выделены очаги четырех типов:

1. Низкогорно-равнинный полупустынно-степной;
2. Среднегорный пустынно-степной;
3. Низкогорно-равнинный пустынный;
4. Высокогорный “холодных пустынь”.

Данные об основных носителях в природных очагах позволили выделить в пределах типов 6 подтипов: а) сурковый, б) сусликово-сурковый, в) полевочий, г) пищуховый, д) сусликовый, е) песчаночий. Наибольшее разнообразие подти-

пов (по 5) наблюдается в горных типах очагов — среднегорном пустынно-степном и высокогорном, занятом “холодными пустынями”. В равнинные типы попали очаги только одного подтипа (сусликовые в низкогорно-равнинный полупустынно-степной и песчаночий в низкогорно-равнинный пустынный).

В.В. Сунцов предложил современную типизацию очагов чумы на основе их генезиса: первичные и вторичные природные, вторичные антропоургические (синантропные) (Сунцов, Сунцова, 2006).

Важным разделом териологических исследований в природных очагах чумы стало моделирование чумного эпизоотического процесса. Возможность моделирования появилась в связи с разработкой и применением методики радиоактивного мечения носителей и переносчиков возбудителя чумы, в результате чего были получены первичные данные, которые можно было использовать для создания статистической модели чумного эпизоотического процесса (Солдаткин и др., 1973). В качестве объекта для моделирования был взят эпизоотический процесс в поселениях большой песчанки (*Rhombomys opimus*) на территории Среднеазиатского пустынного очага. Испытание модели при условиях, заданных в соответствии с экспериментальными данными, показало большое сходство поведения модели и явлений, наблюдаемых в природе при развитии эпизоотий чумы. Можно полагать, что известный механизм развития эпизоотии (передача чумы блокированными блохами) достаточно полно описывает природный процесс, поскольку при допущении случайности встреч зараженных животных в результате работы модели удастся получить структуры, хорошо согласующиеся с наблюдаемыми в природе. Поэтому расчеты на модели могут быть использованы как один из способов проверки обоснованности выдвигаемых гипотез, объясняющих причины развития эпизоотий.

Наряду с несомненным сходством были обнаружены и отличия поведения модели от хода эпизоотий чумы в природе. Наиболее важным моментом, имеющим принципиальное значение, следует считать недостаточную стабильность процесса в системе, вытекающую из его вероятностного характера. Опыты на модели показали, что при малом количестве одновременно болеющих песчанок невозможно подобрать условия, обеспечивающие устойчивое поддержание цепочек заболеваний. Сильно отличается от наблюдений в природе и характер изменений числа зараженных песчанок в летний период. При условиях, вызывающих быстрое снижение интенсивности эпизоотии (соответствующее наблюдаемому в природе), в модели не удастся достичь сохранения зараженных песчанок до осени.

Статистическая модель чумного эпизоотического процесса, разработанная Солдаткиным и др. (1973), была усовершенствована Дубянским (2015). Им создана компьютерная имитационная математическая модель для изучения пространственно-временных особенностей эпизоотического процесса при чуме, наблюдения за которыми в природных условиях затруднено или даже невозможно. Модель разработана в виде вероятностного клеточного автомата, в которой единицей эпизоотического процесса является сложная нора (“колония”) большой песчанки. Компьютерная имитационная модель эпизоотического процесса при чуме выполнена как открытая интерактивная система, которая может использоваться для работы с данными эпизоотологического обследования, ландшафтного картографирования, результаты изучения пространственной структуры поселений носителей и др. Модель позволяет изучать эпизоотический процесс как с использованием данных о реальном расположении нор в интересующих исследователя частях очага, так и в разнообразных симулированных компьютером конфигурациях поселений (Дубянский, 2015).

Не остались без внимания териологов вопросы палеогенеза природных очагов чумы и эволюции чумного микроба, имеющие большое теоретическое значение. Согласно сделанным ранее теоретическим умозаключениям, возбудитель чумы эволюционировал вместе с грызунами и паразитирующими на них блохами (Wu Lien Teh et al., 1936; Ралль, 1958), и это должно было свидетельствовать о древнем происхождении первичных природных очагов. Предполагалось, что очаги возникли уже в третичный период в конце олигоцена—начале миоцена, т.е. 25–20 млн лет назад. По данным палеотериологов, которые изучали ископаемые остатки мелких млекопитающих в равнинных очагах Прикаспия и Средней Азии и учитывали геологические и климатические флуктуации, природные очаги гораздо моложе и начали формироваться здесь с четвертичного времени — с позднего плейстоцена до начала голоцена, или 126–12 тысяч лет назад (Масловец, 1965; Дмитриев, 2000). Используя современные достижения молекулярных генетиков, В.В. Сунцов предложил экологический сценарий происхождения микроба *Yersinia pestis* от псевдотуберкулезного *Y. pseudotuberculosis* в период сартанского похолодания на территории Центральной Азии. При этом возраст природных очагов чумы исследователь датировал поздним плейстоценом (22–15 тысяч лет), что указывает на их отнесенность к “молодости” (Сунцов, Сунцова, 2006). Таким образом, эти данные вполне согласуются с современными данными генетиков о филогенетическом возрасте возбудителя чумы (40–10 тысяч лет) (Achtman et al., 1999; Куклева и др., 2002).

Наиболее дискуссионным вопросом в теории природной очаговости чумы является отсутствие приемлемых объяснений причин длительного отсутствия регистраций возбудителя чумы и механизмов его сохранения в межэпизоотический период (Бурделов, 1987). Из 45 природных очагов чумы на территории России и сопредельных стран постоянная эпизоотическая активность регистрируется лишь на территории двух очагов Сибири — Сайлюгемского (Горно-Алтайского) высокогорного и Тувинского горного. Во всех других очагах в развитии эпизоотий (регистрация возбудителя в природных объектах) наблюдаются перерывы различной длительности (межэпизоотический период) — от нескольких лет до десятилетий. Вопрос о межэпизоотическом периоде обсуждался с точки зрения двух принципиально различающихся позиций. Первый подход основывается на признании трансмиссии в качестве основного механизма энзоотии чумы. В таком варианте чумной эпизоотический процесс непрерывен. Чума является облигатно-трансмиссивной инфекцией, ее возбудитель — узкоспециализированный паразит теплокровных носителей (грызунов, зайцеобразных), наиболее тесно связанный в своей жизнедеятельности с единственной систематической группой насекомых — блохами. Все иные пути и способы персистенции чумного микроба в природе, кроме трансмиссии от блох к блохам через теплокровных носителей (мелких млекопитающих, птиц), являются либо случайными, либо второстепенными и не играют значимой роли в сохранении возбудителя в природных очагах этой инфекционной болезни (Акиев и др., 1972; Шевченко, 1980; Ващенко, 1999; Бурделов и др., 2010; Вержущий, Балахон, 2016).

Важная роль трансмиссивного механизма в распространении чумного микроба в поселениях носителей была подтверждена оригинальными исследованиями А.А. Кузнецова, разработавшего методику индивидуального мечения блох (Кузнецов, Матросов, 2003). В результате многолетних полевых работ по мечению грызунов и их блох в природных очагах чумы Прикаспия, в антропоургическом очаге на плато Тайнгуен во Вьетнаме было показано, что, благодаря смене прокормителей в процессе эстафетной передачи эктопаразитов, дистанция форезии блох в пространстве вдвое превышает расстояние перемещений их хозяев — грызунов за тот же промежуток времени. Кроме того, одна зараженная блоха может напасть на нескольких прокормителей, а на одном больном чумой зверьке с бактериемией может питаться большое число блох, всегда превышающих показатель индекса обилия в шерсти (Кузнецов, 2005). Полученные результаты этих исследований имеют не только теоретическую значимость, но и большое прикладное значение.

Важность правильно выбранной парадигмы основного механизма распространения и заражения чумным микробом во многом определяет успех поиска эпизоотий чумы, а также планирование и эффективность профилактических мероприятий. Тем не менее, роль трансмиссивного механизма передачи возбудителя чумы продолжает оставаться неясной в длительные межэпизоотические периоды.

Второй подход в оценке межэпизоотического периода опирается на гипотезу о наличии нетрансмиссивного механизма энзоотии чумы и возможности длительного (годы, десятилетия) существования возбудителя чумы вне организма теплокровных и (или) членистоногих. Соответственно, чумной эпизоотический процесс дискретен и межэпизоотический период можно определить как депрессию численности (вплоть до полного исчезновения) гостальной и (или) векторной частей популяции возбудителя чумы (Литвин, 1983; Солдаткин и др., 1988; Baltazard et al., 1963; Mollaret, 1963; Попов, 2002; Кутырев и др., 2009). Существование возбудителя чумы вне организма теплокровных животных и членистоногих переносчиков возможно в почвенных одноклеточных и нематодах (Дятлов, 1982; Литвин, 1997; Пушкарева, 2003; Попов и др., 2007, 2008) с последующей вертикальной передачей чумного микроба переносчикам и носителям (Kutyrev et al., 2009). В настоящее время большинством исследователей перспектива расшифровки механизма сохранения чумного микроба в межэпизоотический период рассматривается с точки зрения системной парадигмы: энзоотия чумы поддерживается целым комплексом факторов, определяющих динамику развития эпизоотий в каждом из очагов чумы.

Одним из основных разделов эпидемиологического надзора в очагах чумы является профилактика заболеваний населения. Успехи в изучении биоценотической структуры очагов чумы, открытие источников энзоотии этой инфекции навело зоологов на логически простую идею о решении проблемы с помощью мер истребления основных носителей чумного микроба. Впервые уничтожение крыс в эпидемических очагах применил Гамалея (1956) на вспышках чумы в Одессе в 1901–1902 и 1911 гг. Вопросы борьбы с малым сусликом начали реализовывать в Северном Прикаспии в конце XIX–начале XX столетий (Богуцкий, 1912), однако отсутствие знаний по экологии вида, сезонности эпизоотий не обеспечивало ожидаемого эффекта. В 1930–1960 гг. териологами были предложены и обоснованы организация и проведение широкомасштабных химических родентицидных обработок в природных очагах методом “сплошных очисток”, приводящих к подавлению и ликвидации эпизоотий чумы и, как следствие, эпидемиологическому благополучию

(Траут, 1931; Федоров и др., 1955; Некипелов, 1957; Кучерук, 1964). Работы осуществлялись под руководством зоологов силами дезинфекторов с привлечением сотен временных рабочих при движении их цепью в пешем строю методом раскладки препаратов в норы грызунов. В начальный период в качестве родентицидных средств в противочумной практике применяли высокотоксичные препараты: цианплав, хлорпикрин. С 1946 г. газовый способ был заменен приманочным — стали использовать зерновые приманки с фосфидом цинка (Козакевич и др., 1958). На территории Северо-Западного Прикаспия в 1933–1958 гг. были проведены тотальные родентицидные обработки в природных биотопах. Численность малого суслика здесь сократилась, эпизоотии чумы прекратились. Дератизационные мероприятия в Забайкальском степном очаге в 1939–1956 гг. привели к сокращению поголовья тарбагана *Marmota sibirica* и прекращению эпизоотий чумы с 1947 г. (Некипелов, 1957). На основании этих результатов было объявлено об оздоровлении указанных очагов (Фенюк, 1968). Однако полной их ликвидации добиться не удалось. В последующие годы численность малого суслика в Прикаспии начала восстанавливаться, и на этом фоне в 1972–1973 гг. эпизоотии возобновились с новой силой. В Забайкальском степном очаге тарбаган практически исчез, при этом эпизоотии чумы с 1966 г. начали развиваться в популяции даурского суслика *Spermophilus dauricus*.

В 1933–1958 гг. осуществлялись родентицидные обработки против малого суслика и малых песчанок в очагах Волго-Уральского междуречья (Лисицин и др., 1964). С 1943 г. велось истребление серого сурка на Тянь-Шане (Шарец и др., 1958). В Приаральских Каракумах с 1958 по 1966 гг. проводили истребление больших песчанок и их блох в устойчивых элементарных очагах (ядрах энзоотии) чумы. Однако и этот опыт не привел к ликвидации очага: с 1966–1967 гг. эпизоотии начались повсеместно в микроочагах и за их пределами (Наумов и др., 1972). К аналогичным результатам привели попытки оздоровления и ряда других очагов.

В 1960–1990 гг. в равнинных очагах чумы на обширных пространствах Прикаспия и Средней Азии широко применяли метод авиационно-приманочных родентицидных обработок с помощью малой авиации (самолеты По-2, Ан-2). В качестве родентицидного средства использовали приманки с фосфидом цинка (Лисицин, Яковлев, 1961; Шилов и др., 1975). Метод оказался достаточно производительным, но затратным. В результате проведения истребительных мероприятий удавалось предотвращать распространение экстенсивных (разлитых) эпизоотий и обеспечивать противоэпидемический эффект. Однако и эти попытки радикального оздоровления природных очагов

чумы оказывались безуспешными. С 1990-х годов фосфид цинка — яд острого действия — стал вытесняться менее токсичными для теплокровных животных родентицидами из группы антикоагулянтов (Сурвилло, Корнеев, 1993).

С 50-х годов прошлого столетия стали поступать обнадеживающие данные о высокой эффективности мер по борьбе с переносчиками чумы — блохами (Kennedy, 1953; Barnes, Kartman, 1960; Deoras, 1968; Жовтый, Кириллов, 1970 и др.). Было доказано, что для экстренной профилактики чумы более перспективны инсектицидные химические обработки на локальных участках стойкой энзоотии против блох — переносчиков и хранителей чумного микроба (Жовтый, 1973; Никитин, Очиров, 2000; Dryden et al., 2000). При этом для обеспечения удовлетворительной противоэпизоотической эффективности необходимо учитывать особенности популяционной экологии эктопаразитов (Чумакова, 1999; Вержуцкий, 2005).

Многолетний опыт использования химических средств борьбы с носителями чумного микроба свидетельствовал о случаях негативных последствий их широкого и в ряде случаев непродуманного применения. На территории России и других стран СНГ исследователи неоднократно отмечали случаи отравлений домашнего скота и птицы, рептилий, птиц и промысловых млекопитающих от родентицидных приманок (Некипелов, Жовтый, 1959; Бурделов и др., 1981; Шевченко, Дубянский, 1988; Заева и др., 2004).

В современный период в результате обобщения и анализа многолетнего опыта борьбы с чумой и другими опасными зоонозами внедрена в практику концепция комплексного подхода, сочетающая меры специфической и неспецифической профилактики заболеваний населения (Коренберг, 2010). Объемы и содержание мероприятий определяются конкретной обстановкой в очаге чумы. Все работы осуществляются с учетом особенностей популяционной экологии носителей и переносчиков чумы (Горно-Алтайский природный очаг чумы, 2014; Тувинский природный очаг чумы, 2019), предотвращения гибели нецелевых видов животных. В настоящее время не планируются и не проводятся родентицидные обработки против ценных промысловых, редких и узкоареальных видов мелких млекопитающих. Истребительные работы осуществляют только как меры экстренной профилактики на небольших по площади участках поселений носителей, где выявлены эпизоотии чумы с риском контакта людей с возбудителем (охота на сурков, промысел сусликов, миграции зверьков в строения, наличие чувствительных к чуме верблюдов, высокая численность и активность нападения блох и др.). При угрозе заболеваний людей осуществляют родентицидные и инсектицидные обработки в населен-

ных пунктах. В природных биотопах для уничтожения блох используют преимущественно методы пропыливания инсектицидными дустами (малотоксичными для теплокровных животных пиретроидными препаратами) входов нор и гнезд млекопитающих-землероев (Матросов, 2007; Бурделов и др., 2014; Обеспечение эпидемиологического благополучия..., 2018; Мека-Меченко, 2019; Матросов и др., 2020; Специфическая профилактика чумы..., 2021).

В настоящее время в мире наметилась тенденция к разработке автоматизированных систем и внедрению информационных технологий во все сферы жизнедеятельности человека, в том числе в процесс управления инфекционными болезнями. Цифровизация и визуализация исходных данных в информативной форме, использование инструментария геоинформационных систем и новых компьютерных технологий позволяют обрабатывать и анализировать получаемые материалы в короткие сроки и с высокой точностью. Териологи при работе в полевых условиях получили возможность использовать приложения для портативных устройств для проведения ландшафтной съемки местности, нанесения поселений животных на карту или в полосу учетного маршрута, записи треков фиксированных маршрутов на спутниковых картах высокого разрешения. Создание электронных пополняемых баз данных, их регистрация и использование в практической работе позволяют своевременно реагировать на изменения обстановки в очагах инфекций, использовать их в качестве информационной основы при составлении интерактивных карт разного назначения, а также для эпизоотологического и эпидемиологического районирования очагов (Бурделов и др., 2010; Ростовцев и др., 2010; Жолдошев и др., 2011; Кузнецов и др., 2012, 2018). Большие перспективы связаны с разработкой и внедрением методов дистанционного зондирования Земли в целях зоологической съемки физиономических на местности поселений грызунов-землероев (Бурделов и др., 2007; Дубянский, 2012, 2015; Wilschut et al., 2013).

С учетом трансграничности природных очагов чумы и других инфекций, необходимости обмена информацией о состоянии популяций носителей и переносчиков болезней, координации мер их профилактики в настоящее время реализуются совместные международные программы исследований с целью изучения энзоотии чумы, динамики ареалов сочленов паразитарной системы, численности резервуарных животных в очагах на территории Российской Федерации, Республик Казахстан, Узбекистан, Таджикистан, Кыргызской Республики и Монголии (Адьясурен и др., 2014; Корзун и др., 2018, 2019; Вержуцкий, Адьясурен, 2019; Холин и др., 2020). Положительные результаты таких исследований свидетельствуют

об их высокой эффективности, что позволяет своевременно реагировать на изменения активности очагов, обеспечивать эпидемиологическое благополучие населения по особо опасным инфекциям.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адъясурен З., Цэрэнноров Д., Мягмар Ж., Ганхуяг Ц., Отгорбаяр Д., Баяр Ц., Вержуцкий Д.Б., Ганболд Д., Балахонов С.В., 2014. Современная ситуация в природных очагах чумы Монголии // Дальневосточный журнал инфекционной патологии. № 25. С. 22–25.
- Акиев А.К., Браткова М.Н., Земельман Б.М., Губарева Н.П., Казакова Т.И., Потапова Е.А., Абдурахманов Г.А., 1972. Инфекционная чувствительность малого суслика к чуме при заражении блохами // Проблемы особо опасных инфекций. Вып. 5 (27). С. 101–105.
- Акиев А.К., Фенюк Б.К., 1968. Роль отечественных исследователей в развитии учения об эндемии и эпизоотии чумы // Проблемы особо опасных инфекций. Саратов. Вып. 1. С. 18–45.
- Атлас природных очагов чумы России и зарубежных государств, 2022. Под ред. докт. мед. наук, проф. А.Ю. Поповой, акад. РАН, докт. мед. наук, проф. В.В. Кутырева. Калининград: РА Полиграфычъ. 400 с.
- Белявский А.К., 1895. Записка по поводу 7 смертных случаев от употребления в пищу сурков, пораженных чумой, в поселке Соктеевский // Вестник общественной гигиены, судебной и практической медицины. Т. 30. С. 1–6.
- Бибиков Д.И., Бибикова В.А., 1958. Опыт оценки некоторых факторов, определяющих сезонную закономерность эпизоотии на сурках в Тянь-Шане // Труды Среднеазиатского н.-и. противочумного ин-та. Алма-Ата. Т. 4. С. 55–74.
- Богоцкий В.М., 1912. Организация мероприятий по борьбе с чумой в 1910–1911 гг. // Труды 2-го совещания по вопросам бактериологии, эпидемиологии в Москве. С. 36–46.
- Бурделов А.С., 1965. Грызуны и очаговость чумы в Балхаш-Алакольской впадине. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата. 22 с.
- Бурделов Л.А., 1987. Застой в эпизоотологии чумы — причины и пути его преодоления // Журнал общей биологии. Т. 48. Вып. 6. С. 816–827.
- Бурделов Л.А., 1991. Гостальность и функциональная структура Среднеазиатского пустынного очага чумы (на примере Приаралья). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Саратов. 42 с.
- Бурделов Л.А., Дубянский В.М., Davis S., Addink E.A., De Jong S.M., Ageev B.C., Leirs H., Stenseth N.C., Begon M., Heier L., Мека-Меченко В.Г., Поле Д.С., Сапожников В.И., Алимбаев А.К., 2007. Перспективы использования дистанционного зондирования в эпиднадзоре за чумой // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. Алматы. № 1–2 (15–16). С. 11–17.
- Бурделов Л.А., Жумадилова З.Б., Мека-Меченко Т.В., Некрасова Л.Е., Атишабар Б.Б., 2010. Перспективы модернизации эпизоотологического обследования природных очагов чумы на основе современных технологий // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. № 1–2 (21–22). С. 3–12.
- Бурделов Л.А., Жумадилова З.Б., Мека-Меченко В.Г., Саднев Ю.С., Айкимбаев Б.А., Сайлаубекулы Р., Абдукаримов Н., Беляев А.И., Наурузбаев Е.О., Сапожников В.И., Агеев В.С., Пакулева Е.В., 2014. Итоги трехлетних полевых испытаний аэрозоляции нор большой песчанки (*Rhombomys opimus*) в ультрамалых объемах // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. № 1 (29). С. 14–21.
- Бурделов Л.А., Коцев Л.А., Трухачев Н.Н., 1981. К вопросу о побочных последствиях мероприятий по ограничению численности песчанок с применением отравленной зерновой приманки // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР: Тезисы докладов второго Всесоюзного совещания. М. С. 129–130.
- Варшавский С.Н., 1965. Ландшафты и фаунистические комплексы наземных позвоночных Северного Приаралья в связи с их значением в природной очаговости чумы. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Саратов. 76 с.
- Варшавский С.Н., Козакевич В.П., Лавровский А.А., 1971. Природная очаговость чумы в Северной и Западной Африке // Проблемы особо опасных инфекций. Вып. 3 (19). С. 149–159.
- Ващенко В.С., 1999. Роль блох (Siphonaptera) в эпизоотологии чумы // Паразитология. Т. 33. Вып. 3. С. 198–209.
- Вержуцкий Д.Б., 2005. Пространственная организация населения хозяина и его эктопаразитов: теоретические и прикладные аспекты (на примере длиннохвостого суслика и его блох). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Иркутск. 46 с.
- Вержуцкий Д.Б., Балахонов С.В., 2016. О некоторых дискуссионных проблемах природной очаговости чумы // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. № 1. С. 5–12.
- Вержуцкий Д.Б., Адъясурен З., 2019. Природные очаги чумы в Монголии: аннотированный список // Байкальский экологический журнал. № 2 (25). С. 92–103.
- Гамалея Н.Ф., 1956. Борьба с чумой и предупреждение ее. (Общий обзор). Собрание сочинений. Т. 1. М. С. 377–388.
- Голубинский Е.П., Жовтый И.Ф., Лемешева Л.Б., 1987. О чуме в Сибири. Иркутск: Издательство Иркутского университета. 244 с.
- Горно-Алтайский природный очаг чумы, 2014. Ретроспективный анализ, эпизоотологический мониторинг, современное состояние / Под ред. С.В. Балахонова, В.М. Корзуна. Новосибирск: Наука-Центр. 272 с.
- Дмитриев А.И., 2000. Формирование фаунистических комплексов, изменчивость мелких млекопитающих и генезис природных очагов чумы Прикаспия в позднечетвертичное время. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 47 с.
- Дубянский В.М., 2012. Концепция использования ГИС-технологий и дистанционного зондирования в эпиднадзоре за чумой // Врач и информационные технологии. № 2. С. 42–46.
- Дубянский В.М., 2015. Компьютерное моделирование эпизоотической ситуации с применением дистанционного зондирования земли в системе эпидемиологического надзора за чумой (на примере Среднеазиатского природного очага). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Москва. 33 с.

- Дубянский М.А., Ермилов А.П., Титов Л.В., Богатырев С.К., Богатырева Л.М., Середкина Е.А., 1977. О связи эпизоотий чумы в Казахстане с метеорологическими условиями // Проблемы особо опасных инфекций. Вып. 5. С. 24–28.
- Дятлов А.И., 1982. Обоснование гипотезы непаразитарного механизма природной очаговости чумы // Ставрополь. С. 2–16. (Деп. ВИНТИ, № 6299-82).
- Жовтый И.Ф., 1973. Дезинсекция нор грызунов — ведущий метод профилактики в сибирских природных очагах чумы // Профилактика чумы в природных очагах. Саратов. С. 197–199.
- Жовтый И.Ф., Кириллов В.В., 1970. Экологические особенности блох и место дезинсекции в профилактике чумы и оздоровлении сибирских очагов // Проблемы особо опасных инфекций. Вып. 1. С. 60–63.
- Жолдошев С.Т., Васикова С.Г., Тойчуев Р.М., 2011. Перспективы использования геоинформационного обеспечения мониторинга эпизоотической активности природных очагов сибирской язвы и концепция ландшафтной экологии природно-очаговых инфекций // Фундаментальные исследования. № 6. С. 68–73.
- Заболотный Д.К., 1899. Эндемические очаги чумы на земном шаре и причины ее распространения // Русский архив патологии, клинической медицины и бактериологии. С.Пб. Т. 8. Вып. 3. С. 242–250.
- Засева Г.Н., Мальцева М.М., Березовский О.И., ШUTOва М.И., Рысина Т.З., Родионова Р.П., 2004. Риск вторичных отравлений нецелевых видов при использовании дератизационных средств // Дезинфекционное дело. № 3. С. 58–64.
- Иофф И.Г., 1927. Материалы к познанию фауны эктопаразитов Юго-Востока СССР: 4. Блохи сурка и желтого суслика // Вестник микробиологии и эпидемиологии. Саратов: Сарполиграф. Т. 6. Вып. 3. С. 316–327.
- Иофф И.Г., 1941. Вопросы экологии блох в связи с их эпидемиологическим значением. Пятигорск. 116 с.
- Иофф И.Г., Наумов Н.П., Фолитарек С.С., Абрамов Ф.И., 1951. Высокогорный природный очаг чумы в Киргизии // Природно-очаговые трансмиссивные болезни в Казахстане. Алма-Ата. С. 173–324.
- Калабухов Н.И., 1929. Расселение сусликов (*Citellus pygmaeus* Pall.) как причина чумной эпизоотии // Гигиена и эпидемиология. № 2. С. 51–55.
- Калабухов Н.И., 1965. Структура и динамика природных очагов чумы // Журнал гигиены, эпидемиологии, микробиологии и иммунологии. № IX. С. 132–143.
- Каримова Т.Ю., Неронов В.М., 2007. Природные очаги чумы Палеарктики. М.: Наука. 199 с.
- Козакевич В.П., Варшавский С.Н., Лавровский А.А., 1970. Природные очаги чумы в Северной Америке // Проблемы особо опасных инфекций. Вып. 4. С. 63–72.
- Козакевич В.П., Варшавский С.Н., Лавровский А.А., 1972. Природная очаговость чумы в Южной Африке (ЮАР, Лесото, Мозамбик) // Проблемы особо опасных инфекций. Вып. 6 (28). С. 5–16.
- Козакевич В.П., Доморадский И.В., Бахрах Е.Э., 1958. Яды, применяемые для борьбы с хранителями и переносчиками особо опасных инфекций. М.: Медгиз. 156 с.
- Коренберг Э.И., 2010. Природная очаговость инфекций: современные проблемы и перспективы исследований // Зоологический журнал. Т. 89. № 1. С. 5–17.
- Корзун В.М., Балахонов С.В., Денисов А.В., Ярыгина М.Б., Рождественский Е.Н., Абибулаев Д.Э., Шефер В.В., Косилко С.А., Отгонбаяр Д., Байгалмаа М., Оргилбаяр Л., Уржих Ч., Тоголдор Н., Махбал А., Дауренбек Х., Цогбадрах Н., Цэрэнноров Д., Ганболд Х., 2018. Монгольская часть трансграничного Сайлюгемского природного очага чумы в 2017 г. Сообщение 1. Эпизоотическая ситуация // Проблемы особо опасных инфекций. Вып. 1. С. 79–84.
- Корзун В.М., Балахонов С.В., Денисов А.В., Рождественский Е.Н., Токмакова Е.Г., Санаров П.П., Акулова С.С., Косилко С.А., Отгонбаяр Д., Оргилбаяр Л., Батжав Д., Уржих Ч., Тоголдор Н., Махбал А., Цогбадрах Н., Цэрэнноров Д., 2019. Эпизоотическая ситуация в Монгольской части трансграничного Сайлюгемского природного очага чумы в 2018 г. // Проблемы особо опасных инфекций. Вып. 2. С. 79–86.
- Корнеев Г.А. 1986. Неспецифическая резистентность и реактивность популяций большой песчанки в очагах чумы. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Саратов. 44 с.
- Корнеев Г.А., Трыкин В.С., Кукин В.М., Карпов А.А. 1971. О взаимосвязи эпизоотий среди больших песчанок и морфофизиологических особенностей этих грызунов // Материалы VII научной конференции противочумных учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата. С. 211–213.
- Кузнецов А.А. 2005. Совершенствование мониторинга за очагами чумы песчаночьего и крысиного типов на основе анализа эколого-эпизоотологических закономерностей их функционирования. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Саратов. 47 с.
- Кузнецов А.А., Матросов А.Н. 2003. Применение индивидуального мечения блох (*Siphonaptera*) для изучения их разноса хозяевами // Зоологический журнал. Т. 82. Вып. 8. С. 964–971.
- Кузнецов А.А., Матросов А.Н., Поршаков А.М., Слудский А.А., Ковалевская А.А., Топорков В.П. 2018. Принципы картографической дифференциации и эпидемиологического районирования природных очагов чумы для задач оценки и минимизации рисков здоровью населения // Анализ риска здоровью. № 4. С. 96–104.
<https://doi.org/10.21668/health.risk/2018.4.11>
- Кузнецов А.А., Поршаков А.М., Матросов А.Н., Куклев Е.В., Коротков В.Б., Мезенцев В.М., Попов Н.В., Топорков В.П., Топорков А.В., Кутырев В.В., 2012. Перспективы ГИС-паспортизации природных очагов чумы Российской Федерации // Проблемы особо опасных инфекций. Вып. 1 (111). С. 48–53.
- Куклева Л.М., Проценко О.А., Кутырев В.В. 2002. Современные концепции связи между возбудителями чумы и псевдотуберкулеза // Молекулярная генетика, микробиология и вирусология. Вып. 1. С. 3–7.
- Кутырев В.В., Ерошенко Г.А., Попов Н.В., Видяева Н.А., Коннов Н.П. 2009. Молекулярные механизмы взаимодействия возбудителя чумы с беспозвоночными животными // Молекулярная генетика, микробиология и вирусология. № 4. С. 6–13.
- Кучерук В.В. 1964. Борьба с грызунами — носителями болезней. М.: Медицина. 38 с.
- Кучерук В.В. 1972. Структура, типология и районирование природных очагов болезней человека // Ито-

- ги развития учения о природной очаговости болезней человека и дальнейшие задачи. М. С. 180–212.
- Лавровский А.А., Варшавский С.Н., 1970. Некоторые актуальные вопросы природной очаговости чумы // Проблемы особо опасных инфекций. Вып. 1 (11). С. 13–23.
- Лавровский А.А., Попов Н.В., Дробинский О.К., Маштаков В.И., Шевченко В.Л., 1984. Основные принципы долгосрочного прогнозирования эпизоотий в природных очагах трансмиссивных болезней // Электромагнитные поля в биосфере. М.: Наука. Т. 1. С. 184–193.
- Леви М.И., 1960. Взаимоотношения основного хозяина и возбудителя при чуме // Труды Ростовского-н/Д. н.-и. противочумного ин-та. Ростов-на-Дону. Т. XVII. С. 25–34.
- Лисицин А.А., Яковлев М.Г. 1961. Предварительные итоги и перспективы борьбы с грызунами в Волжско-Уральском природном очаге чумы // Природная очаговость болезней и вопросы паразитологии Казахстана и республик Средней Азии. Алма-Ата. Вып. 3. С. 116–125.
- Лисицын А.А., Яковлев М.Г., Мокроусов Н.Я., Радченко А.Г. 1964. Влияние истребления грызунов на эпизоотии чумы в Волго-Уральском междуречье // Материалы юбилейной конференции Уральской противочумной станции. Уральск. С. 281–286.
- Литвин В.Ю., 1997. Механизмы устойчивого сохранения возбудителя чумы в окружающей среде (новые факты и гипотезы) // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. № 4. С. 26–31.
- Литвин В.Ю., 1983. Популяционная экология возбудителей природно-очаговых инфекций: принципы, объекты, задачи // Успехи современной биологии. Т. 96. № 1. С. 151–160.
- Масловец Р.Д., 1965. Формирование фауны грызунов в голоцене в связи с историей природной очаговости чумы на территории северо-восточного Прикаспия. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л. 33 с.
- Матросов А.Н., 2007. Совершенствование эколого-эпизоотологического мониторинга и неспецифической профилактики в природных очагах чумы на территории Российской Федерации. Автореф. дис. ... докт. Биол. наук. Саратов. 47 с.
- Матросов А.Н., Кузнецов А.А., Слудский А.А., Ибрагимов Э.Ш., Абдикаримов С.Т., Мека-Меченко В.Г., Бердибеков А.Т., Никитин А.Я., Корзун В.М., Попов Н.В., 2020. Место дезинсекции и дератизации в системе неспецифической профилактики заболеваний населения в природных очагах чумы на территории стран СНГ // Проблемы особо опасных инфекций. № 3. С. 6–16.
- Мека-Меченко В.Г., 2019. Современное положение с профилактикой чумы в Республике Казахстан // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. Алматы. Вып. 1 (38). С. 23–29.
- Наумов Н.П., Лобачев В.С., 1964. Изучение элементарных очагов чумы и опыт их оздоровления в Приаральских Каракумах // Первая годовичная научно-отчетная конференция. М. С. 134–135.
- Наумов Н.П., Лобачев В.С., Смирин В.М., 1972. Рекомендации по оздоровлению Среднеазиатского равнинного (пустынного) очага чумы. М.: Изд-во Московского университета. 101 с.
- Некипелов Н.В., 1957. Работы по истреблению грызунов в Юго-Восточном Забайкалье // Известия Иркутского противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. Иркутск. С. 235–247.
- Некипелов Н.В., 1959. Значение отдельных видов грызунов в поддержании чумной энзоотии в Монголии // Известия Иркутского противочумного. ин-та Сибири и Дальнего Востока. Т. 22. С. 179–243.
- Некипелов Н.В., 1962. Эпизоотология чумы в Забайкалье и Монголии. Доклад, представленный на соискание ученой степени доктора биологических наук по совокупности опубликованных работ / Акад. мед. наук СССР. Москва: [б. и.], 1962. 42 с.
- Некипелов Н.В., Жовтый И.Ф. 1959. Охрана полезных грызунов от уничтожения при проведении противоэпидемических мероприятий // Охрана природы Сибири. Иркутск. С. 53–56.
- Неронов В.М., Малхазова С.М., Тикунов В.С., 1991. Региональная география чумы. М. Т. 17. 231 с.
- Никитин А.Я., Очиров Ю.Д. 2000. Пути оптимизации полевой дезинсекции в Сибирских очагах чумы на современном этапе // Карантинные и зоонозные инф. в Казахстане. Алматы. Вып. 2. С. 165–167.
- Обеспечение эпидемиологического благополучия в природных очагах чумы на территории стран СНГ и Монголии в современных условиях, 2018. Под ред. А.Ю. Поповой, акад. РАН, В.В. Кутырева. Ижевск: изд-во ООО "Принт". 336 с.
- Олькова Н.В., 1974. Изменчивость инфекционной чувствительности и некоторые механизмы резистентности грызунов и зайцеобразных к чуме. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Саратов. 33 с.
- Павловский Е.Н., 1946. Основы учения о природной очаговости трансмиссивных болезней человека // Журнал общей биологии. Т. 7. № 1. С. 3–33.
- Пейсахис Л.А., 1958. К патогенезу чумы у серых сурков. Сообщение I. О значении сезонной чувствительности сурков в эпизоотологии чумы // Труды Среднеазиатского научно-исследовательского противочумного ин-та. Вып. 4. С. 81–90.
- Подвиг во имя жизни. 125 лет противочумным учреждениям России и стран СНГ, 2022. Под ред. А.Ю. Поповой, В.В. Кутырева. Калининград: РА Полиграфыч. 544 с.
- Попов Н.В. 2002. Дискретность – основная пространственно-временная особенность проявлений чумы в очагах сусликового типа. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та. 192 с.
- Попов Н.В., Удовиков А.И., Кузнецов А.А., Матросов А.Н., Яковлев С.А. и др., 2006. Современные аспекты прогнозирования эпизоотической активности природных очагов чумы России и стран СНГ // Проблемы особо опасных инфекций. Вып. 1 (91). С. 24–27.
- Попов Н.В., Слудский А.А., Завьялов Е.В., Удовиков А.И., Табачишин В.Г., Аникин В.В., Коннов Н.П., 2007. Оценка возможной роли каменки-плясуны (*Oenanthe isabellina*) и других птиц в механизме энзоотии чумы // Поволжский экологический журнал. № 3. С. 215–226.
- Попов Н.В., Слудский А.А., Удовиков А.И., Коннов Н.П., Караваева Т.Б., 2008. Роль биопленок *Yersinia pestis* в механизме энзоотии чумы // Журнал микробиологии. № 4. С. 118–120.
- Пушкарева В.И., 2003. Экспериментальная оценка взаимодействий *Yersinia pestis* EV с почвенными инфузориями и возможности длительного сохранения бактерий в цистах простейших // Журнал микро-

- биологии, эпидемиологии и иммунобиологии. № 4. С. 40–44.
- Ралль Ю.М., 1958. Лекции по эпизоотологии чумы. Ставрополь: Ставропольское книжное изд-во. 244 с.
- Ралль Ю.М., 1960. Грызуны и природные очаги чумы. М.: Медгиз. 224 с.
- Ралль Ю.М., 1965. О моногостальности природных очагов чумы // Эпидемиология и эпизоотология особо опасных инфекций. М.: Медицина. С. 324–342.
- Ростовцев М.Г., Кол Н.А., Калуж Ю.А., Хромых В.В., 2010. Пространственный анализ проявлений чумы в Тувинском природном очаге методами геоинформационного картографирования // Геоинформатика. Вып. 4. С. 66–70.
- Ротшильд Е.В., 1978. Пространственная структура природного очага чумы и методы ее изучения. М.: Изд-во МГУ. 192 с.
- Руденчик Ю.В., Лубкова И.В., Алексеев Е.В., 1989. К методике оценки связи динамики эпизоотий с многолетними колебаниями численности носителей и переносчиков в природном очаге чумы // Природная очаговость, микробиология и профилактика зоонозов. Саратов. С. 48–52.
- Слудский А.А. 1998. Природные очаги чумы полевочье-го типа (структура и функционирование). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Саратов. 43 с.
- Слудский А.А., 2014. Эпизоотология чумы (обзор исследований и гипотез). Ч. 1. Саратов. 313 с. (Деп. в ВИНТИ 11.08.2014, № 231-В 2014). [Электронный ресурс]. Режим доступа: www.microbe.ru/deponir/
- Слудский А.А., Дерлято К.И., Головкин Э.Н., Агеев В.С., 2003. Гиссарский природный очаг чумы. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та. 248 с.
- Солдаткин М.С., Родниковский В.Б., Руденчик Ю.В., 1973. Опыт статистического моделирования эпизоотического процесса при чуме // Зоологический журнал. Т. 52. Вып. 5. С. 751–756.
- Солдаткин И.С., Руденчик Ю.В., Ефимов С.В., 1988. Эпизоотический процесс в природных очагах чумы (обзор данных и ревизия концепции) // Вопросы паразитологии и неспецифической профилактики зоонозов. Саратов. С. 83–134.
- Специфическая профилактика чумы: состояние и перспективы, 2021. Под. ред. А.Ю. Поповой, В.В. Кутырева. Саратов: Амирит. 304 с.
- Сунцов В.В., Сунцова Н.И., 2006. Чума. Происхождение и эволюция эпизоотической системы. М.: Товарищество научных изданий КМК. 247 с.
- Супотницкий М.В., Супотницкая Н.С., 2006. Очерки истории чумы. Т. 1. Чума добактериологического периода. М.: Вузовская книга. 376 с.
- Сурвилло А.В., Корнеев Г.А., 1993. Проблемы неспецифической профилактики в природных очагах чумы на современном этапе // Дезинфекционное дело. Вып. 2–3. С. 29–32.
- Тарасов М.А., 2016. Эколого-эпизоотологический мониторинг в очагах опасных зоонозных инфекционных болезней. Саратов: Изд-во СГУ. 356 с.
- Тинкер И.С., 1940. Эпизоотология чумы на сусликах. Ростов н/Д: Ростведиздат. 100 с.
- Траут И.И., 1931. Об организации борьбы с сусликами в эндемичных по чуме районах // Труды по защите растений. Т. IV. Вып. 1. С. 59–64.
- Тувинский природный очаг чумы: монография, 2019. / под ред. С.В. Балахонova, Д.Б. Вержужского. Иркутск: Изд-во ИГУ. 286 с.
- Фенюк Б.К., 1944. Экологические факторы очаговости и эпизоотологии чумы грызунов. I. Эндемия чумы как экологическая проблема // Вестник микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. Огиз: Саратовское областное изд-во. С. 40–48.
- Фенюк Б.К., 1948. Экологические факторы очаговости и эпизоотологии чумы грызунов. II. Значение второстепенных носителей чумы // Труды научн. конф., посвящ. 25-летию юбилею ин-та “Микроб”. Саратов. С. 37–50.
- Фенюк Б.К., 1968. Перспективы борьбы с чумой в будущем // Грызуны и их эктопаразиты. Саратов. С. 307–313.
- Федоров В.Н., Рогозин И.И., Фенюк Б.К., 1955. Профилактика чумы. М.: Медгиз. 230 с.
- Холин А.В., Шаракшианов М.Б., Вержужский Д.Б., Корзун В.М., Оргилбаяр Л., Ганхуяг Ц., Гандболд Д., Цогбадрах Н., Цэрэнноров Д., Цэрэндулам Б., Эрдэнэдэлэр Г., Пагдадулам Н., Бадамцэцэг М., Бужинлхам Л., Эрдэнэцэцэг Я., Амарсанаа Г., Алтангэрэл Я., Балахонov С.В., 2020. Результаты эпизоотологического обследования приграничной с Россией части Хархир-Тургенского природного очага чумы Монголии в 2019 г. // Проблемы особо опасных инфекций. Вып. 2. С. 129–134.
- Хрущевский В.П., 1974. Биоценологические факторы природной очаговости чумы в Средней Азии и Забайкалье. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Саратов. 52 с.
- Чумакова И.В., 1999. Вопросы популяционной экологии блох в связи с их значением в энзоотии чумы. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ставрополь. 46 с.
- Шарапова Н.Я., Дятлов А.И., Тимкина А.П., Сержанов У., 1958. К изучению эпизоотологии и механизмов очаговости чумы в Каракалпакской части Кызыл-Кумов // Труды Среднеазиатского научно-исследовательского противочумного ин-та. Алма-Ата. Вып. 4. С. 23–42.
- Шарец А.С., Берендяев С.А., Красникова Л.В., Тристан Д.Ф., 1958. Эпизоотологическая эффективность разового истребления сурков // Труды Среднеазиатского научно-исследовательского противочумного института. Алма-Ата. Вып. 4. С. 145–147.
- Шевченко В.Л., 1980. Пространственная диссеминация возбудителя чумы как один из факторов механизма энзоотии // Проблемы изучения механизма энзоотии. Саратов. С. 85–90.
- Шевченко В.Л., Дубянский М.А., 1988. О случаях отравления птиц зерновыми приманками с фосфидом цинка // Экология. № 1. С. 85–87.
- Шилов М.Н., Попов А.В., Варшавский С.Н., Лавровский А.А., Радченко А.Г., Вологин Н.И., 1975. Опыт применения авиационно-приманочного метода борьбы с носителями в природных очагах чумы // Международные и национальные аспекты эпиднадзора при чуме. Иркутск. Ч. II. С. 49–51.
- Эйгелис Ю.К., 1980. Грызуны Восточного Закавказья и проблема оздоровления местных очагов чумы. Саратов: Издательство Саратовского университета. 262 с.
- Achtmann M., Zurth K., Morelli G., Torrea G., Guiole A., Camiel E., 1999. *Yersinia pestis*, the cause of plague, is a

- recently emerged clone of *Yersinia pseudotuberculosis* // Proc Natl Acad Sci USA. V. 96. № 24. P. 14043–14048.
- Bacot A.W., Martin C.Y., 1914. Observations on the mechanism of the transmission of plague by fleas // J. Hygiene. V. 13. Plague Suppl. № 3. P. 423–439.
- Baltazard M., Karimi G., Eftekhari M., Chamsa M., Mollaret H., 1963. La conservation interepizootique de la peste en foyer invetere. Hypotheses de travail // Bull. de la Societe de Pathologie exotique. V. 56. № 6. P. 1230–1241.
- Barnes A.M., Kartman L., 1960. Control of Plague Vectors on Diurnal Rodents in the Sierra Nevada of California by Use of Insecticide Bait-Boxes // J. Hygiene. V. 58. № 3. P. 347–355.
- Deoras P., 1968. Flea control // Pesticides, Annual. P. 102–106.
- Dryden M., Magid-Denenberg T., Bunch S., 2000. Control of fleas on natural infested dog and cats and in private residences with topical spot applications of fipronil or imidacloprid // Veterinary Parasitology. V. 93. № 1. P. 69–75.
- Kennedy J.S., 1953. Insect population balance and chemical control of pest // Chem. and Ind. P. 1329–1332.
- Kutyrev V.V., Eroshenko G.A., Popov N.V., Vidyayeva N.A., Konnov N.P., 2009. Molecular mechanisms of interactions of plague causative agents with invertebrates // Molecular Genetics, Microbiology and Virology. V. 24. № 4. P. 169–176.
- Mahmoudi A., Kryštufek B., Sludsky A., Schmid B.V., de Almeida A.M.D., Lex X., Ramasindrazana B., Bertherat E., Yerzhanov A., Stenseth N., Mostafavi E., 2021. Plague reservoir species throughout the world // Integrative Zoology. № 16. P. 820–833.
<https://doi.org/10.1111/1749-4877.12511>
- Mitshell J.A., 1927. Plague in South Africa: historical summary (up to June 1926) // Publ. South Africa. Inst. Med. Res. V. 3. P. 89–108.
- Mollaret H., 1963. Conservation experimentale de la peste dans le sol // Bull. de la Societe de Pathologie exotique. V. 56. № 6. P. 1168–1182.
- Mollaret H., 1971. Les causes de l. / inveteration de la peste dans ses foyers naturels // Bulletin De La Societe De Pathologie Exotique. V. 64. № 5. P. 713–715.
- Simond P.L., 1898. La propagation de la peste // Ann. Inst. Past. V. 12. P. 625–687.
- Wilschut L.I., Addink E.A., Heesterbeek J.A.P., Heier L., Laudisoit A., Begon V., Davis S., Dubyanskiy V.M., Burdellov L.A., Steven M., de Jong S.M., 2013. Potential corridors and barriers for plague spread in central Asia // International Journal of Health Geographics. V. 10. P. 12–49.
<https://doi.org/10.1186/1476-072X-12-49>
- Wu Lien Teh, Chun J.W.H., Pollitzer R., Wu C.Y., 1936. Plague: a manual for medical and public health workers. Shanghai: Mercury Press. 547 p.

TERIOLOGICAL INVESTIGATIONS IN PLAGUE FOCI IN THE TERRITORY OF RUSSIA AND NEIGHBORING COUNTRIES

A. N. Matrosov^{1, *}, A. A. Sludsky^{1, **}, A. A. Kuznetsov^{1, ***}, K. S. Martsokha^{1, ****}

¹FSSI, "Microbe" Russian Research Anti-Plague Institute of the Rospotrebnadzor, Saratov, 410005 Russia

*e-mail: anmatrosov@mail.ru

**e-mail: rusrapi@microbe.ru

***e-mail: sansanych-50@mail.ru

****e-mail: box4hawx@mail.ru

Information on theriologists' contributions to the development of the theory of natural plague foci is reviewed. Ecological and epizootological monitoring is one of the main aspects for surveying this dangerous infection. Zoologists participating in research on the infectious pathology of zoonoses have allowed for a breakthrough to be achieved in the study of enzootic factors, epizootology, focal paleogenesis and the evolution of parasitic systems, the patterns of the functioning of natural and anthropurgic foci, their biocenotic and spatial structure, the development of methods for evaluating the state of pathogen host and vector populations, host population control and other measures of preventing the human diseases. As a result of long-term research, a new conceptual apparatus and methods of medical mammalogy have been developed, and criteria and protocols of research and prevention activities in zoonoses foci have been defined. New digital and geoinformation technologies, as well as Earth remote sensing are presently being implemented, all this providing epidemiological prosperity of human populations for plague and other natural focal diseases in enzootical territories.

Keywords: theriology, zoonosis, natural and anthropurgic plague foci, epidemiological monitoring, epizootological monitoring, carriers and vectors

УДК 57.024

ИГРЫ ТУРУХАНСКИХ ПИЩУХ (*OCHOTONA TURUCHANENSIS* NAUMOV 1934, OCHOTONIDAE, LAGOMORPHA) В ПРИРОДЕ

© 2023 г. С. В. Попов^а, *, О. Г. Ильченко^б, Н. Г. Борисова^а,
С. Ю. Ленхобоева^а, А. И. Старков^а

^аФГБУН Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН,
ул. Сахьяновой, 6, Улан-Удэ, 670047 Россия

^бМосковский зоопарк, ул. Б. Грузинская, 1, Москва, 123242 Россия

*e-mail: zoosvp79@gmail.com

Поступила в редакцию 18.11.2022 г.

После доработки 16.12.2022 г.

Принята к публикации 20.12.2022 г.

Впервые для представителя семейства пищуховые (Ochotonidae) отряда зайцеобразные (Lagomorpha) в условиях свободного поведения в природе зафиксированы и описаны все три типа игры: локомоторная, манипуляционная и социальная. Наблюдения проводили на отдельном поселении пищух в Иркутском районе Иркутской области. У 7 из 14 наблюдавшихся зверьков, среди которых были молодые и взрослые, самцы и самки, зарегистрировано в общей сложности 15 эпизодов игры, из которых 8 эпизодов были отсняты и подвергнуты поккадровому анализу. Мы считаем, что зафиксированные проявления поведения пищух являются игрой, поскольку они соответствуют критериям игры, данным Бурхардтом. Игра пищух включает в себя элементы (прыжки, вращательные движения, падения на спину), которые легко ассоциируются с кратковременной потерей контроля над своим телом.

Ключевые слова: игра животных, критерии игры, локомоторная игра, игра с предметом, социальная игра, зайцеобразные

DOI: 10.31857/S0044513423040128, **EDN:** TKRXRF

Среди феноменов поведения игра является одним из лидеров по числу дискуссий и альтернативных гипотез, объясняющих ее происхождение и адаптивный смысл (например, Bekoff, Byers, 1998; Spinka et al., 2001; Burghardt, 2005). Являясь приверженцами разных объяснительных схем, авторы соглашаются в том, что имеется острый недостаток фактических данных. Этот недостаток позволяет фальсифицировать положения этих схем, особенно данных о проявлениях игр у диких животных некоторых таксонов в природе (Graham, Burghardt, 2010; Allison et al., 2020). В частности, для зайцеобразных — кроликов и зайцев — известны социальные игры, в том числе игры взрослых животных (Fagen, 1981), и есть указания на манипуляционные игры взрослых кроликов в лабораторной колонии (Burghardt, 2005). Социальные игры молодых даурских пищух (*O. daurica*) описали Проскурина и Смирин (1987), а черногубых пищух (*O. curzoniae*) — Смит с соавторами (Smith et al., 1986). Сведения об индивидуальных играх пищух отсутствуют.

Это побудило нас описать и постараться проанализировать случаи обнаружения игр различ-

ных типов в локальном поселении представителя зайцеобразных — туруханской пищухи на Приморском хребте, в Иркутском р-не Иркутской обл. (52.07 с.ш., 105.16 в.д.).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Туруханская пищуха принадлежит к группе видов пищух “alpina—hyperborea”, где имеет дискутируемый статус самостоятельного вида (Лисовский, 2002; Lisovsky, 2003) или подвида алтайской пищухи (Формозов и др., 1999, 2006; Формозов, 2018). Следуя последней сводке по систематике, включающей семейство Ochotonidae (Handbook of the Mammals ..., 2016), мы рассматриваем туруханскую пищуху как вид *Ochotona turuchanensis* Naumov 1934. Ареал этого таксона охватывает огромные, покрытые тайгой, территории в Восточной Сибири, где пищухи населяют каменистые осыпи и россыпи. Как и другие петрофильные виды, туруханские пищухи много времени проводят в щелях под камнями, где устраивают убежища и хранят запасы — подсушенные растения, лишайники и грибы различных видов. Пищухи активны в светлое время,

в жаркую погоду — утром и вечером. Социальные отношения туруханских пищух можно охарактеризовать как “мягкую моногамию”, при которой самцы связаны постоянно с 1–2 самками, но при этом имеют отдельные убежища, запасы и вынуждены защищать самку от других самцов во время эструса (Борисова и др., 2022).

Мы наблюдали пищух на обширной осыпи в окрестностях поселка Нижний Кочергат Иркутского р-на Иркутской обл. В августе 2020 г., мае — июне и августе — сентябре 2021 г. проведено более 150 часов наблюдений методом “AdLibitum” за фокальным животным (Altmann, 1974) в утренние (с 6 до 10 часов) и вечерние (с 18 до 21 часа) периоды активности с записью всех значимых событий на диктофон и последующей расшифровкой. Наблюдали 14 индивидуально опознаваемых зверьков (6 самцов, 6 самок, 2 молодых), у 7 из них зарегистрировано в общей сложности 15 эпизодов игры, из которых 8 эпизодов были сняты и подвергнуты покадровому анализу (32 кадра/с) для более точного выделения и описания составляющих элементов движений и оценки их временных параметров.

Отловленных зверьков, после обработки ушей лидокаином, метили ушными пластиковыми метками (Dalton Rototag) двух цветов. Впоследствии при наблюдениях и в тексте настоящей статьи отдельных особей обозначали уникальным сочетанием первых букв их цветных меток (КБ — красно-белый; ЗЗ — зелено-зеленый и т.п.).

Следуя определению Бургхардта (Burghardt, 2005), мы выделяем игровое поведение как повторяющиеся, но не стереотипные действия, отличающиеся от повседневной активности и не способствующие текущему выживанию. Такое поведение инициируется спонтанно животным, которое не подвергается дистрессу.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Данные обо всех зафиксированных у туруханских пищух элементах поведения, которые мы рассматриваем как игровые, представлены в табл. 1, видеосъемки 8 эпизодов игры доступны по адресу: <https://cloud.mail.ru/public/ADEx/oupseYMz3>

Основным элементом, присутствовавшим во всех эпизодах индивидуальных игр, было “вскидывание”, когда зверек резко поднимается на вытянутых задних лапах (иногда подпрыгивает), при этом голова закинута назад, а передние лапы вытянуты вперед. Такое движение занимает в среднем 0.54 ± 0.34 с. “Вскидывание” может сопровождаться изгибанием тела вокруг вертикальной оси (рис. 1).

Проведен анализ 30 случаев “вскидывания” 7 пищух. В 6 (№№ 5, 11, 27, 28, 29, 30) случаях это были одиночные акты, встроенные в текущую ак-

тивность, в остальных 24 случаях “вскидывания” происходили сериями по 2–4 акта, иногда разделенными интервалами в несколько секунд. Из 7 проявивших игру пищух были 4 взрослых (двое точно двухгодовалых) самца, 2 взрослые самки (в обоих случаях единичные “вскидывания”), два молодых, недавно перешедших к самостоятельности зверька, один точно самец, другой предположительно самец (один из них позднее наблюдался во взрослом состоянии). В 22 случаях (73.3%) совершавший “вскидывание” зверек имел во рту какой-либо предмет: чаще всего пучок лишайников, но иногда пучок травы или сухую (не съедобную!) палочку. При этом лишь в одном случае (№ 10) пищуха, закончив играть, начала поедать лишайники, с которыми она “вскидывалась”. “Вскидывания” могли чередоваться или заканчиваться обычными резкими прыжками и пробежками. Перед началом “вскидываний” пищухи во всех случаях проявляли ту или иную форму двигательной активности — ни разу “вскидывание” не осуществляла пищуха, сидевшая до этого неподвижно.

Дважды (№№ 25, 26) отмечали другую форму индивидуальной игры: самец КБ несколько раз подпрыгивал, отрываясь от земли всеми четырьмя лапами и изгибаясь в воздухе, затем, ухватив зубами сухую ветку, падал на спину и перекачивался с боку на бок, удерживая ветку. В конце пищуха отбрасывала ветку и резко вскакивала на четыре лапы (рис. 2).

В двух случаях зафиксированы эпизоды социальной игры: взрослая самка ЗЗ и молодой половозрелый самец ЖЖ поочередно бегали друг за другом, в какой-то момент самка спряталась за камень и напрыгнула на пробегающего самца, это повторялось несколько раз со сменой инициатора, после чего зверьки разошлись, причем самка, будучи явно в состоянии возбуждения, запрыгнула на вертикальный ствол сосны и повисла там на несколько секунд, удерживаясь всеми четырьмя лапами. Это был единственный случай проявления подобного поведения. Во второй раз у этой же пары было единичное напрыгивание во время следования. Наблюдавшиеся нами социальные игры не входили в ритуал ухаживания, который мы наблюдали двумя днями раньше, во времени игры совпали с формированием аффилиативной и территориальной связи между двумя игравшими животными. Позднее эта связь стала очевидной.

ОБСУЖДЕНИЕ

Поведение, практически полностью совпадающее со “вскидываниями”, описано Смирным (2018, стр. 182) в подписях к наброскам этограммы поведения рыжеватых пищух в 1981 г. под названием “танец”, там же указано, что такое поведение характерно и для монгольских пищух и что

Таблица 1. Проанализированные случаи игры туруханских пещух

№ эпизода	Индивидуальная метка, дата Животное и дата	Пол, возраст	Форма игры	Длительность, с	Объект во рту	Тип игры	Комментарии
1	БЗ 26.6.21	m sad	Вскидывание	0.9	Пусто	Л	Между 1 и 2 эпизодами
2	БЗ 26.6.21	m sad	Вскидывание	0.8	Лишайник	Л + М	21 с, эпизоды 2–4
3	БЗ 26.6.21	m sad	Вскидывание	0.5	Лишайник	Л + М	следуют один
4	БЗ 26.6.21	m sad	Вскидывание	0.5	Лишайник	Л + М	за другим подряд
5	ГГ 22.9.21	m ad	Вскидывание	1.2	Зелень	Л + М	
6	ЗК 31.5.21	sad	Вскидывание	0.2	Палочка	Л + М	Упал на бок
7	ЗК 31.5.21	sad	Вскидывание	0.7	Палочка	Л + М	Между 7 и 8 – 21.8 с,
8	ЗК 31.5.21	sad	Вскидывание	0.6	Лишайник	Л + М	остальные эпизоды подряд
9	ЗК 31.5.21	sad	Вскидывание	0.8	Лишайник	Л + М	Закручивался
10	ЗК 31.5.21	sad	Вскидывание	0.2	Лишайник	Л + М	После игры съел лишайник
11	ЗК 31.5.21	sad	Вскидывание	1.0	Пусто	Л	Закручивался
12	КБ 26.6.21	m ad	Вскидывание	0.2	Лишайник	Л + М	Упал на спину
13	КБ 26.6.21	m ad	Вскидывание	0.7	Лишайник	Л + М	Закручивался
14	КБ 26.6.21	m ad	Вскидывание	0.1	Пусто	Л	Между 13 и 14 – 1 с,
15	КБ 26.6.21	m ad	Вскидывание	0.2	Пусто	Л	остальные эпизоды подряд
16	ЖЖ 28.6.21	m ad	Вскидывание	0.3	?	Л?	Эпизоды 16, 17 подряд,
17	ЖЖ 28.6.21	m ad	Вскидывание	0.4	?	Л?	между 17 и 18 – 2 с
18	ЖЖ 28.6.21	m ad	Вскидывание	0.8	Лишайник	Л + М	
19	ЖЖ 28.5.21	m ad	Вскидывание	0.5	Лишайник	Л + М	Закручивался
20	ЖЖ 28.5.21	m ad	Вскидывание	0.6	Лишайник	Л + М	Между 19 и 20 – 0.5 с
21	ЖЖ 28.5.21	m ad	Вскидывание	0.9	Лишайник	Л + М	Закручивается, между 20 и 21 – 0.8 с
22	ЖЖ 28.5.21	m ad	Вскидывание	0.6	Лишайник	Л + М	Изогнулся
23	КБ 20.7.21	m ad	Вскидывание	0.5	Пусто	Л	Разворот
24	КБ 20.7.21	m ad	Вскидывание	0.7	Пусто	Л	Разворот
25	КБ 20.7.21	m ad	Валяется на спине	0.5	Ветка	Л + М	Эпизоды 23 и 24 подряд,
26	КБ 20.7.21	m ad	Валяется на спине	0.6	Ветка	Л + М	между 24 и 25 – 0.8 с, между 25 и 26 подряд
27	ОЗ 15.08.20	f ad	Вскидывание	–	Ветка	Л + М	? подбрасывал
28	ЖЖ 04.06.21	m ad	Вскидывание	–	Ветка	Л + М	? подбрасывал
29	БЗ 03.08.21	m ad	Вскидывание	–	?	Л?	
30	ЗЗ 03.08.21	f ad	Вскидывание	–	?	Л?	
31	БЗ 7.08.21	m ad	Вскидывание	–	Лишайник	Л + М	Закручивается
32	БЗ 7.08.21	m ad	Вскидывание	–	Лишайник	Л + М	Закручивается
33	ЖЖ + ЗЗ 05.6.21	m ad + f ad	“Засалы”	–	Пусто	С	Взаимные преследования и напрыгивания из засады
34	ЖЖ + ЗЗ 07.6.21	m ad + f ad	“Напрыгивания”	–	Пусто	С	Напрыгивание во время следования

Примечания. Л – локомоторная игра, Л + М – сочетание локомоторной и манипуляционной игры, Л? – сомнительные случаи сочетания локомоторной и манипуляционной игры (не видно, держит ли зверек что-то во рту), С – социальная игра. Разная заливка – отдельные эпизоды игры. Случаи, для которых не указана длительность (прочерки), не были зафиксированы на видео и, соответственно, не подвергались покадровому анализу. Индивидуальная метка – цвета, в которые метка окрашена.



Рис. 1. Различные фазы “вскидывания”.
Рисунки Татьяны Петровой по результатам покадрового анализа.

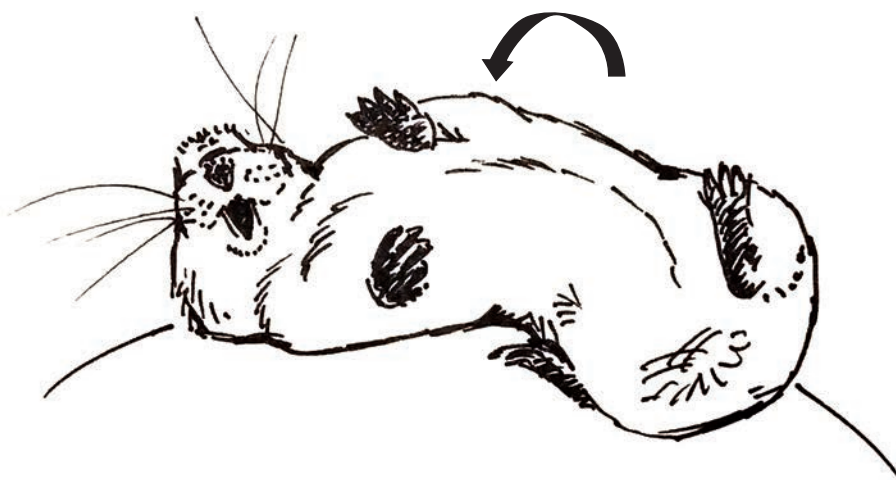


Рис. 2. “Валяется на спине”.
Рисунок Татьяны Петровой по результатам покадрового анализа.

предполагаемая функция “танцев” — стряхивание блох. По устному свидетельству Н.А. Формозова, впервые характерные подпрыгивания пищух наблюдал, назвал “танцами” и выдвинул предположение о функциях такого поведения В.А. Рыльников в 1974 г. По нашему мнению, предположение о “стряхивании блох” во время “танцев” неверно по следующим причинам: а) вскидывания/танцы, которые мы наблюдали, никогда не сопровождалось элементами груминга, характерными при попытках избавиться от насекомых, б) стряхнуть зарывшуюся в шерсть блоху физически очень сложно, в) “стряхивание блох” не объясняет того, что более чем в половине случаев подпрыгивавшие пищухи предварительно брали в рот какой-либо предмет, который после “вскидывания” оставляли.

Мы считаем, что зафиксированные нами проявления поведения пищух являются игрой, поскольку они соответствуют критериям игры, данным Бургхардтом (Burghardt, 2005). Зарегистрированные действия (прежде всего, “вскидывания”) содержат повторяющиеся элементы — энергично выраженную вертикальную стойку с закидыванием назад головы и вытягиванием вверх передних лап, которые делают это поведение легко узнаваемым. В то же время степень выраженности этих элементов — наличие прыжка вверх, степень закидывания головы, набор дополнительных признаков — наличие/отсутствие предмета во рту, “закручивание” во время прыжка, падение на бок в конце “вскидывания”, а также количество элементов в серии сильно меняются от случая к случаю. Таким образом, эти действия “повторяющиеся, но не стереотипные”.

Описанные действия отличаются от повседневной активности, т.к. их можно легко вычлени из поведенческого потока. Кроме того, позы, зафиксированные нами во время игры, отсутствуют в наиболее полной из опубликованных на сегодняшний день этограмме алтайской пищухи (Смирин, 2018).

Наблюдавшееся индивидуальное поведение ни структурно, ни во времени, ни функционально (по последствиям) не обнаруживает связи ни с одним из функциональных (адаптивных) поведенческих комплексов: репродуктивным, кормодобывающим, социальным, комфортным, исследовательским, территориальным, т.е. оно не “способствует текущему выживанию”.

Не обнаружено никаких внешних стимулов, вызывающих “вскидывание” или “перекатывания на спине”, это позволяет считать спонтанное проявление такого поведения.

Сложно достоверно оценить уровень стресса пищух в момент проявления интересующего нас поведения, однако в моменты исполнения “вскидываний” и “перекатываний” для пищух не было никаких внешних угроз, очевидных для наблюда-

теля, а в их поведении отсутствовали такие признаки повышенного стресса, как позы настороженности, крики тревоги, стремление укрыться под камнями. Таким образом, не обнаруживается никаких признаков дистресса.

Все сказанное, за исключением связи с функциональными комплексами, справедливо и для случая наблюдения социальной игры. Отметим, что эти социальные игры практически полностью совпадают с играми, описанными ранее у даурских пищух (Проскурина, Смирин, 1987). Игровые взаимодействия в паре пищух, несомненно, входят в комплекс социального поведения и, более того, возможно играют определенную адаптивную роль в ходе формирования парной связи. Однако если “способствование текущему выживанию” рассматривать в узком смысле каксиюминутную выгоду, то и по этому показателю наблюдавшееся поведение соответствует определению игры.

Игровое поведение обычно подразделяют на три основные категории: одиночная локомоторно-вращательная игра; игра с предметом (манипуляционная); социальная игра (Fagen, 1981). При этом реальная игра может представлять собой комбинацию этих типов. Наблюдения за пищухами свидетельствуют о наличии в их поведении игр всех трех типов: “вскидывания” без предмета во рту — локомоторно-вращательная игра; такие же “вскидывания” с предметом во рту, а также “перекатывания на спине” с веточкой — сочетание манипуляционной и локомоторно-вращательной игры и социальная игра “в прятки-догонялки”.

Обсуждение функциональной роли игры породило большое число альтернативных и взаимодополняющих гипотез, ни одна из которых на сегодняшний день не является ни доказанной, ни общепризнанной (Pellegrini et al., 2007). Полученные нами фрагментарные данные об игре пищух не дают возможности полноценного тестирования какой-либо гипотезы, однако может оказаться полезным соотнесение установленных фактов с положениями некоторых из них.

Согласно одной из распространенных гипотез считается, что игра свойственна преимущественно молодым животным и позволяет им практиковать поведение, имеющее решающее значение для взрослой жизни, в относительно безопасной среде (Byers, Walker, 1995). В нашем случае играли не только молодые, но и взрослые, и даже двухлетние пищухи. Кроме того, эти формы игры сложно соотносить с “поведением, имеющим решающее значение для взрослой жизни”. Таким образом, наблюдавшееся игры пищух не соответствуют предсказаниям “гипотезы ювенильной тренировки”.

Другая гипотеза (Spinka et al., 2001) предполагает, что функциональная роль игры — подготов-

ка организма к действиям в условиях неожиданной потери контроля над своим телом и своим окружением. В нашем случае игры пищух включали в себя элементы (прыжки, вращательные движения, падения на спину), которые легко ассоциируются с кратковременной потерей контроля над своим телом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами данные об играх туруханских пищух фрагментарны и не позволяют проводить количественный анализ. Тем не менее можно сделать ряд заключений на качественном уровне.

Впервые в природе у представителя отряда зайцеобразные зафиксированы все три типа игры (локомоторная, манипуляционная и социальная). Для семейства пищуховые это первое документированное доказательство наличия индивидуальной и манипуляционной игры в их поведенческом репертуаре.

Играют как самцы, так и самки, причем не только молодые, но и взрослые зверьки.

Игра пищух включает в себя элементы (прыжки, вращательные движения, падения на спину), которые легко ассоциируются с кратковременной потерей контроля.

Обнаруженный феномен, несомненно, требует дальнейших исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа проведена в рамках государственного задания ИОЭБ СО РАН (проект FWSM-2021-0001). Авторы выражают глубокую благодарность ректорату Иркутского ГАУ за предоставление возможности проживания в стационаре “Нижний Кочергат” УООХ “Голоустное” во время проведения полевых исследований.

Мы благодарны Н.А. Формозову, сделавшему ценные замечания по тексту статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисова Н.Г., Попов С.В., Ильченко О.Г., Старков А.И., Ленхобоева С.Ю., 2022. Новые данные о пространственно-этологической структуре туруханской пищухи (*Ochotona turuchanensis* Naumov 1934) // Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии (XI Съезд Териологического общества при РАН). Материалы конференции с международным участием, 14–18 марта 2022 г., г. Москва, ИПЭЭ РАН. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 46
- Лисовский А.А., 2002. Систематика пищух (*Ochotona*, Mammalia) группы *alpina-hyperborea*. Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 134 с.
- Проскурина Н.С., Смирин В.М., 1987. Формы внутривидовых взаимодействий даурской пищухи // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. М.: Изд-во Моск. ун-та. Т. 92. № 4. С. 12–21.
- Смирин В.М., 2018. Портреты зверей Северной Евразии. Зайцеобразные: Наука и искусство — экологическому образованию / Концепция и общая ред. А.И. Олексенко, А.В. Зименко. Авт. тома Н.А. Формозов (текст, сост.); А.И. Олексенко, А.В. Зименко (сост.). М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. 324 с. ISBN 978-5-93699-091-5
- Формозов Н.А., 2018. Алтайская пищуха (*Ochotona alpina*) // Смирин В.М. Портреты зверей Северной Евразии. Зайцеобразные: Наука и искусство — экологическому образованию / Концепция и общая ред. А.И. Олексенко, А.В. Зименко; Авт. тома Н.А. Формозов (текст, сост.); А.И. Олексенко, А.В. Зименко (сост.). М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. С. 137–157. ISBN 978-5-93699-091-5
- Формозов Н.А., Лисовский А.А., Баклушинская И.Ю., 1999. Кариологическая диагностика пищух (*Ochotona*, Lagomorpha) плато Путорана // Зоологический журнал. Т. 78. № 5. С. 606–612.
- Формозов Н.А., Григорьева Т.В., Сурин В.Л., 2006. Молекулярная систематика пищух подрода *Pika* (*Ochotona*, Lagomorpha) // Зоологический журнал. Т. 85. № 2. С. 1465–1473.
- Allison M.L., Reed R., Michels E., Boogert N.J., 2020. The drivers and functions of rock juggling in otters // R. Soc. Open Sci. 7: 200141. <https://doi.org/10.1098/rsos.200141>
- Altmann J., 1974. Observational study of behavior: sampling methods // Behaviour. V. 49 (3, 4). P. 227–265.
- Burghardt G.M., 2005. The Genesis of Animal Play: Testing the Limits. Cambridge, Massachusetts: MIT Press. 501 p.
- Bekoff M., Byers J.A., (Eds) 1998. Animal Play: Evolutionary, Comparative and Ecological Perspectives. Cambridge University Press. 292 p.
- Byers J.A., Walker C., 1995. Refining the motor training hypothesis for the evolution of play // The American Naturalist. V. 146. P. 25–40.
- Fagen R., 1981. Animal Play Behavior. New York & Oxford: Oxford University Press. 684 p.
- Graham K.L., Burghardt G.M., 2010. Current perspectives on the biological study of play: signs of progress // The Quarterly Review of Biology. V. 85. № 4. P. 393–418.
- Handbook of the Mammals of the World. V. 6: Lagomorphs and Rodents, 2016. Wilson D.E., Lacher T.E., Mittermeier R.A. (Eds), I. Lynx Edicions. 988 p.
- Lisovsky A.A., 2003. Geographical variation of skull characters in pikas (*Ochotona*, Lagomorpha) of the *alpina-hyperborea* group // Acta Theriologica. V. 48. № 1. P. 11–24.
- Pellegrini A.D., Dupuis D., Smith P.K., 2007. Play in evolution and development // Dev. Rev. V. 27. P. 261–276. <https://doi.org/10.1016/j.dr.2006.09.001>
- Smith A.T., Smith H.J., Wang Xue Gao X.G., Yin Xiangchu X., Liang Junxian J., 1986. Social behaviour of the steppe-dwelling black-lipped pika // National Geographic Research. V. 2 № 1. P. 57–74.
- Spinka M., Newberry R.C., Bekoff M., 2001. Play: training for the unexpected // Quarterly Review of Biology. V. 76. P. 141–168.

THE TURUCHAN PIKA (*OCHOTONA TURUCHANENSIS* NAUMOV 1934, OCHOTONIDAE, LAGOMORPHA) PLAYING IN THE WILD

S. V. Popov^{1, *}, O. G. Ilchenko², N. G. Borisova¹, S. Yu. Lenkhoboeva¹, A. I. Starkov¹

¹*FSBUN Institute of General and Experimental Biology, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, st. Sakhyanova, 6, Ulan-Ude, 670047 Russia*

²*Moscow Zoo, st. B. Gruzinskaya, 1, Moscow, 123242 Russia*

*e-mail: zoosvp79@gmail.com

The adaptive functions and evolution of animal play remain unclear despite the great interest of researchers to these topics. One reason for this is thought to lie the deficiency of data on animal play in the wild, as well as on certain taxa. The latter include lagomorphs, as there is no information at all about the play in pikas (family Ochotonidae). This report describes some cases of play in the local population of the Turuchan pika on the Primorsky Mountain Ridge in the Irkutsky District of the Irkutsk Region (52.07 N, 105.16 E). During two vegetation seasons (May–September 2020–2021), we observed 14 individually marked pikas (6 males, 6 females, 2 subadults) for more than 150 hours by the ad libitum scoring of the focal animal behavior in the morning and in the evening. All behaviors were continuously recorded with a voice recorder. A total of 15 game episodes were registered in seven animals, of which 8 episodes were video recorded (32 frames per second). A subsequent frame-by-frame analysis of the videos allowed us to describe play behaviors more accurately and to evaluate their time parameters. Following Burghardt, we defined play behaviors as repetitive, but non-stereotypic activities that differed from the common activities and failed to contribute to current survival, initiated spontaneously by non-distressed animals. We found one element that was present in all episodes of an individual play, one we termed “jerk-uplifting”. A “jerk-uplifted” animal rose sharply on outstretched hind legs (sometimes jumps), while the head was thrown back, and the front legs were extended forward. Such a movement took an average of 0.54 ± 0.34 seconds. “Jerk-uplifting” could be accompanied by body twisted around the vertical axis. We analyzed 30 cases of “jerk-uplifting” of seven animals. In six cases, it was a single act; in the other 24 cases, “jerk-uplifting” occurred in a series of 2–4 acts, separated by intervals of several seconds. Of the seven playing pikas, four were adult males, two were adult females, and two were young animals. In 22 cases (73.3%), a “jerk-uplifted” animal had some object in its mouth: most often a bunch of lichens, but sometimes a bunch of grass or a dry stick. Only once after playing did the pika begin to eat lichens with which it was “jerk-uplifted”. “Jerk-uplifting” could alternate or end with sudden jumps and runs. Some motor activity preceded “jerk-uplifting” in all cases. Another form of individual play was noted twice: the animal jumped several times, breaking off the ground with all four paws and bending in the air, then, grabbing a dry branch with its teeth, fell on its back and rolled from side to side. Then, the pika dropped the branch and abruptly jumped up on four paws. Two episodes of social play were recorded. Once, an adult female and a young sexually mature male alternately scampered after each other, then the female hid behind a stone and jumped out at a running male. These actions were repeated several times with a change of the initiator, following which the animals parted in different directions. The second time, the same pikas followed each other with one jumping at the partner. Thus, for the first time, all three types of play (locomotor, object and social) were recorded for Lagomorpha in the wild. This was the first documented evidence of playing pikas that involved different sexes and ages. The play in pikas included elements (jumping, spinning, falling on the back) that were associated with a temporary loss of control.

Keywords: animal play, criteria of play, locomotor play, object play, social play, lagomorphs

УДК 569.325.1+591.4+599.325

АРХИТЕКТУРА ВОЛОС ДОНСКОГО ЗАЙЦА (*LEPUS TANAITICUS*, *LEPORIDAE*, *LAGOMORPHA*), ВПЕРВЫЕ НАЙДЕННОГО В ПЛЕЙСТОЦЕНОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ В ЯКУТИИ

© 2023 г. О. Ф. Чернова^а, *, Г. Г. Боескоров^б, **

^аИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, 119071 Россия

^бИнститут геологии алмаза и благородных металлов СО РАН,
Республика Саха (Якутия), Якутск, 677000 Россия

*e-mail: olga.chernova.moscow@gmail.com

**e-mail: gboeskorov@mail.ru

Поступила в редакцию 03.11.2022 г.

После доработки 23.12.2022 г.

Принята к публикации 03.01.2023 г.

С помощью растровой сканирующей микроскопии (РЭМ) мы изучили архитектуру (наружный и внутренний дизайн) волос взрослой особи плейстоценового донского зайца, замороженная мумия которого впервые найдена в Якутии. Показано, что архитектура остевых волос донского зайца, как и у других представителей родов *Lepus* и *Oryctolagus*, уникальна (бороздчатость стержня волоса, своеобразная колонная сердцевина и шевронный орнамент кутикулы), различается в разных областях волосяного покрова и адаптирована к обитанию этого вида в экстремальных условиях Арктики (длинная шерсть, сильное развитие сердцевинных волос и ее гофрированные перегородки, своеобразное волос подошв лап). Выполнен сравнительно-морфологический анализ волос (1) донского зайца и зайца-беляка (голоцен, Чукотка); (2) вымерших и рецентных видов зайцев; (3) зайцев и пищух; (4) зайцев и ряда других видов млекопитающих. Обсуждаются особенности архитектоники волос зайцев и некоторых других млекопитающих в аспектах видовой идентификации и выявления адаптивных черт.

Ключевые слова: Арктика, мумия донского зайца, структура волос, стержень, кутикула, сердцевина, сравнительная морфология, адаптация

DOI: 10.31857/S0044513423040050, **EDN:** UXYGLN

Летом 2021 г. на территории Якутии на р. Огороха (бассейн р. Индигирка) местными жителями во время поиска мамонтового бивня была найдена замороженная мумия зайца (рис. 1А). Замороженный труп зайца характеризуется хорошей сохранностью. При осмотре мумии зайца повреждения на его теле не обнаружены. Поверхность тела примерно на 60% покрыта сохранившейся шерстью, на спине и задней части туловища значительная часть шерсти утрачена. Находка обнаружена при вскрытии многолетнемерзлых отложений на глубине двух-трех метров от дневной поверхности на местонахождении “Огороха”, находящемся на правом берегу одноименной реки, левом притоке р. Бадяриха, Абыйский р-н Якутии (географические координаты: 68°14.02 с.ш., 146°50.84 в.д.) (рис. 1В).

В непосредственной близости от мумии зайца в этих же отложениях ранее были найдены костные остатки типичных млекопитающих мамон-

товой фауны позднего плейстоцена: шерстистого мамонта (*Mammuthus primigenius* Blumenbach 1799), волка (*Canis lupus* Linnaeus 1758), пещерного льва (*Panthera spelaea* Goldfuss 1810), шерстистого носорога (*Coelodonta antiquitatis* Blumenbach 1799) (Boeskorov et al., 2019). Некоторые из этих костных остатков датированы радиоуглеродным методом: кости пещерных львов (30900 ± 390, 30970 ± 380, > 47600, > 49800 лет назад, цит. по: Stanton et al., 2020), череп волка (36500 ± 2000 л. н.) (ETH-122763) (Климовский, Колесов, 2022) и череп соболя (*Martes zibellina* Linnaeus 1758) (>45000 л. н.) (GrA-62462) (Boeskorov et al., 2019). Хорошая сохранность костей с Огорохи и их слабая минерализация могут свидетельствовать о том, что кости относятся ко второй половине позднего плейстоцена, скорее всего к каргинскому времени потепления, 60(65)–24 тыс. лет назад. В этот период лесная растительность распространялась на север и в результате интенсивного оттаивания в летнее

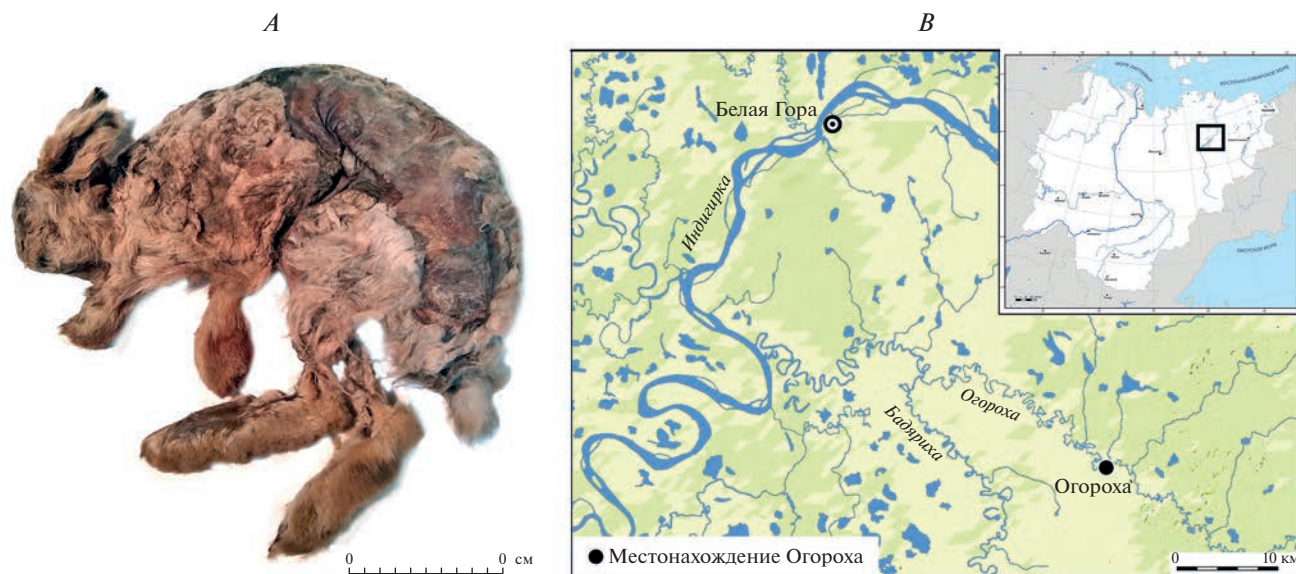


Рис. 1. Замороженная мумия зайца (А) из местонахождения “Огороха” (В).

время образовывалось значительное количество термокарстовых “ловушек”, в которых часто захоранивались трупы животных (Верещагин, 1979). Некоторые датировки пещерных львов и волка прямо указывают на каргинское время. Находки остатков таких лесных видов, как соболя и бурого медведя (*Ursus arctos* Linnaeus 1758), на местонахождении Огороха косвенно свидетельствуют о каргинском времени существования данных видов на этом месте. Очевидно, на местонахождении Огороха в основном развиты отложения каргинского времени, в которых был захоронен и труп зайца.

Предварительные исследования полного митохондриального генома зайца с Огорохи показали, что, с одной стороны, он кластеризуется с митогеномами ископаемых донских зайцев с территории Якутии возрастом от $28\,360 \pm 170$ до $50\,120 \pm 1210$ лет, а с другой стороны, проявляет, как и другие исследованные донские зайцы, филогенетическое родство с зайцем-беляком (Слободова и др., 2022).

Кости донского зайца *Lepus tanaiticus* Gureev 1964 (или *L. timidus tanaiticus* Gureev 1964) описывают как очень крупные, превосходящие по размерам (или соответствующие таковым) кости самых крупных современных экземпляров зайца-беляка. При этом Аверьянов (1995) отмечает, что донской заяц с территории Якутии имеет сравнительно не крупные размеры (судя по костям черепа, нижней челюсти, посткраниального скелета), и выделяет его в качестве самостоятельного подвида *L. tanaiticus vereschagini* Averianov 1995. Тем не менее огорохский заяц имеет крупные размеры тела, длина его тела (642 мм) близка таковой

крупных беляков из арктической зоны (длина тела таймырского беляка (*L. timidus begitschevi* Koljuschew 1936) 575–740 мм, чукотского беляка (*L. timidus tschuktschorum* Nordquist 1883) 610–680 мм, цит. по: Огнев, 1940) и достигает предельных значений для длины тела центральноякутского беляка (480–650 мм, $M = 558$ мм) (Тавровский и др., 1971).

Нижняя челюсть огорохского зайца с высокой зубной частью, что характерно для донского зайца. У третьего премоляра высота его нижней челюсти составляет 16.6 мм, что соответствует пределам изменчивости данного признака у донских зайцев — 16.0–19.8 мм (Гуреев, 1964) и превосходит максимальное значение данного размера у беляка — 16.3 мм (Аверьянов, 1995). Кроме того, огорохский заяц с относительно длинной диастемой, что также характерно для донского зайца и отличает его от беляка.

Таким образом, морфологические особенности огорохского зайца соответствуют диагностическим признакам донского зайца, что подтверждается и генетическими данными. Замороженная мумия донского зайца найдена впервые и представляет несомненный интерес для всестороннего изучения этого вымершего вида (или подвида зайца-беляка).

Поскольку донской заяц таксономически близок зайцу-беляку (*Lepus timidus* Linnaeus 1758) и, возможно, даже является его подвигом *L. timidus tanaiticus*, то в таком случае это вообще один вид (Prost et al., 2010), поэтому мы приводим сведения о волосяном покрове беляка.

Структура волосяного покрова разных участков туловища в зимний и летний сезоны у рецент-

ного беляка достаточно хорошо изучена (Когтева, 1963; Соколов, 1973, табл. 15). На теле беляка выделяют четыре зоны, различающиеся по длине (высоте) волосяного покрова: I — пах с самыми длинными волосами; II — брюхо, здесь волос немного короче; III — бок, лопатка и крестец, волосы на них средней длины; IV — спина с наиболее коротким волосяным покровом. На верхней губе и частично на щеках присутствуют вибриссы длиной от 18 до 90 мм. Число вибрисс на губах составляет от 31 до 48 на каждой стороне морды. От четырех до шести темных вибрисс длиной 16–42 мм расположено в надбровье, от трех до шести — на задней части щек, их длина 12–48 мм. Кроме того, на щеках и губах имеется ряд очень коротких вибрисс (Слудский и др., 1969). Известно, что широкие подошвы лап беляка покрыты многочисленными грубыми волосами, предохраняющими зверька от травм при движении по снегу и болотистой местности.

Волосяной покров беляка неоднороден, в нем различают три категории волос в зависимости от их метрических характеристик (толщина и длина волос) и конфигурации стержня — направляющие (толстые и прямые), остевые двух или четырех (по данным разных авторов) размерных порядков и пуховые волосы (Павлова, 1951; Марвин, 1958; Когтева, 1963; Гайдук, 1978; Соколов, 1973). Возможно, присутствуют промежуточные волосы (Жарков, 1931). Волосы растут группами: около крупных направляющих и остевых волос группируются три-четыре пучка пуховых волос. Каждый пучок содержит примерно 20 пуховых волос.

Архитектура (внешний и внутренний дизайн) остевых волос у близкородственных видов продемонстрирована с помощью растровой электронной микроскопии (РЭМ), в основном с целью идентификации видов (толай (*L. tolai* Pallas 1778), русак (*L. europaeus* Pallas 1778), маньчжурский заяц (*L. mandshuricus* Radde 1861) (Чернова, Целикова, 2004, с. 222–223), кустарниковый заяц (*Lepus saxatilis* F. Cuvier 1823) и южноафриканский кролик (*Pronolagus crassicaudatus* I. Geoffroy 1832), дикий кролик (*Oryctolagus cuniculus* Linnaeus 1758) и домашний кролик новозеландской белой и ангорской пород) (Van den Broeck et al., 2001), что дает возможность проведения сравнительного морфологического анализа.

Волосяной покров и архитектура волос древних зайцев до сих пор были не изучены, за исключением краткого описания волос беляка из голоценовых эскимосских поселений Чукотки (Chernova et al., 2019). Это исследование было выполнено с целью идентификации видов, служивших добычей для эскимосских охотников, о чем свидетельствуют остатки из выгребных ям с хозяйственными отбросами.

Идентификация зайцев не сложна, так как крупные остевые волосы (толщиной до 90 мкм) имеют характерную гантелевидную конфигурацию на трансверсальных срезах стержня, особенно в его широкой и уплощенной срединной части, по вентральной и дорсальной сторонам которой тянутся по одной продольной широкой борозде (борозды и придают поперечнику волоса вид гантели) (Чернова, Целикова, 2004). Такой тип поперечника волоса может быть обозначен как “двояковогнутый” (термин по: Соколов и др., 1988, рис. 95е). Сердцевина развита хорошо и так же своеобразна (“колонная”, термин по: Соколов и др., 1988, рис. 97к), так как несколько продольных рядов сердцевинных воздухоносных полостей, разделенных тонкими перегородками, ориентированы по длине стержня, но отсутствуют в прикорневой зоне и вершине стержня (Chernova et al., 2019, fig. 4). Орнамент кутикулы сильно варьирует по стержню, и в расширенной части стержня он видоспецифичный, поскольку сильно вытянутые вдоль стержня чешуйки формируют так называемый “шеврон, сложный шеврон” и даже “нитевидный” орнамент (Chernova et al., 2019, fig. 4; термины по: Соколов и др., 1988, рис. 97и, 97к). Обнаружено, что крупные волосы на подошвах лап также специфичны, так как отличаются очень глубокими бороздами и полным отсутствием сердцевин (Chernova et al., 2019, fig. 5). Эта особенность придает поперечникам волос подошв конфигурацию, напоминающую корабельный якорь. Вероятно, именно такая структура волосяного покрова подошв лап способствует смыканию отдельных волос в плотную “подушку”, которая, помимо того, что создает возможность передвижения по рыхлому снегу, предохраняет подошвы и их мозоли от механических повреждений о снежный наст, предотвращает скольжение лап по льду, а также способствует перемещению по болотистой местности. Эти волосы полностью покрывают подошвенные мозоли и сильно отрастают в зимнее время (рис. 1А) (Жизнь животных, 1989, рис. 119). Благодаря волосяной подушке и сравнительно большой площади подошв нагрузка на 1 см² их площади у беляка составляет всего 8.5–12.0 г, что позволяет ему легко передвигаться даже по рыхлому снегу, а у русака, лапы которого более узкие и который обитает в областях с невысоким снежным покровом, часто образующим плотный наст, эта нагрузка гораздо больше — 16–18 г. (Для сравнения: этот показатель у лисицы 40–43 г, у волка 90–103 г, а у гончей собаки 90–110 г) (Жизнь животных, 1989, с. 165). Крупные остевые волосы, окаймляющие подошвы лап, вполне сходны с таковыми на туловище (включая присутствие зоны шеврона), но более тонкие остевые волосы имеют сужения и повороты стержня перед зоной его утолщения (гранна) и проксимальным началом борозд (Chernova et al., 2019, fig. 4).

Топографические различия строения волос древних зайцев оставались неизученными.

Палеонтологические образцы волос редки, обычно сильно повреждены и фрагментарны, что затрудняет их измерение, таксономическую идентификацию и определение наружной и внутренней архитектуры волос. Поэтому в нашем исследовании использована растровая электронная микроскопия (РЭМ), которая вкупе с микроскопией в проходящем свете (Brunner, Coman, 1974; Hicks, 1977; Dathe, Schöps, 1986) позволяет анализировать волосы не только рецентных (Meyer et al., 2002), но и древних видов (Clement et al., 1981; Чернова, Перфилова, 2018; см., например, Sidorchuk et al., 1918; Trifonov et al., 2019; Chernova et al., 2020).

Цель нашей работы — изучение архитектуры волос плейстоценового донского зайца и выявление на уровне РЭМ ее топографических и видоспецифических отличий, а также адаптивных черт строения, с применением сравнительно-морфологического анализа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа была выполнена с использованием оборудования Центра коллективного пользования “Инструментальные методы в экологии” при ИПЭЭ РАН.

Для изучения в РЭМ волосы с разных участков тела донского зайца (морда с волосами и вибриссами, ушная раковина, загривок, грудь, брюхо, подошва стопы) очищали в шампуне, промывали в дистиллированной воде, проводили через спирты возрастающей концентрации (от 30 до 100%) и ацетон, высушивали в критической точке на установке Hitachi Critical Point Dryer HCP-1 (Япония). Далее образцы напыляли золотом в вакууме на установке S150A Sputter Coater (Edwards, Великобритания). Препараты изучали в растровых электронных микроскопах Vega TS5130MM (Tescan, Чехия) и JSM 840A (JEOL, Япония), получая электронные изображения орнамента кутикулы на тотальных препаратах и архитектуры волос на трансверсальных и сагиттальных срезах стержня. Электронные изображения редактировали в программе “Adobe Photoshop Element 11” (США), но изменения касались лишь их компоновки, яркости и контраста.

Донской заяц, судя по всему, погиб в холодное время года, так как его волосы не содержат пигментных гранул в сердцевине и диффузного пигмента в корковом слое (см. ниже). Многочисленные пигментные гранулы в виде коротких продольных кластеров мы обнаружили в корковом слое темной вибриссы, а также в сердцевине некоторых самых толстых волос подошв лап.

Мы использовали как абсолютные размеры (рис. 2), так и относительные индексы волос и их микроструктур. Вычисляли следующие индексы:

W/w — толщина середины стержня к толщине основания стержня;

w/h — толщина основания стержня к высоте (вдоль волоса) чешуек кутикулы;

W/H — толщина середины стержня к высоте (вдоль волоса) чешуек кутикулы;

S/SM — площадь поперечника середины стержня к площади сердцевинки на этом же участке волоса;

S/s — площадь поперечника середины стержня к площади ячеи (воздухоносной полости) сердцевинки на этом участке волоса;

W/Wg — толщина волоса к толщине стержня между продольными бороздами;

W/Wr — толщина волоса к толщине краевого валика поперечника стержня;

W/M — толщина волоса к толщине сердцевинки на сагиттальном срезе.

Подсчитывали число воздухоносных ячеек сердцевинки на трансверсальных срезах стержня, а также число рядов сердцевинки на сагиттальных срезах середины стержня.

Под термином “дифференциация волосяного покрова” мы подразумеваем его гетерогенность, т.е. разделение шерсти на несколько ярусов в зависимости от длины волос, а также на вибриссы и волосы нескольких категорий (направляющие, остевые, пуховые) в зависимости от размерных характеристик и конфигурации стержня. В категориях остевых и пуховых волос выделяем размерные порядки (ость I, II, III, IV), различающиеся по толщине стержня. У многих проб промерить длину волос не удалось по причине их фрагментарности. На спине сохранились только пуховые волосы, а остевые не обнаружены. Кольцевидная кутикула отличается тем, что ее чешуйки полностью оборачивают стержень, полукольцевидная кутикула альтернативна ей.

С целью проведения сравнительно-морфологического анализа мы привлекли наши ранее полученные данные по архитектуре волос взрослых особей некоторых других представителей зайцеобразных: зайца-беляка (голоцен, Чукотка), толая (самец, Туркмения), маньчжурского зайца (самец, Монголия), домашнего кролика породы Рекс (*Oryctolagus cuniculus* var. *domestica*) (самец, Московская обл.), алтайской пищухи (*Ochotona alpina* Pallas 1779) (самка, Алтай, Россия), а также некоторых других видов млекопитающих (Soricidae, Ctenodactylidae, Bradypodidae) (Чернова, Целикова, 2004).

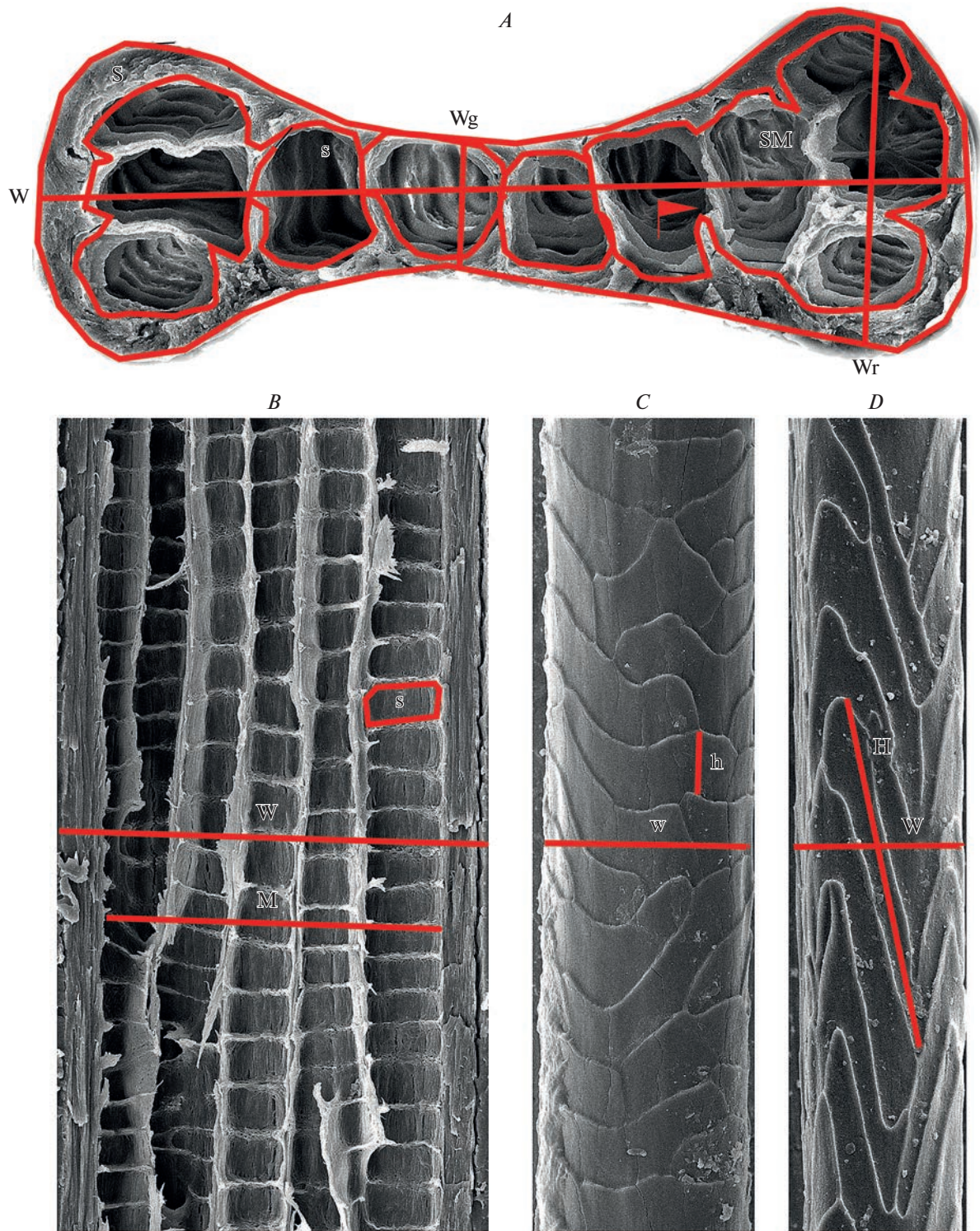


Рис. 2. Схема промеров микроструктур волос *Lepus tanaiticus* на электронных изображениях в РЭМ: *A* – трансверсальный срез; *B* – сагиттальный срез; *C* – тотальный препарат, кутикула основания стержня; *D* – кутикула выше по стержню (*W* – толщина стержня, *Wg* – толщина стержня между продольными бороздками, *Wr* – толщина краевого валика, *S* – площадь среза стержня, *SM* – площадь сердцевины, *s* – площадь ячеек сердцевины, *M* – толщина сердцевины, *w* и *h* – соответственно ширина волоса и высота чешуек кутикулы вдоль стержня в основании стержня, *W* и *H* – ширина волоса и высота чешуек кутикулы в зоне шевронного орнамента (в проксимальном отделе стержня), флажок – толщина складки на внутренней стенке ячеек).

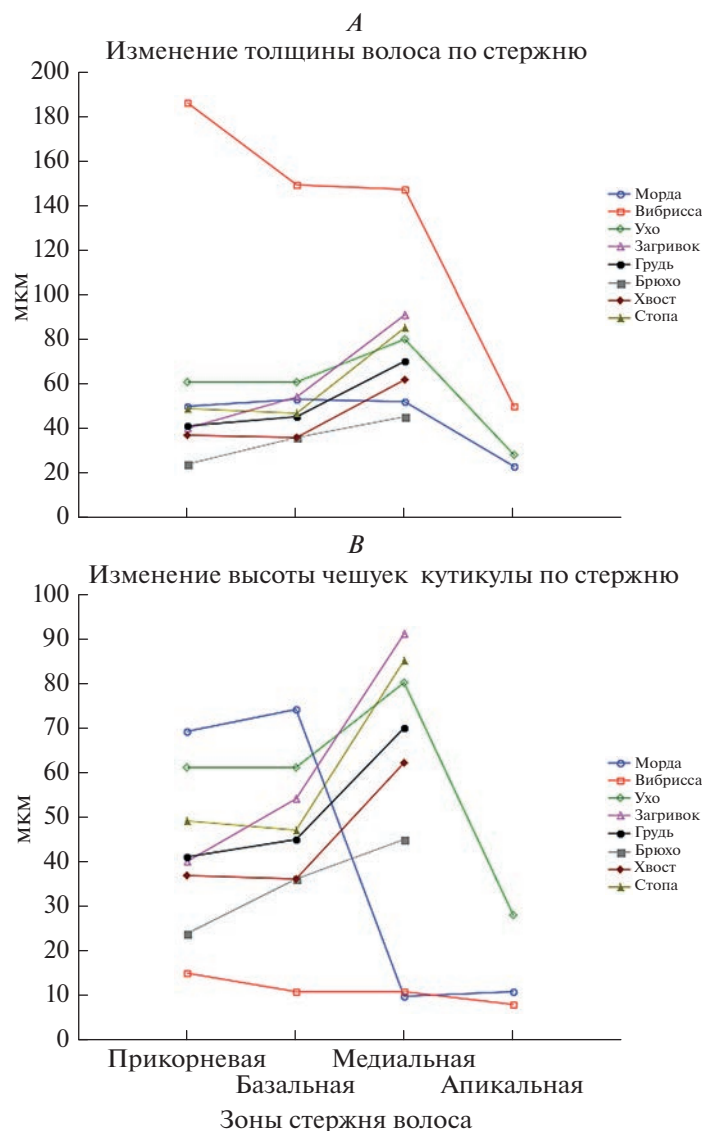


Рис. 3. Вариабельность абсолютной толщины остевого волоса (А) и высоты чешуек кутикулы (В) по стержню у *Lepus tanaiticus*. Исходные данные РЭМ указаны в табл. 4. Данные о параметрах в апикальной части большинства волос отсутствуют из-за их обломанных кончиков.

Полученные данные проанализировали в программах “ATLAS” (Tescan, Чехия) и “ImageJ” (Wayne Rasband, США); морфометрические данные статистически обработали в программе “STATISTICA 10” (США). Совокупность всех относительных индексов позволила с помощью статистических методов визуализировать различия в размерных характеристиках волос из разных участков тела донского зайца в виде пиктографиков последовательного типа — профилей. В профилях относительные значения выбранных переменных соответствуют высотам последовательных пиков сечения, ограниченного снизу базовой линией.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Дифференциация волосяного покрова. Цвет шерсти серовато-коричневый, что обусловлено ее загрязненностью вмещающими отложениями. Пробы шерсти, отмытые от загрязнения, имеют белый цвет, что типично для зимнего окраса зайцев. Кончики ушей у донского зайца черные, как и у зайца-беляка. Шерсть густая и длинная, ее длина на ушах 20–25 мм, дорсальной поверхности шеи 15–22, загривке до 50, груди 33–44, брюхе 60–80, хвосте 40–50 мм. На спине длина подпуши 15–20 мм (ости не сохранились).

Волосяной покров донского зайца сходно дифференцирован на всех изученных участках кожного покрова (кроме подошв лап и морды):

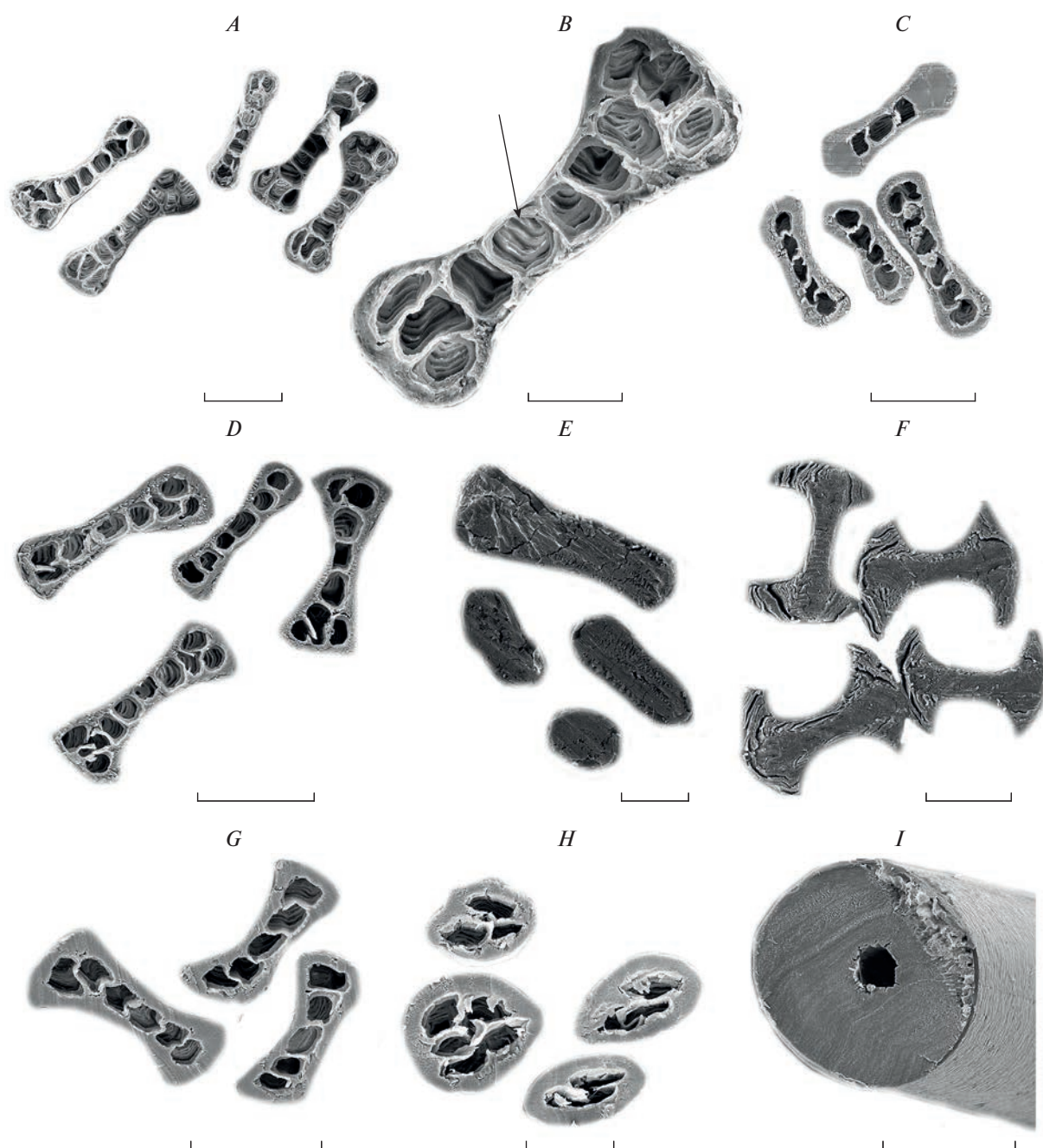


Рис. 4. Трансверсальные срезы остевых волос с разных участков тела донского зайца *Lepus tanaiticus*: *A, B* – загривок, стрелкой указана складчатость внутренних стенок воздухоносных полостей сердцевины; *C* – грудь; *D* – брюхо; *E, F* – подошва стопы; *G* – хвост; *H* – морда; *I* – вибрисса. РЕМ. Масштаб, мкм: *A, C, D, F, G* – 50; *B, E, H* – 20; *I* – 100.

имеются волосы разных категорий и порядков (направляющие, остевые четырех размерных порядков и многочисленные пуховые волосы двух размерных порядков). Толщина направляющих волос в среднем 112.7 ± 2.9 мкм, у остей I, II, III и IV – соответственно 98.4 ± 2.6 ; 76.6 ± 11.7 ; 49.2 ± 6.7 и 28.5 ± 5.5 мкм. Пуховые волосы толщиной 11 и 17 мкм. На морде присутствуют вибриссы,

а на подошвах лап – жесткие волосы двух категорий – тонкие, удлиненные, почти не извитые и короткие толстые (табл. 1, 2, 3).

Конфигурация и архитектура стержня волоса. Волосы морды отличаются равномерно утолщенным цилиндрическим стержнем, медиальная зона не выделяется (табл. 4, рис. 3А). Продольные борозды на стержне отсутствуют. Однорядная

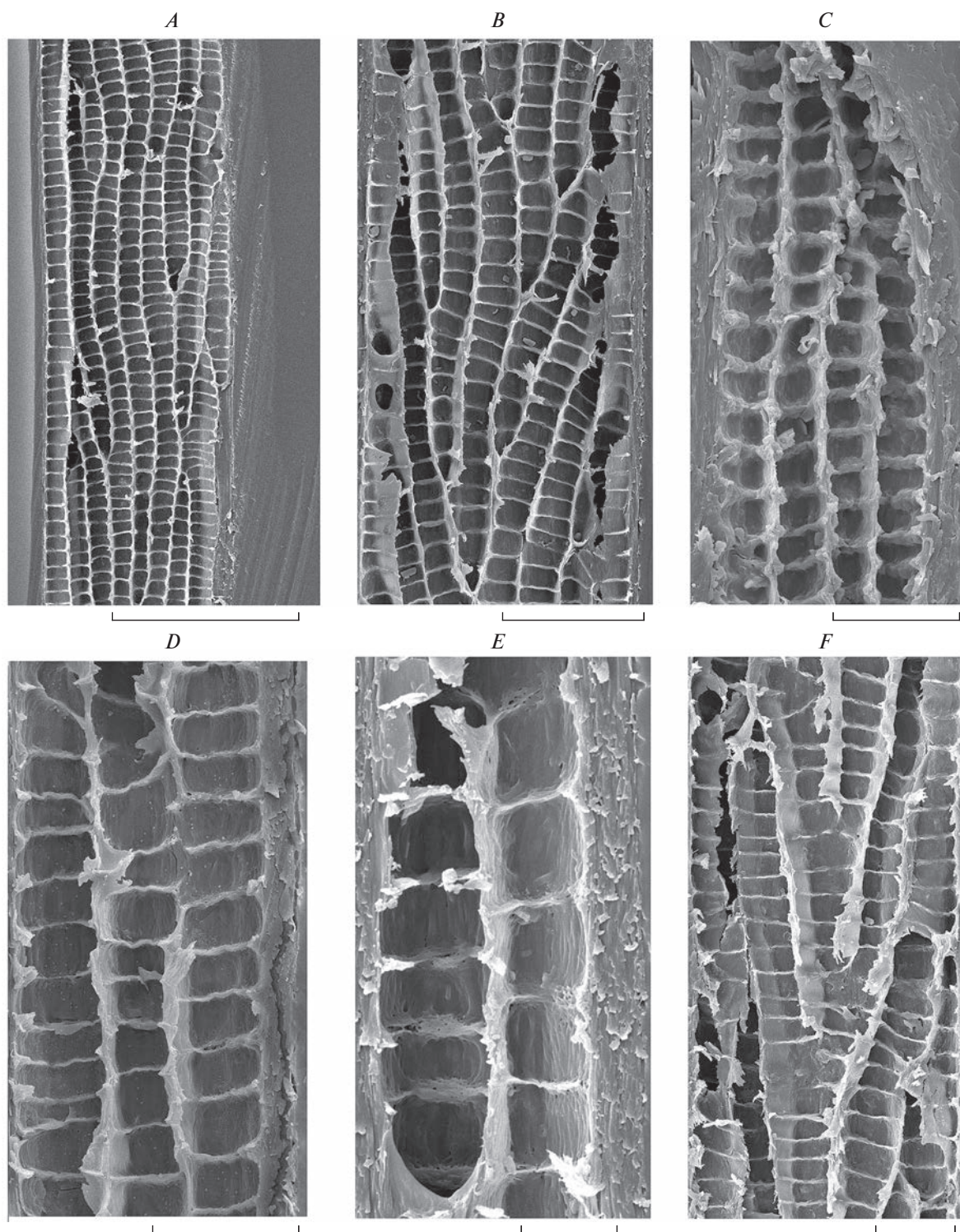


Рис. 5. Сагиттальные срезы срединного участка стержня (A–D, F) и основания стержня (E) остевых волос с разных участков тела *Lepus tanaiticus*: A – загривок; B – грудь; C – морда; D – ухо; E – хвост, основание волоса; F – хвост, середина волоса. РЕМ. Масштаб, мкм: A – 100; B – 50; C, F – 20; E, D – 10.

лестничная сердцевина развита слабо в основании волоса (табл. 2). Выше по стержню она представлена тремя-четырьмя параллельными рядами

из крупных сердцевинных полостей, имеющих форму параллелепипедов и разделенных тонкими перегородками (рис. 4H, 5C). Складки на перего-

Таблица 1. Морфометрия структур остевых волос первого порядка и вибрисс донского зайца (*Lepus tanaiticus*) ($M \pm m$, δ , $n = 5$)* на поперечных срезах стержня, по данным РЭМ

Проба	W, мкм	Wg, мкм	Wг, мкм	S, мкм ²	SM, мкм ²	s, мкм ²	N
Морда (волосы)	71.8 ± 31.4 δ = 44.0	—	—	1894.0 ± 232.3 δ = 329.5	842.1 ± 120.0 δ = 40.5	159.4 ± 26.3 δ = 37.2	4
Вибрисса усов	227.9 ± 6.0 δ = 8.6	—	—	38860.1 ± 232.3 δ = 329.5	2633.1 ± 56.0 δ = 31.5	—	1 (канал)
Ухо (дорсальная сторона)	38.5 ± 3.2 δ = 4.4	—	—	943.3 ± 74.9 δ = 11.8	361.6 ± 160.5 δ = 214.6	146.6 ± 33.7 δ = 43.9	2–4
Загривок	98.4 ± 2.6 δ = 3.0	16.0 ± 2.3 δ = 3.1	35.1 ± 2.7 δ = 3.9	2423.9 ± 2.6 δ = 99.4	1655.3 ± 83.6 δ = 114.6	123.3 ± 9.5 δ = 11.8	11
Грудь	73.9 ± 5.2 δ = 5.2	17.1 ± 2.3 δ = 3.0	26.1 ± 2.4 δ = 3.2	1664.6 ± 131.7 δ = 190.1	824.4 ± 131.7 δ = 190.1	85.4 ± 14.0 δ = 16.2	4–6
Брюхо	77.8 ± 6.4 δ = 7.8	13.1 ± 1.1 δ = 1.1	31.2 ± 3.6 δ = 3.6	1855.7 ± 44.5 δ = 61.5	665.6 ± 135.4 δ = 191.5	111.3 ± 15.7 δ = 23.4	6–9
Хвост	77.9 ± 9.6 δ = 12.7	20.6 ± 1.2 δ = 1.4	31.5 ± 3.3 δ = 13.4	1757.5 ± 376.8 δ = 532.9	1008.6 ± 39.9 δ = 56.4	119.6 ± 22.0 δ = 34.1	5–6
Подощва стопы	91.3 ± 4.0 δ = 4.8	19.8 ± 2.7 δ = 3.3	66.7 ± 3.5 δ = 8.7	3318.5 ± 254.7 δ = 330.9	—	—	—

* $M \pm m$ – Средняя арифметическая с ошибкой средней арифметической, δ – дисперсия, n – число промеров. W – средняя толщина стержня, Wg – толщина стержня в гранне, Wг – толщина краевого валика, S – площадь поперечного среза стержня, SM – площадь поперечного среза сердцевин, s – площадь ячеек сердцевин, N – число ячеек сердцевин.

Таблица 2. Морфометрия структур остевых волос и вибрисс ($M \pm m$, $n = 5$) донского зайца (*Lepus tanaiticus*) на продольных срезах стержня, по данным РЭМ

Проба	W, мкм	M, мкм	s, мкм ²	NL
Морда (волосы)	38.0 ± 2.4 δ = 3.5	12.9 ± 1.4 δ = 3.4	69.9 ± 11.6 δ = 15.9	1
Вибрисса усов	135.5 ± 1.1 δ = 1.5	20.2 ± 0.3 δ = 0.4	—	1 (канал)
Ухо (дорсальная сторона)	46.7 ± 3.8 δ = 4.5	40.5 ± 3.1 δ = 3.8	71.6 ± 12.6 δ = 16.6	4
Загривок	114.5 ± 2.5 δ = 3.6	101.8 ± 2.3 δ = 3.2	72.8 ± 11.6 δ = 14.1	8
Грудь	106.7 ± 2.4 δ = 3.2	98.1 ± 1.2 δ = 1.6	75.0 ± 8.4 δ = 11.5	8
Брюхо	70.8 ± 1.0 δ = 1.4	58.0 ± 1.2 δ = 1.7	74.3 ± 9.2 δ = 12.0	6
Хвост	31.9 ± 0.7 δ = 1.5	21.2 ± 0.6 δ = 0.8	73.2 ± 5.0 δ = 6.0	2
Подощва стопы	61.0 ± 0.5 δ = 0.7	—	—	—

Примечания. Обозначения как в табл. 1, M – толщина сердцевин, NL – число продольных рядов ячеек сердцевин.

родках сердцевин отсутствуют, но имеются неглубокие мелкие ячейки. Кутикула меняется по стержню от шевронной (высотой до 64 мкм) в нижних отделах стержня до обычной полукольцевидной (высотой до 9 мкм) выше середины стержня (табл. 3, рис. 3B).

Конфигурация пигментированного стержня **вибриссы** (vibrissae mystaciales) (длиной 20 мм и толщиной до 230 мкм) резко отличается от таковой у волос с других участков тела. (табл. 1, 2). Вибрисса имеет прямой стержень правильной цилиндрической конфигурации, который утолщен в прикорневой зоне, затем становится более

Таблица 3. Морфометрия чешуек кутикулы остевых волос и вибрисс донского зайца (*Lepus tanaiticus*) ($M \pm m$, мкм, $n = 5$) на тотальных препаратах, по данным РЭМ

Проба	w*	W	h	H	Угол наклона чешуйки относительно поперечной оси волоса, градусы	
					основание стержня	шеvronная зона
Морда (волосы)	49.9 ± 2.0 $\delta = 50.7$	54.1 ± 0.9 $\delta = 1.2$	9.2 ± 0.7 $\delta = 1.0$	64.4 ± 19.5 $\delta = 26.4$	30–40	70
Морда (вибрисса усов)	186.0 ± 0.8 $\delta = 11.1$	146.9 ± 11.5 $\delta = 1.0$	14.2 ± 1.9 $\delta = 6.2$	13.8 ± 1.3 $\delta = 1.6$	30	—
Ухо (дорсальная сторона)	61.9 ± 1.0 $\delta = 1.2$	40.4 ± 0.2 $\delta = 0.3$	12.3 ± 1.5 $\delta = 3.2$	35.9 ± 3.5 $\delta = 5.2$	30	70
Загривок	$57.0 \pm 0.3^{**}$ $\delta = 0.4$	68.2 ± 21.7 $\delta = 30.7$	11.3 ± 2.4 $\delta = 2.2$	36.9 ± 0.6 $\delta = 0.7$	30–40	70
Грудь	43.9 ± 1.7 $\delta = 1.7$	45.6 ± 0.4 $\delta = 0.6$	11.7 ± 1.4 $\delta = 2.0$	66.4 ± 11.0 $\delta = 13.4$	65–70	60
Брюхо	27.8 ± 2.5 $\delta = 3.3$	38.1 ± 3.9 $\delta = 4.7$	12.1 ± 1.0 $\delta = 1.4$	54.2 ± 5.0 $\delta = 60.7$	90	70
Хвост	38.9 ± 0.7 $\delta = 0.9$	40.2 ± 1.3 $\delta = 1.8$	13.3 ± 1.7 $\delta = 1.9$	38.1 ± 3.9 $\delta = 4.7$	30	—
Подошва стопы	40.0 ± 0.6 $\delta = 0.9$	82.9 ± 11.0 $\delta = 14.6$	16.5 ± 3.9 $\delta = 6.0$	15.3 ± 1.7 $\delta = 2.3$	20–30	—

* w и h — соответственно ширина волоса и высота вдоль стержня чешуек кутикулы в основании стержня, W и H — то же в зоне шевронного орнамента.

Таблица 4. Вариабельность толщины стержня и высоты чешуйки кутикулы (W/H) по стержню волос из топографически разных участков тела донского зайца (*Lepus tanaiticus*) (мкм, максимальные значения), по данным РЭМ

Участок стержня	Проба, W/H*							
	морда	вибрисса	ухо	загривок	грудь	брюхо	хвост	стопа
Прикорневой	50/69	186/15	61/12	40/21	41/46	24/10	37/14	49/19
Базальный	53/74	149/11	61/11	54/36	45/54	36/11	36/11	47/16
Медиальный	52/10	147/11	80/11	91/36	70/9	45/38	62/38	85/8
Апикальный	23/11	50/8	28/9	Обломан, данные отсутствуют				

* W — толщина волоса, H — высота кутикулы в месте измерения толщины стержня.

тонким на участке от основания до середины стержня, а выше постепенно истончается к вершине (рис. 3A). Сердцевина представлена узким щелевидным полым (без перегородок и ячеей) тяжом, тянущимся по центру стержня (табл. 1, 2, рис. 4I). Кутикула обычная ленточная уплощенная кольцевидная или полукольцевидная (табл. 3), почти не меняется по стержню, но в верхней половине волоса она изломанная, что предполагает механическое воздействие на стержень вибриссы. Наиболее крупные чешуйки располагаются в прикорневой зоне (рис. 3B).

На **ушной раковине** (дорсальная поверхность) у остей I имеется гранна — заметное утолщение

стержня, а прикорневой отдел немного толще, чем базальный отдел стержня (табл. 4, рис. 3A). Стержень слегка деформированный цилиндрический, без борозд, схож с таковым у волос морды. Сердцевина хорошо развита (табл. 1, 2), но отсутствует в основании и на вершине стержня. Она состоит из двух—четырех не переплетающихся между собой продольных рядов крупных ячеей, вытянутых поперек стержня, имеющих форму параллелепипеда с немного закругленными углами. Ячей разделены тонкими, слегка волнистыми перегородками (рис. 5D). Кутикула основания ости полукольцевидная, состоит из крупных чешуек со слабо волнистым апикальным краем. Наибо-

лее крупные чешуйки располагаются в основании стержня, в его верхней трети они сильно вытягиваются (высотой до 36 мкм) под углом 70° к поперечной оси стержня (табл. 3, рис. 3B), образуя несложный шевронный орнамент. В верхних отделах стержня шевронный орнамент отсутствует, а высота чешуек не превышает 11 мкм.

Волосы туловища и хвоста. Волосы на вентральной стороне туловища (грудь, брюхо) тоньше таковых на дорсальной стороне (по сравнению с волосами загривка) (табл. 4, рис. 3A). Конфигурация стержня своеобразная, напоминает гантель, так как по дорсальной и вентральной сторонам стержня тянутся по одной довольно глубокой и широкой борозде, а боковые стороны преобразованы в высокие гребни (валики на поперечных срезах), с разной степенью развития у волос из разных участков туловища и хвоста (табл. 1, рис. 4A, 4D, 4G). Сердцевина очень хорошо развита, занимает до 90% стержня (табл. 1, 2, рис. 3A–3D, 3G; 5A, 5B, 5E, 5G). Она состоит из 2–11 продольных рядов крупных, правильно организованных сердцевинных клеток, имеющих форму параллелепипеда. На трансверсальных срезах сердцевины хорошо заметна неоднородность внутренних стенок-перегородок между воздушными полостями — присутствие уплощенных складок, наподобие гофры (рис. 2, флажок). Толщина таких складок составляет 1.6–1.7 мкм. В некоторых волосах сердцевинные тяжи переплетаются (рис. 5A, 5B, 5G). Орнамент кутикулы отличается разнообразием в разных участках стержня. Он неодинаков не только вдоль волоса, но и на разных его сторонах. Кутикула обычная лентовидная на вентральной стороне и в борозде, но своеобразна на латеральных и дорсальной сторонах волоса. В основании стержня, которое еще не имеет бороздок, кутикула полукольцевидная, крупная и невысокая (11–13 мкм), с крупно-волнистым апикальным краем, иногда со вставочными чешуйками (табл. 3, рис. 6A–6C). Такие чешуйки располагаются под углом 30° к поперечной оси стержня. Выше по стержню чешуйки начинают постепенно вытягиваться под углом 70° , формируя шевронный орнамент (рис. 6). Выше такого шевронного участка кутикула вновь приобретает обычное строение.

Волосы подошвы стопы постепенно утолщаются от прикорневой зоны до середины стержня. Стержень слегка деформированный цилиндрический, без борозд (рис. 3A). Эти волосы имеют характерную форму серпа и значительно утолщаются (91.3 ± 4.0 мкм) в его верхней дугообразно изогнутой части, в то время как длинное и волнистое основание не толще 23 мкм. Конфигурация стержня своеобразна и в поперечнике напоминает таковую у якоря за счет глубоких борозд с дорсальной и вентральной сторон и заостренных гребней (“крючков” на поперечном срезе), тянущихся по

бокам этих борозд (рис. 4E, 4F; 6). Сердцевина отсутствует, лишь в некоторых толстых волосах имеются островки пигментированных сердцевинных клеток (рис. 7, стрелка). Утолщение стержня волос происходит также благодаря модификации кутикулы, расположенной с дорсальной стороны крючковидной изогнутой части стержня (рис. 6D). Здесь кутикула образует краевую многослойную зубчатую рыхлую структуру с чешуйками, сильно отходящими от стержня волоса (рис. 7). В месте отхождения кутикулы от стержня образуются своеобразные довольно глубокие карманы. Кутикула отличается толстым и сильно зашлифованным краем (рис. 6D, стрелка), особенно сильно выраженным выше основания волоса на вершине крючkovатого изгиба утолщенного стержня. Это предполагает постоянное механическое трение этой стороной волоса, а также увеличение прочности сцепления волос в щетке и с субстратом. Здесь толщина заполированного и немного отогнутого наружу от стержня края чешуек составляет 4.0 ± 0.2 мкм. Орнамент кутикулы полукольцевидный, поперек стержня укладывается 1.5 чешуйки. Чешуйки крупные и высокие, расположены под небольшим углом к поперечной оси стержня (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Созданные нами на базе относительных математических индексов (табл. 5) пиктографики в виде профилей дают визуальное представление о топографической неоднородности волосяного покрова донского зайца (рис. 8). Можно отметить, что волосы всех изученных областей тела зайца своеобразны, но особенно выделяются вибриссы, волосы морды и ушной раковины, а также волосы подошвы стопы. А наиболее сходны между собой волосы вентральной поверхности туловища (грудь, брюхо) и хвоста, которые отличаются от волос загривка. Разберемся, какие же структуры волос ответственны за такие различия.

Длина волос. Сравнение длины волос у донского зайца и беляка в зимней шерсти на соответствующих участках, а именно на загривке и брюхе, показывает, что у донского зайца шерсть гораздо длиннее, чем у беляка. Так, у первого вида до 50 мм на загривке и 60–80 мм на брюхе (наши данные), а у второго вида — 43.8 ± 0.22 мм на загривке и 49.5 ± 0.22 мм на брюхе (Когтева, 1963; Соколов, 1973). Значительная длина волос у донского зайца подтверждает, что мы имеем дело с его зимней шерстью, которая, вероятно, была гораздо длиннее, чем у беляка. У обоих сравниваемых видов шерсть на вентральной поверхности тела длиннее, чем на дорсальной.

Толщина волос. Наиболее утолщены стержни вибриссы из группы усов. Волосы дорсальной стороны тела и подошв лап толще волос вен-

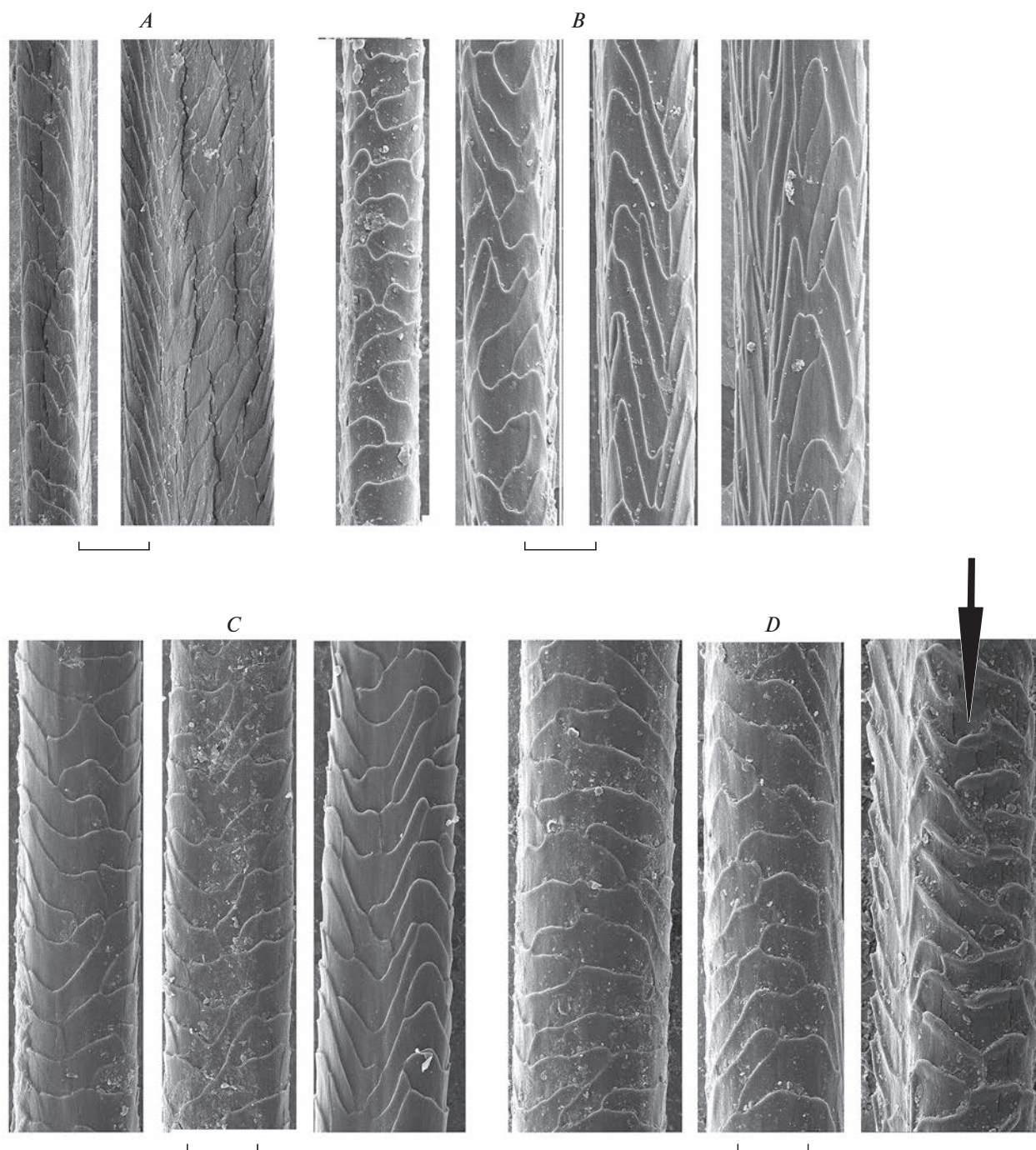


Рис. 6. Орнамент кутикулы остевых волос от основания до середины стержня (слева направо) с разных участков тела *Lepus tanaiticus*: *A* – загривок; *B* – брюхо; *C* – хвост; *D* – подошва стопы, отогнутый и утолщенный отполированный край чешуек кутикулы указан стрелкой. РЭМ. Масштаб 20 мкм.

тральной стороны тела, морды, ушей и хвоста (табл. 1, 2). Толщина волоса вероятно, коррелирует с длиной волосяного покрова, т.е. самые короткие волосы растут на спине (Когтева, 1963) но, по нашим данным, обладают самыми толстыми стержнями. Сравнение толщины остевых волос на соответствующих участках тела (загривок и

брюхо) у донского зайца с таковыми у беляка в зимней шерсти показывает, что у первого эти волосы (соответственно толщиной 114.5 ± 2.5 и 70.8 ± 1.0 мкм) (наши данные), а у второго – 96.4 ± 0.1 ; 102 мкм и 77.0 ± 0.28 и 70.8 ± 1.0 мкм (Когтева, 1963; Соколов, 1973). Следовательно, у донского зайца хорошо защищена волосяным по-

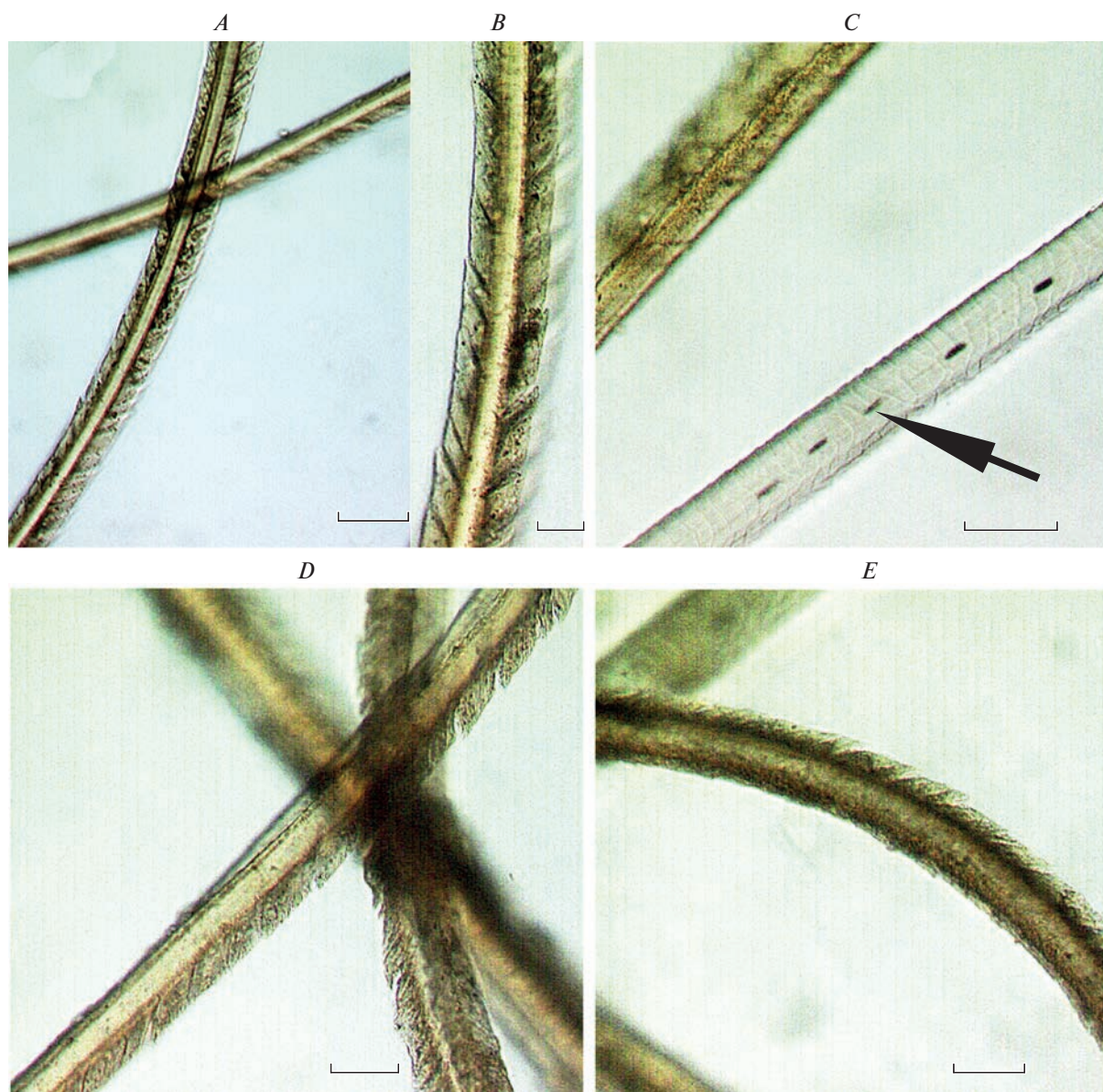


Рис. 7. Внешний вид специализированных волос (A, B, D, E) и обычного остевого волоса с фрагментарной сердцевинной (C, указан стрелкой) плантарной кожи *Lepus tanaiticus*. Микрофото. Масштаб 20 мкм.

кровом дорсальная сторона тела и подошвы лап, что связано с наземным образом жизни, а ости в зимней шерсти на загривке толще, чем у беляка.

Конфигурация волос. Сравнение полученных данных с описанием волос субфосильного чукотского беляка (Chernova et al., 2019) показывает большое сходство с волосами донского зайца. Прежде всего это гантелевидная конфигурация поперечника стержня, наличие продольных борозд (рис. 9A, 9B) на дорсальной и вентральной сторонах стержня, сильно развитая колонная сердцевина и присутствие зоны шевронного орнамента кутикулы на участке выше основания стержня. Однако мы не обнаружили у донского

зайца продольных поворотов стержня как у волос беляка. Это можно объяснить тем, что у беляка были изучены волосы из неизвестного участка тела.

Гантелевидный поперечник волоса характерен и для других видов зайцев, например, маньчжурского зайца (рис. 9D), домашнего кролика (рис. 9E) и, в меньшей степени, толая (рис. 9C). То же известно и для других видов зайцев, домашнего и дикого кроликов (Wolfe, Long, 1997; Van den Broeck et al., 2001). Своеобразие конфигурации стержня и архитектура сердцевины пищух (смотри ниже), вероятно, отражает значительную филогенетическую дистанцию между семействами

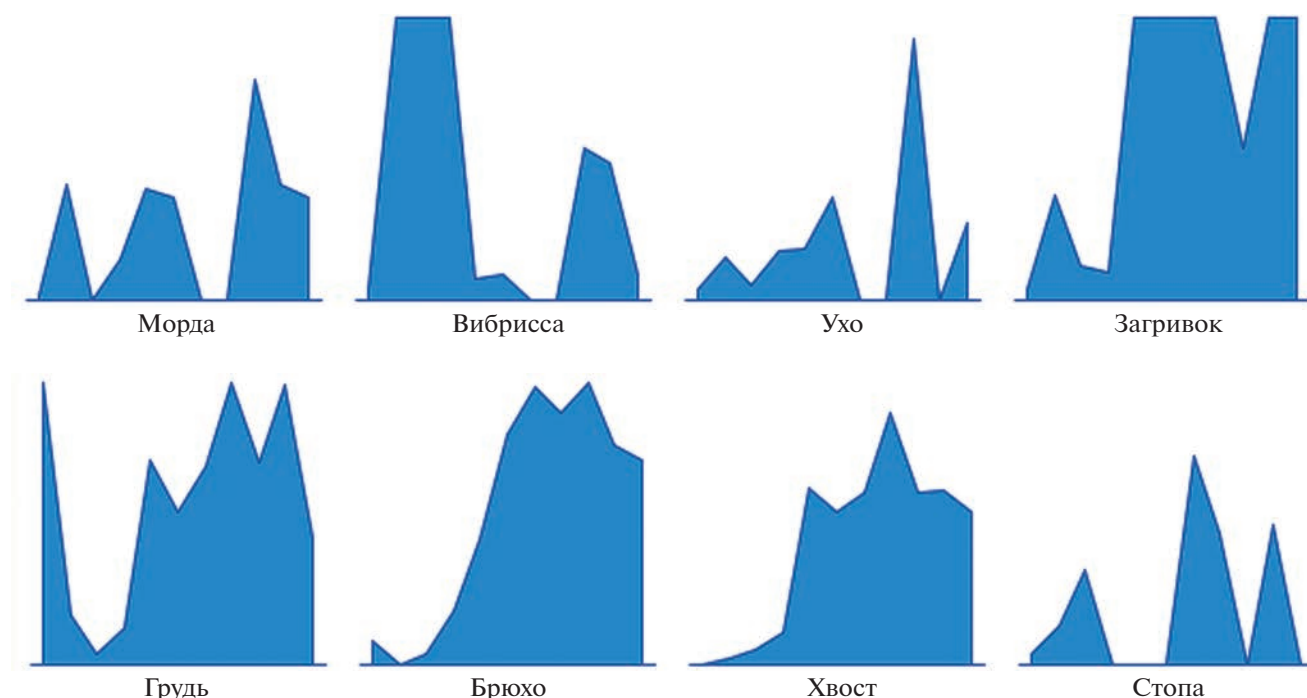


Рис. 8. Визуализация метрических данных для остевых волос *Lepus tanaiticus*. Пиктограммы в виде профилей. Слева направо в каждом профиле: W/w , w/h , W/H , S/SM , S/c , N , W/Wg , W/Wr , S/SM , S/s , NL . w — толщина волоса в основании стержня, W — толщина волоса выше основания стержня, Wg — толщина стержня в борозде, Wr — толщина стержня в краевом валике, h — высота (вдоль стержня) чешуек кутикулы в основании стержня, H — высота чешуек кутикулы в зоне шевронного орнамента выше основания стержня, S — площадь среза стержня, SM — площадь сердцевинки, s — площадь ячеек сердцевинки, N — число ячеек сердцевинки, NL — число продольных рядов ячеек сердцевинки. Составлено по данным РЭМ (см. табл. 2S).

Ochotonidae Thomas 1897 и Leporidae Fischer 1817, а также несходство их биологии (Nowak, 1999).

Бороздчатость стержня волос. Продольная бороздчатость волос и игл, растущих в коже туловища, широко распространена и в разной степени выражена у млекопитающих (Chernova, Kuznetsov, 2001; Чернова, Целикова, 2004; Chernova, Zharebtsova, 2021). У изученных нами зайцеобразных бороздчатость стержня наиболее развита у пищух, поскольку у них борозды проходят не только по дорсальной и вентральной, но также на боковых сторонах стержня (рис. 9F). В этом случае конфигурация стержня уникальна, поскольку у других млекопитающих в такой крайней степени она не встречается. С одной стороны, бороздчатость волос увеличивает объем воздушной прослойки в волосяном покрове за счет заполнения инертным воздухом не только сердцевинных полостей, но и бороздок стержней волос, что в наибольшей степени выражено у пищухи, обитающей в наиболее суровых высокогорных условиях. Тесному смыканию волос препятствуют боковые гребни стержней, благодаря которым шерсть распушается, что также увеличивает воздушную прослойку. Косвенно этот вывод подтверждает отсутствие бо-

роздчатости у вибрисс, а также у волос морды и ушей (табл. 1).

Можно отметить специфическую бороздчатость волос землеройковых (Soricidae), благодаря которой их волосы имеют Н-образную конфигурацию в основном за счет глубоких узких бороздок на латеральных сторонах стержня волоса (рис. 8J) (Keller, 1978; Соколов, Чернова, 1998; Чернова, Целикова, 2004, с. 179, 180, 183, 197). Степень изрезанности профиля волос связана со степенью гидробионтности землероек (Hutterer, Hürter, 1981).

Примером крайней специализации служит волос ленивцев (Bradypodidae) (Wujek, Cosizza, 1986; Чернова, 2002; Чернова, Целикова, 2004, с. 214–216). На всех сторонах стержня имеются продольные упорядоченно расположенные борозды (всего девять-одиннадцать штук), снабженные “карманами”, которые способствуют прикреплению водорослей и других обитателей шерсти ленивцев (рис. 9J).

Архитектура сердцевинки. По нашим данным, архитектура сердцевинки в целом сходна у волос зайцев и кроликов. Она уникальная (колонная) и не встречается у других млекопитающих. Такая сердцевина, безусловно, повышает теплозащитные

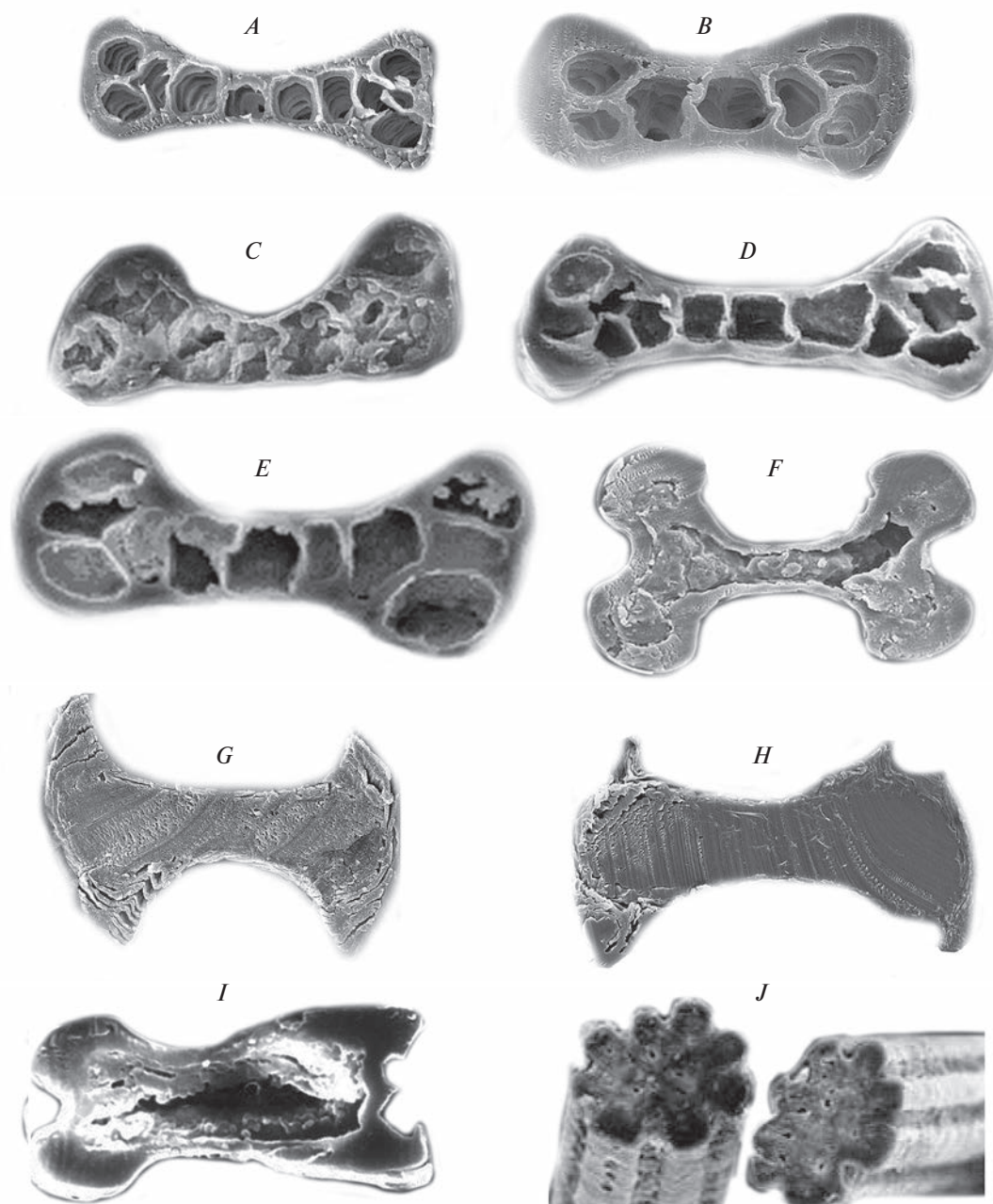


Рис. 9. Трансверсальные срезы остевых волос загривка (A–F, I, J) и подошв лап (G, H) у взрослых особей некоторых видов млекопитающих. Lagomorpha: A, G – *Lepus tanaiticus*; B, H – *L. timidus*; C – *L. tolai*; D – *L. mandshuricus*; E – *Oryctolagus cuniculus* var. *domestica* (порода Рекс); F – *Ochotona alpina*. Soricidae: I – *Sorex raddei*. Bradypodidae: J – *Choloepus didactylus*. РЭМ. Изображения не масштабированы.

свойства волоса, так как компактная упаковка (правильные вертикальные, иногда переплетающиеся ряды из разделенных тонкими перегородками полостей-параллелепипедов) способствует запасанию значительного объема воздуха (табл. 1, 2). Так, у донского зайца на медиальном участке острого волоса загривка длиной 3 см запасенный воздух занимает площадь в 2 мм² (судя по сагитальному срезу) (табл. 1, рис. 4А). Сравнение во-

лос из разных участков тела донского зайца показывает, что сердцевина на дорсальной стороне тела развита в большей степени, чем на вентральной стороне, на морде, ушах и хвосте (табл. 1, 2). Понятно, что спина наиболее подвержена воздействию окружающей среды (холод, ветер, влажность, снег, дождь), и теплозащиту обеспечивает хорошо развитая сердцевина относительно коротких и толстых волос. Вентральная сторона тела

Таблица 5. Относительные индексы структур* остевых волос первого порядка донского зайца *Lepus tanaticus*, использованные для создания пиктографиков (рис. 8), по данным РЭМ

Проба	Плоскость срезов и индексы										
	сагиттальные срезы и тотальный препарат						трансверсальные срезы				
	W/w	w/h	W/H	S/SM	S/s	N	W/Wg	W/Wr	S/SM	S/s	NL
Морда	1.10	5.5	0.8	2.2	5.3	4	—	—	2.2	11.9	4
Вибрисса усов	1.5	10.1	14.7	14.8	1	1	—	—	1.5	12.9	1
Ухо	1.5	3.5	1.1	2.6	2.5	4	—	—	2.6	6.4	3
Загривок	1.6	5.2	2.5	1.5	13.4	11	6.1	2.8	1.5	19.7	11
Грудь	2	3.7	1.4	2	9.7	6	4.3	2.8	2	19.6	5
Брюхо	2.6	2.3	1.4	2.8	5.9	9	6	2.5	2.8	16.7	8
Хвост	0.7	2.5	1.6	1.7	8.4	6	3.7	2.5	1.7	14.6	6
Подолва стопы	1.5	3.4	5.5	—	—	—	4.5	1.3	—	13	—

* Примечания. Схема промеров представлена на рис. 2, абсолютные размеры — в табл. 1, 2, 3. w — толщина волоса в основании стержня, W — толщина волоса выше основания стержня, Wg — толщина стержня в борозде, Wr — толщина стержня в краевом валике, h — высота (вдоль стержня) чешуек кутикулы в основании стержня, H — высота чешуек кутикулы в зоне шевронного орнамента выше основания стержня, S — площадь поперечного среза стержня, SM — площадь поперечного среза сердцевинки, s — площадь ячеек сердцевинки на поперечном срезе, N — число ячеек сердцевинки на поперечном срезе, NL — число продольных рядов ячеек сердцевинки на продольном срезе, прочерк — структура отсутствует.

зайца также нуждается в теплозащите, поскольку заяц много времени проводит на лежках. Вероятно, такая защита обеспечивается в основном хотя и тонкими, со слабо развитой сердцевинкой, но длинными волосами.

Несмотря на общее сходство волос у зайцев, все же имеются более тонкие различия в архитектуре сердцевинки. Например, у плейстоценового донского зайца и голоценового беляка пигментные гранулы в сердцевинке отсутствуют, при этом эти гранулы многочисленны у толая, кролика и пищухи, шерсть которых имеет окрас (рис. 9С). Отсутствие пигментных гранул у изученных нами древних зайцев подтверждает, что мы имеем дело с особями в зимней шерсти, которая, однако, абсорбировала окрашенные вещества из грунта и незначительно потемнела.

У древних зайцев отчетливо различима складчатость (гофрировка) внутренних перегородок между полостями сердцевинки (рис. 9А, 9В). Известно, что гофрирование (“ребра жесткости”) широко встречается в природе и технике как способ повышения жесткости конструкции. Складки перегородок не только укрепляли волос древних зайцев, но и, вероятно, значительно увеличивали объем инертного воздуха в сердцевинке (не в ущерб механической прочности) за счет дополнительных полостей-карманов, что улучшало теплозащитные свойства шерсти у этих северных видов. У рецентных видов зайцев и кроликов складки на перегородках отсутствуют (судя по нашим данным и опубликованным электронным изображениям (Van den Broeck et al., 2001; Чернова, Целикова, 2004). До сих пор нам был не изве-

стен такой тип строения перегородок сердцевинки, которые обычно бывают гладкими, пористыми или с сосочковидными выростами (Чернова, Целикова, 2004). Пористые перегородки обнаружены нами у волос морды донского зайца, что также отличает их от волос туловища.

Можно было бы ожидать, что колонная сердцевина присутствует и у пищух, родственных зайцам и кроликам. Однако у пищух сердцевина одно-двурядная лестничная с чередующимися толстыми перегородками (дисками), т.е. значительно отличается от сердцевинки волос зайцев и кроликов, и более сходна с таковой у насекомоядных и грызунов (см. Чернова, Целикова, 2004). Возможно, это свидетельствует о сохранении древних черт строения волос у пищух по сравнению с более прогрессивным развитием сердцевинки у зайцев.

Волосы специфических кожных желез. У зайцев и кроликов имеются многочисленные специфические кожные железистые образования, а том числе ассоциированные с волосами: подбородочные, парные паховые или перинеальные органы, препуциальные и анальные железы (см. Соколов, Чернова, 2001). У всех представителей *Leporidae* густые волосы покрывают кожу на границе шеи и груди, образуя своеобразную белую или бело-коричневую гриву, которая, вероятно, способствует абсорбции, консервации и распространению запахов секретов специфических желез, таких как подбородочные железы (Corbet, 1982). Вероятно, волосы, сопутствующие специфическим кожным железам, специализированы. Поэтому исследования в этом направлении перспективны в плане

выявления участия кожных дериватов в химической коммуникации животных.

В целом, архитектура волос и игл, растущих на специфических участках тела (железистые образования, в т.ч. пахучие, защитные и локомоторные органы, а также органы ориентации), изучена недостаточно, хотя уже сложилось представление о локальных особенностях волосяного покрова, например, на специфических кожных железах (Соколов, Чернова, 2001), у игл тенреков и дикобразов (Chernova, 2002), а также на боковых и среднебрюшной железах обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* Linnaeus 1758) (Чернова и др., 2022). У хомяка специализированные волосы этих желез принимают участие в запасании и распространении пахучего секрета, а также, разрушаясь, сами обогащают секрет.

Архитектура вибрисс. Особенно интересным представляется сравнение архитектуры вибрисс у разных видов. В настоящее время постепенно накапливается сравнительный материал и показано разнообразие внутреннего дизайна вибрисс (Чернова, Куликов, 2011; Чернова и др., 2012, 2015). В основном видовые различия касаются архитектуры сердцевины, в которой перегородки могут иметь разнообразное строение от простого (сходного с таковым у волос) до очень сложного, отличного от такового в обычных волосах. У изученных зайцев сердцевина вибрисс имеет самое простое строение, перегородки в ней вообще отсутствуют, и она выглядит как полый тяж. Поперечники вибриссы и ее сердцевины у кролика также округлой формы, корковый слой утолщенный, что придает вибриссе упругость и крепость, кутикула обычная лентовидная, ориентированная поперек стержня с гладким или изломанным свободным краем (Van den Broeck et al., 2001, fig. 10).

У мохноногих хомячков (*Phodopus* Müller 1910) сердцевина вибриссы не отличается от таковой у волос (Феокистова, Чернова, 2008), но у гимнур *Otohylomys megalotis* Bannikova et al. 2014, *Neotetracus sinensis* Trouessart 1909, *Hylomys suillus* J. Müller 1840 она значительно сложнее, так как перегородки имеют форму пирамиды (Чернова и др., 2012, 2015). Архитектура сердцевины вибрисс интересна для проведения сравнительного анализа у представителей филогенетически близких и отдаленных таксонов млекопитающих и разных биологических форм.

Специализированные волосы. Нами показано, что у донского зайца и беляка сходно устроены волосы подошв лап и их мозолей (рис. 9*G*, 9*H*), что подтверждает адаптацию этих видов к локомоции по рыхлому снегу, снежному насту, льду, а также на болотистой местности. Подошвенные волосяные щетки могут обеспечивать оставление пахучего следа, который, как известно, у зайцев имеется и способствует их успешному троплению

охотником с помощью собак. Пахучий след зайцев образуется из смеси секретов сальных желез волос стопы и эккриновых желез подошвенных мозолей и кожи между пальцами (апокриновые железы в коже туловища у зайцев отсутствуют, как и у грызунов). Интересно отметить, что эккриновые железы увеличивают выброс секрета при психо-эмоциональном возбуждении, например при испуге. Обильное смачивание волосяных щеток секретом этих желез также препятствует налипанию снега на подошвы лап, что немаловажно при передвижении, тем более при скоростном и маневренном беге по снегу. Специализированная разрыхленная кутикула волос подошвенных щеток, образующая пазухи на стержне (рис. 7) служит для абсорбции и распространения пахучего секрета не только подошвенных эккриновых желез, но также секретов других специфических желез (анальных, препуциальных, паховых, подбородочных), попадающих на волосы при груминге. Эти волосы могут быть отнесены к “осметрихиям” — волосам, участвующим в химической коммуникации видов (термин по: Müller-Schwarze et al., 1977). Поскольку разрыхленная кутикула волос подошвенных щеток зайцев по структуре напоминает расческу, можно полагать, что она эффективна и в уходе за шерстью при груминге.

Известны и другие примеры специализации подошв лап. Например, у гунди (*Ctenodactylus gundi* Rottmann 1776) уплощенные волосы из густых загнутых пучков, растущих на стопе имеют поперечники треугольной формы с закругленными углами, а по стержню проходит неглубокая бороздка. Сердцевина в них присутствует, занимает 29–50% ширины середины стержня, и ее архитектура отличается от таковой у обычных волос туловища (Chernova, Zherebtsova, 2021). Сходные модифицированные волосы описаны и у других видов *Ctenodactylidae* (George, 1978). Функцию таких волосяных щеток связывают с их участием в груминге, а также в адаптации этих грызунов к обитанию в скалистой местности, так как сходно с подошвенными мозолями, они служат амортизаторами при движении по скользким и жестким поверхностям скал (George, 1978; Mares, Lacher, 1987). Очевидно, что изучение специализации волос дистальных отделов конечностей у разных видов и биологических форм млекопитающих поможет получить ответ на вопрос о механизмах, способствующих локомоции, грумингу, теплозащите и химической коммуникации.

Архитектура кутикулы. Орнамент кутикулы изученных зайцев и кролика уникален благодаря присутствию на волосах зоны простого или двойного шевронного (рис. 10*B*, 10*C*) и даже нитчатого рисунка (рис. 10*A*), что свидетельствует о таксономической и филогенетической близости этих видов. У кроликов шевронный орнамент разной степени сложности развит и на тонких пуховых

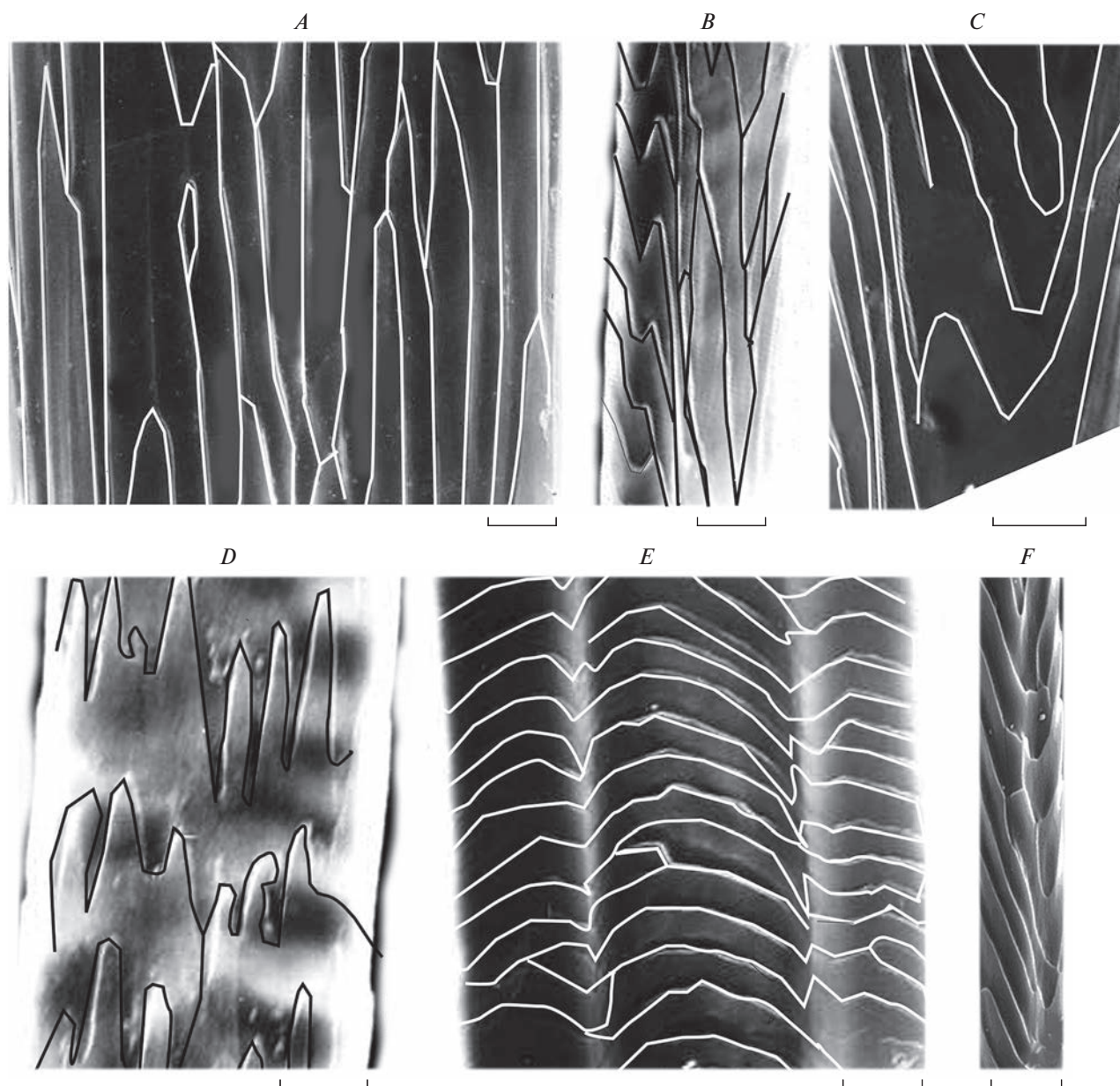


Рис. 10. Орнамент кутикулы волос взрослых особей некоторых видов Lagomorpha. Остевые волосы: *A* – *Lepus tolai*; *B* – *L. mandchuricus*; *C* – *L. europaeus*; *D*, *E* – *Ochotona pusilla*, соответственно основание и гранна стержня, темные пятна на *D* – просвечивающие пигментированные диски-перегородки сердцевины, *F* – пуховый волос *Oryctolagus cuniculus* var. *domestica* (порода Рекс). РЭМ. *A–E* – прорисовка электронных изображений. Масштаб 10 мкм.

волосах (рис. 10*F*) (Wolfe, Long, 1997, figs. 2, 4, 5; Стрепетова, Чернова, 2016).

У пищух типичный шевронный орнамент не обнаружен, однако кутикула также своеобразна: в основании и нижних отделах стержня узкие и копьевидные апикальные отделы чешуйки имеют разную высоту (вдоль стержня) и образуют неровный волнообразный орнамент (рис. 10*D*). В расширенной части стержня, по которому тянется широкая борозда, кутикула уплощенная кольце-

видная и полукольцевидная (рис. 10*E*) (Чернова, Целикова, 2004, с. 210–231).

Архитектура волос как показатель филогенетических взаимоотношений зайцев и пищух. Волосной покров исходно термофобных зайцеобразных, а также другие системы их органов, формировались под влиянием приспособления к обитанию в Арктике (*Lepus*) или на холодных высокогорьях (*Ochotona*), “... а интенсивное видообразование в филогенетически молодых группах, претерпевших ныне биологический прогресс (Leporinae,

Ochotona), было связано с похолоданием плиоцена” (цит. по: Аверьянов, 1999, с. 49). Мы продемонстрировали, что волосяной покров хорошо адаптирован к холоду у этих зверьков, а значительные различия в архитектуре волос зайцев и пищух подтверждают их раннее разделение в филогенезе (в олигоцене, по: Аверьянов, 1999). При этом относительная простота строения сердцевин и кутикулы волос пищух (лестничная сердцевина, отсутствие шевронного орнамента) может рассматриваться как изначальная форма общего предка обеих ветвей зайцеобразных, усложнившаяся у зайцев *Leporidae* (до шевронного орнамента (простого и сложного) и колонной сердцевин со складчатыми перегородками). Вместе с тем, конфигурация бороздчатого волоса пищухи видоспецифична и сложнее, чем у зайцев и многих других млекопитающих.

Систематическое положение донского зайца. Уточнение систематического статуса донского зайца еще не закончено. В настоящее время исследуется митохондриальная ДНК нескольких образцов мягких тканей донских зайцев из мерзлоты Якутии. Предварительные результаты этого исследования обсуждаются в научной литературе, в том числе и с нашим участием (Слободова и др., 2022). На данном этапе исследований можно констатировать, что ряд дискретных морфологических остеологических различий между донским зайцем и беляком, выявленных ранее (Гуреев, 1964; Аверьянов, 1995), в совокупности с различиями в структуре волос (по нашим данным), скорее всего свидетельствуют о видовом уровне различий между этими зайцами.

Среда обитания донского зайца. Время каргинского интерстадиала (ранее “межледниковье”) характеризуется в Сибири в целом относительно более теплым климатом (умеренно-холодным — субарктическим; но при этом были в то время и холодовые фазы), чем предыдущее время муруктинского оледенения и последующее время сартанского оледенения (субарктический — арктический климат) (Волкова и др., 2010). Имеются данные по Таймыру, что около 30 тыс. лет назад (холодовая фаза каргинского времени) климат здесь был очень холодным и среднезимние температуры опускались до -30°C и были на 9°C ниже современных (Деревягин и др., 1999). На севере Якутии, по-видимому, существенных различий между холодовыми фазами каргинского интерстадиала и, например, сартанского оледенения, по-видимому, не было, т.е. в это время климат был холоднее, чем сейчас. Косвенно об этом свидетельствует практически одинаковый набор видов млекопитающих на севере Якутии, характеризующих каргинский интерстадиал и сартанское оледенение (Лазарев, 2008; Боескоров, Барышников, 2013). Шер (1997) указывал на то, что “межледниковую” растительность северо-во-

сточной Сибири нельзя сравнивать с современной таежной формацией, так как она незначительно отличалась от тундростепной растительности холодных фаз позднего плейстоцена, представляя собой березовое редколесье с примесью лиственницы, кустарниками и травянистыми ассоциациями.

Место находки огорохского зайца располагается к северу от Полярного круга, т.е. в зоне современного субарктического климата. В холодовые фазы каргинского времени климат здесь, конечно, был холоднее, чем современный и, по-видимому, соответствовал арктическому. Можно пока только предположить, что огорохский заяц жил в более суровых климатических условиях, чем современный беляк, чем и обусловлены специфические особенности структуры его волос. Согласно некоторым радиоуглеродным датировкам (30.9, 31, 36.5 тыс. лет назад), полученным по костям животных с местонахождения Огороха, накопление остатков животных происходило на этом местонахождении в холодовую фазу каргинского интерстадиала, когда климат был холоднее современного. Вероятно, и захоронение огорохского зайца произошло в это же время. Существование этого зайца во времена исключительно холодного климата, близкого к арктическому, обусловило специфические адаптации его волосяного покрова.

Отмечалось (Гуреев, 1964; Аверьянов, 1995), что донской заяц, имея более крупные зубы и мощные челюсти, очевидно, питался более грубыми кормами, чем современный заяц-беляк (однако состав этих кормов пока еще не определен). Единственно, можно предположить, по аналогии со степными и лесными формами бизонов (Флеров, 1979), что в условиях холодного и более сухого климата позднего плейстоцена, чем в настоящее время, высокий дентальный отдел нижней челюсти донского зайца, способный выдерживать больший нажим при растирании твердой растительности, мог способствовать успешному употреблению в пищу этим зайцем жесткой сухой растительности арктической степи позднего плейстоцена. Возможно, что усиление жесткости волос за счет их утолщения и гофрирования перегородок сердцевин было обусловлено необходимостью механической защиты покровов при обитании в таких биотопах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Уникальная среди млекопитающих архитектура остевых волос зайцев, в том числе и изученного нами плейстоценового донского зайца демонстрирует черты его адаптации к экстремальным условиям обитания в Арктике. (1) Волосы донского зайца длиннее и толще волос рецетного зайца-беляка. Они надежно защищали от холода

как дорсальную сторону тела (за счет утолщения довольно коротких волос с сильно развитой сердцевинкой), так и вентральную (за счет значительной длины более тонких волос). (2) Волосы плантарной кожи, благодаря специфическому строению, образовывали густую и плотную волосную щетку, которая обеспечивала механическую защиту лап и их плотное сцепление с субстратом при передвижении зайца по глубокому снегу и снежному насту, а также по болотистой почве. (3) Остевые волосы якутского донского зайца и чукотского зайца-беляка, а также рецентных видов зайцев и кролика обладают глубокой и широкой бороздчатостью дорсальной и вентральной сторон стержня, колонной сердцевинкой и локальной шевронной кутикулой, что служит идентификационным признаком семейства *Leporidae*. Эти структуры способствуют образованию воздушной прослойки в шерсти, повышающей ее теплозащитные свойства. (4) Сердцевина волос древних зайцев (донского и голоценового беляка) имеет складчатые, гофрированные перегородки, до сих пор не известные у ископаемых и рецентных видов млекопитающих. Складки не только укрепляют стержень, благодаря дополнительным ребрам жесткости, но и улучшают его теплозащитные свойства не в ущерб механическим свойствам за счет увеличения объема инертного воздуха в сердцевине волоса (его депонирование не только в крупных полостях сердцевинных ячеек, но и между складками).

Наши сравнительные данные о неоднородности волосного покрова и архитектуре волос у донского зайца и беляка вкпе с уже известными дискретными морфологическими остеологическими различиями между ними, скорее всего свидетельствуют о видовом уровне различий между этими зайцами.

Архитектура волос *Leporidae* отличается от таковой у *Ochotonidae*, что подтверждает значительную филогенетическую дистанцию между этими родственными формами, и волосы зайцев обладают более специализированными морфологическими признаками, чем волосы пищух.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы признательны сотрудникам ИПЭЭ РАН Т.Н. Целиковой и А.Н. Неретиной за техническую помощь при работе на растровом электронном микроскопе.

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, и Института геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов А.О., 1995. Позднеплейстоценовый заяц *Lepus tanaiticus* (*Lagomorpha*, *Leporidae*) Сибири // Ис-

следования по плейстоценовым и современным млекопитающим. Труды Зоологического института РАН. Т. 263. СПб.: ЗИН РАН. С. 121–162.

Аверьянов А.О., 1999. Происхождение, эволюция и филогенетическая система зайцеобразных млекопитающих: Отряд *Lagomorpha*. Автореферат диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. СПб.: ЦОП СПГУ. 56 с.

Боевский Г.Г., Барышников Г.Ф., 2013. Позднечетвертичные хищные млекопитающие Якутии. СПб.: Наука. 199 с.

Вережгин Н.К., 1979. Почему вымерли мамонты. Л.: Наука. Ленинградское отделение. 196 с.

Волкова В.С., Камалетдинов В.А., Головина А.Г., 2010. Унифицированная региональная стратиграфическая схема четвертичных отложений Средней Сибири (Таймыр, Сибирская платформа). Объяснительная записка. Новосибирск: СНИИГиМС. 90 с.

Гайдук В.Е., 1978. К строению и сезонной изменчивости волосного покрова и кожи зайца-беляка Белоруссии // Известия Академии наук БССР. Сер. биол. наук. Рукопись депонирована в ВИНТИ, № 891-78. Деп. Минск. 12 с.

Гуреев А.А., 1964. Зайцеобразные (*Lagomorpha*) / Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 10. С. 187–188.

Деревягин А.Ю., Чижов А.Б., Брезгунов В.С., Г.-В. Хубертен Г.-В., Зигерт К., 1999. Изотопный состав полигонально-жильных льдов мыса Саблера (оз. Таймыр) // Криосфера Земли. Т. III. № 3. С. 41–49.

Жарков И.В., 1931. Строение меха и осенняя линька зайца-беляка // Работы Волжско-Камской промысловой станции. Вып. 1. С. 153–167.

Жизнь животных, 1989. В.Е. Соколов, ред. Т. 7. Млекопитающие. М.: Просвещение. 558 с.

Климовский А.И., Колесов С.Д., 2023. Новые находки волка (*Canis lupus* L., 1758) в позднеплейстоценовых отложениях Колымо-Индигоирской низменности // Природные ресурсы Арктики и Субарктики/Arctic and Subarctic Natural Resources. Т. 27. № 4. С. 592–599.

Когтева Е.З., 1963. Сезонная изменчивость и возрастные особенности строения кожи и волосного покрова крота, зайца-беляка и енотовидной собаки // Промышленная фауна и охотничье хозяйство Северо-Запада Российской Федерации. Ленинград: ВНИИ животного сырья и пушнины. Западное отделение. С. 213–271.

Лазарев П.А., 2008. Крупные млекопитающие антропогена Якутии. Новосибирск: Наука. 160 с.

Марвин М.Я., 1958. Строение меха зайца-беляка. Свердловск: Уральский государственный университет. 16 с.

Огнев С.И., 1940. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 4. М.—Л.: Изд-во АН СССР. 615 с.

Павлова Е.А., 1951. Сезонные изменения волосного покрова зайца-беляка и прогноз сроков выходности меха // Труды Всесоюзного научно-исследовательского института охотоведения и звероводства. Вып. 10. С. 59–77.

Слободова Н.В., Григорьева Л.В., Булыгина Е.С., Шарко Ф.С., Чепрасов М.Ю., Гладышева-Азгари М.В., Цыганкова С.В., Расторгуев С.М., Новгородов Г.П., Боевский

- ров Г.Г., Тихонов А.Н., Недолужко А.В., 2022. Митохондриальная филогенетика ископаемых представителей рода *Lepus* на территории Северо-Восточной Азии // Всерос. конф. “Зоологические коллекции как источник генетических ресурсов мировой фауны — классические и современные подходы к их изучению, хранению и использованию”. 22–23 июня 2022 г. ЗИН РАН, Санкт-Петербург. Программа, тезисы докладов и постерных сообщений. Санкт-Петербург: ЗИН РАН. С. 38.
- Слудский А.А., Бернштейн А.Д., Шубин И.Г. и др., 1969 / А.А. Слудский, ред. Млекопитающие Казахстана. Т. 2. Зайцеобразные. Алма-Ата: Наука. 236 с.
- Соколов В.Е., 1973. Кожный покров млекопитающих. М.: Наука. 487 с.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф., 1998. Новые данные об архитектонике волос землероек и кротов (Insectivora: Soricidae, Talpidae) // Доклады академии наук. Т. 360. № 5. С. 717–720.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф., 2001. Кожные железы млекопитающих. М.: ГЕОС. 648 с.
- Соколов В.Е., Скурят Л.Н., Степанова Л.В., Шабдаш С.А., 1988. Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих. М.: Наука. 279 с.
- Стрепетова О.А., Чернова О.Ф., 2016. Особенности архитектоники остевых и пуховых волос домашнего кролика породы Рекс (окрасов Кастор и Шиншилловый) // Технология легкой промышленности. № 4. С. 60–64.
- Тавровский В.А., Егоров О.В., Кривошеев В.Г., Попов М.В., Лабутин Ю.В., 1971. Млекопитающие Якутии. М.: Наука. 660 с.
- Феоктистова Н.Ю., Чернова О.Ф., 2008. Глава 7. Кожно-волосая покров / Н.Ю. Феоктистова. Хомяки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, поведение, химическая коммуникация. Москва: Товарищество научных изданий КМК. С. 89–133.
- Флеров К.К., 1979. Систематика и эволюция // Зубр: Морфология, систематика, эволюция, экология. М.: Наука. С. 9–127.
- Чернова О.Ф., 2002. Необычное для млекопитающих строение волос ленинцев (Edentata, Bradypodidae) // Доклады Российской академии наук. Т. 372. № 2. С. 281–285.
- Чернова О.Ф., Куликов В.Ф., 2011. Различия в строении стержня вибриссы и волоса млекопитающих (Mammalia) и их причины // Доклады Академии наук. Т. 438. № 6. С. 846–848.
- Чернова О.Ф., Куликов В.Ф., Абрамов А.В., 2015. Строение волоса покров большого ушного гимнуры (*Otohylopus megalotis*) // Труды Зоологического института. Т. 319. № 3. С. 428–440.
- Чернова О.Ф., Куликов В.Ф., Щинов А.В., Рожнов В.В., 2012. Особенности строения волоса покров китайской гимнуры *Neotetracus sinensis* (Mammalia: Insectivora: Erinaceidae) // Зоологический журнал. Т. 91. № 8. С. 980–993.
- Чернова О.Ф., Перфилова Т.В., 2018. Сканирующая электронная микроскопия как эффективный метод судебно-биологической экспертизы (на примере волос вымерших и рецентных видов млекопитающих) // Теория и практика судебной экспертизы. Т. 13. № 1. С. 88–94.
- Чернова О.Ф., Хацаева Р.М., Куприянов В.П., Феоктистова Н.Ю., Суров А.В., 2022. Структурные особенности кожи, волос и специфических кожных желез обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*, Cricetidae, Rodentia) // Зоологический журнал. Т. 101. № 1. С. 101–116.
- Чернова О.Ф., Целикова Т.Н., 2004. Атлас волос млекопитающих (Тонкая структура остевых волос и игл в сканирующем электронном микроскопе). М.: Товарищество научных изданий КМК. 429 с.
- Шер А.В., 1997. Природная перестройка в Восточно-Сибирской Арктике на рубеже плейстоцена и голоцена и ее роль в вымирании млекопитающих и становлении современных экосистем (сообщение 2) // Криосфера Земли. № 2. С. 3–11.
- Boeskorov G.G., Baryshnikov G.F., Tikhonov A.N., Protopopov A.V., Klimovsky A.I., Grigoriev S.E., Cheprasov M.Y., Novgorodov G.P., Shchelchkova M.V., van der Plicht, 2019. New data on large Brown Bear (*Ursus arctos* L., 1758, Ursidae, Carnivora, Mammalia) from the Pleistocene in Yakutia // Doklady Earth Sciences. V. 486. № 2. С. 617–622.
- Brunner H., Coman B.J., 1974. The identification of mammalian hair. Australia, Victoria: Inkata Press. Melbourne. 196 p.
- Chernova O.F., 2002. New findings of a specialized spine cuticle in porcupines (Rodentia: Hystricomorpha) and tenrecs (Insectivora: Tenrecidae) // Doklady Biological Sciences. V. 384. P. 267–270.
- Chernova O.F., Kuznetsov G.V., 2001. Structural features of spines in Some Rodents (Rodentia: Myomorpha, Hystricomorpha) // Biology Bulletin. V. 28. № 4. P. 371–382.
- Chernova O.F., Zhrebtsova O.V., 2021. Hair microstructure in some rodent species of Diatomidae, Ctenodactylidae and Echimyidae (Ctenohystrica, Rodentia) // Zoologischer Anzeiger / A Journal of comparative Zoology. Bd. 291. P. 61–78.
- Chernova O.F., Vasyakov D.D., Savinetsky A.B., 2019. Identification of subfossil mammal fur from ancient Eskimo settlements of Chukotka // Зоологический журнал. Т. 98. № 10. С. 1186–1202.
- Chernova O.F., Protopopov A.V., Boeskorov G.G., Pavlov I.S., Plotnikov V.V., Suzuki N., 2020. First description of the fur of two cubs of fossil Cave Lion *Panthera spelaea* (Goldfuss, 1810) found in Yakutia in 2017 and 2018 // Doklady Biological Sciences. V. 492. № 1. P. 93–98.
- Clement J.-L., Hagege R., Le Pareux A., Connet J., Gastaldi G., 1981. New concept about hair identification revealed by electron microscopy studies // Journal of Forensic Sciences. V. 26. № 3. P. 447–458.
- Corbet G.B., 1982. The occurrence and significance of a pectoral mane in rabbits and hares // Journal of Zoology. V. 198. № 4. P. 541–546.
- Dathe H., Schöps P., 1986. Pelztieratlas. Jena: VEB Gustav Fisher Verlag. 32 S.
- George W., 1978. Combs, fur and coat care related to habitat in the Ctenodactylidae // Zeitschrift für Säugetierkunde. Bd. 43. S. 143–155.

- Hicks J.W., 1977. Microscopy of hair. A practical guide and manual. Washington, Federal Bureau of Investigation Laboratory. 51 p.
- Hutterer R., Hürter T., 1981. Adaptive Haar Strukturen bei Wasserspitzmäusen (Insectivora, Soricinae) // Zeitschrift für Säugetierkunde. Bd. 46. S. 1–11.
- Keller A., 1978. Détermination des mammifères de la Suisse par leur pelage: II. Talpidae et Soricidae // Revue suisse de zoologie. Tome. 85. Fasc. 4. P. 758–761.
- Mares M.A., Lacher Jr. T.E., 1987. Ecological, morphological and behavior convergence in rock dwelling mammals // Current Mammalogy. V. 1. P. 307–348.
- Meyer W., Hülmann G., Seger H., 2002. REM-Atlas zur Haar-kutikulastruktur mitteleuropäischer Säugetiere. Hannover: Verlag M. & H. Schaper. 248 S.
- Müller-Schwarze D., Volkman N.J., Zemanek K.F., 1977. Osmetrichia: Specialized scent hair in black-tailed deer // Journal of Ultrastructure Research. V. 59. № 3. P. 223–230.
- Nowak R.M., 1999. Mammals of the World (6th ed.). Baltimore: John Hopkins Univ. Press. P. 1715–1720.
- Prost S., Knapp M., Flemmig J., Hufihammer A.K., Kosintsev P., Stiller M., Hofreiter M., 2010. A phantom extinction? New insights into extinction dynamics of the Don hare *Lepus tanaiticus* // Journal of Evolutionary Biology. V. 23. № 9. P. 2022–2029.
- Sidorchuk E., Bochkov A.V., Weiterschan Th., Chernova O.F., 2018. Case of mite-on-mammal ectoparasitism from Eocene Baltic amber (Acari: Prostigmata: Myobiidae and Mammalia: Erinaceomorpha) // Journal of Systematic Paleontology. V. 17. № 4. P. 331–347.
- Stanton D.W.G., Alberti F., Plotnikov V., Androsov S., Grigoriev S., Fedorov S., Kosintsev P., Nagel D., Vartanyan S., Barnes I., Barnett R., Ersmark E., Döppes D., Germon-pré M., Hofreiter M., Rosendahl W., Skoglund P., Dalén L., 2020. Early Pleistocene origin and extensive intra-species diversity of the extinct cave lion // Scientific Reports. № 10. P. 12621.
- Trifonov V., Shishlina N., Chernova O., Sevastyanov V., van der Plicht J., Golenishchev F., 2019. A 5000-year old souvenir for garment from the megalithic tomb of a nobleman in the North Caucasus, Maykop culture // Paleorient. V. 45. № 1. P. 69–80.
- Van den Broeck, W. Mortier P., Simoens P., 2001. Scanning electron microscopic study of different hair types in various breeds of rabbits // Folia Morphology. V. 60. № 1. P. 33–40.
- Wolfe A., Long A.M., 1997. Distinguishing between the hair fibres of the rabbit and the mountain hare in scats of the red fox // Journal of Zoology. V. 242. P. 370–375.
- Wujek D., Cocuzza J.M., 1986. Morphology of hair of two- and three-toed sloths (Edentata, Bradypodidae) // Revista de Biología Tropical. Tome. 34. № 2. P. 243–246.

HAIR ARCHITECTURE OF THE DON HARE (*LEPUS TANAITICUS*, LEPORIDAE, LAGOMORPHA) FOUND FOR THE FIRST TIME IN THE PLEISTOCENE OF YAKUTIA

O. F. Chernova¹ *, G. G. Boeskorov² **

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

²Institute of the Geology of Diamond and Precious Metals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Republic of Sakha (Yakutia), Yakutsk, 677000 Russia

*e-mail: olga.chernova.moscow@gmail.com

**e-mail: gboeskorov@mail.ru

Using scanning electron microscopy (REM), we studied the architecture (external and internal design) of the hairs of an adult Pleistocene Don hare, a frozen mummy of which was first found in Yakutia. The architecture of the guard hairs of the Don hare, like that of other representatives of the genera *Lepus* and *Oryctolagus*, is shown to be unique (a furrowed shaft, a kind of columnar medulla and a chevron cuticle ornament). This varies in different areas of the pelage and is adapted to the habitation of this species in the extreme conditions of the Arctic (long fur, strongly developed hair medulla and its corrugated septum, peculiar hair on the soles of paws). A comparative morphological analysis of the hair of the (1) Don hare and Mountain hare (Holocene, Chukotka) has been performed, revealing a great similarity between these two species, (2) extinct and Recent species of hares, (3) hares and pikas, (4) hares and a number of other mammalian species. The features of hair architectonics in the hares and some other mammals are discussed in terms of species identification and adaptive traits.

Keywords: Arctic, Don hare mummy, hair structure, shaft, cuticle, medulla, comparative morphology, adaptation

**КОНФЕРЕНЦИЯ С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ
“МЛЕКОПИТАЮЩИЕ В МЕНЯЮЩЕМСЯ МИРЕ: АКТУАЛЬНЫЕ
ПРОБЛЕМЫ ТЕРИОЛОГИИ” (XI СЪЕЗД ТЕРИОЛОГИЧЕСКОГО
ОБЩЕСТВА ПРИ РАН), МОСКВА, 14–18 МАРТА 2022 г.**

© 2023 г. А. В. Купцов^а, *, В. В. Рожнов^а, **

^аИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, 119071 Россия

*e-mail: kuptsov@yandex.ru

**e-mail: rozhnov-v-2015@yandex.ru

14–18 марта 2022 г. в Москве, в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН прошла научная конференция “Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии” в рамках XI Съезда Териологического общества при РАН, посвященная 300-летию Российской академии наук и 50-летию организации Териологического общества при РАН. Более 300 ученых, аспирантов и студентов представляли 120 научных, учебных, природоохранных и эпидемиологических организаций из 35 регионов России, Украины, Беларуси, Таджикистана, Узбекистана. География исследований охватывала большинство регионов России, Беларусь, Украину, Таджикистан, Узбекистан, Вьетнам, Эфиопию, Китай, Монголию. Организаторами мероприятия выступили Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова и Териологическое общество при поддержке АНО “Общество сохранения и изучения дикой природы и содействия развитию социальных программ”, Московского зоопарка, АНО “Эс-Пас”, CLS (Франция), Международного экологического фонда “Чистые моря”. В статье обсуждаются основные наиболее значимые достижения териологов России и стран СНГ, а также перспективы развития териологии с учетом современных вызовов, в первую очередь касающихся охраны редких и исчезающих видов, медицинской териологии, флуктуаций ареалов под действием изменений климата и антропогенного фактора.

Ключевые слова: конференция, млекопитающие, Териологическое общество при РАН, систематика, филогеография, зоогеография, экология, поведение млекопитающих, охрана природы, медицинская териология

DOI: 10.31857/S0044513423040074, EDN: TKAVMD

14–18 марта 2022 г. в Москве, в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (далее ИПЭЭ РАН) состоялась конференция с международным участием “Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии”. Конференция проходила в рамках XI съезда Териологического общества при РАН, которые регулярно проводятся с 1973 г. Организаторами мероприятия выступили ИПЭЭ РАН и Териологическое общество при РАН. Целью мероприятия было собрать вместе исследователей, сосредоточенных на изучении всех аспектов жизни млекопитающих. Название конференции подчеркивает желание организаторов привлечь особое внимание к последствиям климатических и антропогенных изменений среды, которые оказывают все большее влияние на фауну, экологию, распространение и численность большинства видов млекопитающих.

В конференции приняли участие более 300 ученых, аспирантов и студентов, представлявших 37 академических институтов и более 80 других научных, учебных, природоохранных и эпидемиологических организаций из 35 регионов России, Украины, Беларуси, Таджикистана и Узбекистана. Наибольшее число участников представили: ИПЭЭ РАН, Зоологический институт РАН, Институт систематики и экологии животных СО РАН, Институт экологии растений и животных УрО РАН, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии; государственные университеты разных городов России, среди которых наиболее многочисленными были териологи из МГУ имени М.В. Ломоносова, Санкт-Петербургского государственного университета и Пензенского государственного университета; Московский и Ленинградский зоопарки; государственные при-

родные заповедники и национальные парки; центры гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора.

Работа конференции включала пленарные и секционные заседания, стендовые сессии, тематические круглые столы. Со вступительным словом выступил Президент Териологического общества при РАН академик РАН В.В. Рожнов. Он приветствовал участников, которые собрались после шестилетнего перерыва, вызванного, в том числе, пандемией COVID-19.

Пленарную сессию открыл доклад А.А. Лисовского (ИПЭЭ РАН), который был посвящен применению современных принципов организации баз данных по биоразнообразию в проекте Териологического общества “Млекопитающие России”. Основная цель этого проекта — организация целенаправленного сбора максимально полной информации по распространению млекопитающих в Российской Федерации и предоставление свободного доступа к этой информации. Строгий подход, который предлагает автор, позволяет превратить фаунистику из стохастического процесса накопления данных в полноценную научную дисциплину с планированием соответствующих работ.

В.В. Рожнов (ИПЭЭ РАН) представил обзор проблем сохранения редких видов крупных хищных России (амурского тигра, дальневосточного и переднеазиатского леопардов, снежного барса), которые внесены в Красную книгу Российской Федерации и перечень редких видов Национального проекта “Экология” и работа с которыми ведется под эгидой Минприроды России. Существенные успехи в сохранении и расширении ареалов охраняемых видов связаны прежде всего с отработкой технологий разведения животных в неволе и подготовки детенышей к выпуску в природу. При этом целый ряд задач может быть решен только при большей согласованности усилий всех организаций, принимающих участие в этом процессе.

С.С. Огурцов поделился опытом организации и результатами программы фотомониторинга крупных и средних млекопитающих в Центрально-Лесном заповеднике. Непрерывные многолетние (одни из самых продолжительных среди наблюдений на территориях всех заповедников России) наблюдения, проведенные по международным стандартам, и применение современных методов анализа данных являются хорошим примером таких работ на особо охраняемых природных территориях.

В докладе Е.Д. Землемеровой (ИПЭЭ РАН) была проведена ревизия результатов изучения модельного объекта эволюционной и медицинской биологии — голого землекопа (*Heterocephalus glaber*). В настоящее время накоплен значитель-

ный массив данных об уникальных чертах этого вида: сложной социальной организации колоний, холонокровности, отсутствии шерстяного покрова, нечувствительности к некоторым формам боли, резистентности к высоким концентрациям CO₂, устойчивости к заболеванию раком, большой продолжительности жизни. Отмечено, что не все особенности биологии голого землекопа, описанные ранее, подтверждаются в полной мере в настоящее время, и ошибочные представления встречаются не только в популярной, но и в научной литературе.

На объемном, многолетнем материале Я.Л. Вольперт (Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН) рассмотрел адаптации таежных сообществ мелких млекопитающих к обитанию в условиях Севера. Согласно исследованию, характерной особенностью таких сообществ, по сравнению с сообществами ландшафтов южной тайги, являются обедненность видового состава, стремление к монодоминантной структуре с периодической сменой доминанта, что позволяет северным сообществам существовать в условиях дефицита ресурсов.

Н.Ю. Феоктистова (ИПЭЭ РАН) провела обзор исследований, посвященных адаптациям млекопитающих к городским экосистемам. В связи с бурным ростом городов все большее число видов животных становится комменсалами, успешно осваивая разнообразные городские ландшафты. Это, с одной стороны, создает проблемы для жизни человека, с другой — позволяет сохранить и даже восстановить те виды, существование которых в естественной среде находится под угрозой. Важной чертой городской среды является ее мозаичность, что отражается на генетической изоляции популяций и может ускорять процесс видообразования.

Доклад А.Н. Матросова (Российский научно-исследовательский противочумный институт “Микроб” Роспотребнадзора) был посвящен проблеме гостальности очагов чумы на территории России и сопредельных стран. По современным представлениям, природные очаги полигостальны, и в процессе их развития эпизоотологическое значение носителей может меняться. В настоящее время происходит трансформация ряда очагов чумы, связанная с изменением ареалов носителей, их численности и распространения. Автор сообщения подчеркнул, что некоторые очаги чумы трансграничны, поэтому чрезвычайно важно объединение усилий стран по изучению современной обстановки по чуме, разработке эффективных адекватных мер профилактики заболеваний населения.

Закрывал пленарную сессию доклад М.В. Холодовой (ИПЭЭ РАН), в котором была рассмотрена устойчивость диких северных оленей Рос-

сии к болезни хронического истощения (Chronic Wasting Disease). Во всех исследованных лесных (из Западной Сибири, Красноярского края, Якутии) и тундровых (с п-ова Таймыр и Якутии) популяциях оленя преобладали аллели гена, ассоциированные с повышенной восприимчивостью к этой болезни. Поэтому при появлении источников заражения риск ее быстрого распространения в России чрезвычайно высок. Это особенно актуально, поскольку в соседних странах Скандинавии случаи заражения северных оленей, лосей и благородных оленей регистрируются, начиная с 2016 г.

Секционные совещания были организованы по следующим направлениям: систематика, филогения и видообразование; филогеография и структура вида; зоогеография и фаунистика; поведение и коммуникация; экология; экологическая физиология; медицинская териология; паразиты и болезни млекопитающих; морфология; палеотериология; использование ресурсов и сохранение млекопитающих.

Систематика, филогения и видообразование. На секции обсуждались вопросы систематики и филогении представителей разных групп млекопитающих: насекомоядных, рукокрылых, копытных, грызунов. Значительная часть работ была посвящена экзотическим видам, например грызунам Эфиопии, летучим мышам Вьетнама. Рассматривались вопросы видообразования, гибридизации и формирования гибридных зон, молекулярные адаптации грызунов к условиям существования под землей и в высокогорьях. Авторами работ был использован широкий спектр современных молекулярных методов. Оживленную дискуссию вызвал доклад о возможностях интеграции молекулярных и морфологических данных в систематике.

Филогеография и структура вида. Основная часть сообщений была посвящена генетической изменчивости, разнообразию и структурированности млекопитающих на уровне видов и популяций. Подобные исследования отражают взаимоотношения между отдельными популяциями и формами, выявляют центры происхождения видов, более точно оценивают структуру биоразнообразия. Например, новые генетические данные по изменчивости ядерных генов показали, что мохноногий тушканчик (*Dipus sagitta*) — это не один вид, а целый видовой комплекс, состоящий из нескольких аллопатрических форм, причем некоторые формы заслуживают статуса видов, а ранг других пока не установлен (А.А. Лисенкова, МГУ им. М.В. Ломоносова). Оценка генетического разнообразия особенно важна для популяций угрожаемых видов. Установлено, что за последние 50 лет в результате незаконной охоты на самцов с целью добычи рогов снизилось генетическое разнообразие популяции сайгака в Севе-

ро-Западном Прикаспии (Н.В. Кашинина, ИПЭЭ РАН).

Зоогеография и фаунистика. Большинство сообщений, представленных в этой секции, было сосредоточено на оценке современного состояния и трансформации фауны млекопитающих некоторых регионов России и Белоруси. Рассматривались вопросы интродукции, биологических инвазий и уровня изученности регионов. Обсуждалась фундаментальная проблема динамических и консервативных составляющих ареала. Преобладала точка зрения, что основа консервативной составляющей ареала — это стабильность экологической ниши, приуроченной к определенным условиям среды в любом регионе (Л.А. Хляп, ИПЭЭ РАН).

Поведение и коммуникация. Секция была посвящена памяти советского и российского охотоведа профессора С.А. Корицина (1922–2012), одного из создателей этого направления исследований в нашей стране. Ряд докладов были нацелены на изучение онтогенеза поведения млекопитающих. Рассмотрены влияние раннего постнатального опыта и материнской среды на формирование видоспецифических паттернов поведения у гибридов домашних и курганчиковых мышей, развитие навыков социальной игры у песцов, предложена шкала онтогенеза, разработанная для подготовки крупных кошачьих перед выпуском в природу. Участники обсуждали игровое поведение пищух *Ochotona turuchanensis*, способности к обучению аборигенных пород собак Вьетнама и северных морских котиков. Сразу в двух работах были представлены доказательства существования врожденных стереотипов охотничьего поведения грызунов: скальных полевок рода *Alticola* и хомячков подсемейства Cricetinae (А.А. Новиковская, Я.В. Левенец, Институт систематики и экологии животных СО РАН). Обсуждались стереотипы поведения при груминге у обыкновенного хомяка, сенсорная асимметрия при ориентировании сайгака в природе, репродуктивное поведение при гибридизации и поведение, направленное на избегание инбридинга, акустическая коммуникация, в т.ч. топология вербального языка дельфинов *Tursiops truncatus* и *Delphinapterus leucas*.

Экология. На секции рассматривался широкий круг вопросов, касающихся экологических ниш, взаимодействий крупных млекопитающих, комплекса хищник–жертва, средообразующей деятельности млекопитающих, индивидуальных жизненных траекторий особей в популяции и др. Было широко представлено направление популяционной экологии, в рамках которого обсуждались регуляция воспроизводства, пространственная и половозрастная структура населения, особенности существования малых изолированных популяций млекопитающих. Следует обратить

внимание на исследования, в которых показано влияние изменений климата на фауну млекопитающих, в частности потепления климата в центральной Сибири и процесса вторичного опустынивания на юге Калмыкии (В.Д. Якушов, Е.Н. Суркова, ИПЭЭ РАН). В исследовании песцов о-ва Медный М.Е. Гольцман (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова) показал, как антропогенные факторы могут в короткие сроки изменить эволюционно выработанную ключевую характеристику жизненного цикла вида. Наряду с традиционными методами учета численности и индивидуального наблюдения за объектами исследований, было предложено много современных высокотехнологичных решений, таких как спутниковый мониторинг, потоковая видеорегистрация, фотоидентификация и другие.

Экологическая физиология. Обсуждались физиологические адаптации мышевидных грызунов к содержанию и разведению под контролем человека. Рассматривались сезонные физиологические процессы: торпор в жизненном цикле хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*), спячка лесной мышовки (*Sicista betulina*) в неволе, особенности физиолого-биохимических показателей северного кожанка (*Eptesicus nilssonii*) при гibernации. Был предложен метод оценки потребления корма кошками при содержании в неволе. Два исследования были выполнены перспективным методом оценки гормонального профиля животных по содержанию гормонов в волосах млекопитающих.

Медицинская териология. Были рассмотрены практические вопросы организации эпизоотологического мониторинга в природных очагах инфекционных болезней, перспективы применения ландшафтной ГИС картографии для обеспечения контроля за природноочаговыми и паразитарными инфекциями. В докладе В.В. Сунцова (ИПЭЭ РАН) была проанализирована филогеография микроба чумы и были рассмотрены конкурирующие гипотезы его происхождения. Ряд исследований был посвящен видам-носителям особо опасных инфекций и их роли в зоонозных очагах: мелким млекопитающим, наземным беличьим, рукокрылым как природному резервуару филеовирусов и источнику лептоспироза.

Паразиты и болезни млекопитающих. На секции обсуждалась паразитафауна ряда видов мелких насекомоядных и грызунов. Оценены распространенность, степень и последствия зараженности байкальской нерпы тремя видами нематод, зараженность нематодами сибирских горных козлов Курайского хребта (Алтай). Представлена работа по моделированию распространения вируса африканской чумы свиней (*Pestis africana suum*) в зависимости от размера семейных участ-

ков диких кабанов. Проведено масштабное филогеографическое исследование цестоды *Eurotaenia gracilis*, паразитирующей у полевок Arvicolinae в Европе. Показано, что в результате приобретенной в постледниковый период полигостальности этот вид цестод, вслед за видами своих основных хозяев (*Microtus agrestis* и *Myodes glareolus*), эффективно расселялся двумя различными экологическими путями, при этом первый вид предпочитает хорошо увлажненные территории, а второй — лесные массивы (Л.Н. Акимов, НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам).

Морфология. Это направление териологии представлено следующими сообщениями: возможности использования морфологических подходов для выявления гибридов между волком и собакой, внутривидовая морфологическая дивергенция малой лесной мыши (*Sylvemus uralensis*), географическая изменчивость черепа песца, морфологические аномалии млекопитающих урбанизированных территорий, феномен биофлуоресценции шерсти млекопитающих. Исследование биомеханики карликовой сумчатой летяги (*Acrobates pygmaeus*) показало, что набор кинематических характеристик бега указывает на глубочайшую специализацию к планированию, сопоставимую со специализацией у самого крупного планера среди млекопитающих — шерстокрыла или даже превосходящую ее (В.А. Макаров, ИПЭЭ РАН).

Палеотериология. Были представлены исследования, посвященные представителям ископаемой фауны млекопитающих: реконструкции внешнего облика эласмотерия (*Rhinocerotidae*, *Elasmotherium*), морфологическим и экологическим особенностям гигантской короткомордой гиены (*Pachycrocuta brevirostris*) из плейстоцена Крыма, характеристикам щечных зубов полевок (*Craseomys rufocanus*) из голоценовых и позднеплейстоценовых отложений пещер на Дальнем Востоке, первой находке корнезубых леммингов (*Lemmini*) в плиоцене России. Рассмотрено влияние климатических факторов на исчезновение популяции сайгака с территории Минусинской Котловины. Исследование ископаемой ДНК позднеплейстоценовой лошади *Equus lenensis*, проведенное большим международным коллективом, показало, что ленская лошадь не является предком современной якутской лошади, как предполагалось ранее (Г.Г. Боевский, ИГАБМ СО РАН).

Использование ресурсов и сохранение млекопитающих. Проведен обзор результатов многолетней работы по разведению в неволе и выпуску в природу европейской норки (*Mustela lutreola*): несмотря на отдельные успехи проекта, распространенные ошибки видовой идентификации значительно осложняют задачу реальной оценки состояния популяции угрожаемого вида (А.А. Сидницын, ВНИИ охотничьего хозяйства и зверо-

водства имени профессора Б.М. Житкова). Дана оценка численности и приведены данные о распространении перевязки (*Vormela peregusna*) в Центральном Черноземье. Рассмотрены основные угрозы популяциям сибирской кабарги (*Moschus moschiferus*) в Якутии: по мнению авторов (В.В. Степанова, И.М. Охлопков, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН), климатические изменения, приводящие к увеличению толщины снежного покрова, возросший пресс хищников, развитие золотодобывающей промышленности и браконьерство ставят выживание кабарги в Якутии под угрозу. Проведена оценка генетического разнообразия и структуры шести популяций дикого северного оленя методом полногеномного сканирования. Значительная часть работ была посвящена проблемам сохранения морских млекопитающих. Представлены результаты учета и мониторинга промысла серых китов Берингова моря, оценки численности и распределения ладжской нерпы, анализа выбросов морских млекопитающих на побережье Крыма, результаты Российско-Казахстанского сотрудничества по оценке численности и естественного воспроизводства каспийского тюленя (*Pusa caspica*). Проведенная оценка численности, возрастного и полового состава, уровня береговой смертности позволяет прогнозировать рост популяции моржей (*Odobenus rosmarus divergens*) на береговых лежбищах Чукотки в ближайшие годы (М.В. Чакилев, Р.Л. Батанов, П.С. Гущеров, Тихоокеанский филиал ВНИРО).

Кроме секционных заседаний, в рамках конференции были проведены тематические круглые столы и заседания рабочих групп по изучению различных видов млекопитающих.

Круглый стол “Млекопитающие России – перспективы создания Атласа” (А.А. Лисовский, ИПЭЭ РАН) продолжил тему, открытую на пленарном докладе. Он был посвящен проблемам систематизации фаунистических исследований и подготовке “Атласа млекопитающих Европейской части России”, возможностям применения материалов портала “Млекопитающие России” в териологических исследованиях. Ближайшим результатом проекта станет набор карт российской территории для Атласа европейских млекопитающих (ЕММА2).

Круглый стол “Проблемы инвазий млекопитающих: городские и природные экосистемы” (Л.А. Хляп, А.Н. Мальцев, ИПЭЭ РАН) был посвящен обсуждению острых вопросов инвазий млекопитающих. Участники обсуждали изменение териофауны разных регионов в природных и антропогенных экосистемах России. Рассматривались факты обитания видов за пределами известного ранее ареала, териофауна городов, последствия инвазий млекопитающих, их адаптации к новым

местообитаниям, в т.ч. резистентность синантропных грызунов к антикоагулянтам. Предлагались возможные пути решения ряда проблем, возникающих при инвазиях млекопитающих.

Круглый стол “Актуальность, центры и юбилей кариологического изучения млекопитающих” (И.Ю. Баклушинская, ИБР РАН; Н.Ш. Булатова, С.В. Павлова, ИПЭЭ РАН; С.Н. Матвеевский, ИОГЕН РАН). В целях активизации кариологических исследований по заполнению систематического списка отечественных териоресурсов была проведена ревизия полученных за шестилетний период результатов с целью подготовки отечественного издания – Атласа хромосом млекопитающих. Обсуждались следующие фундаментальные вопросы: половые хромосомы и детерминация пола у млекопитающих, возможность применения закона гомологических рядов Н.И. Вавилова в цитогенетике. Был проведен обзор центров изучения цитогенетики млекопитающих в России, представлены новации по сбору и презентации цитогенетических материалов.

Круглый стол по рукокрылым (С.В. Крусков, Зоомузей МГУ). Аудитории было предложено несколько сообщений, посвященных отдельным вопросам зоогеографии и экологии рукокрылых. Обсуждались фауна рукокрылых горных районов северного Таджикистана, видовой состав рукокрылых на зимовках на западе Белорусии и в пещерах Ленинградской обл., редкая находка восточной ночницы (*Myotis petax*) на территории Токинского Национального парка (Амурская обл.), фенология гигантской вечерницы (*Nyctalus lasiopterus*) в национальном парке Мещера, миграции летучих мышей на побережье Балтийского моря.

Круглый стол по копытным (Д.В. Панченко, ИБ КарНЦ РАН; Т.П. Сипко, ИПЭЭ РАН) был посвящен актуальным вопросам исследований копытных: систематике, распространению, поведению, сезонным перемещениям, структуре популяций и их рациональному использованию, паразитам и болезням, сохранению редких видов. Основное внимание было уделено популяциям дикого лесного северного оленя Карелии, северным оленям Таймыра, Новой Земли. Представлены результаты применения современных методов изучения копытных, в т.ч. с использованием спутниковых радиоошейников и интеллектуального программного обеспечения.

Круглый стол “Наземные беличьи: актуальность исследований и проблемы сохранения” (О.В. Брандлер, ИБР РАН) проводился по инициативе Комиссии по изучению сурков Териологического общества. Особое внимание было уделено причинам сокращения численности и путям сохранения наземных видов беличьих. Обсуждались разнообразные аспекты исследований этой группы: полиандрия, влияние глобального потепления,

спячка, экология, распределение, расселение, численность, генетическая изменчивость, гибридизация и проблема таксономических единиц у наземных беличьих Евразии. По результатам заседания Круглого стола была принята резолюция, включающая следующие позиции: система родов *Spermophilus* и *Marmota* требует дальнейших уточнений; ряд видов сокращает свою численность и область распространения под воздействием как антропогенных факторов, так и естественных процессов; стремительное падение численности крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*), внесенного в Красную книгу Российской Федерации, на всем ареале его распространения вызывает серьезную озабоченность.

Круглый стол рабочей группы по бобрам (А.П. Савельев, ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства; Н.А. Завьялов, ГПЗ “Рдейский”) — обсуждались научные результаты, полученные за последние шесть лет исследователями бобра не только в России, но и в других странах. Участники познакомились с наиболее значимыми монографиями и диссертациями, защищенными в последние годы. Представлена серия сообщений из разных регионов России и зарубежья по разным аспектам биологии бобров: ареал, численность, краевые популяции, средообразующая деятельность, экология и поведение.

Круглый стол по выхухоли (М.В. Рутовская, ИПЭЭ РАН). Русская выхухоль — реликтовый вид, численность которого неуклонно сокращается в течение последних 50 лет и в настоящее время составляет не более 10 тыс. особей. Обсуждались современные данные о состоянии ее популяций в ключевых и нетипичных местообитаниях, проект сохранения русской выхухоли в условиях искусственного содержания и другие острые вопросы по организации ее сохранения. По итогам работы принята резолюция, декларирующая, что состояние популяций русской выхухоли по всему ареалу вызывает тревогу; сокращение численности и фрагментация ареала вызваны антропогенными факторами; изучение биологии и экологии вида не проводится в должном объеме, существующие методы учета выхухоли не пригодны для больших территорий. Эти факторы препятствуют разработке эффективных мер по сохранению выхухоли.

В целом, работа конференции показала, что териологические исследования по систематике, филогении, видообразованию и филогеографии активно ведутся в целом ряде университетов и академических институтов России. Основные группы млекопитающих достаточно равномерно охвачены исследованиями. География представленных работ очень широка и включает большинство регионов России, Беларусь, Украину, Таджикистан, Узбекистан, Вьетнам, Эфиопию,

Китай, Монголию. Высокий уровень многих исследований определяется применением современных молекулярно-генетических методов и строгих статистических подходов к обработке результатов.

Основные достижения в исследовании поведения млекопитающих лежат в области изучения онтогенеза поведения, репродуктивного поведения, когнитивных способностей, игрового поведения. Расширяются возможности современных инструментальных методов мониторинга и дистанционного наблюдения млекопитающих, применяется компьютерное моделирование, расширяется теоретическая база исследований. Хорошие результаты дает сочетание экспериментальных и полевых наблюдений. Экологические работы сосредоточены на изучении популяционных адаптаций, экологических ниш, взаимодействий разных видов, на исследовании индивидуальных эволюционных стратегий особей в рамках одной популяции, влиянии климатических и антропогенных изменений среды на состояние видов и популяций. Активно ведется изучение физиологических сезонных процессов в жизни животных, предложены перспективные методы оценки гормонального статуса особей.

В то же время продолжается снижение интереса исследователей к зоогеографии и фаунистике млекопитающих. Сокращение объема фаунистических исследований могут компенсировать более четкая организация работ и создание современных открытых баз данных, разработка которых сейчас активно ведется. По сравнению с прошлым съездом Териологического общества было представлено меньшее число традиционных морфологических работ. Это связано с широким распространением комплексного морфолого-молекулярного подхода в современной систематике, а морфология все чаще является только одним из методов при решении таксономических задач. В силу очевидных причин традиционная роль морфологии сохраняется в палеотериологии. Исследования в этой области планомерно развиваются. Новые методы датировок и новые молекулярно-генетические методы позволяют работать с остаточными количествами биологического материала ископаемой ДНК и ДНК из музейных коллекций, что дает возможность получать информацию о распространении и фауне млекопитающих относительно недавнего прошлого и реконструировать условия их существования.

Интерес к вопросам практической организации эпизоотологического мониторинга подтверждают многие териологи из организаций Роспотребнадзора. Фундаментальные результаты были получены при применении филогеографического подхода к исследованию паразитофауны. Такие работы позволяют не только понять происхождение

ние и выявить центры распространения видов-паразитов, но и реконструировать историческое прошлое их хозяев.

Значительная часть работ была посвящена актуальным проблемам рационального использования ресурсов млекопитающих, практическим вопросам сохранения редких видов, организации природоохранной деятельности. Широкое применение молекулярно-генетических методов дает возможность более точно определить статус и оценить состояние популяций таких видов. Достигновения в этой области связаны с разработкой технологий разведения редких видов животных в неволе и подготовкой их к выпуску в природу, а современные дистанционные методы наблюдения дают возможность оценивать успех этих мероприятий.

Конференция проходила в атмосфере доброжелательного научного сотрудничества. Стоит отметить возросшее число сильных работ, в т.ч. с участием молодых исследователей, ученых из

отдаленных регионов России, что вселяет надежду на дальнейшее развитие териологии в нашей стране.

Полную информацию о программе конференции, содержании докладов, авторах работ и организациях, которые они представляют, можно получить, ознакомившись со сборником тезисов конференции на сайте Териологического общества при РАН: <https://therio.ru/data/conference/7/622c4239eea62.pdf>.

Конференция проведена при финансовой поддержке АНО “Общество сохранения и изучения дикой природы и содействия развитию социальных программ”, Московского зоопарка, АНО “Эс-Пас”, CLS (Франция), Международного экологического фонда “Чистые моря”. Организаторы благодарны руководству Института общей и неорганической химии имени Н.С. Курнакова РАН за предоставление конференц-зала для пленарных и ряда секционных заседаний.

THE CONFERENCE “MAMMALS IN A CHANGING WORLD: CHALLENGES OF THERIOLOGY” (XI CONGRESS OF THE THERIOLOGICAL SOCIETY AT THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES), MARCH 14–18, 2022

A. V. Kuptsov^{1, *}, V. V. Rozhnov^{1, **}

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Science, Moscow, 199071 Russia*

**e-mail: kauptsov@yandex.ru*

***e-mail: rozhnov-v-2015@yandex.ru*

К 95-ЛЕТИЮ АКАДЕМИКА ВЛАДИМИРА ЕВГЕНЬЕВИЧА СОКОЛОВА

© 2023 г. Н. Ю. Феоктистова^а, *, А. В. Суров^а

^аИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия

*e-mail: feoktistovanyu@gmail.com

DOI: 10.31857/S0044513423040062, EDN: TKOSLS

Первого февраля 2023 г. исполнилось 95 лет со дня рождения академика Владимира Евгеньевича Соколова (рис. 1), выдающегося ученого, зоолога-эколога, крупного организатора науки, всемирно известного деятеля в области охраны природы. В.Е. Соколов 30 лет возглавлял Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова (АН СССР/РАН), одновременно в течение 16 лет заведовал кафедрой зоологии позвоночных и общей экологии Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова и 13 лет руководил Отделением общей биологии Российской академии наук, был бессменным президентом Териологического общества при РАН (об этом читайте в отдельной хронике этого номера журнала). В кратком очерке об этом выдающемся ученом мы постарались отразить основные направления его научной деятельности, связанной прежде всего с зоологией.

Любимым научным направлением Владимира Евгеньевича являлась, конечно, экологическая морфология кожного покрова млекопитающих. Исследования в этой области опирались на классические труды отечественных академиков — А.Н. Северцова, И.И. Шмальгаузена, д.б.н. Б.С. Матвеева, а также на работы австрийских гистологов И. Шаффера и О. Крелинга, представителей американской школы В. Монтаньи и многих других. В серии монографий и обзоров, опубликованных В.Е. Соколовым, в т.ч. в соавторстве с коллегами и учениками созданной им отечественной школы функциональных морфологов, рассмотрены морфологические адаптации наружных покровов к условиям среды. Особенно большой вклад внес Владимир Евгеньевич в формирование представлений о кожном покрове как единой экосоматической системе органов, изучение которой требует комплексного подхода. Круг объектов исследования постоянно расширялся. Помимо громадного числа рецентных видов мировой фауны, изучались и ископаемые формы, например мамонт. Развитие данного направления шло от частного к общему: от адаптаций конкретных структур кожного покрова до создания системных обобщений. И хотя за полувековую научную деятельность Владимир Евгеньевич с

коллегами сделали очень много в исследовании кожного покрова и его дериватов (опубликовано 8 монографий, две из которых на английском языке), созданная им научная школа продолжает работать. Свидетельством тому являются многочисленные статьи и монографии его учеников, регулярно публикуемые, в т.ч. и в Зоологическом журнале.

Естественным развитием этого направления стало всестороннее изучение поведения и химической коммуникации млекопитающих, т.к. описание строения специфических желез и других дериватов кожи необходимо было связать с функциями этих органов. В организованной Владимиром Евгеньевичем группе по изучению химической коммуникации, в которую входили и химики-аналитики, исследовался химический состав экскретов, их роль в управлении поведением животных, раскрывались основные механизмы передачи информации, кодируемой химическими соединениями. По мере накопления данных о роли ольфакторных сигналов в поведении млекопитающих возникал вопрос о том, как химическая коммуникация реализуется в природе. Следует отметить, что проведение наблюдений за поведением животных в естественных условиях и особенно экспериментирование с ними, крайне сложны. Потребовалось создание стационара, где животные могли бы находиться не в виварии, а в условиях, более или менее приближенных к естественным (большие вольеры и экспериментальные полигоны). Такой стационар — научно-экспериментальная база “Черноголовка” Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН — был организован Владимиром Евгеньевичем в 1974 г. и успешно функционирует по настоящее время. Кроме этого стационара, при активной поддержке В.Е. Соколова была создана целая сеть биостанций, расположенных в разных регионах бывшего СССР.

Другим важным направлением научных интересов Владимира Евгеньевича была разработка вопросов систематики млекопитающих. Эта деятельность предусматривала не только описание



Рис. 1. Академик Владимир Евгеньевич Соколов в рабочем кабинете.

новых видов, но и подготовку монографий, учебных и справочных пособий. Знаменитые “Систематика млекопитающих” в трех томах и пятиязычный словарь названий видов животных не потеряли актуальности и через 50 лет. Много внимания Владимир Евгеньевич уделял проблемам первоописания видов, истории териологии. Хорошо известна, например, его книга “Развитие отечественной териологии в XIX веке” (2005), написанная совместно с В.С. Шишкиным.

Необыкновенно быстро, по инициативе Владимира Евгеньевича, расширялась география исследований, и не только стационарных, но и экспедиционных. Организовывались и развивались совместные международные экспедиции и научные центры в Монголии, Вьетнаме, Перу, Боливии, Мексике, Индии, Эфиопии и в других странах. Некоторые из них превратились в постоянно действующие научные структуры и продолжают эффективно функционировать.

Велики заслуги В.Е. Соколова в разработке принципов охраны отдельных видов животных, концепции биосферных заповедников и смежных тем. Он был председателем Комиссии по разработке научных основ сохранения лошади Пржевальского при Отделении общей биологии РАН, многие годы возглавлял Российский комитет по программе ЮНЕСКО “Человек и биосфера”, Национальный комитет биологов России, Российское общество защиты животных и др.

Важной страничкой деятельности Владимира Евгеньевича была работа в научных журналах. В течение 15 лет он был главным редактором Зоологического журнала, членом редколлегий журнала “Доклады РАН”, членом редколлегий журнала “Известия АН СССР. Серия биологическая”, журнала “Природа”, членом редколлегий серии “Академические чтения” АН (издательство “Наука”) и др.

Нельзя не упомянуть и просветительскую деятельность Владимира Евгеньевича, его роль в раз-

работке концепций и программ экологического образования и воспитания. Он был инициатором изданий уникальной иллюстрированной серии “Заповедники СССР”, “Красной книги РСФСР” (1983), “Красной книги СССР” (1984) и инициатором подготовки материалов Красной книги Российской Федерации, увидевшей свет уже после его ухода из жизни. Ко дню рождения Владимира Евгеньевича в его родном Институте была

открыта замечательная выставка рисунков животных, опубликованных в Красной книге Российской Федерации (2-е издание, 2021–2022). Эта выставка, а также ежегодные чтения, посвященные его памяти, являются лишь малой толикой благодарности, которую заслужил этот незаурядный человек, определивший пути развития зоологии на многие годы.

**ANNIVERSARY
TO THE 95th BIRTHDAY OF ACADEMICIAN
VLADIMIR EVGENYEVICH SOKOLOV**

N. Yu. Feoktistova¹, *, A. V. Surov¹

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky pr., 33, Moscow, 119071 Russia*

**e-mail: feoktistovanyu@gmail.com*