

7. Kryštufek B. et al., 2009. Mitochondrial phylogeography of the European ground squirrel, *Spermophilus citellus*, yields evidence on refugia for steppic taxa in the southern Balkans // *Heredity*. V. 103. №. 2. P. 129-135.
8. Lebedev V., Poplavskaya N., Bannikova A., Rusin M., S. Alexey., Kovalskaya Yu. Genetic variation in the *Sicista subtilis* (Pallas, 1773) species group (Rodentia, Sminthidae), as compared to karyotype differentiation // *J. Mammalia*, 2018.
9. Чабовский А.В., Ондар С.О., Титов С.В., Савинцев Л.Е., Шмыров А.А., Путинцев Н.И., Чаш У.-М.Г., Ондар Д.С. Генетическая и пространственная структура популяций длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus*) в Туве и сопредельной Монголии: роль физико-географических, биотопических и внутривидовых преград // *Вестник ТувГУ: Естественные и сельскохозяйственные науки*, 2015. -2. 2014. -с. 47-59
10. Poplavskaya N., A. Bannikova, K. Neumann, M. Pavlenko, I. Kartavtseva, Yu. Bazhenov, P. Bogomolov, A. Abramov, A. Surov, Vladimir Lebedev. Phylogeographic structure in the chromosomally polymorphic rodent *Cricetulus barabensis* sensu lato (Mammalia, Cricetidae) // *J Zool Syst Evol Res.* 2018;1–16

Библиографический список

1. Romanov V.I. (2005) Fauna, sistematika i biologiya ryb v usloviyakh ozerno-rechnykh gidrosistem YUzhnogo Tajmyra: Avtoref. diss. ... d-ra biol. nauk. Tomsk: Tomskij gosudarstvennyj universitet, 42 s.
2. Romanov V.I. O statuse zapadnosibirskogo podvida sibirskogo hariusa (*Thymallus arcticus arcticus*) analiz nekotorykh meristicheskikh priznakov / V.I. Romanov // *Issledovaniya po ihtologii i smezhnym disciplinam na vnutrennih vodoemah v nachale XXI veka* (k 80-letiyu professora L.A. Kuderskogo). Spb: GosNIORH i tov-vo nauchnykh izdanij KMK, 2007. – s. 436-452.
3. Romanov V.I. Osobennosti rasprostraneniya i struktura fauny hariusovykh ryb (*Thymallidae*) bassejnov reki Enisej i oz. Bajkal / V.I. Romanov // *Problemy i perspektivy ispol'zovaniya vodnykh bioresursov Sibiri v XXI veke: Materialy Vseross. konf. S mezhdunar. uchastiem*. – Krasnoyarsk, 2009. – S. 52-58.
4. Knizhin I.B., Vajs S.Dzh. Novyj vid hariusa *Thymallus svetovidovi* Sp. Nova (*Thymallidae*) iz bassejna Eniseya i ego polozhenie v rode *Thymallus* // *Voprosy ihtologii*, 2009. T. 49, № 41. – 5-11.
5. Knizhin I.B. Raznoobrazie i taksonomicheskaya identifikatsiya hariusov (*Thymallus*) bassejna reki Enisej // *Journal of Siberian Federal University. Biology* 3 (2011 4) 293-300
6. Reed D. H. and Frankham R., 2003. Correlation between population fitness and genetic diversity. // *Conservation Biology*. V. 17. P. 230–237.
7. Kryštufek B. et al., 2009. Mitochondrial phylogeography of the European ground squirrel, *Spermophilus citellus*, yields evidence on refugia for steppic taxa in the southern Balkans // *Heredity*. V. 103. №. 2. P. 129-135.
8. Lebedev V., Poplavskaya N., Bannikova A., Rusin M., S. Alexey., Kovalskaya Yu. Genetic variation in the *Sicista subtilis* (Pallas, 1773) species group (Rodentia, Sminthidae), as compared to karyotype differentiation // *J. Mammalia*, 2018.
9. Чабовский А.В., Ондар С.О., Титов С.В., Савинцев Л.Е., Шмыров А.А., Путинцев Н.И., Чаш У.-М.Г., Ондар Д.С. Генетическая и пространственная структура популяций длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus*) в Туве и сопредельной Монголии: роль физико-географических, биотопических и внутривидовых преград // *Вестник ТувГУ: Естественные и сельскохозяйственные науки*, 2015. -2. 2014. -с. 47-59
10. Poplavskaya N., A. Bannikova, K. Neumann, M. Pavlenko, I. Kartavtseva, Yu. Bazhenov, P. Bogomolov, A. Abramov, A. Surov, Vladimir Lebedev. Phylogeographic structure in the chromosomally polymorphic rodent *Cricetulus barabensis* sensu lato (Mammalia, Cricetidae) // *J Zool Syst Evol Res.* 2018;1–16

УДК 599.6/7:591.557 (470.55/57)

DOI: 10.24411/9999-025A-2019-10007

КОАДАПТАЦИИ ХИЩНИКА И ЖЕРТВЫ

Северцов Алексей Сергеевич¹, Шубкина Анна Владимировна²

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции, РАН, г. Москва, Россия, annashubkina@rambler.ru

В статье проанализированы известные отношения хищника и жертвы. Обосновано, что это отношение – результат ко-адаптации, приводящая посредством выработки совместных приспособлений на разных уровнях – химическом, физическом, физиологическом, генетическом, биохимическом, этологическом, экологическом, поддерживающая популяционную норму приспособленности как с одной, так и с другой стороны.

Ключевые слова: популяция, хищник, жертва, естественный отбор, стресс-реакция, коадаптивная эволюция.

COADAPTATION OF THE PREDATOR AND PREY

Aleksey S. Severtsov¹, Anna V. Shubkina²

¹Moscow State University M.V. Lomonosov, Moscow, Russia

²Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, Russia

The article analyzes the known relationship of the predator and the prey. It is proved that it represents the result of co-adaptation, leading through the development of joint devices at various levels – chemical, physical, physiological, genetic, biochemical, ethological, ecological, supporting population-based rate adaptation on the one and on the other side.

Keywords: population, predator, prey, natural selection, stress-response, coadaptive evolution.

Изучение взаимодействия хищников и их добычи – фитофагов, включает экологический и эволюционный аспекты. Изымая свою добычу, хищники влияют на численность и соотношение генотипов в популяциях консументов первого порядка – эта экологическая роль хищников не вызывает острых дискуссий. Считается, что хищники влияют на численность популяций доступных им жертв, но

не регулируют ее. На численность популяций влияет множество факторов, от абиотических до внутривидовых. Хищники – только один из элементов, вызывающих элиминацию и/или определяющих репродуктивный успех. При сокращении численности и плотности населения потенциальных жертв, хищники вынуждены переходить на выходящие объекты питания или на изменение своего местообитания.

Эволюционный аспект вызывает дискуссии, длящиеся уже более полувека. Существуют две противоположные позиции: согласно одной из них, хищники не выбирают своих жертв, элиминация фитофагов не избирательна и не ведет к отбору. Согласно противоположному мнению, хищники избирательно изымают из популяций консументов первого порядка доступных им особей, то есть хуже приспособленных, что означает естественный отбор. Отбор на избегание опасности среди жертв означает, что среди хищников должен идти естественный отбор на эффективность их охоты и питания. Другими словами, в паре хищник-жертва должна происходить коадаптивная эволюция, снижающая вероятность гибели жертв и повышающая эффективность охоты хищников. Обе точки зрения имеют сторонников.

Еще в 1989 К.П. Филонов [1] перечислил 12 публикаций, авторы которых считали, что волки (*Canis lupus*) добывают здоровых копытных – от кабарги *Moschus moschiferus* 11-18 кг живого веса) до лоса (*Alces alces* 500-600 кг) и изымают своих жертв не избирательно. Согласно 22 статьям других авторов волки изымают преимущественно больных, истощенных, молодых и старых копытных. От ответа на вопрос об избирательности или случайности элиминации хищниками их добычи, зависит оценка влияния хищничества на качественный состав популяции жертв и, тем самым, об эволюционном значении хищничества.

Сложность ответа на этот вопрос обусловлена тем, что хищники съедают свою добычу, изучить жертву невозможно. По останкам почти невозможно узнать, почему именно эта особь погибла от хищника, тогда как другие избежали гибели. Обычно от трапезы крупных хищников остаются только кости. Тувинские волки зимой в Восточном Саяне съедают все, что могут разгрызть. От лоса остаются череп (выгрызены бывают только носовые кости, иногда прогрызают затылочную часть и выедают мозг), позвоночник, таз и кости конечностей. У оленей (*Cervus elaphus xanthopygus*) не съедают шейные позвонки, таз, кости конечностей, а у оленух иногда прогрызают затылочную кость и выедают головной мозг. От косуль (*Capreolus capreolus*) остаются обрывки шкур и содержимое пищеварительного тракта. Трубочатые кости конечностей косуль волки разгрызают, съедая костный мозг.

Был предложен метод оценки благополучия по упитанности – для жертв пумы (*Felis (Puma) concolor*) и волка по количеству жира в костном мозге бедренной кости. Снижение его доли до 50% означает крайнее истощение – отсутствие подкожного и внутрибрюшинного жира [2]. Применение этого метода позволило установить, что крупные африканские кошачьи и пятнистые гиены (*Crocuta crocuta*) убивали низко упитанных антилоп гну (*Connochaetes*), но не истощенных до терминальной стадии (которые вот-вот умрут сами) [3].

Надежно установлена только избирательность элиминации, обусловленная возрастом жертв: волки изымают преимущественно молодых и старых лосей и оленей [4].

Очень показательны данные трехлетних наблюдений гибели лесных северных оленей (*Rangifer tarandus* n=184) от волков. Самцы старше трех лет -12,5%, самки – старше двух лет – 29,3%, самки в возрасте 1-2 года – 24%, оленята -34,2% [5].

Для крупных африканских хищников показана избирательность изъятия по размерам жертв. Львы (*Panthera leo*) нападают на травоядных массой 190-550 кг, при оптимальном размере добычи около 350кг [6]. Леопард (*Panthera pardus*) выбирает жертв массой 10-40кг, предпочитая 23-25 кг [7]. Гепард (*Acinonyx jubatus*) – 23-56кг, оптимальный размер 36кг.

Групповая охота свойственна обитающим в саванне львам, пятнистым гиенам, гиеновым (гиеновидным) собакам (*Licaon pictus*) – размеры добываемых животных не столь сильно различаются, как при одиночной охоте. Размеры добычи гиен перекрываются с размерами добычи прайдов львов. Гиеновые собаки способны добывать зебр и крупных антилоп. Можно напомнить, что не редкая добыча стаи волков в зимний период – лось, живой вес которого составляет 500-600 кг. Однако все приведенные данные по избирательности питания хищников не отвечают на вопрос о том, почему жертвой стало именно данное животное, а не какое-либо иное, из той же группы или популяции.

Охоту крупных хищников можно проследить прямыми наблюдениями в травяных биотопах, таких как африканская саванна. В лесных экосистемах северного полушария только тропление по снегу позволяет реконструировать этот процесс. Однако такие наблюдения не позволяют характеризовать физиологические особенности изымаемых травоядных. Технические методы – радио и gps-прослеживание, фото-ловушки позволяют изучать перемещение по территории и некоторые особен-

ности поведения, но не дают возможности детализировать особенности охотничьего поведения. Собственно, не удастся оценить даже успешность охоты – как соотношение числа попыток и результативность охоты. Тем более нет возможности изучать индивидуальные особенности, определившие доступность данной особи хищнику.

Троплением амурских тигров (*Panthera tigris altaica*) в Среднем Сихоте-Алине было показано, что успешность нападения (т.е. состоявшейся атаки, а не всех попыток охоты) этих одиночных хищников на одиночных кабанов (*Sus scrofa*) составила 27,3% от числа атак; на одиночных изюбрей – 34,8%; на группы кабанов 57,7% (добычей обычно становились подсвинки); на группы изюбрей – 7,79% [8]. Успешность охоты волков на лосей в Канаде по данным троплений оценивается в 45-64%. Охота гепардов, наблюдавшаяся более 1000 раз, была успешной в 25-26% преследований [9]. Из 905 визуально наблюдавшихся охот гиеновых собак успешными были 404 [10].

Приведенные данные показывают, что успешность охоты крупных хищников редко превышает 50%. Точнее, если учитывать, что в большинстве случаев зарегистрированы попытки атаки, а не все охоты, нередко не переходящие в преследование и нападение, успешность охоты крупных хищников еще ниже. Это означает, что взаимная приспособленность, коадаптация хищников и их добычи, исключает легкое изъятие потенциальной жертвы и поддерживает равновесное состояние консументов 1 и 2 порядков. Однако равновесие по средней приспособленности представителей двух смежных трофических уровней не отвечает на вопрос об изменчивости по индивидуальной приспособленности конкретных особей, как хищников, так и их добычи. Для того, чтобы выяснить, почему данной особью стала жертвой хищника, надо получить ответ о причине (или причинах) ее более высокой доступности, т.е. сниженной приспособленности. Для этого надо изучать не обглоданные кости, а добычу целиком.

Мы проводили исследование причин различной доступности особей-жертв. Для этого применяли модельный вид хищника – борзых собак, что позволило анализировать ряд индивидуальных особенности каждой добытой особи вида жертвы на свежем материале. В тот же период и в той же местности (тех же биотопах) резидентные охотники отстреливали (применяя обычные для сезона методы охоты) других животных того же вида-жертвы, чье состояние изучали с применением тех же методов, что и пойманных борзыми. Модельным видом хищника служили борзые, в основном двух нативных пород, хортые и псовые.



Рис.1. Русские псовые борзые с добычей



Рис.2. Хортая борзая



Рис.3. Хортая борзая апортирует пойманного зайца; фрагмент преследования

Борзые – единственная группа зверовых пород охотничьих собак, добывающих зверя без помощи человека (отстрела, капканов, сетей) – самостоятельно выполняющих преследование и поимку. Благодаря этому зоологи получили возможность исследовать особенности добычи, сравнивая продукцию ружейных охотников и борзых.

Первая же проба применения этой модели (начало 80-х прошлого века) оказалась удачной. Директор ИПЭЭ РАН (тогда ИЭМЭЖ АН СССР), академик В.Е.Соколов, направил экспедицию в Калмыкию для проверки эффективности модельной системы на антилопах-сайгаках (*Saiga tatarica*). В

течение двух сезонов работ, в период высокой численности сайгаков (промышленный забой составлял сотни тысяч особей), борзыми поймали 38 антилоп и 40 голов отстреляли представителями Госохотинспекции. Охотинспекторы специально выбирали сайгаков, которых считали неблагополучными. Все добытые животные были подвергнуты патологоанатомическому вскрытию ветеринарными врачами, входившими в состав экспедиции. Выяснилось, что все 38 сайгаков (100%), взятых борзыми, не находились в терминальном состоянии, но имели патологические изменения в состоянии сердца, печени, легких, следы старых травм и др. внутренних органов. Среди 40 отстрелянных доля таких животных составляла около трети [11]. При этом пойманные борзыми сайгаки не отличались по массе тела и положению в движущейся группировке сайгаков – не были худыми или отстающими от стада животными.

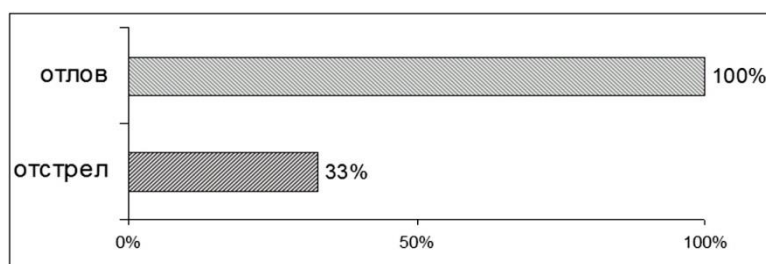


Рис.4. Соотношение «здоровых» и «нездоровых» сайгаков в выборках «отлов» и «отстрел». По оси абсцисс доля нездоровых особей (%). По оси ординат — название группы.

К сожалению, продолжить эти эксперименты невозможно – с 90х годов прошлого века стало недоступным финансирование подобных проектов, да и численность калмыцкой популяции сайгаков резко сократилась. Поэтому дальнейшая работа происходила по зайцу-русаку (*Lepus europeus*), традиционному объекту охоты с борзыми. По русаку – степному и лесостепному зайцу – ежегодно проводятся массовые испытания с борзыми, что позволило использовать в работе как собственноручно собранные данные, так и сводки о результатах с другими собаками с описанием работы другими лицами. Это позволило перейти к многократным повторяемым экспериментам, расширить статистические выборки материалов от десятков наблюдений до сотен и тысяч.

Борзые – скоростные преследователи, их максимальная скорость на несколько секунд может достигать почти 17 м/с, но длительность и длина преследования не слишком велики (не превышает 250 секунд и 2700 м). Недостатком борзых, как модели диких хищных, является следствие селекции этих пород: они начинают преследование любого поднявшегося зверя. Борзые бросаются в погоню за любым движущимся объектом, тогда как дикие наземные хищники всегда долго наблюдают за ним, оценивая возможности преследования. Поэтому успешность охоты с борзыми ниже, чем у диких хищных – она составляет 12-15% от числа преследований на зайца-русака, около 27% – на сайгака.

Необходимо было выяснить, как скорость влияет на успех преследования. Были сконструированы и изготовлены специальные gps-трекеры, с посекундной регистрацией положения собаки, что позволяло установить ее скорость и направление движения. Применение системы методов позволило установить, что величина скорости преследования не линейно связана с успехом преследования – быстро бежать недостаточно, чтобы поймать зайца. Приближение собак к зайцу происходит вдвое чаще, чем поимка. При этом заяц меняет направление и скорость движения, резко поворачивая, останавливаясь, подпрыгивая вверх, затаиваясь. Так как масса его тела в 4-6 раз меньше, чем у преследователя, заяц маневренней, увертливей – преследователь по инерции проносится. Пока он тормозит и поворачивает, жертва успевает вновь набрать скорость, успешно изменить маршрут или даже спрятаться (залечь в траве) [12]. Тоже самое происходит при охоте гепардов на антилопу импалу [9]. Иногда после таких поворотов преследование продолжается как бы со свежими силами, иногда – прекращается, резко или постепенно.

Расшифровка треков борзых в сочетании с прямым наблюдением за их поведением позволила установить многие моменты, трудно уловимые только при визуальном прослеживании погони, удаляющейся от наблюдателя. Очень важным оказалась возможность доказать, что борзые пользуются обонянием. При наблюдении за борзыми всегда кажется, что их поведение определяется визуальными стимулами – они действительно непрерывно наблюдают друг за другом, людьми, реагируют на необычные и движущиеся объекты. Однако запись треков позволила установить, что во многих случаях активация поведения у них происходит задолго до того как заяц появится в поле зрения, когда он еще лежит скрытно в траве, т.е. при отсутствии визуальных и акустических стимулов. Следовательно, на поведение борзых влияют ольфакторные раздражители – они избирательно реагируют на

некоторые виды обонятельных раздражителей. Действительно, эти собаки не способны длительно двигаться по следу (градиенту запаха на субстрате), но явно реагируют на запах зайца и других видов потенциальной добычи, о чем писали еще в 19 веке [13].

Правильная оценка значения обоняния для борзых во время поиска и преследования позволила по новому оценить смысл прекращения некоторых преследований после приближения борзых к зайцу - собаки получают информацию о целесообразности продолжения скачки. Это связано с тем, что некоторые звери являются потенциально доступной жертвой, а другие – недоступной. Потенциально – означает, что особенности поведения жертвы, ее адекватность выбора маршрута бегства, особенности рельефа могут помочь избежать хищника, что неоднократно описано в литературе и хорошо известно полевым зоологам и охотникам. Однако во многих случаях, именно после приближения к жертве борзые активизируются и делают все, чтобы поймать ее. Подобные ситуации можно объяснить только получением ольфакторной стимуляции – детекцией индивидуальных особенностей запаха потенциальной добычи, позволяющей оценить ее доступность.

Что должна представлять собой эта информация? Судя по результатам патологоанатомического исследования сайгаков, она должна информировать о физиологическом благополучии или неблагополучии животных, т.е. о состоянии их здоровья. Более того, чтобы быть доступным маркером в разных парах хищника и жертвы, изменение индивидуального запаха потенциально доступной добычи должно носить единообразный (сопоставимый) характер при различных формах неблагополучия и у животных разных видов. Это подтверждено правильностью изъятия неблагополучных особей при многообразных отклонениях состояния здоровья, что было установлено на сайгаках.

Участие обоняния в поиске и при преследовании зайца, удалось установить благодаря сочетанию многократных прямых наблюдений и grs-регистрации. Это позволили направить дальнейшую работу на поиск такого маркера в паре борзая – заяц-русак. Учитывая, трудность проведения детального патологоанатомического исследования на зайцах (при хватке нарушается целостность многих внутренних органов) и установленное на сайгаках многообразие отклонений состояния здоровья жертв, работы планировали и проводили по несколько иной схеме. Зайцев обследовали для установления показателей системных отклонений благополучия - проводится работа по сравнению точности некоторых из них [14]. Лучшими индикаторами отклонений оказались величина жировой капсулы почек и наличие старых подкожных рубцов (без проникающих ранений мягких тканей). Достоинство этих показателей еще и в том, что для их регистрации не требуется специальное оборудование. Сравнение величины жировой капсулы почек как индикатора общего благополучия применяется с 50х гг. прошлого века и разными исследователями (напр., Riney, 1955; Vicente, 2007; Sokos, 2015 и др.), а вот подкожные рубцы были описаны Geist (1986) и нами (Соколов и др., 1990) [15-19].

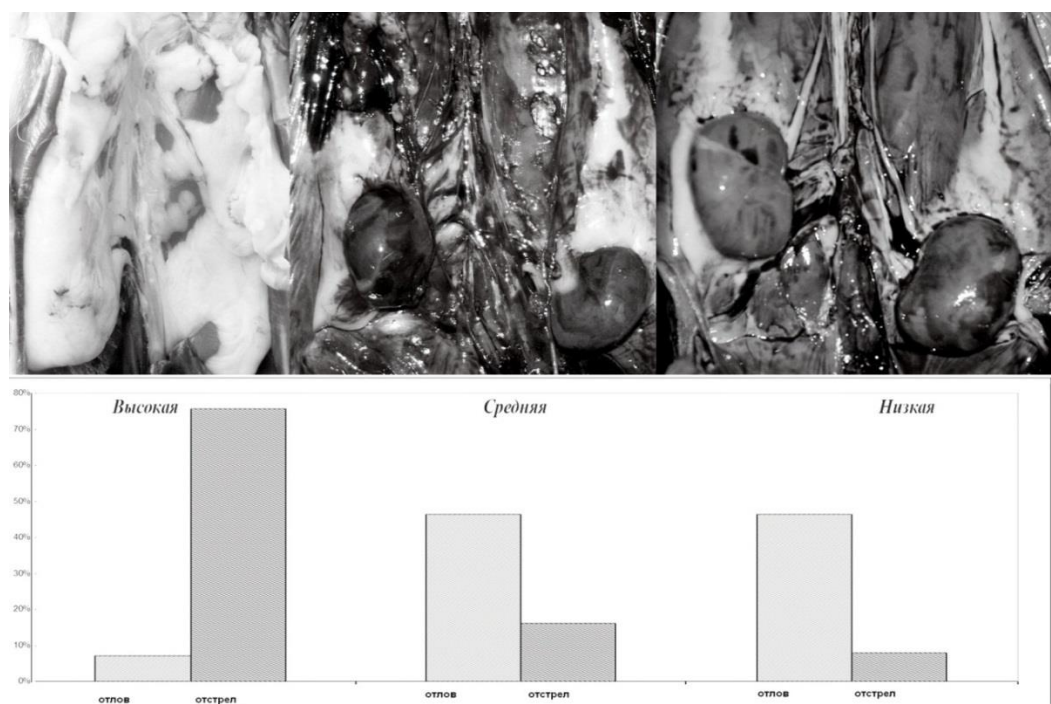


Рис.5. Выраженность жировой капсулы почек по трех балльной шкале (слева направо): **высокая** — поверхность капсулы значительно превышает поверхность почек; **средняя** — поверхность капсулы равна или несколько превышает поверхность почек; **низкая** — поверхность капсулы явно меньше поверхности почек.

Среди зайцев, пойманных борзыми, особи с низкой величиной жировой капсулы почек встречаются значимо чаще, чем среди отстрелянных – там преобладает большая капсула. Напротив, особи со следами старых подкожных рубцов встречаются значимо чаще среди пойманных борзыми. Еще одним индикатором состояния особи является количество микрофлоры поверхности тела: эта работа была начата еще в 90х годах прошлого века. Первоначально эксперименты проводили на лабораторных животных, потом метод применили к зайцам. Оказалось, что количество микроорганизмов в отпечатке с мочки носа на агаре значимо выше у зайцев, пойманных борзыми, чем у отстрелянных.

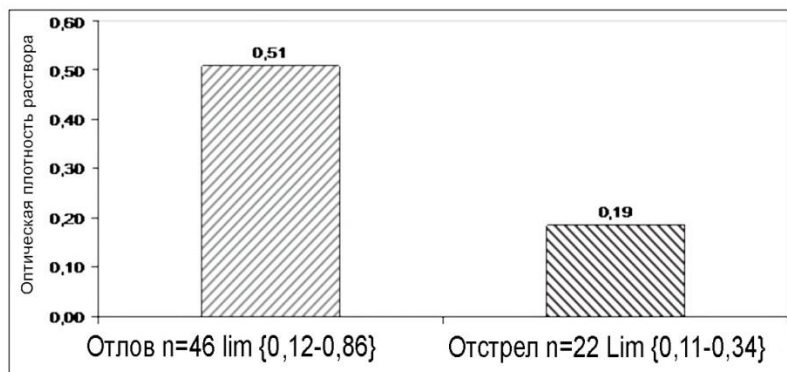


Рис. 6. Соотношение и количество микроорганизмов в выборках «отлов» и «отстрел».

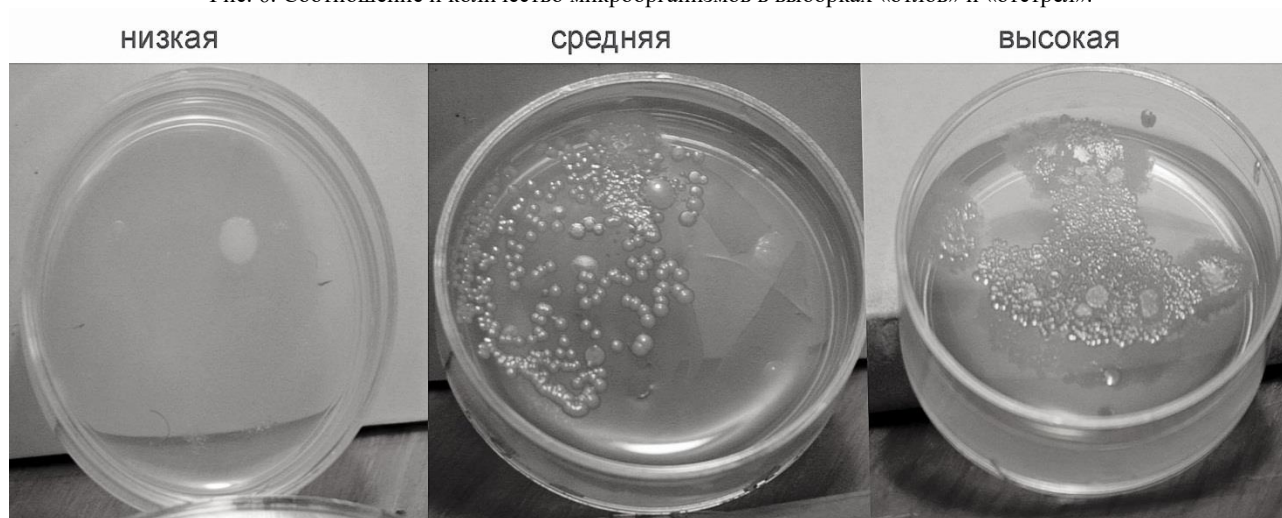


Рис.7. Инкубированные отпечатки микрофлоры трех собак, различающихся по состоянию здоровья. Пробы от здорового животного (низкое), не совсем здорового (среднее) и серьезно больного (высокое) собак (а); Количество микрофлоры у зайцев в группах «отлов» и «отстрел» (оценка по оптической плотности смыва, St, $p < 0,01$) (б).

Таким образом, результаты применения трех способов характеристики состояния зайцев совпали – борзые ловят животных, чье физиологическое состояние хуже, чем у других особей, они менее приспособлены. Однако каков механизм действия этих индикаторов и как он связан с выбором жертвы?

Общий принцип действия «микробиологического» индикатора был впервые предложен В.Е.Соколовым с соавторами [19,20]. Он основан на ряде этапов взаимодействия макроорганизмов (эукариотов) и микроорганизмов (прокариот).

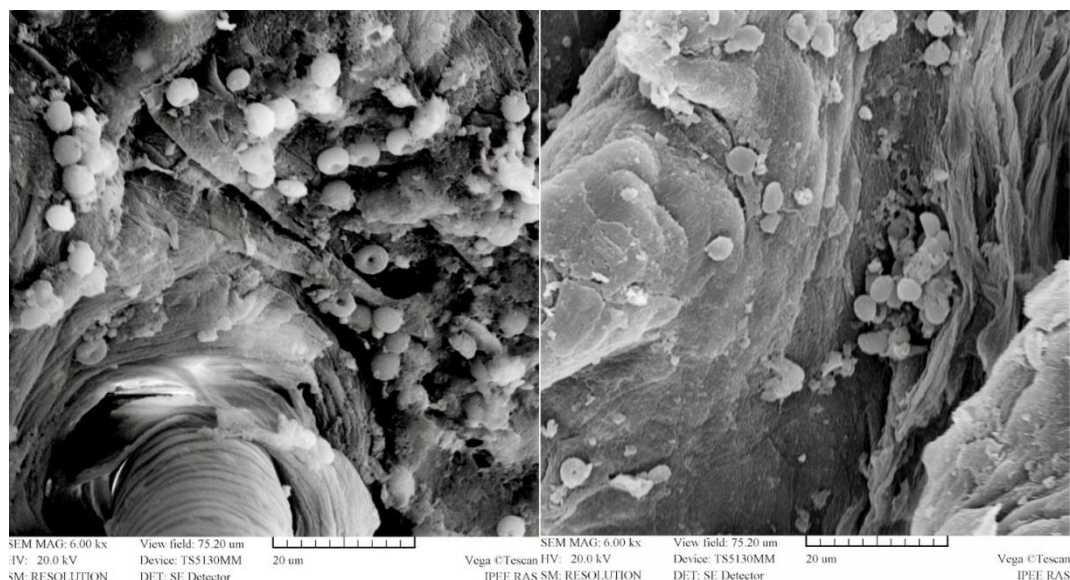


Рис.8. Микрофлора поверхности носа зайца-русака

С учетом современных научных данных этот механизм можно описать следующим образом. Внутренние полости и внешние поверхности любого многоклеточного организма населяют микроорганизмы – симбиотические, патогенные, нейтральные – совокупность которых составляет нормальную, условно-патогенную и патогенную микрофлору. Они объединены в сообщества, микробиомы отдельных поверхностей (полостей), образующие микробиоту организма. Количество и состав микроорганизмов различен в отдельных биомах и определяется как состоянием тела хозяина (температура, влажность, иммунный ответ, питательные и антибактериальные вещества и др.), так и взаимодействием микроорганизмов между собой (авторегуляторные системы, конкуренция и симбиоз видов, системы апоптоза). При изменении состояния макроорганизма изменяются численность и состав микрофлоры. Это обусловлено тем, что при любом заболевании, физической или психической нагрузке макроорганизма развивается генерализованный адаптационный синдром – стресс-реакция, стресс. Он связан с выбросом адреналина (его также называют адреновазовой реакцией) и усилением продукции кортикостероидов, запускающих сложные каскады физиологических и гормональных реакций. Но первыми физиологическими изменениями при стрессе являются изменение температуры, кровоснабжения (частоты сердечных сокращений и тонуса сосудов) и продукции цитокинов (гормоноподобных белков и пептидов, производных иммунной системы). Эти изменения прямо влияют на развитие поверхностной микрофлоры. Первоначально легкое (десятые доли градуса в отдельных частях тела) повышение температуры поддерживает размножение нормальной микрофлоры и ее численность растет. Разумеется, помимо температуры, меняется и влажность, и доставка питательных и антибактериальных веществ. Происходит количественное изменение микрофлоры. Разберем дальнейшие события на примере температуры. Если повышение температуры длительное или сильное, создаются преимущественные условия для жизни иных бактерий, т.е. те, кому подходит более высокая температура, начинают усиленно размножаться, а развитие и размножение других (нормальной микрофлоры) замедляется, приостанавливается. Это ведет к смене качественного состава и поверхность оккупирует уже не нормальная, а условно-патогенная и патогенная микрофлора. Патогенная микрофлора, при благоприятных для нее условиях, может стать самостоятельным источником заболевания.

Для нашей работы важно, что индивидуальные особенности развития генерализованного адаптационного синдрома у разных животных одного и того же вида позволяют сравнить благополучие особей, т.к. ведут к изменению количества микроорганизмов, перерабатывающих все выделения макроорганизма-хозяина. Обработка этих выделений происходит с единым механизмом, в одной системе, т.е. изменения запаха носят сопоставимый характер у разных особей и представителей разных видов животных. Таким образом, независимо от состава воздействий, влияющих на животное, и этиологии изменений, приводящих к развитию стресс-реакции и сопровождающих ее, происходят изменения запаха по одной схеме, что и создает маркер неблагополучия, распознаваемый хищником. Необычный, более сильный, резкий, возможно, более сложный (многокомпонентный) запах служит сигналом для хищника о неблагополучии жертвы, т.е. целесообразности продолжения преследования.

Следует учитывать, что универсальность обонятельного сигнала сочетается с его недостаточной точностью: определение качества жертвы требует прослеживания или прогонов. Всегда возможны ошибки хищника, что, собственно, и объясняет далекую от 100% успешность как диких хищных, так и модельного вида. При наблюдении за охотой борзых на сайгаков приходилось наблюдать, что изобилие потенциальных жертв (большие стада или плотно сбитые группировки сайгаков) не повышали успешность охоты. Напротив, в таких случаях борзые прекращали преследование, не пытаясь атаковать. Это соответствует наблюдением в саванне: хищники и травоядные спокойно перемещаются в пределах видимости друг от друга, первые – не пробуют атаковать, вторые – не переходят к бегству.

Результаты, полученные в естественных экспериментах (борзые собаки и два вида диких травоядных) можно экстраполировать и на взаимодействие диких наземных хищников с их потенциальной добычей. До перехода к атаке хищники наблюдают за травоядными, потом, нередко, атакуют выбранное животное. Еще чаще они испугивают стадо, но преследуют вяло, трусцой. Иногда хищники разбивают стадо и нагоняют небольшие группы копытных на затаившихся членов стаи (прайда), но загонщики не стремятся атаковать и не пытаются гнать с максимальной скоростью. Оценка целесообразности ускорения движения, атаки и собственно выбор добычи происходят в ходе прогона. В этом некоторое отличие борзых – они начинают преследование с максимальной скоростью и уже в ходе преследования переключаются в режим атаки или прекращают скачку, что, конечно, требует больших затрат энергии. Дикие хищники-загонщики – волки, гиены, гиеновые собаки, койоты оценивают шансы на успешность охоты до перехода к преследованию на максимальной скорости. Они используют более широкий диапазон способов определения перспективности охоты – и запах, и визуальные наблюдения, и провокационные действия, позволяющие выявить доступность или недоступность объекта. Разумеется, немалое значение в успехе диких хищников является и выбор рельефа охоты, более удобного для них, чем для травоядных. Во всех случаях и хищники, и их жертвы оценивают свои возможности относительно друг-друга.

Гомология охотничьего поведения борзых и хищников-загонщиков несомненна. Это позволяет обобщать эволюционные последствия влияния хищников на популяции их жертв и эволюции самих хищников.

Выше обосновано представление о том, что хищники изымают из популяций травоядных тех животных, чья приспособленность ниже средней для данной популяции. Выживают, т.е. проходят естественный отбор, те организмы, чья приспособленность выше. Следовательно, непосредственный результат влияния хищничества на качественный состав популяций травоядных состоит в поддержании популяционной нормы по приспособленности. Сохранение нормы, в свою очередь, означает медленность темпов эволюции. Отбор хищником тормозит прогрессивную эволюцию прежде всего потому, что стресс – универсальный генерализованный адаптационный синдром – является единым способом реакции организма на множество разных нарушений. В результате отбор, осуществляемый хищником против каждого из этих нарушений, происходит с низкой интенсивностью и эффективностью.

Тем не менее, экологические наблюдения свидетельствуют о ко-адаптации хищников и их потенциальной добычи. Травоядные достигают компромисса между временем, затрачиваемым на пастбу и тревожным поведением. Хищники, напротив, соблюдают баланс между скрытным приближением к добыче и провокативным поведением, позволяющим им с наименьшими энергетическими затратами выбрать доступную жертву. При этом хищники вынуждают потенциальных жертв проявить свои возможности и спастись. Влияние хищников на популяции травоядных замедляет, но не останавливает ко-адаптивную эволюцию соседних звеньев в цепях питания. Вероятно, это связано с тем, что хищники – наиболее постоянная причина элиминации травоядных. Иные факторы среды – экстремальные погодные явления, эпизоотии и т.п. не регулярны, хотя и повторяются исторически.

С другой стороны, приспособленность травоядных не позволяет хищникам стать настолько многочисленными и эффективными, чтобы подорвать воспроизводство травоядных. Численность популяций хищников и их добычи испытывает сопряженные колебания. В результате постоянного взаимодействия в длительной череде поколений медленно, но непрерывно происходит ко-адаптивная эволюция соседних звеньев пищевых цепей. Она не может разорвать соседние звенья, сделать травоядных недоступными хищникам или хищников способными убить любое травоядное.

Библиографический список

1. Филонов К.П., 1989. Копытные животные и крупные хищники на заповедных территориях. М.; Наука, С. 252.
2. Husseman, J. S., Murray, D. L., Power, G., Mack, C., Wenger, C. R., & Quigley, H., 2003. Assessing differential prey selection patterns between two sympatric large carnivores. *Oikos*, 101(3), 591-601.

3. Sinclair A. R. E., Arcese P. Population consequences of predation-sensitive foraging: the Serengeti wildebeest // *Ecology*. – 1995. – Т. 76. – №. 3. – С. 882-891.
4. Gazzola A., Bertelli I., Avanzinelli E. et al., 2005. Predation by wolves (*Canis lupus*) on wild and domestic ungulates of the western Alps, Italy // *J. Zool.* V. 266. Is. 2. P. 205–213.
5. Суворов А.П., 2005. Волк Тунгусского плато – проблема хищничества // *Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов: мат-лы междунар. науч.-практ. конф.* – 2005. – С. 26-30.
6. Hayward M. W., Kerley G. I. H. Prey preferences of the lion (*Panthera leo*) // *J. of zoology*. – 2005. – Т. 267. – №. 3. – С. 309-322.
7. Hayward M. W. et al. Prey preferences of the leopard (*Panthera pardus*) // *J. of Zoology*. – 2006. – Т. 270. – №. 2. – С. 298-313.
8. Юдаков А. Г., Николаев И. Г. Зимняя экология амурского тигра. – 2012.
9. M. Wilson, J. C. Lowe, K. Roskill, P. E. Hudson, K. A. Golabek & J. W. McNutt, 2013. Locomotion dynamics of hunting in wild cheetahs // *Nature* 498, 185–189
10. Creel S., Creel N. M. Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus* // *Animal Behaviour*. – 1995. – Т. 50. – №. 5. – С. 1325-1339.
11. Соколов В.Е., Северцов А.С., Шубкина А.В., 1990 (а). Моделирование селективного воздействия хищника на жертву: использование борзых собак для отлова сайгаков. // *Зоол. Журн.* Т. 69. № 10. С.117-125.
12. Шубкина А.В., Северцов А.С., Чаянов Н.В., 2008. Возможности применения аппаратно-программного комплекса на базе GPS для характеристики передвижений и поведения животных степной и лесостепной зон. // *Зоол. Ж.* Т. 87, в. 11, сс. 1–11.
13. Губин П.М., 1891. Полное руководство ко псовой охоте // М. 347 с
14. Ерофеева Е.В., 2019. Неинвазивный метод оценки благополучия животных // *Вестник охотоведения*, №4, в печати
15. Riney, T. 1955. Evaluating condition of free-ranging red deer (*Cervus elaphus*) with special reference to New Zealand. // *New Zealand Journal of Science*, 36:429-463.
16. Vicente, J., Perez-Rodriguez, L., Gortazar, C. 2007. Sex, age, spleen size, and kidney fat of red deer relative to infection intensities of the lungworm *Elaphostrongylus cervi* // *Naturwissenschaften*. V.94. Is.7. pp.581-587.
17. Sokos, C., Andreadis, K., Papageorgiou, N., 2015. Diet adaptability by a generalist herbivore: the case of brown hare in a Mediterranean agroecosystem. Springer. *Zoological Studies* 54:27. pp. 2-9
18. Geist V., 1986. New evidence of high-frequency of antler wounding in cervids // *Can. J. Zool.-revue canadienne de zoologie*. V.64 Is.2 P.380
19. Соколов В.Е., Ушакова Н.А., Абрамова О.Ю., Шубкина А.В., 1990. Реакция микробных ассоциаций на поверхности кожи млекопитающих на изменение физиологического состояния организма // *Изв. АН СССР, сер. Биол.* Т.5. С. 694-700.
20. Соколов В.Е., Ушакова Н.А., Шубкина А.В., Неклюдова Т.И. 1991. Стресс – как фактор, нарушающий стабильность кожных микробных ассоциаций // *ДАН СССР*. Т.317. №3. С.764-768.

Bibliograficheskij spisok

1. Filonov K.P., 1989. Kopytnye zhivotnye i krupnye hishchniki na zapovednyh territoriyah. М.; Nauka, S. 252.
2. Husseman, J. S., Murray, D. L., Power, G., Mack, C., Wenger, C. R., & Quigley, H., 2003. Assessing differential prey selection patterns between two sympatric large carnivores. *Oikos*, 101(3), 591-601.
3. Sinclair A. R. E., Arcese P. Population consequences of predation-sensitive foraging: the Serengeti wildebeest // *Ecology*. – 1995. – Т. 76. – №. 3. – С. 882-891.
4. Gazzola A., Bertelli I., Avanzinelli E. et al., 2005. Predation by wolves (*Canis lupus*) on wild and domestic ungulates of the western Alps, Italy // *J. Zool.* V. 266. Is. 2. P. 205–213.
5. Suvorov A.P., 2005. Volk Tungusskogo plato – problema hishchnichestva // *Ohrana i racional'noe ispol'zovanie zhivotnyh i rastitel'nyh resursov: mat-ly mezhdunar. nauch.-prakt. konf.* – 2005. – С. 26-30.
6. Hayward M. W., Kerley G. I. H. Prey preferences of the lion (*Panthera leo*) // *J. of zoology*. – 2005. – Т. 267. – №. 3. – С. 309-322.
7. Hayward M. W. et al. Prey preferences of the leopard (*Panthera pardus*) // *J. of Zoology*. – 2006. – Т. 270. – №. 2. – С. 298-313.
8. YUdakov A. G., Nikolaev I. G. Zimnyaya ekologiya amurskogo tigra. – 2012.
9. M. Wilson, J. C. Lowe, K. Roskill, P. E. Hudson, K. A. Golabek & J. W. McNutt, 2013. Locomotion dynamics of hunting in wild cheetahs // *Nature* 498, 185–189
10. Creel S., Creel N. M. Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus* // *Animal Behaviour*. – 1995. – Т. 50. – №. 5. – С. 1325-1339.
11. Sokolov V.E., Severcov A.S., SHubkina A.V., 1990 (a). Modelirovanie selektivnogo vozdejstviya hishchnika na zhertvu: ispol'zovanie borzyh sobak dlya otlova sajgakov. // *Zool. ZHurn.* Т. 69. № 10. С.117-125.
12. SHubkina A.V., Severcov A.S., CHayanov N.V., 2008. Vozmozhnosti primeneniya apparatno-programmnogo kompleksa na baze GPS dlya harakteristiki peredvizhenij i povedeniya zhivotnyh stepnoj i lesostepnoj zon. // *Zool. ZH.* Т. 87, в. 11, сс. 1–11.
13. Губин П.М., 1891. Полное руководство ко псовой охоте // М. 347 с
14. Ерофеева Е.В., 2019. Неинвазивный метод оценки благополучия животных // *Вестник охотоведения*, №4, в печати
15. Riney, T. 1955. Evaluating condition of free-ranging red deer (*Cervus elaphus*) with special reference to New Zealand. // *New Zealand Journal of Science*, 36:429-463.
16. Vicente, J., Perez-Rodriguez, L., Gortazar, C. 2007. Sex, age, spleen size, and kidney fat of red deer relative to infection intensities of the lungworm *Elaphostrongylus cervi* // *Naturwissenschaften*. V.94. Is.7. pp.581-587.
17. Sokos, C., Andreadis, K., Papageorgiou, N., 2015. Diet adaptability by a generalist herbivore: the case of brown hare in a Mediterranean agroecosystem. Springer. *Zoological Studies* 54:27. pp. 2-9
18. Geist V., 1986. New evidence of high-frequency of antler wounding in cervids // *Can. J. Zool.-revue canadienne de zoologie*. V.64 Is.2 P.380

19. Sokolov V.E., Ushakova N.A., Abramova O.YU., SHubkina A.V., 1990. Reakciya mikrobnih asociacij na poverhnosti kozhi mlekoopitayushchih na izmenenie fiziologicheskogo sostoyaniya organizma // Izv. AN SSSR, ser. Biol.T.5. S. 694-700.
20. Sokolov V.E., Ushakova N.A., SHubkina A.V., Neklyudova T.I. 1991. Stress – kak faktor, narushayushchij stabil'nost' kozhnyh mikrobnih asociacij // DAN SSSR. T.317. №3. S.764-768.

УДК 575.86:591.2

DOI: 10.24411/9999-025A-2019-10008

ЦЕНТРАЛЬНАЯ АЗИЯ КАК ЦЕНТР ПОЛИТОПНОГО ВИДООБРАЗОВАНИЯ МИКРОБА ЧУМЫ *YERSINIA PESTIS*: ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

Сунцов Виктор Васильевич

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия,
vvsuntsov@rambler.ru*

Специализация *Y. pestis* в Центральной Азии была «Дарвиновской» и происходила одновременно в трех географических популяциях *Marmota sibirica*: *M. sibirica* (2.ANT3), *M. sibirica caliginosus* (3.ANT2) и *M. sibirica* ssp. (4.ANT1). Экологические данные и некоторые выводы молекулярной генетики указывают на параллелизм в характеристике чумного микроба и отсутствие консолидированных филогенетических ветвей 0.ANT, 0.PE и 2.MED.

Ключевые слова: *Yersinia pestis*, *Marmota sibirica*, географические популяции, территориальная экспансия, филогенез, геноварианты.

CENTRAL ASIA AS A CENTER FOR POLYTOPIC SPECIATION OF THE MICROBE PLASMA *YERSINIA PESTIS*: ECOLOGICAL AND MOLECULAR GENETIC ASPECTS

Viktor V. Suntsov

Institute of Ecology and Evolution A.N. Severtsov RAS, Moscow, Russia,

Speciation of *Y. pestis* in Central Asia was "Darwinian" and occurred contemporaneously in three geographical populations of the Mongolian Marmot (*Marmota sibirica*): *M. sibirica sibirica* (2.ANT3), *M. sibirica caliginosus* (3.ANT2) and *M. sibirica* ssp. (4.ANT1). Ecological data and some conclusions of molecular genetic indicate parallelism in speciation of the plague microbe and the absence of consolidated phylogenetic branches 0.ANT, 0.PE and 2.MED.

Keywords: *Yersinia pestis*, *Marmota sibirica*, geographic populations, territorial expansion, phylogenesis, genovariants.

Штаммы возбудителя чумы – микроба *Yersinia pestis* – по биохимическим показателям дифференцируют на биологические варианты (биовары): древний – antique (генетический эквивалент обозначают аббревиатурой ANT), средневековый – mediaevalis (MED) и восточный – orientalis (ORI), полевковые – pestoides (PE) и промежуточный – intermedium (IN) [1,2]. Древний биовар свойствен очагам чумы с основными хозяевами – сурками, поэтому исходными носителями чумы в природе многие исследователи считают сурков [3]. Современные молекулярно-генетические (МГ) технологии при изучении микроба чумы и полногеномное секвенирование штаммов возбудителя из многих очагов на различных континентах позволили создать детальную схему глобальной филогении чумного патогена [1,2]. В МГ-подходе филогенетическое древо представлено ветвями 0, 1, 2, 3 и 4. Корневая ветвь 0.ANT разделяется на ветви первого порядка 0.PE, 1.ANT, 2.ANT, 3.ANT и 4.ANT. От ветви 1.ANT позднее отделились ветви 1.IN и 1.ORI, а от ветви 2.ANT – ветвь 2.MED. От корня 0.ANT отдельно отделились объединенные в кластер Pestoides базальные ветви 0.PE1–0.PE10. Полагают, что эти ветви появились значительно раньше, чем 1.ANT, 2.ANT, 3.ANT, 4.ANT, 2.MED, 1.IN и 1.ORI [4]. В целом, предложенная в форме дихотомического МГ-древа внутривидовая структура *Y. pestis* выглядит вполне логичной [1].

Однако имеется альтернативный взгляд на форму филогенетического древа *Y. pestis*, предполагающий наличие параллелизмов во внутривидовой эволюции этого микроба. Так, Zhou et al. [4] полагают, что исходный возбудитель чумы, возникший на степных пространствах от Средней Азии до Дальнего Востока, распространялся к югу естественным путем двумя самостоятельными маршрутами. Первый – из Средней Азии на Алтай и далее через Тянь-Шань на Тибетское нагорье, откуда уже в постантинское время в юго-восточном Китае перешел в популяции синантропных крыс, с которыми освоил Африканский континент, Новый Свет и многие крупные океанические острова. Второй – из южной Сибири на Хэнтэй, в Маньчжурию и далее до Лессового плато в бассейне реки Хуанхэ. Генетические варианты микроба чумы на маршрутах экспансии, как полагают авторы, автономно формировались гостальной средой, т.е. популяциями сурков, сусликов, песчанок, полевков и пищух, ставших основными хозяевами микроба в конкретных очагах. Li et al. [5] по данным МГ-анализа полагают,