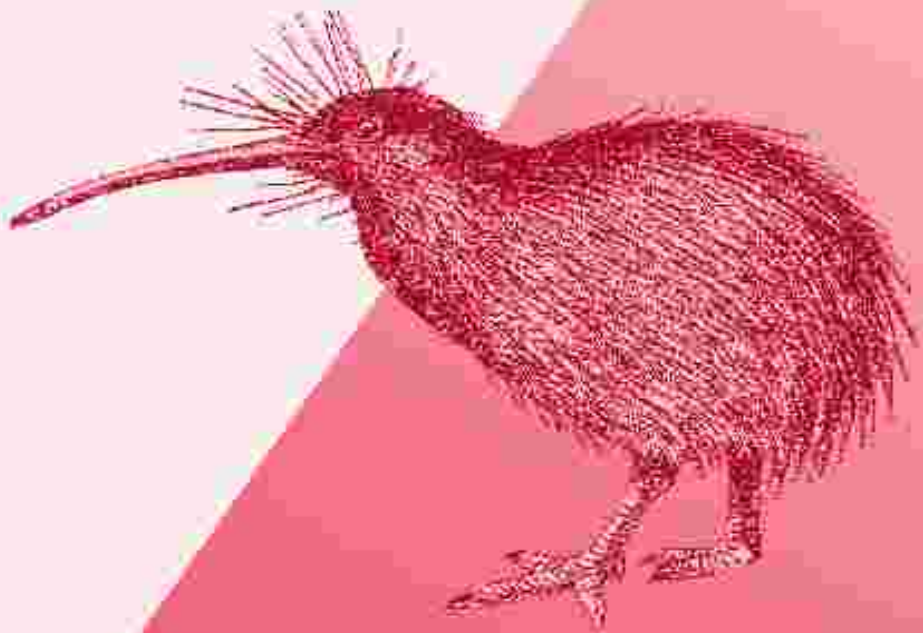


ISSN 2312-2579

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ
МОРФОЛОГИЯ,
ЭКОЛОГИЯ И
ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ
ЖИВОТНЫХ**



2017

**НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ
Том 17 № 1**

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ 2017
И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ЖИВОТНЫХ Том 17
№ 1

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ КАФЕДРЫ ЗООЛОГИИ РГПУ ИМ. А. И. ГЕРЦЕНА
Выходит 2 раза в год

СОДЕРЖАНИЕ

Зоология беспозвоночных

Н. П. Исакова. Морфология и таксономическая принадлежность метацеркарий *Leucochloridiomorpha* Gower, 1938 (Trematoda, Leucochloridiomorphae) из моллюсков *Viviparus viviparus* г. Санкт-Петербурга..... 3

П. В. Озерский. Новые находки обыкновенного пластинокрыла (*Phaneroptera falcata* (Poda, 1761), Orthoptera, Tettigoniidae) в Псковской области..... 9

А. С. Токмакова. Современные представления о гемопоэзе пульмонат..... 12

Зоология позвоночных

А. Д. Миронов. Пространственная организация поселений желтого суслика *Spermophilus fulvus* Licht. 26

Информация об авторах..... 50

FUNCTIONAL MORPHOLOGY, ECOLOGY AND 2017
LIFE-CYCLES OF ANIMALS Volume 17
№ 1

SCIENTIFIC JOURNAL OF THE DEPARTMENT OF ZOOLOGY
OF A. I. HERZEN STATE PEDAGOGICAL UNIVERSITY OF RUSSIA
Issued 2 times a year

CONTENTS

Invertebrate Zoology

N. P. Isakova. Morphology and taxonomy of the *Leucochloridiomorpha* Gower, 1938 Metacercaria from the mollusks *Viviparus viviparus* of Saint-Petersburg [in Russian]..... 3

P. V. Ozerski. New records of the sickle-bearing bush-cricket (*Phaneroptera falcata* (Poda, 1761), Orthoptera, Tettigoniidae) in Pskov province [in Russian]..... 9

A. S. Tokmakova. Modern ideas on the hemopoiesis of pulmonates [in Russian]..... 12

Vertebrate Zoology

A. D. Mironov. Spatial organization of settlements of yellow ground squirrels (*Spermophilus fulvus* Licht.)..... 26

Information about authors..... 50



Зоология беспозвоночных

Invertebrate Zoology

**МОРФОЛОГИЯ И ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ПРИНАДЛЕЖНОСТЬ
МЕТАЦЕРКАРИЙ *LEUCOCHLORIDIOMORPHA* GOWER, 1938
(TREMATODA, LEUCOCHLORIDIOMORPHIDAE)
ИЗ МОЛЛЮСКОВ *VIVIPARUS VIVIPARUS* Г. САНКТ-ПЕТЕРБУРГА**

Н. П. Исакова

Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, наб. р. Мойки, д. 48, 191186, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: i_nr@mail.ru

Описана морфология метацеркарий *Leucochloridiomorpha constantiae* из моллюсков *Viviparus viviparus*, собранных в водоемах Санкт-Петербурга. Произведено сравнение обнаруженных личинок с описаниями всех известных представителей рода *Leucochloridiomorpha*.

Ключевые слова: метацеркарии; *Viviparus viviparus*; *Leucochloridiomorpha constantiae*; *Leucochloridiomorpha*.

С целью изучения трематодофауны моллюсков были произведены сборы *Viviparus viviparus* в водоемах Петроградского, Фрунзенского и Выборгского районов Санкт-Петербурга. Работа проводилась в июне, июле и сентябре 2016 года. Всего было вскрыто более 100 лужанок. Высота раковины улиток составляла от 8 до 30 мм.

Таблица 1. Размерные характеристики метацеркарий *Leucochloridiomorpha constantiae* (мкм)

	Длина	Ширина	Ротовая присоска	Глотка	Брюшная присоска	Правый семенник	Левый семенник	Яичник
Наши данные (in vivo)	900—1197	333—396	90—108 × 135—137	50 × 65	162—241 × 180—245	40 × 42	33 × 46	
Наши данные (тотальные препараты)	590—770	210—265	86—108 × 77—120	42—59 × 47—60	153—187 × 157—186	34—53	37—55	18—20 × 24—39
Mueller, 1935 (in vivo)	1300	400	150	70	230			
Allison, 1943 (in vivo)	1200	370						
Allison, 1943 (после фиксации Буэном)	1083	354						
Судариков, 2002	890—985	320—504	89—112 × 92—113	48—59 × 40—60	165—230 × 181—234	30—46	45—61	20—48 × 22—40

В *Viviparus viviparus* из Верхнего Суздальского озера и реки Чухонки были обнаружены неинцистированные метацеркарии сем. *Leucochloridiomorphae*. Зараженными были только самцы с высотой раковины более 15 мм. Локализовались личинки под раковиной и в протоках мужской половой системы.

Полученных при вскрытии метацеркарий изучали *in vivo*, а также фиксировали 70%-м этиловым спиртом, окрашивали квасцовым кармином по стандартной методике и заключали в бальзам. Изучение морфологии проводили с помощью микроскопов Leica 500. Измерения проводили на тотальных препаратах с использованием микроскопа Leica dm 5000. 10 особей было измерено *in vivo* (табл. 1).

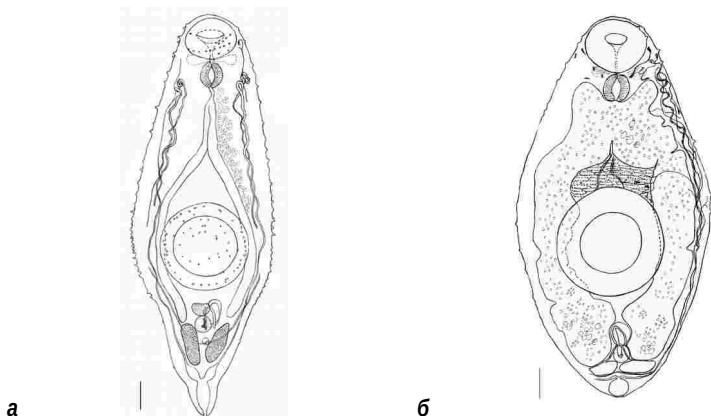


Рис. 1. Метацеркария *Leucochloridiomorpha constantiae*: а — внешний вид формы МЦ 2; б — внешний вид формы МЦ 1. Масштабные линейки 50 мкм.

Личинки различались между собой по ряду признаков. Для удобства описания мы выделили 2 формы: МЦ 1 и МЦ 2 (рис. 1: а, б). Первые встречались в обоих водоемах, метацеркарии второй формы были отмечены только в реке Чухонке.

Метацеркарии белого, желто-красного или желто-оранжевого цвета. Тело личинок вытянутое, наиболее широкое в области брюшной присоски. Размеры метацеркарий $692 \pm 62 \times 240 \pm 16$ мкм¹. Покровы лишены шипиков. Присоски хорошо развиты. Брюшная присоска значительно крупнее ротовой (соотношение диаметров ротовой и брюшной присосок от 1:1,7 до 1:2,2). Ротовая присоска размером $96 \pm 8 \times 93 \pm 15$ мкм открывается субтерминально на вентральной стороне тела. Префаринкс короткий. Глотка округлая или грушевидная (в зависимости от степени сокращения личинки). Ее размер $51 \pm 6 \times 53 \pm 4$ мкм. Пищевод длиной 40—95

1 Здесь и далее приведены результаты измерений, выполненных на тотальных препаратах, окрашенных кармином.

мкм. Ветви кишечника длинные, но не достигают уровня семенников. В пищеварительной системе большинства метацеркарий содержится пища. Брюшная присоска крупная ($169 \pm 13 \times 169 \pm 9$ мкм). Толщина ее мышечной стенки в среднем составляет 40 мкм. Гонады занимают заднюю часть тела. Они образуют треугольник. Семенники расположены, как правило, симметрично. Перед ними лежит яичник, который занимает медиальное положение или незначительно смещен вправо. Яичник шаровидный, овальный или грушевидной ($19 \pm 1 \times 28 \pm 6$ мкм). Семенники овальные. Их размеры $28-48 \times 34-55$ мкм. Левый семенник часто немного крупнее. Парные семяпроводы направляются вперед и сливаются в короткий проток, за которым следует наружный семенной пузырек. Последний вентральнее яичника широкой петлей поворачивает к заднему концу тела и переходит в тонкий семяизвергательный канал. Зачаток сумки цирруса лежит в середине треугольника, образованного гонадами. Желточников нет. Продольные протоки желточников можно проследить до уровня передней границы брюшной присоски. Поперечные участки протоков желточников и зачаток оотипа расположены между семенниками (рис. 1а, 2а) или смещены назад (рис. 1б, 2б). Положение протоков зависит от степени сокращения заднего конца тела метацеркарии. Яйцевод, желточный резервуар, общий проток желточников и оотип обычно расположены по медиальной линии тела. Лауреров канал открывается дорсально немного правее оотипа. Зачаток матки отходит от оотипа справа, проходит поперек дорсальнее яичника, образует петлю около левого семенника, переходит в метратерм. Половой атриум расположен вентральнее оотипа, впереди желточного резервуара, между семенниками.

Передняя часть восходящего канала экскреторной системы расширена и снабжена пучками очень крупных ресничек. На уровне глотки каналы образуют несколько петель и поворачивают назад. Перед впадением в экскреторный пузырек каналы ампулообразно расширяются. У живых метацеркарий эти участки и пузырек последовательно сокращаются. На тотальных препаратах хорошо видна мускулистая стенка пузыря и сифонов. Выделительное отверстие открывается терминально на заднем конце тела.

Поверхность метацеркарий обеих форм несет папиллы. У МЦ 2 они лучше

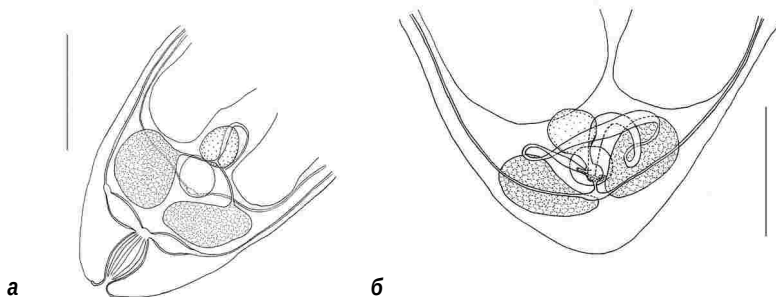


Рис. 2. Метацеркария *Leucochloridiomorpha constantiae*: а — задний конец тела метацеркарии (вид с вентральной стороны); б — половая система (вид с дорсальной стороны). Масштабные линейки 50 мкм.

выражены и покрывают все тело. До уровня задней границы брюшной присоски их много, ближе к заднему концу тела их число резко сокращается. Особенно много папилл в районе ротовой присоски. На поверхности присосок папиллы образуют рисунок из неровных концентрических кругов. На ротовой присоске их 4. Поверхность МЦ 1 несет значительно меньше папилл, и располагаются они только до уровня задней границы брюшной присоски.

Форма различается также характером скульптуры покровов тела. МЦ 2 имеет сильно складчатую поверхность: многочисленные продольные гребни пересекаются поперечными. У МЦ 1 складчатость менее выражена. Вероятнее всего эти различия связаны с возрастными особенностями личинок. Такой вывод можно сделать основываясь на работе Фонта и Витрока, в которой было показано, что в процессе маритогонии поверхность тела *Leucochloridiomorpha constantiae* утрачивает сложную скульптуру и постепенно становится гладкой (Font and Wittrock, 1980).

Обнаруженные метацеркарии обладают признаками, характерными для семейства Leucochloridiomorphidae Yamaguti, 1958 и рода *Leucochloridiomorpha* Gower, 1938.

На данный момент существует описание 5 видов рода *Leucochloridiomorpha*: *L. constantiae* Allison, 1943, *L. papillata* Shoemaker, 1961, *L. lutea* Voelker, 1963, *L. skrjabini* Khaziev, 1963, *L. clangula* Zinovev, 1969. В 1971 году Пойманская объединила *L. skrjabini* с *L. lutea*, а *L. papillata* с *L. constantiae* (Pojmanska, 1971). Поскольку описание *L. clangula* ей, видимо, было неизвестно, она постулирует наличие двух видов рода *Leucochloridiomorpha*: *L. lutea* и *L. constantiae*. В отечественной литературе до сих пор фигурирует вид *L. skrjabini* (Кириллов и др., 2012). В определителе марит водоплавающих птиц Америки 1981 года присутствует 4 вида рода (McDonald, 1981). Только *L. skrjabini* вслед за Пойманской автор считает синонимом *L. lutea*.

Из описанных пяти видов рода только для трех известны метацеркарии: *L. constantiae*, *L. lutea*, *L. papillata*.

Обнаруженные нами экземпляры соответствуют описанию *Cercariaeum constantiae* (Mueller, 1935) и метацеркарии *Leucochloridiomorpha constantiae* (Allison, 1943; Font, Wittrock, 1980). Они обладают вытянутым телом, терминальным мочевым пузырьком, овальными семенниками, расположенными симметрично или немного сдвинутыми по диагонали (именно такое положение показано на рисунке в работе Allison, 1943), зачатком наружного семенного пузырька, лежащего поверх яичника (Allison, 1943), вентрально расположенным половым атриумом, открывающимся между семенниками, а также сложной организацией поверхности тела, несущей гребни и папиллы.

Ни одна из обнаруженных личинок не может быть определена как

L. clangula. В соответствии с описанием В. И. Зиновьева половая бурса у *L. clangula* располагается позади округлых семенников, а яичник сильно сдвинут вправо (Зиновьев, 1969). Кроме того, размеры наших метацеркарий равны или превышают указанные в описании размеры марит *L. clangula* (длины тела всего 590—700 мкм).

Метацеркарии *L. constantiae* и *L. lutea* различаются формой тела: первый овальный, у второго сильно заужен задний конец тела. Этот признак не надежен и зависит от возраста личинки, а также от обработки материала в процессе изготовления препарата. Также сложно ориентироваться и на длину пищевода, которая меняется с возрастом. Мариты и зрелые метацеркарии *L. constantiae* и *L. lutea* надежно отличаются локализацией наружного семенного пузырька (Allison, 1943; Voelker, 1963), а также положением полового атриума: у *L. lutea* он расположен позади семенников, а у *L. constantiae* — впереди семенников или между ними (Mueller, 1935; Allison, 1943; Voelker, 1963). Эти признаки, а также разница в положении желточников у марит позволили Травассосу и Кону выделить *L. lutea* в отдельный род — *Voelkeria* (Travassos, Kohn, 1966). Последний в 1971 году был упразднен Пойманской (Pojmanska, 1971). Немаловажным на наш взгляд является различное положение полового атриума относительно оотипа и поперечных участков протоков желточников.

По количеству и выраженности папилл МЦ 2 похожа на *L. papillata*. Однако детальное изучение метацеркарий и марит *L. constantiae* показало, что на их поверхности также присутствуют папиллы, окружающие ротовую присоску и половые отверстия (Font, Wittrock, 1980). Форма семенников и ряд других признаков были отмечены Пойманской (Pojmanska, 1971), как не достаточные для выделения этого вида.

Итак, обнаруженные нами метацеркарии семейства *Leucochloridiomorphae* Yamaguti, 1958 однозначно относятся к виду *Leucochloridiomorpha constantiae*. Этот вид впервые зарегистрирован на территории Санкт-Петербурга и Ленинградской области.

ЛИТЕРАТУРА

- Зиновьев В. И., 1969. Новый вид трематод рода *Leucochloridiomorpha* (Gower, 1935) // Ученые записки КГПИ им. М. И. Калинина, кафедра зоологии. Т. 67. С. 47—50.
- Кириллов А. А., Кириллова Н. Ю., Чихляев И. В., 2012. Трематоды наземных позвоночных Среднего Поволжья (Ред. А. А. Добровольский). Тольятти: Кассандра, 2012. 329 с.
- Allison L. N., 1943. *Leucochloridiomorpha constantiae* (Muller), its life cycle and taxonomic relationships among digenetic trematodes // Transact. Americ. Microsc. Society. Vol. 62. P. 127—168.
- Font W. F., Wittrock D. D., 1980. Scanning electron microscopy of *Leucochloridiomorpha*

constantiae during development from metacercaria to adult // J. Parasitol. Vol. 66. № 6. P. 955—964.

McDonald M. E., 1981. Key to trematodes reported in waterfowl. Washington, D.C. 156 p.

Mueller J. F., 1935. A new harmostome adolesearia from *Campeloma decisum* Say // J. Parasitol. Vol. 21. № 2. P. 99—102.

Pojmanska T., 1971. First record of *Leucochloridiomorpha lutea* (Baer, 1827) in Poland, and a critical review of representatives of the genus *Leucochloridiomorpha* Gower, 1938 (Trematoda, Brachylaimidae) // Acta Parasitologica Polonica. Vol. 19. № 29/41. P. 349—355.

Travassos L., Kohn, A., 1966. Lista dos generos incluidos na superfamilia Brachylaeoidea // Memorias do Instituto Oswaldo Cruz, 64. P. 11—25.

Voelker J., 1963. Experimentelle Untersuchungen zur Anatomie und Systematic von *Leucochloridiomorpha lutea* (N. Baer, 1837) n. comb. (Trematoda, Brachylaimidae) // Z. f. Parasitenkunde. Bd. 23. S. 516—526.

MORPHOLOGY AND TAXONOMY OF THE *LEUCOCHLORIDIOMORPHA* GOWER, 1938 METACERCARIA FROM THE MOLLUSKS *VIVIPARUS VIVIPARUS* OF SAINT-PETERSBURG

N. P. Isakova

Herzen State Pedagogical University of Russia, Moika Emb. 48, 191186, St. Petersburg, Russia; e-mail: i_np@mail.ru

Keywords: metacercaria; *Viviparus viviparus*; *Leucochloridiomorpha constantiae*; Leucochloridiomorphae.

The morphology of the *Leucochloridiomorpha constantiae* metacercariae from the mollusks *Viviparus viviparus* collected in the reservoirs of St. Petersburg is described. Discovered larvae are compared with descriptions of species of the genus *Leucochloridiomorpha*.



**НОВЫЕ НАХОДКИ ОБЫКНОВЕННОГО ПЛАСТИНОКРЫЛА
(*PHANEROPTERA FALCATA* (PODA, 1761), ORTHOPTERA, TETTIGONIIDAE)
В ПСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ**

П. В. Озерский

Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, наб. р. Мойки, д. 48, 191186, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: ozerski@list.ru

Сообщается о находках *Ph. falcata*, новых для 5 географических точек, расположенных в средней части Псковской области.

Ключевые слова: обыкновенный пластинокрыл; *Phaneroptera falcata*; кузнечики; Tettigoniidae; прямокрылые; Orthoptera.

Обыкновенный пластинокрыл *Phaneroptera falcata* (Poda, 1761) — широко распространенный в Палеарктике кузнечик, в последние десятилетия получивший широкую известность из-за быстрого продвижения границы его ареала на север в ряде стран Европы, в том числе и в Европейской части России. Первое указание на обитание этого вида в Псковской области датируется 1998 г. (Вознесенский, 1998), однако относится к ее крайнему югу (Себежскому району). После этого присутствие вида на территории области долгое время никем не отмечалось, и только в 2011 г. он был обнаружен нами в ее центральной части, в Воронцовской волости Островского района (Озерский, 2012). Впоследствии этот кузнечик отмечался нами близ данной точки каждое последующее лето до 2017 г. включительно.

Данные, приводимые в настоящей публикации, относятся к распространению обыкновенного пластинокрыла в центральной части Псковской области на 2017 г. Они получены в ходе полевых исследований прямокрылых насекомых указанной территории и представляют собой сведения о находках данного вида в 6 обследованных точках. Обнаруженные особи преимущественно являлись личинками различных возрастов, однако их весьма характерный габитус практически исключал возможность неверной идентификации вида. Все находки были сделаны на сильнo- и среднеувлажненных лугах.

Ниже приводятся точки нахождения обыкновенного пластинокрыла по мере продвижения с запада на восток области (рис. 1).

1. Окрестности дер. Захаркино Островского района, на границе с Пыталовским районом (57°07' с. ш., 28°05' в. д.). Суходольный луг на правом берегу р. Утрои, 21.07.17. Наблюдалась личинка.

2. Окрестности с. Велье Пушкиногорского района (56°58' с. ш., 28°34' в. д.). Суходольный луг на вершине искусственного холма (городища Велье), 18.07.17. Наблюдалась личинка.

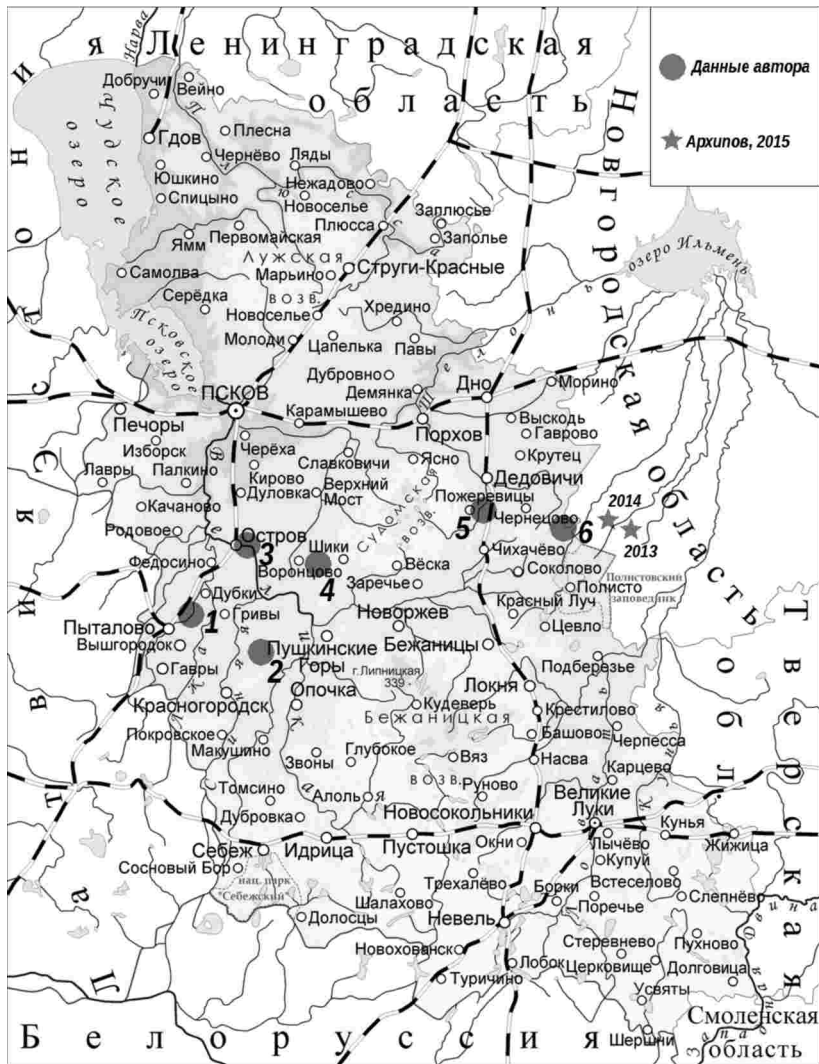


Рис. 1. Находки *Ph. falcata* в Псковской области и на сопредельных территориях Новгородской области за последние 5 лет. Для оригинальных данных приведены номера точек сбора, как в тексте. Для литературных данных указаны годы сбора вида.

3. Восточная окраина г. Острова (57°20' с. ш., 28°23' в. д.), залежь, 10.08.17. Наблюдалась личинки.

4. Дер. Астратово Островского района (57°16' с. ш., 28°48' в. д.). Суходольный луг посреди населенного пункта, 04.08.17, 12.08.17. Наблюдалась личинки и (единично, 12.08.17) имаго.

5. Окрестности дер. Хмелевицы Дедовичского района (57°27' с. ш., 29°50' в. д.). Влажный суходольный луг, 21.07.17. Наблюдалась личинки.

6. Окрестности дер. Алексино Дедовичского района, на границе с Поддорским районом Новгородской области (57°30' с. ш., 30°29' в. д.). Среднеувлажненный суходольный луг, 28.07.17. Наблюдалась личинки.

Анализируя приведенные выше данные о местах находок этого кузнечика, следует иметь в виду, что они могут не отражать временную динамику его экспансии, поскольку сборы прямокрылых насекомых в 5 из них (кроме дер. Астратово) прежде никогда не проводились. Тем не менее можно утверждать, что обыкновенный пластинокрыл к настоящему времени широко распространился в центральной части Псковской области, от ее западной до восточной границы. Эти данные хорошо согласуются с публикациями, свидетельствующими о проникновении данного вида также и в смежные регионы России — Новгородскую и Ленинградскую области, а также в городскую черту Санкт-Петербурга (Озерский, 2012, 2013; Архипов, 2015; Озерский, Тисленко, 2015). При этом особого упоминания заслуживают данные В. Ю. Архипова (2015) о нахождении данного вида в 2013 и 2014 гг. в Поддорском районе Новгородской области (соответственно, 57°21'06" с.ш., 30°56'36" в.д. и 57°21'59" с.ш., 30°44'37" в.д.; рис. 1), близ упоминавшейся выше деревни Алексино (точка сбора 6). В то же время, пока остается неясным, можно ли в настоящее время говорить о сплошном ареале этого вида даже в пределах средней части Псковской области, так как нам не известно никаких данных о присутствии или отсутствии этого вида на Судомской и Бежаницкой возвышенностях. По-видимому, ответ на этот вопрос смогут дать последующие исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Архипов В. Ю. Встречи пластинокрыла обыкновенного *Phaneroptera falcata* (Poda, 1761) в окрестностях Рдейского заповедника в 2013—2014 гг. // Изучение и охрана природного и исторического наследия Валдайской возвышенности и сопредельных регионов. Материалы межрегиональной научно-практической конференции, посвященной 25-летию национального парка «Валдайский». Вышний Волочек: Ирида-прос, 2015. С. 154—156.

Вознесенский А. Ю. Материалы к энтомофауне национального парка «Себежский». Ортоптероидные насекомые: Blattodea, Orthoptera, Dermaptera // Природа Псковского края. 1998. Т. 2. С. 29—30.

Озерский П. В. О некоторых интересных находках прямокрылых насекомых

(Insecta, Orthoptera) в Псковской области // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. Вып. 12. СПб.: Тесса, 2012. С. 5—11.

Озерский П. В. Находка обыкновенного пластинокрыла (*Phaneroptera falcata*, Orthoptera, Tettigoniidae) в Новгородской области // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. 2013. Т. 13. № 1. С. 13—16.

Озерский П. В., Тисленко И. Н. К распространению обыкновенного пластинокрыла (*Phaneroptera falcata*, Orthoptera: Tettigoniidae) на северо-западе России // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных. 2015. Т. 15. № 1. С. 101—103.

NEW RECORDS OF THE SICKLE-BEARING BUSH-CRICKET (*PHANEROPTERA FALCATA* (PODA, 1761), ORTHOPTERA, TETTIGONIIDAE) IN PSKOV PROVINCE

P. V. Ozerski

Herzen State Pedagogical University of Russia, Moika Emb. 48, 191186, St. Petersburg, Russia; e-mail: ozerski@list.ru

Keywords: sickle-bearing bush-cricket; *Phaneroptera falcata*; bush-crickets; katydids; Tettigoniidae; Orthoptera.

Five new records of *Ph. falcata* from the middle part of Pskov Province (NW Russia) are reported.

УДК 594.38+59.086

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ГЕМОПОЭЗЕ ПУЛЬМОНАТ

А. С. Токмакова

Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, наб. р. Мойки, д. 48, 191186, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: arina.tokmakova@gmail.com

Согласно современным представлениям об иммунитете легочных моллюсков ключевым звеном их защитных реакций являются циркулирующие клетки гемолимфы – гемоциты. Показано, что иммунизация моллюсков различными чужеродными факторами вызывает активацию гемопоэза. Однако до настоящего времени вопрос о гемопоэтических структурах моллюсков остается дискуссионным. Имеются три основные точки зрения на механизм гемопоэза. Согласно первой из них этот процесс приурочен к единому специализированному центру – амебоцито-продуцирующему органу, расположенному между перикардальным и мантийным эпителиями. По второй допускается полицентрическое происхождение гемоцитов за счет пролиферации клеток соединительной ткани. Высказано также предположение о возможности пролиферации клеток гемолимфы.

Ключевые слова: гемопоэз; пульмонаты; амебоцито-продуцирующий орган; гемоциты.

Гемопоэз характерен для животных, имеющих систему кровообращения, однако механизмы образования циркулирующих клеток сильно различаются у

представителей разных таксонов. Традиционно основное внимание исследователи уделяли изучению кровеносной системы позвоночных животных, однако в последнее время активно ведется исследование в этом направлении представителей беспозвоночных. Особенно многочисленны работы, посвященные классификации циркулирующих клеток и их функциональной активности. Такие вопросы напрямую связаны с природой, расположением и организацией гемопoэтических структур. Моллюски наряду с насекомыми являются основными объектами для подобных исследований.

Интерес к изучению клеток гемолимфы и их участию в иммунных реакциях моллюсков (особенно брюхоногих) во многом обусловлен их ролью промежуточных хозяев в жизненных циклах трематод, многие из которых являются опасными паразитами человека и экономически важных животных.

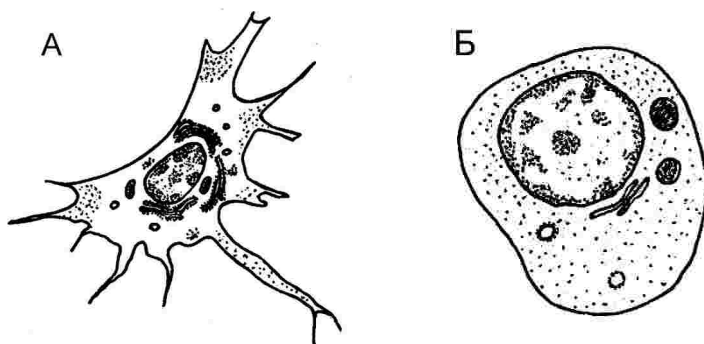


Рис. 1. Гемоциты моллюска *Biomphalaria glabrata*. А — гранулоцит, Б — гиалиноцит.

Большинство исследователей выделяют два основных типа гемоцитов — гранулоциты и гиалиноциты (Cheng, 1975; Cheng et al., 1981, 1984; Ottaviani, 2006; Yoshino et al., 2013; Ataev et al., 2016; Pila et al., 2016, 2017) (рис. 1). Эти две клеточные популяции различаются по ряду признаков: размеру клеток, способности образовывать псевдоподии, фагоцитарной активности, количественному соотношению в кровотоке, а также набором и строением органелл (Barbosa, 2006; Souza, Andrade, 2006). Гемоциты выполняют важную роль в фагоцитозе (Ataev et al., 2016; Pila et al., 2016; 2017), инкапсуляции чужеродных веществ (Lie et al., 1976; Lie, Heuneman 1976a,b; Loker et al., 1982; Jourdan, Cheng, 1987; Прохорова и др., 2015) и образовании цитотоксических молекул (оксид азота, перекись водорода), участвующих в защитных реакциях (Lacchini et al., 2006; Humphries, Yoshino, 2008). Кроме этого гемоциты участву-

ют в процессах физиологической репарации (Franchini, Ottaviani, 2000; Hermann et al., 2005), формировании раковины (Mount, 2004). Некоторые из этих процессов могут значительно сокращать количество циркулирующих гемоглобинов, которые затем должны быть восполнены в результате гемопоэза.

За последнее десятилетие достигнут значительный прогресс в области изучения гемопоэза у моллюсков. Определены основные сигнальные пути, а также эндогенные факторы различной природы, регулирующие и влияющие на данный процесс (Pila, 2016).

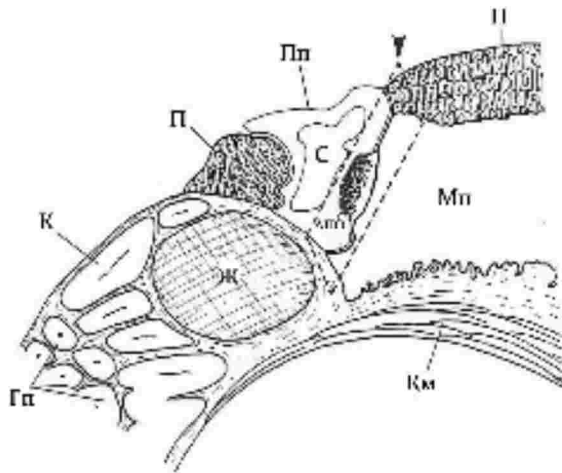


Рис. 2. Локализация амебоцито-продуцирующего органа *Biomphalaria glabrata*.

АПО — амебоцито-продуцирующий орган, Гп — гепатопанкреас, Ж — желудок, К — кишка, Км — коллунеллярная мышца, Мп — мантийная полость, П — почка, Пп — перикардальная полость, С — сердце.

Среди гастропод наиболее изучены легочные моллюски *Biomphalaria glabrata* (syn. *Australorbis glabratus*), которые являются хозяевами для трематод *Schistosoma mansoni* — опасных паразитов человека. Именно для этих улиток впервые описаны гемопоэтические структуры (Pan, 1958). Пан выделил три области гемопоэза: саккулярная часть стенки почки, стенки синусов гемолимфы и участки рыхлой соединительной ткани. Эти структуры были названы «амебоцито-продуцирующими органами» (АПО). По мнению Пана, именно в участках рыхлой соединительной ткани происходит трансформация фибробластов в амебоциты.

В дальнейшем было показано, что у *Biomphalaria glabrata* АПО располага-

ется между передней стенкой перикарда и мантийным эпителием (Lie et al., 1975 a, b; Lie et al., 1976; Pan, 1965; Kinoti, 1971; Jeong et al., 1983; Joky, Matricon-Condran, 1983, 1985; Sullivan, 1988; Атаев, 2000; Атаев, Полевщиков, 2004; Атаев, Прохорова, 2013 и др.) и состоит из небольших скоплений клеток — «узелков» (рис. 2). Для клеток, входящих в их состав, характерны удлиненная форма, базофильная цитоплазма и ядра овальной формы. У незараженных моллюсков размеры узелков составляют 25—40 мкм (Lie et al., 1975b; Атаев, Прохорова, 2013). Кроме того, на базальной мембране перикарда некоторые авторы отмечают наличие небольших митотически активных клеток, которые согласно гистохимическим и ультраструктурным исследованиям являются предшественниками гемоцитов (Lie et al., 1975 b; Jeong et al., 1983; Горышина, Чага, 1990). Однако в состав АПО помимо гемопоэтических клеток входят клетки соединительной ткани, в том числе фибробластоподобные клетки и поровые клетки (рогоциты) (Pan, 1958; Sminia, 1972; Jeong et al., 1983).

При заражении моллюсков *B. glabrata* мирацидиями трематод *Echinostoma caproni*, *E. paraensei* и *E. lindoense* в «узелках» обнаруживаются многочисленные митозы, в результате чего увеличивается общее количество клеток, входящих в состав АПО. В дальнейшем узелки сливаются, образуя единый клеточный тяж (гипертрофия и гиперплазия АПО), достигающий 230—400 мкм (Lie et al., 1975a,b; Lie et al., 1976; Lie, Heuneman, 1976a,b; Joky, 1985; Атаев et al., 2000; Атаев, Полевщиков, 2004; Атаев, Прохорова, 2013). В дальнейшем прогемоциты дифференцируются в гемоциты и покидают АПО, проникая в синусы кровеносной системы (Lie et al., 1975b; Атаев, Прохорова, 2013). Обычно максимальная активация АПО и образование клеточного тяжа отмечается на третьей сутки после заражения. Это, в свою очередь, вызывает повышение количества гемоцитов в гемолимфе. В дальнейшем активность органа снижается и примерно на седьмой день АПО возвращается к обычному состоянию (Lie et al., 1976a; Атаев, Прохорова, 2013).

В работе Сауза и Андраде (Souza, Andrade, 2006) говорится о том, что АПО *Biomphalaria glabrata* состоит из клеток, которые плотно упакованы и покрыты общей внешней мембраной (external membrane). При этом не указывается, что представляет собой эта мембрана, является ли она клеточным или неклеточным образованием.

Орган, гомологичный АПО, ответственный за образование амебоцитов, был обнаружен и у других гастропод: *Lymnaea truncatula* и *L. palustris* (Rondeaud, Barthe, 1981), *L. stagnalis*, (Smina, 1974), *Biomphalaria tenagophila* (Oliveira et al., 2010), *B. obstructa*, *Helisoma trivolvis*, *Physa virgata* (Sullivan, 1988), *Planorbarius corneus* (Ottaviani, 1983, 2006).

У моллюсков *Lymnaea stagnalis* и *L. truncatula* в качестве предшественников

гемоцитов описаны бластоподобные клетки, локализованные в АПО, либо в циркуляции (Sminia et al., 1983; Monteil, Matricon-Gondran, 1991). При этом не обнаружено плюрипотентных или молекулярных маркеров этих клеток.

Однако в работе Мюллера (Müller, 1956) утверждается, что у моллюсков *L. stagnalis* нет специального органа гемопоэза, а образование гемоцитов происходит в соединительной ткани, в частности, в регионе, окружающем легкое. У моллюска *Physa virgata* также не описано структур, аналогичных АПО. Гемоциты здесь образуются в соединительных тканях мантии (Sullivan, 1988).

У моллюска *Lymnaea truncatula* авторы отмечают наличие гемопоэтической области, расположенной в задней части почки. Она анатомически связана с перикардом и состоит из фибробластоподобных клеток, которые отделены друг от друга тонкой соединительнотканной перегородкой (Rondelaud, Barthe, 1981). При заражении этих моллюсков трематодами *Fasciola hepatica* активность АПО длится в течение двух месяцев, а пролиферация клеток происходит с 7 по 28 день после заражения (Rondelaud, Barthe, 1981).

Для других гастропод выявлены образования, анатомически и гистологически похожие на АПО *Biomphalaria glabrata*. Так, для моллюсков *Bulinus africanus*, *B. truncatus* и *B. tropicus* описан «лимфоидный орган» овальной формы, расположенный вдоль перикарда. В нем так же выделяется узелковая область, включающая строму, в которой разбросаны предшественники амебоцитов (=гемоцитов) — амеобласты (Kinoti, 1971).

У моллюска *Helisoma trivolvis* показана группа бластоподобных клеток, которые представляют гомогенную структуру, расположенную между латеральной (обращенной к раковине) стенкой перикарда и стенкой мантийной полости. Однако в этой области не наблюдалась гиперплазия и гипертрофия клеток как в АПО при заражении паразитами. Возможно, это связано с быстрым высвобождением делящихся клеток в циркуляцию (Sullivan, 1988).

Аналогичная АПО область была описана и для моллюска *Pomacea canaliculata*. Основываясь на наблюдении делящихся клеток, было установлено, что гемопоэз происходит в полости перикарда вдоль внешней поверхности легочных и почечных вен вблизи их соединения с сердцем, а также в перикардальной жидкости. Вновь образованные гемоциты, как полагают авторы, хранятся в специальном органе — «ампуле», представляющий собой мешковидный орган, который лежит в полости перикарда и соединяется с сердцем через переднюю аорту (Accorsi et al., 2014).

Однако не только трематоды вызывают активизацию гемопоэтических органов моллюсков. Иммунизация различными чужеродными веществами, включая экскреторно-секреторные продукты (экстракты трематод), липополисахариды (LPS) *Escherichia coli* или фукоидан, также стимулирует пролиферацию клеток

в АПО (Noda, 1992; Sullivan et al., 2004; Salamat, Sullivan, 2008, 2009; Sullivan et al., 2011; Sullivan et al., 2014; Zhang et al., 2016). В то же время такие вещества как изотонический солевой раствор, суспензия живых грамположительных или грамотрицательных бактерий, некоторые лектины, зимозан, бычий сывороточный альбумин (БСА) не оказывают заметного влияния на АПО (Sullivan et al., 2004).

Для доказательства гемопозитической роли АПО были проведены исследования по трансплантации этого органа. Так после пересадки гетеротопических аллотрансплантатов передней стенки перикарда у моллюсков *Biomphalaria glabrata* было показано наличие кроветворной деятельности пересаженных участков АПО. В результате гистологического исследования было установлено, что все трансплантаты оказались жизнеспособными, и признаков их отторжения не наблюдалось (Sullivan, 1990; Sullivan et al., 1998). При трансплантации АПО от моллюсков, резистентных по отношению к трематодами *Schistosoma mansoni*, к чувствительным, последним передалась устойчивость к трематодным инвазиям, а также повысилась способность к инкапсуляции спорозист паразита (Sullivan et al., 1995; Sullivan, Spence, 1999; Vasquez, Sullivan, 2001; Barbosa et al., 2006). Однако приобретенная резистентность может быть обусловлена различными растворимыми факторами, перенесенными трансплантированными клетками или путем секреции молекул, которые в свою очередь стимулируют реципиента к продуцированию своих собственных факторов устойчивости. Данные молекулы может синтезировать как сам имплантат, так и гемоциты (Vasquez, Sullivan, 2001).

Сходные результаты были получены и другими авторами (Barbosa et al., 2006). В результате трансплантации области АПО из резистентных моллюсков *Biomphalaria tenagophila* моллюскам, восприимчивым к заражению *Schistosoma mansoni*, наблюдалось повышение устойчивости последних к инвазии. Однако данная трактовка полученных результатов вызывает сомнение, так как вместе с регионом АПО могут быть пересажены близлежащие ткани моллюска.

Стоит отметить, что в опытах с пересадкой ксенотрансплантатов происходит отторжение либо инкапсуляция имплантированных структур (Jourdan, Cheng, 1987; Прохорова и др., 2015).

Неоднократно проводились попытки культивирования АПО моллюска *Biomphalaria glabrata*. Отпрепарированные участки помещались в питательную среду. Через 24 часа отмечалось наличие делящихся клеток, которые были похожи на основные типы клеток гемолимфы моллюска. А через 36 часов была отмечена миграция клеток. Но такая культура клеток сохраняла жизнеспособность только в течение двух недель (Barbosa et al., 2006).

В схожем опыте других исследователей (Salamat, Sullivan, 2008) АПО В.

glabrata сохраняло свою митотическую активность в непитательном физиологическом растворе только до 6 дней. В случае, когда АПО культивировали в присутствии экстракта паразита, его митотическая активность возрастала.

Однако некоторые авторы опровергают существование АПО как места образования форменных элементов гемолимфы, так как у зараженных моллюсков не было выявлено достоверных отличий этой структуры по сравнению с интактными особями (Souza, Andrade, 2006). По их мнению, АПО является специализированным органом фильтрации, сходным с юктагломерулярным аппаратом почки позвоночных животных (Souza, Andrade, 2012).

Наименее понятным аспектом развития гемоцитов у брюхоногих моллюсков является транскрипционная регуляция гемопоэза. На сегодняшний день не получено никаких данных о профиле факторов транскрипции предшественников гемоцитов моллюсков.

Так, транскрипционный фактор CREB (cAMP response element-binding protein) хорошо изучен в процессах осуществления функций памяти (Carlezon et al., 2005), однако он также играет роль в пролиферации и выживании клеток (Zhang et al., 2002). CREB был идентифицирован у некоторых видов брюхоногих моллюсков (Sadamoto et al., 2004; Lee et al., 2007; Zhang, Coultas, 2011).

NF-κB является универсальным ядерным фактором транскрипции, контролирующим экспрессию генов иммунного ответа, апоптоза и клеточного цикла. Гомологи NF-κB были клонированы у моллюсков *Biomphalaria glabrata* (Zhang, Coultas, 2011) и *Haliotis diversicolor* (Jiang, Wu, 2007). Было показано, что у *Biomphalaria glabrata* во время заражения трематодами *Schistosoma mansoni* происходила активация NF-κB, тогда как у *Haliotis diversicolor* экспрессия NF-κB была подавлена во время заражения вирусом сепсиса. NF-κB-подобный белок был обнаружен в аксонах *Aplysia*, но его функция, как считается, связана с коммуникацией и синаптической передачей сигнала в аксонах (Povelones et al., 1997).

С использованием методики ДНК-чипов удалось получить профиль экспрессии генов, вовлеченных в пролиферацию клеток АПО (Zhang et al., 2016). Для иммунизации были использованы вещества, имеющие митогенную активность в АПО: бактериальные патоген ассоциированные молекулярные паттерны (PAMPs) — липополисахарид (ЛПС) и пептидогликан, а также фукоидан — сульфатированный полисахарид, который может имитировать фукозилбогатые гликаны на поверхности спороцисты *S. mansoni*. В результате было показано, что гены, участвующие в клеточной пролиферации, относятся к наиболее дифференциально экспрессированным. Изменения в экспрессии генов были вызваны всеми тремя PAMPs, однако ЛПС вызывает особенно сильный ответ. Экспрессия гена *checkpoint 1 kinase*, которая является ключевым регулятором

митоза, была сильно выражена после стимуляции ЛПС. Авторы предполагают, что экспрессия этой киназы может служить потенциальным генетическим маркером для идентификации участков пролиферации гемоцитов.

На сегодняшний день остаются нерешенными вопросы о природе и источнике факторов, вызывающих активацию АПО, пролиферацию предшественников гемоцитов и запуск защитных реакций моллюсков после проникновения патогена. При этом известно, что некоторые вещества способны влиять на клетки гемолимфы, но неясно, является ли это воздействие прямым или косвенным. Вероятно, другие типы клеток, такие как зрелые гемоциты или даже клетки самого АПО, способны продуцировать эндогенные факторы, индуцирующие клеточную пролиферацию и дифференцировку (Pila et al., 2016; Zhang et al., 2016).

Сулливан с коллегами (Sullivan et al., 2004) допускают, что эти молекулы могут иметь либо паразитическое происхождение, либо образуются гемоцитами моллюсков для борьбы с трематодами. Клетки, которые входят в состав АПО, по мнению этих авторов, вероятно, находятся в начале интерфазы. Соответственно время, необходимое для передачи внутриклеточного сигнала, синтеза ДНК, прохождения клеточного цикла и будет составлять наблюдаемую задержку реакции в активации АПО в ответ на проникновение паразита. Кроме этого, если молекулы, необходимые для активации АПО, секретируются гемоцитами, то часть времени будет затрачена на синтез и секрецию этих молекул (Sullivan et al., 2004). Одним из возможных кандидатов на роль митоз-стимулирующих молекул являются фукозосодержащие гликопротеины, которые могут распознаваться при помощи лектинов (Nyame et al., 2002; Schmitt et al., 2002).

ЛИТЕРАТУРА

- Атаев Г. Л., 2000. Развитие партенит трематод: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб: СПбГУ. 34 с.
- Атаев Г. Л., Полевщиков А. В., 2004. Защитные реакции брюхоногих моллюсков: 1. Клеточные реакции // Паразитология. Т. 38, № 4. С. 342—351.
- Атаев Г. Л., Прохорова Е. Е., 2013. Изменения в амебocyто-продуцирующем органе моллюсков *Biomphalaria glabrata* при заражении трематодами *Echinostoma caproni* // Паразитология. Т. 47, № 6. С. 472—479.
- Горышина Е., Чага О., 1990. Сравнительная гистология тканей внутренней среды с основами иммунологии. Л.: ЛГУ. 320 с.
- Прохорова Е. Е., Токмакова А. С., Атаев Г. Л., 2015. Реакция гемоцитов моллюсков *Planorbis corneus* на ксенотрансплантат // Паразитология. Т. 49, № 2. С. 128—132.
- Accorsi A., Ottaviani E., Malagoli D., 2014. Effects of repeated hemolymph withdrawals on the hemocyte populations and hematopoiesis in *Potamococcus canaliculata* // Fish and Shellfish Immunology. Vol. 38, № 1. P. 56—64.

Ataev G. L., Prokhorova E.E., Kudryavtsev I.V., Polevshchikov A.V., 2016. The influence of trematode infection on the hemocyte composition in *Planorbium corneus* (Gastropoda, Pulmonata) // *Invertebrate Survival Journal*. Vol. 13. P. 164—171.

Barbosa L., Silva L. M., Coelho P. M. Z., Santos S. R., Fortes-Dias C. L., 2006. Primary culture of the region of the amebocyte-producing organ of the snail *Biomphalaria glabrata*, the intermediate host of *Schistosoma mansoni* // *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. Vol. 101, № 6. P. 639—643.

Carlezon W. A., Duman R. S., Nestler E. J., 2005. The many faces of CREB // *Trends in Neurosciences*. Vol. 28, № 8. P. 436—445.

Cheng T. C., 1975. Functional morphology and biochemistry of molluscan phagocytes // *Annals of the New York Academy of Sciences*. Vol. 266. P. 343—379.

Cheng T. C., 1981. Bivalves. In: *Invertebrate Blood Cells*. N. A. Ratcliffe & A. F. Rowley (eds.). New York: Academic Press. Vol. 1. P. 233—300.

Cheng T. C., Marchalonis J. J., Vasta G. R., 1984. Role of molluscan lectins in recognition processes // *Progress in Clinical and Biological Research*. Vol. 157. P. 1—15.

Franchini A., Ottaviani E., 2000. Repair of molluscan tissue injury: role of PDGF and TGF-beta // *Tissue and Cell*. Vol. 32, № 4. P. 312—321.

Hermann P. M., Nicol J. J., Nagle G. T., Bulloch A. G., Wildering W. C., 2005. Epidermal growth factor-dependent enhancement of axonal regeneration in the pond snail *Lymnaea stagnalis*: role of phagocyte survival // *Journal of Comparative Neurology*. Vol. 492, № 4. P. 383—400.

Humphries J. E., Yoshino T. P., 2008. Regulation of hydrogen peroxide release in circulating hemocytes of the planorbid snail *Biomphalaria glabrata* // *Developmental and Comparative Immunology*. Vol. 32, № 5. P. 554—562.

Jeong K. H., Lie K. J., Heyneman D., 1983. The ultrastructure of the amebocyte-producing organ in *Biomphalaria glabrata* // *Developmental and Comparative Immunology*. Vol. 7, № 2. P. 217—228.

Jiang Y., Wu X., 2007. Characterization of a Rel/NF- κ B homologue in a gastropod abalone, *Haliotis diversicolor supertexta* // *Developmental and Comparative Immunology*. Vol. 31, № 2. P. 121—131.

Joky A., Matricon-gondran M., Benex J., 1983. Fine structural differences in the amebocytes of *Biomphalaria glabrata* // *Developmental and Comparative Immunology*. Vol. 7, № 4. P. 669—672.

Joky A., Matricon-gondran M., Benex J., 1985. Response to the amebocyte-producing organ of sensitized *Biomphalaria glabrata* after exposure to *Echinostoma caproni* miracidia // *Journal of Invertebrate Pathology*. Vol. 45, № 1. P. 28—33.

Jourdane J., Cheng T. C. 1987. The two-phase recognition process of allografts in Brazilian strain of *Biomphalaria glabrata* // *Journal of Invertebrate Pathology*. Vol. 49, № 2. P. 145—158.

Kinoti G. K., 1971. Observation on the infection of bulinid snails with *Schistosoma marteii*. II. The mechanism of resistance to infection // *Parasitology*. Vol. 62. P. 161—170.

Lacchini A. H., Davies A. J., Mackintosh D., Walker A. J., 2006. Beta-1, 3-glucan modu-

lates PKC signalling in *Lymnaea stagnalis* defence cells: a role for PKC in H₂O₂ production and downstream ERK activation // Journal of Experimental Biology. Vol. 209. P. 4829—4840.

Lee S. H., Lim C. S., Park H., Lee J. A., Han J. H., Kim H., Cheang Y. H., Lee S. H., Lee Y. S., Ko H. G., Jang D. H., Kim H., Miniaci M. C., Bartsch D., Kim E., Bailey C. H., Kandel E. R., Kaang B. K., 2007. Nuclear translocation of CAM-associated protein activates transcription for long-term facilitation in *Aplysia* // Cell. Vol. 129, № 4. P. 801—812.

Lie K. J., Heyneman D., Lim H. K., 1975 a. Studies on resistance in snails: specific resistance induced by irradiated miracidia of *Echinostoma lindoense* in *Biomphalaria glabrata* snails // International Journal for Parasitology. Vol. 5, № 6. P. 627—631.

Lie K. J., Heyneman D., Yau P., 1975 b. The origin of amebocytes in *Biomphalaria glabrata* // Journal of Parasitology. Vol. 61, № 3. P. 574—576.

Lie K. J., Heyneman D., Jeong K. H., 1976. Studies on resistance in snails. 4. Induction of ventricular capsules and changes in the amebocyte-producing organ during sensitization of *Biomphalaria glabrata* snails // Journal of Parasitology. Vol. 62, № 2. P. 286—291.

Lie K. J., Heyneman D., 1976 a. Studies on resistance in snails. 5. Tissue reactions to *Echinostoma lindoense* in naturally resistant *Biomphalaria glabrata* // Journal of Parasitology. Vol. 62, № 2. P. 292—297.

Lie K. J., Heyneman D., 1976 b. Studies on resistance in snails. 6. Escape of *Echinostoma lindoense* sporocysts from encapsulation in the snail heart and subsequent loss of the host's ability to resist infection by the same parasite // Journal of Parasitology. Vol. 62, № 2. P. 298—302.

Loker E. S., Bayne C. J., Buckley P. M., Kruse K. T., 1982. Ultrastructure of encapsulation of *Schistosoma mansoni* mother sporocysts by hemocytes of juveniles of the 10-R2 strain of *Biomphalaria glabrata* // Journal of Parasitology. Vol. 68, № 1. P. 84—94.

Mount A. S., Wheeler A. P., Paradkar R. P., Snider D., 2004. Hemocyte-mediated shell mineralization in the Eastern oyster // Science. Vol. 304, № 5668. P. 297—300.

Monteil J. F., Matricon-Gondran M., 1991. Hemocyte production in trematode-infected *Lymnaea truncatula* // Parasitology Research. Vol. 77, № 6. P. 491—497.

Müller G., 1956. Morphologie, Lebensablauf und Bildunsort der Blutzellen von *Lymnaea stagnalis* L. // Zeltschr. Zellforsch. Vol. 44, № 5. P. 519—556.

Noda S., 1992. Effects of excretory-secretory products of *Echinostoma paraensei* larvae on the hematopoietic organ of M-Line *Biomphalaria glabrata* snails // Journal of Parasitology. Vol. 78, № 3. P. 512—517.

Nyame A. K., Yoshino T. P., Cummings R. D., 2002. Differential expression of LacdiNAC, fucosylated LacdiNAC, and Lewis x glycan antigens in intramolluscan stages of *Schistosoma mansoni* / Nyame A. K., // Journal of Parasitology. Vol. 88, № 5. P. 890—897.

Oliveira A. L. D., Levada P. M., Zanotti-Magalhaes E. M., Magalhaes L. A., Ribeiro-Paes J., 2010. Differences in the number of hemocytes in the snail host *Biomphalaria glabrata*, resistant and susceptible to *Schistosoma mansoni* infection // Genetics and Molecular Research. Vol. 9, № 4. P. 2436—2445.

Ottaviani E., 2006. Molluscan immunorecognition // Invertebrate Survival Journal. Vol. 3. P. 50—63.

Pan C. T., 1958. The general histology and topographic microanatomy of *Australorbis*

glabratus // Bulletin of Museum of Comparative Zoology. Harvard collection. Vol. 119. P. 237—299.

Pan C. T., 1965. Studies on the host-parasite relationship between *Schistosoma mansoni* and the snail *Australorbis glabratus* // American Journal of Tropical Medicine and Hygiene. Vol. 14, № 6. P. 931—976.

Pila E. A., Sullivan J. T., Wu X. Z., Fang J., Rudko S. P., Gordy M. A., Hanington P.C., 2016. Haematopoiesis in molluscs: a review of haemocyte development and function in gastropods, cephalopods and bivalves // Developmental and Comparative Immunology. Vol. 58. P. 119—128.

Pila E. A., Li H., Hambrook J. R., Wu X., Hanington P. C., 2017. Schistosomiasis from a snail's perspective: advances in snail immunity // Trends in Parasitology. Vol. 33, № 11. P. 845—857.

Povelones M., Tran K., Thanos D., Ambron R. T., 1997. An NF- κ B-like transcription factor in axoplasm is rapidly inactivated after nerve injury in *Aplysia* // Journal of Neuroscience. Vol. 17, № 13. P. 4915—4920.

Rodelaud D., Barthe D., 1981. The development of the amoebocyte-producing organ in *Lymnaea truncatula* Müller infected by *Fasciola hepatica* L. // Zeitschrift fur Parasitenkunde. Vol. 65, № 3. P. 331—341.

Sadamoto H., Sato H., Kobayashi S., Murakami J., Aonuma H., Ando H., Fujito Y., Hamano K., Awaji M., Lukowiak K., Urano A., Ito E., 2004. CREB in the pond snail *Lymnaea stagnalis*: Cloning, gene expression, and function in identifiable neurons of the central nervous system // Journal of Neurobiology. Vol. 58, № 4. P. 455—466.

Salamat Z., Sullivan J. T., 2008. In vitro mitotic responses of the amoebocyte-producing organ of *Biomphalaria glabrata* to extracts of *Schistosoma mansoni* // Journal of Parasitology. Vol. 94, № 5. P. 1170—1173.

Salamat Z., Sullivan J. 2009. Involvement of protein kinase C signalling and mitogen-activated protein kinase in the amoebocyte-producing organ of *Biomphalaria glabrata* (Mollusca) // Developmental and Comparative Immunology. Vol. 33, № 6. P. 725—727.

Schmitt J., Wuhler M., Hamburger J., Jourdan J., Ramzy R. M., Geyer R., Ruppel A., 2002. *Schistosoma mansoni* and *Schistosoma haematobium*: identification and characterization of glycoconjugate antigens in the hemolymph of infected vector snails // Journal of Parasitology. Vol. 88, № 3. P. 505—513.

Sminia T., 1972. Structure and function of blood and connective tissue cells of the freshwater pulmonate *Lymnaea stagnalis* studied by electron microscopy and enzyme histochemistry // Zeitschrift fur Zellforschung und mikroskopische Anatomie. Vol. 130, № 4. P. 497—526.

Sminia T., 1974. Haematopoiesis in the freshwater snail *Lymnaea stagnalis* studied by electron microscopy and autoradiography // Cell and Tissue Research. Vol. 150, № 4. P. 443—454.

Sminia T., Van der Knaap W. P. W., Van Asselt L. A., 1983. Blood cell types and blood cell formation in gastropod molluscs // Developmental and Comparative Immunology. Vol. 7, № 4. P. 665—668.

Souza S. S., Andrade Z. A., 2006. On the origin of the *Biomphalaria glabrata* hemocytes // *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. Vol. 101. P. 213—218.

Souza S., Andrade Z., 2012. The significance of the amoebocyte-producing organ in *Biomphalaria glabrata* // *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. Vol. 107. P. 598—603.

Sullivan J. T., 1988. Hematopoiesis in three species of Gastropods following infection with *Echinostoma paraensei* (Trematoda: Echinostomatidae) // *Transactions of the American Microscopical Society*. Vol. 107, № 4. 335—361.

Sullivan J. T., Pikios S. S., Alonzo A. Q., 2004. Mitotic responses to extracts of miracidia and cercariae of *Schistosoma mansoni* in the amoebocyte-producing organ of the snail intermediate host *Biomphalaria glabrata* // *Journal of Parasitology*. Vol. 90, № 1. P. 92—96.

Sullivan J. T., 1990. Long-term survival of heterotopic allografts of the amoebocyte-producing organ in *Biomphalaria glabrata* (Mollusca: Pulmonata) // *Transactions of the American Microscopical Society*. Vol. 109, № 1. P. 52—60.

Sullivan J. T., Lares R. R., Galvan A. G., 1998. *Schistosoma mansoni* infection inhibits maturation of ovotestis allografts in *Biomphalaria glabrata* (Mollusca: Pulmonata) // *Journal of Parasitology*. Vol. 84, № 1. P. 82—87.

Sullivan J. T., Spence J. V., Nunez J. K., 1995. Killing of *Schistosoma mansoni* sporocysts in *Biomphalaria glabrata* implanted with amoebocyte-producing organ allografts from resistant snails // *Journal of Parasitology*. Vol. 81, № 5. P. 829—833.

Sullivan J. T., Pikios S. S., Alonzo A. Q., 2004. Mitotic responses to extracts of miracidia and cercariae of *Schistosoma mansoni* in the amoebocyte-producing organ of the snail intermediate host *Biomphalaria glabrata* // *Journal of Parasitology*. Vol. 90, № 1. P. 92—96.

Sullivan J. T., Bulman C. A., Salamat Z., 2011. Effect of crude lipopolysaccharide from *Escherichia coli* O127:B8 on the amoebocyte-producing organ of *Biomphalaria glabrata* (Mollusca) // *Developmental and Comparative Immunology*. Vol. 35, № 11. P. 1182—1185.

Sullivan J. T., Belloir J. A., Beltran R. V., Grivakis A., Ransone K. A., 2014. Fucoidan stimulates cell division in the amoebocyte-producing organ of the schistosome-transmitting snail *Biomphalaria glabrata* // *Journal of Invertebrate Pathology*. Vol. 123. P. 13—16.

Sullivan J. T., Spence J. V., 1999. Factors affecting adoptive transfer of resistance to *Schistosoma mansoni* in the snail intermediate host, *Biomphalaria glabrata* // *Journal of Parasitology*. Vol. 85, № 6. P. 1065—1071.

Vasquez R. E., Sullivan J. T., 2001. Hematopoietic tissue allografts in *Biomphalaria glabrata* (Mollusca: Pulmonata) induce humoral immunity to *Schistosoma mansoni* // *Developmental and Comparative Immunology*. Vol. 25, № 7. P. 561—564.

Yoshino T. P., Wu X.-J., Gonzalez L. A., Hokke C. H., 2013. Circulating *Biomphalaria glabrata* hemocyte subpopulations possess shared schistosome glycans and receptors capable of binding larval glycoconjugates // *Experimental Parasitology*. Vol. 133. P. 28—36.

Zhang C. Y., Wu Y. L., Boxer L. M., 2002. Impaired proliferation and survival of activated B cells in transgenic mice that express a dominant-negative cAMP-response element-binding protein transcription factor in B cells // *Journal of Biological Chemistry*. Vol. 277, № 50. P. 48359—48365.

Zhang S. M., Coultas K. A., 2011. Identification and characterization of five transcription factors that are associated with evolutionarily conserved immune signaling pathways in the

schistosome-transmitting snail *Biomphalaria glabrata*. *Molecular Immunology*. Vol. 48, № 15-16. P. 1868—1881.

Zhang S.-M., Loker E. S., Sullivan J. T., 2016. Pathogen-associated molecular patterns activate expression of genes involved in cell proliferation, immunity and detoxification in the amebocyte-producing organ of the snail *Biomphalaria glabrata* // *Developmental and Comparative Immunology*. Vol. 56. P. 25—36.

MODERN IDEAS ON THE HEMOPOIESIS OF PULMONATES

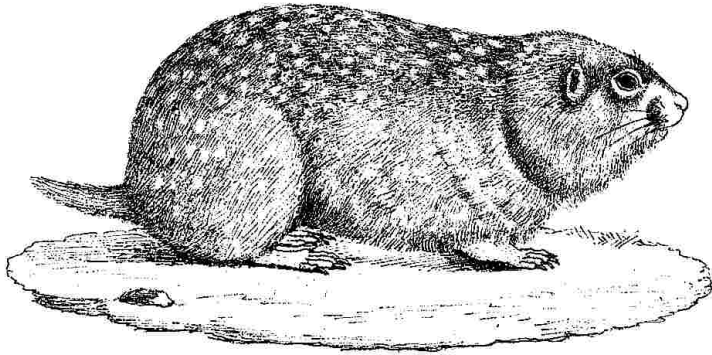
A. S. Tokmakova

Herzen State Pedagogical University of Russia, Moika Emb. 48, 191186, St. Petersburg, Russia; e-mail: arina.tokmakova@gmail.com

Keywords: hemopoiesis, pulmonates, amebocyte-producing organ, hemocytes.

According to current ideas on the immunity of pulmonates, the key element of their defense reactions are the hemocytes. It is shown that the immunization of molluscs by various foreign factors causes hemopoiesis' activation. However, the question about hemopoietic structures of molluscs remains debatable. There are three main points of view on the mechanism of hemopoiesis. According to the first this process is confined to a single specialized center — amebocyte-producing organ which locates between the pericardial and mantle epithelia. According to the second there is polycentric origin of hemocytes due to the proliferation of connective tissue cells. But according to the third point of view it was also suggested that cells of the hemolymph can proliferate.





ЗООЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ
Vertebrate Zoology

**ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОСЕЛЕНИЙ ЖЕЛТОГО СУСЛИКА
Spermophilus fulvus Licht.**

А. Д. Миронов

Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, наб. р. Мойки, д. 48, 191186, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: vorskla1968@gmail.com

По результатам визуальных наблюдений за индивидуально мечеными особями желтого суслика обсуждается значимость деталей использования участка обитания в становление территориальных отношений после зимней спячки.

Ключевые слова: участок обитания; пространственная структура; временная структура.

Введение

Закономерности пространственного распределения млекопитающих уже много лет привлекают внимание ученых. Большой материал собран при изучении пространственной структуры грызунов — многочисленной и одной из самых важных в практическом отношении групп. Простая констатация форм использования территории и узко прикладной характер исследований постепенно сменялись стремлением к обобщению данных. Теоретической основой пространственного структурирования поселений грызунов были исследования В. Барта (Burt, 1943) и Н. П. Наумова (1957, 1964, 1971). Стали возможными построения обоснованных схем изучения экологических проблем емкости пространства, территориальной (ресурсной) достаточности, формирования целостного представления об оптимизации популяционных структур. На основе первичной информации об использовании пространства животными особый импульс получили такие направления, как полевая биоэнергетика, проблема ориентации и навигации млекопитающих, проблема конкурентных отношений. Методология изучения пространственной организации формировала системный подход в исследовании стабильности биоразнообразия фаунистических комплексов.

Совершенствующиеся технические возможности повышают методический уровень полевых исследований, способствуют определенным прорывам в формировании наших представлений об экологии вида. Однако процесс обобщения и систематизации знаний о территориальном поведении постоянно тормозится из-за крайней неоднородности собранной информации. В большом массиве отечественной и зарубежной литературы по «территориальным» проблемам крупные таксономические группы (и экологические типы) грызунов представлены разработками, посвященными лишь некоторым сторонам жизненного цикла отдельных видов или же общими сводками, до предела нивелирующими видовые особенности (Громов, 2008; Чабовский, 2003).

Экология территориального поведения грызунов аридных экосистем в целом изучена лучше, чем других ландшафтных зон, прежде всего — из-за определенного социального заказа по изучению эпидемиологически опасных экосистем. Открытые ландшафты, относительно простая пространственно-иерархическая структура позволяют применять прямые наблюдения меченых особей как самый эффективный метод полевых исследований. В этом отношении грызуны, ведущие дневной образ жизни, являются удобной группой для модельных исследований (Шилова, 2000).

Целью данного исследования было изучение видовых особенностей использования ресурсов территории у желтого суслика *Spermophilus fulvus* Licht. на ранних стадиях становления отношений после зимней спячки.

Материалы и методы

Материалом послужили наблюдения за индивидуально мечеными сусликами весной 1985 и 1986 годов в Заунгузских Каракумах (северный Туркменистан, окрестности метеостанции «Шахсенем», с 1992 г. административный район Дашогузский велаят, с центром Дашогуз).

Это участок стыка протяженных такыров (глинистых пространств), кыров (возвышенностей с останцами Устюрта) и песков (развееванных и барханно-ленточных). Растительность такырных участков: солянковыи пустыни (*Salsola*, *Abasis*, *Reaumuria soongarica*, *Nanophyton*). На песках обычно формируются саксауловые и кустарниковые пустыни (*Haloxyton aphyllum*, *H. ammodendron*, *H. persicum*, *Calligonum*, *Ammodendron*, *Ephedra strobilacea* и др.), включая незаросшие пески. Здесь встречаются участки эфемерово-попынной пустыни (северотуранские виды полыней, *Artemisia hebra*, *Carex pachystylis* и другое эфемеровое разнотравье), иногда в сочетании с солянковыми.

Основным приемом полевых исследований стал метод системных многоточных визуальных наблюдений за индивидуально мечеными особями на стационарных полигонах с учетом естественной обстановки (Миронов, 2003).

На полигоне площадью 0,5 км² (Шахсенемский Кыр) прослежены взаимоотношения 8 соседних особей желтого суслика. Все зверьки были помечены ошейниками с разноцветными пластиковыми лентами в индивидуальной комбинации. Подобное мечение позволяло уверенно различать особей на расстоянии 100—300 м в 12-кратный бинокль. Протокол наблюдений велся на диктофон. В годы наблюдений суслики не размножались.

К сожалению, исследования в последующие годы не были продолжены, в том числе и по причине отмеченных случаев промысловой добычи сусликов местным населением в этом районе. Своевременная публикация уже полученных материа-

лов тормозилась из-за надежд возобновить исследования, но по различным причинам продолжительность паузы составила 30 лет. С тех пор исследования экологии желтого суслика в основной части ареала не проводились. Поэтому нам представляется необходимым поделиться «старыми» материалами.

Результаты

Пространственная структура участков обитания. В Заунгузских Каракумах желтый суслик избегает участков развеечных песков. Суслики, обитая у подножия барханов, крайне редко взбираются на их вершины и пересекают их. Поэтому песчаные гряды служат своего рода изолирующими барьерами между поселениями в межрядовых понижениях, а также своеобразными направляющими, формируя конфигурацию осваиваемого пространства отдельными особями (Кучерук, 1998).

Убежища и укрытия. Отмечено особое предпочтение у сусликов к поселению в местах, изобилующих разного рода неровностями мезорельефа, кустовыми буграми. Желтый суслик предпочитает устраивать норы на каких-либо возвышениях, в частности, на старых могильниках. Поселения желтого суслика хорошо заметны по кучкам свежих выбросов земли (сусликовинам). Размеры последних могут достигать 2—3 м в диаметре и высоты 30 см. Но не всегда и не везде такие выбросы долго сохраняются. На открытых местах они быстро подсыхают и раздуваются ветром. Суслик копает норы самостоятельно, роет землю передними конечностями, а если работа происходит в твердом грунте — то и зубами. При этом земля подгребается «под себя» передними лапками, а затем быстро и далеко отбрасывается задними. Накопленная в норе земля выгребается на поверхность рыльцем (Тимофеев, 1934).

В пределах участка обитания у суслика 30—40 нор двух типов: с вертикальным и наклонным входом. Норы располагаются на расстоянии 20—50 м друг от друга без подземных сообщений (рис. 1). При этом соотношение типов составляет 1:4 в пользу нор с наклонным (косым) входом. На ночевку зверьки всегда уходят в постоянную гнездовую нору через вертикальное входное отверстие. Большая часть нор достается хозяину участка от предшествующих жителей территории. Сухой климат, плотный грунт, систематические обновления способствуют сохранению большинства нор на протяжении нескольких поколений грызунов (Варшавский, 1962).

Временные норы только с наклонным входом овальной формы имеют простое строение: ход длиной 150—200 см, который оканчивается тупиком на глубине 50—60 см или незначительным расширением в основании, служащим для разворачивания суслика. Самые крупные представители этого вида на о. Барсакельмес копают наклонные ходы размером до 20 см высоты и 15 см

ширины, а самые мелкие суслики в долине р. Чу роют эти ходы в пределах 6—15 см высоты и 5—10 см ширины (Орлов, 1929; Тимофеев, 1934; Ганаев, 1947; Исмагилов, 1955а; 1961; Кыдырбаев, 1960; Миронов, 1988).

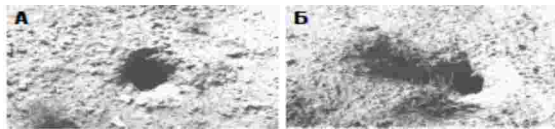


Рис. 1. Норы желтого суслика. А — вертикальный тип входа; Б — наклонный тип входа.

Сеть разбросанных нор с наклонным входным отверстием является своего рода потенциальным укрытием при перемещениях сусликов в пространстве (Бокштейн, Кучерук, 1988). Чаще всего зверьки заглядывают в эти временные («проходные»), норы на короткое время при посещении кормовых районов (рис. 2). Каких-либо постоянных привязанностей ни к одной из них не отмечено.

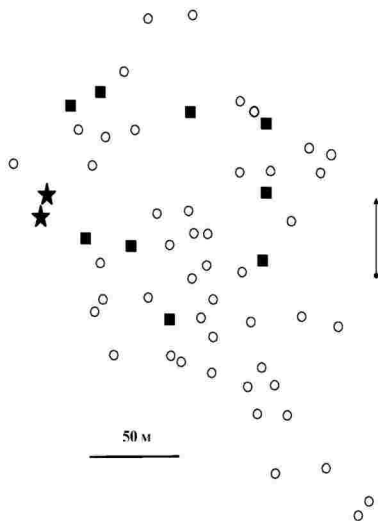


Рис. 2. Распределение нор на участке обитания желтого суслика (на примере участка самки № 704, весна 1985 и 1986 гг. Условные обозначение: звездочка — гнездовые норы (№ 32 в 1985 г., № 32а в 1986 г.); черный квадрат — вертикальные норы, белый кружок — наклонные норы.

Гнездовая нора. Основным пространственным центром в жизни особей является дом. Для большинства грызунов это гнездовая нора. Здесь зверек проводит не только каждую ночь после дневной активности, но и уходит сюда на длительную зимнюю спячку. Для желтого суслика характерна сравнительно просто устроенная гнездовая нора. Внешний отличительный признак гнездовой норы — узкий вертикальный ход с круглом входным отверстием диаметром 5—9 см. Как правило,

это единственный вход-выход норы. «Вертикальная» нора открывается весной при пробуждении суслика. Залегая в спячку, песчаник близ гнездовой камеры изнутри де-

лает наверх вертикальный ход, не доводя его, однако, до поверхности на 5—10 см. Почвой, собирающейся во время этой работы, он забивает косой вход в нору. Весной, пробуждаясь от спячки, песчаник поднимается по вертикальному ходу и, прорыв оставшийся слой почвы, выходит на поверхность. В Заунгузских Каракумах некоторые норы имеют два и даже три входа. Глубина вертикальной шахты 40—60 см, затем ход резко поворачивает в сторону и наклонно уходит в глубину. В Бухарской области Узбекистана такая нора бывает очень длинная — до 5 м — и глубокая — до 2,5 м. Длина ходов различна в разных частях ареала, изменяется в пределах от 3 до 20 м и зависит как от характера почвы, так и от возраста зверьков. Зимовочная нора обязательно имеет 1—2 камеры диаметром 20 см с единственным гнездом в Каракумах из корневищ песчаной осоки, весом 200—280 г; в Заволжье в качестве подстилки часто используются сухие листья и стебли песчаного камыша (Орлов, 1929); на о. Барсакельмес — стебли злаков, корни полыни и пырея.

У сусликов в Каракумах гнездовая камера располагается в конце норы, чаще всего в 250 см от входного отверстия, на глубине 60—90 см (максимально 190), а на о. Барсакельмес гнездовые камеры располагаются на глубине от 70—80 до 200 см, их наибольший диаметр — от 20 до 30 см. Норная система имеет несколько разветвлений и отнорков (1—4, максимально 7). Специальные небольшие камеры (около 14×18 см), или отнорки, служат в качестве «уборных», кладовые с запасами кормов отсутствуют (Орлов, 1929; Тимофеев, 1934; Ганаев, 1947; Исмагилов, 1955б; Миронов, 1988).

В большинстве случаев зимовочная нора остается основной гнездовой норой и на протяжении весенне-летней активности. Самки выводят здесь потомство. Однако в то же самое время нередки случаи смены гнездовой норы. В этом случае строительство и организация гнезда начинается, как правило, на основе одной из временных проходных нор с наклонным расположением входного туннеля. Почвенные условия сухого климата сохраняют строительный результат (конструкции) не одного поколения обитателей. Расселяющиеся зверьки подбирают одну из многочисленных простых нор на территории своего участка. На ее основе создается нора для зимовки. За исключением периода размножения, нора является жилищем одного зверька. Однако М. И. Исмагиловым (1955а) на о. Барсакельмес найдены сложные зимовочные норы с несколькими камерами и 10 и более ходами, в которых зимуют по несколько зверьков.

Гнездовые норы желтого суслика во всех наблюдаемых нами случаях (13 шт.) располагались на краю (на периферии) участка обитания. Интересно, что при достаточном количестве свободных нор зверьки оставались на вторую зимовку в своих старых норах. Правда, вертикальный выход открывался уже на новом месте, иногда в 0,5—1 м от старого. Если же и происходила смена гнездовой норы, то для этого подготавливалось несколько вариантов из числа имеющихся на участке.

Весной 1985 г. мы наблюдали интересный случай своего рода консервации запасного гнезда. Желтый суслик № 703 засыпал вертикальный лаз одной из нор на его участке, сравнял и утрамбовал мордочкой песок, создавая «розетку», как это часто делают тушканчики (Фокин, 1978).

Резкой смены гнездовой норы с переходом и смещением участка на значительное расстояние за два сезона наблюдений (1985—1986 гг.) нами не отмечено. Вероятно, это связано с отсутствием размножения сусликов.

Два типа нор образуют вполне исчерпывающий набор убежищ на территории любого участка.

Использование кормовых ресурсов. В пределах участка суслик кормится в 7—9 постоянных местах. Как правило, именно в этих районах отмечается концентрация качественного корма. Площадь подобных районов достигает 0,3—0,5 га. Общая же доля кормовых площадей около 14% от площади всего участка обитания, хотя иной раз эта доля повышается до 40% (Мионов, 1986). По мере выгорания эфемеровой растительности индивидуальный (кормовой) ареал молодых особей суслика не ограничивается 200—300 м. Зверек удаляется на 500—700 м и более от своей колонии в поисках насекомых, их личинок и гусениц (Исмагилов, 1961, Кыдырбаев, 1958; Тристан, 1965).

Для желтого суслика характерны два типа фуражирования: кормежка в движении (пастьба) и точечные места продолжительной кормежки. Разреженность травянистого покрова вынуждает сусликов при кормежке все время перемещаться, переходя с места на место, выбирая молодой подрост злаков и полыни. У кустов полыни суслики кормятся более продолжительно, хотя после 5 минут кормежки все равно переходят на новое место. Но как в первом, так и во втором случае фуражирование происходит в определенных местах участка — как правило, в окрестностях того или иного убежища или групп убежищ. Молодые суслики в первые дни их появления на поверхности, в отличие от взрослых, поедают почти все растения, растущие близ гнездовой норы (Кыдырбаев, 1958). Взрослые зверьки более разборчивы в корме.

На дальних выходах (свойственных самцам) зверек почти не кормится. Лишь на более или менее знакомой территории он начинает кормиться, отдохнуть.

Кормовое поведение. Зверек пасется или в окрестностях убежища (норы) или кормится в движении, передвигаясь по маршруту между убежищами. Время от времени зверек осматривается (встает столбиком каждые 1—2 минуты). Некоторые дистанции между теми или иными убежищами суслик проходит без кормежки. У отдельных кустов полыни суслик задерживается надолго и кормится на одном месте (рис. 3). В течение суток суслик, как правило, не возвращается в ранее пройденные места кормежки. Топографическое отображение кормового поведения представляет собой цепь нескольких кормовых площадок разного размера и

формы (конфигурации), связанных траекторией суточных перемещений. Многосуточные различия в количестве и локальной приуроченности мест кормежки определяются направленностью и характером перемещений. В отдельные дни суслик перемещается по внешнему маршруту, совершая своего рода обход границ своего участка обитания. В этом случае места кормежки были более многочисленными, однако, площади их незначительны и дистанции между ними протяженнее (см. данные по самке № 704 за 15.04.85 и 27.03.86). В другие дни суслики подвижны только на части знакомой территории. В этом случае зверек долго пасется, переходя между несколькими убежищами расположенными компактно (см. данные по самке № 704 за 14.04.85 или 24—25.03.86). Таким образом, чем больше площадь суточного (или фазового) участка, тем более разнообразны места кормежки. В последующие дни маршруты перемещений суслика повторяются. Таким образом, можно говорить, что у желтого суслика существуют вполне определенные кормовые районы, которые используются постоянно.

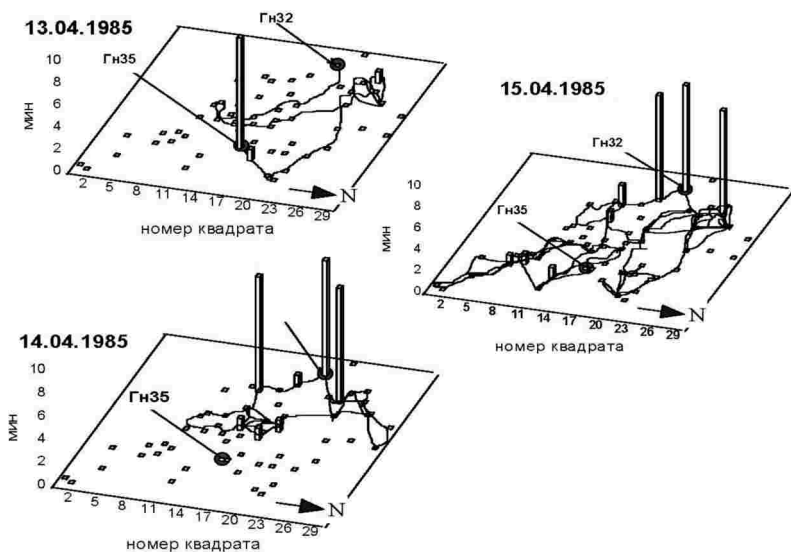


Рис. 3. Использование мест кормежки желтым сусликом (на примере самки № 704, 13—15 апреля 1985 г).

Пути и тропы. Передвижения по участку обитания. Перемещаясь по территории, суслик обычно ходит от убежища к убежищу. В среднем дистанции между норями на маршруте составляют 15—20 м. В местах постоянной кормежки плотность убе-

жищ несколько больше. Сформированные маршруты повторяются изо дня в день (рис. 4). Протяженность суточного хода в среднем 1500 м (Мионов, 1986).

На большие дистанции желтый суслик бежит с 7—8 остановками, через каждые 3—4 м. Часто встает столбиком. Например, самка № 704 (16.04.85) расстояние 35 м (от норы «32» до норы «33») (см. рис. 1) шла 1,5 мин с 4 столбиками. Утренний выход из гнездовой норы суслик делает, как правило, в сторону положения старого гнезда или излюбленного кормового района. Расположение убежищ предопределяет пути перемещений суслика. Пути дальних перемещений (100—200 и более метров) формируются в первую очередь с учетом крупных рельефообразующих элементов: дороги, песчаные бугры и барханы. Например, самец № 702 (24.04.86) пришел на участок самки № 707, пройдя более 200 м. При этом ему пришлось обогнуть песчаную гряду (бархан высотой 3 м), хотя по прямой между участками расстояние составляло всего около 100 м. В чрезвычайных случаях при пробежках суслик не всегда придерживается нор. Например, при обнаружении подхода соседнего зверька к границам, хозяин участка бежит навстречу, совершенно не придерживаясь расположения нор. При дальних выходах, когда зверек не совсем знаком с сетью нор, достигнутый суслик затаивается на месте, распластываясь и вытягиваясь на земле. В открытых стациях, при хорошем визуальном обзоре, суслики прекрасно знают и представляют положение гнездовой норы. Вечером, по завершению кормежки, суслики напрямую возвращались домой, совершенно не выстраивая кривую траекторию маршрута по норам.

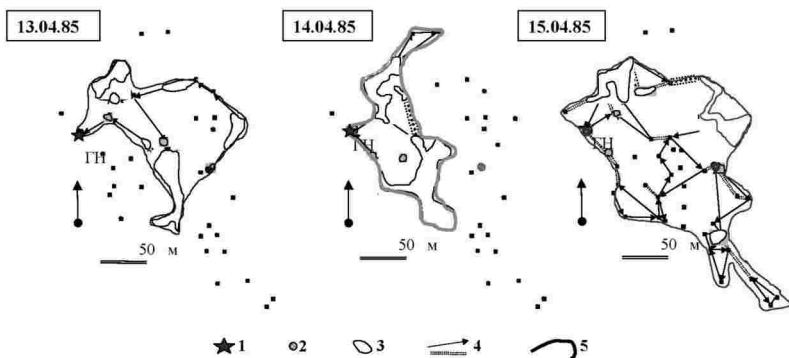


Рис. 4. Динамика суточного участка желтого суслика (на примере самки № 704, 13—15 апреля 1985 г.). Условные обозначения: 1 — гнездовая нора; 2 — нора; 3 — места кормежки; 4 — маршруты перемещений; 5 — границы суточных участков.

Форма участка обитания. Как и у большинства грызунов, вся совокупность посещаемых кормовых и защитных ресурсов, связанных между собой путями

перемещений, образует используемое пространство или участок обитания. У желтого суслика при тождественности фазы активности с суточным световым днем, пространство полного участка складывается за несколько дней. На рис. 4 представлен пример формирования участка самки № 704 весной 1985 г.

Условная линия, очерчивающая все периферийно расположенные элементы участка (кормовые районы, норы, пути перемещений), и является воображаемой границей участка обитания. Истинная граница персональной территории, значимая для самого зверька, очень непостоянна. Условная граница может различаться по значимости для хозяина и для его соседа. Для желтого суслика в весенний период характерны разные формы территориального поведения. Практически все зверьки прекрасно знают местоположение своих соседей и постоянно отслеживают их перемещения. Любое приближение соседнего зверька к границам участка вызывает беспокойство хозяина. Прямых столкновений на стыках участков мы наблюдали не часто. Встреча самца № 702 и самца № 703 4 апреля 1985 г закончилась короткой борьбой. Сначала зверьки долго приближались друг к другу. Дистанция сократилась до 2 м. Зверьки долго наблюдали друг за другом, демонстративно отворачивались. Наконец более крупный самец № 702 бросился на № 703. После драки самец № 702 преследовал противника еще метров 20, затем вернулся на свой обычный участок. Надо сказать, что самцы встретились на участке, который ни тот, ни другой никогда не посещали. Это была своеобразная нейтральная территория, которая при низкой плотности населения всегда имеется на стыке участков. Поэтому о четкости границ, об их «оформленности», во всяком случае, у желтого суслика, говорить трудно.

Исход настоящих драк определяется размером зверька, а не правами хозяина территории. По нашим наблюдениям заходы на чужую территорию связаны не столько с экспансией участков, сколько с поисками половых партнеров (Мионов, 1986). В плотных поселениях взаимодействия были агонистическими, доля жестких форм возрастала с глубиной проникновения соседа на участок. Полное совмещение участков возможно у разновозрастных сусликов (Бокштейн и др., 1989).

Межвидовые конкурентные отношения крайне редки. В Заунгузских Каракумах мы наблюдали встречу желтого суслика с тонкопалым сусликом (*Spermophilopsis leptodactylus* Licht.), который зашел в один из кормовых районов резидента. Весовые и размерные категории были примерно одинаковые, однако желтый суслик активно бросался на пришельца. И, в конце концов, тонкопалый суслик был вынужден уступить.

Большинство участков обитания желтого суслика имеют неправильную вытянутую форму (рис. 5). Отдельные лентообразные коридоры сформированы эпизодическими выходами зверьков.

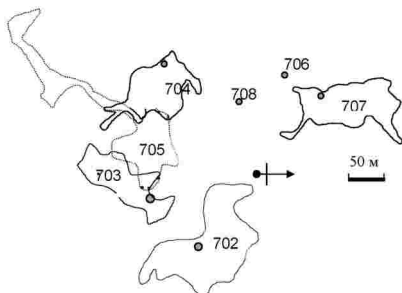


Рис. 5. Распределение участков обитания желтого суслика в марте—апреле 1986 г.

взрослых зверьков участки больше, чем у молодых (табл. 1). Половые различия не установлены. Сезонные изменения 1985 и 1986 годов у участков в целом незначительны, различия происходят за счет эпизодических выходов.

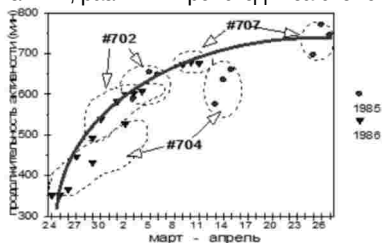


Рис. 6. Сезонная тенденция увеличения продолжительности суточной активности желтого суслика (на примере самца № 702 и самок №№ 704, 707).

наблюдается только в особо жаркие дни, когда температура воздуха поднимается до 30—35°C, а на поверхности почвы в тени до 40°C. Тогда суслики уходят в норы на 30—40 минут или ложатся в тени растительности. На юго-востоке ареала (Джамбульский р-н Алма-Атинской обл.) в конце мая — начале июня суслики наиболее активны между 6 час. 30 мин. — 8 час. 30 мин. и 18 час. — 19 час. 30 мин. (Кыдырбаев, 1959).

Продолжительность суточной активности постепенно увеличивается и в конце апреля достигает максимальных величин (рис. 6). Дневная активность у желтого суслика в определенной степени ограничивается освещенностью (от восхода до заката солнца). В то же время существенное значение в определении продолжительности суточной активности имеют физиологические причины (кормовое насыщение, участие в размножении).

Размер участков обитания. У желтого суслика мы различаем суточный участок обитания и многодневный. Размер суточного участка может варьировать довольно существенно. В среднем (по 23 наблюдениям) его размер составляет 19391,3 м², Sd = 13810,04, с вариациями от 4600 до 60000 м². По многодневной совокупности размер участка, конечно, возрастает. В среднем (по 7 наблюдениям) его размер составляет 38300 м², Sd = 18 373,17, с вариациями от 21500 до 73200 м². У

Временная структура использования участка обитания (суточная и фазовая активность).

Желтый суслик активен только в светлое время суток. В ночное время зверьки из нор не выходят. Общая суточная активность сусликов после пробуждения из спячки (март—апрель) постепенно увеличивается и после становления, по наблюдениям в Заунгузских Каракумах, в среднем составляет $X = 564,2$ минут, Sd = 123,09 (с вариациями от 331 до 771 мин по 37 наблюдениям). Перерыв в дневной активности

Таблица 1. Характеристики использования пространства желтым сусликом в сезоны 1985—1986 гг.

№ особи	Дата	Активность (мин)	Площадь УО (м ²)	Путь (м)	Кормовые районы на УО		Число нор на УО	
					Кол-во (шт)	Площадь (м ²)	Вертикальные	Наклонные
702	3.4.85	589	16000	894	7	2800	5	11
	5.4.85	654	33200	1503	8	2600	10	21
	6.4.85	648	28400	1563	8	3000	9	18
	многодневный	50800			15	4800	11	25
	1.4.86	579	52000	2200				
	2.4.86	598	18400	460				
	3.4.86	600	9200	220				
	4.4.86	605	60000	3000				
	многодневный	73200						
703	8.4.85	605	7200	516,5	8	600	5	11
	10.4.85	597	16100	891	7	1000	6	21
	11.4.85	680	9200	771,2	12	600	7	12
	многодневный	21500			17	1300	9	29
704	13.4.85	575	14000	927,5	11	2400	5	21
	14.4.85	635	9200	1493,5	12	3700	6	20
	15.4.85	660	25200	2857,5	17	5400	10	40
	многодневный	26000			17	7000	10	41
	24.3.86	349	4600	620	4	1125	2	8
	25.3.86	350	8800	975	13	2600	6	15
	26.3.86	364	10200	910	17	2050	3	13
	27.3.86	444	28300	1575	15	1575	8	27
	многодневный	28300			20	4925	9	35
705	17.4.85	674	9600	1491	7	2700	4	18
	18.4.85	730	19700	1684	7	1800	3	21
	20.4.85	540	18800	1034	5	2000	3	18
	многодневный	40600						
707	25.4.85	696	11100	1835		1500	8	28
	26.4.85	771	19700	2220,5	4	3200	6	35
	27.4.85	745	17100	2096	6	2900		
	многодневный	27700			9	3000	11	57

Поверхностная деятельность начинается с восходом солнца и завершается с его заходом. По материалам двух сезонов 1985—1986 гг. следует отметить три замечательных обстоятельства в утренней активности сусликов: 1) индивидуальные различия в сроках выходов; 2) при нескольких последующих наблю-

денях каждый раз отмечается временной сдвиг появления из норы на 20—30 минут на более ранние сроки; 3) синхронность сдвигов ритма у разных особей в сравниваемые даты (рис. 7).

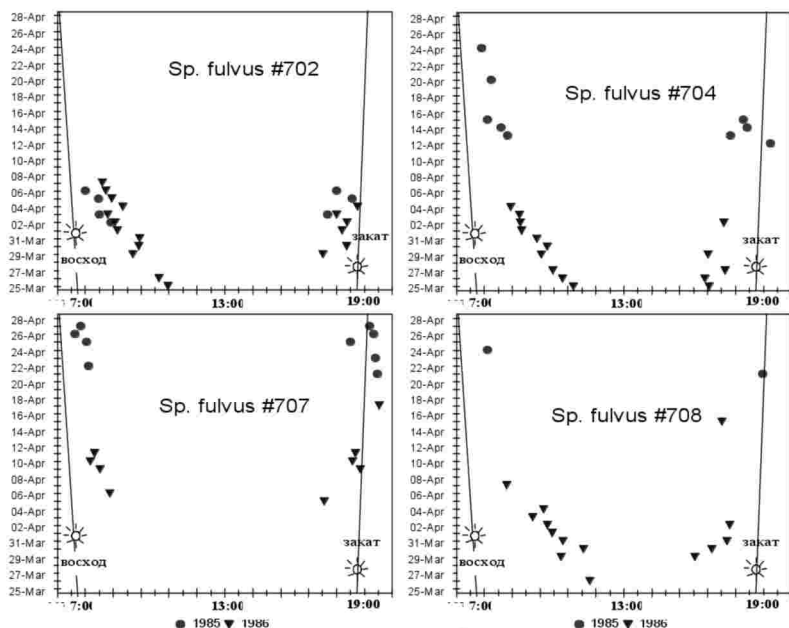


Рис. 7. Особенности суточной активности желтого суслика в различные годы наблюдений. Косыми линиями на графиках показано время восхода и заката солнца.

Обычно утренний выход зверька отмечается по действительному появлению зверька из норы. После чего суслик встает вертикально столбиком и долго стоит в такой позе, осматриваясь и прислушиваясь. В лучах восходящего солнца сусличьи столбики далеко заметны на темном фоне щебенки (200—500 м). С одной точки можно одновременно наблюдать 5—6 особей. А зная расположение гнездовых нор, легко проследить время появления меченых зверьков. Но дело в том, что для сусликов характерно предварительное оглядывание, практически не выходя из вертикальной гнездовой норы. При близкой опасности суслик остается в норе.

Последовательный сдвиг утренней активности у одного суслика можно было бы объяснять методическими помехами. Однако в первой половине апреля 1985 и 1986 г. этот феномен отмечен практически для всего населения по-

лигона. Разные зверьки при индивидуальных различиях в конкретных сроках начала утренней активности последовательно и синхронно каждый раз начинали свою активность немного раньше.

Освещенность. Восход солнца в процессе наших наблюдений (конец марта — конец апреля) изменился с 7:00 до 6:20 местного времени. Заход солнца изменился с 19:00 до 19:30. Суслики были на поверхности только в светлое время суток. Тем не менее, четкой зависимости начала весенней поверхностной активности зверьков от освещенности не отмечено. До второй декады апреля шел постепенный сдвиг срока утреннего выхода на все более ранние часы. Если в марте разница в сроках восхода солнца и появлением первых сусликов достигала в среднем 60—70 мин, то в середине апреля эта дистанция составляла лишь 20—40 мин.

Температура. Температурный фон среды (температура воздуха, почвы) существенно различался в 1985 и 1986 гг. Температура на поверхности почвы в солнечный день почти всегда в 2 раза выше, чем температура воздуха на высоте 50 см над поверхностью. Когда солнце скрывается за облаками, температура на поверхности резко падает до температуры воздуха, а на воздухе бывает холодно.

Весна 1986 г была более холодной и ветреной. Вероятно, это обстоятельство отразилось на различиях в ритмах утреннего выхода сусликов на поверхность в эти годы. Причем этот эффект проявился в активности всех наблюдаемых особей. В данном случае мы склонны считать, что температурный фактор проявил преимущественное влияние на ритм активности перед освещенностью. С установлением теплой погоды активность сусликов начиналась все раньше и раньше, однако, никогда зверьки не показывались до восхода солнца. Трудно говорить о величине температурного порога, который определяет весенний ритм активности. Во-первых, это очень индивидуально: например, молодая самка № 708 всегда выходила очень поздно (позднее 10:00). Во-вторых, необходимы более детальные экспериментальные исследования сопряженного влияния абиотических факторов среды: суточный ход температуры поверхности почвы, влажность и т.д.

Отсроченный утренний выход (в марте), в первую очередь объяснялся митосовыми ночными температурами. Кстати, два года подряд мы отмечали пробуждение черепах именно 31 марта. Как показывают графические выкладки именно к 1 апреля минимальные (ночные) температуры воздуха и грунта перестают опускаться ниже 0°C. Хотя в 1986 г. именно к этому сроку начинает снижаться высокая ночная влажность воздуха.

И еще несколько соображений по температурному воздействию. Промерзнув накануне, зверек выходит на следующий день позднее, а в последующий

день (если температура уже с утра стала выше предыдущей) выходит раньше. Может быть свет в большей степени коррелирован с физиологическим ритмом, а поведенческий (экологический) ритм, соответственно, с температурой: зверек просыпается, но не выходит из норы.

Сочетание неблагоприятных температур и влажности тормозили утреннюю деятельность сусликов. Особенность весеннего периода становления активности не только в постепенных сдвигах утреннего выхода (что, как раз логично рассматривать как погодную зависимость), но и в столь же постепенном (пошаговом) сдвиге времени завершения поверхностной активности вечером.

Уход в гнездовую нору происходит за 1—2 часа до захода солнца. В конце марта 1985 и 1986 годов сроки захода в норы постепенно сдвигались на все более позднее время. Прямой связи с наступлением сумерек или какого-либо порога освещенности не установлено. Обнаруживается неустойчивая корреляция с температурой воздуха и поверхности почвы. Как и в случае с началом активности сроки завершения поверхностной активности индивидуальны. Молодая самка № 708 уходила домой гораздо раньше остальных сусликов. Большинство же особей возвращаются домой за 1 час до захода солнца.

Вечерним уходом в нору завершается дневная (суточная) активность сусликов, продолжительность которой целиком зависела от успешности и обилия кормежки. Домой зверек возвращается медленно, продолжая по пути кормиться вплоть до гнездовой норы. Суслик с трудом протискивается в вертикально расположенный ход гнездовой норы. Входное отверстие никаким образом после этого не закрывается и не маскируется.

Сезонная активность. Период пробуждения сусликов нередко оказывается довольно растянутым. Время пробуждения взрослых сусликов не совпадает со временем выхода их из нор. Окончательному выходу зверьков из нор часто мешают весенние осадки, заморозки, сопровождающиеся оттепелями и т. п. По литературным данным, весенний выход на поверхность после зимовки коррелирует с достижением дневной температурой воздуха отметки 10°C, хотя воздушные температуры не «включают» выход из спячки. (Michener, 1979). Более действенны для подземных млекопитающих температуры почвы. Например, К. Френч (French, 1977) отметил, что появление весной *Perognathus longimembris* совпало со временем вертикальной линии изотермии температур грунта, а Д. Кренфорд (Cranford, 1978) установил, что появление весной *Zapus princeps*, произошло, когда температура была между 8°C и 9,5°C. Суслики Ричардсона выходили в течение периода нагревания грунта около поверхности выше 0°C и прежде, чем температуры в глубине увеличились. Самцы сусликов появляются раньше самок, когда максимум температура воздуха менее 5°C.

Роды и первое появление выводка на поверхность происходят, приблизительно через 26 и 56 дней после пробуждения (Michener, 1977).

Массовое появление грызунов совпадает со временем наступления устойчиво теплых дней и происходит при более или менее установившейся погоде. Растянность сроков выхода сусликов из нор объясняется также поздним выходом большого количества зверьков прошлогоднего помета вследствие интенсивного размножения в прошлом году. Раньше всех просыпаются взрослые самцы, через 8—10 дней после этого — взрослые самки и в последнюю очередь — суслики прошлогоднего помета (Исмагилов, 1955б). Время выхода желтого суслика после спячки зависит от географического положения района и хода весны. Если на северо-западе ареала пробуждение приходится на первую половину марта, в северной — с середины марта, в западной части ареала зверьки выходят после спячки в своей массе во второй половине марта, то на юге, в Узбекистане — с начала февраля, в Киргизии — во второй половине февраля, а в Джамбулском районе Алма-Атинской области — с конца февраля — начала марта (Кыдырбаев, 1959). На северо-западе Туркменистана желтый суслик пробуждается в первой декаде марта, а массовый выход суслика происходит в 15-20 числах марта. На Устюрте и северной части Сарыкамышы, Дарьялыка в районе Ер-Бурун, Дордил массовое пробуждение отмечено в конце марта и начале апреля. В холодные дни марта и даже апреля активность суслика на поверхности существенно снижается. Он подолгу не выходит на поверхность земли (Нургельдыев, 1956). Таким образом, в зависимости от широты местности период выхода зверьков из спячки растягивается примерно на полтора месяца.

Весной же первыми выходят на поверхность взрослые самцы, затем взрослые самки, в последнюю очередь — суслики прошлогоднего помета. Взрослые самцы появляются примерно на 8—10 дней раньше самок (Исмагилов, 1955а).

Активный период длится около 2,5—4 мес. в зависимости от широты местности, т. е. меньше, чем у других видов сусликов, в т. ч. и у малого. Остальную часть года проводит в спячке, которая у взрослых особей начинается летним тепловым оцепенением, переходящим в зимний сон.

Первыми ложатся в спячку взрослые самцы и взрослые самки, которые в текущем году не участвовали в размножении, потом залегают взрослые самки, которые рожали молодых, а последними уходят в спячку неполовозрелые особи и молодежь данного года рождения (Исмагилов, 1961). Начало залегания сусликов в спячку в разные годы остается более или менее постоянным. Изменение климатических условий не оказывает влияния на залегание первых зверьков. Отдельные упитанные особи уходят в спячку при любых условиях среды. Изменение условий среды оказывает решающее влияние на массовое залегание зверьков. Упитанные взрослые особи спят, не выходя из норы до весны

следующего года. У некоторых молодых особей сон временно прерывается, и зверьки в оттепель выходят из норы и поисках корма. Таких особей приходилось наблюдать даже в декабре и январе (Исмагилов, 1961).

Сроки спячки сусликов зависят, прежде всего, от района их обитания: Например, начало залегания сусликов на о. Барсакельмес в разные годы остается почти неизменным — оно приходится на 20—25 мая (Исмагилов, 1955б; Бурамбаев и др., 1975); в окрестностях Ташкента, т. е. наиболее засушливых пустынных районах, взрослые суслики залегают в спячку уже в конце мая — начале июня. По Ганаеву (1947), в окрестностях Бухары залегание сусликов в спячку началось во второй декаде июня, и в начале июля они уже не встречались. В северном Казахстане признаки залегания желтого суслика в спячку (забивание нор земляными «пробками») появляются в третьей декаде мая. Массовое залегание проходит в первой половине июня (Гарбузов и др., 1977). В Туркменистане в спячку суслик залегают во второй половине мая. Период залегания в спячку взрослых особей суслика в песчаной и глинистой пустыне Северных и Северо-Западных Каракумов совпадает с залеганием в летнюю спячку степной черепахи (*Testudo horsfieldi*) (Нургельдыев, 1956). По Исмагилову (1955б), в среднем взрослые особи спят 275, а молодые 268 дней, т. е. почти одинаковое количество дней, несмотря на разновременность их залегания и пробуждения.

Бюджет суточной деятельности. По Ф. Бокштейну и В. В. Кучеруку (1989), в Центральных Кызылкумах (у северной оконечности возвышенности Букантау) в конце апреля 1983 г. дневная активность сусликов продолжается 10,2—11,5 ч. Бюджет времени по основным видам деятельности был представлен так: «кормление и перемещение» — 68.9%; «наземный отдых и ориентировка» — 12.3%; «рытье нор» — 2.5%; «пребывание в норах» — 16.3%.

Мы выделяем несколько другие категории поведения желтого суслика. В целом, преобладает два вида деятельности: кормовая активность и обеспечение безопасности бытия. Бюджет активности желтого суслика в Заунгузских Каракумах по основным видам деятельности замечателен тем, что при традиционно большой величине кормового поведения, заметно снижена норовая деятельность (табл. 2). Категория «иная активность», обычно суммирующая быстротекущие и эпизодические процессы в повседневной деятельности, у сусликов приобретает гипертрофированный вид.

Таблица 2. Суточный бюджет времени желтого суслика (в процентных долях)

№ особи	дата	Фаза активности		Виды деятельности (% доля)				
		интервал	продолжительность (мин)	корм	бег	нора	Иная	
							всего	доля «столбик»
702	03.04.85	07:48—17:37	589	28,3	11	14,5	46,3	95,2
	05.04.85	07:46—18:40	654	—	—	—	—	—
	06.04.85	07:12—18:00	648	—	—	—	—	—
	29.03.86	09:15—17:25	490	—	—	—	—	—
	30.03.86	09:30—18:26	536	—	—	—	—	—
	01.04.86	08:35—18:14	579	40,93	13,47	0	45,6	54,55
	02.04.86	08:29—18:27	598	42,47	6,57	13,93	32,09	48,9
	03.04.86	08:10—18:10	600	—	—	—	—	—
703	04.04.86	08:49—18:54	605	—	—	—	—	—
	08.04.85	08:00—18:15	605	34,1	3,5	22,8	39,6	96,2
	10.04.85	07:45—17:42	597	35,8	5,3	17,3	41,6	78,5
	11.04.85	07:40—19:00	680	34,2	2,6	13,5	49,8	45,3
704	13.04.85	08:12—17:47	575	41,8	4,9	8	45,3	87,3
	14.04.85	07:55—18:30	635	42	4,5	3,5	50	74,5
	15.04.85	07:20—18:20	660	42	6,8	7,6	43,6	68
	24.03.86	11:25—16:49	349	45,99	5,16	23,07	25,79	87,22
	25.03.86	11:02—16:52	350	70,29	4,57	1	24,14	18,86
	26.03.86	10:35—16:39	364	73,63	3,57	12,91	9,89	77,78
	27.03.86	10:09—17:33	444	45,95	10,14	6,98	36,94	76,22
	29.03.86	09:39—16:49	430	—	—	—	—	—
705	02.04.86	08:45—17:30	525	—	—	—	—	—
	17.04.85	07:30—18:44	674	49,11	1,93	9,05	39,91	63,57
	18.04.85	07:00—19:10	730	—	—	—	—	—
	20.04.85	07:00—16:00	540	—	—	—	—	—
706	29.03.86	09:40—16:45	425	—	—	—	—	—
	02.04.86	08:30—18:02	572	—	—	—	—	—
	03.04.86	08:00—18:19	619	—	—	—	—	—
707	25.04.85	07:00—18:36	696	59,1	8,2	5,5	27,2	87,3
	26.04.85	06:45—19:36	771	48,1	5,6	18,5	27,8	76,2
	27.04.85	07:00—19:25	745	46,4	7,8	23,9	21,9	77,3
	09.04.86	07:50—19:01	671	55,81	13,71	10,66	19,82	53,01
	10.04.86	07:25—18:41	676	67,61	12,99	0,49	18,91	58,37
	11.04.86	07:36—18:49	673	—	—	—	—	—
708	29.03.86	10:30—16:15	345	55,22	6,23	8,99	29,57	73,53
	30.03.86	11:27—16:58	331	60,12	4,38	9,37	26,13	95,95
	31.03.86	10:35—17:38	423	60,99	3,55	3,55	31,91	48,89
	02.04.86	09:55—17:45	470	—	—	—	—	—

Характерной чертой сусликов является поведение, связанное с безопасностью. Суслики часто встают «столбиком» на задние лапки, осматриваются, прислушиваются. Особенно характерно подобное поведение утром, в первые минуты после выхода зверьков из гнездовой норы. Поведение, связанное с безопасностью, для сусликов становится чуть ли не более значимым, чем кормовое. На рис. 8 представлена спектрограмма взрослой самки № 702, где показана синхронность основных видов наземной деятельности.

Кормовая деятельность. Весной взрослые суслики выходят из нор хорошо упитанными: толстый слой подкожного жира, а также внутренний жир составляют около 10% от веса тела животного. Часть вышедших на поверхность сусликов первые дни совершенно не кормится. Сроки жиронакопления у суслика различны в зависимости от пола и возраста животного. У взрослых самцов и холостых самок жиронакопление начинается раньше, чем у беременных самок. Кормящие самки усиленно питаются в период выкармливания детенышей и в начале выхода молодых на поверхность, молодые — в период самостоятельной жизни и особенно перед залеганием в спячку. В отличие от своих родителей, они часто ложатся, не нагуляв достаточного количества жира, поэтому некоторые из них весной выходят на поверхность истощенными, обессиленными и в это время часто гибнут (Слудский и др., 1969).

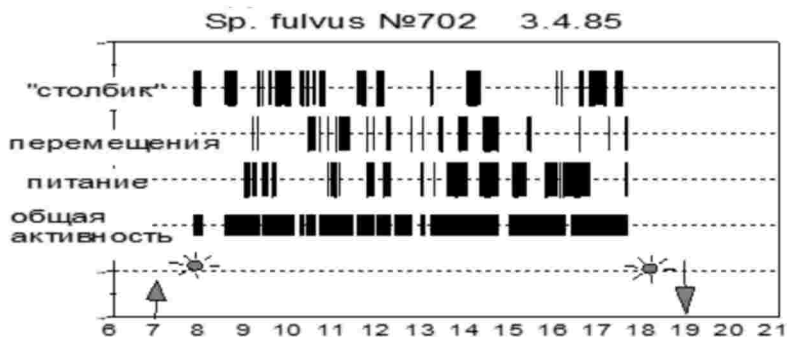


Рис. 8. Спектрограмма (бюджетный растр) суточной активности желтого суслика (самец № 702, 3 апреля 1985 г., фаза активности 07:48—17:37).

Доля времени (в %), затрачиваемая на питание в течение дневной активности, составляет 60—70%. В Заунгузский Каракумах в апреле 1985 г. в среднем достигала $X = 41,9$ минут при $Sd = 8,65$ ($n = 11$, $lim = 28,3—59,1$), а в более холодном апреле 1986 г., соответственно, 54,4 минуты при $Sd = 8,07$ ($n = 11$, $lim = 27,72—73,63$) (табл. 2).

Суточная кормовая активность начинается спустя 15—60 мин после выхода су-

сика из норы и продолжается практически весь день. Ряд авторов (Тристан, 1965, Ганаев, 1947; Исмагилов, 1955а) отмечают два пика кормовой активности: утром примерно с 5 до 10 и вечером с 4 до 8 часов. По нашим данным (Миронов, 1986), полуденный перерыв в питании характерен только в особо жаркие дни.

Следует отметить, что интенсивность кормежки (мы ее измеряем по доле времени, уделяемому этому виду деятельности за 15 минутный интервал) на протяжении суток не одинакова (рис. 9). У большинства особей действительно наблюдается два неравнозначных всплеска кормовой активности. Первый, относительно непродолжительный по времени (1—1,5 часа), отмечается в первой половине дня. Суслики приступают к кормежке спустя некоторое время после выхода — после того, как осмотрятся в течение 0,5—1,0 часа. При этом зверькиходят в ближайший кормовой район, где начинают довольно интенсивно кормиться поlyingю. Вероятно, эта кормежка является своего рода восстановительной после ночного сна. Надо сказать еще раз, что желтый суслик не делает никаких кормовых запасов — ни суточных, ни сезонных — и ночью из гнездовой норы не выходит. После утоления голода суслик продолжает перемещаться по территории участка обитания, время от времени пощипывая траву, но большую часть времени наблюдает за окружающей обстановкой. Именно в это время (10—12 часов дня, или спустя 3—5 часов после восхода солнца) отмечено большее количество прямых контактов особей, визуальных демонстраций. Наибольший пик интенсивного питания приходится на послеполуденное время, суслики подолгу задерживаются в основных кормовых районах и довольно интенсивно кормятся. Создается впечатление, что зверьки «набивают» себя кормом перед завершением дневной деятельности. В итоге, при заходе зверька в нору (через вертикальный вход) он еле втискивается в отверстие.

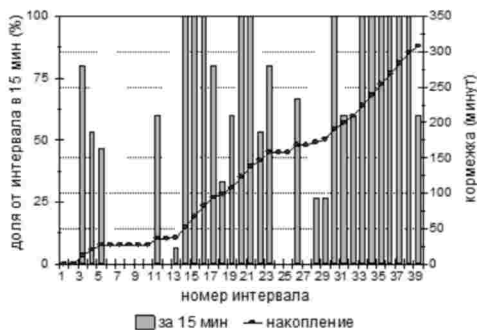


Рис. 9. Интенсивность кормового поведения желтого суслика в течение дневной активности (самец № 702, 1 апреля 1986, фаза 08:35—18:14).

Индивидуальные особенности кормового поведения касаются суточного распределения интенсивности питания, предпочтения мест и продолжительности кормежки, а также предпочтения видов корма (кустики полыни или прострочки илака и тюльпанов). Например, по наблюдениям в Казахстане (Беседин и др., 1956) суслик обязательно заканчивает утреннюю и вечернюю жировки поеданием луковиц тюльпана. Зверек активно разыскивает их в конце кормежки и уходит в нору лишь после того, как съест несколько луковиц. Правда, в других частях ареала подобное поведение не характерно.

Норовая деятельность (посещение убежищ). В суточной дневной деятельности поведение, связанное с посещением укрытий и убежищ, практически сведено к минимуму. Конечно, речь идет о заходах на некоторое время в норы при перемещениях по участку обитания, потому что связь с укрытиями (подходы, освоение пространства в их окрестностях) для сусликов, зверьков, обитающих в открытых стациях, вещь неременная.

Особенность норного поведения желтого суслика в том, что он крайне неохотно заходит в норы в течение дневной активности. Лишь в начале дня, в утренние часы, когда суслик крайне осторожно ведет себя у гнездовой норы и в ближайших ее окрестностях, он может скрываться в некоторых норах на непродолжительное время. Затем, в течение дня зверек прячется в одной из нор только в силу крайней необходимости при опасности. Особый случай представляет строительная деятельность. Если суслик занимается благоустройством (расчистка хода, обновление гнездового материала) или строительством нового гнезда, то увлекается этим занятием на 30—60 мин. и более. В особо жаркие дни в середине дня суслик прерывает наземную активность и прячется в тень кустов или в одну из простых нор на участке. Предварительно зверек может расчистить и выбросить из норы нагретый песок.

Пробежки и перемещения. Традиционно этот вид деятельности по временной продолжительности является самым незначительным. Процессы быстротечны. Но для желтого суслика, с его протяженными маршрутами и медленными перемещениями, временная доля несколько выше, чем у большинства грызунов (Миронов, 2003). Интенсивность двигательной активности выражена неравномерно, что связано с перемещениями, вызванными сменой кормовых районов. В других случаях спонтанные всплески активности связаны с решениями социальных вопросов (выход к приближающемуся соседу, пробежки самцов на участки самок).

Прочие виды деятельности. Наряду с видами деятельности, связанными с комфортным поведением, элементами социального поведения, следует отметить демонстративное поведение. Один из таких способов сочетает в себе визуально и, возможно, ольфакторно значимые сигналы. Так как мы не нашли в литературе описания подобного способа демонстративного поведения ни у других видов сусликов,

ни у сурков, опишем это поведение поподробнее. При перемещениях по участку суслик подбегает к более крупному выбросу одной из многочисленных наклонных нор. Некоторое время он стоит столбиком и оглядывается. Затем спокойно, без всякого внешне проявляемого возбуждения, делает три-четыре мощных копка передней лапой (фаза копания 15 сек). При этом грунт отбрасывается немного вверх. Ветер подхватывает и развеивает выброс. Песчаный фонтан (факел) до 1 м высоты далеко заметен в открытом ландшафте. А если учесть, что соседние суслики постоянно бдительно осматриваются, стоя столбиком, то нет сомнения, что сигнал будет ими получен. После выкопки небольшой ямки суслик обнюхивает ее, разворачивается и садится в нее. Сидит неподвижно 20—30 сек., затем опять разворачивается и начинает осторожно закапывать правой или левой передней лапкой (фаза закапывания 10—20 сек.). После этого он остается некоторое время сидеть рядом или уходит дальше по маршрутам своего участка. Вся процедура длится 1—2 мин. (максимально 3 мин).

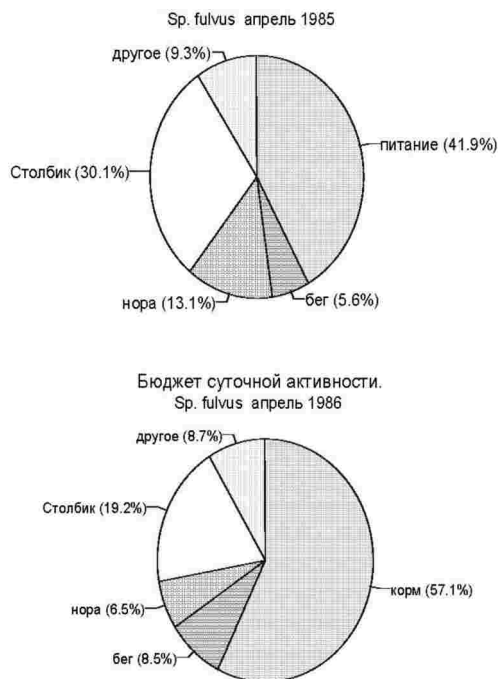


Рис. 10. Бюджет суточной активности желтого суслика. Суммарные данные по 1985 г. и по 1986 г. (Заунгузские Каракумы, март—апрель).

Подобных демонстраций в течение дня может быть одна-две. При осмотре «копалок» мы не нашли явно выраженного скопления помета или мочи, тем не менее все совершаемые действия напоминают сходное поведение при уринации у других видов животных (подобное мы отмечали при наблюдениях за желтогорлыми мышами, общеизвестно гигиеническое поведение у кошек). Демонстративные ритуалы суслики совершают и за пределами обычного (традиционного) участка: при заходе на чужой участок. Например, в холодные дни (март 1985) самка № 704 совершала ритуал каждые 75—80 мин., но чаще всего в обычный весенний день отмечалось только 1—2 туалетные ямки. Поведение

наблюдалось и у самцов, и у самок. Хотя, например, у молодой самки № 708 ни разу не было отмечено этой формы поведения. Описанное поведение — только пример того, какие эпизодические, но функционально значимые виды деятельности могут быть отнесены к категории «прочие виды поведения». Конечно, видовой почерк поведения грызунов многообразен и уникален, но на данном этапе мы не готовы анализировать тонкие составляющие бюджета, поэтому вынуждены упростить бюджетный баланс.

В итоге бюджет суточной активности желтого суслика представлен на рис. 10. Материалы, положенные в основу анализа, представляют собой суммарные показатели сусликов за весну 1985 года и за 1986 г. Биологические различия могли сформироваться за счет несколько иного состава населения в эти годы. Но тенденция соотношений видов деятельности сохраняется.

Заключение

Сезонная особенность прерывания активности интересна с точки зрения территориальных отношений. Следует ли считать период спячки своего рода *status quo* пространственных отношений? Можно ли говорить, что период спячки способствует каким-то образом регулированию пространственного перераспределения особей? Различия в сроках залегания в спячку разных половых и возрастных групп, вероятно, определенным образом сглаживают конкурентные территориальные споры, т.к. молодые зверьки в период отсутствия взрослых резидентов могут почти без помех перемещаться по любой территории и выбрать зимовочную нору. Весной, при благоприятной зимовке, зверьки выходят из гнездовых нор со статусом хозяина пусть небольшого, но своего участка в окрестностях зимовочной норы. Соседние зверьки старшего возраста принимают или не принимают факт нового соседа. Но статус осевшего зверька выше статуса мигранта. Тем более что состав соседей мог измениться из-за зимней смертности некоторых особей. Но это вопросы специальных исследований и довольно успешно их развивают работы А. В. Чабовского (2006), Н. А. Васильевой (2011). Интересно было бы сделать сопряженный анализ аналогий в становлении пространственных отношений у зимоспящих животных и перелетных птиц. Вот в этом случае, чтобы умозрительность не возобладавала над предметностью, необходимы длительные детальные наблюдения на уровне экологии особи.

ЛИТЕРАТУРА

Беседин Б. Д., Журба Я. Г., Камышев А. И., 1956. Результаты испытания приманочного метода борьбы с желтым сусликом в северном Приуралье // Тр. Средне-Азиат. н.-и. противочумного ин-та. Вып. 3. С. 18—25.

Бокштейн Ф. М., Кучерук В. В., 1988. Использование желтыми сусликами убежищ в зависимости от их структуры и размещения на индивидуальном участке // Грызуны. Материалы VII Всесоюзного Совещания по грызунам. Нальчик, 27 сентября — 1 октября 1988 г. Тезисы докладов. Т. 2. М. С. 12—13.

Бокштейн Ф. М., Кучерук В. В., Тупикова Н. В., 1989 Использование территории и взаимоотношения желтых сусликов // Экология. Т. 5. С. 45—50.

Бурамбаев К., Исмагилов М. И., 1975. Образ жизни и межвидовые отношения островной популяции суслика-песчаника // Биологические науки. Сб. Труды сотрудников ВУЗов КазССР. Вып.2. С. 85—100.

Варшавский С. Н., 1962. Возрастные типы поселений и история расселения малого суслика // Исследования геогр. прир. ресурсов жив. и раст. мира (к 60-летию со дня рождения А. Н. Формозова). М.: Изд-во АН СССР. С. 59—79.

Васильева Н. А., 2011. Факторы, влияющие на репродуктивное поведение и успех размножения у желтого суслика. Автореф. дисс. канд. биол. н. М. 50 с.

Ганаев А. И., 1947. Очерк экологии бухарского желтого суслика // Сб. научн. трудов Бухарск. гос. пед. инст. естествозн. Бухара. С. 31—39.

Гарбузов В. К., Варшавский Б. С., 1977. Некоторые особенности экологии желтого суслика в северном Приаралье // Проблемы особо опасных инфекций. Вып. 2 (54). С. 18—23.

Громов В. С., 2008. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М. 584 с.

Исмагилов М. И., 1955а. Суслик-песчаник и способы его добывания. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. С. 1—56.

Исмагилов М. И., 1955б. О спячке суслика-песчаника (*Citellus maximus* Pall.) на острове Барса-Кельмес // Зоол. журн. Т. 34. № 2. С. 454—459.

Исмагилов М. И., 1961. Экология ландшафтных грызунов Бетпак-Далы и Южного Прибалхашья. Алма-Ата. 367 с.

Кучерук В. В., 1998. Современные представления об ареале желтого суслика (*Citellus fulvus*) // Зоол. журн. Т. 77. № 10. С. 1205—1207.

Кыдырбаев Х., 1958. Питание и вредоносность желтого суслика на юго-востоке Казахстана // Тр. Научно-исслед. ин-та защ. раст. Акад. с.-х. наук КазССР. Т. 4. С. 302—317.

Кыдырбаев Х., 1959. Особенности размножения желтого суслика на восточной границе его ареала // Тр. Инст. зоол. АН Каз. ССР. Т. 10. С. 56—86.

Кыдырбаев Х., 1960. Желтый суслик (*Citellus fulvus oxianus*) Юго-Восточного Казахстана. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Алма-Ата. 20 с.

Мионов А. Д., 1986. Использование территории желтым сусликом // Материалы Всесоюзной конференции по комплексному изучению и освоению пустынь СССР. Ашхабад. С. 55—57.

Мионов А. Д., 1988. Использование убежищ желтым сусликом (*Citellus fulvus* Licht.) // Грызуны. Тезисы докладов VII Всесоюзного совещания. (Нальчик, 27 сентября - 1 октября 1988 г.). Т. 2. С. 36—37.

Мионов А. Д., 2003. Пространственно-временная организация участков обитания грызунов. Автореферат дисс... докт. биол. наук. СПб. 42 с.

- Наумов Н. П., 1957. Внутривидовые связи у млекопитающих и их изучение с помощью мечения животных // Вопросы экологии. Т. 2. Киев. С. 5—11.
- Наумов Н. П., 1964. Пространственные особенности и механизмы динамики численности наземных животных // Сб. Совр. проблемы изучения динам. числен. попул. живот. М.: Изд-во АН СССР. С. 121—124.
- Наумов Н. П., 1971. Пространственная структура вида млекопитающих // Зоол. журн. Т. 50. № 7. С. 965—980.
- Нургельдыев О. Н., 1956. К экологии желтого суслика (*Citellus fulvus oxianus* Thomas) в Туркмении // Тр. ин-та биологии АН Туркм. ССР. Т. 4. С. 58—65.
- Орлов Е. И., 1929. Желтый суслик (*Citellus fulvus* Licht.). Материалы по систематике, распространению, биология, экология и экономическое значение вида // Материалы к познанию фауны Поволжья. Вып. 4. Саратов. С. 3—112.
- Слудский А. А., Варшавский С. Н., Исмагилов М. И., Капитонов В. И., Шубин И. Г., 1969. Млекопитающие Казахстана. Т. 1. Ч. 1. Грызуны (сурки и суслики). Алма-Ата. С. 5—10.
- Тимофеев В. К., 1934. Материалы по биологии и экологии млекопитающих о. Барсакельмес в связи с акклиматизацией на нем желтого суслика // Зоол. журн. Т. 13. № 4. С. 731—758.
- Тристан Д. Ф., 1965. Материалы по экологии желтого суслика в Муюнкумах. Сообщение 2. Питание желтого суслика // Материалы IV научной конференции по природной очаговости и профилактике чумы. Саратов. с. 258.
- Фокин И. М., 1978. Тушканчики. Серия: Жизнь наших птиц и зверей. Вып 2. Л.: Изд-во ЛГУ. 184 с.
- Чабовский А. В., 2006. Эволюция социальности грызунов открытых пространств: экологические аспекты. Автореф. дисс... докт. биол. наук. М. 50 с.
- Шилова С. А., 2000. Пространственная и социальная организация земляных белок (р. *Spermophilus*, *Xerus*, *Synomys*) как модель эколого-этологических исследований // Успехи современной биологии. Т. 120. № 6. С. 559—572.
- Burt W. H., 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals // J. Mammal. Vol. 24. № 3. P. 346—352.
- Cranford A., 1978. Hibernation in the western jumping mouse (*Zapus princeps*) // J. Mammal. V. 59. P. 496—509.
- French A. R., 1977. Circannual rhythmicity and entrainment of surface activity in the hibernator, *Perognathus longimembris* // J. Mammal. Vol. 58. P. 223—230.
- Michener G. R., 1977. Effect of climatic conditions on the annual activity and hibernation cycle of Richardson's ground squirrels and Columbian ground squirrels // Canadian J. Zool. Vol. 55. P. 693—703.
- Michener G. R., 1979. The circannual cycle of richardson's ground squirrels in Southern Alberta // J. Mammal. Vol. 60. P. 760—768.

SPATIAL ORGANIZATION OF SETTLEMENTS OF YELLOW GROUND SQUIRRELS (*SPERMOPHILUS FULVUS* LICHT.)

A. D. Mironov

Herzen State Pedagogical University of Russia, Moika Emb. 48, 191186, St. Petersburg, Russia; e-mail: vorskla1968@gmail.com

keywords: home range; spatial structure; time structure.

Based on the results of visual observations of the individually labeled individuals of the yellow ground squirrel, the significance of the use of the habitat in the development of territorial relations after hibernation is discussed.



ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

Исакова Надежда Петровна — доцент кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена, к. б. н. *E-mail: i_np@mail.ru*

Миронов Александр Дмитриевич — старший научный сотрудник кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена, д. б. н. *E-mail: vorskla1968@gmail.com*

Озерский Павел Викторович — доцент кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена, к. б. н. *E-mail: ozerski@list.ru*

Токмакова Арина Сергеевна — ассистент кафедры зоологии факультета биологии РГПУ им. А. И. Герцена. *E-mail: arina.tokmakova@gmail.com*

Учредитель: Российский Государственный Педагогический университет им. А. И. Герцена
Печатается по решению кафедры зоологии

Главный редактор Г. Л. Атаев

Технический редактор П. В. Озерский

Редакционная коллегия: М. А. Гвоздев, П. С. Горбунов, Е. С. Кузнецова, В. В. Скворцов

Настоящее периодическое издание публикует научные статьи и краткие сообщения, посвященные вопросам зоологии, протистологии, паразитологии, общей и прикладной экологии, а также проблемам смежных областей биологии

Выходит 2 раза в год

*В оформлении обложки использована таблица
к руководству по зоологии (Шимкевич Л., Шимкевич В., 1910)
из фондов кафедры зоологии РГПУ им. А. И. Герцена*

ИЗДАТЕЛЬСТВО РГПУ им. А. И. ГЕРЦЕНА

191186, Санкт-Петербург, набережная р. Мойки, 48, корпус 5

Заказ № . Подписано в печать 27.12.2017. Бумага офсетная. Печать оперативная.
Гарнитура «Liberation Sans Narrow». Формат 60×88 1/16. Усл. печ. л. 3,25. Тираж 500 экз.
Цена договорная.