

ISSN 0044-4596

Том 84, Номер 1

Январь - Март 2023



ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Том 84, номер 1, 2023

(Воспроизводится в журнале “Current Contents”)

От редколлегии “Журнала общей биологии”	3
Николай Павлович Наумов: ученый, путешественник, учитель <i>Г. Н. Симкин, Н. Д. Поярков, А. Д. Поярков</i>	4
Влияние французской научной школы на развитие биоакустики в Советском Союзе (60–70-е годы прошлого столетия) <i>А. А. Никольский</i>	15
Роль культурных традиций в экологической диверсификации китообразных <i>О. А. Филатова</i>	29
Поведенческий островной синдром и его экологические драйверы в популяции песца острова Медный <i>М. Е. Гольцман, Е. П. Крученкова, Л. О. Доронина</i>	37
Эволюция вирусов в иммунизированных популяциях позвоночных животных <i>П. Л. Панченко</i>	49
Внутривидовое типирование и филогенез возбудителя чумы – микроба <i>Yersinia pestis</i> : проблемы и перспективы <i>В. В. Сунцов</i>	67

Contents

Vol. 84, No. 1, 2023

(Indexed in “Current Contents”)

On behalf of Editorial Board of the Journal of General Biology	3
Nikolay Pavlovitch Naumov: The scientist, the traveler, the teacher <i>G. N. Simkin</i> , <i>N. D. Poyarkov</i> , <i>A. D. Poyarkov</i>	4
Influence of the French scientific school on the development of bioacoustics in the Soviet Union (60–70s of the last century) <i>A. A. Nikol'skii</i>	15
The role of cultural traditions in ecological niche partitioning in cetaceans <i>O. A. Filatova</i>	29
Behavioral island syndrome and its ecological drivers in the Mednyi Island Arctic fox <i>M. E. Goltsman</i> , <i>E. P. Kruchenkova</i> , <i>L. O. Doronina</i>	37
Evolution of viruses in immunized populations of vertebrates <i>P. L. Panchenko</i>	49
Intraspecific typing and phylogeny of the causative agent of the plague – the microbe <i>Yersinia pestis</i> : Problems and perspectives <i>V. V. Suntsov</i>	67

ОТ РЕДКОЛЛЕГИИ “ЖУРНАЛА ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ”

Предлагаемый вниманию читателей “Журнала общей биологии” номер посвящен памяти выдающегося зоолога, эколога, эволюциониста Николая Павловича Наумова. В 2022 году исполнилось 120 лет со дня рождения профессора Наумова.

Н.П. Наумов – один из тех, кто стоял у истоков отечественной экологии, в первую очередь экологии популяций наземных позвоночных животных. Область его интересов обширна и охватывала как теоретические, так и практические области науки. Это и теория популяций (закономерности их организации в пространстве и во времени, проблемы их устойчивости, роль в этом поведе-

ния, потоков сенсорной информации, сигнальных биологических полей), и прикладные аспекты (акустические репелленты, бионика, медицинская зоология) и др.

Номер включает очерк жизни и творчества Н.П. Наумова, а также ряд статей – обзоры состояния науки и итоги многолетних исследований из областей, которыми живо интересовался и в которых оставил свой значительный след Николай Павлович.

Редколлегия “Журнала общей биологии”

НИКОЛАЙ ПАВЛОВИЧ НАУМОВ: УЧЕНЫЙ, ПУТЕШЕСТВЕННИК, УЧИТЕЛЬ

© 2023 г. [Г. Н. Симкин], [Н. Д. Поярко], А. Д. Поярко

Николай Павлович Наумов родился 25 ноября 1902 г. в Москве в семье старообрядцев, живших в районе Таганки. Отец Павел Александрович был учителем гимназии. Главой семьи и владелицей пяти домов на Таганке была бабушка, Елена Григорьевна Наумова, рано овдовевшая и взявшая на свои плечи управление большим хозяйством из пяти домов, воспитание сына и дочери, а потом и внуков. Именно ее влияние на домочадцев стало для Николя Павловича (по его признанию) самым важным и сильным. Обладая выдающейся силой характера и организационной волей, Елена Григорьевна пользовалась большим авторитетом в округе. На свадьбе ее дочери посаженным отцом был сам Петр Аркадьевич Столыпин.

С раннего возраста четверо братьев: Николай, Александр, Сергей и Владимир Наумовы – отличались кипучей энергией, инициативностью, острым умом, практической смекалкой и разносторонностью интересов. В голодном 1918 г. шестнадцатилетний Николай со своими младшими братьями на семейном дачном участке под Битцей, где семья владела шестью гектарами земли, организует станцию натуралистов и любителей природы. Учился Николай Павлович в классической гимназии, а в старших классах в реальном училище. В 1919 г. он поступает в Петровскую (впоследствии Тимирязевскую) сельскохозяйственную академию, которую оканчивает в 1924 г. Одновременно с занятиями в Академии он посещает Московский университет, где слушает лекции и знакомится с М.А. Мензбиром, Б.М. Житковым, И.И. Каблуковым, С.И. Огневым и другими профессорами и преподавателями. Особенно теплые отношения складываются с основоположником научной школы охотоведения зоологом Б.М. Житковым. Вместе с ним Николай Павлович становится одним из организаторов и членом правления Курсов охотоведения при Тимирязевской академии.

После окончания академии Николай Павлович работает учителем биологии в школе и преподает на вечернем рабфаке. Одновременно он становится внештатным практикантом лаборатории биологии и охотничьего промысла, организованной Б.М. Житковым.

В 1926 г. Б.М. Житков предложил Н.П. Наумову поехать в один из самых глухих районов Восточной Сибири – практически неизученный Ту-

руханский край (Эвенкию). Там осенью 1926 г. начиналась первая приполярная перепись населения, появлялись средства и возможность поездок по всей огромной территории Эвенкии. Николай Павлович принимает это предложение и в 1926 г. едет в Красноярск. Всего за несколько месяцев до отъезда в Сибирь Николай Павлович женится на Вере Васильевне Потехиной. До самых последних дней своей долгой и в браке счастливой жизни Вера Васильевна была светлым и добрым ангелом своего мужа, дочери, внуков и всей семьи.

Еще до начала Тунгусской эпопеи Николай Павлович публикует первые статьи (Наумов, 1923, 1924, 1925). Небольшая статья о зимней жизни синичьих стаек (Наумов, 1923) не только экологична, но и этологична. В ней явственно прослеживается острый и конкретный взгляд будущего ученого.

Этот талант исследователя проявился во всех фундаментальных теоретических концепциях Н.П. Наумова: теориях стадий переживания, микроочагов природных болезней, парцеллярных систем и биологических сигнальных полей.

В Красноярск, а затем в Туруханск Николай Павлович приехал в сентябре 1926 г. С первых дней переписи тунгусов ученый понимает всю уникальность ситуации, возможность овладения тайнами выживания народа в нечеловечески суровой, а часто и смертельно опасной среде. Многие годы спустя он признавался, что уникальная стратегия “рассеяния” и динамичного ситуативного “скупивания” как столетнего опыта бытия тунгусов стали ориентиром и доминантой его экологической мысли.

Это выразилось не только в методологии дневников ученого, но и в страстном увлечении картографией Эвенкии. Николай Павлович лично составил несколько больших и подробных карт речной сети Туруханского края. Одна из таких карт с именем ее составителя была типографски тиражирована в начале 30-х годов в местном издательстве.

В 1928 г. в Красноярске родилась его единственная дочь Наталья, будущий медицинский зоолог, глава отдела медицинской зоологии санитарно-эпидемиологической станции Москвы, мать троих внуков-зоологов.

После окончания переписи и подведения итогов Николай Павлович работает охотоведом землеустроительной экспедиции Эвенкийского национального округа. В 1928 г. он переселяется на культбазу Нижней Тунгуски в устье Туры и еще три года работает на фактории школьным учителем в национальной школе и директором лаборатории и краеведческого музея, организованных им.

В Туруханском крае (Эвенкии) Николай Павлович проработал и прожил почти шесть лет. Всю жизнь он вспоминал тунгусов с особой теплотой и любовью. Уже в первые месяцы жизни в Эвенкии Николай Павлович в совершенстве овладел тунгусским языком. Он был не только участником и организатором многих советов и сходок. На первом Съезде советов Эвенкии он был переводчиком. Уже в конце 1926 г., через три месяца работы в Эвенкии Николай Павлович публикует небольшую статью о Туруханском крае (Наумов, 1926). В следующем 1927 г. — статью “На севере Европейской части СССР” (Наумов, 1927). Затем следует ряд работ, посвященных Туруханскому краю и одному из массовых объектов пушного промысла — белке (Наумов, 1928, 1929, 1930а, б).

В 1931 г. Николай Павлович возвращается в Москву. Осенью 1931 г. он зачислен научным сотрудником Зоологического института МГУ в лабораторию под руководством С.И. Огнева. Одновременно Николай Павлович становится доцентом кафедры зоологии и сравнительной анатомии позвоночных животных. Начинается период интенсивной обработки тунгусских материалов. Совместно с А.Н. Формозовым, П.А. Свириденко, В.Г. Стаховским и Н.Б. Бирулей он разverteкает широкое изучение экологии мышевидных грызунов и пушных зверей (в частности, белки). Важнейшими направлениями становятся динамика численности, питание и запасы кормов, методики учета, значение грызунов как хранителей и передатчиков возбудителей болезней, опасных для человека.

К этому времени известность Николая Павловича как исследователя широкого профиля выходит за пределы профессиональной зоологии, а в зоологических кругах его авторитет быстро нарастает. О напряженности и незаурядной эффективности работы молодого 30-летнего исследователя свидетельствуют итоги уже первых лет московского периода его жизни. В 1933 г. опубликованы три работы: две статьи и монография (Наумов, 1933а, б, в). В 1934 г. Николай Павлович публикует 11 работ, среди которых две монографии (Наумов, Курилович, 1934; Наумов, 1934а), пять брошюр (Наумов, 1934б, в, г, д; Наумов и др., 1934). Остальные работы посвящены биологии белки. Работы по описанию орудий лова открыли зоологам, специалистам пушного промысла, этнографам и социологам новый удивительный мир истории

промысла коренных народов Российского Севера. Н.П. Наумов проявил себя как самобытный, талантливый ученик и последователь Б.М. Житкова.

Еще до отъезда в Эвенкию Николай Павлович увлекается странствиями по далеким краям. Летом 1925 г. — Мурманск (р-н Ковды). В январе 1926 г. — поездка в Ленкорань. После возвращения с Тунгуски в 1932 г. — экспедиция на Обь (р-н Северного Сургута). Летом 1933 г. — Казахстан (Джуруно, Темирский р-н). Потом — Украина. Начинается эпопея южных стран, изучение экологии, проблем стациального распределения сусликов, песчанок, полевок, курганчиковой мыши.

В 1934 г. Н.П. Наумову по представлению Московского университета присуждается ученая степень кандидата биологических наук без защиты диссертации и звание старшего научного сотрудника. На биологическом факультете МГУ он организует чтение курса экологии и руководит летней практикой студентов-биологов (Тульская засека). Николай Павлович не прерывает своих связей и дружбы с Б.М. Житковым, а также работы на Лосиноостровской станции натуралистов. Во Всесоюзном институте пушносырьевого хозяйства он читает курс охотничьего промысла для студентов-охотоведов. В 1935 г. после перевода в Москву Академии наук СССР и организации Института эволюционной морфологии им. А.Н. Северцова Николай Павлович поступает в докторантуру при лаборатории эволюционной экологии С.А. Северцова, где в 1941 г. защищает докторскую диссертацию на тему: “Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов”.

В 1936–1937 гг. Николай Павлович поднимает и разрабатывает тему о стациальном распределении мышевидных грызунов (Наумов, 1936, 1937а). В этих работах заложены основы его будущей концепции о стадиях переживания и расселения, развитой в докторской диссертации и монографии 1948 г. В том же 1937 г. и в последующие предвоенные годы в “Зоологическом журнале” опубликованы статьи о биологии грызунов (Наумов, 1937б, 1939, 1940а, в). На I Экологической конференции 1940 г. Николай Павлович выступает с докладом “Очаговость распределения мышевидных грызунов и вопросы борьбы с ними” (Наумов, 1940б). Этот доклад не только является развитием идей о стадиях переживания, но и предвещает теории микроочаговости трансмиссивных заболеваний. Именно эти теоретические концепции Николая Павловича стали в послевоенное время основой его всесоюзной и международной известности как крупнейшего теоретика и практика общей и популяционной экологии и медицинской зоологии. Таким образом, уже к началу войны 1941–1945 гг. авторитет Н.П. Наумова, как одной из ключевых фигур медицинской и экологической мысли, стал неоспоримым.

С началом Великой Отечественной войны Николай Павлович был направлен на изучение природно-очаговых заболеваний, и в первую очередь чумы. В военные годы начаты контакты с противочумными и зоологическими организациями Монголии и Китая, в дальнейшем развернутые в масштабные программы многолетнего сотрудничества трех стран. Николай Павлович принимал участие в ликвидации действующих очагов в Китае и Монголии. В СССР ключевыми экспедиционными центрами становятся Киргизия и Казахстан. Военные годы работ в Казахстане и на Тянь-Шане можно считать периодом формирования теоретических концепций комплексного экосистемного и ландшафтного типа (в том числе и с охватом палеогеографических и геологических проблем).

Николаю Павловичу доводилось встречаться и беседовать с множеством замечательных и выдающихся ученых и натуралистов его времени. Среди них были Э. Майр, Д.Г. Симпсон, Н. Винер, Б. Гржимек, Г. Темброк, С.С. Шварц, М.С. Гиляров, И.Г. Петровский, А.Н. Колмогоров и многие другие. Он вел оживленную переписку с выдающимися экологами своего времени по всему миру. Среди его постоянных корреспондентов были и Ч. Элтон, Дж. Мак-Артур, Дж. Кристиан, Д. Читти, Дж. Калхаун, К. Петрусевич, В. Винн-Эдвардс и многие другие. В военные годы в Киргизии Н.П. Наумову посчастливилось встретиться и работать с И.Г. Иоффе. И эта встреча, по воспоминаниям Николая Павловича, была значительным событием его жизни, каким впоследствии стала встреча и дружба с Н.Г. Олсуфьевым и С.С. Шварцем (одним из многолетних оппонентов его концепции иерархически соподчиняющихся популяций). Возвращение в Москву было отмечено выходом в свет в 1945 г. двух этапных статей, посвященных проблеме динамики численности и ее географической изменчивости (Наумов, 1945; Наумов, Фолитарек, 1945).

В 1945 г. Николай Павлович получает предложение от Е.Н. Павловского организовать и возглавить в Институте эпидемиологии и микробиологии им. Н.Ф. Гамалеи лабораторию медицинской зоологии и принимает его. В лаборатории, созданной Николаем Павловичем, начинали свою профессиональную деятельность многие студенты, аспиранты и выпускники кафедры зоологии позвоночных биолого-почвенного факультета МГУ (Е.В. Карасева, Н.Н. Горчаковская, Н.В. Тупикова, И.А. Емельянова, В.В. Кучерук, С.В. Вишняков, Д.И. Бибиков, М.В. Шеханов, М.Я. Лаврова и др.). В 1945 г. была организована первая Михневская туляремийная экспедиция. Там были усовершенствованы существующие и разработаны новые методики изучения питания, экологии и поведения грызунов. Принципиально новые данные получены при изучении численности, по-

движности, индивидуальных и гнездовых участков, миграций, сезонных и годовых изменений численности грызунов с помощью канавок, плашек, живоловок и мечения зверьков. Впоследствии эти материалы были обобщены Н.П. Наумовым и его сотрудниками в серии статей, на многие десятилетия ставших классикой отечественной полевой и теоретической популяционной экологии.

На Михневском стационаре Николаем Павловичем апробирован метод раскопки нор мелких зверьков и выявления подземных особенностей структуры жизненного пространства, отношений зверьков в поселениях. В это же время Наумов внедряет мечение животных различными способами.

В 1946 г. Николай Павлович с М.В. Шехановым начинает работы на Араломорской противочумной станции по изучению природной очаговости чумы. Вскоре к этим работам активно привлекаются многие талантливые исследователи. Начинается еще один важнейший этап в жизни Николая Павловича — “араломорский”. Значимость проводившихся там работ определяется грандиозностью их практической цели — попытки “оздоровления” (подавления) природных очагов чумы на огромных пространствах Приаральских Каракумов. Программа принята по предложению Николая Павловича в 1958 г. Минздравом СССР и осуществлена под его руководством сотрудниками, выпускниками кафедры зоологии позвоночных МГУ совместно с сотрудниками Араломорской противочумной станции при активном содействии и поддержке ученых и практиков Среднеазиатского противочумного института, Саратовского НИИ “Микроб” и многих других. Среди наиболее активных участников этой эпопеи хотелось бы особенно отметить имена М.В. Шеханова, Е.В. Ротшильда, В.С. Лобачева, В.М. Смирин, Ю.М. Смирин, П.П. Дмитриева, научных сотрудников Араломорской станции С.Н. Варшавского, М.Н. Шилова, К.Т. Крылову, Е.С. Шилову, Б.Д. Беседина, С.Н. Марина, М.А. Дубянского, А.А. Жучаева.

В 1948 г. выходят из печати “Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов” (Наумов, 1948), и по сей день классика отечественной экологии. Сила этих работ в неповторимом виде, чувствовании и понимании тайного мира грызунов.

В 1950–1953 гг. Николай Павлович публикует цикл статей, характеризующих новый, “гамалеевский”, этап его жизни (Наумов, 1950а, б, 1951б, в, 1953б, 1954б; Наумов и др., 1949, 1951; Олсуфьев и др., 1950; Иофф и др., 1951). Соавторы этих работ Николая Павловича в большинстве своем — выдающиеся медицинские зоологи, многие из которых стали в дальнейшем его многолетними

соратниками, научными оппонентами и друзьями. Новым аспектом работы в эти годы становится разработка теории, практики и методологии прогнозов численности млекопитающих и в первую очередь грызунов (Наумов, 1950б, 1951а, в, 1953а).

В 1951 г. Николай Павлович был приглашен в Московский университет на должность заведующего кафедрой зоологии позвоночных биолого-почвенного факультета. Тут сразу же проявляется его организационная энергия. Основными проблемными областями научно-исследовательской работы кафедры становятся популяционная экология и теоретические основы динамики численности животных. В течение нескольких лет университетская школа медицинских зоологов занимает ключевые позиции в системе службы природно-очаговых инфекций. Студенты, аспиранты, молодые и маститые сотрудники кафедры становятся участниками экспедиций медицинских зоологов, руководителями которых многие годы остаются первые выпускники послевоенных лет: Е.В. Карасева (туляремия), М.Я. Лаврова (лептоспироз), Н.Н. Карташев и С.А. Шилова (клещевой энцефалит) и др. Николай Павлович продолжает развивать учение о стабильном распределении грызунов (Наумов, 1954а) и методы мечения (Наумов, 1954в). Таким образом, индивидуальный метод изучения популяций в нашей стране внедрен Н.П. Наумовым.

Под руководством Н.П. Наумова кафедра переживает удивительный подъем. Выходят из печати последние тома многолетнего издания С.И. Огнева (1948, 1950, 1957) “Звери СССР и прилежащих стран”, новое издание “Географии животных” Н.А. Бобринского (1951), очередное издание “Курса зоологии” (Бобринский и др., 1966), в котором второй том выходит под редакцией Б.С. Матвеева. Опубликованы шесть томов капитальной сводки Птиц Советского Союза под редакцией Г.П. Дементьева и Н.В. Гладкова (1951–1954 гг.). Н.В. Башенина осуществляет первые в нашей стране работы по применению теории стресса Селье (Selye, 1950) к проблеме динамики численности грызунов. Стремительно растет авторитет кафедры как центра современных эволюционно-морфологических, орнитологических, экологических, зоогеографических, фаунистических исследований.

Николай Павлович вернулся в университет в должности заведующего кафедрой в 48 лет. Всего три года ушло на подготовку учебника “Экология животных” (Наумов, 1955). В то же время им были подготовлены важнейших лекционных курсы (зоология позвоночных и экология), осуществлялось руководство работой Араломорской экспедиции, курсовыми и дипломными работами студентов, аспирантами.

В эти годы круг его чтения составляли статьи и книги крупнейших экологов прошлого и современников: Клементса (Clements, 1916), Дэвиса (Davis, 1966), Андресварты и Берча (Andrewartha, Birch, 1954), Боденхаймера (Bodenheimer, 1958), Чэпмана (Chapman, 1928), Кларка (Clarke, 1954), Элтона (Elton, 1927), Олли (Allee, 1938, 1951; Allee et al., 1949) и многих других. Николай Павлович одним из первых почувствовал приближение нового этапа развития экологии в работах Андресварты и Берча на трипсах (выделение зависящих и не зависящих от плотности населения факторов динамики численности). В дальнейшем он оценил значение первых работ Селье (Selye, 1950), Читти (Chitty, 1960), Кристиана (Christian, 1950), Колхауна (Calhoun, 1952, 1963) и других исследователей, открывших “постдарвиновский” этап “психо-физиологических” факторов динамики численности.

Николай Павлович своевременно оценил то, что прорыв в “информационные” сферы популяционной экологии и эволюции может стать ключевым фактором в новых областях знаний. Было понятно, что именно этологические аспекты оставляют далеко позади краткий этап увлечения “пространственно-возрастной” структурой популяционных группировок, в которой убитые в ловушках зверьки выступают лишь как обезличенные единицы отсчета. Именно поэтому Николай Павлович с энтузиазмом принял книгу Винн-Эдвардса (Wynne-Edwards, 1962).

Как отметил в своем докладе С.С. Шварц (1960), Н.П. Наумов был первым, кто отважился определить экологию как науку о популяциях. В первом издании его “Экологии животных” (1955) обобщается мировая литература, отечественные и собственные исследования по проблемам индивидуальных и гнездовых территорий, иерархии популяционных систем, экологическим нишам, биосфере. Огромные материалы обобщены им по проблеме питания, сезонным особенностям жизни и жизненным циклам вообще, роли животных в жизни растений и, наоборот, проблеме “хищник–жертва” в самом ее широком понимании. Поистине новым словом в науке стала глава о паразитизме и симбиозе. Вершиной проблемы в наумовском ее понимании становится явление природной очаговости. Здесь мобилизован и собственный опыт ученого, и опыт его сотрудничества с такими профессионалами, как Е.Н. Павловский, Н.Г. Олсуфьев, И.Г. Иоффе, Б.К. Фенюк и др.

В этой работе мы не ставим целью осветить все работы Н.П. Наумова, но останавливаемся на важнейших и только упоминаем его зоогеографические и систематические труды (Наумов, 1933а, 1953в; Наумов, Сыроечковский, 1955).

В 1956 г. из печати выходят две крупные статьи о межвидовых и внутривидовых отношениях (Наумов, 1956а), мечении млекопитающих, их внутривидовых связях (Наумов, 1956б). В 1957 г. в Китае опубликован первый перевод “Экологии животных”. Столь быстрое издание определяется известностью имени автора в Китае еще с военной поры. О высоком авторитете Николая Павловича в эпидемиологических кругах и особенно в противочумной системе свидетельствуют его публикации тех лет и участие в крупных противоэпидемических решениях, программных документах и программных статьях (Наумов, 1957а, б; Наумов и др., 1957а, б; Наумов, Шилова, 1957).

В 1958 г. Николая Павловича избирают на должность декана биолого-почвенного факультета МГУ. В этой должности он работал 12 лет. В том же году по предложению Николая Павловича Минздрав СССР принимает программу “Оздоровления природных очагов чумы в Приаральском регионе”. В острых дискуссиях отрабатываются представления об очаговых территориях, автономных и зависимых очагах, элементарных очагах, типах поселений грызунов, методах их выявления, мониторинга, стратегиях и тактике подавления. В 1958 г. Николай Павлович публикует ряд статей по медицинской зоологии (Наумов, 1958а, б) вопросом динамики численности и взаимодействия организмов и популяций со средой (Наумов, 1958в, г).

1959 г. для Николая Павловича оказался весьма результативным. Опубликованы работы по медицинской зоологии (Наумов и др., 1959а, б; Наумов, 1959б), работы на английском и румынском языках (Наумов, 1959а, б) о динамике численности наземных позвоночных, а также о внутривидовой структуре у высших позвоночных и некоторых вопросах ее изучения эколого-физиологическими методами (Наумов, 1959а), о методических проблемах участия зоологов в естественно-историческом районировании СССР для целей сельского хозяйства (Наумов, Груздев, 1959).

Одним из главных событий деканства Николая Павловича был разгром лысенковцев на биологическом факультете и практическое прекращение их деятельности в качестве преподавателей. На это поистине опасное действие он решился после долгой и серьезной беседы с ректором МГУ И.Г. Петровским. По воспоминаниям Николая Павловича, и ректор, и декан пошли на длинную прогулку вокруг Главного здания МГУ на Воробьевых горах, так как ректорский кабинет не подходил для такого рода бесед. Самую решительную поддержку на биологическом факультете и на Совете университета Николай Павлович получил и от своего друга А.Н. Белозерского (вице-президента АН СССР). Однако партийная организация была решительно против увольнения и снятия с

постов приверженцев Лысенко. На общем собрании ученого совета МГУ победила точка зрения декана биофака и его сторонников.

В 1960 г. начался новый этап в истории кафедры. Весной 1960 г. Николай Павлович решил организовать группу биологической акустики. В следующем же 1961 г. в АН СССР появились сведения о состоявшемся в США симпозиуме, на котором было принято решение о начале работ по новому научному направлению — бионике. Осенью при Совете по кибернетике при Президиуме АН СССР под руководством члена-корреспондента Б.С. Сотскова была создана Секция бионики. Николай Павлович и Г.Н. Симкин были включены в состав Президиума этой секции (где и проработали более 25 лет). Практически в то же время аналогичная секция была создана при Научно-техническом Совете Минвуза РСФСР. Николай Павлович был назначен председателем этой секции.

За время работы под контролем секции в системе Минвуза было организовано почти 130 проблемных лабораторий самого различного профиля (в том числе и по бионике). В 1962 г. Николай Павлович приглашает на работу по новой тематике В.Д. Ильичева, несколько позже к работам присоединяется Ф.Я. Дзержинский. В июле 1963 г. при кафедре зоологии позвоночных организована лаборатория бионики. В начале 60-х годов кафедра заключает несколько хозяйственных договоров, на основе которых получает значительные средства, в том числе для приобретения нового уникального оборудования и организации экспедиционных работ практически по всей территории Союза. Один из первых договоров под руководством Н.П. Наумова был заключен по изучению зрительного анализатора позвоночных, в том числе и сетчатки глаза. Ответственным исполнителем этой тематики по птицам стал Н.Н. Карташев. Впервые в мире на большом сравнительном материале были заложены основы экологической (точнее этологической) трактовки особенностей микроструктуры рецепторного аппарата сетчатки птиц — направление, получившее в дальнейшем наименование “экологическая морфология”. Группа Г.Н. Симкина подобные работы проводила по сетчатке и нейронным структурам млекопитающих. Самостоятельную группу на кафедре организовал В.Е. Соколов (биотелеметрия, экологическая и функциональная морфология кожного покрова млекопитающих, кожных желез, хемокommunikация, поведение, биомеханика дельфинов и др.).

В начале 60-х годов Н.П. Наумов, Н.Н. Карташев, Г.Н. Симкин при участии В.Д. Ильичева организовали и в течение пяти лет читали курс “Ориентация животных” для студентов кафедры. В 1961 г. по инициативе Н.П. Наумова кафедрой был организован и проведен I Международный

териологический симпозиум (Наумов, 1961). Николай Павлович совместно с Г.В. Никольским публикует этапную статью (Наумов, Никольский, 1962). Объединение в работе теоретических принципов анализа динамики численности наземных позвоночных и рыб позволило авторам осветить ряд принципиально важных проблем, традиционно специфичных для двух этих комплексов позвоночных.

В 1963 г. выходит из печати новое второе издание “Экологии животных” (Наумов, 1963а), где были серьезно переработаны практически все главы и многие разделы. Эта работа имела огромное значение и в образовательном процессе, и как обобщающая научная сводка. Не случайно “Экология животных” 1963 года длительное время оставалась самой часто цитируемой отечественной экологической работой. Эта книга переведена и издана в США, Великобритании, Японии, Китае, Польше, Румынии и Чехословакии (Наумов, 1957г, 1967ж; Naumov, 1961a, b, 1972).

Растет и авторитет Николая Павловича на посту декана биолого-почвенного факультета МГУ. Форма хозяйственных работ открывает возможности приобретения самого современного оборудования. Николай Павлович активно поддерживает все начинания кафедр. Дружеские отношения возникают у него с ректором И.Г. Петровским, оказывающим новым направлениям серьезную поддержку. Положение декана обязывает к публикации работ широкого методологического плана (Наумов, 1963б, в).

В 1965 г. кафедра и факультет принимают активное участие в организации и проведении I Всесоюзной конференции по бионике. Конференция была проведена в актовом зале Московского университета и привлекла более 1500 участников. В работе президиума принимали участие П.К. Анохин, В.В. Парин и ряд других академиков. Публикуются работы по изучению ориентации и управлению поведением (Наумов и др., 1963, 1964а, б, 1965а, б, в; Наумов, Ильичёв, 1965а, б). В эти годы продолжается плодотворная работа в области медицинской зоологии (Наумов, Касаткин, 1963; Наумов, 1964; Наумов, Лобачев, 1964, 1965; Наумов и др., 1965в).

Николай Павлович активно участвует в отечественном издании зарубежных книг, пишет рецензии, предисловия и послесловия ко многим переводным изданиям (Наумов, 1953г, 1954г, 1957в, 1958д, 1962а, б, 1965б, 1966а, б, в, 1967д, 1969, 1970, 1971г, 1975б; Наумов, Поярков, 1980). Эти книги ведущих мировых специалистов активизировали стремление молодых исследователей к внедрению новейших мировых разработок в арсенал советской биологии. В 1965 г. по приглашению Николая Павловича К.Э. Фабри, профессор факультета психологии МГУ, с осени 1966 г. на-

чинает чтение годового курса этологии. Классическая этология в лоренцевской ее трактовке становится профильной дисциплиной кафедры. В течение многих лет кафедра оставалась единственным учебным центром по этологии не только в СССР, но и среди вузов социалистических стран, где была под негласным запретом. Молодое поколение экологов и этологов кафедры и многие студенты и аспиранты Н.П. Наумова – И.А. Шилов, Н.В. Башенина, С.А. Шилова и др. – активно включаются в разработку новой “синтетической теории” динамики численности животных. В 1965 г. Николай Павлович публикует этапную работу “Пространственные особенности и механизмы динамики численности наземных позвоночных” (Наумов, 1965а).

В эти годы на кафедре активно развиваются и классические зоологические направления. В 1966 г. выходит первый том “Млекопитающих Советского Союза” под редакцией В.Г. Гептнера и Н.П. Наумова (1961). Во втором томе Н.П. Наумов (1967г) не только редактор, но и автор очерка (“Волк”).

В 1966 г. кафедра и факультет организуют и проводят конференцию, посвященную 100-летию со дня рождения А.Н. Северцова. Николай Павлович выступает с пленарным докладом: “Об эволюции биологических макросистем”. Понятие “биологические макросистемы” входит в реестр новых идей науки (Наумов, 1963, 1966г). В 1967 г. издательство МГУ публикует новое издание книги А.Н. Северцова “Главные направления эволюционного процесса” с предисловием Н.П. Наумова (1967а).

Среди работ Николая Павловича следует отметить участие в статье о математическом моделировании экологических систем – одну из первых отечественных работ по новой проблеме (Рубин и др., 1966). В 1967 г. опубликованы три этапные работы: “Об эволюции биологических макросистем” (Наумов, 1967в); “Уровни организации живой материи” (Наумов, 1967е), “Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных” (Наумов, 1967б). В последней впервые введено и охарактеризовано новое понятие “парцеллярных” группировок и парцеллярной организации поселений позвоночных животных, в дальнейшем ставшее одной из ключевых идей популяционной концепции Николая Павловича. Он вводит это понятие, чтобы определить основной уровень протекания поведенческих процессов в сообществах животных, так как сама по себе популяция не может быть таковой.

В 1967 г. после мучительной болезни умирает единственная и горячо любимая дочь Николая Павловича, Наташа. Этот тяжелейший удар он перенес мужественно, хотя силы его были подорваны.

В апреле 1970 г. решением ГКНТ Совета Министров СССР в Московском университете при биолого-почвенном факультете расширяется проблемная лаборатория бионики. Дополнительно к штатам выделяется 20 дополнительных ставок — факт беспрецедентный для тех лет даже по сравнению с оснащением космических и оборонных лабораторий. В ближайшие годы ПНИЛ бионики стала одной из крупнейших проблемных лабораторий университета, Минвуза и Академии наук. Создание проблемной лаборатории бионики, организация секции бионики СЭВ, разработка программы многолетнего научно-технического сотрудничества стран-членов СЭВ по основным направлениям бионики открыли широкие возможности государственной поддержки исследований.

Н.П. Наумов встречается с А.Н. Косыгиным, участвует в совещаниях в Кремле. В результате проблемная лаборатория получает ценное оборудование для изучения эхолокации летучих мышей. Начинаются работы по изучению звуковой коммуникации млекопитающих, которые начали проводить А.А. Никольский и Т.Ю. Лисицина.

Успехи и энтузиазм весны 1970 г. были омрачены внезапной отставкой Н.П. Наумова с поста декана биолого-почвенного факультета (партком МГУ не простил разгрома лысенковцев и отыгрался при первой возможности на его инициаторе).

В 1971 г. опубликована программная статья с изложением принципа “парцеллярных структур” (Наумов, 1971б). В том же году выходит работа “Уровни организации живой материи и популяционная биология”, в которой впервые вводится понятие биологических сигнальных полей (Наумов, 1971а). В сборнике “Философские проблемы эволюционной теории” Николай Павлович публикует статью “Эволюция надорганизменных систем” (Наумов, 1971в). В феврале он делает доклад на I Всесоюзном совещании по экологии и эволюционным аспектам поведения на тему “Этологическая структура популяций наземных позвоночных”. Одновременно с аналогичной темой доклада выступает И.А. Шилов. Оба доклада знаменуют собою начало новой эпохи и нового направления экологической мысли, получившего впоследствии название проблемы “пространственно-этологической структуры популяций”.

В 1972 г. опубликован капитальный труд — монография “Природный очаг чумы в Приаральских Каракумах” (Наумов и др., 1972а). Монография фактически стала итогом 30-летней научной деятельности Николая Павловича, итогом всех его важнейших теоретических концепций, всего выдающегося практического опыта. В 1972 г. выходит в свет учебное пособие “Биологическая кибернетика” (Коган и др., 1972).

В 1972 г. Николай Павлович публикует ряд проблемных статей по разным тематикам: “Про-

блемы и задачи популяционной биологии” (Наумов, 1972а), “Охрана природы. Опыт и перспективы: нужны специалисты по биосфере” (Наумов, 1972б), “Человечество и биосфера” (Наумов, 1972в). Эти работы были частью программы исследований и тем кафедры по международной программе “Человек и биосфера”. В дополнение к монографии опубликовано три работы по природной очаговости чумы (Наумов, 1972г, д; Наумов и др., 1972б). Совместно с М.Е. Гольцманом опубликована работа “Поведенческие и физиологические реакции млекопитающих на запахи сородичей по виду” (Наумов, Гольцман, 1972). Она являлась свидетельством выхода на научную арену нового поколения специалистов кафедры. Статья стала пионерным явлением, сыгравшим важную роль в формировании концепции Николая Павловича о биологических сигнальных полях и развитии теории пространственно-этологической структуры популяций.

70-летний юбилей 25 ноября 1972 г. прошел в присутствии множества гостей из республик Союза.

В 1973 г. Николай Павлович публикует статьи: “Теоретические основы и принципы экологии”, “Популяционная экология” (Наумов, 1973а, б). Появляется в печати первая работа, полностью посвященная новой концепции Н.П. Наумова о биологических сигнальных полях (Наумов, 1973в). Теория сигнальных полей развивается Николаем Павловичем в дальнейшей серии работ (Наумов, 1975а, 1976а, 1977; Наумов и др., 1981; Никольский и др., 1975). Продолжается публикация работ в области бионики (Наумов, 1973г, 1979а), медицинской зоологии (Леви и др., 1973; Наумов и др., 1973) и общей теории популяций (Наумов, 1974а, б, 1978, 1979б).

В 1973 г. начинается нелегкая и ответственная работа над двухтомным учебником “Зоология позвоночных” (совместно с Н.Н. Карташевым), по мечте Николая Павловича — учебником нового типа, органически сочетающим классичность описательной зоологии и новаторство физиологических, функциональных идей, фактов и механизмов. Учебник вышел в 1979 г. (Наумов, Карташов, 1979).

В конце 70-х—начале 80-х Николай Павлович — соавтор ряда работ по поведению и коммуникации млекопитающих, активнейшую роль в реализации которых сыграли А.А. Никольский и М.Е. Гольцман и их ученики (Никольский и др., 1975; Гольцман и др., 1977; Наумов и др., 1981).

Николай Павлович много и плодотворно преподавал практически все годы своей трудовой деятельности. Кроме учебников в соавторстве с коллегами им разработаны программы важнейших лекционных и практических курсов для студентов. Под его руководством защищены 10 докторских и более 40 кандидатских диссертаций, многие и многие дипломные работы. Он благода-

рил судьбу за возможность и необходимость непрерывного творческого и духовного общения с молодежью. Даже на склоне лет уникальной чертой его облика оставалось неистощимое стремление к поиску нового.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобринский Н.А.*, 1951. География животных. М.: Учпедгиз. 384 с.
- Бобринский Н.А., Матвеев Б.С., Банников А.Г., Лебедев В.Д., Формозов А.Н., Дементьев Г.П.*, 1966. Курс зоологии. Т. 2. Зоология позвоночных. М.: Высш. шк. 493 с.
- Гольцман М.Е., Наумов Н.П., Никольский А.А., Овсяников Н.Г., Пасхина Н.М., Смирин В.М.*, 1977. Социальное поведение большой песчанки (*Rombomys opritus*) // Поведение млекопитающих. М.: Наука. С. 5–69.
- Дементьев Н.А., Гладков Н.А.* (ред.), 1951–1954. Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука. Т. 1. 652 с. Т. 2. 480 с. Т. 3. 680 с. Т. 4. 640 с. Т. 5. 803 с. Т. 6. 792 с.
- Иофф И.Г., Наумов Н.П., Абрамов Ф.И., Фолитарек С.С.*, 1951. Природные очаги чумы Центрального Тянь-Шаня. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 110–193.
- Коган А.Б., Наумов Н.П., Режабек В.Г., Чароев О.Г.*, 1972. Биологическая кибернетика: Учебное руководство. М.: Высш. шк. 361 с.
- Леви М.И., Бибикина В.А., Наумов Н.П., Лобачев В.С.*, 1973. Методические материалы по чуме, выпущенные противочумными институтами в 1971–1972 годах // Зоол. журн. Т. 52. № 1. С. 142–145.
- Наумов Н.П.*, 1923. К биологии синиц // Тр. Московского лесного ин-та. Вып. 1. С. 101–104.
- Наумов Н.П.*, 1924. Московские курсы охотоведения // Охотничье дело. № 1. С. 15–16.
- Наумов Н.П.*, 1925. К биологии ушастой совы // Украинский охотник. № 3. С. 24–26.
- Наумов Н.П.*, 1926. О Туруханском крае // Охотник. № 11. С. 34–36.
- Наумов Н.П.*, 1927. На севере Европейской части СССР // Охотник. № 1. С. 15–17.
- Наумов Н.П.*, 1928. В Туруханском крае // Земледелие. Вып. 4. С. 28–62.
- Наумов Н.П.*, 1929. К вопросу о северном землеустройстве // Охотник. № 3. С. 17–20.
- Наумов Н.П.*, 1930а. Материалы к познанию “урожая” белки // Тр. Лосино-островской опытной станции, биология. Вып. 7. С. 103–120.
- Наумов Н.П.*, 1930б. Промысловые млекопитающие Туруханского края // Советский север. Кн. 3. С. 28–41.
- Наумов Н.П.*, 1933а. За социалистическое охотничье хозяйство // Советский север. Кн. 5. С. 8–12.
- Наумов Н.П.*, 1933б. Дикий северный олень. М.: КОИЗ. 72 с.
- Наумов Н.П.*, 1933в. К фауне млекопитающих Тунгусского округа // Бюлл. НИИ зоологии МГУ. Вып. 1. С. 25–51.
- Наумов Н.П.*, 1934а. Млекопитающие Тунгусского округа // Тр. Полярной комиссии АН СССР. Вып. 17. 88 с.
- Наумов Н.П.*, 1934б. Орудия добывания промысловых животных. М.: КОИЗ. 52 с.
- Наумов Н.П.*, 1934в. Пасти и кулемы на лисиц и песцов. М.: КОИЗ. 44 с.
- Наумов Н.П.*, 1934г. Опадные самолеты на куниц. М.: КОИЗ. 24 с.
- Наумов Н.П.*, 1934д. Плашки. М.: КОИЗ. 38 с.
- Наумов Н.П.*, 1936. Об особенностях стационарного распределения мышевидных грызунов на Юге Украины // Зоол. журн. Т. 15. № 4. С. 674–696.
- Наумов Н.П.*, 1937а. К вопросу о стационарном распределении мышевидных грызунов // Уч. зап. МГУ. Вып. 13. С. 3–38.
- Наумов Н.П.*, 1937б. О сравнительной интенсивности размножения и гибели серой полевки и степной пеструшки // Зоол. журн. Т. 16. № 2. С. 331–336.
- Наумов Н.П.*, 1939. Экологические особенности степных мышей и полевков // Зоол. журн. Т. 18. № 4. С. 711–732.
- Наумов Н.П.*, 1940а. Экология курганчиковой мыши // Тр. Ин-та эвол. морфологии АН СССР. Т. 3. Вып. 1. С. 33–77.
- Наумов Н.П.*, 1940б. Очаговость распространения мышевидных грызунов и вопросы борьбы с ними // Тез. докл. 1-й Экол. конф. Киев. С. 63–64.
- Наумов Н.П.*, 1940в. Полевое изучение питания грызунов // Тез. докл. 1-й Экол. конф. Киев. С. 65–66.
- Наумов Н.П.*, 1945. Географическая изменчивость динамики численности и эволюция // Журн. общ. биологии. Т. 6. № 1. С. 37–52.
- Наумов Н.П.*, 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 204 с.
- Наумов Н.П.*, 1950а. Обязательные мероприятия по борьбе с мышевидными грызунами в полях. М.: Мин. здравоохранения СССР. С. 18–31.
- Наумов Н.П.*, 1950б. Динамика населения и методы прогноза численности обыкновенной полевки в центральных областях СССР // Тез. докл. II Экол. конф. Киев. С. 57–61.
- Наумов Н.П.*, 1951а. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов // Фауна и экология грызунов. Вып. IV. М.: МОИП. С. 3–21.
- Наумов Н.П.*, 1951б. Вредные грызуны и борьба с ними. М.: Изд-во Ин-та санитарного просвещения. С. 1–11.
- Наумов Н.П.*, 1951в. Новые методы борьбы с обыкновенной полевкой // Зоол. журн. Т. 30. № 5. С. 466–476.
- Наумов Н.П.*, 1953а. Динамика численности обыкновенной полевки и методы ее прогнозов // Зоол. журн. Т. 32. № 2. С. 300–311.
- Наумов Н.П.*, 1953б. Вредные грызуны и борьба с ними. Изд. II, перераб. М.: Изд-во Ин-та санитарного просвещения. С. 1–13.
- Наумов Н.П.*, 1953в. Барханный кот в Средней Азии // Природа. № 12. С. 115.
- Наумов Н.П.*, 1953г. Эктопаразиты (рецензия на сборник) // Зоол. журн. Т. 32. № 3. С. 562–563.
- Наумов Н.П.*, 1954а. Типы поселений грызунов и их экологическое значение // Зоол. журн. Т. 33. № 2. С. 268–289.
- Наумов Н.П.*, 1954б. Эпизоотологическое значение типов поселений грызунов // Сессия АМН СССР, посвященная 70-летию акад. Е.Н. Павловского. М.: Изд-во АН СССР. С. 71–72.
- Наумов Н.П.*, 1954в. Некоторые итоги мечения (кольцевания) наземных млекопитающих в связи с изучением их внутривидовых связей // Тез. докл. III Экол. конф. Киев. С. 117–120.
- Наумов Н.П.*, 1954г. Естественные сообщества. А. Дайс (рецензия) // Новые книги за рубежом (биология). № 9. С. 65–70.

- Наумов Н.П., 1955. Экология животных. М.: Изд-во Сов. наука. 533 с.
- Наумов Н.П., 1956а. Межвидовые и внутривидовые отношения у животных (преимущественно позвоночных) // Успехи соврем. биологии. Т. 11. № 1. С. 74–89.
- Наумов Н.П., 1956б. Мечение млекопитающих и изучение их внутривидовых связей // Зоол. журн. Т. 35. № 1. С. 3–15.
- Наумов Н.П., 1957а. Внутривидовые связи у млекопитающих и их изучение с помощью мечения // Вопросы экологии. Т. 2. С. 5–11.
- Наумов Н.П., 1957б. Роль теплокровных животных в природных очагах болезней // Тез. докл. юбилейной сессии Ин-та эпидемиологии и микробиологии АМН СССР. С. 6–8.
- Наумов Н.П., 1957в. Рецензия на книгу А.П. Бекстон “Жизнь животных” // Новые книги за рубежом. Сер. биология. № 4. С. 7–8.
- Наумов Н.П., 1957г. Экология животных. Пекин: Изд-во АН КНР. 465 с. (На китайском языке).
- Наумов Н.П., 1958а. Некоторые итоги и перспективы медицинской зоологии (позвоночных) // Зоол. журн. Т. 37. № 3. С. 320–333.
- Наумов Н.П., 1958б. Теплокровные животные – хранители болезней человека // Природноочаговые заболевания. Сб. тр. конф., посвященной 50-летию Томского ин-та вакцин и сывороток. Томск. С. 32–40.
- Наумов Н.П., 1958в. Некоторые основные вопросы динамики населения животных // Зоол. журн. Т. 37. № 5. С. 659–675.
- Наумов Н.П., 1958г. Взаимодействия со средой одиночных организмов и популяций животных // Философские вопросы естествознания. № 1. С. 289–307.
- Наумов Н.П., 1958д. Рецензия на книгу Г.Л. Кларк “Элементы экологии” // Новые книги за рубежом. Сер. биология. № 2. С. 3–4.
- Наумов Н.П., 1959а. Внутривидовая структура у высших позвоночных и некоторые вопросы ее изучения эколого-физиологическими методами // Тез. докл. Совещания по экологии и физиологии. Т. 2. С. 65–67.
- Наумов Н.П., 1959б. Некоторые итоги и перспективы медицинской зоологии // Природная очаговость и эпидемиология особо опасных инфекционных заболеваний. Саратов. С. 409–421.
- Наумов Н.П., 1961. Первый международный териологический симпозиум // Зоол. журн. Т. 40. № 4. С. 634–636.
- Наумов Н.П., 1962а. Рецензия на книгу Ш. Кайзер “Физиология естественной спячки” // Новые книги за рубежом. Сер. биология. № 4. С. 8–10.
- Наумов Н.П., 1962б. Рецензия на сборник “Биологические проблемы, возникающие при борьбе с вредителями и болезнями” // Новые книги за рубежом. Сер. биология. № 5. С. 63–64.
- Наумов Н.П., 1963а. Экология животных. Изд. 2, перераб. М.: Высш. шк. 618 с.
- Наумов Н.П., 1963б. Биологические макросистемы // Природа. № 5. С. 22–29.
- Наумов Н.П., 1963в. Органический мир как целое // Очерки диалектики живой природы. М.: Изд-во Соцэкгиз. С. 100–131.
- Наумов Н.П., 1964. Микроструктура и устойчивость природных очагов болезней // Зоол. журн. Т. 43. № 3. С. 322–333.
- Наумов Н.П., 1965а. Пространственные особенности и механизмы динамики численности наземных позвоночных // Журн. общ. биологии. Т. 26. № 6. С. 625–633.
- Наумов Н.П., 1965б. Рецензия на книгу Калхаун Э. “Физиологическая териология” // Новые книги за рубежом. Сер. биология. № 5. С. 28–30.
- Наумов Н.П., 1966а. Рецензия на книгу В. Мартен “Бионика” // Новые книги за рубежом. Сер. биология. № 4. С. 5–6.
- Наумов Н.П., 1966б. Предисловие редактора к книге Р. Райт “Наука о запахах”. М.: Изд-во “Мир”. С. 5–8.
- Наумов Н.П., 1966в. Предисловие редактора к книге Л. Милн “Чувства животных и человека”. М.: Изд-во “Мир”. С. 5–9.
- Наумов Н.П., 1966г. Об эволюции биологических макросистем // Тез. докл. научн. конф., посвященной 100-летию со дня рождения акад. А.Н. Северцова. С. 42–48.
- Наумов Н.П., 1967а. А.Н. Северцов и современные представления о биологическом прогрессе // Главные направления эволюционного прогресса. М.: Изд-во МГУ. С. 173–185.
- Наумов Н.П., 1967б. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных // Зоол. журн. Т. 46. № 10. С. 1470–1482.
- Наумов Н.П., 1967в. Об эволюции биологических макросистем // Журн. общ. биологии. Т. 28. № 6. С. 635–643.
- Наумов Н.П., 1967г. Волк // Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. М.: Высш. шк. С. 146–193.
- Наумов Н.П., 1967д. Предисловие к книге В. Мартек “Бионика”. М.: Изд-во “Мир”. С. 1–7.
- Наумов Н.П., 1967е. Уровни организации живой материи // Тез. докл. конф. Методические вопросы системно-структурного исследования. М.: Изд-во МГУ. С. 89–94.
- Наумов Н.П., 1967ж. Экология животных. Токио: Изд-во “Kotou”. 667 с. (На японском языке).
- Наумов Н.П., 1969. Рецензия на книгу Л. Герарден “Бионика” // Новые книги за рубежом. Сер. биология. № 9. С. 4–5.
- Наумов Н.П., 1970. Послесловие к книге П. Кроукрофт “Артур, Билл и другие”. М.: Изд-во “Мир”. С. 149–157.
- Наумов Н.П., 1971а. Уровни организации живой материи и популяционная биология // Журн. общ. биологии. Т. 32. № 6. С. 651–666.
- Наумов Н.П., 1971б. Пространственная структура вида у млекопитающих // Зоол. журн. Т. 50. № 7. С. 965–980.
- Наумов Н.П., 1971в. Эволюция надорганизменных систем // Философские вопросы эволюционной теории. Т. 1. М.: Наука. С. 38–40.
- Наумов Н.П., 1971г. Рецензия на книгу Э. Бейли “Введение в современную биологию” // Новые книги за рубежом. Сер. биология. № 4. С. 29–30.
- Наумов Н.П., 1972а. Проблемы и задачи популяционной биологии // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука. С. 322–331.
- Наумов Н.П., 1972б. Курс “Охраны природы”. Опыт и перспективы; нужны специалисты по биосфере // Вестн. Высш. шк. № 3. С. 25–28.
- Наумов Н.П., 1972в. Человечество и биосфера // Вестн. МГУ. Сер. биология и почвоведение. № 3. С. 10–21.

- Наумов Н.П.*, 1972г. Попытка оздоровления одного из пустынных очагов чумы // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 13. С. 51–67.
- Наумов Н.П.*, 1972д. Научные основы прогнозов природно-очаговых болезней // Итоги развития учения о природной очаговости. М.: Изд-во “Медицина”. С. 212–228.
- Наумов Н.П.*, 1973а. Теоретические основы и принципы экологии // Современные проблемы экологии. М.: Изд-во МГУ. С. 3–20.
- Наумов Н.П.*, 1973б. Популяционная экология (проблемы и задачи) // Современные проблемы экологии. М.: Изд-во МГУ. С. 76–88.
- Наумов Н.П.*, 1973в. Сигнальные (биологические) поля и их значение в жизни животных // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 6. С. 808–817.
- Наумов Н.П.*, 1973г. Бионика и надорганизменные системы // Проблемы бионики. М.: Наука. С. 7–14.
- Наумов Н.П.*, 1974а. Биологическая структура вида у млекопитающих // Simposium Theriologicum II. Praha: Academia. P. 1–5.
- Наумов Н.П.*, 1974б. Механизмы взаимодействия популяций (на примере некоторых млекопитающих и птиц) // Зоол. журн. Т. 53. № 6. С. 832–847.
- Наумов Н.П.*, 1975а. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Вестн. АН СССР. № 2. С. 55–62.
- Наумов Н.П.*, 1975б. Предисловие к русскому изданию книги Ю. Одума “Основы экологии”. М.: Изд-во “Мир”. С. 1–2.
- Наумов Н.П.*, 1976а. Биологические сигнальные поля, поведение и популяционная организация животных // Групповое поведение животных. М.: Наука. С. 281–283.
- Наумов Н.П.*, 1976б. Рецензия на книгу В. Ковальский “Геохимическая экология” // Экология. № 2. С. 108–110.
- Наумов Н.П.*, 1977. Биологические сигнальные поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 93–110.
- Наумов Н.П.*, 1978. Стратегия воздействий на популяции млекопитающих // II Съезд Всесоюз. териол. об-ва. М.: Наука. С. 68–76.
- Наумов Н.П.*, 1979а. Териология и бионика // II Междунар. териол. конгресс. Прага. С. 153–161.
- Наумов Н.П.*, 1979б. Вопросы эволюционной экологии // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. Т. 84. № 6. С. 15–26.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е.*, 1972. Поведенческие и физиологические реакции млекопитающих на запахи сородичей по виду // Успехи соврем. биологии. Т. 73. № 3. С. 427–443.
- Наумов Н.П., Груздев В.В.*, 1959. Некоторые методические вопросы участия зоологов в естественно-историческом районировании СССР для целей народного хозяйства // Мат-лы 3-го совещания по естественно-историческому и экономико-географическому районированию СССР. М.: Изд-во МГУ. С. 91–95.
- Наумов Н.П., Карташов Н.Н.*, 1979. Зоология позвоночных. М.: Изд-во Высш. шк. Т. 1. 333 с. Т. 2. 272 с.
- Наумов Н.П., Касаткин Б.М.*, 1963. Организационно-методические указания по истреблению большой песчанки с целью оздоровления территории от чумы. М.: Изд-во МГУ. 19 с.
- Наумов Н.П., Курилович А.П.*, 1934. Советская Тунгусия. М.: Изд-во Госплана СССР. 80 с.
- Наумов Н.П., Лобачев В.С.*, 1964. Изучение элементарных очагов чумы и опыт их оздоровления в Приаральских Каракумах // Реферат доклада на 1-й годичной научно отчетной конф. биолого-почвенного ф-та МГУ. М.: Изд-во МГУ. С. 134–135.
- Наумов Н.П., Лобачев В.С.*, 1965. Структура поселений и подвижность больших песчанок // Мат-лы 4-й науч. конф. по природной очаговости и профилактике чумы. Алма-Ата: “Кайнар”. С. 178–181.
- Наумов Н.П., Никольский Г.В.*, 1962. О некоторых общих закономерностях динамики популяций животных // Зоол. журн. Т. 41. № 8. С. 1132–1141.
- Наумов Н.П., Поярков А.Д.*, 1980. Рецензия на книгу “Поведение и экология волка” под редакцией Э. Клингхамера // Бюлл. изд-ва “Прогресс”. С. 16–18.
- Наумов Н.П., Сыроечковский Е.Е.*, 1955. О северной границе распространения гребнепалого тушканчика // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 9. № 4. С. 96–97.
- Наумов Н.П., Фолитарек С.С.*, 1945. Географическая изменчивость динамики численности мышевидных грызунов // Журн. общ. биологии. Т. 6. № 5. С. 331–345.
- Наумов Н.П., Шилова С.А.*, 1957. Роль позвоночных животных в клещевых очагах // Тез. докл. Научной сессии по вопросам эпидемиологии. Красноярск. С. 14–17.
- Наумов Н.П., Дукельтская Н.М., Домбровский В.В.*, 1951. Система борьбы с обыкновенными полевками // Тр. Центрального НИИ дезинфекции и дезинсекции. Т. 7. С. 237–242.
- Наумов Н.П., Шилова С.А., Чабовский В.И.*, 1957а. Роль диких позвоночных в очагах клещевого энцефалита // Зоол. журн. Т. 36. № 3. С. 444–452.
- Наумов Н.П., Симкин Г.Н., Ильичев В.Д.*, 1964а. О пространственной ориентации животных и проблеме управления поведением // Науч. докл. Высш. шк. Сер. биол. науки. № 1. С. 11–17.
- Наумов Н.П., Мантейфель Б.П., Якоби В.Э.*, 1965а. Ориентация и навигация животных // Природа. № 2. С. 26–32.
- Наумов Н.П., Мантейфель Б.П., Якоби В.Э.*, 1965б. Ориентация и навигация в мире животных // Бионика. М.: Наука. С. 245–250.
- Наумов Н.П., Лобачев В.С., Смирин В.М.*, 1972б. Рекомендации по оздоровлению Среднеазиатского равнинного (пустынного) очага чумы. М.: Изд-во МГУ. 101 с.
- Наумов Н.П., Данилов Д.Н., Топорков Н.Н., Формозов А.Н.*, 1934. Программа по изучению охотничьего промысла на Севере. М.: Изд-во Комитета Севера ВЦИК. 64 с.
- Наумов Н.П., Варшавский С.Н., Касаткин Б.М., Крылова К.Т.*, 1949. Временная инструкция по борьбе с большой песчанкой. Алма-Ата: Мин. здравоохранения СССР. 16 с.
- Наумов Н.П., Симкин Г.Н., Ильичев В.Д., Васильев Б.Д.*, 1963. О некоторых вопросах акустической ориентации наземных позвоночных // Зоол. журн. Т. 42. № 8. С. 1200–1212.
- Наумов Н.П., Ильичев В.Д., Симкин Г.Н., Васильев Б.Д.*, 1964б. Структурные основы функционирования периферического отдела слухового анализатора наземных позвоночных // Реферат докл. на 1-й годичной научно отчетной конф. биолого-почвенного ф-та МГУ. М.: Изд-во МГУ. С. 135–136.
- Наумов Н.П., Ильичев В.Д., Васильев Б.Д., Симкин Г.Н.*, 1965б. Морфофункциональные основы акустической ориентации наземных животных в связи с во-

- просами моделирования // Бионика. М.: Наука. С. 323–334.
- Наумов Н.П., Лобачев В.С., Дмитриев П.П., Смирин В.М., 1972а. Природный очаг чумы в Приаральских Каракумах. М.: Изд-во МГУ. 405 с.
- Наумов Н.П., Жучаев А.А., Арсланова А.Х., Жучаева А.Ф., Варшавский С.Н. и др., 1957б. Основные итоги эпизоотологического изучения Приаральского участка Средне-Азиатского равнинного очага чумы за период с 1946–1956 гг. // Тез. докл. Научной сессии по природной очаговости и эпидемиологии особо опасных заболеваний. Саратов. С. 265–272.
- Наумов Н.П., Беседин М.Н., Жучаев А.А., Варшавский С.Н., Ротшильд Е.В., Смирин В.М., 1959а. Временное наставление по методике выявления и ликвидации элементарных очагов чумы в пустынях Казахстана. М.: Изд-во Минздрава СССР. 66 с.
- Наумов Н.П., Жучаев А.А., Варшавский С.Н., Арсланова А.Х., Жучаева А.Ф. и др., 1959б. Условия существования и важнейшие эпизоотологические особенности Приаральского участка Средне-Азиатского равнинного очага чумы за период с 1946–1956 гг. // Природная очаговость и эпидемиология особо опасных инфекционных заболеваний. Саратов. С. 65–83.
- Наумов Н.П., Касаткин Б.М., Амиров А.Д., Беседин Д.Б., Лапин И.С., Лобачев В.С., 1965в. Предварительные итоги оздоровительных работ в Приаральских Каракумах // Мат-лы 4-й науч. конф. по природной очаговости и профилактике чумы. Алма-Ата: “Кайнар”. С. 176–178.
- Наумов Н.П., Лобачев В.С., Дмитриев П.П., Капаров Ю.В., Смирин В.М., 1973. Опыт изучения скорости распространения и путей перемещения эпизоотий чумы в северной пустыне // Журн. микробиологии и эпидемиологии. Вып. 2. С. 78–85.
- Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсянников Н.Г., Попов С.В., Смирин В.М., 1981. Социальное поведение песца на острове Медном. Факторы определяющие пространственно-временной режим активности // Вопросы териологии. Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. С. 31–76.
- Никольский А.А., Новикова О.Б., Наумов Н.П., 1975. Пространственно-временная характеристика биологического сигнального поля на примере бухарского оленя // Экология. № 1. С. 100–102.
- Огнев С.И., 1948. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 6. Грызуны. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 559 с.
- Огнев С.И., 1950. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 7. Грызуны. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 706 с.
- Огнев С.И., 1957. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 9. Китообразные. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 756 с.
- Олсуфьев Н.Г., Наумов Н.П., Майский И.Н., 1950. Основные итоги комплексной туляремийной экспедиции // Вестн. АМН СССР. № 1. С. 46–48.
- Рубин А.Б., Фохт А.С., Наумов Н.П., 1966. К вопросу о математическом моделировании экологических систем // Журн. общ. биологии. Т. 27. № 2. С. 163–176.
- Шварц С.С., 1960. Принципы и методы современной экологии животных (Расширенный доклад на философском семинаре по вопросам биологии, 25 мая 1960 г.). Свердловск: АН СССР. 18 с.
- Allee W.C., 1938. Social Life of Animals. N.-Y.: W.W. Norton & Company. 298 p.
- Allee W.C., 1951. Cooperation Among Animals. N.-Y.: Schuman. 233 p.
- Allee W.S., Emerson A.E., Parc O., Schmidt K.P., 1949. Principles of Animal Ecology. L.: Saunders Co. 837 p.
- Andrewartha H.G., Birch L.C., 1954. The Distribution and Abundance of Animals. Chicago: Univ. Chicago Press. 782 p.
- Bodenheimer F.S., 1958. Animal Ecology To-Day. N.-Y.; Den Haag: Junk. 276 p.
- Calhoun J.B., 1952. The social aspect of population dynamics // J. Mammal. V. 33. P. 139–159.
- Calhoun J.B., 1963. The social use of space // Physiological Mammalogy. V. 1. L.; N.-Y.: Acad. Press. 453 p.
- Chapman R.M., 1928. The quantitative analysis of environmental factors // Ecology. V. 9. P. 111–122.
- Chitty D., 1960. Population processes in the vole and their relevance to general theory // Can. J. Zool. V. 38. <https://doi.org/10.1139/Z60-011>
- Christian J.J., 1950. The adreno-pituitary system and population cycles in mammals // J. Mammal. V. 31. <https://doi.org/10.2307/1375290>
- Clarke G.L., 1954. Elements of Ecology. N.-Y.; L.; Sydney: John Wiley And Sons Inc. 556 p.
- Clements F.E., 1916. Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation. Washington: Carnegie Inst. 503 p.
- Davis D.E., 1966. Integral Animal Behavior. N.-Y.; L.: Macmillan. 271 p.
- Elton Ch., 1927. Animal Ecology. L.: Sidgwick and Jackson. 260 p.
- Naumov N.P., 1959a. Population dynamics in terrestrial vertebrates // Proc. XV Int. Congress of Zoology. London. P. 1004–1006.
- Naumov N.P., 1959b. Citeva probleme aledinamici populatelor animale // Analele Romino-Sovetice Biologie. V. 40. № 1. P. 150–173.
- Naumov N.P., 1961a. Ecologia zwierzat. Warszawa: PWRIL. 532 p.
- Naumov N.P., 1961b. Ecologia animalelor. Bucuresti: Academiei RPR. 540 p.
- Naumov N.P., 1972. The Ecology of Animals. Chicago: Univ. Illinois Press. 631 p.
- Selye H., 1950. Stress and the general adaptation syndrome // Br. Med. J. V. 17. № 1 (4667). P. 1383–1392.
- Wynne-Edwards V., 1962. Animals Dispersion in Relative to Social Behavior. Edinburg; L.: Oliver & Boyd. 630 p.

УДК 591.582(091)

ВЛИЯНИЕ ФРАНЦУЗСКОЙ НАУЧНОЙ ШКОЛЫ НА РАЗВИТИЕ БИОАКУСТИКИ В СОВЕТСКОМ СОЮЗЕ (60–70-Е ГОДЫ ПРОШЛОГО СТОЛЕТИЯ)

© 2023 г. А. А. Никольский*

*Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН
Балтийская, 14, Москва, 135215 Россия*

**E-mail: bobak@list.ru*

Поступила в редакцию 05.08.2022 г.

После доработки 01.12.2022 г.

Принята к публикации 10.01.2023 г.

Обсуждается влияние французской научной школы на развитие биоакустики в Советском Союзе в 1960–1970-е годы. Основное влияние на развитие советской биоакустики оказала Лаборатория физиологической акустики при Национальном институте сельскохозяйственных исследований Франции, созданная и руководимая Рене-Ги Бюснелем (René-Guy Busnel). Советская биоакустика усвоила исследовательский опыт Франции в трех основных направлениях: 1) акустическая ориентация и сигнализация насекомых; 2) теория и практика акустических репеллентов в сельском хозяйстве и в авиации; 3) сонарные системы, акустическая коммуникация и ориентация морских млекопитающих, эхолокация. Перечислены основные исследовательские центры в Советском Союзе и рассмотрена роль советских ученых в становлении различных направлений биоакустики в Советском Союзе.

DOI: 10.31857/S0044459623010050, **EDN:** ANFBJT

Биоакустика – это раздел биологии об ориентации и коммуникации животных посредством (с использованием) акустических колебаний. Объектами и задачами исследований биоакустики являются: морфо-функциональные механизмы генерации акустических сигналов, физические характеристики излучаемых животными звуков, периферические и центральные отделы и механизмы приема и обработки акустической информации, репертуар акустических сигналов в различных группах позвоночных и беспозвоночных животных, кодирование и декодирование информации, передаваемой по акустическому каналу связи, трансмиссивные свойства акустических сигналов, повышающие помехозащищенность передаваемой информации, влияние генетических механизмов и факторов отбора на изменчивость функции и структуры акустических сигналов, специализация и влияние акустической коммуникации на реализацию популяциями животных экологической ниши видов, поддержание посредством генетически детерминированных акустических сигналов интегрированности генофонда популяций, развитие вокальной активности животных в онтогенезе, эволюция акустической коммуникации, включая речевую коммуникацию.

В Советском Союзе весь комплекс задач биоакустики наиболее активно формировался в 60–70-е годы прошлого столетия, до середины 80-х годов. Это было время Советского биоакустического ренессанса: Наумов и др., 1963, 1967; Протасов, 1965; Симкин, Ильичёв, 1966; Гершуни, 1967, 1972; Никольский и др., 1968; Ильичёв, 1971, 1972, 1975; Радионова, 1971; Альтман, 1972; Соловьёва, 1972; Яблоков и др., 1972; Наумов, 1973а, б; Белькович, 1974, 1978; Жантиев, 1974, 1981; Никольский, 1974, 1980, 1984; Романенко, 1974; Биоакустика, 1975; Дубровский, 1975; Белькович, Дубровский, 1976; Гольцман и др., 1977; Богословская, Солнцева, 1979; Еськов, 1979; Константинов, Мовчан, 1985; Попов, 1985, и др., а также сотни журнальных статей и тезисов докладов в сборниках всесоюзных конференций.

Так, в апреле 1969 г. под председательством Н.П. Наумова состоялся первый межвузовский симпозиум “Пространственная ориентация и сигнализация животных” (1970), на котором в том числе был обобщен накопленный к этому времени опыт биоакустических исследований. Кстати, именно на этом симпозиуме Николай Павлович (Наумов, 1970, с. 11) впервые представил научной общественности свою знаменитую концепцию биологического сигнального поля.

В эти же годы были защищены первые докторские диссертации по основным направлениям биоакустики на примере различных групп животных (Ильичёв, 1966; Протасов, 1966; Константинов, 1973; Еськов, 1975; Симкин, 1977; Белькович, 1979; Жангиев, 1979; Попов, 1979; Никольский, 1981). Авторы этих диссертаций возглавили основные направления развития биоакустики в Советском Союзе.

Ведущими центрами биоакустических исследований в СССР стали: биолого-почвенный (биологический) факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, биологический факультет Ленинградского государственного университета им. А.А. Жданова, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова АН СССР, Акустический институт им. Н.Н. Андреева АН СССР, Институт океанологии им. П.П. Ширшова АН СССР, Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова АН СССР, Институт физиологии им. И.П. Павлова АН СССР, Институт биофизики Пушинского научного центра АН СССР.

Большое значение для развития биоакустических исследований имел Научный совет по комплексной проблеме “Кибернетика” при Президиуме АН СССР, созданный по инициативе академика Акселя Ивановича Берга (1893–1979).

Заметное влияние на развитие *полевой* биоакустики оказал пример Бориса Николаевича Вепринцева (1928–1990), автора популярной серии пластинок “Голоса птиц в природе”, долгие годы выпускаемой Всесоюзной фирмой грамзаписей “Мелодия”. Для Бориса Николаевича запись голосов птиц была любительским занятием. Он работал в Институте биофизики в Пушино на Оке, где успешно исследовал клеточные мембраны. В октябре 1981 г. Б.Н. Вепринцев собрал в Пушино Первое Всесоюзное совещание “Запись звуковых сигналов животных”, которое продемонстрировало значительные успехи советской полевой биоакустики. Были заслушаны 24 доклада специалистов из Москвы, Ленинграда, Таллина, Вильнюса, Каунаса, Владивостока, Норильска, Приокско-Террасного заповедника (Никольский А., Никольский И., 1982).

В Советском Союзе понятие “биоакустика”, как ключевое понятие самостоятельного раздела биологии, предложено в 1963 г. в программной статье декана биолого-почвенного факультета МГУ им. М.В. Ломоносова профессора Николая Павловича Наумова (1902–1987) и его ближайших сотрудников, Г.Н. Симкина, В.Д. Ильичёва, Б.Д. Васильева (Наумов и др., 1963), с которыми он начинал биоакустические исследования на кафедре зоологии позвоночных.

Будучи выдающимся экологом, Николай Павлович прекрасно понимал значение биокоммуни-

кации в организации структуры и функционирования надорганизменных систем (Никольский, 2017). В 1960 г. он возглавил Секцию бионики при Научно-техническом Совете Минвуза РСФСР, что на много лет открыло широкие возможности для исследования *систем* ориентации и коммуникации животных. Инициатива Московского университета оказала сильное влияние на расширение биоакустических исследований в Советском Союзе.

Становлению биоакустики как самостоятельного направления в биологии предшествовало событие, которое повлияло на развитие биоакустических исследований во всем мире и в Советском Союзе в том числе. К этому событию в большой степени причастна французская биоакустическая школа, во главе которой в 50–70-е годы прошлого столетия стоял известный биолог и незаурядный организатор науки Рене-Ги Бюснель (René-Guy Busnel).

В апреле 1956 г. в Пенсильванском государственном университете (США) по инициативе профессора Университета штата Гавайи (Гонолулу, США) Хуберта Фрингса (Hubert Frings) состоялась Международная конференция по биологической акустике, в которой приняли участие 55 специалистов из 5 стран. Участники Конференции главное внимание сосредоточили на проблемах сотрудничества, по образному выражению Фрингса (Frings, 1963), “не между животными, а друг с другом” (“not between the animals, but between the workers to themselves”). Конференция, организованная Восточной ассоциацией кольцевания птиц (США) (Eastern Bird Banding Association, 1956), так и называлась: “Conference on Communication of Information by Workers Studying Sounds of Biological Significance” (“Конференция по обмену информацией между специалистами, изучающими звуки, имеющие биологическое значение”).

Информация о Конференции под заголовком “Two interesting meetings, 1956” опубликована в разделе “Новости Ассоциации”, где было сказано, что в первый день Конференции с докладами выступят Гриффин (D. Griffin, Гарвардский университет, США), Бюснель (R.-G. Busnel, Лаборатория физиологической акустики, Франция), Морс (F. Mohr, Университет Тюбингена, Германия) и Памфри (R.J. Pumphrey, Университет Ливерпуля, Англия). Для участия в дискуссии приглашались члены Восточной ассоциации кольцевания птиц.

Я думаю, что именно это скромное мероприятие в Пенсильванском университете стало тем событием, о котором В.Д. Ильичёв (1970, с. 326) пишет в “Большой Советской энциклопедии”: “Официальное признание (биоакустика. — А.Н.) получила в 1956 г. на 1-м Международном биоакустическом конгрессе (США)”. Эта сентенция

одного из основоположников советской биоакустики вот уже 50 лет переходит из публикации в публикацию, включая статьи в интернете.

Результатом работы Конференции в Пенсильванском университете стало создание Международного Комитета по биоакустике (International Committee on Biological Acoustics – I.C.B.A.), который возглавил Хуберт Фрингс (Hubert Frings). К тому времени он зарекомендовал себя не только множеством публикаций, посвященных акустической коммуникации птиц, но, что не менее важно, инициировал применение акустических репеллентов, на десятилетия ставших предметом исследований во многих странах мира, включая Советский Союз (Наумов, Ильичёв, 1965).

На Конференции в “Университетском парке Государственного Колледжа Пенсильвании” была высказана идея подвести итог накопленным знаниям в области биоакустики и принято решение собрать под одной обложкой статьи по всем направлениям современной для того времени биоакустики (Busnel, 1963). Почетная, но невероятно сложная работа ответственного редактора была поручена ведущему французскому биоакустику Бюснелю. В результате в 1963 г. вышел в свет объемистый том в 933 страницы “Акустическое поведение животных” (“Acoustic Behaviour of Animals” Busnel, 1963), ставший настольной книгой по всем основным направлениям биоакустики.

Это актуальное для своего времени издание способствовало прежде всего усвоению языка активной развивавшейся в Советском Союзе новой науки – биоакустики. Так, В.Д. Ильичёв пишет, подчеркивая развитие понятийного аппарата нового направления в биологии (Ильичёв, 1968а, с. 70): “Примерно к 50-м годам нашего столетия, в биоакустике ... возникла общая задача ... эта задача вскоре получила название проблемы общения, проблемы коммуникаций или связи ...”.

РЕНЕ-ГИ БЮСНЕЛЬ (RENÉ-GUY BUSNEL) – ЛИДЕР ФРАНЦУЗСКОЙ БИОАКУСТИЧЕСКОЙ ШКОЛЫ 1950–1970-Х ГОДОВ

Когда я говорю о влиянии научной французской школы на развитие биоакустики в Советском Союзе, то имею в виду прежде всего влияние лидера французской биоакустики 50–70-х годов прошлого столетия, одного из основоположников мировой биоакустики Рене-Ги Бюснеля (рис. 1) и сотрудников возглавляемой им Лаборатории физиологической акустики.

Бюснель прожил долгую жизнь. Он родился 30 ноября 1914 г. в городе Невер (Nevers, Франция), скончался 1 августа 2017 г. в Париже. В Сорбонне получил научную специализацию физиолога животных. Работал в Институте океанографии и в ла-



Рис. 1. Рене-Ги Бюснель (René-Guy Busnel) 1914–2017 (фото из: Busnel, 1963).

боратории сравнительной физиологии. В 1949 г. Бюснель открыл Лабораторию физиологической акустики при Национальном институте сельскохозяйственных исследований (Institut national de la recherche agronomique, INRA) в Жуи-ан-Жоза (Jouy-en-Josas) в окрестностях Парижа, которая просуществовала до 1981 г., и, кроме того, с 1965 по 1983 год возглавлял лабораторию биоакустики при Практической школе высших исследований (École Pratique des Hautes Études, EPHE).

Административный и имиджевый ресурс обеих научно-образовательных структур и самого Бюснеля способствовали развитию биоакустики во Франции, на несколько десятилетий выдвинув французскую научную школу в число одного из ведущих биоакустических центров мира.

Созданная под редакцией Бюснеля коллективная монография “Acoustic Behaviour of Animals” (Busnel, 1963) оказала сильное влияние на развитие биоакустики в Советском Союзе. Советские авторы одинаково часто ссылались как на отдельные статьи из этого капитального труда, так и на монографию в целом.

Всего в написании книги приняли участие 24 автора, 6 из них, включая самого Бюснеля, – сотрудники возглавляемой им Лаборатории физиологической акустики в Жуи-ан-Жоза. Содержание книги касается практически всех аспектов современной для того времени биоакустики и, что не менее важно, книга, созданная профессио-

налами, была написана на профессиональном языке, обучая начинающих биоакустиков языку новой для них науки.

Единственным представителем Советского Союза среди коллектива авторов из 25 человек оказался психолингвист Николай Иванович Жинкин (1893–1979). В этом престижном издании ему принадлежит большая 50-страничная статья “Приложение теории алгоритмов к речи животных: методы вокального взаимодействия между обезьянами” (Zhinkin, 1963). Это был дебют советской биоакустики на международной арене. В начале 1960-х годов биоакустика в СССР делала первые шаги. В эти годы мы объективно не могли претендовать на равноправное сотрудничество с зарубежными коллегами. Статья Н.И. Жинкина в “Acoustic Behaviour of Animals” представляет собой перевод на английский его статьи “Звуковая коммуникативная система обезьян”, опубликованной ранее на русском языке (Жинкин, 1960) по материалам наблюдений в знаменитом Сухумском обезьяньем питомнике.

Вероятнее всего Н.И. Жинкина свел с Бюснелем случай. В 1962 г. Н.И. Жинкин побывал в Париже на конференции экспертов ЮНЕСКО (Жинкин, 1998, на с. 346 ошибочно указан 1932 г.; Зимняя, 2001), где встречался с Раулем Юссоном (Raoul Husson, 1901–1967), автором нейроронаксической теории голосообразования (Юссон, 1974). Работы Юссона оказали большое влияние на исследование Жинкиным механизмов речи. Я не исключаю, что именно Юссон рекомендовал Жинкина Бюснелю. Основной труд Н.И. Жинкина (1958) “Механизмы речи” был широко известен и в 1968 г. издан во Франции на английском языке (Zhinkin, 1968).

Другой коллективный труд под редакцией Бюснеля “Сонарные системы животных. Биология и бионика” в двух томах (Busnel, 1967), так же как и “Acoustic Behaviour of Animals”, воспринимался (и цитировался) советскими биоакустиком как монография, хотя это двухтомное издание включало работы множества авторов. Оба тома представляют собой доклады Коллоквиума и их обсуждение, который состоялся осенью 1966 г. во Фраскати (Италия). Издание совпало со временем (середина 1960-х годов), когда в Советском Союзе оживился интерес к механизмам ориентации и навигации животных. Так, в том же 1967 г. Научный совет по комплексной проблеме “Кибернетика” при Президиуме АН СССР издал 600-страничный сборник трудов “Вопросы бионики” (1967), в котором многие статьи были посвящены ориентации животных. В 1970 г. вышла знаменитая монография Э.Ш. Айрапетьянца и А.И. Константинова (1970) “Эхолокация в природе”. А в 1972 г. — большая монография А.В. Яблокова с соавторами “Киты и дельфины”, где одно из цен-

тральных мест занимает глава “Слух и ориентация”.

К концу 70-х годов исследования наших ученых получили известность за рубежом, но у нас были ограниченные возможности для общения с коллегами из большинства стран мира. Так, в 1980 г. под редакцией Бюснеля и Джеймса Фиша (James F. Fish, Калифорния, США) в серии Наук о жизни, издававшейся НАТО (A, Life series), вышли доклады Второго коллоквиума по сонарным системам животных, состоявшегося в Нью-Джерси (США) в апреле 1979 г. Однако советских специалистов, уже известных мировому научному сообществу по многочисленным публикациям, на этом симпозиуме не было. Редактор издания профессор Бюснель (Busnel, 1980, p. VIII) в Предисловии с горечью писал: “Хотя в 1969–1970 гг. в Советском Союзе было проведено много исследований, весьма прискорбно (it is most unfortunate), что по независимым причинам коллеги из этой страны не смогли принять участия в наших дискуссиях”.

Основные тенденции развития советской биоакустики в 60–70-е годы прошлого столетия указывают на то, что французская биоакустическая школа оказала заметное влияние в трех конкретных направлениях развития биоакустических исследований в Советском Союзе: 1) акустическая коммуникация и ориентация насекомых; 2) теория и практика акустических репеллентов для защиты урожая и предотвращения столкновений самолетов с птицами; 3) акустическая коммуникация и ориентация водных млекопитающих, сонарные системы, эхолокация.

Во всех трех направлениях присутствуют прикладные аспекты управления поведением животных, в том числе, отдавая дань популярной в то время бионике, попытки создания моделей, копирующих живые системы. Завышенные ожидания, связанные с бионикой, были характерны для мировой науки начала второй половины прошлого столетия. Бионика была так же популярна, как в начале нашего века популярна биотехнология. В этом отношении советская биоакустика находилась “в тренде” мировой науки и, несмотря на “железный занавес”, активно усваивала новаторские тенденции наиболее заметных мировых научных школ. Так, упомянутая выше программная статья Н.П. Наумова с соавторами (1963) начинается с призыва развивать бионические исследования. Начало этой статьи заслуживает того, чтобы процитировать его полностью и почувствовать “дух времени” (Наумов и др., 1963, с. 1200): “Однако значение биоакустики не ограничивается лишь *экологией* (курсив мой. — А.Н.). Оно возрастает в связи с развитием другой новой науки — *бионики* (курсив мой. — А.Н.), основные задачи которой заключаются в создании искусственных

моделей биологических систем для решения инженерных проблем. Моделирование акустических аппаратов животных, по мнению специалистов, является насущной потребностью техники”. Вот так, ни мало, ни много – “насущной потребностью”. Напомним, что к этому времени Н.П. Наумов возглавлял Комиссию по бионике.

Связь биоакустики с экологией для Н.П. Наумова была естественна: биокоммуникация является одним из механизмов организации надорганизменных систем. Эколог Н.П. Наумов, создатель гениальной концепции биологического сигнального поля (Наумов, 1973а), возлагал большие надежды на моделирование экосистем. В статье “Бионика и надорганизменные системы” он писал (Наумов, 1973б, с. 14): “...большое народнохозяйственное значение имеет глубокое познание принципов построения и работы надорганизменных систем для управления природными процессами в сельском, лесном и промысловом хозяйстве, охране природы, практической и экспериментальной эпидемиологии и др.”.

АКУСТИЧЕСКАЯ КОММУНИКАЦИЯ И ОРИЕНТАЦИЯ НАСЕКОМЫХ

Бюснель создавал основы биоакустики в Национальном институте сельскохозяйственных исследований Франции, где сельскохозяйственная зоология занимала заметное место в тематике решаемых институтом прикладных проблем. Естественно, что многие исследования были связаны с желанием управлять поведением вредителей сельского хозяйства. Но, как нередко бывает, практический выход оказался скромным на фоне множества открытий акустической коммуникации и ориентации насекомых, до этого времени мало известных науке.

Еще в 1950 г. Бюснель опубликовал большую статью, посвященную прикладным аспектам биоакустики прямокрылых насекомых, Orthoptera (Busnel, Chavasse, 1950), с недвусмысленным названием: “Исследования звуковых и ультразвуковых эмиссий прямокрылых в сельском хозяйстве: изучение частот (курсив мой. – А.Н.)”. А спустя 5 лет под его редакцией вышел сборник “Акустика Прямокрылых” (Busnel, 1955) по материалам коллоквиума, который состоялся в 1954 г. в Жуи-ан-Жоза.

Это двухтомное издание – одно из наиболее цитируемых советскими биоакустиками насекомых. Его можно считать первым, с которого начинается знакомство советских специалистов с результатами исследований акустической активности насекомых.

Лидер московской школы биоакустики насекомых профессор Московского университета Рустем Девлетович Жантiev регулярно обращался,

так же как и его последователи, к научному наследию школы французского профессора Рене-Ги Бюснеля. В докторской диссертации, защищенной в 1979 г., Рустем Девлетович ссылается на 12 публикаций Бюснеля, а в последовавшей за диссертацией монографии “Биоакустика насекомых” – на 16 работ Бюснеля и сотрудников его Лаборатории (Жантiev, 1979, 1981). В обоих случаях как обязательные источники цитируются результаты коллоквиума в Жуи-ан-Жоза (Busnel, 1955) и “Акустическое поведение животных” (Busnel, 1963), коллективная монография под редакцией Бюснеля – настольная книга советских биоакустиков.

Монография Р.Д. Жантиева “Биоакустика насекомых”, вышедшая в 1981 г., по признанию автора (Жантiev, 1981, с. 7), является результатом 15-летних исследований, проводившихся на кафедре энтомологии биологического факультета МГУ, т.е. с середины 60-х годов прошлого столетия, спустя 10 лет после создания Бюснелем Лаборатории физиологической акустики.

Школой Бюснеля был накоплен большой опыт по изучению реакций насекомых на звуковые сигналы в традиционном для физиологии понимании, как фонотаксис. Этот опыт французской научной школы успешно использовал Р.Д. Жантiev, в чем можно убедиться по цитированию работ Бюснеля и сотрудников его лаборатории (Busnel, Loher, 1953, 1954a, b; Busnel et al., 1954, 1956a, b; Busnel, Dumortier, 1955; Busnel, 1956; Dumortier, 1963a) в центральной, седьмой главе “Биоакустики насекомых” (Жантiev, 1981) – “Реакция насекомых на коммуникационные звуковые сигналы и их модели” – и в одиннадцатой главе – “Акустическая ориентация”, где Рустем Девлетович также ссылается на публикации Бюснеля и его сотрудников (Busnel, Dumortier, 1954, 1956; Busnel et al., 1956b).

Одновременно с московской в Институте эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова АН СССР развивалась ленинградская школа биоакустики насекомых, которую возглавил Андрей Владимирович Попов (1940–2009). Уже в названии его главного труда “Акустическое поведение и слух насекомых” (Попов, 1985) заметно влияние школы Бюснеля. Именно Бюснель ввел в широкий научный оборот словосочетание “акустическое поведение”, поместив его в название коллективной монографии, ставшей, как я уже говорил, настольной книгой биоакустиков (Busnel, 1963).

А.В. Попов (1985) активно использует накопленный французами опыт биоакустических исследований насекомых, обсуждая ключевые понятия реакции насекомых на акустические стимулы, такие как “фонокинез”, “фоноответ” и “фонотаксис”, и факторы, определяющие реак-

цию реципиентов на стимулы (Busnel M.-C., Busnel R.-G., 1956; Busnel, Dumortier, 1956; Busnel et al., 1959; Busnel, Burkhardt, 1962).

Уже в ранних работах, совершенствуя методику изучения слуховой системы насекомых, он (Попов, 1967) в том числе использует результаты экспериментов, выполненных в Лаборатории физиологической акустики, возглавляемой Бюснелем (Busnel, 1953; Busnel, Burkhardt, 1962).

В большой обзорной статье, опубликованной в Трудах Энтомологического общества, в списке литературы, состоящего из 94 названий, автором 16 работ является Бюснель и сотрудники лаборатории в Жуи-ан-Жоза (Попов, 1969). А.В. Попов неоднократно подчеркивал приоритет школы Бюснеля в описании звуков, издаваемых прямокрыльями, и в открытии неизвестных ранее феноменов акустического поведения насекомых (Busnel, Chavasse, 1950; Busnel, 1953, 1956; Busnel, Lohrer, 1953, 1954b, 1961; Busnel, Dumortier, 1955; Busnel et al., 1956b; Dumortier, 1963b, c).

Особое место в биоакустике насекомых занимают работы Евгения Константиновича Еськова. Широко известна его монография “Акустическая сигнализация общественных насекомых” (Есков, 1979), посвященная в основном акустической коммуникации и ориентации медоносной пчелы, изучению поведения которой он посвятил десятки лет жизни. Обсуждая акустическое поведение пчел, Евгений Константинович активно использует коллективную монографию под редакцией Бюснеля “Acoustic Behaviour of Animals” (Busnel, 1963), прежде всего, две большие работы сотрудника Лаборатории физиологической акустики Дюмортье (Dumortier, 1963a, b), регулярно цитируемые до сегодняшнего дня.

В современной России влияние школы Бюснеля на биоакустику насекомых выглядит как затухающий след. Так, в докторской диссертации ученицы Р.Д. Жантиева Ольги Сергеевны Корсуновской (2009), посвященной акустическим системам кузнечиковых (Orthoptera, Tettigonoidea), процитированы всего две работы Бюснеля с соавторами и одна работа Дюмортье, сотрудника Лаборатории физиологической акустики в Жуи-ан-Жоза (Busnel et al., 1956a, b; Dumortier, 1963d). Напомню, научный руководитель О.С. Корсуновской Р.Д. Жантиев (1979) в своей докторской диссертации ссылается на 12 работ Бюснеля.

Причины “охлаждения” к французской биоакустической школе понятны. Это общемировая тенденция. Во-первых, в 1983 г. закрылась лаборатория, возглавляемая Бюснелем, в результате чего прекратилось прямое влияние одного из наиболее активных и авторитетных членов научного сообщества, вовлеченных в исследование акустического поведения животных. Во-вторых, в исследовательскую практику приходят новые

технологии, а вместе с ними расширяется география современных исследовательских центров, из которых выходят многочисленные публикации на английском языке — на языке современной науки. В результате пионерные исследования Бюснеля, опубликованные в основном на французском, быстро устаревают и забываются.

АКУСТИЧЕСКИЕ РЕПЕЛЛЕНТЫ

Следующее направление влияния французской научной школы на развитие биоакустики в Советском Союзе — это теория и практика акустических репеллентов для защиты урожая и предотвращения столкновений самолетов с птицами.

Уже в середине 1950-х годов Бюснель возглавил во Франции исследования акустических репеллентов не только насекомых, но и птиц. Успешному развитию этого направления исследований способствовало сотрудничество Бюснеля с орнитологом из США Фрингсом (Frings et al., 1958), одним из инициаторов использования акустических репеллентов для борьбы с птицами (Frings, 1954).

В Советском Союзе исследования акустических репеллентов инициировал, при поддержке Н.П. Наумова, известный орнитолог, профессор кафедры зоологии позвоночных МГУ Валерий Дмитриевич Ильичёв (1937–2013), впоследствии — сотрудник Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова АН СССР, где возглавил Научный совет по биоповреждениям при Президиуме АН СССР. В компетенцию Совета входили в том числе исследования применения акустических репеллентов для борьбы с птицами в сельском хозяйстве и в авиации.

Стремительная научная карьера В.Д. Ильичёва началась на кафедре зоологии позвоночных МГУ под руководством патриарха советской орнитологии, профессора Георгия Петровича Дементьева (1898–1969) с изучения физиологии слуха и акустического поведения птиц, как об этом сообщает сам Валерий Дмитриевич (Ильичёв, 1987). Примечательно, что в 1967 г. В.Д. Ильичёв опубликовал совместно с Г.П. Дементьевым статью на немецком языке в одном из популярных орнитологических журналов “Der Falke”, издаваемом в Дрездене: “Биоакустика и связанные с ней исследования” (Dementiev, Iljitschew, 1967), в которой, среди прочего, обсуждается положительный международный опыт применения акустических репеллентов для отпугивания птиц, обобщенный в материалах коллоквиума, проходившего в Париже (Busnel, Giban, 1960).

Диссертация В.Д. Ильичёва (1966) стала первой, наравне с диссертацией ихтиолога В.Р. Протасова (1966), докторской диссертацией, посвященной проблемам биоакустики.

В.Д. Ильичёв активно использовал работы французских биоакустиков. Уже в 1965 г. вышла монография под названием “Акустические репелленты и их применение”, где дается высокая оценка работам школы Бюснеля (Наумов, Ильичёв, 1965, с. 23): “Гораздо больше в этом отношении дают лабораторные исследования с применением точной звукозаписывающей и звуковоспроизводящей аппаратуры. Прекрасные образцы такого рода исследования дают работы Бюснеля и сотрудников (Busnel et al., 1955a, b, 1957; Busnel, Gramet, 1956; Gramet, 1956, 1959, 1962, и др.)”. В цитировании Н.П. Наумова и В.Д. Ильичёва (1965), вероятно допущена ошибка: вместо “Busnel et al., 1957” указано “Busnel, 1957”.

В этой небольшой книжке Н.П. Наумов и В.Д. Ильичёв ссылаются на 12 работ Бюснеля и его сотрудников из 84 источников, входящих в список литературы.

Спустя два года по инициативе Научного совета по комплексной проблеме “Кибернетика” вышел большой сборник статей “Вопросы бионики” (1967), где была опубликована статья инициативной группы, возглавляемой Н.П. Наумовым, “Средства ориентации у животных и их моделирование” (Наумов и др., 1967). Сетую на отставание Советского Союза в изучении средств коммуникации среди животных, авторы в качестве положительного примера ссылаются на передовой опыт Франции (Busnel, Giban, 1960). Речь идет об упомянутом выше коллоквиуме, состоявшемся в Париже, посвященном акустической защите сельскохозяйственных культур и другим средствам отпугивания птиц (Colloque sur la protection acoustique des cultures et autres moyens d'effarouchement des oiseaux). Это было заметным, своевременным событием, давшим старт множеству исследований, особенно актуальных для зарождавшейся в то время авиационной орнитологии.

Определенное влияние на развитие прикладной биоакустики в Советском Союзе оказал аналитический обзор В.Д. Ильичёва, опубликованный в “Итогах науки” (Ильичёв, 1968б), “Акустическая ориентация птиц и звуковые репелленты”. Сборник аналитических обзоров “Итоги науки”, впоследствии – “Итоги науки и техники”, регулярно издавал Всесоюзный институт научной и технической информации (ВИНИТИ). Благодаря “Реферативному журналу”, издаваемому ВИНИТИ, советские ученые получали оперативную информацию о достижениях мировой науки, включая, конечно, и результаты биоакустических исследований.

Значительную часть обзора В.Д. Ильичёв посвятил анализу достижений в прикладной биоакустике во Франции. Уже в начале статьи автор (Ильичёв, 1968б, с. 113–114) подчеркивает, что именно в Париже “в 1960, 1962, 1965 гг. были

опубликованы материалы трех крупных симпозиумов, специально посвященных акустическим средствам управления поведением птиц и в частности отпугиванию птиц от садов, виноградников, полевых, аэродромов и населенных пунктов” (Busnel, Giban, 1960, 1965; Giban, 1962).

В обзоре В.Д. Ильичёв обсуждает результаты множества конкретных полевых экспериментов, проведенных в лаборатории в Жуи-ан-Жоза (Busnel et al., 1957; Busnel, 1959; Busnel, Giban, 1960; Gramet, 1962, 1965a; Gramet, Hanoteau, 1965). В том числе автор подробно анализирует эксперименты, связанные с поиском так называемого информационного звена (Busnel, Bremond, 1961; Bremond, 1965). Информационным звеном одно время называли фрагменты звуковых сигналов, вызывающие у реципиента наибольшую ответную реакцию. Концепция информационного звена лежит в основе моделирования так называемого ориентира-стимула – искусственно создаваемых акустических стимулов, влияющих на ответную реакцию приемника сигнала (Ильичёв, Вилкс, 1978).

Для создания высокопроизводительной модели ориентира-стимула требуется большая предварительная работа, множество сложных полевых экспериментов, детальное знание акустической характеристики звуковых сигналов и слуховой системы птиц. В.Д. Ильичёв обращает внимание на высокую разрешающую способность слуха птиц как на фактор, расширяющий возможности моделирования акустических стимулов для целей управления их поведением.

В.Д. Ильичёв и Е.К. Вилкс (1978) многократно подчеркивали приоритет французской научной экспериментальной школы в развитии теории управления поведением птиц посредством акустических стимулов (Busnel, Gramet, 1956; Gramet, 1965a). В том числе благодаря инициативам Бюснеля и его сотрудников, в Советском Союзе сформировалась служба орнитологической безопасности.

В настоящее время во всем мире орнитологическая служба стала регулярным подразделением военной и гражданской авиации, в обязанности которого входит защита воздушных судов от столкновений с птицами. За прошедшие 50 лет с начала становления орнитологической службы накоплен огромный опыт управления поведением птиц, предложено и внедрено множество методов снижения орнитологической опасности. Главный из них – экологическая непривлекательность для птиц аэродромов. Но огромные территории аэродромов и их окрестностей невозможно сделать абсолютно непривлекательными для птиц, поэтому и сегодня в авиации, прежде всего, продолжается поиск репеллентов для их отпугивания.

В Советском Союзе у истоков создания орнитологической службы гражданской и военной авиации стоял известный орнитолог, сотрудник Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова АН СССР Владимир Эдуардович Якоби (1926–2003).

В своем основном труде “Биологические основы предотвращения столкновения самолетов с птицами” (Якоби, 1974), анализируя целесообразность применения акустических репеллентов, В.Э. Якоби, прежде всего, ссылается на пионерные работы французских биоакустиков (Busnel et al., 1956c; Gramet, 1962, 1965b; Giban, 1965; Busnel, Giban, 1968).

Одно время в Советском Союзе было немало последователей французской и американской школ использования репеллентов для отпугивания птиц, что нашло отражение во множестве публикаций с характерными названиями, например, “Инструкция по организации акустического отпугивания скворцов на виноградниках юго-востока Казахстана” (Сема, 1973). Но скоро стало понятно, что акустические репелленты не являются простым и универсальным средством защиты от птиц.

Еще в 1968 г. В.Д. Ильичёв (1968а, с. 70) писал по этому поводу, обсуждая опыт французских биоакустиков: “Вместе с тем и их (акустических репеллентов. — А.Н.) применение, основанное пока на чисто эмпирических поисках, тоже оказывается далеко не так эффективным, как этого хотелось”. Коммуникация животных значительно сложнее, чем это представлялось в годы становления биоакустики.

Игорь Дмитриевич Никольский, мой однофамилец и коллега по кафедре зоологии позвоночных МГУ, как-то рассказывал, вернувшись из Молдавии, где проводил полевые эксперименты по отпугиванию скворцов: “Подхожу к винограднику. Огромная стая скворцов. Я им “погудел”. Скворцы с шумом поднялись и, сделав пару кругов, перелетели на виноградник соседнего совхоза...”.

Интересно отметить, Жак Жибан (Jacques Giban), один из организаторов Коллоквиума по использованию акустических репеллентов против птиц (Busnel, Giban, 1960), в июне 1974 г. приезжал в Москву для участия в Первом международном конгрессе по млекопитающим, где от имени Национального института сельскохозяйственных исследований в Жуи-ан-Жоза выступил с докладом. Доклад опубликован на русском языке (Жибан, 1977): “Оценка вредоносной деятельности млекопитающих в регионах с развитым сельским и лесным хозяйством”.

СОНАРНЫЕ СИСТЕМЫ, ЭХОЛОКАЦИЯ

Третье направление французской биоакустической школы, которое заметно повлияло на развитие биоакустики в Советском Союзе, это акустическая коммуникация и ориентация водных млекопитающих, сонарные системы, эхолокация. Основными центрами по исследованию коммуникации и ориентации китов и дельфинов были: Институт океанологии им. П.П. Ширшова АН СССР, Акустический институт им. Н.Н. Андреева АН СССР и Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова АН СССР. Основными центрами по изучению эхолокации морских млекопитающих и рукокрылых — Ленинградский государственный университет им. А.А. Жданова и Институт физиологии им. И.П. Павлова АН СССР.

Авторы широко известной монографии “Эхолокация в природе” во введении сообщают (Айрапетьянц, Константинов, 1970, с. 8): “В нашей книге излагаются наиболее важные материалы указанных симпозиумов”. Имеются в виду симпозиумы, регулярно проводимые за рубежом, прежде всего, это симпозиум “Animal sonar systems”, состоявшийся в итальянском городе Фраскати в 1966 г. Доклады симпозиума “включали исследования эхолокации летучих мышей, дельфинов, ластоногих и некоторые вопросы методического и технического порядка”. Как уже было сказано, по материалам симпозиума опубликованы два тома трудов под редакцией Бюснеля (Busnel, 1967). Всего же Эрванд Шамирович Айрапетьянц (1906–1975) и Алексей Иванович Константинов (1937–2003) ссылаются на семь работ Бюснеля и сотрудников руководимой им лаборатории.

Заметным событием в советской биоакустике стал выход монографии “Киты и дельфины” (Яблоков и др., 1972), где значительное место занимает глава 10 “Слух и локация”, написанная Всеволодом Михайловичем Бельковичем (1935–2016). Описывая звуки зубатых китов, Всеволод Михайлович многократно ссылается на широко известную работу Бюснеля и Джиджика (Busnel, Dziedzic, 1966а), ставшую основополагающим исследованием акустической активности морской свиньи (*Phocoena phocoena*). Помимо указанной работы, в монографии используется и другие публикации Бюснеля и его сотрудников (напр., Busnel et al., 1965; Busnel, Dziedzic, 1968).

Особое место в советской биоакустической литературе занимает монография Евгения Васильевича Романенко, физика-акустика, имевшего опыт работы с акустическими сигналами морских млекопитающих, “Физические основы биоакустики” (Романенко, 1974). По сути, это профессионально написанное учебное пособие по акустике для биологов. Особенно полезное для тех, кто занимается биоакустикой морских млекопи-

тающих. Евгений Васильевич, хорошо знакомый с работами французских морских биологов, успешно использует их, обсуждая акустические характеристики издаваемых морскими млекопитающими звуков, с позиций акустика (напр., Busnel, Dziedzic, 1966a, b). Такого рода публикации весьма полезны биологам, работающим со звуками животных, но не имеющими специального физического образования.

Инициатором многих прикладных биоакустических исследований был Николай Андреевич Дубровский (1933–2008), директор Акустического института АН СССР с 1989 г., руководитель созданной им в 1962 г. лаборатории психоакустики и биофизики слуха (Некролог..., 2008). Его докторская диссертация, защищенная в 1980 г. с грифом “Для служебного пользования”, была посвящена, как можно догадываться по публикациям Николая Андреевича и по содержанию заметки, опубликованной в журнале “Сенсорные системы” (Некролог..., 2008), механизмам ориентации дельфинов посредством эхолокации.

Свою небольшую монографию с лаконичным названием “Эхолокация у дельфинов” он начинает с замечания (Дубровский, 1975, с. 3): “Исследования локационного аппарата дельфина начались в конце 40-х–начале 60-х годов нашего столетия, когда были проведены первые опыты для доказательства самого факта существования эхолокационного феномена”. При этом он ссылается в том числе на ранее упоминавшееся двухтомное издание под редакцией Бюснеля (Busnel, 1967) и на работу Андерсена (Andersen, 1970), тесно сотрудничавшего с Бюснелем.

Более полный анализ механизмов эхолокации у дельфинов Н.А. Дубровский осуществил совместно с профессором Всеволодом Михайловичем Бельковичем, сотрудником Института океанологии АН СССР (Белькович, Дубровский, 1976). Авторы этого выдающегося труда активно используют ранний экспериментальный опыт, накопленный во Франции, благодаря инициативам Бюснеля (Busnel et al., 1965; Busnel, Dziedzic, 1966a, b, c, 1968; Busnel, 1967).

Попутно замечу, докторская диссертация В.М. Бельковича (1979), так же как и диссертация Н.А. Дубровского, имеет гриф “Для служебного пользования”. Но автореферат диссертации В.М. Бельковича доступен в Российской государственной библиотеке. В то время как на диссертацию и на автореферат Н.А. Дубровского в открытых каталогах нет даже ссылки, они доступны только по месту защиты в Акустическом институте.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Я не знаю, были ли у Бюснеля прямые рабочие контакты с советскими специалистами, но его

косвенное влияние на развитие биоакустики в Советском Союзе оказалось очень сильным. Большинство работ Бюснеля и его коллег, хотя и написаны на французском языке, хорошо знали и активно цитировали в Советском Союзе.

Влиянию Бюснеля на развитие биоакустики способствовало множество факторов. Бюснель обладал возможностями и достоинствами, которые позволяли ему влиять на развитие биоакустики во всем мире. Возглавляя лабораторию физиологической акустики в одном из крупнейших исследовательских центров Франции, он эффективно использовал административный ресурс. Его не вызывающая сомнений харизма, энергия и энтузиазм располагали к сотрудничеству с десятками ведущих специалистов в различных странах мира, что подтверждается работой Бюснеля в качестве ответственного редактора авторитетнейших международных изданий (Busnel, 1955, 1963, 1967, 1980; Busnel, Giban, 1960, 1965).

Большое значение имела способность Бюснеля быстро и эффективно переключаться с одной прикладной задачи на другую: защита урожая от насекомых, применение акустических репеллентов для отпугивания птиц, защита самолетов от столкновения с ними, развитие бионики на основе использования принципов работы сонарных систем морских млекопитающих и пр.

Необходимо отметить, что Бюснель был, прежде всего, физиологом. Его научное мировоззрение – это научное мировоззрение физиолога, которое заключается в стремлении сопоставить специфику ответа реципиента со свойствами стимула, в данном случае – акустического, исследовать реакцию реципиента на стимул, обладающий определенными свойствами, что прослеживается во всем научном творчестве Бюснеля и его школы и, конечно, отразилось на развитии биоакустики в Советском Союзе.

Но Бюснель и его школа были не единственными во Франции, кто способствовал развитию биоакустических исследований в Советском Союзе. Заметное влияние на формирование биоакустики в СССР оказал нейрофизиолог Жан-Поль Легуи (Jean-Paul Legouix, 1922–2009), создавший в 1960 г. в престижном Коллеж де Франс (Collège de France) Лабораторию электрофизиологии улитки, которая проводила исследования структуры и функции этого тончайшего органа позвоночных животных (<https://journals.openedition.org/lettre-cdf/384>).

Работы Легуи с соавторами успешно использовали Г.Н. Симкин (1965), Г.В. Гершуни (1972), Я.А. Альтман и Н.А. Дубровский (1972), В.Д. Ильичёв и Е.К. Вилкс (1978), А.А. Никольский (1984).

Сравнительный анализ строения относительно крупных слуховых барабанов пустынных грызунов (Petter, 1953; Legouix et al., 1954) и, как следствие, подтверждение повышенной чувствительности слу-

ха к низким частотам у специализированной жизненной формы пустынных млекопитающих (Legouix, Wisner, 1955), повлияли на развитие *экологической биоакустики* в Советском Союзе (напр., Симкин, 1965, 1969, 1975; Никольский, 1984). Это были одни из первых работ, где *специализация акустической коммуникации* животных стала предметом специальных исследований.

Интересно заметить, что именно работы Легуи с соавторами и их последователя в Советском Союзе Г.Н. Симкина (1935–2014), обратившими внимание на низкочастотный слух пустынных грызунов, спустя десятилетия привели к неожиданному открытию. У большой песчанки (*Rhombotus opimus*), обитателя пустынь Средней Азии и Казахстана, частота звукового предупреждающего об опасности сигнала оказалась относительно низкой (ниже 2 кГц) (Никольский, 1973). Спустя десятилетия выяснилось, что генерировать низкочастотный сигнал, передаваемый на десятки метров, песчанкам удается благодаря тому, что они кричат с закрытым ртом, используя резонансные свойства ротовой полости (Никольский, 2014).

Определенное влияние на развитие биоакустики в Советском Союзе имели также работы Легуи (Legouix, Kayser, 1965) по исследованию пространственного слуха млекопитающих (Альтман, Дубровский, 1972). Замечу, что основные исследования Н.А. Дубровского в Акустическом институте были посвящены сонарным системам дельфинов (Дубровский, 1975), где пространственный слух имеет решающее значение в процессе локации.

Позднее Легуи (Legouix, 1979) выступил в качестве ответственного редактора коллективной монографии, посвященной структуре и функции улитки – “Les récepteurs cochléaires, structure et fonctionnement”, где были подведены итоги многолетних исследований этого тончайшего органа рецепции, проводимые в Коллеж де Франс.

За последние 30–40 лет биоакустика в России отошла от инженерных задач, от бионики, и в основном погрузилась в традиционные для биологии проблемы. В настоящее время биоакустическими центрами в России остаются биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Акустический институт им. Н.Н. Андреева РАН, Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН.

БЛАГОДАРНОСТИ

За помощь в подготовке рукописи к печати я благодарю Е.А. Ванисову, Л.Л. Данилкину и О.С. Корсуновскую. Особая благодарность анонимному Рецензенту.

Заинтересованное прочтение Рецензентом рукописи моей статьи вдохновляет на дальнейшую работу в новом для меня амплуа историка науки.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (РНФ) в рамках научного проекта № 22-18-00564.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Конфликт интересов отсутствует.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Айрапетьянц Э.Ш., Константинов А.И., 1970. Эхолокация в природе. М.: Наука. 378 с.
- Альтман Я.А., 1972. Локализация звука. Л.: Наука. 216 с.
- Альтман Я.А., Дубровский Н.А., 1972. Пространственный слух // Физиология сенсорных систем. Ч. 2. Руководство по физиологии. Л.: Наука. С. 398–426.
- Белькович В.М., 1974. Ориентация китообразных // Итоги науки. Т. 6. М.: ВИНТИ. С. 190–210.
- Белькович В.М. (ред.), 1978. Поведение и биоакустика дельфинов. М.: Изд-во АН СССР. 194 с.
- Белькович В.М., 1979. Сенсорные основы ориентации дельфинов. Дисс. ... докт. биол. наук. М.: Ин-т океанологии им. П.П. Ширшова АН СССР. 290 с.
- Белькович В.М., Дубровский Н.А., 1976. Сенсорные основы ориентации китообразных. М.: Наука. 204 с.
- Биоакустика: Учебное пособие, 1975 / Под ред. Ильичева В.Д. М.: Высш. шк. 257 с.
- Богословская Л.С., Солнцева Г.Н., 1979. Слуховая система млекопитающих. М.: Наука. 239 с.
- Вопросы бионики, 1967 / Под ред. Гаазе-Раппопорт М.Г. М.: Наука. 596 с.
- Гершуни Г.В., 1967. О механизмах слуха (в связи с исследованием временных и временно-частотных характеристик слуховой системы // Механизмы слуха. Проблемы физиологической акустики. Т. 6. Л.: Наука. С. 3–32.
- Гершуни Г.В., 1972. Общая характеристика слуха у позвоночных животных // Физиология сенсорных систем. Ч. 2. Руководство по физиологии. Л.: Наука. С. 130–157.
- Гольцман М.Е., Наумов Н.П., Никольский А.А., Овсяников Н.Г., Пасхина Н.М., Смирин В.М., 1977. Социальное поведение большой песчанки (*Rhombotus opimus* Licht.) // Вопросы териологии: Поведение млекопитающих. М.: Наука. С. 5–69.
- Дубровский Н.А., 1975. Эхолокация у дельфинов. Л.: ЦНИИ “Румб”. 104 с.

- Еськов Е.К.*, 1975. Акустическая сигнализация в коммуникациях общественных насекомых. Дисс. ... докт. биол. наук. Рыбное: НИИ пчеловодства. 378 с.
- Еськов Е.К.*, 1979. Акустическая сигнализация общественных насекомых. М.: Наука. 209 с.
- Жантиев Р.Д.*, 1974. Звуковая сигнализация членистоногих // Звуковая сигнализация животных. Пушино: Ин-т биол. физики. С. 5–15.
- Жантиев Р.Д.*, 1979. Биоакустика насекомых: звуковая сигнализация и ориентация. Дисс. ... докт. биол. наук. М.: МГУ им. М.В. Ломоносова. 495 с.
- Жантиев Р.Д.*, 1981. Биоакустика насекомых. М.: Изд-во МГУ. 256 с.
- Жибан Ж.*, 1977. Оценка вредоносной деятельности млекопитающих в регионах с развитым сельским и лесным хозяйством // Вопросы териологии. Успехи современной териологии. М.: Наука. С. 55–63.
- Жинкин Н.И.*, 1958. Механизмы речи. М.: Изд-во Акад. пед. наук РСФСР. 312 с.
- Жинкин Н.И.*, 1960. Звуковая коммуникативная система обезьян // Изв. АПН РСФСР. Вып. 113: Мышление и речь. С. 183–226.
- Жинкин Н.И.*, 1998. Язык – речь – творчество (Избранные труды). М.: Лабиринт. 368 с.
- Зимняя И.А.*, 2001. Благодарной памяти учителя и духовного наставника // Лингвопсихология речевой деятельности. Воронеж: НПО “МОДЭК”. С. 403–411.
- Ильичёв В.Д.*, 1966. Биоакустика птиц. Дисс. ... докт. биол. наук. М.: МГУ им. М.В. Ломоносова. 813 с.
- Ильичёв В.Д.*, 1968а. Физические и функциональные характеристики голоса птиц // Орнитология. Т. 9. М.: Изд-во МГУ. С. 58–72.
- Ильичёв В.Д.*, 1968б. Акустическая ориентация птиц и звуковые репелленты // Итоги науки и техники. М.: ВИНТИ. С. 113–131.
- Ильичёв В.Д.*, 1970. Биоакустика // Большая Советская Энциклопедия: в 30 т. / Глав. ред. Прохоров А.М. 3-е изд. Т. 3. М.: Советская энциклопедия. С. 326.
- Ильичёв В.Д.*, 1971. Лекции по биоакустике. М.: Изд-во МГУ. 91 с.
- Ильичёв В.Д.*, 1972. Биоакустика птиц. М.: Изд-во МГУ. 286 с.
- Ильичёв В.Д.*, 1975. Локация птиц: Адаптивные механизмы пассивной локации сов. М.: Наука. 196 с.
- Ильичёв В.Д.*, 1987. Информационная экология птиц – основа инженерно-этологических разработок и создания ЭСУП (экологические средства управления поведением) нового поколения // Биоакустические синтезаторы и управление поведением птиц. Вильнюс: Изд-во АН ЛитССР. С. 13–41.
- Ильичёв В.Д., Вилкс Е.К.*, 1978. Пространственная ориентация птиц. М.: Наука. 286 с.
- Константинов А.И.*, 1973. Эхолокационные системы летучих мышей подотряда Microchiroptera: биоакустические и физиологические исследования. Дисс. ... докт. биол. наук. Л.: Ленингр. гос. ун-т им. А.А. Жданова. 369 с.
- Константинов А.И., Мовчан В.И.*, 1985. Звуки в жизни зверей. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 303 с.
- Корсуновская О.С.*, 2009. Акустические системы связи кузнечиковых (Orthoptera, Tettigonioidae). Дисс. ... докт. биол. наук. М.: МГУ им. М.И. Ломоносова. 365 с.
- Наумов Н.П.*, 1970. Проблемы пространственной ориентации // Пространственная ориентация и сигнализация животных / Под ред. Наумова Н.П. М.: Изд-во МГУ. С. 3–11.
- Наумов Н.П.*, 1973а. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 6. С. 808–817.
- Наумов Н.П.*, 1973б. Бионика и надорганизменные системы // Вопросы бионики. М.: Наука. С. 7–14.
- Наумов Н.П., Ильичёв В.Д.*, 1965. Акустические репелленты и их применение. М.: Изд-во МГУ. 47 с.
- Наумов Н.П., Симкин Г.Н., Ильичёв В.Д., Васильев Б.Д.*, 1963. О некоторых проблемах акустической ориентации наземных позвоночных // Зоол. журн. Т. 42. № 8. С. 1200–1211.
- Наумов Н.П., Симкин Г.Н., Ильичёв В.Д., Протасов В.Р.*, 1967. Средства общения у животных и их моделирование // Вопросы бионики. М.: Наука. С. 419–445.
- Некролог. Памяти Николая Андреевич Дубровского посвящается, 2008 // Сенсорные системы. Т. 22. № 3. С. 271–272.
- Никольский А.А.*, 1973. Адаптивная изменчивость параметров звуковых сигналов млекопитающих как объект моделирования // Бионика. Т. 4. М.: Изд-во АН СССР. С. 88–94.
- Никольский А.А.*, 1974. Звуковая сигнализация наземных млекопитающих // Звуковая сигнализация животных. Пушино: Ин-т биол. физики. С. 52–62.
- Никольский А.А.*, 1980. Вокализация и звуковая сигнализация грызунов // Фауна и экология грызунов. Вып. 14. М.: Изд-во МГУ. С. 5–43.
- Никольский А.А.*, 1981. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. Дисс. ... докт. биол. наук. М.: МГУ им. М.В. Ломоносова. 367 с.
- Никольский А.А.*, 1984. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука. 199 с.
- Никольский А.А.*, 2014. Вокализация большой песчанки (Mammalia, Rodentia) с закрытым ртом как механизм генерации низкочастотного звукового сигнала // ДАН. Т. 455. № 3. С. 366–369.
- Никольский А.А.*, 2017. Выдающийся Российский эколог Николай Павлович Наумов // Вест. Росс. ун-та дружбы народов. Сер. Экология и безопасность жизнедеятельности. Т. 25. № 4. С. 585–594.
- Никольский А.А., Никольский И.Д.*, 1982. 1-е Всесоюзное совещание “Запись звуковых сигналов животных” // Журн. общ. биологии. Т. 43. № 3. С. 430–431.
- Никольский И.Д., Протасов В.Р., Романенко Е.В., Шишкова Е.В.*, 1968. Звуки рыб. Атлас. М.: Наука. 93 с.
- Попов А.В.*, 1967. Характеристики активности центральных нейронов в слуховой системе саранчи // Механизмы слуха. Л.: Наука. С. 108–121.
- Попов А.В.*, 1969. Сравнительное исследование звуковых сигналов и некоторых принципов организации слуховой системы цикад и прямокрылых // Тр. Всесоюз. Энтотомол. об-ва. Т. 53. С. 182–221.

- Попов А.В., 1979. Система акустической коммуникации насекомых. Дисс. ... докт. биол. наук. Л.: Ин-т эвол. физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова. 493 с.
- Попов А.В., 1985. Акустическое поведение и слух насекомых. Л.: Наука. 253 с.
- Пространственная ориентация и сигнализация животных, 1970 / Под ред. Наумова Н.П. М.: Изд-во МГУ. 120 с.
- Протасов В.Р., 1965. Биоакустика рыб. М.: Наука. 205 с.
- Протасов В.Р., 1966. Акустическая и оптическая сигнализация и ближняя ориентация рыб. Дисс. ... докт. биол. наук. М.: МГУ им. М.В. Ломоносова. 418 с.
- Радионова Е.А., 1971. Функциональная характеристика нейронов кохлеарных ядер и слуховая функция. Л.: Наука. 196 с.
- Романенко Е.В., 1974. Физические основы биоакустики. М.: Наука. 178 с.
- Сема А.М., 1973. Инструкция по организации акустического отпугивания скворцов на виноградниках юго-востока Казахстана. Алма-Ата. 15 с.
- Симкин Г.Н., 1965. Типы слуховых полостей млекопитающих в связи с особенностями их образа жизни // Зоол. журн. Т. 44. № 10. С. 1538–1545.
- Симкин Г.Н., 1969. Акустический сигнал и системы сигнализации мелких млекопитающих // Зоол. журн. Т. 48. № 4. С. 579–586.
- Симкин Г.Н., 1975. Акустическая ориентация млекопитающих // Биоакустика. М.: Высш. шк. С. 141–184.
- Симкин Г.Н., 1977. Акустическая ориентация и общение млекопитающих. Дисс. ... докт. биол. наук. М.: МГУ им. М.В. Ломоносова. 441 с.
- Симкин Г.Н., Ильичёв В.Д., 1966. Сигнализация и механизмы её осуществления в общении животных // Вопросы физиологии сенсорных систем (Обзоры). М.; Л.: Наука. С. 98–133.
- Соловьёва А.И., 1972. Основы психологии слуха. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 187 с.
- Юссон Р., 1974. Певческий голос: исследование основных физиологических и акустических явлений певческого голоса. М.: Музыка. 263 с.
- Яблоков А.В., Белькович В.М., Борисов В.И., 1972. Киты и дельфины. М.: Наука. 472 с.
- Якоби В.Э., 1974. Биологические основы предотвращения столкновений самолетов с птицами. М.: Наука. 168 с.
- Andersen S., 1970. Auditory sensitivity of the Harbour porpoise *Phocoena phocoena* // Investigations on Cetacea. V. 2. Bern: Hirnanatomisches Institut. P. 255–259.
- Bremond J.-C., 1965. Valeur réactogène des fréquences acoustiques dans le signal de défense territoriale du Rouge-gorge (*Erithacus rubecula*) // C. R. Acad. Sci. V. 260. № 10. P. 2910–2913.
- Busnel M.-C., 1953. Contribution à l'étude des émissions acoustiques des Orthoptères // Ann. Epiphyt. V. 3. P. 333–421.
- Busnel M.-C., Burkhardt D., 1962. An electrophysiological study of the phonokinetic reaction in *Locusta migratoria migratorioides* (L.) // Symp. Zool. Soc. Lond. № 7. P. 13–44.
- Busnel M.-C., Busnel R.-G., 1956. Sur une phonocinèse de certains Acridiens à des signaux acoustiques synthétiques // C. R. Acad. Sci. V. 242. № 2. P. 292–295.
- Busnel M.-C., Dumortier B., Busnel R.-G., 1959. Recherches sur la phonocinèse des certains insectes // Bull. Soc. Zool. Fr. V. 84. P. 351–370.
- Busnel R.-G. (ed.), 1955. Colloquium on Acoustics of Orthoptera, Jouy-en-Josas, 1954. Paris: Inst. Rech. Agron. 448 p.
- Busnel R.-G., 1956. Étude de l'un des caractères physiques essentiels des signaux acoustiques réactogènes artificiels sur les Orthoptères et d'autres groupes d'Insectes // Insectes Sociaux. V. 3. № 1. P. 11–16.
- Busnel R.-G., 1959. Quelques exemples de phonocomportements en présence d'un signal acoustique chez différentes espèces animales // J. Fr. Otorhinolaryngol. V. 8. № 1. P. 19–29.
- Busnel R.-G. (ed.), 1963. Acoustic Behaviour of Animals. Amsterdam: Elsevier. 933 p.
- Busnel R.-G. (ed.), 1967. Animal Sonar Systems. Biology and Bionics. NATO Advanced Study Institute Symposium, Frascati, Italy, September–October. V. 1. Jouy-en-Josas: Laboratoire de Physiologie Acoustique. 1233 p.
- Busnel R.-G., 1980. Preface // Animal Sonar Systems. N.-Y.; L.: Plenum press. P. VII–X.
- Busnel R.-G., Bremond J.-C., 1961. Étude préliminaire du décodage des informations contenues dans le signal acoustique territorial du Rouge-gorge (*Erithacus rubecula* L.) // C. R. Acad. Sci. V. 252. P. 608–610.
- Busnel R.-G., Chavasse P., 1950. Recherches sur les émissions sonores et ultrasonores d'Orthoptères nuisibles à l'agriculture: Étude des fréquences // Nuovo Cimento. Ser. 9. V. 7. № 2. P. 470–486.
- Busnel R.-G., Dumortier B., 1954. Observations sur le comportement acoustico-sexuel de la femelle d'*Ephippiger bitterensis* // C. R. Soc. Biol. V. 148. P. 1589–1590.
- Busnel R.-G., Dumortier B., 1955. Étude du cycle génital du male d'*Ephippiger* (et son rapport avec le comportement acoustique) // Bull. Soc. Zool. Fr. V. 80. P. 23–26.
- Busnel R.-G., Dumortier B., 1956. Rapport entre la vitesse de déplacement et l'intensité du stimulus dans le comportement acoustico-sexuel de la femelle d'*Ephippiger bitterensis* // C. R. Hebd. Seances Acad. Sci. V. 242. P. 174–177.
- Busnel R.-G., Dziedzic A., 1966a. Résultats métrologiques expérimentaux de l'écholocation chez le *Phocoena phocoena* et leur comparaison avec ceux de certaines Chauves-Souris // Les systems sonars animaux. Biologie et bionique. Frascati. P. 307–331.
- Busnel R.-G., Dziedzic A., 1966b. Acoustic signals of the pilot whale *Globicephala melaena* and of the porpoises *Delphinus delphis* and *Phocoena phocoena* // Whales, Dolphins and Porpoises. Los Angeles: Univ. California Pres. P. 608–646.
- Busnel R.-G., Dziedzic A., 1966c. Acoustique physiologique – caractéristiques physiques de certains signaux acoustiques du Delphinidé *Steno bredanensis* // C. R. Hebd. Seances Acad. Sci. V. 262. P. 143–146.
- Busnel R.-G., Dziedzic A., 1968. Caractéristiques physiques des signaux acoustiques de *Pseudorca crassidens* Owen (Cétacé Odontocète) // Mammalia. V. 32. № 1. P. 1–5.

- Busnel R.-G., Giban J.* (eds), 1960. Colloque sur la protection acoustique des cultures et autres moyens d'effarouchement des oiseaux. Jouy-en-Josas les 26 et 27 novembre 1958. Paris: Inst. Rech. Agron. 246 p.
- Busnel R.-G., Giban J.* (eds), 1965. Colloque le problème des oiseaux sur les aérodromes. Nice les 25, 26 et 27 novembre 1963. Paris: Inst. Nat. Rech. Agron. 326 p.
- Busnel R.-G., Giban J.*, 1968. Prospective considerations concerning bio-acoustics in relation to bird-saving techniques // *The Problems of Birds as Pests. Proceedings of a Symposium Held at the Royal Geographical Society, London, on 28 and 29 September 1967.* L.: Academic press. P. 17–28.
- Busnel R.-G., Gramet P.*, 1956. Recherches préliminaires sur le comportement acoustique de *Quelea quelea quelea* Latham en captivité // *Bull. I.F.A.N.* V. 18. P. 280–326.
- Busnel R.-G., Loher W.*, 1953. Recherches sur le comportement de divers mâles d'Acridoidea soumis à des stimuli acoustiques artificiels // *C. R. Hebd. Seances Acad. Sci. V. 237.* P. 1557–1559.
- Busnel R.-G., Loher W.*, 1954a. Mémoire acoustique directionnelle du mâle de *Chorthippus biguttulus* L. (Acrididae) // *C. R. Soc. Biol. V. 148.* P. 993–995.
- Busnel R.-G., Loher W.*, 1954b. Recherches sur le comportement de divers mâles d'Acridiens à des signaux acoustiques artificiels // *Ann. Sci. Natur. Zool. V. 16.* P. 271–281.
- Busnel R.-G., Loher W.*, 1961. Déclenchement de phonoréponses chez *Chorthippus brunneus* (Thbg.) Acridinae // *Acta Acust. United Acust. V. 11. № 2.* P. 65–70.
- Busnel R.-G., Loher W., Pasquinely F.*, 1954. Recherches sur les signaux acoustiques réactogènes pour divers mâles d'Acrididae // *C. R. Soc. Biol. V. 148.* P. 1987–1991.
- Busnel R.-G., Pasquinely F., Dumortier B.*, 1955a. La trémulation du corps et la transmission aux supports des vibrations en résultant comme moyen d'information à courte portée des Éphippigères mâle et femelle // *Bull. Soc. Zool. Fr. V. 80.* P. 18–22.
- Busnel R.-G., Busnel M.-C., Dumortier B.*, 1956a. Relations acoustiques interspécifiques chez les Ephippigères // *Ann. Epiphyt. V. 3.* P. 451–469.
- Busnel R.-G., Dumortier B., Busnel M.-C.*, 1956b. Recherches sur le comportement acoustique des Ephippigères // *Bull. Bio. Fr. Belg. V. 90. № 3.* P. 219–286.
- Busnel R.-G., Dziedzic A., Andersen S.*, 1965. Seuils de perception du système sonar du Marsouin *Phocaena phocaena* L., en fonction du diamètre d'un obstacle filiforme // *C. R. Hebd. Seances Acad. Sci. V. 260. № 1.* P. 295–297.
- Busnel R.-G., Giban J., Gramet Ph., Pasquinely F.*, 1955b. Observations préliminaires de la phonotaxie négative des Corbeaux à des signaux acoustiques naturels ou artificiels // *C. R. Hebd. Seances Acad. Sci. V. 241.* P. 1846–1849.
- Busnel R.-G., Giban J., Gramet Ph., Pasquinely F.*, 1956c. Absence d'action des ondes du radar sur la direction de vol de certains oiseaux // *C. R. Soc. Biol. V. 150. № 1.* P. 18–20.
- Busnel R.-G., Giban J., Gramet Ph., Frings H., Frings M., Jumber J.*, 1957. Interspécificité de signaux acoustique ayant une valeur sémantique pour des Corvidés européens et nord-américains // *C. R. Hebd. Seances Acad. Sci. V. 245.* P. 105–108.
- Dementiev G.P., Iljitschew W.D.*, 1967. Die Bioakustik und einige Fragen ihrer Erforschung // *Der Falke. Bd. 14. № 2.* S. 50–53.
- Dumortier B.*, 1963a. Étude expérimentale de la valeur interspécifique du signal acoustique chez les Éphippigères et rapport avec les problèmes d'isolement et de maintien de l'espèce (Orthoptera, Ephippigeridae) // *Ann. Epiphyt. V. 14. № 1.* P. 5–23.
- Dumortier B.*, 1963b. The physical characteristics of sound emissions in Arthropoda // *Acoustic Behaviour of Animals / Ed. Busnel R.-G. Amsterdam: Elsevier.* P. 316–371.
- Dumortier B.*, 1963c. Ethological and physiological study of sound emissions in Arthropoda // *Acoustic Behaviour of Animals / Ed. Busnel R.-G. Amsterdam: Elsevier.* P. 583–684.
- Dumortier B.*, 1963d. Morphology of sound emission apparatus in Arthropoda // *Acoustic Behaviour of Animals / Ed. Busnel R.-G. Amsterdam: Elsevier.* P. 346–373.
- Eastern Bird Banding Association, 1956. Two interesting meetings // *EBBA News. V. 19. № 2.* P. 16–17.
- Frings H.*, 1954. Controlling pest birds with sound // *Proc. 30 Nat. Shad. Tree Conf. USA. University Park: Penn. State Univ. P. 108–112.*
- Frings H.*, 1963. Introduction // *Acoustic Behaviour of Animals / Ed. Busnel R.-G. Amsterdam: Elsevier.* 933 p.
- Frings H., Frings M., Jumber J., Busnel R.-G., Giban J., Gramet Ph.*, 1958. Reaction of American and French species of *Corvus* and *Larus* to recorded communication signals tested reciprocally // *Ecology. V. 39. № 1.* P. 126–131.
- Giban J.*, 1962. Moyens de protection contre les espèces d'oiseaux commettant des dégâts en agriculture. Paris: INRA. 258 p.
- Giban J.*, 1965. Le comportement réactionnel des Laridés et Corvidés aux signaux de détresse // *Le Problème des Oiseaux sur les Aérodromes. Colloque tenu à Nice les 25, 26 et 27 novembre 1963 / Eds Busnel R.-G., Giban J.* Paris: I.N.R.A. P. 223–232.
- Gramet Ph.*, 1956. Observations sur le processus d'arrivée et de départ du dortoir chez certains corbeaux // *Bull. Soc. Zool. Fr. V. 81. № 2–3.* P. 207–217.
- Gramet Ph.*, 1959. Recherches acoustiques sur les corbeaux // *La Nature. № 3286.* P. 49–61.
- Gramet Ph.*, 1962. L'effarouchement acoustique par diffusion de cris de détresse appliquée à la protection des cultures contre les dégâts de corbeaux // *Ann. Epiphyt. V. 13.* P. 111–117.
- Gramet Ph.*, 1965a. Le comportement réactionnel des laridés à l'audition de signaux de détresse diffusés par haut-parleur // *Angew. Ornithol. V. 2. № 2.* P. 53–59.
- Gramet Ph.*, 1965b. Études expérimentales sur l'interspécificité des signaux acoustiques de divers Laridae et Corvides // *Le Problème des Oiseaux sur les Aérodromes. Colloque tenu à Nice les 25, 26 et 27 novembre 1963 / Eds Busnel R.-G., Giban J.* Paris: I.N.R.A. P. 259–264.
- Gramet Ph., Hanoteau J.*, 1965. Le problème de l'accoutumance des Corvidés et Laridés aux signaux de détresse // *Le Problème des Oiseaux sur les Aérodromes. Collo-*

- que tenu à Nice les 25, 26 et 27 novembre 1963 / Eds Busnel R.-G., Giban J. Paris: I.N.R.A. P. 267–272.
- Legoux J.-P.* (ed.), 1979. Les récepteurs cochléaires, structure et fonctionnement. Paris: GALF et Collège de France. 224 p.
- Legoux J.-P., Kayser D.*, 1965. Étude électrophysiologique des afférences auditives chez le cobaye // C. R. Soc. Biol. V. 159. P. 1324–1327.
- Legoux J.-P., Wisner A.*, 1955. Rôle fonctionnel des bulles tympaniques géantes de certains rongeurs (*Meriones*) // Acustica. V. 5. № 4. P. 208–216.
- Legoux J.-P., Petter F., Wisner A.*, 1954. Étude de l'audition chez des mammifères à bulles tympaniques hypertrophiées // Mammalia. V. 18. P. 262–271.
- Petter F.*, 1953. Remarques sur la signification des bulles tympaniques chez les mammifères // C. R. Hebd. Séances Acad. Sci. V. 237. P. 848–849.
- Zhinkin N.I.*, 1963. An application of the theory of algorithms to the study of animal speech: methods of vocal intercommunication between monkeys // Acoustic Behaviour of Animals. Amsterdam: Elsevier. P. 132–182.
- Zhinkin N.I.*, 1968. Mechanisms of Speech. Hague; Paris; Mouton: Mouton De Gruyter. 462 p.

Influence of the French scientific school on the development of bioacoustics in the Soviet Union (60–70s of the last century)

A. A. Nikol'skii*

*Vavilov Institute for the History of Science and Technology, RAS
Baltiyskaya, 14, Moscow, 135215 Russia*

**e-mail: bobak@list.ru*

The influence of the French scientific school on the development of bioacoustics in the Soviet Union in the 1960–70s is discussed. The main influence on the development of Soviet bioacoustics was provided by the Laboratory of Physiological Acoustics at the National Institute for Agricultural Research of France, created and directed by René-Guy Busnel. Soviet bioacoustics adopted the research experience of France in three main areas: 1) acoustic orientation and signaling of insects; 2) theory and practice of acoustic repellents in agriculture and aviation; 3) sonar systems, acoustic communication and orientation of marine mammals, echolocation. The main research centers in the Soviet Union are listed and the role of Soviet scientists in the development of various areas of bioacoustics in the Soviet Union is considered.

УДК 599.537;574.38;575.858

РОЛЬ КУЛЬТУРНЫХ ТРАДИЦИЙ В ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ДИВЕРСИФИКАЦИИ КИТООБРАЗНЫХ

© 2023 г. О. А. Филатова*

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра зоологии позвоночных
Ленинские горы, 1/12, Москва, 119234 Россия

*E-mail: alazorro@gmail.com

Поступила в редакцию 19.07.2022 г.

После доработки 30.11.2022 г.

Принята к публикации 11.01.2023 г.

Экологическая диверсификация — это процесс, позволяющий организмам достичь различий в использовании ресурсов для снижения конкуренции. Экологическая диверсификация традиционно рассматривается как результат модификации генетически наследуемых признаков в процессе адаптивной эволюции. В то же время у социальных животных с развитыми когнитивными способностями существенная часть поведенческих паттернов передается не генетически, а путем социального обучения. Сложные комплексы поведенческих паттернов, передающихся путем социального обучения, называют культурными традициями. Дифференциация экологических ниш у китообразных чаще всего рассматривается в контексте морфологических адаптаций: изменения размера, формы черепа и строения цефального аппарата. Роль культурных традиций в экологической диверсификации пока еще слабо изучена, однако является важным и многообещающим направлением исследований, поскольку позволяет по-новому взглянуть на способности животных менять свое поведение в целях более эффективной эксплуатации окружающей среды. Основное преимущество традиций по сравнению с генетически наследуемыми паттернами поведения — способность быстро меняться и быстро распространяться в популяции. Оценка роли культурных традиций в экологической диверсификации позволит осветить значимость пластичности поведения и социального обучения в эволюции интеллекта животных. Дифференциация экологических ниш с помощью быстро меняющихся и быстро распространяющихся в популяции поведенческих адаптаций, которые оперативно подстраиваются под изменения среды, могла обеспечить существенное эволюционное преимущество, которое привело к развитию сравнительно высокого уровня интеллекта у китообразных.

DOI: 10.31857/S0044459623010037, EDN: ANBEZJ

Экологическая диверсификация — это процесс, позволяющий организмам достичь различий в использовании ресурсов для снижения конкуренции. Среди китообразных описана дифференциация экологических ниш как по объектам питания (Ryan et al., 2013; Browning et al., 2014; Fossette et al., 2017; Durante et al., 2021), так и по использованию пространства (Pauga, 2006; Giménez et al., 2018). Экологическая диверсификация традиционно рассматривается как результат модификации генетически наследуемых признаков в процессе адаптивной эволюции. В то же время у социальных животных с развитыми когнитивными способностями существенная часть поведенческих паттернов передается не генетически, а путем социального обучения. Сложные комплексы поведенческих паттернов, передающихся путем социального обучения, называют культурными традициями.

Термин “культурные традиции” был впервые применен к животным японскими приматологами, описавшими быстрое распространение традиции мытья батата в группе японских макаков (*Macaca fuscata*) (Kawai, 1965). Впоследствии культурные традиции были описаны и у многих других высокоорганизованных животных. Например, разные популяции шимпанзе используют особые способы добычи пищи — разбивание орехов камнями, ужение муравьев, охоту на мелких приматов с помощью “копий”; эти способы не являются врожденными инстинктивными программами, а перенимаются детенышами от матерей и других членов группы (Whiten et al., 1999).

Основное преимущество традиций по сравнению с генетически наследуемыми паттернами поведения — способность быстро меняться и быстро распространяться в популяции. В отличие от генов, традиции могут передаваться как по вертикали от родителей к детенышам, так и по гори-

зонтали между животными одного поколения, и по диагонали — между животными разного возраста, не являющимися родителями и детенышами (Cavalli-Sforza, Feldman, 1981); направление и точность их передачи тесно связаны со структурой социальных связей.

Основой формирования культурных традиций у животных является пластичность поведения в сочетании с выраженной способностью к сложным формам социального обучения. Существует много разных определений культуры и традиций применительно к животным. Одно из наиболее широких определений было предложено Фрегази и Перри (Fragaszy, Perry, 2003, p. 2): “традиция — это характерный поведенческий паттерн, общий для двух и более особей в социальной единице, который остается неизменным продолжительное время и может передаваться другим особям посредством социального обучения”. В этом и многих других определениях традиций и культуры основной упор делается на способ передачи поведенческих паттернов путем социального обучения в противоположность генетическому.

Термин “социальное обучение” объединяет ситуации, когда поведение, продукты поведения или присутствие одной особи оказывают влияние на обучение другой (Heyes, 1994). Следует, однако, учитывать, что существует большое разнообразие типов социального обучения (Резникова, 2004). Животные могут вести себя подобно другим особям по разным причинам. Они могут просто иметь видоспецифическую склонность проявлять определенное поведение тогда же, когда это делают другие, и такие случаи не всегда легко отличить от настоящей имитации. Само присутствие особей того же вида может приводить к изменению в уровне возбуждения, что делает более вероятным проявление определенных типов активности. Кроме того, поведение других животных может привлекать внимание к какому-либо месту или объекту, что может облегчать освоение определенных навыков (Fragaszy, Visalberghi, 2004): например, следование за матерью может вырабатывать предпочтение определенных районов фуражирования (Schiel, Huber, 2006). Собственно копирование определенного поведения также может происходить по-разному: “вслепую”, когда животное просто повторяет чьи-то действия, не понимая их смысла, либо осмысленно, когда имитатор понимает цели и намерения имитируемой особи.

Одним из наиболее интересных экспериментальных исследований роли социального обучения в формировании навыков стала работа Теркела (Terkel, 1996) на черных крысах (*Rattus rattus*). Было замечено, что некоторые популяции этих крыс в Израиле специализируются на питании сосновыми шишками и используют сложную технологию для добывания из них семян (впоследствии была также описана подобная традиция на Кипре, которая, по-видимому, сформировалась

независимо от израильской: Landová et al., 2006). Начиная с основания шишки, крыса оттягивает верхний свободный конец чешуи и перегрызает нижний недалеко от оси шишки. Так по очереди животное очищает все чешуи снизу вверх, следуя их спиральному расположению. Это предотвращает лишние затраты энергии на прогрызание нескольких чешуй, неизбежное при попытке добраться до семян любым другим способом. Задавшись вопросом, как формируется такое поведение, Теркел провел эксперименты по обучению взрослых крыс и детенышей этой технологии. Ни одна взрослая крыса не смогла научиться вскрывать шишки методом проб и ошибок или путем наблюдения за сородичами. Детеныши “умелых” матерей, напротив, усваивали методику весьма успешно. Социальная (не генетическая) природа усвоения навыка была выявлена в экспериментах по замене крысят — детеныши, рожденные от “неумелых” матерей, но выращенные “умелыми”, успешно обучались вскрывать шишки, а детеныши “умелых” самок, перемещенные в выводки к “неумелым”, технологию так и не освоили.

Социальное обучение и основанные на нем традиции широко распространены среди самых разных таксономических групп. В связи с этим часто возникают споры, что же считать культурой у животных. Многие исследователи ставят знак равенства между культурой и традициями. Другие вкладывают в эти понятия немного разный смысл, при этом, как правило, культура является подклассом традиций, имеющим особые специфические черты. Поэтому в вопросе о том, что такое культура, значительно больше разногласий, чем в вопросе о том, что такое традиция. Например, Галлеф (Galef, 1992) предложил называть “культурой” только те традиции, которые передаются посредством имитации или активного инструктирования, т.е. высших форм социального обучения, подразумевающих аналогию с человеком. Другие исследователи предлагают иные критерии, например, обязательное усложнение культуры со временем, как у человека (Levinson, 2006). Использование такого определения позволяет выделить “традиции” животных от “культуры” человека, к чему активно призывают многие антропологи и психологи. Следует, однако, отметить, что во многих человеческих сообществах уровень сложности культуры оставался неизменным на протяжении тысячелетий; кроме того, не было показано возрастания уровня сложности человеческих языков на протяжении доступного для исследования периода. Поэтому такое определение исключает из “культуры” и многие традиции человека.

Одним из наиболее часто цитируемых примеров культуры (или традиций) у животных является работа Уайтена и соавт. (Whiten et al., 1999) по описанию различных поведенческих паттернов в сообществах шимпанзе. Авторы обнаружили, что среди 65 исследованных категорий поведения 39 (включая разные виды груминга, использование

орудий и способы ухаживания) были обнаружены в одних сообществах, но отсутствовали в других, причем это нельзя было объяснить экологическими факторами и другими различиями в условиях обитания. Эта работа показала, что культурные традиции могут существовать не только у человека, и, по-видимому, способность создавать и передавать культуру зародилась в линии гоминид задолго до появления *Homo sapiens*. В то же время некоторые исследователи (Rendell, Whitehead, 2001) предполагают наличие истинных культурных традиций у китообразных, многие из которых не уступают человекообразным обезьянам по уровню психического и социального развития.

Многие виды китообразных обладают развитыми когнитивными способностями и сложной социальной структурой. Эти особенности считаются хорошими предпосылками для возникновения культурных традиций у животных (Roper, 1986). В то же время образ жизни китообразных делает их трудными объектами для поведенческих наблюдений, что ограничивает возможности изучения культурных традиций. Наиболее детально описано поведение четырех видов китообразных — горбачей (*Megaptera novaeangliae*), кашалотов (*Physeter macrocephalus*), афалин (*Tursiops* spp.) и косаток (*Orcinus orca*).

Одним из наиболее ярких и бесспорных примеров культурных традиций у китообразных являются песни горбачей. Самцы этого вида в сезон размножения поют длинные, сложно структурированные песни. Эти песни имеют иерархическую структуру: различные звуки складываются в более или менее стереотипные “фразы”, которые многократно повторяются, формируя “темы” (Payne K., Payne R., 1985). Песня может включать от четырех до семи различных тем, исполняемых в определенном порядке.

В каждый момент времени все самцы локального стада поют одну и ту же песню, но в течение сезона и между сезонами песня постепенно меняется (у всех особей одновременно), становясь совершенно неузнаваемой за период около 15 лет (Payne K., Payne R., 1985). Изменения эти происходят у всех животных одновременно — по-видимому, киты синхронизируют вариации своей песни, копируя нововведения друг у друга. Так проявляется довольно редкая среди млекопитающих (но широко распространенная у птиц) способность к вокальному обучению. У большинства млекопитающих вокальный репертуар передается генетически, но некоторые — включая многие виды китообразных, а также человека — способны выучивать новые звуки от сородичей (Janik, Slater, 1997). По-видимому, самцы горбачей склонны копировать инновации, возникающие в песне сородичей, что обеспечивает одновременное изменение песни у всех особей локального стада. В большинстве популяций это приводит к медленным постепенным модификациям песни из года в год — такой процесс изменений культурных традиций назы-

вается культурной эволюцией (Garland et al., 2011). Однако в популяции горбачей, обитающей в водах Восточной Австралии, раз в несколько лет происходит “культурные революции”, во время которых одна песня резко и практически синхронно у всех самцов меняется на другую песню, заимствованную из соседней западноавстралийской популяции (Noad et al., 2000). Как это происходит, точно не известно: возможно, отдельные западноавстралийские самцы время от времени приходят на зимовку в Восточную Австралию, либо передача происходит во время миграции или в районах летнего нагула, где смешиваются киты обеих популяций (впрочем, это маловероятно, так как летом киты практически не поют). Интересно, что песня передается как бы по цепочке от одной близлежащей популяции к другой, но в итоге за несколько лет покрывает расстояния в тысячи километров. Из акватории Восточной Австралии песня распространяется дальше на восток на расстояние шести тысяч километров через Новую Каледонию, острова Тонга и далее до Французской Полинезии — такой пространственный масштаб передачи культурных традиций раньше был описан только для человека (Garland et al., 2011).

Диета горбачей довольно разнообразна — от криля до разных видов мелкой стайной рыбы, соответственно, различаются и способы охоты. Некоторые охотничьи приемы передаются от одной особи к другой путем социального обучения, в результате формируя культурные традиции. Например, среди горбачей залива Мэн было отмечено распространение традиции “лобгэйлинга” — ударов хвостом по воде перед формированием “пузрырьковой сети” (еще одного охотничьего приема, описанного для многих популяций) (Weinrich et al., 1992). Эта методика была изобретена одним китом в 1980 г. и в последующие годы быстро распространилась среди особей локального стада, причем заимствование наиболее быстро происходило между особями, имеющими прочные социальные связи (Allen et al., 2013).

Кашалоты кормятся на большой глубине, поэтому их охотничьи приемы пока не описаны, но хорошо исследовано акустическое поведение. Группы кашалотов состоят из родственных самок и их потомства, и для каждой группы характерен вокальный диалект, основанный на наборе кодов (Weilgart, Whitehead, 1997). Коды — это серии особых шелчков, издаваемых через определенные промежутки времени. Промежутки между шелчками в серии определяют тип кода. Вокальные диалекты, представленные использованием в разных пропорциях более 30 типов кодов, являются характерным признаком социальных групп (Rendell, Whitehead, 2001). Разные кланы кашалотов, даже обитающие в пределах одного района, могут существенно различаться паттернами использования пространства и другими экологическими особенностями, которые, очевидно, также пере-

даются из поколения в поколение путем социального обучения (Vachon et al., 2022).

Афалины обитают в прибрежных водах большинства тропических и умеренных морей и океанов, их диета и охотничьи стратегии исключительно разнообразны. Выразительные охотничьи традиции были описаны для многих популяций. Например, в заливе Шарк в Австралии афалины используют более 13 различных способов добычи корма, включая довольно сложные приемы вроде загона рыбы на мелководье (Mann, Sargeant, 2003). Там же было описано использование дельфинами орудий: при охоте возле дна дельфин надевает на рострум губку, чтобы защитить его от острых камней (Krützen et al., 2005). Это поведение передается от матери к детенышам путем социального обучения.

Для косаток также характерно большое разнообразие охотничьих традиций. В Аргентине и на островах Крозе они выбрасываются на берег, чтобы добыть детенышей ластоногих (Lopez J., Lopez D., 1985; Guinet, Bouvier, 1995). В Антарктиде группа косаток синхронно выныривает, чтобы создать волну, смывающую тюленя с льдины (Pitman, Durban, 2012). В Норвегии косатки используют так называемую “карусельную” охоту для того, чтобы окружить косяк сельди (*Clupea harengus*) (Similä, Ugarte, 1993). Но наиболее сложно организованную культурную традицию среди описанных для косаток поведенческих паттернов представляет система вокальных диалектов, обнаруженных у рыбоядных косаток северной части Тихого океана (Ford, 1991; Yurk et al., 2002; Filatova et al., 2007). Каждая семья косаток имеет набор стереотипных криков – вокальный диалект (Ford, 1991). У некоторых семей диалекты практически идентичны – в этом случае их относят к одному племени. Семьи, у которых диалекты не одинаковы, но похожи, относят к разным племенам одного клана, а те, у кого диалекты абсолютно разные – к разным кланам. Предполагается, что система диалектов может играть важную роль в предотвращении инбридинга, что весьма актуально в небольших замкнутых популяциях косаток, обычно насчитывающих несколько сотен особей: было показано, что спаривания обычно происходят между кланами, т.е. между особями с максимально отличающимися диалектами (Barrett-Lennard, 2000). В то же время между популяциями спаривания не происходит даже в тех случаях, если их ареал в значительной степени перекрывается (Barrett-Lennard, 2000); представляется вполне вероятным, что основным изолирующим фактором в этом случае является различие в диалектах.

Исследования культурных традиций у китообразных редко рассматриваются в контексте концепции экологических ниш. Даже в наиболее полном современном обзоре феномена культурных традиций у китообразных их роль в экологической диверсификации упоминается лишь мельком (Whitehead, Rendell, 2014). Дифференци-

ация экологических ниш у китообразных чаще всего рассматривается в контексте морфологических адаптаций: изменения размера (Slater et al., 2010), формы черепа (McCurry et al., 2017) и строения цедильного аппарата (Werth et al., 2018). Нередки также работы, описывающие разделение ниш, связанное с предпочтениями местообитаний с определенными океанографическими характеристиками, такими как температура воды, глубина и угол уклона дна (Weir et al., 2012).

В то же время довольно многочисленны примеры, явно указывающие на то, что культурные традиции могут расширять и дифференцировать экологическую нишу как на внутривидовом, так и на межвидовом уровне. Например, у афалин описаны многочисленные традиции, позволяющие представителям этого вида специализироваться на определенных ресурсах, которые в отсутствие специальных традиционных техник добычи не могли бы обеспечить энергетические потребности животных. Например, в Австралии афалины охотятся возле уреза воды на пляжах, загоняя рыбу на мелководье, и преследуют ее, глусируя и частично вылетая на берег; это сложная техника, которой детеныши учатся от матерей, что позволяет им освоить ресурс, недоступный для добывания другими способами (Sargeant et al., 2005). В том же районе при охоте возле дна дельфин надевает на рострум губку, чтобы защитить его от острых камней; это позволяет эффективно охотиться на рыбу, прячущуюся на дне или закапывающуюся в грунт (Krützen et al., 2005). Во Флориде было описано взбивание вокруг стаи мелкой рыбы кольцевой стены из взмученного со дна ила: рыба не решается погрузиться в мутную стену и пытается ее перепрыгнуть, убегая от дельфина-загонщика, а по ту сторону ее уже ждут с открытыми ртами дельфины-засадчики (Engleby, Powell, 2019). Похожую технику используют горбатые киты, окружая стаю добычи стеной из воздушных пузырьков – так называемой пузырьковой сетью (Sharpe, 2001). При этом они нередко кооперируются, плавая группой по спирали вокруг косяка сельди, выпуская пузырьки, мешающие рыбе вырваться из образованной ими вертикальной трубы, издавая особые загонные крики, побуждающие сельдь сбиться плотнее, а затем все вместе гонят добычу к поверхности, где и заглатывают. Эти и другие подобные техники позволяют китообразным расширить свою экологическую нишу и освоить питание ресурсами, которых не хватило бы для обеспечения потребностей животных при охоте обычным способом – например, если бы горбачам приходилось бы гоняться за косяками сельди поодиночке, или афалины пытались бы догнать свою ловкую быстроходную добычу без специальных приемов, снижающих энергетические затраты на охоту.

Наиболее яркий пример дифференциации экологических ниш с помощью культурных традиций представляет собой косатка, которая мор-

фологически специализирована к охоте на крупную добычу, но благодаря специфическим традициям охоты способна питаться, например, мелкой рыбешкой — сельдью. В Норвегии косатки используют так называемую “карусельную” охоту для того, чтобы окружить и уплотнить косяк сельди, и глушат рыбу ударами хвоста (Similä, Ugarte, 1993), а в Исландии к этой технологии добавляются еще и особые загонные крики (“herding calls”), помогающие сбить сельдь в плотный шар (Simon et al., 2006). Если бы косатки пытались преследовать отдельных рыбок поодиночке, питание сельдью едва ли смогло бы обеспечить энергетические потребности этих крупных китообразных. Даже среди значительно более крупных лососей косатки выбирают для охоты только самые питательные виды — чавычу (*Oncorhynchus tshawytscha*) и кижуча (*O. kisutch*) — и очень редко охотятся на более мелкую горбушу (*O. gorbuscha*) (Ford, Ellis, 2006; Volkova et al., 2019), хотя она существенно крупнее сельди.

Косатка традиционно считалась полиморфным видом с обширным ареалом и широкой экологической нишей, но исследования последних четырех десятилетий показали, что этот вид представлен набором экотипов, каждый из которых имеет узкую экологическую специализацию, что приводит к высокой дифференциации экологических ниш между экотипами. Например, в прибрежных водах северной части Тихого океана обитают два экотипа косаток — рыбацкие и плотоядные. Рыбацкие косатки питаются в основном разными видами лосося и некоторыми другими рыбами, а плотоядные охотятся преимущественно на морских млекопитающих — тюленей, дельфинов, морских свинок и даже крупных китов (Ford et al., 1998; Saulitis et al., 2000).

Различия в объектах питания влекут за собой различия в поведении, социальной структуре и морфологии. Связано это прежде всего с особенностями жертв. Морские млекопитающие обладают хорошим слухом и развитым интеллектом, что позволяет им по звукам издали обнаружить хищников. Поэтому плотоядные косатки редко издают звуки и перемещаются небольшими группами, чтобы их было сложнее заметить (Deecke et al., 2005). В то же время добыча рыбацких косаток не слышит высокочастотные звуки, поэтому они часто и много кричат. В отличие от плотоядных косаток, ходить большими группами им даже выгодно — рассредоточившись по акватории, такая группа может прочесывать обширный район в поисках рыбного косяка. Это позволяет образовывать большие семьи с уникальной социальной структурой: особи обоих полов всю жизнь остаются с матерью, формируя матрилинии, включающие до четырех поколений животных (Bigg et al., 1990). У плотоядных косаток часть животных с возрастом уходит из семьи.

Косатки рыбацкого и плотоядного экотипа были обнаружены и в акватории российского сектора северной части Тихого океана (Филатова

и др., 2014). Рыбацкие косатки в водах восточного побережья Камчатки питаются терпугом (*Pleurogrammus monopterygius*) и различными видами лосося, преимущественно кижучем (*Oncorhynchus kisutch*) и кетой (*O. keta*) (Volkova et al., 2019). Плотоядные косатки охотятся на ластоногих и китообразных (Белонович и др., 2012; Шпак, 2012; Филатова и др., 2014). Рыбацкие и плотоядные косатки российских вод репродуктивно изолированы, на что указывает наличие в микросателлитных локусах специфических аллелей, характерных только для рыбацких либо только для плотоядных косаток (Филатова и др., 2014). В российском секторе Тихого океана косатки рыбацкого и плотоядного экотипов симпатричны на большей части своего ареала, однако в некоторых районах (Чукотка, прибрежные воды Западной Камчатки, северная и западная части Охотского моря) встречаются преимущественно плотоядные косатки, а в водах Восточной Камчатки, Командорских и Курильских островов преобладают рыбацкие косатки (Filatova et al., 2019).

Разные экотипы косаток описаны также для антарктических вод. Здесь к настоящему времени выделяют 4–5 экотипов, хорошо различающихся внешне. Косатки типа “А” имеют типичную черно-белую окраску, охотятся в основном на китов и предпочитают держаться вдали от сплоченных льдов (Pitman, Ensor, 2003). Два ледовых экотипа — “В” и “С” — существенно отличаются окраской от типа “А” и всех прочих косаток: они не черного, а серого цвета, с более темной спиной (Pitman, Ensor, 2003). Косатки типа “В” охотятся на тюленей и пингвинов во льдах. Для всех косаток этого типа характерно огромное заглазничное пятно, благодаря которому у легко узнать (Pitman, Ensor, 2003). Выделяют две разновидности этого экотипа — более крупную “В1”, специализирующуюся на тюленях, и более мелкую “В2”, предпочитающую охотиться на пингвинов. Косатки типа “В1” известны своей традицией охоты на тюленей, спасающихся от хищников на льдинах — группа косаток синхронно выныривает, чтобы создать волну, смывающую тюленя со льдины (Pitman, Durban, 2012). Косатки типа “С” рыбацкие, питаются преимущественно антарктическим клыкачом (*Dissostichus mawsoni*) и следом за своей добычей могут заходить в сплоченные ледовые поля, переходя от полыньи к полынье, что не характерно для других экотипов. Они значительно меньше прочих, а заглазничное пятно у них узкое и косое (Pitman, Ensor, 2003). Четвертый субантарктический экотип “D” известен пока лишь по нескольким встречам, и данных о нем немного, однако внешне он очень специфичен: совсем крошечное заглазничное пятно, выпуклый, как у гринды, лоб и маленький спинной плавник (Pitman et al., 2010).

Культурные традиции, по-видимому, являются основным фактором, послужившим причиной разделения косаток на экотипы (Riesch et al.,

2012). Очевидно, предпочтения рыбы или морских млекопитающих в качестве добычи передаются путем социального обучения, так как в неволе плотоядные косатки успешно переходят на питание рыбой. Специализация на разных объектах питания, в свою очередь, приводит к различиям в образе жизни и поведении. Это не всегда способствует формированию репродуктивно изолированных экотипов – например, в Норвегии и Исландии в одно сообщество косаток могут входить как семьи, питающиеся преимущественно сельдью, так и семьи, в диету которых входят морские млекопитающие (Vongraven, Bisther, 2014; Samarra et al., 2017). Однако в других частях земного шара (северная часть Тихого океана, Антарктика) рыбацкие и плотоядные косатки не общаются и не скрещиваются друг с другом, хотя зачастую обитают в одних и тех же районах. Очевидно, причина взаимного избегания изначально кроется именно в различиях в охотничьих традициях: семьи, охотящиеся на разную добычу, проводят меньше времени вместе, что постепенно приводит к их социальной дивергенции.

Таким образом, культурные традиции позволяют некоторым видам китообразных эффективно осваивать ресурсы, которые были бы им недоступны, если бы охотничье поведение определялось только генетическими запрограммированными паттернами. Это приводит к расширению и дифференциации экологической ниши таких видов, что, в свою очередь, может существенно менять структуру трофической сети. Роль культурных традиций в экологической диверсификации пока еще слабо изучена, однако является важным и многообещающим направлением исследований, поскольку позволяет по-новому взглянуть на способности животных менять свое поведение в целях более эффективного использования окружающей среды. Крупный мозг, необходимый для решения когнитивных задач, связанных с высокой пластичностью поведения и сложными формами социального обучения, является энергозатратным и дорогостоящим органом. Существование такого крупного мозга может быть эволюционно обосновано только в том случае, если он дает какие-то существенные преимущества. Дифференциация экологических ниш с помощью быстро меняющихся и быстро распространяющихся в популяции поведенческих адаптаций, которые оперативно подстраиваются под изменения среды, могла обеспечивать существенное эволюционное преимущество, которое и привело к развитию сравнительно высокого уровня интеллекта у китообразных. Здесь можно провести интересные параллели с ростом размера мозга у предков человека, которые также получили эволюционное преимущество благодаря дифференциации и расширению своей экологической ниши с помощью культурных традиций (Laland et al., 2001).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Статья подготовлена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 22-24-00002.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием лабораторных животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белонович О.А., Фомин С.В., Рязанов С.Д., 2012. Транзитные косатки Командорских островов // Мат-лы круглого стола по косатке, VII Междунар. конф. “Морские млекопитающие Голарктики”. М.: Совет по морским млекопитающим. С. 15–17.
- Резникова Ж.И., 2004. Сравнительный анализ различных форм социального обучения у животных // Журн. общ. биологии. Т. 65. № 2. С. 136–152.
- Филатова О.А., Борисова Е.А., Шнак О.В., Мещерский И.Г., Тиунов А.В. и др., 2014. Репродуктивно изолированные экотипы косаток *Orcinus orca* в морях Дальнего Востока России // Зоол. журн. Т. 93. № 11. С. 1345–1353.
- Шнак О.В., 2012. Плотоядные косатки (*Orcinus orca*) в западной части Охотского моря: наши наблюдения и опросные данные // Мат-лы круглого стола по косатке, VII Междунар. конф. “Морские млекопитающие Голарктики”. М.: Совет по морским млекопитающим. С. 17–21.
- Allen J., Weinrich M., Hoppitt W., Rendell L., 2013. Network-based diffusion analysis reveals cultural transmission of lobtailing feeding in humpback whales // Science. V. 340. № 6131. P. 485–488.
- Barrett-Lennard L.G., 2000. Population structure and mating patterns of killer whales (*Orcinus orca*) as revealed by DNA analysis. PhD thesis. Vancouver: Univ. British Columbia. <https://open.library.ubc.ca/media/stream/pdf/831/1.0099652/3>
- Bigg M.A., Olesiuk P.F., Ellis G.M., Ford J.K.B., Balcomb K.C., 1990. Social organization and genealogy of resident killer whales (*Orcinus orca*) in the coastal waters of British Columbia and Washington State // Rep. Int. Whaling Comm. № S12. P. 383–405.
- Browning N.E., Cockcroft V.G., Worthy G.A., 2014. Resource partitioning among South African delphinids // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 457. P. 15–21.
- Cavalli-Sforza L.L., Feldman M.W., 1981. Cultural Transmission and Evolution: A Quantitative Approach. Princeton: Princeton Univ. Press. 388 p.
- Deecke V.B., Ford J.K.B., Slater P.J., 2005. The vocal behaviour of mammal-eating killer whales: Communicating with costly calls // Anim. Behav. V. 69. № 2. P. 395–405.
- Durante C.A., Crespo E.A., Loizaga R., 2021. Isotopic niche partitioning between two small cetacean species // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 659. P. 247–259.
- Engleby L.K., Powell J.R., 2019. Detailed observations and mechanisms of mud ring feeding by common bottle-

- nose dolphins (*Tursiops truncatus truncatus*) in Florida Bay, Florida, USA // *Mar. Mammal Sci.* V. 35. № 3. P. 1162–1172.
- Filatova O.A., Fedutin I.D., Burdin A.M., Hoyt E., 2007. The structure of the discrete call repertoire of killer whales *Orcinus orca* from Southeast Kamchatka // *Bioacoustics*. V. 16. № 3. P. 261–280.
- Filatova O.A., Shpak O.V., Ivkovich T.V., Volkova E.V., Fedutin I.D., et al., 2019. Large-scale habitat segregation of fish-eating and mammal-eating killer whales (*Orcinus orca*) in the western North Pacific // *Polar Biol.* V. 42. № 5. P. 931–941.
<https://doi.org/10.1007/s00300-019-02484-6>
- Ford J.K.B., 1991. Vocal traditions among resident killer whales (*Orcinus orca*) in coastal waters of British Columbia // *Can. J. Zool.* V. 69. P. 1454–1483.
- Ford J.K.B., Ellis G.M., 2006. Selective foraging by fish-eating killer whales *Orcinus orca* in British Columbia // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 316. P. 185–199.
<https://doi.org/10.3354/meps316185>
- Ford J.K.B., Ellis G.M., Barrett-Lennard L.G., Morton A.B., Palm R.S., Balcomb K.C., 1998. Dietary specialization in two sympatric populations of killer whales (*Orcinus orca*) in coastal British Columbia and adjacent waters // *Can. J. Zool.* V. 76. P. 1456–1471.
- Fossette S., Abrahms B., Hazen E.L., Bograd S.J., Zilliacus K.M., et al., 2017. Resource partitioning facilitates coexistence in sympatric cetaceans in the California Current // *Ecol. Evol.* V. 7. № 21. P. 9085–9097.
- Fragaszy D.M., Perry S., 2003. *The Biology of Traditions: Models and Evidence*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 474 p.
- Fragaszy D., Visalberghi E., 2004. Socially biased learning in monkeys // *Anim. Learn. Behav.* V. 32. № 1. P. 24–35.
- Galef B.G., 1992. The question of animal culture // *Hum. Nat.* V. 3. P. 157–178.
- Garland E.C., Goldizen A.W., Rekdahl M.L., Constantine R., Garrigue C., et al., 2011. Dynamic horizontal cultural transmission of humpback whale song at the ocean basin scale // *Curr. Biol.* V. 21. № 8. P. 687–691.
- Giménez J., Cañadas A., Ramírez F., Afán I., García-Tiscar S., et al., 2018. Living apart together: Niche partitioning among Alboran Sea cetaceans // *Ecol. Indic.* V. 95. P. 32–40.
- Guinet C., Bouvier J., 1995. Development of intentional stranding hunting techniques in killer whale (*Orcinus orca*) calves at Crozet Archipelago // *Can. J. Zool.* V. 73. № 1. P. 27–33.
- Heyes C.M., 1994. Social learning in animals: categories and mechanisms // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* V. 69. P. 200–231.
- Janik V.M., Slater P.J., 1997. Vocal learning in mammals // *Advances in the Study of Behaviour*. V. 26. San Diego: Academic Press. P. 59–100.
- Kawai M., 1965. Newly-acquired pre-cultural behavior of the natural troop of Japanese monkeys on Koshima Islet // *Primates*. V. 6. № 1. P. 1–30.
- Krützen M., Mann J., Heithaus M.R., Connor R.C., Bejder L., Sherwin W.B., 2005. Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. V. 102. № 25. P. 8939–8943.
- Laland K.N., Odling-Smee J., Feldman M.W., 2001. Cultural niche construction and human evolution // *J. Evol. Biol.* V. 14. № 1. P. 22–33.
- Landová E., Horáček I., Frynta D., 2006. Note: Have black rats evolved a culturally-transmitted technique of pinecone opening independently in Cyprus and Israel? // *Isr. J. Ecol. Evol.* V. 52. № 2. P. 151–158.
- Levinson S.C., 2006. Introduction: The evolution of culture in a microcosm // *Evolution and Culture* / Eds Levinson S.C., Jaisson P. Cambridge: MIT Press. P. 1–41.
- Lopez J.C., Lopez D., 1985. Killer whales (*Orcinus orca*) of Patagonia, and their behavior of intentional stranding while hunting nearshore // *J. Mammal.* V. 66. № 1. P. 181–183.
- Mann J., Sargeant B., 2003. Like mother, like calf: The ontogeny of foraging traditions in wild Indian Ocean bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.) // *The Biology of Traditions: Models and Evidence*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 236–266.
- McCurry M.R., Fitzgerald E.M., Evans A.R., Adams J.W., McHenry C.R., 2017. Skull shape reflects prey size niche in toothed whales // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 121. № 4. P. 936–946.
- Noad M.J., Cato D.H., Bryden M.M., Jenner M.N., Jenner K.C.S., 2000. Cultural revolution in whale songs // *Nature*. V. 408. № 6812. P. 537–537.
- Parra G.J., 2006. Resource partitioning in sympatric delphinids: Space use and habitat preferences of Australian snubfin and Indo-Pacific humpback dolphins // *J. Anim. Ecol.* V. 75. № 4. P. 862–874.
- Payne K., Payne R., 1985. Large scale changes over 19 years in songs of humpback whales in Bermuda // *Z. Tierpsychol.* V. 68. № 2. P. 89–114.
- Pitman R.L., Durban J.W., 2012. Cooperative hunting behavior, prey selectivity and prey handling by pack ice killer whales (*Orcinus orca*), type B, in Antarctic Peninsula waters // *Mar. Mammal Sci.* V. 28. № 1. P. 16–36.
- Pitman R.L., Ensor P., 2003. Three forms of killer whales (*Orcinus orca*) in Antarctic waters // *J. Cetacean Res. Manag.* V. 5. P. 131–140.
- Pitman R.L., Durban J.W., Greenfelder M., Guinet C., Jorgensen M., et al., 2010. Observations of a distinctive morphotype of killer whale (*Orcinus orca*), type D, from subantarctic waters // *Polar Biol.* V. 34. P. 303–306.
- Rendell L., Whitehead H., 2001. Culture in whales and dolphins // *Behav. Brain Sci.* V. 24. P. 309–382.
- Riesch R., Barrett-Lennard L.G., Ellis G.M., Ford J.K.B., Deecke V.B., 2012. Cultural traditions and the evolution of reproductive isolation: ecological speciation in killer whales? // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 106. P. 1–17.
- Roper T.J., 1986. Cultural evolution of feeding behaviour in animals // *Sci. Prog.* V. 70. P. 571–583.
- Ryan C., McHugh B., Trueman C.N., Sabin R., Deaville R., et al., 2013. Stable isotope analysis of baleen reveals resource partitioning among sympatric rorquals and population structure in fin whales // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 479. P. 251–261.
- Samarra F.I., Vighi M., Aguilar A., Víkingsson G.A., 2017. Intra-population variation in isotopic niche in herring-eating killer whales off Iceland // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 564. P. 199–210.
- Sargeant B.L., Mann J., Berggren P., Krützen M., 2005. Specialization and development of beach hunting, a rare foraging behavior, by wild bottlenose dolphins (*Tursiops* sp.) // *Can. J. Zool.* V. 83. № 11. P. 1400–1410.
- Saulitis E.L., Matkin C.O., Barrett-Lennard L.G., Heise K., Ellis G.M., 2000. Foraging strategies of sympatric killer whale (*Orcinus orca*) populations in Prince William Sound, Alaska // *Mar. Mammal Sci.* V. 16. P. 94–109.
- Schiell N., Huber L., 2006. Social influences on the development of foraging behavior in free-living common marmosets (*Callithrix jacchus*) // *Am. J. Primatol.* V. 68. № 12. P. 1150–1160.
- Sharpe F., 2001. Social foraging of the Southeast Alaskan humpback whale. PhD thesis. Simon Fraser University.

- https://www.alaskahumpbacks.org/research/Sharpe_dissertation.pdf
- Similä T., Ugarte F.*, 1993. Surface and underwater observations of cooperatively feeding killer whales in northern Norway // *Can. J. Zool.* V. 71. № 8. P. 1494–1499.
- Simon M., Ugarte F., Wahlberg M., Miller L.A.*, 2006. Icelandic killer whales *Orcinus orca* use a pulsed call suitable for manipulating the schooling behaviour of herring *Clupea harengus* // *Bioacoustics.* V. 16. № 1. P. 57–74.
- Slater G.J., Price S.A., Santini F., Alfaro M.E.*, 2010. Diversity versus disparity and the radiation of modern cetaceans // *Proc. Roy. Soc. B. Biol. Sci.* V. 277. № 1697. P. 3097–3104.
- Terkel J.*, 1996. Cultural transmission of feeding behavior in the black rat (*Rattus rattus*) // *Social Learning in Animals: The Roots of Culture* / Eds Heyes C.M., Galef B.G., Jr. San Diego: Academic Press. P. 17–48.
- Vachon F., Hersh T.A., Rendell L., Gero S., Whitehead H.*, 2022. Ocean nomads or island specialists? Culturally driven habitat partitioning contrasts in scale between geographically isolated sperm whale populations // *Roy. Soc. Open Sci.* V. 9. № 5. <https://doi.org/10.1098/rsos.211737>
- Volkova E.V., Ivkovich T.V., Shitova M.V., Chernyaeva E.N., Malinina T.V., et al.*, 2019. The summer diet of fish-eating killer whales in Avacha Gulf of Kamchatka: Are there any preferences? // *Mammal. Biol.* V. 97. № 1. P. 72–79.
- Vongraven D., Bisther A.*, 2014. Prey switching by killer whales in the north-east Atlantic: observational evidence and experimental insights // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* V. 94. P. 1357–1365.
- Weilgart L., Whitehead H.*, 1997. Group-specific dialects and geographical variation in coda repertoire in South Pacific sperm whales // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 40. № 5. P. 277–285.
- Weinrich M.T., Schilling M.R., Belt C.R.*, 1992. Evidence for acquisition of a novel feeding behaviour: Lobtail feeding in humpback whales, *Megaptera novaeangliae* // *Anim. Behav.* V. 44. № 6. P. 1059–1072.
- Weir C.R., MacLeod C.D., Pierce G.J.*, 2012. Habitat preferences and evidence for niche partitioning amongst cetaceans in the waters between Gabon and Angola, eastern tropical Atlantic // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* V. 92. № 8. P. 1735–1749.
- Werth A.J., Potvin J., Shadwick R.E., Jensen M.M., Cade D.E., Goldbogen J.A.*, 2018. Filtration area scaling and evolution in mysticetes: Trophic niche partitioning and the curious cases of sei and pygmy right whales // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 125. № 2. P. 264–279.
- Whitehead H., Rendell L.*, 2014. *The Cultural Lives of Whales and Dolphins.* Chicago: Univ. Chicago Press. 417 p.
- Whiten S.A., Goodall J., McGre W.C., Nishida T., Reynolds V., et al.*, 1999. Cultures in chimpanzees // *Nature.* V. 399. P. 682–685.
- Yurk H., Barrett-Lennard L.G., Ford J.K.B., Matkin C.O.*, 2002. Cultural transmission within maternal lineages: vocal clans in resident killer whales in Southern Alaska // *Anim. Behav.* V. 63. P. 1103–1119.

The role of cultural traditions in ecological niche partitioning in cetaceans

O. A. Filatova*

*Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Department of Vertebrate Zoology
Leninskie Gory, 1, Bldg. 12, Moscow, 119234 Russia*

*e-mail: alazorro@gmail.com

Ecological niche partitioning is a process that allows organisms to achieve differences in resource use to reduce competition. Niche partitioning is traditionally viewed as a result of modification of genetically inherited traits through the process of adaptive evolution. However, in social animals with developed cognitive abilities, a significant portion of behavioral patterns is transmitted not genetically, but through social learning. Complex sets of behavioral patterns transmitted through social learning are called cultural traditions. The partitioning of ecological niches in cetaceans is most often considered in the context of morphological adaptations: changes in size, skull shape, and the structure of the filtering apparatus. The role of cultural traditions in niche partitioning is still poorly understood, but it is an important and promising area of research, as it provides a novel approach to the ability of animals to change their behavior in order to exploit the environment more efficiently. The main advantage of traditions over genetically inherited behavioral patterns is the ability to change quickly and spread rapidly in a population. Estimating the role of cultural traditions in ecological niche partitioning would highlight the significance of behavior plasticity and social learning in the evolution of animal intelligence. Ecological niche partitioning through the rapidly changing and rapidly spreading behavioral adaptations in the population, allowing to adapt quickly to changes in the environment, could provide a significant evolutionary advantage, which could lead to the development of a relatively high level of intelligence in cetaceans.

УДК 591.5+599.742.1

ПОВЕДЕНЧЕСКИЙ ОСТРОВНОЙ СИНДРОМ И ЕГО ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ДРАЙВЕРЫ В ПОПУЛЯЦИИ ПЕСЦА ОСТРОВА МЕДНЫЙ

© 2023 г. М. Е. Гольцман¹, *, Е. П. Крученкова¹, Л. О. Доронина², **

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра зоологии позвоночных
Ленинские горы, 1/12, Москва, 119234 Россия

²Институт экспериментальной патологии, Университет Мюнстера
Фон-Эсмарх-Штрассе, 56, Мюнстер, 48149 Германия

*E-mail: migolts@gmail.com

**E-mail: doronina@uni-muenster.de

Поступила в редакцию 14.08.2022 г.

После доработки 01.12.2022 г.

Принята к публикации 11.01.2023 г.

У рептилий, птиц и млекопитающих, обитателей океанических островов, происходит изменение многих черт биологии, получившее название “островной синдром”. Поведенческий аспект этих изменений слабо изучен. На основании 40-летнего изучения биологии песца на о-ве Медном мы показываем, что у островитян, по сравнению с материковыми песцами, меньше участки обитания и подвижность внутри участков; на порядок меньше дистанции расселения; выше родительский вклад и появляется кооперация в уходе за выводком. При этом островитяне значительно менее осторожны по отношению к человеку. Эти черты соответствуют признакам островного синдрома. С другой стороны, в противоположность тому, что обнаруживается в большинстве островных популяций, у медновских песцов сильнее проявляется территориальность, видимо, в ответ на возросший риск инфантицида. Кроме того, в отличие от материковых, в популяции Медного ясно выражен половой диморфизм в расселении с натальных участков и наследование участков обитания по материнской линии. Уход самцов за границу расселения сестер можно рассматривать как механизм избегания инбридинга. Сравнение с популяциями лис (*Urocyon littoralis*) на Нормандских островах (Южная Калифорния) позволяет предположить, что эти черты эволюционировали под действием специфических для о-ва Медный экологических драйверов – пятнистого и стабильного распределения ресурсов. Эти же особенности распределения ресурсов привели к усилению еще одного драйвера – “социального ландшафта” – и к появлению нового поведенческого метапризнака островной популяции – консерватизма в пространственном, репродуктивном и фуражировочном поведении.

DOI: 10.31857/S0044459623010049, EDN: ANBJRE

Хотя острова занимают менее 7% суши, на них обитает пятая часть всех современных видов наземных животных и растений (Fernández-Palacios et al., 2021). Эволюционные изменения на островах происходят значительно быстрее, чем на материке, в результате упрощенности экосистем, замкнутости, небольших размеров и высокой плотности популяций (MacArthur, Wilson, 1963). Благодаря уникальной эволюционной истории каждого острова и географической изолированности, океанические острова рассматриваются как природные лаборатории естественного биоразнообразия и музеи исчезающих эволюционных линий (Gibson et al., 2017; Whittaker et al., 2017). На островах особенно удобно проводить эко-эволюционные исследования (MacArthur, Wilson, 1963).

Сравнительный анализ островных и материковых видов позволил обнаружить комплекс морфологических, физиологических и поведенческих изменений, который получил название “островной синдром” (Adler, Levins, 1994). Наиболее исследованная из морфологических особенностей – изменение размеров тела в соответствии с так называемым островным правилом: мелкие позвоночные в ходе эволюции на островах становятся крупнее своих материковых сородичей, а крупные – мельче (Foster, 1964; Benítez-López et al., 2021). Изменяются характеристики локомоторного аппарата, например, у островных птиц уменьшаются летательные мышцы и удлиняются ноги, у некоторых видов редуцируются крылья (Wright et al., 2016), изменяется челюстной аппарат (Renaud, Auffray, 2010; Parmenter et al., 2022), происходят изменения в метаболизме

(McNab, 1994; Blanco et al., 2014) и иммунной системе (O'Connor et al., 2018). Меняются генетические (Funk et al., 2016) и демографические (Adler, Levins, 1994; Crespin et al., 2012) параметры популяции. Естественно, что все эти характеристики базируются на изменениях поведения, которое определяет и генетическую, и морфологическую траекторию эволюционного развития (см., напр., Royauté et al., 2020). Однако поведенческая составляющая островного синдрома – возможно, наиболее интересный его аспект – остается наименее изученной.

При анализе поведенческих отличий островитян можно выделить два основных подхода. Первый заключается в проверке выраженности уже найденных или предполагаемых особенностей. Например, безбоязненного отношения к человеку, известного еще по наблюдениям Дарвина 1831–1836 гг. (Дарвин, 1941). Некоторые другие поведенческие отличия островитян не столь очевидны, но их можно предположить, исходя из умозрительных представлений о том, что должно происходить при увеличении популяционной плотности, ограничении пространства и отсутствии хищников. Например, изменение таких персональных черт, как агрессивность, социальность, активность, тенденция к исследованию и когнитивные способности (см. обзор Gavriilidi et al., 2022). Однако возможности проверки гипотез об изменении этих черт и интерпретация их связей с экологией ограничены по двум причинам. Во-первых, многие анализируемые характеристики (например, внутривидовая агрессивность, активность, тенденция к исследованию) недостаточно формально определены, так как основаны на разнородных представлениях разных авторов. По этой причине их трудно измерить и тем более сравнить. Во-вторых, эти характеристики очень вариабельны и нестабильны – они меняются с возрастом, репродуктивным и социальным статусом и зависят от экологического контекста. Несмотря на эти трудности, некоторые из них, например “агрессивность”, определяются *ad hoc* и успешно исследуются в островных популяциях с помощью комбинации полевых и лабораторных методов (напр., Baier, Hoekstra, 2019).

Другой подход основан на долговременном и комплексном изучении параметров жизненного цикла, экологии и поведения многих поколений индивидуально распознаваемых особей и разных сторон биологии популяции. Это дает возможность не только оценить индивидуальную, возрастную и контекстную изменчивость, но и выявлять новые, до этого неизвестные характеристики популяции и их связи с экологическими драйверами. Междисциплинарные долговременные исследования отдельной популяции трудоемки и затратны, но они дают наиболее полную картину

поведенческих изменений, их взаимосвязанности и функций. Они позволяют найти новые, априорно неизвестные релевантные поведенческие переменные, уточнить предполагаемые драйверы и включить в рассмотрение более детальную картину жизненного цикла (Clutton-Brock, Sheldon, 2010).

Цель настоящей работы – на основании 40-летнего опыта изучения островной популяции песца описать изменения в поведении, традиционно рассматриваемые при изучении островного синдрома, а именно паттернов использования пространства, системы репродуктивных связей и отношения к людям. Сравнивая биологию двух таксономически и экологически близких островных форм – медновских песцов и калифорнийских лис, – мы попытаемся показать, что изменения ключевых характеристик популяции могут произойти не как прямое следствие островной изоляции, а из-за специфики экологических условий на данном острове, а значит, эти изменения могут быть разнонаправленными на разных островах. Помимо этого, мы попытаемся обосновать выделение новой популяционной метахарактеристики – консерватизма в пространственном, социальном и фуражировочном поведении – и связать ее с новым для изучения островного синдрома драйвером – действием социального ландшафта.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ ПЕСЦА НА О-ВЕ МЕДНОМ И ОСНОВНЫЕ ДРАЙВЕРЫ, МЕНЯЮЩИЕ ЕГО БИОЛОГИЮ

Ареал песца (*Vulpes lagopus*) циркумполярно охватывает тундровые зоны Северной Америки, Азии и Европы. Песец отлично адаптирован к условиям Арктики, к экстремально низким температурам, передвижениям на огромные дистанции по льду, длительным голодовкам и использованию пищевых источников, обилие которых меняется по сезонам и годам. Все материковые популяции песца, как и популяции арктических островов, соединяются генными потоками (Dalen et al., 2005; Geffen et al., 2007). Однако на самом юге ареала, в Северной Пацифике на Командорских островах, существуют две изолированные островные популяции, представляющие два эндемичных подвида (Огнев, 1931; Гептнер, 1967): *V. lagopus beringensis* Merriam, 1902 на о-ве Беринга и *V. l. seminovi* Ognev, 1921 на о-ве Медном. Оба островных подвида далеко дивергировали от материкового песца и генетически (Джикия и др., 2007; Ploshnitsa et al., 2012), и морфологически (Огнев, 1931; Цалкин, 1944; Нанова, 2021).

Открытые в 1741 г. экспедицией Витуса Беринга Командорские острова расположены на западной оконечности Алеутской островной дуги, примерно в 175 км от побережья Камчатки. Остров Мед-

ный в 9 раз меньше о-ва Беринга и более удален от Камчатки. Его площадь около 186 км², длина около 55 км и ширина от 0.35 до 7.5 км. Климат на Командорах относительно мягкий со средней температурой –4°С в январе и 11°С в августе, но с сильными ветрами и почти постоянным туманом (Пономарева, Исаченкова, 1991). Благодаря очень высокой продуктивности океана, у побережья о-ва Медный скапливается большое количество морских позвоночных. Весной здесь образуются репродуктивные лежбища северного морского котика (*Callorhinus ursinus*) и сивуча (*Eumetopias jubatus*). В прибрежных водах обитают популяции каланов (*Enhydra lutris*) и островного тюленя (*Phoca vitulina stejnegeri*), акваторию островов постоянно посещают киты (Мамаев, 2010). До второй половины XVIII в. здесь обитала популяция стеллеровой морской коровы (*Hydrodamalis gigas*), которая была уничтожена в первые десятилетия колонизации острова. Единственные наземные млекопитающие на острове – песцы. На береговых обрывах острова расположены большие колонии морских птиц – глупыша (*Fulmarus glacialis*), кайр (*Uria aalge* и *U. lomvia*), бакланов (*Phalacrocorax pelagicus* и *Ph. urile*), моевок (*Rissa tridactyla* и *R. brevirostris*) и других видов. Колониальные морские птицы, их яйца и птенцы, морские беспозвоночные, трупы морских зверей, выбрасываемые океаном или остающиеся на репродуктивных лежбищах, используются песцами на протяжении сотен поколений. Все источники пищевых ресурсов песца располагаются пятнами вдоль 165-километровой береговой линии: колонии морских птиц; репродуктивные лежбища котиков и сивучей; скопления беспозвоночных в бухтах с богатой литоралью, где песцы добывают их во время отливов. Все эти пищевые источники не меняют своего расположения многие десятки лет и сезонные изменения их обилия высоко предсказуемы (Гольцман и др., 2010). Такое распределение ресурсов – одна из главных черт, отличающих экологию островного песца. На материке, особенно в тундре вдали от побережья, песцы питаются мышевидными грызунами, птицами и их яйцами, зайцами и трупами северных оленей. Распределение и обилие этих ресурсов сильно меняется и по сезонам, и из года в год. В прибрежных районах с большими колониями птиц источники пищевых ресурсов песца становятся более предсказуемыми и обильными (Tannerfeldt, Angerbjorn, 1996; Eide et al., 2011).

Так как о-в Медный расположен в незамерзающей части Берингова моря, популяция практически полностью изолирована и недоступна для иммиграции. А.И. Черский (1920) писал, что по воспоминаниям старожилов было два случая заноса белых песцов в 1873 и в 1892 гг., однако ни в XX в. (Черский, 1920; Ильина, 1950; наши данные), ни в XXI в. (наши данные), когда за популя-

цией велись постоянные наблюдения, ни белых песцов, ни песцов с характерным изменением окраски, встречающихся на о-ве Беринга, на Медном не регистрировали.

О размерах популяции песца на о-ве Медный со времен открытия Командорских островов в середине XVIII в. до второй половины XX в. можно судить по документированным объемам промысла (см., напр., Ильина, 1950). Как показывает ретроспективное моделирование динамики численности (наши неопубл. данные), численность популяции в предпромысловый период (начало декабря) с 1868 по 1965 год была около 800 животных, хотя в некоторые годы значительно превышала 1000. То есть эффективная численность популяции даже в годы максимального подъема была очень низкой (о соотношении реальной и эффективной популяционной численности см., напр., Steel, 1998). При этом из-за небольшой площади острова плотность популяции песца была и остается необычайно высокой. На большей части ареала на материке она не достигает двух активных нор на 100 км² и только в особенно богатых пищевыми ресурсами местах может подниматься до 10–15 нор. На Медном в середине XX в. плотность активных нор была около 70–80 на 100 км², а после 1994 г. – около 20 (Goltsman et al., 2005a).

Длительная изоляция маленькой популяции привела к снижению генетического полиморфизма. На Медном к началу XX в. было полностью утрачено разнообразие гаплотипов D-петли мтДНК и в значительной степени – разнообразие микросателлитов и генов главного комплекса гистосовместимости (ГКГ). В конце 70-х годов популяция Медного из-за эпизоотии ушной чесотки прошла через глубокий спад численности, и это привело к еще большей утрате генетического разнообразия (исчезновению 5 из 17 аллелей в 9 микросателлитных локусах) и к полной утрате разнообразия антигенсвязывающего региона II класса ГКГ (Ploshnitsa et al., 2012, 2013). Эти генетические потери, видимо, резко понизили иммунорезистентность медновских песцов (Бочарова, Гольцман, 2008).

Таким образом, наиболее значительные отличия экологических условий существования островной популяции песцов сводятся к следующим: (1) обилие, высокая пространственно-временная предсказуемость и пятнистость распределения ресурсов; (2) ограниченное океаническими водами и небольшое по размерам пространство, отсутствие путей для расселения за пределы острова; (3) отсутствие притока генов из других популяций; (4) отсутствие хищников и сниженная межвидовая конкуренция (Гольцман и др., 2003).

На изменения биологии островного песца, несомненно, влияли специфические внутривидовые факторы: (1) сверхвысокая плотность

популяции и, как следствие, (2) высокая внутривидовая конкуренция за места для размножения; (3) высокий риск инфантицида; (4) повышенный риск инбридинга.

ИЗМЕНЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО ПОВЕДЕНИЯ

Размеры участков обитания. Средний размер летнего участка обитания у материковых песцов лежит в широком диапазоне от 4 до 125 км² (Fraford, Prestrud, 1992; Anthony, 1997; Pletenev et al., 2021). Размеры участков обитания песцов на тихоокеанских островах, где проводили такие исследования (Медном, Беринга и Св. Павла), гораздо меньше — от 0.1 до 4 км² (White, 1992; Pletenev et al., 2021; наши неопубл. данные).

Подвижность островных песцов в пределах участка обитания также значительно меньше, чем у материковых сородичей. Средний суточный ход у трех самок из одной семьи, двух лактирующих и помощницы, измеренный по данным GPS-ошейников, на Медном был 12.5 км ($n = 3$; наши неопубл. данные). На о-ве Беринга средний суточный ход у территориальных песцов — около 9.5 км ($n = 11$) (Плетенёв, 2017). Средний суточный ход материкового песца на о-ве Байлот (Нунавут, Канада) был гораздо больше — 51.9 км ($n = 8$) (Poulin et al., 2021). На о-ве Байлот были использованы сходные методы GPS-регистрации с примерно таким же интервалом фиксации, как на о-вах Беринга и Медный (4–5 мин). Так же как на о-ве Беринга, измерения на Байлоте проводили в сезон репродукции у территориальных самцов и самок, примерно половина из которых участвовала в размножении.

Дистанции расселения. Материковый песец — один из самых подвижных наземных хищников. Дистанции его расселения сильно варьируют и зависят от пространственно-временной динамики распределения пищевых ресурсов (Шиляева, 1971; Lai et al., 2017). В тундровых районах песцы, питающиеся мышевидными грызунами, расходятся на большие расстояния от мест репродукции (так называемые миграции песцов). В годы спада численности грызунов расселяющиеся песцы проходят многие сотни километров. Например, на Ямале в 1937 и 1939 гг. меченные ушными метками щенки — самец и самка — через 4.5 мес. были обнаружены в 900 км от места мечения, а еще два самца ушли в разных направлениях на 1000 и на 900 км от места мечения (Сдобников, 1940). Меченные в 2009 г. на о-ве Байлот спутниковыми ошейниками взрослые самец и самка из разных семей с февраля по июль прошли расстояния не менее 4599 км (самка) и 2193 км (самец). Скорость передвижения самки достигала 90 км в день, самца — 88 км (Tarroux et al., 2010). Молодая

самка, также меченная ошейником со спутниковой связью, преодолела расстояние около 4500 км, перейдя со Шпицбергена на остров Элсмир (Нунавут, Канада). В среднем она проходила 46 км в день, максимально — 155 км (Fuglei, Tarroux, 2019). На о-ве Медный, вся длина которого 55 км, дистанции расселения, т.е. расстояние от натальной норы до места репродукции, составляют около 3–6 км (Goltsman et al., 2005a). Оценить вариативность дистанций расселения материкового песца в разных частях ареала невозможно из-за отсутствия данных, дистанции меняются из года в год и зависят от местообитания, состояния ресурсов и локальной плотности популяции (см., напр., Tannerfeldt, Angerbjörn, 1996; Strand et al., 2000). К тому же, на материке все расстояния измеряли от места мечения до места поимки, а не до места последующего размножения, поэтому считать их дистанцией натального расселения, строго говоря, нельзя. Однако и без точных статистических оценок очевидно, что и среднее значение, и коэффициент вариации дистанции расселения на материке в сотни раз отличаются от таковых на островах.

Половой диморфизм в расселении. Хотя вышеперечисленные особенности пространственного поведения островного песца резко отличают его от материкового, пожалуй, наиболее сильное отличие — выраженный половой диморфизм в паттернах расселения и натальная филопатрия самок. На Медном самки размножаются, как правило, на натальном участке или участке, смежном с ним, что резко контрастирует с поведением самцов, в подавляющем большинстве покидающих натальные участки. Средняя дистанция расселения самок, покинувших свои натальные участки, около 3 км, а средняя дистанция расселения самцов — около 6 км (Goltsman et al., 2005a). Таким образом, несмотря на очень короткие дистанции расселения, самцы размножаются за границей зоны расселения своих сестер. Половой диморфизм в расселении с натальных участков, который, видимо, обеспечивает избегание инбридинга, отражает изменения в общей системе репродуктивных связей и предполагает разницу в затратах на уход с натального участка между самцами и самками. Что касается материковых песцов, то, судя по опубликованным результатам мечения, нет оснований считать, что один пол более филопатричен или, напротив, более склонен к миграциям, чем другой (см., напр., Tannerfeldt, Angerbjörn, 1996; Strand et al., 2000). По крайней мере, в миграционных процессах участвуют и самцы, и самки, уходя с мест мечения часто на сотни и тысячи километров. В то же время исследование генетической структуры популяции песца Шпицбергена выявило у близкородственных самок тенденцию при расселении держаться ближе друг к другу, эта тенденция менее выражена у самцов. Это поз-

воляет предположить большую склонность к филлопатрии у самок (Ehrlich et al., 2012).

Половой диморфизм в дистанциях расселения широко распространен среди позвоночных (Greenwood, 1980; Dobson, 1982) и рассматривается как один из ключевых параметров эволюционной истории. Механизмы его формирования до сих пор малопонятны, хотя им посвящены десятки влиятельных работ (Dobson, 2013). Наиболее популярные эволюционные модели предполагают действие нескольких взаимосвязанных факторов: системы репродуктивных связей (моно- или полигамия), избегание инбридинга, конкуренции за ресурсы и партнера, кооперации/конкуренции между родственниками (Clutton-Brock, 1989; Lawson Handley, Perrin, 2007; Li, Kokko, 2019). Появление его в популяции Медного, причем в очень отчетливой форме, контрастирующей с паттернами поведения материковых сородичей, несомненно, заслуживает дальнейшего тщательного изучения.

ИЗМЕНЕНИЯ В РЕПРОДУКТИВНОМ ПОВЕДЕНИИ

Высокая частота образования сложных семей.

На материке семья песцов, как правило, состоит из пары взрослых, хотя может включать и дополнительных членов обоего пола (Овсяников, 1993; Strand et al., 2000; Norén et al., 2012). На Медном около половины семей включают от трех до шести взрослых (Kruchenkova et al., 2009). При этом в подавляющем большинстве случаев это один самец и объединенные близким родством самки. Чаще всего семья увеличивается благодаря тому, что в ней, как неразмножающаяся помощница, остается дочь из прошлогоднего выводка. Часто совместно размножаются две сестры или мать и дочери.

Территориальность и инфантицид, кооперация в охране выводков и тенденция к социальности. Репродуктивные участки командорских песцов эксклюзивны, в отличие от значительно перекрывающихся участков песцов на материке (Pletenev et al., 2021). Усиление территориальности противоположно ожидаемому, если исходить из данных по островным популяциям грызунов (Stamps, Buechner, 1985; Adler, Levins, 1994), у которых островной синдром включает понижение территориальности и агрессивности к соседям. Возможная причина высокой территориальности песцов на Медном в том, что высокая популяционная плотность и внутривидовая конкуренция приводят к увеличению риска инфантицида. Хотя собрать прямые данные, статистически подтверждающие это утверждение, очень трудно, в его пользу можно привести следующие аргументы. Во-первых, мы часто находили щенков, погибших, как показывало вскрытие, от единственного

укуса в основание черепа. Иногда погибших щенков обнаруживали сразу после проникновения на участок песка-интродера. Во-вторых, песцы интенсивно охраняют свои участки обитания от проникновения конспецификов, и особенно интенсивно охраняется место нахождения щенков. В бюджете активности медновских песцов охране щенков отводится наибольшая доля времени (Kruchenkova et al., 2009). Изгнание чужака всегда носит очень жесткую форму, если хозяину удастся догнать его, то неминуемо следует атака. Схватка не прекращается до тех пор, пока чужак не сумеет вырваться и стремглав покинуть участок. Жесткая территориальность песцов в репродуктивный период контрастирует с терпимостью к пространственной близости сородичей зимой и вне репродуктивного участка. Зимой возле выброшенных туш морских млекопитающих или на антропогенных пищевых пятнах за границами семейной территории могут собираться десятки песцов. По этому поводу часто возникает вопрос, изменяется ли “агрессивность к сородичам” у островных видов (Gavriilidi et al., 2022), сильно зависит от биологического контекста, в котором рассматривается эта характеристика.

Так как в заботе о щенках могут принимать участие все члены расширенной семьи, а выводки у островных песцов меньше, чем у материковых (Goltsman et al., 2005a), совокупный вклад родителей и помощников, т.е. время, энергия и ресурсы, затрачиваемые взрослыми членами семьи на выкармливание щенка, в островной популяции очень высок. Действительно, щенки – самая уязвимая возрастная когорта, и, как показывает моделирование, популяционная динамика очень чувствительна к выживаемости щенков (Гольцман и др., 2018). Размеры семьи негативно коррелируют с вероятностью, что щенки могут остаться без охраны, и положительно – с числом взрослых, одновременно присутствующих около норы. В простых семьях с парой взрослых животных временное отсутствие взрослых возле норы случается значительно чаще, чем в семьях с помощниками или несколькими лактирующими самками. При этом защитная реакция присутствующих около норы резидентов (окрикивание и преследование интродера) проявляется значительно интенсивнее, если около норы присутствует двое или больше песцов (Kruchenkova et al., 2009). Если на материке дополнительными членами семьи часто бывают самцы, и они практически не принимают участия в уходе за щенками (Strand et al., 2000), то на Медном дополнительные члены семьи, за очень редким исключением, – родственные самки, ухаживающие за выводком наравне с родителями. Высокий уровень кооперации между ними – видимо, отличительная черта островных песцов. Интересно, что кооперация проявляется прежде всего в охране щенков и снабжении их

пищей. Как и на материке, песцы на Медном разыскивают корм поодиночке, также поодиночке охотятся на птиц и детенышей котиков. Наблюдения, когда двое или несколько песцов согласованно действуют на охоте, очень редки. При этом в родительском поведении кооперация повседневно. Она проявляется в разделении ролей при уходе за щенками и в согласованных приносах корма. Например, некоторые члены семьи, обычно самец и помощницы, могут вообще не заходить в нору к щенкам и, принося корм, вызывают характерным звуком-кудахтаньем на поверхность норы щенков или находящуюся в норе самку, которая передает добычу щенкам. Зачастую охотящиеся члены семьи издали вызывают взрослого, ухаживающего за щенками, и передают ему корм в нескольких десятках метров от норы. Охраняющая щенков самка, заметив самца-интродера, часто не атакует его сама, а криками вызывает самца, который может находиться на отдаленном конце участка (Goltsman et al., 2005a; Kruchenkova et al., 2009). Вклады членов репродуктивной группы в выращивание щенков дифференцированы и различаются в разных семьях в зависимости от состава семей, расположения ресурсов и взаимоотношений с соседями (Крученкова, Гольцман, 1994).

Таким образом, в основе специфики репродуктивной экологии островного песца лежит не просто увеличение вклада родителей и родичей в усиленную охрану выводка, а кооперация и диверсификация вкладов всех членов семейной группы, наиболее ярко демонстрирующие усиливающуюся тенденцию к социальности.

ОТНОШЕНИЕ К ЧЕЛОВЕКУ

Уменьшение осторожности в присутствии потенциальной опасности, уменьшение дистанции бегства и повышение смелости (*boldness*) отмечается у многих островных видов (*island tameness*) (Gavriliidi et al., 2022). Хотя никаких специальных исследований не проводилось, по нашему впечатлению в популяции Медного, точно так же как и в популяции о-вов Ушишира (Курильские острова, на которых более ста лет назад выпущены песцы с о-ва Медный), песцы наиболее толерантны к присутствию людей, и дистанция бегства у них по крайней мере на порядок меньше, чем, например, у песцов в Ненецком округе (наши неопубл. данные). Вполне возможно, что справедлива обычно принятая трактовка потери осторожности как следствие отсутствия на островах хищников. В “Журнале плавания с Берингом” в 1741 г. Г.В. Стеллер очень выразительно описал встречи с песцами на о-ве Беринга через несколько дней после первой высадки на остров: “Песцы, которых было теперь среди нас бесчисленное множество, привыкли к виду людей и, против

обычая и природы, стали настолько зловредны, что растаскивали наш багаж, ели кожаные мешки, разбрасывали провиант, у одного утащили башмаки, у другого — чулки и штаны, перчатки, куртки, которые валялись под открытым небом, и по недостатку здоровых людей, лишены были охраны. Они воровали даже железные и иные предметы, которые им были без надобности. Не было такого, к чему они не принялись бы и не украли...” (Стеллер, 1995, с. 107).

Сейчас, после двухвекового, очень интенсивного промысла песца, такое поведение встречается очень редко. Тем не менее в июле 1976 г., когда промысловики привезли нам несколько туш морских котиков, ночью наш домик, рядом с которым жила большая семья песцов, подвергся буквально штурму. Песцы, несмотря на присутствие в доме людей, прогрызли деревянную дверь и выбили стеклянное окно в комнату. Интересно, что после одного—двух часов непрерывной атаки, в которой участвовало несколько песцов, она внезапно, как по команде, прервалась и больше в ту ночь не возобновлялась.

Часто во время фуражировочных обходов побережья песцы при встрече подпускают человека практически вплотную, а при повторных встречах иногда даже пытаются играть с ним. Особенно это характерно для животных, не размножающихся в данном году. Охраняющие выводок песцы обычно пытаются прогнать зашедшего в охраняемую зону человека, окрикивая его и даже слегка покусывая за ноги. По мере приближения человека к выводку, окрикивание становится интенсивнее, а при удалении сменяется территориальным лаем. Это поведение очень похоже на территориальное поведение при проникновении на участок чужого песца, хотя последнего атакуют гораздо более агрессивно.

СРАВНЕНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ ПОВЕДЕНИЯ У МЕДНОВСКИХ ПЕСЦОВ И КАЛИФОРНИЙСКИХ ОСТРОВНЫХ ЛИС. ПОЧЕМУ ДВА ВИДА ВЫБРАЛИ РАЗНЫЕ СТРАТЕГИИ РАССЕЛЕНИЯ С НАТАЛЬНЫХ УЧАСТКОВ

До настоящего времени из семейства псовых сохранились только две формы островных эндемиков, с плейстоцена изолированных на океанических островах. Это песцы на островах Северной Пацифики (Geffen et al., 2007) и калифорнийские островные лисы (*Urocyon littoralis*). Лисы сохранились в шести популяциях, каждая из которых представляет уникальный подвид, занимающий один из Нормандских островов (Channel Islands) у побережья Южной Калифорнии (Coonan et al., 2010). Островные популяции и песцов, и лис сформировались при сходных экологических условиях: (1) полная изоляция; (2) обильная пи-

щевая база, позволяющая поддерживать плотность популяции гораздо большую, чем плотность популяций у материковых сородичей; (3) смена основных пищевых объектов; (4) отсутствие на островах нативных хищников. Видимо, это определило сходство в результирующих изменениях биологии: (1) в островных популяциях обоих видов значительно изменились размеры тела (Wayne et al., 1991; Goltsman et al., 2005a); (2) резко снизился генетический полиморфизм (Ploshnitsa et al., 2012, 2013; Robinson et al., 2016); (3) упала иммунорезистентность (Бочарова, Гольцман, 2008; Ploshnitsa et al., 2012; Robinson et al., 2016); (4) уменьшились участки обитания (Roemer et al., 2001; Pletenev et al., 2021); (5) уменьшились дистанции расселения (Roemer et al., 2001; Goltsman et al., 2005a); (6) уменьшилась подвижность внутри участка обитания (Coonan et al., 2010; Плетенёв, 2017). Эти сходные черты в изменении биологии свидетельствуют о валидности концепции островного синдрома и согласуются с уже имеющимися данными по другим видам позвоночных.

Однако различия в изменении биологии двух островных видов не менее очевидны и интересны. Во-первых, на Медном песцы стали значительно крупнее своих материковых сородичей (на 40–60% по массе тела; Гольцман и др., 2003; Goltsman et al., 2005a), а лисы на Нормандских островах стали примерно на столько же мельче (Wayne et al., 1991; Crooks, 1994). Во-вторых, у островных песцов появился сильный половой диморфизм в расселении с натальных участков и наследование участков обитания самками. У калифорнийских лис половых различий ни в дистанциях при натальном расселении, ни в наследовании участков не обнаружено (Roemer et al., 2001; Coonan et al., 2010).

Эти различия замечательны тем, что они тесно связаны с ресурсной базой – объектами питания и распределением пищевых источников. На Медном песцы включили в рацион объекты крупные и обладающие жестким внешним покровом, т.е. трупы морских млекопитающих и морских беспозвоночных (Гольцман и др., 2010), это привело к укрупнению и значительным изменениям черепа (Цалкин, 1944) и увеличению размеров тела. В противоположность этому, на Нормандских островах лисы стали питаться более мелкими объектами, чем их материковые сородичи (Cypher et al., 2014). Такая связь размеров тела с объектами питания относительно понятна, хотя изменение размеров тела в сторону гигантизма или карликовости, вероятно, зависит не только от объектов питания, но и от других экологических драйверов, например, межвидовой и внутривидовой конкуренции.

Связь распределения пищевых ресурсов с паттернами натального расселения интуитивно не

столь понятна, поскольку она не прямая, а опосредована через сложные социальные механизмы. Многие модели, хорошо согласующиеся с эмпирическими данными, показывают, что распределение пищевых ресурсов определяет пространственное поведение, репродуктивные и социальные связи и оказывает глубокое влияние на всю экологию и траекторию эволюции вида (Crook, 1965; Slobodchikoff, 1988; Johnson et al., 2002).

Контрастирующее различие в распределении ресурсов, используемых медновскими песцами и калифорнийскими островными лисами, может служить основой для анализа различий в стратегиях расселения. На Медном ресурсы песка пятнами располагаются вдоль береговой линии (Goltsman et al., 2005b). Пространственное расположение богатых ресурсных пятен исключительно стабильно – они существуют на протяжении десятков и сотен поколений песцов. На Нормандских островах распределение мелких пищевых объектов лис (насекомые, ящерицы, грызуны) гомогенное и дисперсное (Cypher et al., 2014). Богатство пищевого пятна позволяет репродуктивной паре песцов увеличить семейную группу, присоединяя родственников (Johnson et al., 2002). А неизменность пространственного расположения пятна и высокая предсказуемость его функционирования превращает доступ к нему в ценное наследство, особенно в условиях высокой конкуренции. Однако наследование используемого участка должно сопровождаться уходом с него либо самцов, либо самок, чтобы избежать инбридинга. На выбор, какой пол должен стать расселяющимся, могли повлиять два фактора. Во-первых, изначально большая склонность самок к филопатрии и к поддержанию пространственной близости с близородственными самками (Ehrlich et al., 2012), и во-вторых, исходный половой диморфизм в размерах тела, выраженный и у материкового песца (Goltsman et al., 2005a). Переселение опасно и энергозатратно, поэтому с позиций кин-отбора половой диморфизм в размерах приводит к различиям между полами в рисках и затратах ухода с натального участка (Li, Kokko, 2018). Как показывают результаты анализа коэволюции диморфизма в расселении и различных характеристик жизненного цикла, половой диморфизм в расселении у 257 видов животных наиболее сильно связан с половым диморфизмом в размерах тела и с ростом кооперации родственников при уходе за детенышами (Trochet et al., 2016).

РОЛЬ СОЦИАЛЬНОГО ЛАНДШАФТА И КОНСЕРВАТИЗМ В ПОВЕДЕНИИ ПЕСЦА

Как в классических экологических работах, так и в теоретических моделях, распределение пищевых ресурсов рассматривается как главный

драйвер, формирующий фуражировочное и социальное поведение (Наумов, 1948; Johnson et al., 2002). Однако на выбор мест для постоянного обитания и размножения, на стратегии расселения и репродукции не меньшее влияние оказывает аспект среды, создаваемый самими животными — “социальный ландшафт” — распределение обитаемых участков, близких родственников, персональные взаимоотношения с соседями, составы семей, организация охраны выводков, локальные вариации плотности поселения. Все эти факторы организуют поведение песцов в не меньшей степени, чем внешние экологические условия.

Остров Медный на протяжении тысячелетий фактически представляет единое поселение песца, в котором все участки обитания, по крайней мере последовательно, через соседей, связаны друг с другом. Использование территории этого поселения, т.е. выбор места для размножения, охоты, сбора корма и передвижения вдоль острова, регулируется социальными факторами, а не только распределением ресурсов и физическими препятствиями. Даже при современной низкой плотности популяции основные затраты времени в репродуктивный период у взрослых определяются не столько величинами фуражировочных дистанций, сколько заботой о выводке, размерами и расположением наиболее охраняемых зон внутри участка обитания, возможностями проникновения интродуцентов и взаимоотношениями с соседями (Наумов и др., 1981; Крученкова, Гольцман, 1994; Kruchenkova et al., 2009). Об энергозатратах на территориальное поведение можно судить по высокой частоте территориальных демонстраций. Например, в одной из семей они совершались 2.6 раза в час (440 ч наблюдений), в другой — 1.1 раз (253 ч) (Крученкова и др., 2003) и, как правило, в одних и тех же местах. В результате вдоль основных троп, возле нор и на площадках территориальных демонстраций, благодаря изменению почвы, возникли травянистые кочки. Такие “информационные посты” — холмики примерно 30 см высотой и 30–80 см в диаметре (Наумов и др., 1981; Goltzman et al., 2005a) — образуют на Медном сетевую структуру. Преобразование физического ландшафта, благодаря зоогенному изменению почвы и растительности, сформировало уникальную информационную систему, используемую многими поколениями песцов.

Поддержанию социального ландшафта способствует консерватизм пространственного поведения островного песца. После формирования семьи и первого размножения семья, как правило, сохраняется до смерти одного из партнеров. Смена участка после первой репродукции происходит редко, если не считать изменений его конфигурации на периферии. Даже не размножающиеся в данный сезон песцы обычно сохраняют те участки, на которых они размножались в преды-

дущие годы (наши неопубл. данные). Хотя из-за отсутствия данных мы не можем оценить, в какой степени пространственный консерватизм свойственен материковому песцу, однако можем с уверенностью утверждать, что у островного он выражен очень сильно. Участки песца на Медном передаются по материнской линии благодаря выраженной натальной филопатрии самок, и одни и те же укрытия для выводков используются из года в год. Норы и тропы к ним поддерживаются сотни лет. Таким образом, неизменность расположения укрытий создает “якоря” для местонахождений выводка — базовой системообразующей части репродуктивного участка. С другой стороны, обратная положительная связь от сохраняющейся из поколения в поколение сети информационных постов способствует консервативности пространственного поведения.

Высоко предсказуемое в пространстве и времени расположение пищевых источников определяет не только консерватизм в использовании участка, но и консерватизм в выборе пищевых объектов. Ярким примером этого являются сохраняющиеся поколениями традиции в предпочтении определенных видов птиц, а также потеря пищевой традиции (почти полное прекращение использования лежбищ северного морского котика) после прохождения популяции песца через демографическое бутылочное горлышко (Гольцман и др., 2010).

Хотя образование ландшафтных информационных сетей послужило основой для создания концепции “сигнального поля” Н.П. Наумовым (Наумов, 1972; Ванисова, Никольский, 2012; Никольский и др., 2013) и, в определенной степени, концепции “привлекательности сородичей для выбора биотопа” (*conspecific attraction for habitat selection*) (Schmidt et al., 2010; Buxton et al., 2020), роль социального ландшафта в эволюционной экологии поведения только начинает исследоваться (Formica, Tuttle, 2009; Wey et al., 2015; Grenier-Potvin et al., 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Длительная островная изоляция, несомненно, приводит к изменению многих поведенческих характеристик. Эти изменения взаимосвязаны, и их можно рассматривать как единый синдром. Формирование островного синдрома происходит под воздействием многих экологических драйверов, которые действуют не просто на отдельный поведенческий признак, а на всю систему. Мы полагаем, что для понимания специфики формирования поведения островитян длительные полевые исследования с прослеживанием индивидуальных судеб животных не заменимы никакими другими. Изучение персональных черт на популяционном уровне нуждается не только в оценке воз-

растной и индивидуальной изменчивости измеряемых характеристик, но и релевантных описаниях экологического контекста. И то, и другое можно получить только при междисциплинарных долговременных исследованиях. Только с помощью такого подхода можно найти изменения ключевых характеристик жизненного цикла, таких как половой диморфизм в расселении или наследование участков обитания. Только при изучении поведения многих поколений можно обнаружить такие тенденции, как высокий уровень консерватизма — метапеременную, обсуждение которой в связи с островным синдромом мы в литературе не встречали.

БЛАГОДАРНОСТИ

Данные для этого исследования собирали начиная с 1976 г., за эти годы многие организации, и в первую очередь РФФИ и МГУ, финансировали эти работы, в которых принимали участие десятки студентов и аспирантов МГУ. Всем им мы приносим глубокую благодарность. Полевой сбор данных не мог бы состояться без помощи руководства Командорского заповедника, сотрудники которого всегда оказывали нам всемерное содействие в логистике и организации работ. Наши друзья и коллеги с Камчатки, специалисты по морским млекопитающим, не только оказывали огромную помощь при доставке на удаленные острова, но и в сборе данных. Мы очень благодарны А.В. Чабовскому за полный и тщательный разбор рукописи и подробные комментарии, они очень помогли нам при подготовке окончательного текста. Мы также благодарны К.А. Роговину за конструктивные советы.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Данное исследование выполнено с соблюдением этических стандартов и законов Российской Федерации. Все работы велись после получения разрешений экспертной комиссии Министерства природных ресурсов РФ и Росприроднадзора.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бочарова Н.А., Гольцман М.Е., 2008. Микроскопическое исследование кожного покрова песца о-ва Медный (*Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Мат-лы IX междунар. научн. конф. 25–26 ноября 2008 г. Петропавловск-Камчатский: Изд-во “Камчатпресс”. С. 250–253.

Ванисова Е.А., Никольский А.А., 2012. Биологическое сигнальное поле млекопитающих (к 110-летию со

дня рождения профессора Н.П. Наумова) // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 6. С. 403–417.

Гептнер В.Г., 1967. Песец *Alopex lagopus* Linnaeus, 1758. Географическая изменчивость // Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 1. М.: Высш. шк. С. 205–208.

Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Сергеев С.Н., Володин И.А., 2003. Песец острова Медного (*Alopex lagopus semenovi*). Особенности экологии островной популяции // Зоол. журн. Т. 82. № 4. С. 514–524.

Гольцман М.Е., Нанова О.Г., Сергеев С.Н., Шиенок А.Н., 2010. Использование кормовых ресурсов репродуктивными семьями песцов (*Alopex lagopus semenovi*) на острове Медный (Командорские острова) // Зоол. журн. Т. 89. № 10. С. 1246–1263.

Гольцман М.Е., Сушко Е.Д., Доронина Л.О., Крученкова Е.П., 2018. Индивидуум ориентированная модель популяционной динамики песца (*Vulpes lagopus semenovi*) на о-ве Медном (Командорские острова) // Зоол. журн. Т. 97. № 11. С. 1400–1417.

Дарвин Ч., 1941. Путешествие натуралиста вокруг света на корабле “Бигль”. М.: Изд-во АН СССР. 618 с.

Джэкия Е.Л., Колесников А.А., Чудакова Д.А., Загребельный С.В., Гольцман М.Е., 2007. Генетический полиморфизм командорских популяций песцов (*Alopex lagopus semenovi* Ognev, 1931, *Alopex lagopus beringensis* Merriam, 1902) // Генетика. Т. 43. № 9. С. 1239–1245.

Ильина Е.Д., 1950. Островное звероводство. М.: Международная книга. 302 с.

Крученкова Е.П., Гольцман М.Е., 1994. Родительское поведение песца (*Alopex lagopus semenovi*) на острове Медном. Факторы, определяющие связь взрослых песцов и детенышей // Зоол. журн. Т. 73. № 5. С. 88–103.

Крученкова Е.П., Гольцман М.Е., Фроммольт К.-Х., 2003. Ритмическая организация сериального лая песца: половозрастные и контекстные определяющие // Зоол. журн. Т. 82. № 4. С. 525–533.

Мамаев Е.Г., 2010. Фауна китообразных акватории Командорских островов: ретроспективный анализ и современное состояние // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 19. С. 25–49.

Нанова О.Г., 2021. Сопоставление морфологической дифференциации командорских песцов (*Vulpes lagopus semenovi*, *Vulpes lagopus beringensis*) с межвидовым уровнем различий в родах *Urocyon* и *Vulpes* (Canidae) // Зоол. журн. Т. 100. № 5. С. 573–589.

Наумов Н.П., 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 204 с.

Наумов Н.П., 1972. Уровни организации живой материи и популяционная биология // Журн. общ. биологии. Т. 32. № 6. С. 651–666.

Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсяников Н.Г., Попов С.В., Смирин В.М., 1981. Социальное поведение песца на о. Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности // Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука. С. 31–75.

- Никольский А.А., Рожнов В.В., Поярко А.Д., Михеев А.В., Авилова К.В. и др., 2013. Биологическое сигнальное поле млекопитающих. М.: Т-во науч. изд. КМК. 323 с.
- Овсяников Н.Г., 1993. Поведение и социальная организация песца. М.: Изд-во ЦНИЛ. 243 с.
- Огнев С.И., 1931. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. 2. М.; Л.: ГЛАВНАУКА. 776 с.
- Плетенёв А.А., 2017. Использование участка обитания песцом (*Vulpes lagopus beringensis*, Merriam 1902) в период размножения. Магистерская дисс. М.: МГУ. 78 с.
- Пономарева Е.О., Исаченкова Л.Б., 1991. Общая физико-географическая характеристика Командорских островов // Природные ресурсы Командорских островов. М.: Изд-во МГУ. С. 17–29.
- Сдобников В.М., 1940. Опыт массового мечения песцов // Проблемы Арктики. № 12. Л.: Изд-во Главсевморпути. С. 106–110.
- Стеллер Г.В., 1995. Дневник плавания с Берингом к берегам Америки 1741–1742. М.: Изд. ПАН. 224 с.
- Цалкин В.И., 1944. Географическая изменчивость в строении черепа песцов Евразии // Зоол. журн. Т. 23. № 4. С. 156–169.
- Черский А.И., 1920. Командорский песец. Материалы по изучению рыболовства и пушного промысла на Дальнем Востоке. Токио: Изд. Управления Рыб. и Мор. Звер. промыслами. Вып. 1. С. 60–107.
- Шиляева Л.М., 1971. Экология и основы прогнозирования численности песца на примере северо-европейской популяции. Дисс. ... канд. биол. наук. Киров: ВНИИОЗ. 230 с.
- Adler G.H., Levins R., 1994. The island syndrome in rodent populations // Q. Rev. Biol. V. 69. P. 473–490.
- Anthony R.M., 1997. Home ranges and movements of Arctic fox (*Alopex lagopus*) in western Alaska // Arctic. V. 50. P. 147–157.
- Baier F., Hoekstra H.E., 2019. The genetics of morphological and behavioural island traits in deer mice // Proc. Roy. Soc. B. Biol. Sci. V. 286. № 1914. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1697>
- Benítez-López A., Santini L., Gallego-Zamorano J., Milá B., Walkden P., et al., 2021. The island rule explains consistent patterns of body size evolution in terrestrial vertebrates // Nat. Ecol. Evol. V. 5. № 6. P. 768–786. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01426-y>
- Blanco G., Laiolo P., Fargallo J.A., 2014. Linking environmental stress, feeding-shifts and the “island syndrome”: A nutritional challenge hypothesis // Popul. Ecol. V. 56. № 1. P. 203–216. <https://doi.org/10.1007/s10144-013-0404-3>
- Buxton V.L., Enos J.K., Sperry J.H., Ward M.P., 2020. A review of conspecific attraction for habitat selection across taxa // Ecol. Evol. V. 10. № 23. P. 12690–12699. <https://doi.org/10.1002/ece3.6922>
- Clutton-Brock T., 1989. Female transfer and inbreeding avoidance in mammals // Nature. V. 337. P. 70–71. <https://doi.org/10.1038/337070a0>
- Clutton-Brock T., Sheldon B.C., 2010. Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology // Trends Ecol. Evol. V. 25. № 10. P. 562–573. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.08.002>
- Coonan T.J., Schwemm C.A., Garcelon D.K., Munson L., Asa Ch., 2010. Decline and Recovery of the Island Fox: A Case Study for Population Recovery. Cambridge; N.-Y.: Cambridge Univ. Press. 212 p.
- Creel S., 1998. Social organization and effective population size in carnivores // Behavioral Ecology and Conservation Biology / Ed. Caro T. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 246–270.
- Crespin L., Duplantier J.-M., Granjon L., 2012. Demographic aspects of the island syndrome in two Afrotropical *Mastomys* rodent species // Acta Oecol. V. 39. P. 72–79. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2012.01.002>
- Crook J.H., 1965. The adaptive significance of avian social organizations // Symp. Zool. Soc. Lond. V. 14. P. 181–218.
- Crooks K., 1994. Demography and status of the island fox and the island spotted skunk on Santa Cruz Island, California // Southwest. Nat. V. 39. № 3. P. 257–262. <https://doi.org/10.2307/3671590>
- Cypher B.L., Madrid A.Y., Van Horn Job C.L., Kelly E.C., Harrison S.W.R., Westall T.L., 2014. Multi-population comparison of resource exploitation by island foxes: Implications for conservation // Glob. Ecol. Conserv. V. 2. P. 255–266. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2014.10.001>
- Dalen L., Fuglei E., Hersteinsson P., Kapel C.M.O., Roth J.D., et al., 2005. Population history and genetic structure of a circumpolar species: the arctic fox // Biol. J. Linn. Soc. V. 84. P. 79–89. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00415.x>
- Dobson F.S., 1982. Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals // Anim. Behav. V. 30. P. 1183–1192. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(82\)80209-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(82)80209-1)
- Dobson F.S., 2013. The enduring question of sex-biased dispersal: Paul J. Greenwood’s (1980) seminal contribution // Anim. Behav. V. 85. № 2. P. 299–304. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.11.014>
- Ehrich D., Carmichael L., Fuglei E., 2011. Age-dependent genetic structure of arctic foxes in Svalbard // Polar Biol. V. 35. № 1. P. 53–62. <https://doi.org/10.1007/s00300-011-1030-1>
- Eide N.E., Stien A., Prestrud P., Yoccoz N.G., Fuglei E., 2011. Reproductive responses to spatial and temporal prey availability in a coastal Arctic fox population // J. Anim. Ecol. V. 81. № 3. P. 640–648. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01936.x>
- Fernández-Palacios J.M., Kreft H., Irl S.D.H., Norderd S., Ah-Penge C., et al., 2021. Scientists’ warning – The outstanding biodiversity of islands is in peril // Glob. Ecol. Conserv. V. 31. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01847>
- Formica V.A., Tuttle E.M., 2009. Examining the social landscapes of alternative reproductive strategies // J. Evol. Biol. V. 22. № 12. P. 2395–2408. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01855.x>
- Foster J., 1964. Evolution of mammals on islands // Nature. V. 202. № 4929. P. 234–235. <https://doi.org/10.1038/202234a0>

- Fraford K., Prestrud P., 1992. Home range and movements of arctic foxes *Alopex lagopus* in Svalbard // *Polar Biol.* V. 12. P. 519–526.
<https://doi.org/10.1007/BF00238191>
- Fuglei E., Tarroux A., 2019. Arctic fox dispersal from Svalbard to Canada: One female's long run across sea ice // *Polar Res.* V. 38.
<https://doi.org/10.33265/polar.v38.3646>
- Funk W.C., Lovich R.E., Hohenlohe P.A., Hofman C.A., Morrison S.A., et al., 2016. Adaptive divergence despite strong genetic drift: genomic analysis of the evolutionary mechanisms causing genetic differentiation in the island fox (*Urocyon littoralis*) // *Mol. Ecol.* V. 25. № 10. P. 2176–2194.
<https://doi.org/10.1111/mec.13605>
- Gavriliidi I., Meester G., de, Damme R., van, Baeckens S., 2022. How to behave when marooned: The behavioural component of the island syndrome remains underexplored // *Biol. Lett.* V. 18.
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2022.0030>
- Geffen E., Waidyaratne S., Dalén L., Angerbjörn A., Vila C., et al., 2007. Sea ice occurrence predicts genetic isolation in the Arctic fox // *Mol. Ecol.* V. 16. № 20. P. 4241–4255.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2007.03507.x>
- Gibson L.A., Cowana M.A., Lyons M.N., Palmer R., Pearson D.J., Doughty P., 2017. Island refuges: Conservation significance of the biodiversity patterns resulting from 'natural' fragmentation // *Biol. Conserv.* V. 212. P. 349–356.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.06.010>
- Goltsman M., Kruchenkova E.P., Sergeev S., Volodin I.A., Macdonald D.W., 2005a. "Island syndrome" in a population of Arctic foxes (*Alopex lagopus*) from Mednyi Island // *J. Zool.* V. 267. № 4. P. 405–418.
- Goltsman M., Kruchenkova E.P., Sergeev S., Johnson P.J., Macdonald D.W., 2005b. Effects of food availability on dispersal and cub sex ratios in the Mednyi arctic foxes, *Alopex lagopus semenovi* // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 59. P. 198–206.
- Greenwood P.J., 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals // *Anim. Behav.* V. 28. P. 1140–1162.
- Grenier-Potvin A., Clermont J., Gauthier G., Berteaux D., 2021. Prey and habitat distribution are not enough to explain predator habitat selection: addressing intraspecific interactions, behavioural state and time // *Mov. Ecol.* V. 9. № 12.
<https://doi.org/10.1186/s40462-021-00250-0>
- Johnson D.D., Kays R., Blackwell P.G., Macdonald D.W., 2002. Does the resource dispersion hypothesis explain group living? // *Trends Ecol. Evol.* V. 17. P. 563–570.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02619-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02619-8)
- Kruchenkova E.P., Goltsman M., Sergeev S., Macdonald D.W., 2009. Is alloparenting helpful for Mednyi Island arctic foxes, *Alopex lagopus semenovi*? // *Naturwissenschaften.* V. 96. № 4. P. 457–466.
<https://doi.org/10.1007/s00114-008-0494-5>
- Lai S., Bêty J., Berteaux D., 2017. Movement tactics of a mobile predator in a meta-ecosystem with fluctuating resources: the arctic fox in the High Arctic // *Oikos.* V. 126. № 7. P. 937–947.
<https://doi.org/10.1111/oik.03948>
- Lawson Handley L.J., Perrin N., 2007. Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal // *Mol. Ecol.* V. 16. № 8. P. 1559–1578.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2006.03152.x>
- Li X.-Y., Kokko H., 2018. Sex-biased dispersal: A review of the theory // *Biol. Rev.* V. 94. № 2. P. 721–736.
<https://doi.org/10.1111/brv.12475>
- Li X.-Y., Kokko H., 2019. Intersexual resource competition and the evolution of sex-biased dispersal // *Front. Ecol. Evol.* V. 7.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00111>
- MacArthur R.H., Wilson E.O., 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography // *Evolution.* V. 17. № 4. P. 373–387.
<https://doi.org/10.2307/2407089>
- McNab B.K., 1994. Energy conservation and the evolution of flightlessness in birds // *Am. Nat.* V. 144. № 4. P. 628–642.
<https://doi.org/www.jstor.org/stable/2462941>
- Norén K., Hersteinsson P., Samelius G., Eide N.E., Fuglei E., et al., 2012. From monogamy to complexity: Arctic fox social organization in contrasting ecosystems // *Can. J. Zool.* V. 90. P. 1102–1116.
<https://doi.org/10.1139/z2012-077>
- O'Connor E.A., Cornwallis C.K., Hasselquist D., Nilsson J.A., Westerdahl H., 2018. The evolution of immunity in relation to colonization and migration // *Nat. Ecol. Evol.* V. 2. P. 841–849.
<https://doi.org/10.1038/s41559-018-0509-3>
- Parmenier M.D., Nelson J.P., Gray M.M., Weigel S., Vinyard C.J., Payseur B.A., 2022. A complex genetic architecture underlies mandibular evolution in big mice from Gough Island // *Genetics.* V. 220. № 4.
<https://doi.org/10.1093/genetics/iyac023>
- Pletenev A., Kruchenkova E., Mikhnevich Y., Roznov V., Goltsman M., 2021. The overabundance of resources leads to small but exclusive home ranges in Arctic fox (*Vulpes lagopus*) on Bering Island // *Polar Biol.* V. 44. P. 1427–1443.
<https://doi.org/10.1007/s00300-021-02888-3>
- Ploshnitsa A.I., Goltsman M.E., Macdonald D.W., Kennedy L.J., Sommer S., 2012. Impact of historical founder effects and a recent bottleneck on MHC variability in Commander Arctic foxes (*Vulpes lagopus*) // *Ecol. Evol.* V. 2. № 1. P. 165–180.
<https://doi.org/10.1002/ece3.42>
- Ploshnitsa A.I., Goltsman M.E., Happ G.M., Macdonald D.W., Kennedy L.J., 2013. Historical and modern neutral genetic variability in Mednyi Arctic foxes passed through a severe bottleneck // *J. Zool.* V. 289. № 1. P. 68–76.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2012.00964.x>
- Poulin M., Clermont J., Berteaux D., 2021. Extensive daily movement rates measured in territorial arctic foxes // *Ecol. Evol.* V. 11. № 6. P. 2503–2514.
<https://doi.org/10.1002/ece3.7165>
- Renaud S., Auffray J.-C., 2010. Adaptation and plasticity in insular evolution of the house mouse mandible // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* V. 48. № 2. P. 138–150.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2009.00527.x>
- Robinson J.A., Ortega-Del Vecchyo D., Fan Z., Kim B.Y., vonHoldt B.M., et al., 2016. Genomic flatlining in the endangered island fox // *Curr. Biol.* V. 26. P. 1183–

1189.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.02.062>
- Roemer G.W., Smith D.A., Garcelon D.K., Wayne R.K., 2001. The behavioural ecology of the island fox (*Urocyon littoralis*) // J. Zool. V. 255. № 1. P. 1–14.
<https://doi.org/10.1017/S0952836901001066>
- Royauté R., Hedrick A., Dochtermann N.A., 2020. Behavioural syndromes shape evolutionary trajectories via conserved genetic architecture // Proc. R. Soc. B. V. 287.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0183>
- Schmidt K.A., Dall S.R.X., Gils J.S., van, 2010. The ecology of information: An overview on the ecological significance of making informed decisions // Oikos. V. 119. P. 304–316.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17573.x>
- Slobodchikoff C.N. (ed.), 1988. The Ecology of Social Behavior. N.-Y.: Academic Press. 429 p.
- Stamps J.A., Buechner M., 1985. The territorial defense hypothesis and the ecology of insular vertebrates // Quart. Rev. Biol. V. 60. P. 155–181.
- Strand O., Landa A., Linnell J.D.C., Zimmermann B., Skogland T., 2000. Social organization and parental behavior in the arctic fox // J. Mammal. V. 81. № 1. P. 223–233.
- Tannerfeldt M., Angerbjörn A., 1996. Life history strategies in a fluctuating environment: Establishment and reproductive success in the arctic fox // Ecography. V. 19. № 3. P. 209–220.
- Tarroux A., Berteaux D., Bety J., 2010. Northern nomads: Ability for extensive movements in adult arctic foxes // Polar Biol. V. 33. № 8. P. 1021–1026.
<https://doi.org/10.1007/s00300-010-0780-5>
- Trochet A., Courtois E.A., Stevens V.M., Baguette M., Chaine A., et al., 2016. Evolution of sex-biased dispersal // Quart. Rev. Biol. V. 91. № 3. P. 297–330.
<https://doi.org/10.1086/688097>
- Wayne R.K., George S.B., Gilbert D., Collins P.W., Kovach S.D., et al., 1991. A morphologic and genetic study of the Island Fox, *Urocyon littoralis* // Evolution. V. 45. P. 1849–1868.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1991.tb02692.x>
- Wey T.W., Spiegel O., Montiglio P.-O., Mabry K.E., 2015. Natal dispersal in a social landscape: Considering individual behavioral phenotypes and social environment in dispersal ecology // Curr. Zool. V. 61. № 3. P. 543–556.
- White P.A., 1992. Social Organization and Activity Patterns of the Arctic Fox (*Alopex lagopus pribilofensis*) on St. Paul Island, Alaska. MS Thesis. Berkeley: Univ. of California. 278 p.
- Whittaker R.J., Fernández-Palacios J.M., Matthews T.J., Borregaard M.K., Triantis K.A., 2017. Island biogeography: Taking the long view of nature's laboratories // Science. V. 357. № 6354.
<https://doi.org/10.1126/science.aam8326>
- Wright N., Steadman D.W., Witt C.C., 2016. Predictable evolution toward flightlessness in volant island birds // PNAS. V. 113. № 17. P. 4765–4770.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1522931113>

Behavioral island syndrome and its ecological drivers in the Mednyi Island Arctic fox

M. E. Goltsman^a, *, E. P. Kruchenkova^a, and L. O. Doronina^b, **

^aLomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Department of Vertebrate Zoology
 Leninskie Gory, 1, Bldg. 12, Moscow, 119234 Russia

^bInstitute of Experimental Pathology, ZMBE, University of Muenster
 Von-Esmarch-Str., 56, Muenster, D-48149 Germany

*e-mail: migolts@gmail.com

**e-mail: doronina@uni-muenster.de

Reptiles, birds, and mammals inhabiting oceanic islands tend to change many ecological, behavioral, and genetic characteristics. These changes are referred to as the “island syndrome”. The behavioral components of these changes have been little studied so far. Based on a 40-year study of the biology of the Arctic fox (*Vulpes lagopus*) on the Mednyi Island, we show that the island Arctic foxes changed many behavioral characteristics compared to mainland foxes. They use smaller home ranges, travel shorter daily distances, and their dispersal distance from the natal territory is much smaller. An increase in the family size of the island Arctic foxes, together with a decrease in litter size, leads to an increase in parental and kin investment and increased cooperation between family members. At the same time, the island foxes, to a large extent, lost their fear of humans. These features are consistent with those found in other island populations. On the other hand, in contrast to other island populations, Mednyi Arctic foxes have increased territoriality, apparently in response to an increased risk of infanticide. Furthermore, Mednyi Arctic foxes expose sex-biased dispersal and maternal inheritance of home range, which are absent in the mainland foxes. The sex-biased dispersal can be considered a mechanism for avoiding inbreeding. Comparison with island fox (*Urocyon littoralis*) populations in the Channel Islands (Southern California) suggests that these traits have evolved under the influence of specific environmental drivers of the Mednyi Island: patchy and highly predictable resource distribution. The particular resource distribution led to the increased importance of another driver, social landscape, and a new behavioral metatrait of the Mednyi fox – increased conservatism in spatial, reproductive, and foraging behavior.

УДК 575.8;578.522

ЭВОЛЮЦИЯ ВИРУСОВ В ИММУНИЗИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

© 2023 г. П. Л. Панченко*

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра биологической эволюции
Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия*

**E-mail: 15Panha@rambler.ru*

Поступила в редакцию 10.06.2022 г.

После доработки 02.12.2022 г.

Принята к публикации 11.01.2023 г.

Учеными описаны тысячи видов вирусов, многие из которых являются патогенами позвоночных животных. При этом взаимодействие с адаптивной иммунной системой позвоночных теоретически должно быть одним из важнейших факторов, влияющих на ход эволюции вирусов. Обзор посвящен тому, как приобретенный иммунитет (постинфекционный и вакцинальный) влияет на важнейшие медицинские характеристики вирусных патогенов — трансмиссивность, инфекционность и вирулентность. В обзоре рассмотрены как известные реальные примеры эволюции вирусов в иммунизированных популяциях, так и теоретические статьи и результаты математического моделирования. Отдельное внимание уделено пандемии SARS-CoV-2. В конце обзора даются методические рекомендации по созданию вакцин и проведению вакцинационных кампаний в свете эволюционной проблематики.

DOI: 10.31857/S0044459623010062, EDN: ANHFRO

На сегодняшний день счет описанных видов вирусов идет на тысячи (Dimmock et al., 2007), причем многие из них являются патогенами позвоночных животных, в том числе и человека. При этом двухстороннее взаимодействие с хорошо развитой адаптивной иммунной системой позвоночных должно быть одним из важнейших факторов, влияющих на ход эволюции вирусов. Вообще, многие люди традиционно полагают, что, в отличие от лекарственных средств, иммунизация практически “непробиваема” для адаптивной эволюции патогенов. Это убеждение основано на нескольких широко известных исторических примерах (натуральная оспа, чума крупного рогатого скота, корь в американском регионе ВОЗ и др.), когда с помощью широкомасштабных вакцинационных кампаний удавалось либо полностью искоренить патоген, либо значительно снизить его распространение. Кроме того, патогены действительно гораздо хуже адаптируются к вакцинации, чем к лекарственным средствам (Kennedy, Read, 2017). Однако к настоящему времени накоплен огромный массив свидетельств того, что и к иммунизации возможна эволюционная адаптация.

Но прежде чем мы перейдем к обсуждению конкретных примеров и моделей эволюции вирусов в иммунизированных популяциях, необходимо прояснить ключевую терминологию и сфор-

мировать общее понимание протекающих в этой системе процессов.

Эпидемиологически важные параметры патогенов

У вирусов (и вообще любых патогенных организмов) есть три ключевых параметра, важных с точки зрения эпидемиологии: трансмиссивность, инфекционность и вирулентность. Они тесно связаны друг с другом, но в строгом смысле могут быть определены следующим образом.

Трансмиссивность (передаваемость) — это способность передаваться от хозяина к хозяину. С функциональной точки зрения выражает количество выделяемых вовне вирусных частиц и их распространение и выживаемость в тех или иных средах.

Инфекционность (заразность) — это способность непосредственно заражать нового хозяина. С функциональной точки зрения отражает способность патогена тем или иным образом преодолевать защитные системы хозяина и закрепляться в нем.

Вирулентность (патогенность) — это способность наносить хозяину ущерб. С функциональной точки зрения отражает в первую очередь активность репликации вируса в тканях хозяина и разрушительное влияние на его иммунитет.

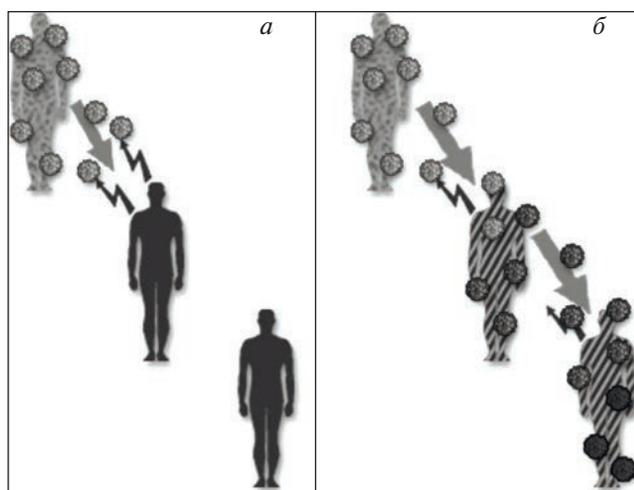


Рис. 1. Совершенный и несовершенный иммунитет и эволюция вирусов: *a* – совершенный иммунитет, передача практически невозможна, как следствие – адаптивная эволюция практически невозможна, групповой иммунитет возможен; *б* – несовершенный иммунитет, передача ограничена недостаточно (эффективное репродуктивное число не опускается ниже 1), как следствие – адаптивная эволюция практически неизбежна, групповой иммунитет невозможен.

Следует отметить, что некоторые авторы иногда перемешивают значения этих терминов. Так, трансмиссивность и инфекционность часто являются взаимозаменяемыми и обозначают суммарную способность патогена передаваться и заражать хозяина (это связано с практической сложностью разделения этих процессов при исследовании патогенов в живом материале). Вирулентностью, в свою очередь, иногда называют способность преодолевать защитные системы хозяина – по сути все ту же инфекционность. Однако в данном обзоре я буду придерживаться, насколько это возможно, представленного выше строгого понимания этих терминов, а все отклонения (например, при цитировании статей других авторов) указывать отдельно в явном виде.

Совершенная и несовершенная иммунизация

Следует также учитывать, что вырабатываемый к патогену иммунитет хозяина бывает разным. С эпидемиологической точки зрения выделяются два основных типа иммунитета – совершенный (“perfect”), он же стерилизующий (“sterilizing”), и несовершенный (“imperfect”), он же протекающий (“leaky”).

Совершенный (стерилизующий) иммунитет – это иммунитет, препятствующий инфицированию иммунизированного носителя и/или распространению (по крайней мере достаточно долгому и обильному) патогена иммунизированным носителем. Примеры патогенов, к которым возможен

практически совершенный иммунитет (95%+): натуральная оспа, чума КРС, полиомиелит.

Несовершенный (протекающий) иммунитет – это иммунитет, не мешающий патогену инфицировать иммунизированного носителя и/или распространяться им, хотя, возможно, снижающий симптоматику заболевания (например, через связывание токсинов или частичное снижение репликации). Примеры патогенов, к которым показан только несовершенный иммунитет: MDV, IBV, SARS-CoV-2 (штамм Дельта).

Нетрудно заметить (рис. 1), что совершенная иммунизация, блокируя освоение патогеном иммунизированных хозяев, во-первых, способна привести популяцию к групповому иммунитету, а во-вторых, по сути делает эволюцию вируса в такой популяции невозможной (нет репликации – нет эволюции).

Несовершенная иммунизация, в свою очередь, может оказаться не только неспособной дать групповой иммунитет и, соответственно, остановить адаптивную эволюцию вируса, но и потенциально может ей способствовать. Вообще, эффективность иммунизации в создании группового иммунитета в отсутствие эволюционной адаптации вируса будет зависеть не только от ее собственных характеристик, но и от R_0 (базового репродуктивного числа) вируса – чем выше R_0 , тем более совершенный иммунитет и/или больший охват иммунизации нужен для элиминации патогена (Plans Rubió, 2012).

По аналогии с иммунитетом выделяют два типа вакцин – совершенные и протекающие. Впрочем, следует отметить, что и в случае с иммунитетом, и в случае с вакцинами корректнее говорить не о двух типах, а скорее о двух краях спектра, а способность блокировать трансмиссию и/или заражение рассматривать вероятностно (например, в процентном выражении – какой процент предварительно иммунизированных особей оказался незаразен при инфицировании или вовсе невосприимчив к заражению).

Эволюционные стратегии вирусов в иммунизированных популяциях и эволюционный динамический баланс вирулентности

В адаптации вирусов к иммунизированным хозяевам можно выделить две основные стратегии, не исключаящие друг друга (рис. 2).

Первая стратегия – которую можно условно назвать “избегание” – представлена в первую очередь механизмом, называемым “антигенное ускользание” (“antigenic escape”), суть которого состоит в постоянном положительном отборе таких мутаций в антигенных локусах вируса, которые снижают их узнавание иммунитетом организма-хозяина. При этом вирулентность вируса

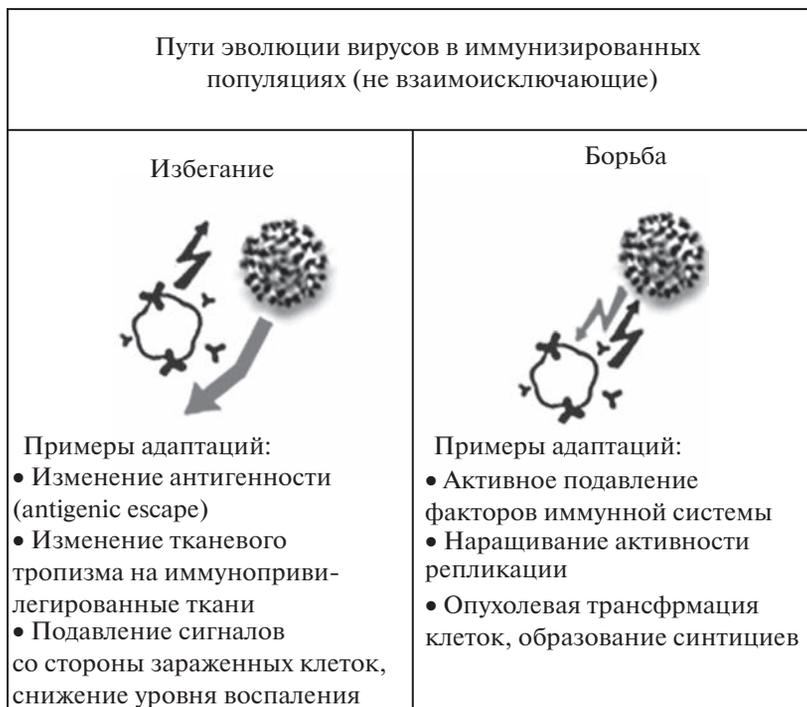


Рис. 2. Две принципиальные (но не взаимоисключающие) эволюционные стратегии вирусов в иммунизированных популяциях. Избегание – вирус эволюционирует в направлении избегания узнавания иммунитетом хозяина (antigenic escape) или избегания контакта с иммунитетом как такового (например, через изменение тканевого тропизма на иммунопривилегированные ткани) => если общая вирулентность и меняется, то по косвенным причинам. Борьба – вирус эволюционирует в направлении активной борьбы с иммунитетом хозяина, наращивает активность репликации и т.д. => повышение вирулентности (и зачастую инфекционности) является прямым следствием адаптаций вируса.

хотя и может меняться, но по косвенным причинам. В теории, впрочем, есть и более агрессивный (способствующий вирулентности) механизм избегания – изменение тканевого тропизма вируса на иммунопривилегированные ткани, например, на нервную.

Вторая стратегия – которую можно условно назвать “борьба” – основана на механизмах наращивания активности репликации и подавления иммунитета хозяина, что неизбежно будет приводить к повышению вирулентности.

Для более полного понимания эволюционного наращивания вирулентности рассмотрим баланс процессов, определяющих оптимальную вирулентность патогена (рис. 3).

В первом приближении можно представить, что процессы, протекающие внутри хозяина (репликация и борьба с иммунитетом хозяина), создают давление отбора на наращивание вирулентности, в то время как трансмиссия между хозяевами – на снижение до определенного значения, при котором у вызываемого патогеном заболевания остаются только те симптомы, которые способствуют трансмиссии (кашель, заразные выделения и т.д.), причем это значение будет непосредственно зависеть от способа трансмиссии (Ewald, 1991, 1993; Day, 2001). Однако при бо-

лее подробном рассмотрении мы увидим, что ситуация на деле оказывается сложнее. Во-первых, не стоит забывать о вирулентности, которая не несет никакой очевидной пользы для патогена и, скорее всего, является просто побочным результатом его жизнедеятельности (рис. 3а, 3) – например, цитокиновый шторм, вызываемый некоторыми штаммами вируса гриппа, лихорадкой денге, геморрагической лихорадкой Эбола и другими вирусами (Liu et al., 2016; Wong et al., 2017), способен очень быстро убить носителя вируса, что может быть даже вредно для патогена с точки зрения трансмиссии. Такую вирулентность, хотя она и порождается его жизнедеятельностью внутри хозяина, вирус, при ее значимости, будет снижать под действием отбора – если, конечно, ему это позволит его генетическая архитектура. Во-вторых, в отсутствие смертности, иммобилизации и других явно снижающих трансмиссию патологий, процесс передачи (рис. 3б, 4) будет идти тем лучше, чем выше вирусная нагрузка (и, соответственно, интенсивнее репликация), а процесс заражения может быть напрямую связан с подавлением иммунитета хозяина (рис. 3б, 5) – таким образом, оптимальной для передачи может являться и весьма высокая вирулентность, особенно если плотность носителей достаточно высока, чтобы

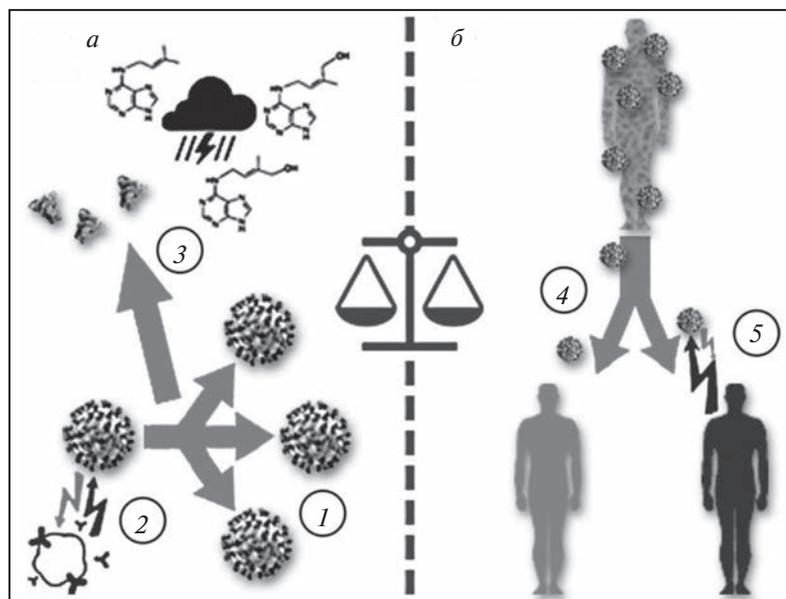


Рис. 3. Баланс процессов, определяющих вирулентность. *а* – процессы, протекающие внутри хозяина: 1 – репликация; 2 – избегание и/или подавление иммунитета при репликации; 3 – различные побочные реакции организма на вирус, его фрагменты и/или метаболиты зараженных клеток. *б* – процессы, протекающие между хозяевами: 4 – трансмиссия; 5 – избегание и/или подавление иммунитета при заражении.

пренебречь их состоянием вовсе. При этом надо понимать, что оптимальный баланс, если он вообще достижим для конкретного патогена с конкретной генетической архитектурой, не стабилен – он будет постоянно изменяться вслед за изменением условий жизни хозяев и их собственной эволюцией или замещением, вслед за климатическими изменениями среды и другими внешними факторами, влияющими на данную систему.

Учитывая вышеизложенное, можно заключить, что массовая несовершенная иммунизация носителей может способствовать эволюционному повышению вирулентности патогена в ходе эволюции, причем двумя способами. Во-первых, давление со стороны иммунитета внутри носителя усиливает отбор на его подавление и избегание. Во-вторых, более высокая выживаемость иммунизированных носителей ослабляет отбор против патогенов, чрезмерно вирулентных против наивных носителей. Оба этих механизма действуют одинаково.

ИЗВЕСТНЫЕ ПРИМЕРЫ ЭВОЛЮЦИИ ВИРУСОВ В ИММУНИЗИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

Рассмотрев общую логику взаимодействий вирусов и адаптивного иммунитета позвоночных животных, перейдем к рассмотрению конкретных примеров, противоречащих традиционной концепции “эволюционепробиваемости” иммунизации (Kennedy, Read, 2017). При ознакомле-

нии с примерами следует обратить внимание, что в то время как часть вирусов (например, MDV) идет по пути наращивания вирулентности, другая (вероятно, большая) – по пути антигенного избегания, а иногда вирус идет по обоим путям сразу, поскольку они в общем случае друг другу не противоречат. Важно также и то, что предсказать путь *a priori*, из общих соображений – весьма затруднительно, потому что все зависит от генетической архитектуры вируса и от непосредственных взаимодействий вируса с иммунитетом хозяев.

Вирус болезни Марека (MDV)

Вирус болезни Марека (MDV, сем. Herpesviridae, ДНК-содержащий) – альфагерпесвирус кур, передающийся через перхоть инфицированных птиц, которую новый носитель должен вдохнуть для заражения. Как и другие герпесвирусы, имеет латентную фазу в жизненном цикле и способен к трансформации клеток хозяина.

В силу своего хозяйственного значения MDV имеет хорошо задокументированную историю эволюционного наращивания вирулентности в ответ на изменение условий содержания хозяев и на проведение массовых вакцинационных кампаний (Davison, Nair, 2004; Aviagen, 2017), в том числе с прямыми экспериментальными подтверждениями влияния иммунизации хозяев на эволюцию вируса (Read et al., 2015).

Рассмотрим общую хронологию событий (по: Davison, Nair, 2004; Aviagen, 2017) – от первого

описания вируса до его современного состояния (актуальна в первую очередь для США):

– 1907 г. – первое описание, принадлежащее перу венгерского ветеринара Йожефа Марека. Описанный вирус поражает в основном старых кур, вызывает воспаление периферических нервов. Летальные случаи крайне редки.

– 1960-е – интенсификация птицеводства, из-за которой птицы начинают жить большими, тесными скоплениями, но при этом куда быстрее идут на убой, приводит к первичному наращению агрессивности вируса и изменению клинической картины. Вирус начинает вызывать лимфомы в нервной ткани, внутренних органах и коже, в том числе у молодых кур, летальность возрастает (в некоторых популяциях яйценосных кур – до 60% в течение нескольких месяцев, но у бройлеров – низкая в связи с их и без того недолгим сроком жизни).

– 1970-е – в США разработана и внедрена первая вакцина на основе герпесвируса индеек (HVT), близкородственного MDV. Вакцина оказывается протекающей, но успешно защищает от образования опухолей и смерти.

– 1980-е – привитые куры (в том числе бройлеры) активно болеют новыми штаммами MDV, что приводит к разработке новой вакцины – на основе HVT и штамма SB-1 MDV (HVT+SB-1).

– 1990-е – привитые HVT+SB-1 куры снова болеют новыми штаммами, что приводит к массовому использованию вакцины на основе авирулентного штамма Rispens CVI-988 (в Европе известен с 1972 г.).

– XXI в. – новые штаммы и новые вакцины, хотя старые (в том числе самая первая на основе чистого HVT) тоже применяются до сих пор (в основном для бройлеров). Современные штаммы MDV поражают кур любого возраста, способны нарушать регуляцию иммунной системы, вызывая иммунодефицит, в том числе вообще без образования опухолей, что затрудняет раннюю диагностику. Летальность некоторых современных штаммов для непривитых кур – 100% в течение 10 дней. При этом вакцинация защищает от образования опухолей и быстрой смерти, но не защищает от постепенно развивающегося иммунодефицита.

Анализ хронологии показывает два кардинальных эволюционных подъема вирулентности вируса: в 1960-х, во время интенсификации птицеводства и, по сути, появления этой индустрии в том виде, в котором мы знаем ее сейчас, и с 1980-х по наши дни, во время массового внедрения протекающих вакцин от MDV.

Первый подъем вирулентности представляет собой логичным следствием скученного проживания множества бройлеров и их раннего убоя: во-первых, такой метод ведения хозяйства значительно

снижил давление отбора против излишне патогенных штаммов, во-вторых, он мог даже поспособствовать штаммам, способным в кратчайшие сроки использовать максимум ресурсов своих хозяев и нарастить максимально возможную вирусную нагрузку для наиболее активного распространения.

Гораздо больший интерес в контексте данного обзора представляет второй подъем вирулентности, который, следуя описанным в первом разделе принципам, можно отнести на счет массовой вакцинационной кампании с применением протекающих вакцин. При этом вклад вакцинации носителей в эволюцию вирусов показан экспериментально (Read et al., 2015). Например, показано, что иммунизация протекающими вакцинами, компенсируя гиперпатогенность особо вирулентных штаммов и защищая их носителей от слишком быстрой смерти, дает инфицированным такими штаммами вакцинированным птицам возможность распространить значительное количество вирусных частиц, в то время как невакцинированные птицы умирают слишком быстро (рис. 4). Примечательно, что единственным использованным в данной работе штаммом, для которого вакцинация снижает количество выделяемых вирусных частиц, оказывается наименее вирулентный из них (HPRS-B14), в то время как все остальные использованные штаммы от вакцинации по сути только выигрывают.

Помощь иммунизации в распространении гиперпатогенных штаммов показана и напрямую, в экспериментах с зараженными вакцинированными и невакцинированными птицами и совместно содержащимися с ними птицами-часовыми (рис. 5). Также показано положительное влияние вакцинации материнских птиц на распространение вируса дочерними (из-за передачи материнских антител, работающих аналогично несовершенной иммунизации самих дочерних птиц) и передача гиперпатогенных штаммов непосредственно HVT-вакцинированными коммерческими бройлерами, полученными от Rispens-вакцинированных матерей. Все это указывает на то, что массовая несовершенная иммунизация в данном случае создает благоприятные условия для распространения гипервирулентных штаммов, подавляя при этом штаммы меньшей вирулентности.

Интересно, что сравнительный генетический анализ различных штаммов MDV (Shamblin et al., 2004) показывает, что мутации, повышающие вирулентность некоторых особо агрессивных штаммов, находятся по большей части не в связанных с литической фазой антигенах, на которые нацелены вакцины, а в гене *Meq*, который экспрессируется в основном в латентной фазе и обеспечивает трансформацию клеток хозяина (Liu, Kung, 2000). Это позволяет предположить, что наращи-

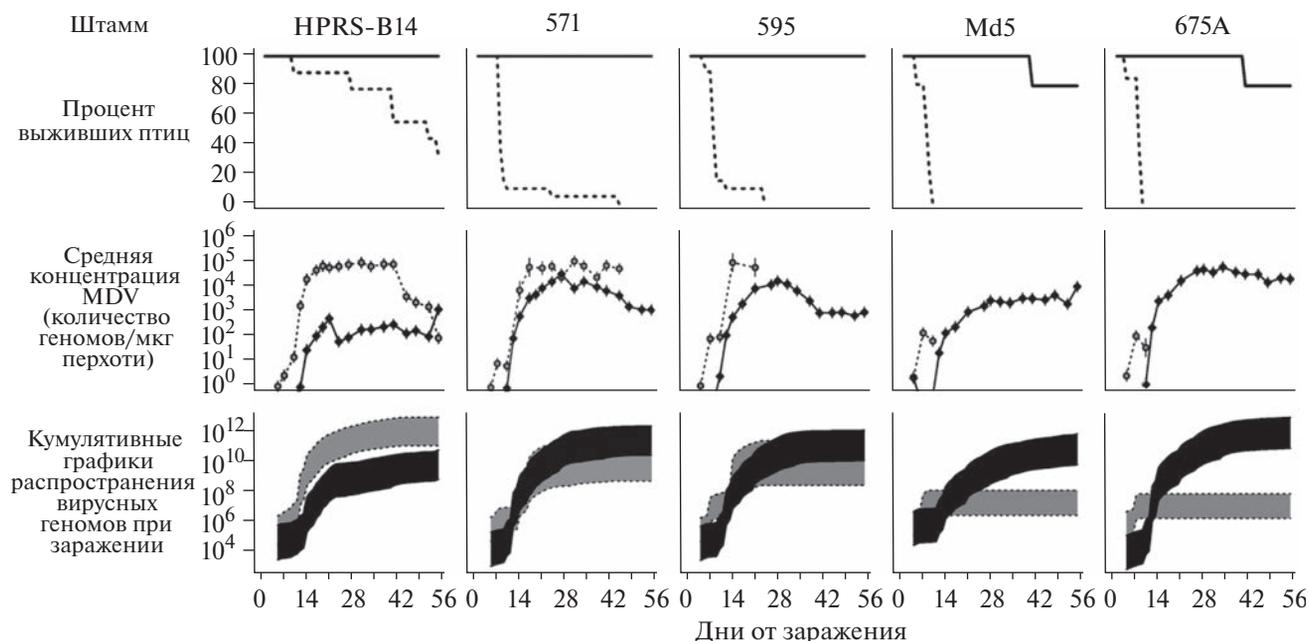


Рис. 4. Влияние вакцинации на смертность кур и распространение вирионов пяти штаммов MDV (по: Read et al., 2015, с изменениями). Группы из 20 цыплят породы Красный род-айланд были вакцинированы HVT (сплошные линии, черное затенение) или не вакцинированы (пунктирные линии, серое затенение) в возрасте 1 дня и заражены штаммами HPRS-B14, 571, 595, Md5 или 675A через 8 дней. Штаммы MDV различаются по вирулентности у невакцинированных хозяев, вакцинация защищает от смерти (верхние панели, штаммы расположены слева направо в порядке возрастания вирулентности). Вакцинация снижает концентрацию вируса в перхоти, но, поддерживая жизнь хозяев, продлевает инфекционные периоды гиперпатогенных штаммов MDV (средние панели). Это означает, что общее количество копий генома вируса, выделяемых одной инфицированной птицей, снижается вакцинацией в случае заражения наименее вирулентным штаммом и увеличивается на несколько порядков при заражении наиболее вирулентным (нижние панели). Планки погрешностей и затененные области показывают 95%-ный доверительный интервал.

вание вирулентности в данном случае не является побочным эффектом антигенного ускользания, а является непосредственным результатом отбора на сопротивление иммунной системе в ответ на иммунизацию популяции носителей, а также, вероятно, на увеличение трансмиссивности в условиях сниженной иммунизацией давления отбора против вирулентности.

Вирус кошачьего калицивируса (FCV)

Вирус кошачьего калицивируса (FCV, сем. Caliciviridae, +РНК-содержащий) – калицивирус кошек, способный распространяться множеством способов: с выделениями, по воздуху, через контактированные предметы (Radford et al., 2006, 2007).

Для FCV характерно большое генетическое и антигенное разнообразие, но высокая кросс-реактивность иммунитета между штаммами заставляет считать их одной геногруппой и одним серотипом. FCV способен к рекомбинации внутри носителя при одновременном поражении последнего несколькими штаммами вируса (Coyne et al., 2006).

Существующие на данный момент вакцины – протекающие, и защищают в основном от клинических проявлений заболевания, не мешая рас-

пространению вируса. Впрочем, в норме FCV и так не слишком вирулентен и опасен в основном для молодых кошек, вызывая, в зависимости от штамма, целый спектр симптомов – от типичных язв на слизистых рта и носоглотки, а также признаков заболевания верхних дыхательных путей, до неявных инфекций и хромоты. Существуют и хронические формы (Radford et al., 2006).

В последние годы в питомниках стали регулярно случаться вспышки штаммов VS-FCV (virulent systemic FCV), обладающих крайне высокой вирулентностью и летальностью даже среди взрослых вакцинированных животных (Read, 2016). Филогенетический анализ показывает, что штаммы VS-FCV не формируют единую кладу и регулярно возникают независимо, причем вирулентность, судя по всему, каждый раз наращивается разными мутациями (Ossiboff et al., 2007).

Кроме того, показано, что FCV активно эволюционирует во время длительных инфекций, причем множественные мутационные изменения в антигенных локусах и ассоциированные изменения непосредственно антигенности вируса говорят об адаптации к иммунитету хозяина как одним из важнейших направлений такой эволюции (Radford et al., 2006). Причем успешное антиген-

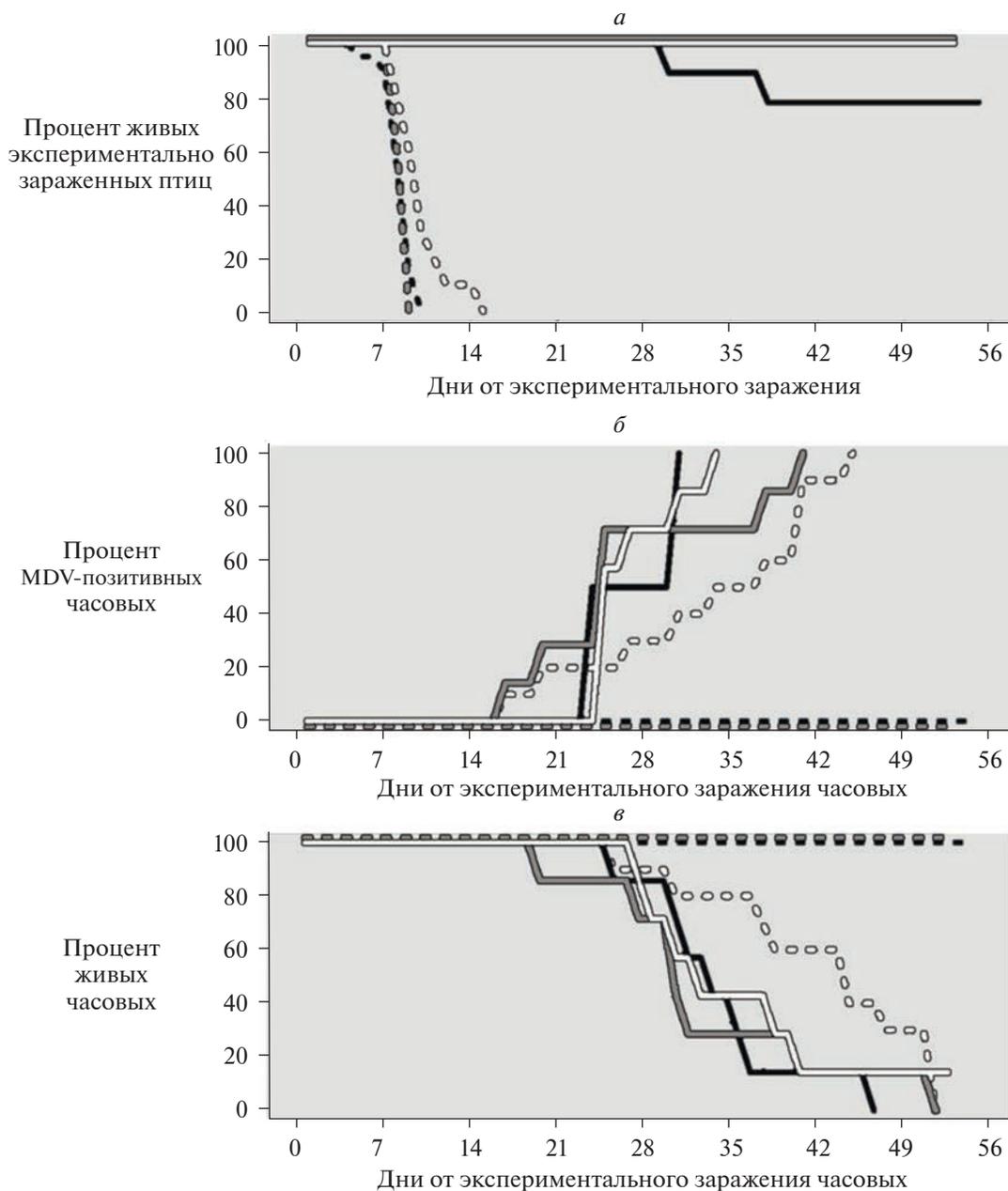


Рис. 5. Вакцинация усиливает трансмиссию гиперпатогенных штаммов MDV (по: Read et al., 2015, с изменениями). Группы из 10 птиц были вакцинированы НВТ (сплошные линии) или не вакцинированы (пунктирные линии) и экспериментально инфицированы одним из трех особо вирулентных штаммов MDV, 595 (белый), Md5 (серый) и 675A (черный), после чего поселены вместе с 10 невакцинированными птицами-часовыми. Вакцинация продлила выживание экспериментально инфицированных птиц (а) и привела к тому, что птицы-часовые заразились (б) и вследствие этого погибли (в). На б и в сплошными линиями обозначены группы часовых, содержащиеся вместе с вакцинированными экспериментально инфицированными птицами, а пунктирными линиями обозначены группы часовых, содержащиеся вместе с невакцинированными экспериментально инфицированными птицами.

ное ускользание от иммунитета позволяет вирусу продлить срок инфекции, что, в свою очередь, позволяет ему эволюционировать в том же хозяине еще какое-то время, в итоге, при достаточно высокой вирусной нагрузке, превращая хронически больных кошек в своего рода “эволюционный реактор”. Кроме того, некоторые постоянно

больные кошки, вероятно, болеют не хронически одним и тем же штаммом, а подвержены регулярным реинфекциям разными штаммами. Как итог — популяции кошек оказываются вмещением множества разнообразных штаммов FCV (до 19% разницы между штаммами внутри одной популяции при типичных различиях между штаммами

из разных популяций в 20–40%). При этом как регулярная вакцинация, так и постинфекционная иммунизация оказываются неспособны справиться с постоянным присутствием патогена в популяциях носителей (Radford et al., 2006).

Вирус инфекционного бронхита птиц (IBV)

Вирус инфекционного бронхита птиц (IBV, сем. *Coronaviridae*, +РНК-содержащий) – гамма-коронавирус птиц, распространяемый воздушно-капельным путем, а также через зараженные еду, воду и фекалии. Вызывает различные респираторные симптомы и поражение мочеполовой системы, также способен поражать кишечник. Особенно тяжело поражаются молодые особи. IBV вызывает осложнения у 100% заболевших невакцинированных кур, летальность – до 60% (в зависимости от штамма) у невакцинированных кур (Franzo et al., 2019; Legnardi et al., 2020).

По современной классификации IBV представлен 32 линиями, объединяемыми в 6 геногрупп (Legnardi et al., 2020). Кросс-реактивность иммунитета между линиями довольно низкая (Franzo et al., 2019), поэтому сейчас разработаны живые вакцины, состоящие из нескольких штаммов сразу. При этом, как и другие коронавирусы, IBV способен к рекомбинации внутри хозяина при одновременном поражении последнего несколькими разными штаммами (Lai, 1996).

Существует ряд наблюдений (Legnardi et al., 2020), которые говорят о том, что разные штаммы IBV имеют разную тропность к разным тканям носителя: например, штамм, количественно доминирующий в подготовленной полиштаммовой вакцине, после инъекции в организм носителя может занять весьма ограниченное пространство в пределах ткани конкретного типа. В связи с этим можно предположить, что на эволюцию вируса может оказывать влияние не только носитель и его иммунитет в целом, но и условия конкретной тканевой микросреды.

Одним из самых изменчивых участков генома IBV в частности и коронавирусов в целом является субъединица S1 S-белка, которая содержит по крайней мере два участка, задействованных в связывании с рецепторами клеток хозяина, и является главной мишенью вируснейтрализующих антител (Legnardi et al., 2020). Биоинформатический анализ показывает явные следы отбора в этом локусе при проведении вакцинационных кампаний среди бройлеров, зараженных IBV (Franzo et al., 2019). При сравнении мутаций, возникающих у вируса при проведении через вакцинированных и невакцинированных кур, оказывается, что несинонимичные мутации возникают только внутри вакцинированных птиц (Legnardi et al., 2020).

Все это позволяет сделать вывод о том, что для IBV иммунный отбор является одним из важнейших эволюционных факторов, определяющих разнообразие и эволюционную динамику штаммов. Примечательно, что вирус, судя по всему, в большой степени идет по пути антигенного убегающего, нежели чем по пути наращивания вирулентности.

Другие примеры, заслуживающие внимания

Вирус гепатита С (HCV, сем. *Flaviviridae*, +РНК-содержащий) – флавивирус человека и шимпанзе, вызывающий хроническое поражение печени, некоторых иммунных клеток, кардиомиоцитов и микроглии. Постоянно эволюционирует во взаимодействии с иммунитетом хозяина. Одно из примечательных исследований последних лет показало, что на нейтрализацию вируса антителами, аффинными к консервативным эпитопам, могут оказывать влияние экстраэпитопные мутации в неконсервативных участках – за счет изменения взаимодействий целевого белка с ко-рецептором на структурном уровне (El-Diwanly et al., 2017). Это исследование представляется крайне важным в контексте разработки вакцин и препаратов на основе моноклональных антител и в очередной раз говорит о важности учета генетической архитектуры патогена.

Птичий метапневмовирус (AMPV, сем. *Pneumoviridae*, –РНК-содержащий) – пневмовирус птиц, вызывающий в первую очередь респираторное заболевание, но также иногда поражающий глаза. Особенно активно поражает индеек. Показано, что вирус изменил некоторые эпитопы, узнаваемые Т-клетками, после начала использования вакцин (Cecchinato et al., 2010).

Цирковирус свиней 2 типа (PCV2, сем. *Circoviridae*, оцДНК-содержащий) – цирковирус свиней, поражающий множество разных типов клеток, включая гепатоциты, кардиомиоциты и макрофагов, и вызывающий целый спектр симптомов, в первую очередь у поросят. Исследования на привитых и непривитых домашних свиньях, а также на диких кабанах, показали, что эпитопы капсида вируса подверглись сильному иммунному отбору в популяциях вакцинированных свиней и привели к антигенному ускользанию (Franzo et al., 2016).

Ключевые выводы из раздела

Рассмотренные примеры эволюции вирусов в иммунизированных популяциях показывают, что для разных вирусов, в зависимости от их генетической архитектуры, жизненного цикла, доступных для иммунитета хозяина антигенов и других частных параметров, характерно разное соотношение избегания и борьбы в их эволюции. Тем не

менее все описанные в данном разделе патогены так или иначе успешно адаптируются к иммунизированным носителям и не могут быть полностью искоренены проводимыми в настоящий момент вакцинационными кампаниями, хотя вакцинация и снижает проявления вызываемых ими заболеваний и связанные с ними экономические издержки. В связи с этим можно сделать вывод, что для предсказания наиболее вероятных путей эволюции того или иного патогена надо четко представлять его и его среду на структурном и функциональном уровнях — общие соображения позволят представить лишь первое приближение.

КОНЦЕПЦИИ И МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭВОЛЮЦИИ ВИРУСОВ В ИММУНИЗИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

В предыдущем разделе рассмотрены некоторые известные реальные примеры эволюции вирусов в иммунизированных популяциях. В настоящем разделе мы рассмотрим некоторые обобщающие концепции и математические модели, разработанные эволюционной эпидемиологией на данный момент.

Филодинамический подход и “иммунная Златовласка”

Филодинамический подход (Grenfell et al., 2004) является попыткой связать влияние иммунитета носителя, эпидемиологических параметров (например, структуры популяции носителей) и эволюционных событий (например, бутылочных горлышек при передаче вируса следующему носителю) в единую концепцию и объяснить с их помощью различные филогенетические паттерны, наблюдаемые у РНК-содержащих вирусов позвоночных животных. Так, авторы показывают, что структура филогенетических деревьев вирусов, не способных адаптироваться к иммунизированным носителям (например, кори), будет определяться только эпидемиологией заболевания и выглядеть относительно случайной (рис. 6з). Структура филогенетических деревьев быстро передающихся вирусов, постоянно находящихся в процессе антигенного ускользания (например, вируса гриппа А), напротив, будет определяться в первую очередь иммунным отбором и выглядеть как четкая последовательность ответвляющихся друг от друга клад (рис. 6д). Структуру филогенетических деревьев вирусов, передающихся относительно редко и вызывающих длительные, хронические заболевания (например, ВИЧ-1), следует представлять на двух уровнях: на уровне популяции вируса в целом, на котором структура определяется скорее эпидемиологией (рис. 6е), и на уровне субпопуляции, взятой из одного носителя, на котором в структуре видны четкие следы иммунного отбора

(рис. 6ж). Наконец, следует отдельно выделить вирусы, для которых характерно антителизависимое усиление инфекции (АЗУИ), способствующее чрезмерно быстрой иммобилизации и смерти носителя (например, вирус денге) — для структуры филогенетических деревьев таких вирусов характерно быстрое антигенное разбегание штаммов друг от друга (рис. 6з).

Идея о неслучайности филогенетических паттернов в эволюции вирусов может оказаться продуктивной с практической точки зрения — понимание принципов формирования паттернов может помочь, например, понять, способен ли тот или иной вирус к адаптации к иммунизированным носителям, просто построив качественное филогенетическое дерево по разумно подобраным генам.

Еще одной перспективной идеей, разработанной в рамках филодинамического подхода, представляется концепция, которую можно, по аналогии с астрономической “зоной Златовласки”, назвать зоной **“иммунной Златовласки”**. Авторы (Grenfell et al., 2004) определяют так называемый Профиль Эволюционной Инфекционности (ПЭИ), который, объединяя давление отбора со стороны иммунитета, вирусную нагрузку и адаптированность вирусов к иммунитету хозяина, показывает темпы трансмиссии иммунологически отобранных штаммов. Далее авторы демонстрируют, что наиболее высоким ПЭИ будет в случае промежуточной иммунизации носителей, поскольку при полном отсутствии иммунизации будет недостаточно силен отбор, а при полной иммунизации — недостаточно высока вирусная нагрузка (рис. 7). Соответственно, в той или иной конкретной ситуации повышение давления со стороны иммунитета может как увеличить, так и снизить скорость адаптации патогена.

Математические модели эволюции вирусов в иммунизированных популяциях

В настоящее время эволюционными эпидемиологами разработан целый ряд моделей эволюции вирусов в ответ на вакцинацию. Рассмотрим некоторые из них.

Модель эволюции активности репликации вируса в ответ на вакцинацию (André, Gandon, 2006) интересна тем, что пытается отразить динамику внутри хозяев — репликация вируса представлена не просто неким выходным числом, но функцией, а иммунитет носителя, в свою очередь, смоделирован в форме функции репликации иммунных клеток. Однако в данной модели единственный возможный эволюционный ответ вируса на давление со стороны иммунитета — это наращивание активности репликации, в то время как ни подавление иммунитета, ни его избегание не учтены

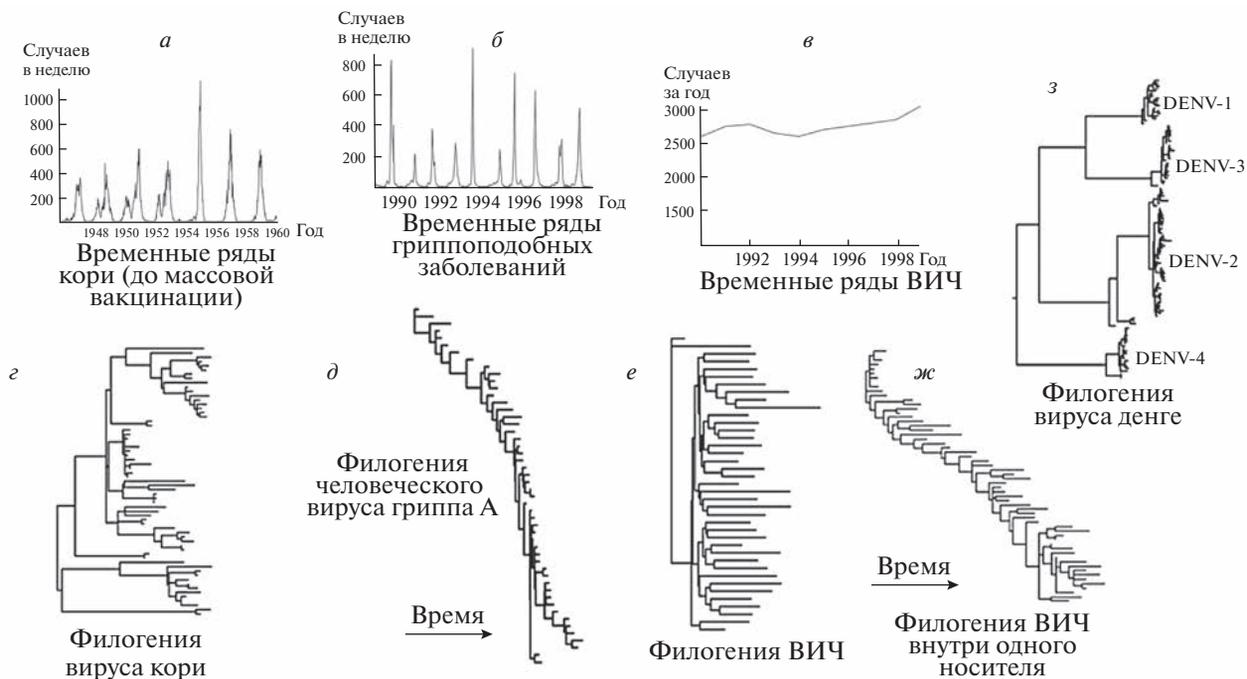


Рис. 6. Филодинамический подход (по: Grenfell et al., 2004, с изменениями). *a* – вспышки кори до массовой вакцинации: еженедельные отчеты о случаях заболевания в Лидсе, Великобритания. *б* – еженедельные отчеты о гриппоподобных заболеваниях во Франции. *в* – диагностированные случаи ВИЧ в Великобритании по годам. *г* – филогения кори: ген нуклеокапсида вируса кори. *д* – филогения гриппа: ген гемагглютинина (HA1) вируса гриппа человека А (подтип H3N2), данные собирались в течение 32 лет. *е* – филогения ВИЧ-1: ген оболочки подтипа В (E), взятый у разных пациентов. *ж* – филогения ВИЧ-1 внутри одного хозяина: ген оболочки (E), образцы собирались из одного пациента в течение 5,8 лет. *з* – филогения вируса денге: ген оболочки вируса денге (всех четырех серотипов). Все последовательности были собраны из GenBank и построены деревья с максимальной вероятностью в RAUP*. Длины горизонтальных ветвей пропорциональны числу замен на локус.

(хотя авторы и приводят некоторые доводы в пользу того, что антигенное ускользание можно было бы смоделировать аналогичным образом).

Эта модель дает несколько стоящих внимания выводов, которые можно было бы попытаться проверить экспериментально. Во-первых, при ее допущениях вакцинация протекающими вакцинами способна приводить к появлению более вирулентных штаммов, в то время как дающие достаточно сильный иммунитет вакцины способны полностью искоренить патоген. Во-вторых, при определенной степени провакцинированности в популяции могут сосуществовать штаммы с разным уровнем вирулентности – слабовирулентные, адаптированные к наивным хозяевам, и сильновирулентные, адаптированные в той или иной степени и к наивным, и к иммунизированным хозяевам. В-третьих, наименьшая смертность носителей в ряде случаев может достигаться промежуточной степенью провакцинированности, а не полной вакцинацией всей популяции.

Модель эволюции вирулентности при различной пространственной структуре популяции носителей (Zurita-Gutiérrez, Lion, 2015) подробно прорабатывает вопрос о разном влиянии гомогенных и

гетерогенных пространств, в которых размещены вакцинированные и невакцинированные носители, на эволюцию вирусов. Хотя в этой модели никак не проработана динамика внутри носителей, а допущение о том, что однажды заболевшие носители в принципе не выздоравливают, может показаться странным с биологической точки зрения (по крайней мере, если мы говорим о патогенах с высокой частотой передачи и острым вызываемым заболеванием), она ценна выводом о том, что вакцины с одинаковым уровнем эффективности по-разному влияют на эволюцию вирусов в разных пространствах. Как минимум, она указывает на то, что организация пространства является фактором, заслуживающим внимания в эволюционно-эпидемиологических моделях.

Модель эволюции вирулентности при антигенном ускользании (Sasaki et al., 2022) хороша в первую очередь тем, что не пытается моделировать ситуацию установившегося баланса для эндемичного патогена, как это делают многие классические модели, вместо этого авторы подошли к проблеме более широко.

Ключевым выводом этой модели можно считать то, что система с патогеном, способным к ан-

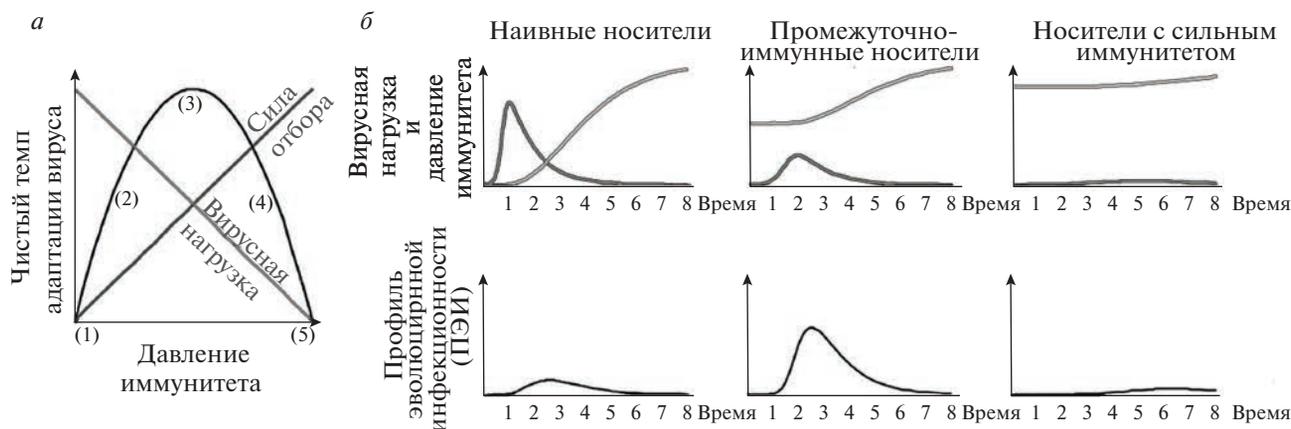


Рис. 7. Концепция иммунной Златовласки (по: Grenfell et al., 2004, с изменениями). *а* – схематическая диаграмма статической филодинамической модели адаптации вируса как функции среднего иммунного давления. Цифры соответствуют филодинамическим паттернам: 1) отсутствие эффективного ответа и отсутствие адаптации; 2) низкое иммунное давление и низкая адаптация; 3) средняя иммунная нагрузка и высокая адаптация; 4) высокое иммунное давление и низкая адаптация; и 5) чрезмерное иммунное давление и отсутствие адаптации. *б* – филодинамическая модель, учитывающая вирусную и иммунную кинетику внутри хозяина. Время измеряется в днях от заражения. Вверху: схематическая вирусная и иммунологическая траектории у отдельных хозяев, основанная на экспериментальном заражении лошадей лошадиным вирусом гриппа. Внизу: соответствующие ПЭИ. Левая, центральная и правая колонки соответственно показывают течение инфекции у наивных, промежуточно иммунных и полностью иммунных носителей.

тигемному ускользанию, может в принципе не достигать равновесия (эндемичности) и генерировать постоянные вспышки заболеваемости новыми штаммами, причем начало каждой такой вспышки, открывая перед вирусом новую нишу (ранее иммунных носителей), может способствовать наращиванию вирулентности, позволяющей освоить эту нишу быстрее других, конкурентных линий. Таким образом, даже антигенное ускользание может косвенно способствовать наращиванию вирулентности – по сути, оно раз за разом “перезапускает” эпидемию с начала.

Комментарии к разделу

Филодинамический подход и вытекающие из него идеи выглядят весьма перспективными как с фундаментальной, так и с практической точек зрения, и кажутся шагом в правильном направлении.

Что касается имеющихся на данный момент математических моделей, то они оставляют двоякие ощущения. С одной стороны, в них достаточно подробно проработаны отдельные аспекты (взаимодействие иммунитета и хозяина, влияние пространственной гетерогенности популяции носителей и т.д.), с другой стороны, каждая из рассмотренных моделей имеет огромное количество допущений и упрощений, подрывающих как их прогностическую ценность даже в качестве “первого приближения”, так и их описательную ценность как собственно исследовательских моделей, поскольку они, в сущности, моделируют нечто совсем иное, не соответствующее или не вполне соответствующее биологическим реалиям.

Эту проблему можно было бы решить созданием значительно более сложных моделей, учитывающих максимум параметров и процессов, протекающих как внутри, так и между носителями, однако такие модели будут крайне требовательными с точки зрения вычислительных мощностей, если мы попытаемся смоделировать реальные популяции носителей с минимальным временным шагом, насчитывающие подчас десятки и сотни миллионов непрерывно взаимодействующих в сложных пространствах особей (Thomine et al., 2021; Crépey et al., 2022), а также постоянные точечные мутации вирусных патогенов, изменяющие те или иные их характеристики, и взаимодействие патогенов с иммунной системой носителей. С другой стороны, проблему вычислительных мощностей можно обойти при помощи различных методов. В простейшем виде – при помощи разбиения сложной модели на более простые, с вычитыванием таблиц (либо простых аппроксимационных функций), сопоставляющих входные и выходные значения для этих простых моделей, и объединением таких таблиц (функций) в единую систему – хотя каждую простую модель все равно придется реализовать отдельно некоторое количество раз, сборная модель будет значительно менее требовательной (за счет снятия необходимости полностью просчитывать простые модели для индивидуумов в реальном времени) и позволит имитировать гораздо больше объектов и процессов при тех же мощностях. На данный момент существует множество способов упрощения вычислений (аппроксимаций) моделей без значимого изменения их поведения, объединенных под об-

шим понятием *Model Order Reduction* (MOR) (Antoulas, 2004; Chinesta et al., 2017), ждущих своего применения в эволюционной эпидемиологии.

SARS-CoV-2: ЭВОЛЮЦИЯ ПОД ПРИСТАЛЬНЫМ НАБЛЮДЕНИЕМ

Новая коронавирусная инфекция (SARS-CoV-2, сем. *Coronaviridae*, +РНК-содержащий) – бетакоронавирус человека и животных, распространяемый в первую очередь воздушно-капельным путем. Вызывает болезнь COVID-19, проявляющуюся в типе в виде ОРЗ с потерей обоняния и вкуса либо в виде кишечной инфекции. У абсолютного большинства носителей проходит в легкой форме или вообще бессимптомно, но у небольшого процента людей вызывает тяжелые системные поражения организма вплоть до летального исхода. У некоторых переболевших (в первую очередь тяжелой формой) COVID-19 людей развивается так называемый постковидный синдром (“long COVID”), характеризующийся длительным (в отдельных случаях до шести месяцев и более) сохранением тех или иных симптомов заболевания.

Для тяжелой формы заболевания показаны четкие факторы риска – пожилой возраст (старше 60 лет), ожирение, гипертония и болезни сердечно-сосудистой системы, диабет, хронические респираторные заболевания и раковые заболевания (WHO, 2020).

Ключевой рецептор, необходимый для попадания в клетку, – ангиотензинпревращающий фермент 2 (АПФ2/ACE2), но также необходим TMPRSS2 (Ragia, Manolopoulos, 2020; Scudellari, 2021).

В настоящее время существует несколько широко используемых вакцин от SARS-CoV-2. Они не дают совершенного иммунитета, и их эффективность снижается с распространением новых штаммов вируса (подробнее см. в соответствующих подразделах).

SARS-CoV-2: “неправильный” патоген

SARS-CoV-2 и вызываемое им заболевание COVID-19 имеют ряд особенностей, резко выделяющих их среди других ОРВИ.

Первой особенностью является форма кривой смертности от COVID-19, которая по сути повторяет форму кривой естественной смертности от всех причин, за тем исключением, что от COVID-19 практически не умирают дети младшего возраста (Swiss Policy Research, 2020, 2021). Такая форма кривой весьма необычна и резко контрастирует, например, с формой кривой смертности от гриппа. И если объяснения чрезвычайно низкой детской смертности можно по крайней мере попытаться найти в низкой экспрессии АПФ2 и

TMPRSS2 в воздухоносных путях детей (Sharif-Askari et al., 2020), кросс-реактивности антигенов SARS-CoV-2 с антигенами из детских вакцин от других заболеваний (например, с MMR (Marakasova et al., 2021)) и особенностях функционирования детского иммунитета, то совпадение формы правой части кривой с формой кривой естественной смертности объяснить на первый взгляд гораздо сложнее, по крайней мере если предполагается, что смерть наступает непосредственно из-за вирусемии, а не каких-то дополнительных механизмов.

Второй интересной особенностью представляется так называемый Африканский парадокс (Ghosh et al., 2020), суть которого состоит в чрезвычайно низкой относительной смертности от COVID-19 в Африке, несмотря на ее низкий уровень жизни в целом и медицины в частности. Для объяснения этого парадокса предлагается целый ряд не взаимоисключающих причин:

- Некачественный сбор данных;
- В среднем значительно более молодое население, чем в других регионах;
- Меньше гипертоников, диабетиков, людей с ожирением и т.д.;
- Кросс-реактивность (эндемичные коронавирусы, вакцины типа БЦЖ и т.д.);
- Меньшая плотность населения (меньше городов, больше сел);
- Климат;
- Особенности генетики;
- Привычка населения к противоэпидемическим мерам;
- Массовое применение тех или иных лекарств (например, средств от малярии), обладающих профилактическим или лечебным эффектом и в случае с SARS-CoV-2.

В свете изложенных в этом и предыдущем подразделах свойств вируса весьма любопытной представляется аутоиммунная теория тяжелого COVID-19 (McMillan et al., 2021), суть которой вкратце сводится к следующему: было показано, что эктодомен АПФ2 способен отделяться от клеток и попадать в кровеносное русло, причем его количество коррелирует с возрастом человека, а также увеличено у больных ожирением, гипертонией, диабетом и другими болезнями, являющимися факторами риска для тяжелого COVID-19. Предполагается, что такой растворенный АПФ2 способен присоединяться к вирионам SARS-CoV-2 и попадать внутрь антиген-презентирующих клеток, что, в свою очередь, приводит к тяжелым аутоиммунным реакциям (причем не только на АПФ2, но и на сходные с ним белки, в первую очередь на АПФ1) и системному поражению организма. Вероятность тяжелого течения COVID-19, таким образом, напрямую зависит не только и не столько от вирусемии,

сколькo от концентрации АПФ2 в крови, которая хорошо коррелирует с возрастом и факторами риска, а также от определяемого генетически сродства АПФ2 к S-белку SARS-CoV-2. Следует отметить, что аутоиммунная теория хорошо объясняет и постковидный синдром, поскольку аутоиммунная реакция может продолжаться и после полной эрадикации вируса.

Кроме того, было показано, что у пациентов с ожирением, у которых COVID-19 протекает тяжело, антитела по большей части являются не вируснейтрализующими, а аутоиммунными, нацеленными на маркеры оксидативного стресса и на белки жировой ткани (Frasca et al., 2022).

Согласующаяся с аутоиммунной теорией медицинская практика показала весьма многообещающие результаты (Morán Blanco et al., 2021).

SARS-CoV-2: эволюция

Существующие оценки того, насколько легко SARS-CoV-2 дается антигенное ускользание, разнятся в зависимости от авторов, методик и исследуемых эпитопов (Egeren et al., 2021; Hie et al., 2021; Yuan et al., 2021). Тем не менее первые штаммы, успешно ускользающие от сыворотки вакцинированных препаратами Pfizer–BioNTech и Moderna появились еще в 2020 г., в том числе штамм Бета, узнаваемость которого такой сывороткой крайне низка и сравнима с узнаваемостью ею SARS-Cov и WIV1-Cov (Garcia-Beltran et al., 2021). Иммунорезистентные штаммы возможно получить и экспериментальным путем (Andreano et al., 2021).

Как и другие коронавирусы, SARS-CoV-2 оказался способен к рекомбинации внутри хозяина, причем было напрямую показано наследование рекомбинантами способствующего более высокой трансмиссивности варианта S-белка (Jackson et al., 2021).

Еще одним важным, в первую очередь с практической точки зрения, аспектом представляется вклад иммуносупрессивных пациентов в эволюцию вируса (Hoffman et al., 2021; Kemp et al., 2021; Cele et al., 2022). В целом ряде случаев показано, что больные ВИЧ/СПИД, а также страдающие другими иммуносупрессивными состояниями, оказываются длительными хроническими носителями SARS-CoV-2, а постоянная терапия моноклональными антителами и плазмой иммунизированных людей приводит к появлению иммунорезистентных мутантов – “иммунная Златовласка” в действии.

Штамм Дельта

Штамм Дельта, впервые описанный в декабре 2020 г. в Индии, характеризуется целым рядом

мутаций, повышающих его вирулентность, трансмиссивность и инфекционность (Micochova et al., 2021; Scudellari, 2021). В первую очередь следует выделить:

– Мутации в RBD, увеличивающие аффинность к АПФ2;

– Мутации, ухудшающие узнавание иммунитетом, нацеленным на Уханьский штамм (*in vitro* вирионы Дельты в 6 раз менее уязвимы для сыворотки переболевших и в 8 раз менее уязвимы для сыворотки вакцинированных);

– Мутация P681R в фуриновом сайте, облегчающая узнавание фурином и, как следствие, увеличивающая количество (с ~50% до более чем 75%) разрезанных на субъединицы S-белков (разрезанный S-белок, используя связанный с TMPRSS2 механизм, позволяет заражать клетки куда быстрее, чем не разрезанный);

– На порядки увеличенная вирусная нагрузка (и, соответственно, репликация).

Учитывая такой генетический профиль, не удивительно, что штамм Дельта оказался весьма устойчив к вакцинации. Так, исследование, проведенное на британских домохозяйствах, показало, что шанс заразиться у вакцинированных (в работе фигурируют препараты Pfizer–BioNTech, Oxford–AstraZeneca и Sinovac) составляет 25% против 38% у невакцинированных, в то время как шанс передать вирус дальше – 25% для вакцинированных против 23% для невакцинированных (Singanayagam et al., 2022). Таким образом, вакцинация лишь отчасти защищает от заражения и совсем не предохраняет от дальнейшей передачи вируса.

Примечательно, что на момент регистрации и распространения штамма Дельта в Индии массовых вакцинационных кампаний не проводилось, так что мы можем заключить, что наблюдаемые мутации представляют из себя, с одной стороны, адаптацию к естественной иммунизации, а с другой – увеличивают трансмиссивность в индийской (а затем и во многих других) популяции в целом.

Штамм Омикрон

Штамм Омикрон – самый необычный из всех зарегистрированных на данный момент штаммов. Хотя он превзошел все прочие штаммы по скорости распространения (Agora et al., 2022; Grabowski et al., 2022), он обладает заметно сниженной патогенностью и несколько иной клинической картиной (Agora et al., 2022; Suzuki et al., 2022), а его уникальный мутационный профиль (Agora et al., 2022; Sun et al., 2022) содержит ряд специфических мутаций, указывающих на возможную адаптацию к мышам (Sun et al., 2022).

Необычные клинические и эпидемиологические свойства штамма Омикрон, судя по всему,

проистекают, с одной стороны, из значительно сниженной кросс-нейтрализации иммунитетом к другим штаммам (Zhang et al., 2021; Grabowski et al., 2022; VanBlargan et al., 2022), а с другой – из отличной от других распространенных штаммов стратегии адаптации к хозяевам (Du et al., 2022).

Первым ключевым отличием является измененный тканевый тропизм (Agora et al., 2022; Hui et al., 2022) – хотя Омикрон размножается в тканях верхних дыхательных путей и бронхов не менее активно, чем Дельта, в паренхиме легких он делает это значительно хуже, чем даже дикий тип, что само по себе должно снижать его общую вирулентность для организма как целого, не снижая при этом локальную, или тканевую, вирулентность в верхних дыхательных путях, критических для воздушно-капельной передачи вируса.

Вторым ключевым отличием, тесно связанным с предыдущим, является уход от TMPRSS2-опосредованного механизма проникновения в клетку как главного и переход к связанному с эндоцитозом катепсин-зависимому (Du et al., 2022), обладающему меньшей фузогенностью, вызывающему меньший воспалительный ответ и, как следствие, менее патогенному (Suzuki et al., 2022). При этом если S-белок штамма Дельта легче, чем у дикого типа, подвергался разрезанию в фуриновом сайте, то S-белок штамма Омикрон делает это хуже (Du et al., 2022; Suzuki et al., 2022). Примечательно, что Омикрон при этом стал чаще заражать детей (Cloete et al., 2022), хотя тяжесть протекания болезни у них все еще крайне низка и ниже, чем при заражении штаммом Дельта (Butt et al., 2022).

Почему эволюция Омикрона пошла принципиально иным от прочих широко распространенных штаммов путем – один из ключевых вопросов эволюционной эпидемиологии в приложении к SARS-CoV-2.

Ключевые выводы из раздела

История SARS-CoV-2/COVID-19 учит нас нескольким важным выводам.

Во-первых, необходимо тщательно исследовать не только патогены, но и вызываемые ими заболевания – например, если аутоиммунная теория верна, то значительная доля вирулентности SARS-CoV-2 при тяжелом течении COVID-19 оказывается побочной и, скорее всего, не выгодной для самого вируса.

Во-вторых, не стоит недооценивать способность вирусов к быстрой адаптации к иммунизированным носителям – устойчивые к плазме иммунизированных людей мутанты возникли и распространились в кратчайшие сроки.

В-третьих, на структурно-физиологическом уровне эволюция разных штаммов одного и того

же вируса может пойти принципиально разными путями. В итоге один и тот же вирус может как наращивать общую вирулентность для организма (штамм Дельта), так и снижать ее (штамм Омикрон), при этом локальная/тканевая вирулентность может возрастать в обоих случаях.

КАК СОЗДАТЬ “ЭВОЛЮЦИЕНЕПРОБИВАЕМУЮ” ВАКЦИНУ?

Как создать вакцину, при использовании которой будет максимально затруднена адаптация вирусов к иммунизированным особям?

Исходя из изложенного в предыдущих разделах, можно предположить, что для создания “эволюциенепробиваемой” вакцины необходимо:

0. Выбрать подходящий патоген – проведенный обзор вирусных патогенов показывает, что у нас нет оснований априорно считать, что “эволюциенепробиваемые” вакцины возможны для каждого из них. С одной стороны, есть широкоизвестные исторические примеры (натуральная оспа, чума крупного рогатого скота и др.), которые удалось полностью или практически полностью уничтожить при помощи вакцинации. С другой – такие вирусы, как IBV или MDV, которым раз за разом удается успешно адаптироваться к иммунизированным популяциям.

1. Позаботиться о том, чтобы вакцина давала совершенный иммунитет как можно большему числу вакцинированных.

2. Использовать как можно больше разнообразных антигенов, но таких, которые иммунитет будет способен распознать при реальной инфекции.

3. Использовать платформу, стимулирующую как можно более разнообразный иммунный ответ, но такой, который характерен (или по меньшей мере возможен) при реальной инфекции. Например, для респираторных инфекций предпочтительным вариантом будут скорее интраназальные, чем инъекционные вакцины.

4. При невозможности использовать разнообразные антигены – использовать максимально консервативные между разными штаммами. При этом надо учитывать возможное влияние на их доступность, оказываемое мутациями в экстраэпитопных доменах.

5. Использовать несколько вариантов антигенов от разных штаммов. А при борьбе против нового, еще не накопившего разнообразие заболевания, можно попробовать смоделировать наиболее вероятные пути эволюции антигенных регионов.

При этом в применении созданной вакцины следует по возможности учитывать, если не доказано иное, ряд правил, а именно:

1. Отказ от вакцинации иммуносупрессивных особей, поскольку они создают идеальную “переходную зону” для эволюции устойчивости.

2. Грамотная организация вакцинационной кампании: не допускать заражений свеживакцинированных носителей с не до конца сформированным иммунитетом (Jacobson et al., 2021), так как они тоже могут служить “переходной зоной”. При этом срок карантина должен устанавливаться в соответствии с данными клинических испытаний конкретной вакцины.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Широкий спектр ветеринарных и медицинских примеров показывает, что вакцины *per se* не являются “эволюциенепробиваемыми” — в ряде случаев вирусные патогены способны успешно адаптироваться к иммунизированным носителям как путем так называемого антигенного ускользания (т.е. через снижение узнаваемости антигенных регионов за счет накопления мутаций в них или в сопряженных с ними структурах), так и через наращивание вирулентности (увеличении темпов репликации, подавление иммунитета носителя и т.д.). Соотношение этих стратегий в эволюции конкретного патогена, судя по всему, во многом зависит от его частной генетической архитектуры.

При этом существующие модели эволюционной эпидемиологии в приложении к вакцинации весьма неполны и не могут обеспечить надежные предсказания эволюционных последствий вакцинационных кампаний даже в общем виде, не говоря уже об исследованиях генетической структуры и эволюционированности конкретных патогенов. Однако хорошие модели в этой области критически необходимы и должны стать приоритетным направлением работы эволюционных эпидемиологов.

Важно также отметить, что вакцинация, не опускающая репродуктивное число ниже 1, хотя и дает снижение смертности в краткосрочной перспективе, способна приводить к серьезным проблемам в долгосрочной. Например — к возвращению эпидемической ситуации к исходной позиции, только с постоянной нагрузкой вакцинацией (Franceschi et al., 1999; Ginaldi et al., 2005; Kostoff et al., 2020). Поэтому вакцинация значительно протекающими вакцинами, особенно при высоком R_0 вируса, не может рассматриваться в качестве универсального способа победы над эпидемией или эпизоотией и зачастую является лишь способом выиграть время для разработки более совершенных вакцин и/или иных методов борьбы с заболеванием. Только вакцины, надежно блокирующие распространение патогена (инфекцию либо трансмиссию), способны сформировать

групповой иммунитет у носителей и остановить эпидемию. Другим, не менее важным аспектом является генетическая архитектура самого вируса — по-видимому, те вирусы, которые удалось полностью или практически полностью искоренить при помощи вакцинации, отличаются значительным снижением жизнеспособности при изменении антигенности, в то время как вирусы, способные изменять антигенность без значимых потерь в жизнеспособности, раз за разом адаптируются к иммунизированным носителям.

Перед проведением массовых вакцинационных кампаний, особенно на людях, необходимо осмысливать проблематику и формировать концептуальное понимание структуры патогена и патогенеза вызываемого им заболевания. Это критически важно для того, чтобы разработанные вакцины имели минимум нежелательных побочных реакций со стороны иммунитета и максимум эффективности в ситуации реальной инфекции.

Наконец, хочется отметить, что практическая (в первую очередь — медицинская и ветеринарная) эволюционная проблематика требует большего внимания от научного сообщества, чем ей уделяется в настоящее время. При этом внимание ей должны уделить как специалисты из практических областей (медики, ветеринары, биотехнологи и т.д.), так и теоретики-эволюционисты, поскольку для развития любой молодой научной области требуется синтез теории и практики.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит С.С. Жукову за организацию проведенного автором научно-исследовательского семинара по теме данного обзора, легшего в основу данного текста. Автор также выражает признательность М.Е. Гольцману за рекомендацию написать этот обзор по материалу НИС и за ряд уточнений по техническому оформлению рукописи, а также за ценные замечания к разделу о моделировании эволюции вирусов. Наконец, автор благодарит ознакомившегося с полным текстом рукописи Г.А. Базыкина за ценные замечания, позволившие улучшить статью.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей или использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- André J.-B., Gandon S.*, 2006. Vaccination, within-host dynamics, and virulence evolution // *Evolution*. V. 60. P. 13–23.
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01077.x>
- Andreano E., Piccini G., Licastro D., Casalino L., Johnson N.V., et al.*, 2021. SARS-CoV-2 escape from a highly neutralizing COVID-19 convalescent plasma // *Proc. Natl Acad. Sci.* V. 118. № 36.
<https://doi.org/10.1073/pnas.2103154118>
- Antoulas A.C.*, 2004. Approximation of large-scale dynamical systems: An overview // *IFAC Proc. Volumes*. V. 37. № 11. P. 19–28.
[https://doi.org/10.1016/s1474-6670\(17\)31584-7](https://doi.org/10.1016/s1474-6670(17)31584-7)
- Arora S., Grover V., Saluja P., Algarni Y.A., Saquib S.A., et al.*, 2022. Literature review of Omicron: A grim reality amidst COVID-19 // *Microorganisms*. V. 10. № 2.
<https://doi.org/10.3390/microorganisms10020451>
- Aviagen, 2017. Marek's Disease Virus.
https://en.aviagen.com/assets/Tech_Center/Broiler_Breeder_Tech_Articles/English/MareksDisease-Virus-2017-EN.pdf
- Butt A.A., Dargham S.R., Loka S., Shaik R.M., Chemaitelly H., et al.*, 2022. COVID-19 disease severity in children infected with the Omicron variant // *Clin. Infect. Dis.* V. 75. № 1. P. e361–e367.
<https://doi.org/10.1093/cid/ciac275>
- Cecchinato M., Catelli E., Lupini C., Ricchizzi E., Clubbe J., et al.*, 2010. Avian metapneumovirus (AMPV) attachment protein involvement in probable virus evolution concurrent with mass live vaccine introduction // *Vet. Microbiol.* V. 146. № 1–2. P. 24–34.
<https://doi.org/10.1016/j.vetmic.2010.04.014>
- Cele S., Karim F., Lustig G., San J.E., Hermanus T., et al.*, 2022. SARS-CoV-2 prolonged infection during advanced HIV disease evolves extensive immune escape // *Cell Host Microbe*. V. 30. № 2. P. 154–162.
<https://doi.org/10.1016/j.chom.2022.01.005>
- Chinesta F., Huerta A., Rozza G., Wilcox K.*, 2017. Model reduction methods // *Encyclopedia of Computational Mechanics*, Second Edition / Eds Stein E., Borst R., Hughes T.J.R. Hoboken: Wiley.
<https://doi.org/10.1002/9781119176817.ecm2110>
- Cloete J., Kruger A., Masha M., Du Plessis N.M., Mawela D., et al.*, 2022. Paediatric hospitalisations due to COVID-19 during the first SARS-CoV-2 omicron (B.1.1.529) variant wave in South Africa: A multicentre observational study // *Lancet Child Adolesc. Health*. V. 6. № 5. P. 294–302.
[https://doi.org/10.1016/S2352-4642\(22\)00027-X](https://doi.org/10.1016/S2352-4642(22)00027-X)
- Coyne K.P., Reed F.C., Porter C.J., Dawson S., Gaskell R.M., Radford A.D.*, 2006. Recombination of Feline calicivirus within an endemically infected cat colony // *J. Gen. Virol.* V. 87. № 4. P. 921–926.
<https://doi.org/10.1099/vir.0.81537-0>
- Crépey P., Noël H., Alizon S.*, 2022. Challenges for mathematical epidemiological modelling // *Anaesth. Crit. Care Pain Med.* V. 41. № 2.
<https://doi.org/10.1016/j.accpm.2022.101053>
- Davison F., Nair V.*, 2004. Marek's Disease: An Evolving Problem. Amsterdam: Elsevier. 208 p.
- Day T.*, 2001. Parasite transmission modes and the evolution of virulence // *Evolution*. V. 55. P. 2389–2400.
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00754.x>
- Dimmock N.J., Easton A.J., Leppard K.N.*, 2007. Introduction to Modern Virology. 6th ed. Malden: Blackwell Publishing. 516 p.
- Du X., Tang H., Gao L., Wu Z., Meng F., et al.*, 2022. Omicron adopts a different strategy from Delta and other variants to adapt to host // *Signal Transduct. Target Ther.* V. 7. № 1.
<https://doi.org/10.1038/s41392-022-00903-5>
- Egeren D., van, Novokhodko A., Stoddard M., Tran U., Zetter B., et al.*, 2021. Risk of rapid evolutionary escape from biomedical interventions targeting SARS-CoV-2 spike protein // *PLoS One*. V. 16. № 4.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0250780>
- El-Diwany R., Cohen V.J., Mankowski M.C., Wasilewski L.N., Brady J.K., et al.*, 2017. Extra-epitopic hepatitis C virus polymorphisms confer resistance to broadly neutralizing antibodies by modulating binding to scavenger receptor B1 // *PLoS Pathog.* V. 13. № 2.
<https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1006235>
- Ewald P.W.*, 1991. Transmission modes and the evolution of virulence // *Human Nature*. V. 2. P. 1–30.
<https://doi.org/10.1007/BF02692179>
- Ewald P.W.*, 1993. The evolution of virulence // *Sci. Am.* V. 268. № 4. P. 86–93.
<http://www.jstor.org/stable/24941444>
- Franceschi C., Valensin S., Fagnoni F., Barbi C., Bonafè M.*, 1999. Biomarkers of immunosenescence within an evolutionary perspective: The challenge of heterogeneity and the role of antigenic load // *Exp. Gerontol.* V. 34. № 8. P. 911–921.
[https://doi.org/10.1016/S0531-5565\(99\)00068-6](https://doi.org/10.1016/S0531-5565(99)00068-6)
- Franzo G., Tucciarone C., Cecchinato M., Drigo M.*, 2016. Porcine circovirus type 2 (PCV2) evolution before and after the vaccination introduction: A large scale epidemiological study // *Sci. Rep.* V. 6.
<https://doi.org/10.1038/srep39458>
- Franzo G., Legnardi M., Tucciarone C.M., Drigo M., Martini M., Cecchinato M.*, 2019. Evolution of infectious bronchitis virus in the field after homologous vaccination introduction // *Vet. Res.* V. 50.
<https://doi.org/10.1186/s13567-019-0713-4>
- Frasca D., Reidy L., Romero M., Diaz A., Cray C., et al.*, 2022. The majority of SARS-CoV-2-specific antibodies in COVID-19 patients with obesity are autoimmune and not neutralizing // *Int. J. Obes.* V. 46. P. 427–432.
<https://doi.org/10.1038/s41366-021-01016-9>
- Garcia-Beltran W.F., Lam E.C., St Denis K., Nitido A.D., Garcia Z.H., et al.*, 2021. Multiple SARS-CoV-2 variants escape neutralization by vaccine-induced humoral immunity // *Cell*. V. 184. № 9. P. 2372–2383.
<https://doi.org/10.1016/j.cell.2021.03.013>
- Ghosh D., Bernstein J.A., Mersha T.B.*, 2020. COVID-19 pandemic: The African paradox // *J. Global Health*. V. 10. № 2.
<https://doi.org/10.7189/jogh.10.020348>
- Ginaldi L., Martinis M., de, Monti D., Franceschi C.*, 2005. Chronic antigenic load and apoptosis in immunosenescence // *Trends Immunol.* V. 26. № 2. P. 79–84.
<https://doi.org/10.1016/j.it.2004.11.005>

- Grabowski F., Kochańczyk M., Lipniacki T., 2022. The spread of SARS-CoV-2 variant Omicron with a doubling time of 2.0–3.3 days can be explained by immune evasion // *Viruses*. V. 14. № 2.
<https://doi.org/10.3390/v14020294>
- Grenfell B.T., Pybus O.G., Gog J.R., Wood J.L.N., Daly J.M., et al., 2004. Unifying the epidemiological and evolutionary dynamics of pathogens // *Science*. V. 303. № 5656. P. 327–332.
- Hie B., Zhong E.D., Berger B., Bryson B., 2021. Learning the language of viral evolution and escape // *Science*. V. 371. № 6526. P. 284–288.
<https://doi.org/10.1126/science.abd7331>
- Hoffman S.A., Costales C., Sahoo M.K., Palanisamy S., Yamamoto F., et al., 2021. SARS-CoV-2 neutralization resistance mutations in patient with HIV/AIDS, California, USA // *Emerg. Infect. Dis.* V. 27. № 10. P. 2720–2723.
<https://doi.org/10.3201/eid2710.211461>
- Hui K.P.Y., Ho J.C.W., Cheung M.C., Ng K.C., Ching R.H.H., et al., 2022. SARS-CoV-2 Omicron variant replication in human bronchus and lung *ex vivo* // *Nature*. V. 603. № 7902. P. 715–720.
<https://doi.org/10.1038/s41586-022-04479-6>
- Jackson B., Boni M.F., Bull M.J., Collier A., Colquhoun R.M., et al., 2021. Generation and transmission of interlineage recombinants in the SARS-CoV-2 pandemic // *Cell*. V. 184. № 20. P. 5179–5188.
<https://doi.org/10.1016/j.cell.2021.08.014>
- Jacobson K.B., Pinsky B.A., Rath M.E.M., Wang H., Miller J.A., et al., 2021. Post-vaccination SARS-CoV-2 infections and incidence of the B.1.427/B.1.429 variant among healthcare personnel at a northern California academic medical center // *medRxiv*.
<https://doi.org/10.1101/2021.04.14.21255431>
- Kemp S.A., Collier D.A., Datir R.P., Ferreira I.A.T.M., Gayed S., et al., 2021. SARS-CoV-2 evolution during treatment of chronic infection // *Nature*. V. 592. № 7853. P. 277–282.
<https://doi.org/10.1038/s41586-021-03291-y>
- Kennedy D.A., Read A.F., 2017. Why does drug resistance readily evolve but vaccine resistance does not? // *Proc. Roy. Soc. B*. V. 284. № 1851.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2562>
- Kostoff R.N., Kanduc D., Porter A.L., Shoenfeld Y., Briggs M.B., 2020. COVID-19 Vaccine Safety Considerations. Atlanta: Georgia Institute of Technology. 46 p.
<http://hdl.handle.net/1853/63710>
- Lai M.M.C., 1996. Recombination in large RNA viruses: Coronaviruses // *Semin. Virol.* V. 7. № 6. P. 381–388.
<https://doi.org/10.1006/smvy.1996.0046>
- Legnardi M., Tucciarone C.M., Franzo G., Cecchinato M., 2020. Infectious bronchitis virus evolution, diagnosis and control // *Vet. Sci.* V. 7. № 2.
<https://doi.org/10.3390/vetsci7020079>
- Liu J.L., Kung H.J., 2000. Marek's disease herpesvirus transforming protein MEQ: A c-Jun analogue with an alternative life style // *Virus Genes*. V. 21. № 1–2. P. 51–64.
- Liu Q., Zhou Y.H., Yang Z.Q., 2016. The cytokine storm of severe influenza and development of immunomodulatory therapy // *Cell. Mol. Immunol.* V. 13. № 1. P. 3–10.
<https://doi.org/10.1038/cmi.2015.74>
- Marakasova E., Baranova A., Pirofski L., 2021. MMR vaccine and COVID-19: Measles protein homology may contribute to cross-reactivity or to complement activation protection // *mBio*. V. 12. № 1.
<https://doi.org/10.1128/mBio.03447-20>
- McMillan P., Dexheimer T., Neubig R.R., Uhal B.D., 2021. COVID-19 – A theory of autoimmunity against ACE-2 explained // *Front. Immunol.* V. 12.
<https://doi.org/10.3389/fimmu.2021.582166>
- Mlcochova P., Kemp S.A., Dhar M.S., Papa G., Meng B., et al., 2021. SARS-CoV-2 B.1.617.2 Delta variant replication and immune evasion // *Nature*. V. 599. P. 114–119.
<https://doi.org/10.1038/s41586-021-03944-y>
- Morán Blanco J.I., Alvarenga Bonilla J.A., Homma S., Suzuki K., Fremont-Smith P., Villar Gómez de las Heras K., 2021. Antihistamines and azithromycin as a treatment for COVID-19 on primary health care – A retrospective observational study in elderly patients // *Pulm. Pharmacol. Ther.* V. 67.
<https://doi.org/10.1016/j.pupt.2021.101989>
- Ossiboff R.J., Sheh A., Shotton J., Pesavento P.A., Parker J.S.L., 2007. Feline caliciviruses (FCVs) isolated from cats with virulent systemic disease possess *in vitro* phenotypes distinct from those of other FCV isolates // *J. Gen. Virol.* V. 88. № 2. P. 506–517.
<https://doi.org/10.1099/vir.0.82488-0>
- Plans Rubió P., 2012. Is the basic reproductive number (R0) for measles viruses observed in recent outbreaks lower than in the pre-vaccination era? // *Euro Surveill*. V. 17. № 31. P. 20233.
<https://doi.org/10.2807/ese.17.31.20233-en>
- Radford A.D., Dawson S., Coyne K.P., Porter C.J., Gaskell R.M., 2006. The challenge for the next generation of feline calicivirus vaccines // *Vet. Microbiol.* V. 117. № 1. P. 14–18.
<https://doi.org/10.1016/j.vetmic.2006.04.004>
- Radford A.D., Coyne K.P., Dawson S., Porter C.J., Gaskell R.M., 2007. Feline calicivirus // *Vet. Res.* V. 38. № 2. P. 319–335.
<https://doi.org/10.1051/vetres:2006056>
- Ragia G., Manolopoulos V.G., 2020. Inhibition of SARS-CoV-2 entry through the ACE2/TMPRSS2 pathway: A promising approach for uncovering early COVID-19 drug therapies // *Eur. J. Clin. Pharmacol.* V. 76. P. 1623–1630.
<https://doi.org/10.1007/s00228-020-02963-4>
- Read A.F., 2016. Pathogen evolution in a vaccinated world.
<https://www.youtube.com/watch?v=TeyxhehhEuo>
- Read A.F., Baigent S.J., Powers C., Kgosana L.B., Blackwell L., et al., 2015. Imperfect vaccination can enhance the transmission of highly virulent pathogens // *PLoS Biol.* V. 13. № 7.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002198>
- Sasaki A., Lion S., Boots M., 2022. Antigenic escape selects for the evolution of higher pathogen transmission and virulence // *Nat. Ecol. Evol.* V. 6. P. 51–62.
<https://doi.org/10.1038/s41559-021-01603-z>
- Scudellari M., 2021. How the coronavirus infects cells – and why Delta is so dangerous // *Nature News Feature*.
<https://www.nature.com/articles/d41586-021-02039-y>

- Shamblin C.E., Greene N., Arumugaswami V., Dienglewicz R.L., Parcells M.S.*, 2004. Comparative analysis of Marek's disease virus (MDV) glycoprotein-, lytic antigen pp38- and transformation antigen Meq-encoding genes: Association of *meq* mutations with MDVs of high virulence // *Vet. Microbiol.* V. 102. № 3–4. P. 147–167. <https://doi.org/10.1016/j.vetmic.2004.06.007>
- Sharif-Askari N.S., Sharif-Askari F.S., Alabed M., Temsah M., Heialy S.A., et al.*, 2020. Airways expression of SARS-CoV-2 receptor, ACE2, and TMPRSS2 is lower in children than adults and increases with smoking and COPD // *Mol. Ther. Methods Clin. Dev.* V. 18. P. 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.omtm.2020.05.013>
- Singanayagam A., Hakki S., Dunning J., Madon K.J., Crone M.A., et al.*, 2022. Community transmission and viral load kinetics of the SARS-CoV-2 delta (B.1.617.2) variant in vaccinated and unvaccinated individuals in the UK: A prospective, longitudinal, cohort study // *Lancet Infect. Dis.* V. 22. № 2. P. 183–195. [https://doi.org/10.1016/S1473-3099\(21\)00648-4](https://doi.org/10.1016/S1473-3099(21)00648-4)
- Sun Y., Lin W., Dong W., Xu J.*, 2022. Origin and evolutionary analysis of the SARS-CoV-2 Omicron variant // *J. Biosaf. Biosecur.* V. 4. № 1. P. 33–37. <https://doi.org/10.1016/j.job.2021.12.001>
- Suzuki R., Yamasoba D., Kimura I., Wang L., Kishimoto M., et al.*, 2022. Attenuated fusogenicity and pathogenicity of SARS-CoV-2 Omicron variant // *Nature.* V. 603. № 7902. P. 700–705. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-04462-1>
- Swiss Policy Research, 2020. <https://swprs.org/why-covid-19-is-a-strange-pandemic/>
- Swiss Policy Research, 2021. <https://swprs.org/covid-versus-the-flu-revisited/>
- Thomine O., Alizon S., Boennec C., Barthelemy M., Sofonea M.*, 2021. Emerging dynamics from high-resolution spatial numerical epidemics // *eLife.* V. 10. <https://doi.org/10.7554/eLife.71417>
- VanBlargan L.A., Errico J.M., Halfmann P.J., Zost S.J., Crowe J.E., Jr., et al.*, 2022. An infectious SARS-CoV-2 B.1.1.529 Omicron virus escapes neutralization by therapeutic monoclonal antibodies // *Nat. Med.* V. 28. № 3. P. 490–495. <https://doi.org/10.1038/s41591-021-01678-y>
- WHO, 2020. Report of the WHO-China Joint Mission on Coronavirus Disease 2019 (COVID-19). <https://www.who.int/docs/default-source/coronaviruse/who-china-joint-mission-on-covid-19-final-report.pdf>
- Wong J.P., Viswanathan S., Wang M., Sun L.Q., Clark G.C., D'Elia R.V.*, 2017. Current and future developments in the treatment of virus-induced hypercytokinemia // *Future Med. Chem.* V. 9. № 2. P. 169–178. <https://doi.org/10.4155/fmc-2016-0181>
- Yuan M., Huang D., Lee C.D., Wu N.C., Jackson A.M., et al.*, 2021. Structural and functional ramifications of antigenic drift in recent SARS-CoV-2 variants // *Science.* V. 373. P. 818–823. <https://doi.org/10.1126/science.abh1139>
- Zhang X., Wu S., Wu B., Yang Q., Chen A., et al.*, 2021. SARS-CoV-2 Omicron strain exhibits potent capabilities for immune evasion and viral entrance // *Signal Transduct. Target Ther.* V. 6. № 1. <https://doi.org/10.1038/s41392-021-00852-5>
- Zurita-Gutiérrez Y.H., Lion S.*, 2015. Spatial structure, host heterogeneity and parasite virulence: Implications for vaccine-driven evolution // *Ecol. Lett.* V. 18. P. 779–789. <https://doi.org/10.1111/ele.12455>

Evolution of viruses in immunized populations of vertebrates

P. L. Panchenko*

*Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Department of Biological Evolution
Leninskie Gory, 1, Bldg. 12, Moscow, 119991 Russia*

*e-mail: 15Panha@rambler.ru

Scientists have described thousands of species of viruses, many of which are pathogens of vertebrates. Given that vertebrates have their highly sophisticated adaptive immune systems capable of memorizing pathogens, interaction with such systems should theoretically be one of the most important factors influencing the evolution of viruses. The review focuses on how acquired immunity (infection-induced and vaccine-induced) affects the most important medical characteristics of viral pathogens – transmissibility, infectivity, and virulence. Both known real examples of the evolution of viruses in immunized populations, as well as theoretical articles and the results of mathematical modeling, are considered. Special attention is paid to the SARS-CoV-2 pandemic. Methodological recommendations are given for creating vaccines and conducting vaccination campaigns in the light of the raised evolutionary issues.

УДК 579.843.95–036.21:576.12

ВНУТРИВИДОВОЕ ТИПИРОВАНИЕ И ФИЛОГЕНЕЗ ВОЗБУДИТЕЛЯ ЧУМЫ – МИКРОБА *YERSINIA PESTIS*: ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ

© 2023 г. В. В. Сунцов*

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

*E-mail: vvsuntsov@rambler.ru

Поступила в редакцию 26.07.2022 г.

После доработки 02.12.2022 г.

Принята к публикации 16.01.2023 г.

Рассмотрены два подхода к типированию (анализу внутривидового разнообразия) и реконструкции филогенеза (эволюционной истории) возбудителя чумы – микроба *Yersinia pestis* – молекулярно-генетический (МГ) и экологический (адаптационистский, по признаку гостальности). Показано, что каждый из подходов имеет свои преимущества и недостатки. МГ-типирование штаммов возбудителя в изученных очагах мира позволило охарактеризовать до 30 подвидов/геновариантов чумного микроба, но выстроенные на основе этого разнообразия филогении противоречат некоторым очевидным экологическим фактам. Экологический сценарий происхождения и эволюции возбудителя чумы не имеет очевидных противоречий и как эволюционно обоснованную гипотезу его следует учитывать при МГ-реконструкциях филогенеза чумного микроба. Перспектива исследований в этом направлении видится в интеграции молекулярно-генетического и экологического подходов.

DOI: 10.31857/S0044459623010086, EDN: ANSOBQ

Знание биоразнообразия, истории и эволюции микробных патогенов высоко востребованы в теории и практике инфектологии. Без этих знаний невозможно построение рациональных систем диагностики, лечения и профилактики инфекционных болезней и прогнозирование возможных будущих эпидемий и пандемий, приносящих колоссальный ущерб человеческому обществу. Это относится и к чуме – известной с древних времен апокалиптической болезни, особо драматично проявившей себя в трех известных пандемиях. Имеются исторические сведения о “Чуме Юстиниана” в VI–VIII вв. в Средиземноморье и Северной Африке. “Черная смерть” на продолжительное время, с XIV по XVIII век, охватила Европу и Северную Африку. Последняя, третья пандемия началась в китайской провинции Юньнань в середине XIX в., к 1894 г. проникла в морской порт Гонконг, откуда с корабельными крысами распространилась по всем континентам, кроме Антарктиды. На новых, ранее свободных от инфекции территориях Азии (Индокитай), Африканского континента, в Новом Свете и на крупных океанических островах: Яве, Мадагаскаре и Гавайях – чума надолго закрепились в виде синантропических (крысиных) и вторичных природных очагов. Причина возникновения третьей пандемии имеет глубокие биологические и исторические корни на Индостане – родине черной крысы *Rattus rattus*

и блохи песчанок *Xenopsylla astia* – и в Африке – на родине “крысиной” блохи *X. cheopis*. Фактически эта блоха не является крысиной. Черная крыса не имеет своих специфических блох. В природе эта блоха является специфическим паразитом травяной мыши *Arvicanthis niloticus*, обитающей в Сахели и долине Нила. Из долины Нила она была разнесена по всему миру в последние два столетия синантропной черной крысой и стала основным переносчиком чумы в антропогенных крысиных очагах. В 1894 г. в Гонконге в начале третьей пандемии французский врач швейцарского происхождения Александр Йерсен открыл возбудителя чумы – микроба, который позднее в его честь был назван *Yersinia pestis*.

Представление о возбудителе как облигатном паразите норových грызунов составляет основу теории природной очаговости чумы (или sylvatic plague), вполне оформившейся к 1960–1970 гг. Большой вклад в ее создание был внесен работами советских и зарубежных ученых: Д.К. Заболотного, И.Г. Иоффа, Ю.М. Ралля, Н.П. Наумова, В.В. Кучерука, И.И. Рогозина, И.С. Тинкера, В.Н. Федорова, Б.К. Фенюка, Ву Лиен-Те, Х. Молляре, Р. Поллитцера, Л. Картмана, М. Бальгазара и многих других. Сейчас чуму считают одной из наиболее изученных особо опасных инфекций. Однако, несмотря на огромный научный и практический интерес к этой болезни большого числа ученых и

практиков, занимавшихся и занимающихся проблемой чумы, на вопросы, где, когда, каким образом и при каких обстоятельствах возник ее возбудитель, окончательных ответов пока не получено.

В последние 20–25 лет в инфектологию чумы и большинства других актуальных инфекций внедрены и стали доминирующими молекулярно-генетические (МГ) методы исследований. Было показано, что прямым предком чумного микроба является возбудитель кишечной псевдотуберкулезной инфекции, а точнее дальневосточной скарлатиноподобной лихорадки (ДСЛ) — *Y. pseudotuberculosis* 0:1b (Skurnik et al., 2000; Eppinger et al., 2007). При этом возбудитель чумы — единственный патогенный вид кишечных микробов сем. *Enterobacteriaceae*, передающийся между хозяевами не типичным алиментарным путем, а трансмиссивным, через укусы блох. То есть процесс его видообразования был уникальным и составляет азартную экологическую и эволюционную интригу. Его изучение требует неординарного подхода. Показано также, что отделение *Y. pestis* от предкового вида произошло в недалеком прошлом, не ранее 30 тыс. лет назад (Achtman et al., 1999, 2004; Morelli et al., 2010). Чаще называют сроки от 2 до 8 тыс. лет назад (Cui et al., 2013; Demeure et al., 2019; Pisharenko et al., 2021). Имеются оценки более раннего возникновения чумного микроба, до 80 тыс. лет назад (Rasmussen et al., 2015). То есть вид *Y. pestis* в эволюционном отношении является очень молодым инфекционным агентом, возникшим в биогеоэкологической среде, близкой современной. И все же появление *Y. pestis* с большей вероятностью следует связывать с изменениями в природе.

После открытия молекулярными генетиками предковой формы чумного микроба и установления его эволюционной молодости были сделаны попытки расшифровать популяционно-генетические механизмы эволюционного процесса. Важным достижением, открывшим перспективы дальнейшего изучения истории возникновения чумы в мире, стало выявление вероятного исходного хозяина возбудителя чумы — им оказался монгольский сурок-тарбаган (*Marmota sibirica*) (Сунцов, Сунцова, 2000, 2006; Сунцов, 2022a). Фокус исследований переместился в Центральную Азию, и эстафету в решении проблемы происхождения и эволюции возбудителя чумы подхватила популяционная экология. Бесценными стали накопленные ранее научные данные о структуре и исторической динамике центрально-азиатских биогеоценозов, популяционно-генетических характеристиках эпизоотической триады “монгольский сурок–блохи–возбудитель чумы”. К сожалению, слабо изученным остается возбудитель ДСЛ, циркулирующий в популяциях монгольского сурка. Было высказано получившее аргументированную поддержку предположение, что аридизация центрально-азиатских ландшаф-

тов, происходившая с середины кайнозоя, привела к формированию у монгольского сурка специфического защитного поведения — использованию для изготовления защитной пробки зимовочной норы своей метаболической воды (мочи, экскрементов). При этом экскременты в облигатном порядке попадают в ротовую полость готовящихся к зимовке сурков. Следствием этого стало накопление в ротовой полости спящих в холодный период года сурков возбудителя ДСЛ без наступления инфекционного процесса. Сурки во время спячки не питаются, поэтому возбудитель ДСЛ не попадает в тонкий кишечник и не взаимодействует с М-клетками Пейеровых бляшек, т.е. не осуществляется специфическая колонизация и инвазия возбудителем слизистых оболочек желудочно-кишечного тракта хозяина. Но инфекционный процесс ДСЛ в зимние месяцы в популяциях спящих монгольских сурков сделался возможным при уникальных обстоятельствах. Изменение климата в Центральной Азии на рубеже плейстоцена и голоцена, а точнее максимальное сарганское похолодание в Северной и Центральной Азии 22–15 тыс. лет назад, стало причиной изменения поведения специфической блохи сурков *Oropsylla silantiewi*, которое можно наблюдать и в настоящее время. В холодный период года в связи с глубоким промерзанием грунта личинки сурочьей блохи перемещаются на более теплые тела спящих зверьков, со стохастической закономерностью проникают в ротовую полость и меняют способ питания — переходят от сапрофагии в выстилке гнезда к факультативной гематофагии на слизистых ротовой полости (Сунцов, 2018б). Через скарификации, созданные личинками блох в ротовой полости гibernирующих гетеротермных (5–37°C) сурков, возбудитель ДСЛ напрямую, минуя М-клетки тонкого кишечника, проникает в “холодную” кровь животных. Это привело к массовому аберрантному травматическому (не традиционному алиментарному!) “заражению крови” сурков ДСЛ. Факультативной гематофагией блошиних личинок, по-видимому, и было положено начало популяционно-генетическому переходу возбудителя ДСЛ в новую экологическую нишу — из пищеварительного тракта в лимфо-миелоидный комплекс, т.е. процессу становления нового вида *Y. pestis*.

Согласно экологическим представлениям, процесс видообразования возбудителя чумы был запущен изменением среды обитания определенной популяции (клона) его микробного предка на рубеже плейстоцена и голоцена, когда на фоне глобальных климатических изменений на Земле — наступления последнего максимального похолодания — проходило интенсивное вымирание старых и формирование новых видов. Похолодание значительно понизило уровень мирового океана, между Азиатским и Американским континентами возник сухопутный Берингийский мост, по кото-

рому человек из Азии заселил Америку. В этот период максимального похолодания прямой предок чумного микроба, психрофильный возбудитель ДСЛ, прекрасно сохранился и, не исключено, значительно расширил свой ареал (Сунцов, Сунцова, 2006). Предполагается, что изначально он инфицировал только популяции арктических животных-копрофагов, таких как лемминги, зайцы, которые ввиду солевого дефицита в арктических растениях грызут кости и рога останков животных, поедают скорлупу птичьих яиц, вылизывают солонцы и, что наиболее важное, выгрызают снег и лед, пропитанный мочой и экскрементами, и поедают свои экскременты. Такое поведение арктических животных должно было интенсифицировать инфекционный процесс ДСЛ. Можно предположить, что с максимальным похолоданием возбудитель ДСЛ вышел из арктической зоны и расширил круг хозяев и ареал, в конце концов проникнув в популяции монгольского сурка. В настоящее время возбудитель ДСЛ обычен в холодных районах Северной и Центральной Азии, на Дальнем Востоке, не редок в Канаде, проник в Японию. Среды обитания одновременно существующих предкового псевдотуберкулезного и производного чумного микробов могут полноценно характеризовать адаптивные фенотипические (экологические, этиологические, клинические, биохимические и другие) свойства и признаки этих возбудителей. И их сравнительный анализ дает возможность реконструировать многие моменты процесса видообразования. В таком случае понятно, что при изучении происхождения и эволюции возбудителя чумы, помимо МГ-методологии, теоретической базой которой является теория нейтральной молекулярной эволюции, должны быть полезными или даже необходимыми экологические (в широком понимании) методы изучения сред обитания и адаптаций возбудителей чумы и ДСЛ.

Современная МГ-методология, применяемая для изучения разнообразия внутривидовых форм чумного микроба и его филогении, представляется хорошо разработанной, так как является принципиально универсальной, создавалась на моделях самых разных живых организмов и технологически в различных вариантах применима к изучению любых микроорганизмов, растений и животных. Вместе с тем молекулярная методология исторической реконструкции микроба чумы в связи с его эволюционной молодостью, очень быстрым формированием видовых свойств, сосуществованием с прямым предком и уникальным положением в семье возбудителей кишечных болезней сем. *Enterobacteriaceae* в определенной мере должна быть *ad hoc* методологией, адекватной уникальности объекта исследования (Achtman, 2008; Сунцов, 2021a). Иными словами, молекулярная и экологическая методологии изучения разно-

образия *Y. pestis* и истории формирования этого разнообразия должны быть конгруэнтными, совместимыми, взаимопроникающими. В предлагаемой статье подчеркивается, что при изучении внутривидового разнообразия микроба чумы (типировании) и истории формирования этого разнообразия (филогении) должен быть применен и экологический (адапционистский) подход, раскрывающий эволюционно важные особенности взаимоотношений предкового и производного микробов между собой и со средами обитания, и модифицированный МГ-подход, эволюционная модель которого учитывала бы систематическую и эволюционную уникальность возбудителя чумы.

ВНУТРИВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ *Y. PESTIS*

В связи с недавним происхождением и коротким сроком эволюции внутривидовое разнообразие возбудителя чумы в сравнении со многими другими патогенными бактериями невелико, поэтому вид *Y. pestis* принято считать мономорфным (Achtman, 2008, 2012). Тем не менее его внутривидовая радиация привела к современной политипической структуре. За короткий эволюционный промежуток времени зародившийся новый вид *Y. pestis* в процессе территориальной экспансии дивергировал на гостальные (host, хозяин) формы, характерные для популяций одного или нескольких симпатричных видов норových теплокровных хозяев. На основе этих популяций образовались моно-, ди- и полигостальные природные очаги. Охарактеризованы различные внутривидовые формы: систематически и таксономически значимые подвиды/геноварианты и формы, не представляющие таксоны, но операционально удобные для характеристики отдельных свойств микроба: экотипы, биовары, протеиновары, плазмидовары, риботипы и др. (Zhou et al., 2004a, b; Vogler et al., 2016).

Молекулярное типирование

Для типирования (описания и диагностики) и прояснения родственных связей (филогенетического анализа) внутривидовых форм чумного микроба используют биохимические, генетические и молекулярные признаки. При этом методы анализа нуклеотидных последовательностей – генетических маркеров, описывающие и характеризующие внутривидовое разнообразие *Y. pestis* и разнообразие видов в р. *Yersinia*, в настоящее время занимают ведущее положение в изучении филогении и системы рода. Однако, несмотря на продвинутость методологии генетической и молекулярной идентификации возбудителя чумы и несомненные достижения в его диагностике, МГ-типирование и МГ-филогенетические по-

строения вызывают сомнения в связи тем, что МГ-выводы подчас обнаруживают очевидные противоречия с данными экологии, биогеографии, палеонтологии (Achtman, 2008, 2012; Сунцов, 2021а). Собственно, это касается не только возбудителя чумы. Филогенетические построения на основе МГ-анализа довольно часто вызывают сомнения в правильности отражения истории формирования таксонов (Абрамсон, 2007, 2013).

Описание внутривидового разнообразия и современную систематизацию чумного микроба проводят по геному составу и генетическим маркерам IS, DFR, VNTR, SNP, CRISPR и другим с учетом биохимических особенностей (Платонов и др., 2013; Vogler et al., 2016; Вагайская и др., 2019; Кисличкина и др., 2019). В современных публикациях выделяют до 30 подвидов/геновариантов *Y. pestis* (Achtman et al., 2004; Cui et al., 2013; Kutyrev et al., 2018). Подвиды могут состоять из нескольких более мелких субъединиц. В МГ-типировании применяют буквенно-цифровые наименования описываемых форм (0.PE2, 0.ANT1, 1.ORI3, 1.IN2, 2.MED0, 3.ANT2, 4.ANT1 и т.п.) (рис. 1а). Например, подвид, который молекулярные генетики относят к наиболее древнему из современных, описанный из популяций сибирского тушканчика (*Allactaga sibirica*) на Тибете, именуют 0.PE7. Другой подвид, претендующий называться наиболее древним (Pisarenko et al., 2021), циркулирующий в популяциях обыкновенной полевки на Кавказе, по биохимическим и генетическим свойствам известный как *Y. pestis caucasica*, в МГ-классификации именуют 0.PE2. Первые цифры (0–4) обозначают главные филогенетические ветви, исходящие от абстрактной статистически обоснованной предковой формы чумного микроба MRCA (most recent common ancestor) (Achtman et al., 1999, 2004). Ветвь 0 является базальной, исходит непосредственно от MRCA и считается самой древней; ее представители по выбранным молекулярным маркерам наиболее близки к анцестральному псевдотуберкулезному микробу (Achtman et al., 2004). Буквенными аббревиатурами обозначают биовары Antiqua (ANT), Mediaevalis (MED), Orientalis (ORI), Pestoides (PE) и Intermedia (IN), обладающие специфическими биохимическими свойствами. Аббревиатуры идентифицируют субветви первого и второго порядка. При этом биохимические свойства не всегда проявляют стабильность, а также могут быть следствием разных мутаций. В таких случаях описываемые формы могут быть полифилетическими и должны относиться к разным филогенетическим линиям (Achtman et al., 2004). Названия биоваров предложены Девинья (Devignat, 1951) еще в середине прошлого века, якобы в соответствии с вызванными ими пандемиями – древней (Antiqua), средневековой (Mediaevalis) и современной, начавшейся на востоке (Orientalis). Сейчас уже по-

нятно, что эти названия, с одной стороны, не соответствуют описываемым историческим событиям, с другой стороны, лишь отчасти могут характеризовать родственные отношения геновариантов/подвидов. Их использование связано в большой мере с устоявшейся традицией. Последние цифры, в некоторых случаях с дополнительной буквой, характеризуют подвиды (= географические популяции) или популяции микроба различного масштаба и иерархического положения в конкретных географически очерченных очагах. Таким образом, популяции разного ранга, подпавшие под МГ-типирование, имеют троичное цифровое и буквенное обозначение: цифра – аббревиатура – цифра (+ буква). Именно такое обозначение должна иметь исходная популяция чумного микроба – абстрактный так называемый наиболее современный общий предок MRCA (ниже описанный экологический подход обосновывает одновременное перипатрическое формирование трех равнозначных исходных популяций чумного микроба – 2.ANT3, 3.ANT2 и 4.ANT1, что можно видеть на рис. 1б). В целом наименование подвидов/популяций, предложенное молекулярными генетиками, видится операционально удобным, но в связи с генетической неопределенностью биоваров и в некоторых случаях отсутствием напрямую родственных отношений между представителями одного и того же биовара от аббревиатуры биоваров в обозначении подвидов все-таки следует отказаться.

В МГ-номенклатуре и, соответственно, в молекулярном типировании внутривидовых форм *Y. pestis* имеются неопределенности, несоответствия, экологические казусы и в некоторых случаях заметно отсутствие эволюционной логики. Приведем два примера.

Корневые подвиды 0.PE7 и 0.PE3 представлены только одним или несколькими штаммами, которые по статистическим показателям никак не могут представлять популяции (подвиды). Более того, природный хозяин подвида 0.PE3 (*Y. pestis angolica*) остается неизвестным, а считающийся наиболее древним подвид 0.PE7 (*Y. pestis tibetica*) выделен от двоих инфицированных людей и двух сибирских тушканчиков на Восточном Тибете (Cui et al., 2013), но очагов чумы с этим видом грызуна как основным хозяином возбудителя в природе не существует (места выделения культур 0.PE7, согласно публикации Цуй и соавт. (Cui et al., 2013), расположены в границах природного очага с основным хозяином микроба – гималайским сурком *Marmota himalayana*). Природный источник заражения людей не ясен (логично полагать, что это гималайский сурок, а не сибирский тушканчик, у которого в силу биологических особенностей вида контакт с человеком крайне маловероятен). В таком случае молекулярное типирование относится лишь к отдельным генотипам

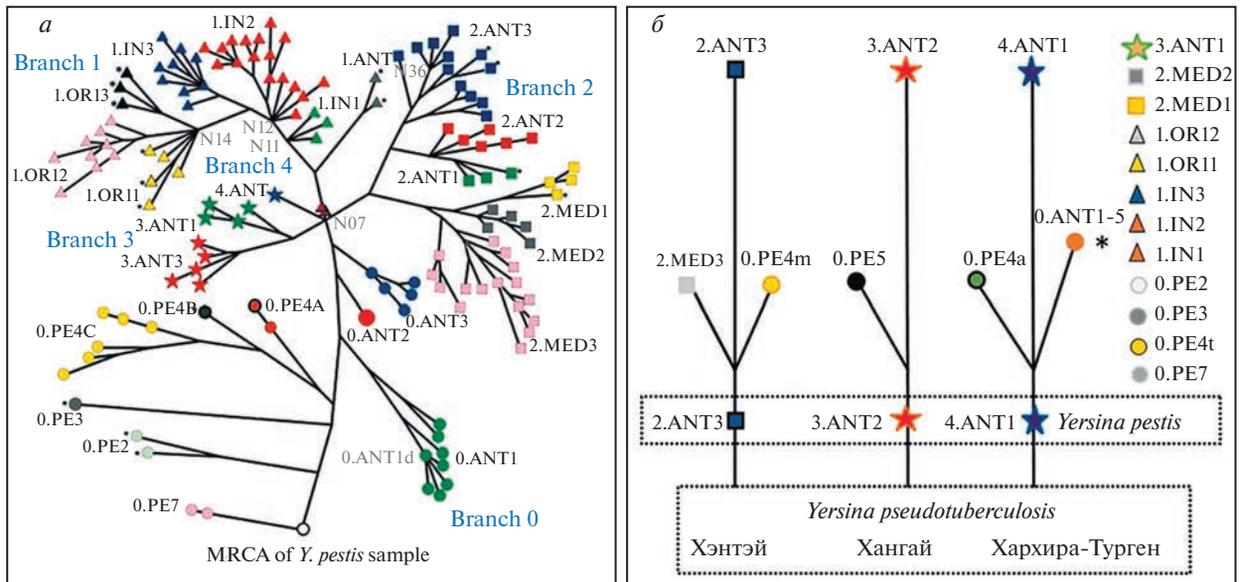


Рис. 1. Топология филогенетических деревьев *Yersinia pestis*. *a* – одна из наиболее популярных филогенетических дендрограмм *Y. pestis*, построенная на основе анализа SNP-маркеров (Cui et al., 2013). Набор цветowych меток показывает внутривидовое генотипическое разнообразие микроба чумы. Буквами и цифрами обозначены подвиды/геноварианты/географические популяции. Базальная ветвь 0 (Branch 0) объединяет подвиды, циркулирующие в популяциях полевок и пищух (кластер 0.PE) и подвиды, свойственные популяциям алтайского и красного сурков (кластер 0.ANT); “сурочки” подвиды 0.ANT по некоторым признакам могут считаться наиболее древними (Анисимов и др., 2016). *б* – трехкорневое “экологическое” филогенетическое древо *Y. pestis* (Сунцов, 2022б). Три исходных подвида/геноварианта 2.ANT3, 3.ANT2 и 4.ANT1 дивергировали от трех самостоятельных популяций (клонов) возбудителя ДСЛ (почти) одновременно в трех географических популяциях монгольского сурка: Хэнтэйской, Хангайской и Хархира-Тургенской. * – диверсификация и азиатская экспансия подвидов/геновариантов.

(штаммам), возможно, абберантным и не имеющим отношения к предковым таксонам, в популяциях которых происходили генетические модификации, приведшие к формированию возбудителя чумы.

Другой пример. Во внутривидовой структуре чумного микроба недавно описан подвид *Y. pestis central-asiatica* (0.PE4) (Ерошенко и др., 2015; Kutuyev et al., 2018). Этот подвид объединяет четыре местные популяции, имеющие высокую степень сходства молекулярных маркеров (SNPs): *Y. pestis hissarica*, *Y. pestis talassica*, *Y. pestis altaica* и *Y. pestis microtus* (= *Y. pestis xilingolensis*). Но совершенно очевидно, что сходство МГ-маркеров в данном случае не может характеризовать единство подвида. По определению подвид – это голофилетическая группа непосредственно родственных форм, имеющих единый ареал и обладающая единством экологических свойств. МГ-типирование, вопреки общепринятому представлению о подвиде, объединяет в один подвид *Y. pestis central-asiatica* четыре различные внутривидовые формы, образующие радикально разорванный ареал, включающий Гиссар, Талас, Горный Алтай и Северо-Восточный Китай (Xilin Gol Grassland), и циркулирующие в популяциях далеко не родственных хозяев: арчевой полевки (*Microtus car-*

ruthersi), серебристой полевки (*Alticola argentatus*), узкочерепной полевки (*Lasiopodomys gregalis*), монгольской пищухи (*Ochotona pallasi pricei*) и полевки Брандта (*L. brandti*). Утверждение непосредственного родства гиссарских, таласских, алтайских и китайских штаммов чумного микроба и включение их в один подвида таксон только на основании сходства нуклеотидной структуры выбранных молекулярных маркеров не находит экологической и биогеографической поддержки.

С другой стороны, молекулярное типирование позволило конкретизировать структуру так называемого “основного” подвида *Y. pestis pestis*, учрежденного в 1980-х годах на основании фенотипического признака, по медицинским показателям – по степени вирулентности в отношении к человеку. Понятие основной/неосновные подвиды продолжают широко использовать в современной научной литературе. В один основной подвид по биохимическим свойствам и медицинским показателям объединены все высоковирулентные формы, циркулирующие в природе в популяциях сурков, сусликов, песчанок и крыс во многих природных и антропогенных очагах мира. Это множество форм подразделено на вышеупомянутые биофармы, имеющие по большому счету самостоятельные ареалы и вполне различающиеся

ся свойства. Например, возбудители, отнесенные к биоварам *Antiqua* и *Orientalis*, имеют стабильные биохимические различия по способности ферментировать глицерин, обладают самостоятельными ареалами, формируют очаги с различной биоценотической структурой, циркулируют в популяциях различных основных хозяев. Биовар *Antiqua* характерен для азиатских природных очагов сурочьего типа, т.е. основным хозяином в них являются сурки (*Marmota*). Во время первой и/или второй пандемий “сурочья” чума с синантропными крысами была занесена человеком на Африканский континент, где до настоящего времени циркулирует в популяциях местных диких норковых грызунов в Конго, Уганде, Кении, Замбии, Танзании и представляет вновь возникший самостоятельный подвид/геновариант 1.ANT1.

Первичные природные очаги с биоваром *Orientalis* и “крысиным” подвидом/геновариантом 1.ORI1 размещены на Индостане. Основным хозяином в них является индийская песчанка (*Tatera indica*). Эти очаги стали источником третьей пандемии через посредство синантропических крысиных очагов. В процессе хозяйственного освоения Индостана формировались популяции синантропной черной крысы, которые через песчанковых блох *Xenopsylla astia* пришли в паразитарный контакт с популяциями индийской песчанки – основного хозяина инфекции в природных очагах с геновариантом 1.ORI1. Таким путем возникли синантропические очаги, поддерживаемые сначала паразитарной системой *R. rattus*–*X. astia*, к которой позднее добавилась *R. rattus*–*X. cheopis* (Сунцов, Сунцова, 2006). Впоследствии с черной крысой чума проникла в китайскую провинцию Юньнань и далее в Гонконг, откуда в конце XIX в. распространилась по всему миру. При этом к настоящему времени возбудитель не изменил своих свойств на территории США (1.ORI1), но несколько изменился в Юго-Восточном Китае (Юньнань) и Мьянме (1.ORI2), на Мадагаскаре (1.ORI3), в Перу, Боливии, Зимбабве (1.ORI4) (Pisarenko et al., 2021). Таким образом, биовары *Antiqua* и *Orientalis*, помимо биохимических различий, имеют много различий по экологическим особенностям, структуре ареала и истории распространения, и их вряд ли следует относить к одному сборному так называемому основному подвиду *Y. pestis pestis*. То же следует сказать о биоварах *Mediaevalis* и *Intermedia*. К тому же, названия подвидов – основной, главный (main) и неосновные, неглавные (non-main) – следует признать неудачными, они не отражают сущность таксонов и представляют классификацию чумного микроба в крайне асимметричном виде – “разношерстный” и “раздутый” основной подвид доминирует над всеми остальными вместе взятыми. Молекулярное типирование логично отвергает существование единого, в действительности квазиосновного

подвида и подразделяет его на многие самостоятельные подвиды/геноварианты, характерные для популяций хозяев определенного вида или совокупности популяций двух или нескольких видов в ди- и полигостальных очагах, представляющие различные филогенетические ветви, субветви и линии и имеющие своеобразные “жизненные” истории: 0.ANT1–5, 1.ORI1–4, 1.IN1–4, 2.ANT1–3, 3.ANT1–2, 4.ANT1–2 (Morelli et al., 2010; Cui et al., 2013; Kuttyrev et al., 2018).

В целом молекулярное типирование, несмотря на существующие ограничения подхода, при поддержке экологическими фактами может дать вполне правдоподобное объяснение известному на сегодня внутривидовому разнообразию чумного микроба.

Экологическое типирование. Принцип гостальности

Молекулярные технологии типирования *Y. pestis* базируются на анализе преимущественно нейтральных нуклеотидных последовательностей с привлечением генетических и отчасти биохимических признаков, и эта методология в целом дала позитивные результаты. Но имеются и негативные стороны, подобные упомянутым выше. Эти негативы могут быть преодолены применением экологического подхода к типированию по гостальному признаку, т.е. по признаку адаптации к определенному хозяину, к двум или нескольким хозяевам.

Гостальная специализация – неотъемлемое свойство возбудителя чумы. Микроб циркулирует в паразитарной системе “грызун/пищуха–блоха”, т.е. адаптирован к обитанию в двух средах – организме хозяина и переносчика. В организме блохи-переносчика микроб пребывает только в содержимом пищеварительного тракта, т.е. в субстрате, производном от хозяина, и не взаимодействует с тканями блохи, не имеет специфических адгезинов и инвазинов. Блохи в большой мере играют роль “живого шприца”. Адаптация микроба к организму блохи была направлена на длительное пребывание в передних отделах ее пищеварительного тракта и интенсивное размножение с образованием механического “блока” преджелудка (“кость в горле”) как специфического механизма трансмиссивной передачи. Отсюда понятно, что адаптация микроба к организму блохи не является глубокой и была направлена лишь на оптимизацию процесса передачи новому хозяину, наиболее ярко выразившемся в выработке ключевой инновации – синтезе гена *ymt* на плазмиде вирулентности pFra (Sun et al., 2014; Hinnebusch et al., 2016). Этот ген кодирует свойство микроба формировать биопленку и механический “блок” преджелудка блохи и тем самым интенсифицирует процесс трансмиссии в организм нового хозяина, которая исходно обес-

печивалась контаминацией ротового аппарата блохи с возбудителем при укусе хозяина (Hinnebusch et al., 2017). Хотя виды блох условно подразделяют на высокоэффективных, эффективных, слабо эффективных и неэффективных переносчиков, на биохимическом, генетическом и молекулярном уровнях специализацию микроба к определенным видам блох проследить не удается. По этой причине типирование по способности к трансмиссии и виду переносчика не проводят. При этом имеются существенные основания полагать, что формирование “блоковой” передачи прошло в холодной среде в популяциях холодолюбивой блохи *O. silantiewi* (Сунцов, 2018а, б). Блохи р. *Oropsylla* размножаются круглогодично, в любой сезон года на хозяевах и в их гнездах можно обнаружить большое количество имаго этих блох, они активно формируют “блок” при низких температурах среды и являются высокоэффективными переносчиками чумы (Williams et al., 2013; Lemon et al., 2020).

Что касается теплокровных хозяев, то они обладают активным иммунитетом по отношению к возбудителям инфекций. Возбудитель адаптируется к организму хозяина, вырабатывая специфические защитные механизмы. У возбудителя чумы эти механизмы достаточно хорошо изучены (*Yersinia pestis*: Retrospective..., 2016; *Yersinia pestis* Protocols, 2018).

В.М. Туманский (1957) первым предложил разделить внутривидовые “разновидности” микроба чумы по гостальному признаку. Причину возникновения разновидностей он видел в физиологических и иммунологических особенностях организма грызунов — основных хозяев чумного микроба в природе. Он выделил три разновидности по родам грызунов, из которых они регулярно изолировались: *Y. pestis ratti* впервые выделена Йерсенем и Китагато в 1894 г. в Гонконге от крыс и людей; *Y. pestis marmotae* — от монгольского сурка в 1911 г. Д.К. Заболотным в Забайкалье; *Y. pestis citelli* — от малого суслика в 1912 г. в Поволжье И.А. Деминским. Позднее были предложены песчанковая разновидность *Y. pestis gerbilli* и полевковый подвид *Y. pestis microti*. Ввиду того, что разные виды крыс, сурков, сусликов, песчанок и полевков образуют автономные очаги, чаще со специфическими свойствами циркулирующего возбудителя, эта довольно грубая типология в научной литературе не прижилась. Из трех подвидов, предложенных В.М. Туманским, один по современным представлениям оказался реально существующим — крысиный, это подвид/геновариант 1.ORI1, в природе свойственный популяциям индийской песчанки и перешедший на Индостане в симпатричные популяции синантропной черной крысы (Сунцов, 2020а).

Нами была предпринята попытка провести типирование возбудителя чумы по основному хозяину в известных природных и антропогенных очагах (Сунцов, Сунцова, 2006, 2008). Предполагалось, что адаптация возбудителя к виду хозяина в моногостальных очагах должна проявляться с очевидностью, и “хорошие” подвиды возбудителя можно именовать по виду основного хозяина в каждом конкретном очаге. Например, подвид, циркулирующий в популяциях монгольского сурка-тарбагана, предлагалось именовать *Y. pestis tarbagani*, подвид в очагах большой песчанки — *Y. pestis rhombomys-opimus*, подвид из популяций индийской песчанки — *Y. pestis tatera-indica* и т.п. Такая несколько громоздкая номенклатура чумного микроба, несмотря на ее положительные стороны, не прижилась, как нам представляется, по трем причинам. Во-первых, она не предусмотрена правилами бинарной/тринарной номенклатуры бактериальных видов, так как включает четвертый номен. Во-вторых, название подвида *Y. pestis tarbagani* как исходного оказалось не вполне корректным, в действительности этот “подвид” включает три реальных исходных подвида 2.ANT3, 3.ANT2 и 4.ANT1, сформировавшихся автономно в трех географических популяциях монгольского сурка (Сунцов, 2020а); подобная ситуация может иметь место с другими подвидами. В-третьих, имеются многочисленные примеры, когда один и тот же подвид/геновариант циркулирует устойчиво в популяциях (очагах) с разными основными хозяевами микроба. Несколько наиболее ярких примеров:

- Подвид/геновариант 1.ORI1 характерен для природных очагов Индостана, где он циркулирует в популяциях индийской песчанки. После возникновения синантропных популяций черной крысы в процессе хозяйственной деятельности человека между популяциями индийской песчанки и черной крысы через местных песчаночьих блох *X. astia* и африканских “крысиных” блох *X. cheopis* возник тесный паразитарный контакт, благодаря которому микроб от индийской песчанки перешел к черной крысе. В популяциях черной крысы сформировались антропогенные синантропические очаги чумы с тем же 1.ORI1 геновариантом чумного микроба, что и в популяциях индийской песчанки. Дальнейшая экспансия с Индостана привела к формированию близких подвидов 1.ORI2, 1.ORI3, 1.ORI4 в разных районах мира, но в Северной Америке в популяциях местных норových диких грызунов завезенный более 100 лет назад подвид 1.ORI1 не изменил своих молекулярных свойств. Так что в настоящее время на Индостане в популяциях индийской песчанки и черной крысы и в Северной Америке в популяциях диких грызунов разных видов и синантропных крыс циркулирует единый под-

вид/геновариант возбудителя – 1.ORI1 (Cui et al., 2013).

- Как указано выше, в соответствии с экологическим сценарием происхождения возбудителя чумы исходными подвидами/геновариантами являются 2.ANT3, 3.ANT2 и 4.ANT1, циркулирующие в трех географических популяциях монгольского сурка: Хэнтэйской, Хангайской и Хархира-Тургенской соответственно. В Северо-Восточном Китае (Song Liao Plain), Восточной Монголии и Забайкалье в очагах чумы в популяциях даурского суслика (*Spermophilus dauricus*) циркулирует тот же сурочий подвид/геновариант 2.ANT3, что и в сурочьих очагах Хэнтэя, Забайкалья и Внутренней Монголии (Hulun Buir Plateau). Этот подвид, возникнув в популяциях монгольского сурка, при внедрении в симпатрические популяции даурского суслика не изменил своих генетических и биохимических признаков, надо полагать, ввиду систематической близости и физиолого-биохимического сходства хозяев – сурков и сусликов, которых систематически относят к одной трибе – Marmotini. После истребления сурков в Забайкалье очаг чумы сохранился в популяциях даурского суслика. То же самое можно сказать о сурочьих очагах на Хангае и Хархира-Турген-Монгун-Тайгинском горном массиве, где подвиды/геноварианты 3.ANT2 и 4.ANT1 из популяций монгольского сурка перешли без изменений в симпатрические популяции длиннохвостого суслика (*S. undulatus*). В то же время переход возбудителя из этих очагов в симпатрические популяции полевки Брандта и монгольской пищухи привел к смене циркулирующих в них подвидов, возникли 0.PE4a, 0.PE4m, 0.PE5. Понятно, что физиологические и иммунологические характеристики незимоспящих полевок и пищух не схожи с характеристиками представителей трибы Marmotini, впадающих в спячку.

- Многие синантропические очаги имеют несколько основных хозяев или основного и дополнительных хозяев и именуется ди- или полигостальными. Например, синантропический очаг чумы во Вьетнаме до его ликвидации в 2002 г. поддерживали популяции малой (*R. exulans*), черной (*R. rattus*), желтобрюхой (*R. flavipectus*), гималайской (*R. nitidus*) и серой (*R. norvegicus*) крыс. При этом наибольшее эпидемиологическое значение имели малая и желтобрюхая крысы. В популяциях всех видов крыс циркулировал один подвид/геновариант 1.ORI2, завезенный из Гонконга в конце XIX в.

Внутривидовое генетическое разнообразие *Y. pestis* может определяться не только выработавшейся в процессе эволюции адаптацией подвидов к конкретным видам и популяциям основного(ых) хозяина(ев), но и процессами перехода к новым хозяевам при различных экологических

обстоятельствах. Поэтому, как и у многих других видов, реальную политипическую внутривидовую структуру молодого чумного микроба составляют не только более или менее четко выраженные дискретные, так называемые “хорошие” подвиды, но и переходные полиморфные, “размытые” формы. На основании МГ-признаков выявлены песчанково-сусликовая (Центральный Кавказ) и полевково-сурочья (Гиссар, Талас) формы (варианты) чумного микроба (Горшков и др., 2000; Савостина и др., 2009), но такие формы пока не получили тринomialного названия или молекулярного наименования, которое, например, во втором случае должно каким-то образом сочетать аббревиатуры PE (“полевковые” признаки) и ANT (“сурковые” признаки). Эти “переходные” формы возникают, когда эпизоотические системы “грызун–блоха–возбудитель” и паразитарные системы “грызун–блоха” по естественным или антропогенным причинам совмещаются, между ними усиливается обмен компонентами и, как следствие, происходит переход возбудителя в систему “грызун–блоха” на дополнительных хозяев, которые со временем могут стать основными. В таких случаях на основе двучленной паразитарной системы “грызун–блоха” может сформироваться новая эпизоотическая триада с моногостально специализированным подвидом возбудителя (Zhou et al., 2004b; Сунцов, Сунцова, 2006, 2008).

Изложенное выше показывает, что рассмотрение вопроса типирования *Y. pestis* с позиций двух подходов – молекулярного и экологического – может прояснить многие непонятные и спорные вопросы. Поэтому на современном этапе при создании непротиворечивых филогенетических реконструкций следует учитывать результаты обоих подходов.

ФИЛОГЕНЕЗ *Y. PESTIS*

МГ-подход реконструирует сначала возникновение из клона ДСЛ абстрактного общего предка *Y. pestis* – MRCA, при этом его гостальная среда обитания и популяционные характеристики не обсуждаются. Безликий MRCA охарактеризован только статистически признаками-маркерами, не детерминированными функционально (экологическими функциями). Остается непонятным, можно ли относить MRCA к уже состоявшемуся виду *Y. pestis* или это пока еще переходная форма *Y. pseudotuberculosis/pestis*. Таким образом, МГ-подход на филогенетическом дереве *Y. pestis* четко фиксирует анцестральный вид (к сожалению, не конкретную его популяцию/подвид), но уникальные особенности популяционно-генетического видообразовательного процесса не раскрывает и исходного хозяина чумного микроба не называет. Отсюда возникают разные толкования молекулярных данных: подавляющее число ис-

следователей без какой-либо экологической обоснованности считают исходным хозяином какой-либо вид мелких норových млекопитающих (полевок, тушканчиков, африканских травяных мышей) (Achtman et al., 1999; Cui et al., 2013; Pisarenko et al., 2021), другие также без обращения к экологии предполагают происхождение чумы в популяциях сурков (Tong et al., 2005; Wang et al., 2006; Анисимов и др., 2016). Такие разночтения у молекулярных генетиков понятны: молекулярные методы не достаточны в раскрытии подлинной истории таксонов; здесь на помощь приходят накопленные знания из области экологии, палеонтологии, биогеографии и других классических научных направлений.

Важнейшим недостатком МГ-подхода на современном этапе является ограниченная возможность чисто статистическими методами выявить исходного хозяина возбудителя чумы. Остается неясным, в популяциях какого вида грызунов произошло преобразование популяции (клона) возбудителя ДСЛ в популяцию возбудителя чумы. Однако, зная характеристики популяции исходного хозяина, в которой могло произойти преобразование кишечного возбудителя ДСЛ в “кровяного” паразита, и принимая во внимание факты эволюционной молодости чумного микроба, его сосуществование с непосредственным предком (ДСЛ), эволюционная история возбудителя чумы может быть полноценно реконструирована экологическими (в широком понимании) методами (Сунцов, 2020а, 2021а). Согласно вышеизложенному экологическому сценарию, формирование чумного микроба прошло параллельно в трех географических популяциях монгольского сурка — на Хэнтэе, Хангае и на Хархира-Турген-Монгун-Тайгинском горном комплексе (рис. 1б). Три исходные географические популяции (= три исходных подвида) обозначены как 2.ANT3 (Хэнтэй), 3.ANT2 (Хангай) и 4.ANT1 (Хархира-Турген-Монгун-Тайга). Дальнейшая гостальная специализация была связана с территориальной экспансией трех исходных популяций/геновариантов чумного микроба самостоятельными маршрутами и образованием трех самостоятельных (почти) не перекрывающихся зон первичных природных очагов в Азии и отчасти на юго-востоке Европы (Восточное Предкавказье) (Сунцов, 2020а).

С экологических позиций имеются немалые возражения в отношении существующих МГ-филогенетических построений. Предложенный экологический сценарий происхождения и экспансии микроба чумы требует существенных поправок в реконструкции филогении *Y. pestis* МГ-методами, прежде всего исправления базовой эволюционной модели, указывает на необходимость корректировки топологии филогенетического дерева, построенного на основе молекулярных признаков.

- МГ-подход базируется на теории постепенной нейтральной эволюции и в то же время связывает видообразование микроба чумы с недавним сальтационным горизонтальным переносом генов из внешней среды или от других микроорганизмов в клетки возбудителя ДСЛ. При этом заимствованные извне плазмиды pFra и pPst называют видоспецифическими для чумного микроба. Но видоспецифические для *Y. pestis* генные структуры должны синтезироваться в процессе формирования вида *Y. pestis*. Плазмиды pFra и pPst — это сложные полифункциональные генетические структуры, несущие гены, кодирующие разные специфические именно для возбудителя чумы функции вирулентности, трансмиссии и коммуникации. Формирование этих плазмид в геноме чумного микроба проходило, надо полагать, постепенно, и видообразование *Y. pestis* протекало по принципу мозаичной эволюции (Сунцов, 2020б, 2021б), что следует учитывать при конструировании или выборе филогенетической эволюционной модели.

- МГ-подход прокламирует наибольшую древность “полевковых” подвигов, составляющих ветвь/кластер 0.РЕ. Из них подвид 0.РЕ5 (*Y. pestis ulegeica*), циркулирующий в популяциях монгольской пищи в Монголии, по МГ-признакам наиболее близкий к высоковирулентным подвидам (Riehm et al., 2012; Demeure et al., 2019), как полагают, накануне первой пандемии проник в популяцию алтайского сурка на Тянь-Шане, где преобразовался в высоковирулентный подвид 0.ANT1. Вероятность такого протяженного географического транзита монгольского подвида 0.РЕ5 в недавнем прошлом не поддается экологическому, биогеографическому и историческому осмыслению.

- Подвиды/геноварианты 2.MED1 и 2.MED3, обладающие общим биохимическим свойством нитрификации/денитрификации, по сходству выбранных МГ-маркеров отнесены к единой филогенетической ветви 2.MED. Однако это свойство у подвигов вызвано разными мутациями, и эти подвиды/геноварианты нельзя считать непосредственными (Zhou et al., 2004а, б; Павлова и др., 2012). Экологический анализ предполагает, что эти подвиды дивергировали от разных исходных подвигов чумного микроба — 4.ANT1 и 2.ANT3 соответственно (рис. 2). Поэтому в принципе они должны быть помещены в разные филогенетические ветви (Сунцов, 2020а), т.е. единой филогенетической ветви 2.MED не существует.

- Вызывают вопрос МГ-датировки возникновения подвигов/геновариантов 2.MED1 и 2.MED3. Наиболее древним по МГ-версии геновариантом ветви 2.MED считают 2.MED0, циркулирующий в популяциях горного суслика на Кавказе (Носов и др., 2016; Kutuyev et al., 2018; Pisarenko et al.,

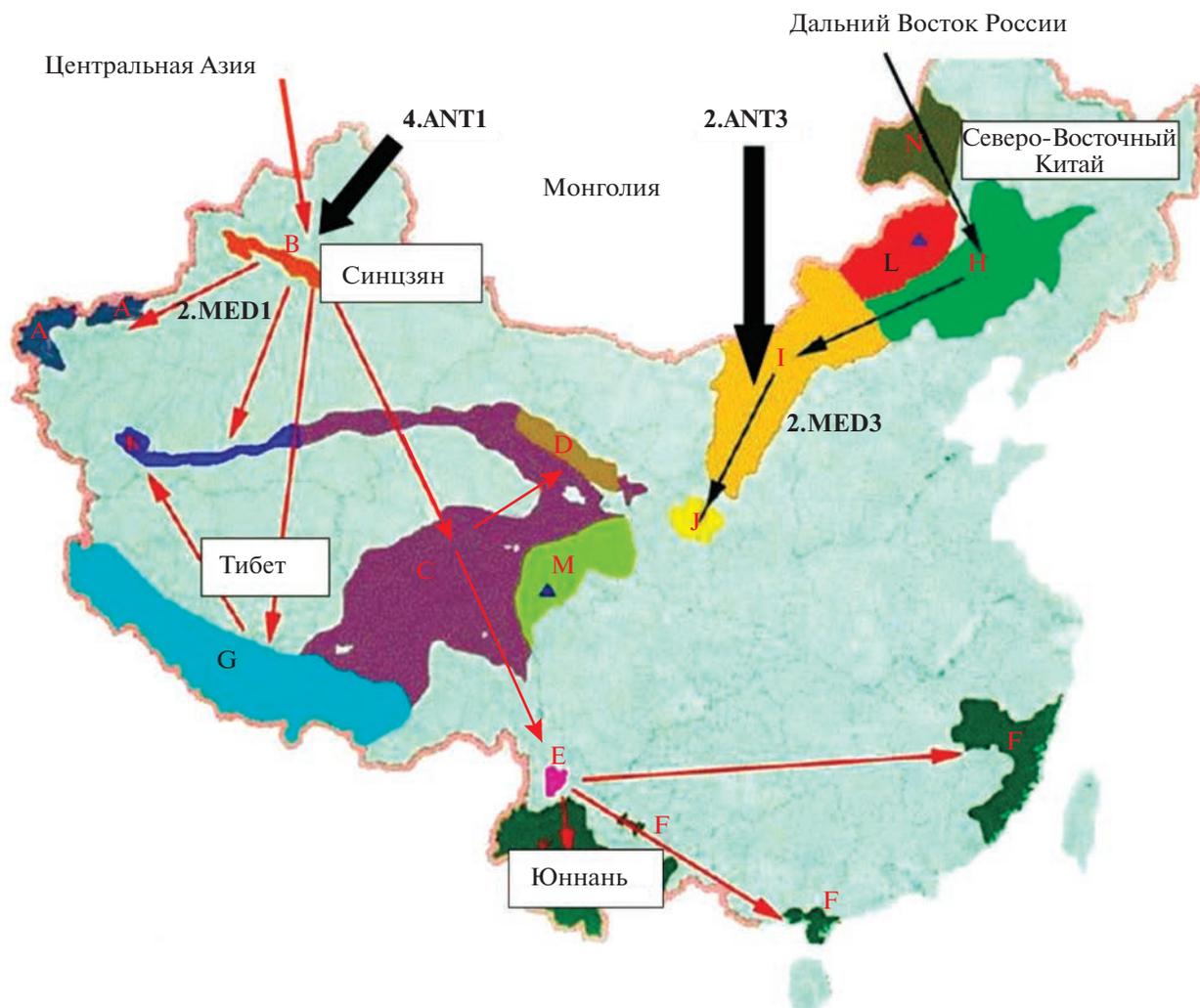


Рис. 2. Экспансия *Yersinia pestis* в Китае. В работе китайских авторов (Zhou et al., 2004a, b) предполагается, что биовар Antiqua проник в Китай из разных северных районов (тонкие стрелки). Согласно экологическому сценарию (Сунцов, 2020a), маршруты экспансии биовара Antiqua в Китай (толстые черные стрелки) начинались в западной (4.ANT1) и восточной (2.ANT3) Монголии. В любом случае производные геноварианты 2.MED1 и 2.MED3 возникли в разных филогенетических линиях. А–N – природные очаги чумы.

2021). По выбранным молекулярным маркерам он наиболее близок к подвидам, соответствующим биовару Antiqua. В Центральной Азии отмечены два других геноварианта – 2.MED1 и 2.MED3, как принято считать в МГ-подходе, это более молодые подвиды/геноварианты. Поэтому полагают, что территориальная экспансия ветви 2.MED0 проходила по направлению с Кавказа на восток, в Центральную Азию. Но логика распространения чумы в этом направлении противоречит широко принятой идее происхождения чумы в Центральной Азии и дальнейшей ее азиатской и мировой экспансии из центра видообразования микроба *Y. pestis* с формированием современной зоны природной очаговости чумы. Таким образом, в природе в популяциях норových грызунов чума, скорее всего, распространилась из Цен-

тральной Азии на Кавказ, а не наоборот, и кавказский подвид 2.MED0 должен быть более молодым.

- Как правило, работы по филогенетике чумного микроба завершаются демонстрацией филогенетических дендрограмм, показывающих молекулярно-статистические взаимоотношения геновариантов (подвидов, географических популяций), и эти отношения не привязаны к природным и/или историческим событиям. Так, все молекулярные филогенетические дендрограммы фиксируют наличие политомии (“Big Bang”, узел N07 на рис. 1a), которая имела место на Тянь-Шане в соответствии с датировкой по “молекулярным часам” накануне второй пандемии (“Черной смерти”, 1346 г.). За несколько последующих столетий из Тянь-Шанского региона вирулентный возбу-

тель якобы распространился естественным путем в популяциях сурков, сусликов, песчанок и крыс на обширных пространствах Азии. Но причин возникновения этого совершенно нетривиального природного события — недавнего в эволюционном масштабе времени почти одновременного, взрывного возникновения на Тянь-Шане основных генеалогических ветвей *Y. pestis* накануне “Черной смерти” — МГ-подход не называет и даже не предполагает. В то же время экологические данные уверенно свидетельствуют о возникновении указанной политомии в процессе видообразования *Y. pestis*, инициированного последним максимальным (сартанским) похолоданием климата Северной Азии (Сунцов, 2020а, 2021а).

- Молекулярные филогении прокламируют двухэтапное формирование природных очагов в Евразии (Li et al., 2009; Cui et al., 2013; Demeure et al., 2019). На первом этапе якобы был сформирован ареал, образованный “полевковыми” подвидами кластера 0.PE, включающий обширные пространства от Северо-Восточного Китая и Восточного Тибета на востоке до Кавказа и Ближнего Востока на западе и от Забайкалья, Северного Казахстана и Северного Прикаспия на севере до юга Индостана. Основными хозяевами в первичных наиболее древних очагах предполагают тушканчиков (Восточный Тибет), полевков (Кавказ, Гиссар, Талас, северо-восток Китая) и монгольскую пищуху (Горный Алтай и Западная Монголия). Возбудители в этих очагах имеют слабую вирулентность в отношении сурков, сусликов и песчанок и по выбранным молекулярным маркерам близки к возбудителю ДСЛ. На втором этапе из “пищухового” подвида 0.PE5и, проникшего из Монголии на Тянь-Шань при неизвестных обстоятельствах, в тянь-шаньских популяциях алтайского сурка сформировался высоковирулентный подвид 0.ANT1, впоследствии дивергировавший на множество таких же вирулентных подвидов, распространившихся в границах “полевковых” очагов, а также проникший на Индостан. Предложенные МГ-филогенетические схемы двухэтапного формирования первичных природных очагов чумы в Евразии не согласуются с данными классических научных направлений: в природе чума распространяется в популяциях норковых грызунов по принципу расползания по бумаге масляного пятна, и двухэтапное формирование обширного евро-азиатского ареала природных очагов с эпизоотологических позиций представляется логическим нонсенсом (Сунцов, 2021а). Экологический подход ставит под сомнение наибольшую древность “полевковых” подвидов чумного микроба, представляющих кластер 0.PE, и, соответственно, все позиции в рамках МГ-методологии, приводящие к таким выводам.

- В современных МГ-филогениях для оценки степени родства исследуемых штаммов и групп

используют в качестве референтного (эталонного) штамма CO92, изолированный в США от больного человека, заразившегося от домашней кошки, в свою очередь заразившейся от диких грызунов в природе. Очаги чумы в популяциях диких грызунов в Северной Америке имеют вторичное происхождение — возникли после завоза чумы с корабельными крысами в Сан-Франциско во время третьей пандемии. Корабельные крысы получили инфекцию от синантропных крыс из Юньнани (Китай) (или, возможно, из Индии). В Юньнань чума распространилась из синантропных популяций черной крысы, в свое время образовавших синантропические очаги на Индостане. Синантропические очаги на Индостане своим происхождением обязаны природным очагам в популяциях индийской песчанки. Так что американский штамм CO92 имеет долгую антропогенную историю, был перенесен человеком из Восточного полушария в Западное и не может быть эталоном естественных штаммов. Способ выстраивать филогенетические линии методом сравнения нуклеотидных последовательностей избранных маркеров в изучаемых генотипах чумного микроба с генотипом CO92, находившимся на протяжении своей истории под длительным воздействием антропогенных факторов, вызывает сомнения. Широкое использование этого штамма как референтного связано с приоритетом полной расшифровки его генома в США и внесением в базу данных NCBI GenBank, доступную для исследователей. В качестве референтного значительно надежнее было бы выбрать геном штамма, циркулирующего в природных популяциях монгольского сурка на безлюдных просторах Центральной Азии, относящийся к подвидам 2.ANT3, 3.ANT2 или 4.ANT1.

- В МГ-подходе в качестве внешней группы чаще используют выделенный от больного человека во Франции штамм *Y. pseudotuberculosis* 0:1b IP32953, секвенированный и помещенный в GenBank одним из первых. В связи с высоко вероятным происхождением чумы в Центральной Азии в географических популяциях монгольского сурка и широкой географической изменчивостью *Y. pseudotuberculosis*, выбранный штамм не может с высокой надежностью характеризовать корень филогенетического древа микроба чумы. Представителем внешней группы надежнее выбрать штамм псевдотуберкулезного микроба, также изолированный от монгольского сурка в Центральной Азии.

- Кладистическая методология построения филогенетических дендрограмм в МГ-подходе использует концепцию сестринских групп, применение которой неизбежно во всех случаях, когда прямой предок остается неизвестным, а таких случаев абсолютное большинство. В силу этого обстоятельства кладистика может предоставить

только редуцированный взгляд на историю изучаемого таксона (Павлинов, 2005). В уникальном случае микроба чумы его прямой предок известен доподлинно. Поэтому в филогенетических реконструкциях *Y. pestis* нет необходимости ограничиваться кладистической методологией, и становится вполне обоснованным использование “некладистической” концепции “предок—потомок”. В этом случае особую ценность приобретает экологический, т.е. адапционистский подход, который позволяет создать более полноценный, насыщенный биологической информацией нарратив истории чумного микроба.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как видим, типологии и филогении *Y. pestis*, построенные методами двух различных подходов — МГ и экологического — имеют свои преимущества и недостатки. Ни один из них нельзя считать совершенным. Пока еще мало штаммов возбудителей чумы и ДСЛ секвенировано и проанализировано из Монголии и прилежащих к ней регионов, что не позволяет судить об истинном разнообразии и степени родства внутри- и межвидовых форм, циркулирующих на наиболее вероятной родине чумы — в Центральной Азии. Не изучены должным образом взаимоотношения монгольского сурка, сурочьей блохи и возбудителей чумы и ДСЛ. Мало имеется сведений о функционировании чумного и псевдотуберкулезного микробов в гетеротермной и гетероиммунной среде — популяциях сурков во время зимней спячки. Тем не менее оба подхода не только полезны, но необходимы для реконструкции происхождения и эволюции возбудителя чумы. Оба эти подхода следует воспринимать как дополняющие друг друга. При этом экологический сценарий происхождения и эволюции возбудителя чумы не имеет очевидных противоречий и его важно учитывать как эволюционно обоснованную гипотезу при МГ-реконструкциях филогенеза чумного микроба.

Природные очаги чумы Российской Федерации, расположенные в Южной Сибири, относятся к группе центрально-азиатских очагов, в которых скрыты секреты происхождения чумы. Эти очаги интенсивно изучаются сотрудниками Иркутского противочумного института Сибири и Дальнего Востока и специалистами Горно-Алтайской, Тувинской и Читинской противочумных станций, и можно надеяться, что приоритет в решении проблемы происхождения и территориальной экспансии возбудителя чумы усилиями специалистов этих организаций закрепится за российскими исследователями.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием лабораторных животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И., 2007. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы // Вестн. ВОГиС. Т. 11. № 2. С. 307–331.
- Абрамсон Н.И., 2013. Молекулярная и традиционная филогенетика. На пути к взаимопониманию // Тр. Зоол. ин-та РАН. Приложение 2. С. 219–229.
- Анисимов Н.В., Кисличкина А.А., Платонов М.Е., Евсеева В.В., Кадникова Л.А. и др., 2016. О происхождении гипервирулентности возбудителя чумы // Мед. паразитол. и паразит. болезни. № 1. С. 36–42.
- Вагайская А.С., Трунякова А.С., Дентовская С.В., 2019. Внутривидовая дифференциация *Yersinia pestis*: от фенотипа к полногеномному секвенированию // Бактериология. Т. 4. № 2. С. 42–54.
- Горшков О.В., Савостина Е.П., Попов Ю.А., Плотников О.П., Виноградова Н.А., Солодовников Н.С., 2000. Генотипирование штаммов *Yersinia pestis* из различных природных очагов // Мол. генетика, микробиол., вирусол. № 3. С. 12–17.
- Ерошенко Г.А., Краснов Я.М., Носов Н.Ю., Куклева Л.М., Никифоров К.А. и др., 2015. Совершенствование подвидовой классификации *Yersinia pestis* на основе данных полногеномного секвенирования штаммов из России и сопредельных государств // Пробл. особо опасн. инф. № 4. С. 58–64.
- Кисличкина А.А., Платонов М.Е., Вагайская А.С., Богун А.Г., Дентовская С.В., Анисимов А.П., 2019. Рациональная таксономия *Yersinia pestis* // Мол. генетика, микробиол., вирусол. Т. 37. № 2. С. 76–82.
- Носов Н.Ю., Оглодин Е.Г., Краснов Я.М., Куклева Л.М., Шапина Н.Ю. и др., 2016. Филогенетический анализ штаммов *Yersinia pestis* средневекового биовара из природных очагов чумы Российской Федерации и сопредельных стран // Пробл. особо опасн. инф. № 2. С. 75–78.
- Павлинов И.Я., 2005. Введение в современную филогенетику. М.: Т-во науч. изд. КМК. 391 с.
- Павлова А.И., Ерошенко Г.А., Одинокоев Г.Н., Куклева Л.М., Шапина Н.Ю. и др., 2012. Анализ генетической изменчивости штаммов *Yersinia pestis* средневекового биовара из природных очагов чумы России и Монголии // Пробл. особо опасн. инф. № 114. С. 49–53.
- Платонов М.Е., Евсеева В.В., Дентовская С.В., Анисимов А.П., 2013. Молекулярное типирование *Yersinia pestis* // Мол. генетика, микробиол., вирусол. № 2. С. 3–13.
- Савостина Е.П., Попов Ю.А., Каптанова Т.Н., Виноградова Н.А., Плотников О.П., Балахонов С.В., 2009. Геномный полиморфизм штаммов основно-

- го подвида возбудителя чумы // Мол. генетика, микробиол., вирусол. № 4. С. 23–27.
- Сунцов В.В., 2018а. Генезис трансмиссивной передачи микроба чумы *Yersinia pestis*: два подхода – молекулярно-генетический и экологический // Пробл. особо опасн. инф. № 2. С. 37–44.
- Сунцов В.В., 2018б. Исключительная роль специфической блохи сурков *Oropsylla silantiewi* (Ceratophyllidae: Siphonaptera) в видообразовании возбудителя чумы – микроба *Yersinia pestis* // Паразитология. Т. 52. № 1. С. 3–18.
- Сунцов В.В., 2020а. Гостальный аспект территориальной экспансии микроба чумы *Yersinia pestis* из популяций монгольского сурка-тарбагана (*Marmota sibirica*) // Зоол. журн. Т. 99. № 11. С. 1307–1320.
- Сунцов В.В., 2020б. Перспективы синтеза молекулярно-генетического и экологического подходов к проблеме видообразования микроба чумы *Yersinia pestis* // Успехи соврем. биологии. Т. 140. № 1. С. 43–57.
- Сунцов В.В., 2021а. Политопное видообразование микроба чумы *Yersinia pestis* как причина филогенетической трихотомии в географических популяциях монгольского сурка-тарбагана (*Marmota sibirica*) // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 6. С. 431–444.
- Сунцов В.В., 2021б. Геномогенез микроба чумы *Yersinia pestis* как процесс мозаичной эволюции // Генетика. Т. 57. № 2. С. 140–154.
- Сунцов В.В., 2022а. Изменения климата в Центральной Азии как предпосылки и триггер видообразования микроба чумы *Yersinia pestis* // Сиб. экол. журн. № 4. С. 451–463.
- Сунцов В.В., 2022б. Филогенез микроба чумы *Yersinia pestis*: уникальность эволюционной модели // Вестн. РАН. Т. 92. № 9. С. 36–44.
- Сунцов В.В., Сунцова Н.И., 2000. Экологические аспекты эволюции микроба чумы *Yersinia pestis* и генезис природных очагов // Изв. РАН. Сер. биол. № 6. С. 645–657.
- Сунцов В.В., Сунцова Н.И., 2006. Чума. Происхождение и эволюция эпизоотической системы (экологические, географические и социальные аспекты). М.: КМК. 247 с.
- Сунцов В.В., Сунцова Н.И., 2008. Макро- и микроэволюция в проблеме происхождения и мировой экспансии возбудителя чумы *Yersinia pestis* // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 389–395.
- Туманский В.М., 1957. О классификации разновидностей чумного микроба // Журн. микробиол., эпидемиол., иммунол. № 6. С. 3–7.
- Achtman M., 2008. Evolution, population structure and phylogeography of genetically monomorphic bacterial pathogens // Annu. Rev. Microbiol. V. 62. P. 53–70.
- Achtman M., 2012. Insights from genomic comparisons of genetically monomorphic bacterial pathogens // Phil. Trans. R. Soc. B. V. 367. P. 860–867.
- Achtman M., Zurth K., Morelli G., Torrea G., Guiry A., et al., 1999. *Yersinia pestis*, the cause of plague, is a recently emerged clone of *Yersinia pseudotuberculosis* // PNAS. V. 96. № 24. P. 14043–14048.
- Achtman M., Morelli G., Zhu P., Wirth T., Diehl I., et al., 2004. Microevolution and history of the plague bacillus, *Yersinia pestis* // PNAS. V. 101. № 51. P. 17837–17842.
- Cui Y., Yu C., Yan Y., Li D., Li Y., et al., 2013. Historical variations in mutation rate in an epidemic pathogen, *Yersinia pestis* // PNAS. V. 110. № 2. P. 577–582.
- Demeure C.E., Dussurget O., Fiol G.M., Le Guern A.-S., Savin C., Pizarro-Cerda J., 2019. *Yersinia pestis* and plague: An updated view on evolution, virulence determinants, immune subversion, vaccination, and diagnostics // Genes Immun. V. 20. № 5. P. 357–370.
- Devignat R., 1951. Varieties of the species *Pasteurella pestis*. Nouvelle hypothese // Bull. WHO. V. 4. № 2. P. 242–263.
- Eppinger M., Rosovitz M.J., Fricke W.F., Rasko D.A., Kokořina G., et al., 2007. The complete genome sequence of *Yersinia pseudotuberculosis* IP31758, the causative agent of Far East scarlet-like fever // PLoS Genet. V. 3. № 8. P. 1508–1523.
- Hinnebusch B.J., Chouikha I., Sun Y.-C., 2016. Ecological opportunity, evolution, and the emergence of flea-borne plague // Infect. Immun. V. 84. № 7. P. 1932–1940.
- Hinnebusch B.J., Jarrett C.O., Bland D.M., 2017. “Fleaing” the plague: Adaptations of *Yersinia pestis* to its insect vector that lead to transmission // Annu. Rev. Microbiol. V. 71. P. 215–232.
- Kutyrev V.V., Eroshenko G.A., Motin V.L., Nosov N.Y., Krasnov J.M. et al., 2018. Phylogeny and classification of *Yersinia pestis* through the lens of strains from the plague foci of Commonwealth of Independent States // Front. Microbiol. V. 9. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01106>
- Lemon A., Cherzan N., Vadyvaloo V., 2020. Influence of temperature on development of *Yersinia pestis* foregut blockage in *Xenopsylla cheopis* (Siphonaptera: Pulicidae) and *Oropsylla montana* (Siphonaptera: Ceratophyllidae) // J. Med. Entomol. V. 57. № 6. P. 1997–2007.
- Li Y., Cui Y., Hauck Y., Platonov V.E., Dai E., Song Y., et al., 2009. Genotyping and phylogenetic analysis of *Yersinia pestis* by MLVA: Insights into the worldwide expansion of Central Asia plague foci // PLoS One. V. 4. № 6. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006000>
- Morelli G., Song Y., Mazzoni C.J., Eppinger M., Roumagnac P. et al., 2010. *Yersinia pestis* genome sequencing identifies patterns of global phylogenetic diversity // Nat. Genet. V. 42. № 12. P. 1140–1143.
- Pisarenko S.V., Evchenko A.Yu., Kovalev D.A., Evchenko Y.M., Bobrysheva O.V. et al., 2021. *Yersinia pestis* strains isolated in natural plague foci of Caucasus and Transcaucasia in the context of the global evolution of species // Genomics. V. 113. № 4. P. 1952–1961.
- Rasmussen S., Allentoft M.E., Nielsen K., Orlando L., Sikora M., et al., 2015. Early divergent strains of *Yersinia pestis* in Eurasia 5,000 years ago // Cell. V. 163. P. 571–582.
- Riehm J.M., Vergnaud G., Kiefer D., Damdindorj T., Dashdavaa D., et al., 2012. *Yersinia pestis* lineages in Mongolia // PLoS One. V. 7. № 2. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030624>
- Skurnik M., Peippo A., Ervela E., 2000. Characterization of the O-antigen gene cluster of *Yersinia pseudotuberculosis* and the cryptic O-antigen gene cluster of *Yersinia pestis* shows that the plague bacillus is most closely related to and has evolved from *Y. pseudotuberculosis* serotype O:1b // Mol. Microbiol. V. 37. № 2. P. 316–330.

- Sun Y.-C., Jarrett C.O., Bosio C.F., Hinnebusch B.J., 2014. Retracing the evolutionary path that led to flea-borne transmission of *Yersinia pestis* // Cell Host Microbe. V. 15. P. 578–586.
- Tong Z., Zhou D., Song Y., Zhang L., Pei D. et al., 2005. Pseudogene accumulation might promote the adaptive microevolution of *Yersinia pestis* // J. Med. Microbiol. V. 54. P. 259–268.
- Vogler A.J., Keim P., Wagner D.M., 2016. A review of methods for subtyping *Yersinia pestis*: From phenotypes to whole genome sequencing // Infect. Genet. Evol. V. 37. P. 21–36.
- Wang X., Zhou D., Qin L., Dai E., Zhang J. et al., 2006. Genomic comparison of *Yersinia pestis* and *Yersinia pseudotuberculosis* by combination of suppression subtractive hybridization and DNA microarray // Arch. Microbiol. V. 186. P. 151–159.
- Williams S.K., Schotthoeffer A.M., Monteneri J.A., Holmes J.L., Vetter S.M., et al., 2013. Effects of low-temperature flea maintenance on the transmission of *Yersinia pestis* by *Oropsylla montana* // Vector Borne Zoonotic Dis. V. 13. № 10. P. 468–478.
- Yersinia pestis*: Retrospective and Perspective, 2016 / Eds Yang R., Anisimov A.A. Heidelberg: Springer. 391 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-024-0890-4>
- Yersinia pestis* Protocols, 2018 / Ed. Yang R. Singapore: Springer. 290 p. <https://doi.org/10.1007/978-981-10-7947-4>
- Zhou D., Han Y., Song Y., Huang P., Yang R., 2004a. Comparative and evolutionary genomics of *Yersinia pestis* // Microbes Infect. V. 6. P. 1226–1234.
- Zhou D., Han Y., Song Y., Tong Z., Wang J., et al., 2004b. DNA microarray analysis of genome dynamics in *Yersinia pestis*: Insights into bacterial genome microevolution and niche adaptation // J. Bacteriol. V. 186. № 15. P. 5138–5146.

Intraspecific typing and phylogeny of the causative agent of the plague – the microbe *Yersinia pestis*: Problems and perspectives

V. V. Suntsov*

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS
Leninsky Pr., 33, Moscow, 119071 Russia*

*e-mail: vvsuntsov@rambler.ru

Two approaches to typing (analysis of intraspecific diversity) and reconstruction of the phylogeny (evolutionary history) of the causative agent of the plague – the microbe *Yersinia pestis* – molecular genetic (MG) and ecological (adaptationist, on the basis of host adaptation) are considered. It is shown that each of the approaches has its advantages and disadvantages. MG-typing of pathogen strains in the studied foci of the world made it possible to characterize up to 30 subspecies/genovariants of the plague microbe, but the phylogeny of the microbe built on the basis of this diversity contradicts some obvious environmental facts. The ecological scenario of the origin and evolution of the causative agent of the plague has no obvious contradictions and, as an evolutionarily based hypothesis, it should be taken into account in MG reconstructions of the phylogeny of the plague microbe. The prospect of research in this direction is seen in integrating molecular-genetic (statistical) and ecological (adaptationist) approaches.