

КОММУНИКАТИВНАЯ СОСТАВЛЯЮЩАЯ ИНФОРМАЦИОННЫХ СИГНАЛЬНЫХ ПОЛЕЙ ЛИСИЦЫ¹

© 2002 Э.Д. Владимирова²

Проведен анализ внутри- и межвидовых коммуникаций мелких хищных млекопитающих, обитающих в естественных условиях в окрестностях г. Самары. Изучалось поведение лисиц, которые составляют единый коадаптивный комплекс с представителями семейства куньих. Выявлено, что параметр "коммуникативная составляющая напряженности сигнального поля" в рассмотренных дисперсионных комплексах зависит от половой принадлежности взрослых особей лисицы (*Vulpes vulpes*). Наибольшее влияние на характер внутривидовых коммуникативных реакций лисиц оказывает тип поведенческой активности. Лисицы активнее реагируют на биогенную информацию, чем на сигналы абиотической природы.

Введение

Анализ внутри- и межвидовой коммуникации млекопитающих видов *Vulpes vulpes* (L.), *Martes martes* (L.), *Mustela nivalis* (L.) и *Mustela erminea* (L.) — необходимый этап изучения регуляции зооценозов, обычных для Поволжья. Целостность, жизненность и саморегулирующие свойства популяций хищных млекопитающих основаны на социальных взаимодействиях. Лисицы проявляют большие способности к синантропному проживанию в пригородной зоне по сравнению с исчезающими куньими. Высокая адаптивность лисиц обеспечивается богатством их информационных связей со средой обитания.

Проблема поддержания биологического разнообразия — актуальная проблема современной экологии. В настоящее время повсеместно наблюдается упрощение пригородных биоценозов. Здесь действует следующая закономерность: если вид исчез из биоценоза, то замена редко бывает эквивалентной. Коадаптивные внутри- и межвидовые взаимоотношения животных должны приниматься во внимание в экологическом мониторинге антропогенных ландшафтов.

Теоретические основания работы

Исследование экологических особенностей лисицы и представителей семейства куньих в естественных условиях зимой удобно проводить с помощью методики ин-

¹Представлена доктором биологических наук профессором Н.М. Матвеевым.

²Владимирова Элина Джоновна (elvlad@newmail.ru), кафедра зоологии, генетики и общей экологии Самарского государственного университета, 443011, г. Самара, ул. Акад. Павлова, 1.

формационного сигнального поля [1]. Эта методика обладает рядом преимуществ по сравнению с прочими методиками, применяемыми для изучения зимней экологии млекопитающих. Известные из литературы современные методы полевых исследований [2, 3, 4, 5] не учитывают специфику коммуникативного поведения мелких хищников, ведущих преимущественно скрытый и одиночный образ жизни и общающихся через среду совместного существования. Как правило, подчеркиваются конкурентные взаимодействия экологически близких видов, в то время как на явления совместной адаптации должного внимания не обращается [4, 5, 6].

Сигнальное поле коадаптивного комплекса экологически близких видов рассматривается Д.П. Мозговым и Г.С. Розенбергом как структурный элемент информационной слагающей биоценоза. Этот элемент занимает промежуточное положение в иерархическом ряду информационно-коммуникативных полей млекопитающих, располагаясь между сигнальным полем популяции и биоценоотическим сигнальным полем [7, с. 11–13].

Как указано Г. Темброком [8, с. 274], "среда коммуникативной информации", наряду с "индивидуальными сигналами особи" и "средой некоммуникативной информации", характеризует, в первую очередь, видостереотипный компонент поведения животных. Д.П. Мозговой и Г.С. Розенберг показали [7, с. 88], что параметр "величина сигнального поля" является видоспецифической характеристикой, параметр "анизотропность" не регулируется половой и возрастной структурой группы, а параметр "напряженность" зависит от пола и возраста животных; при этом все параметры поля зависят от типа поведенческой активности.

Восприятие сигнала внешней среды животными детерминировано двояко. С одной стороны, оно определяется видовой принадлежностью особи, зависит от врожденных разрешающих способностей рецепторов и генетической памяти, индивидуальных особенностей особи, конкретной мотивации и в целом от контекста осуществляемого в данный момент поведения, с другой стороны, — от характера самих объектов среды. Объясняя поведенческие особенности млекопитающих, следует принимать во внимание доминирующую мотивацию животного. Мотивация, складывающаяся из физиологических и социальных потребностей животного, обеспечивает контекст сообщения, которое может быть получено из среды обитания. Эмоциональное состояние животного дополняет его мотивацию. Кроме вышеперечисленных факторов, поведенческий контекст включает в себя эффект автоматической стимуляции. Само выполнение какого-либо вида поведения продлевает длительность такого поведенческого акта. Как правило, сигналы внешней среды, детерминирующие альтернативный тип активности, привычные для животных по своим характеристикам и при этом слабые и средние по интенсивности, не могут вызвать смещения доминантного поведения. Но такие побочные сигналы могут привести к появлению нового поведения как дополнения к основному типу поведения. Новое поведение представляет собой субдоминантный тип активности. Длительное осуществление поведения одного типа приводит у животных, по-видимому, к напряжению нервной системы. Поскольку внимание животных подвижно, в их поведении периодически чередуются доминантный и субдоминантные типы активности [9, с. 7].

В данной работе изучались коммуникативные реакции животных, основанные на этологической информации, полученной через характеристики среды обитания, без прямых контактов между особями. При прямых контактах животные передают значимую информацию о собственном состоянии, о среде своего обитания, могут намеренно устанавливать контакт со своими коммуникантами и ожидать от них ответа. Чаще, однако, в природе наблюдается ситуация, когда информационный обмен

между особями, обитающими на одной или на смежных территориях, осуществляется без коммуникативной интенции (намерения) отправителя сообщения. Животное в ходе своей естественной жизнедеятельности изменяет среду своего обитания. Впоследствии эта информация прочитывается реципиентом, который, в свою очередь, в той или иной мере изменяет среду и оставляет информацию о своей жизнедеятельности для последующих посетителей. Внешняя среда, таким образом, выполняет функцию накопления информации о жизнедеятельности животных и функцию хранения информации в течение длительного времени. Информация подобного рода воспринимается другими животными как характеристика среды обитания и как коммуникативная информация.

Изучение знаковых систем с позиций реципиента более адекватно целям экологического исследования, так как знак актуален с точки зрения обеспечения индивидуальной адаптации. При эколого-семиотическом подходе знак, обладающий коннотативными возможностями, — некая сущность во внешней среде, на которую направлено внимание мотивированной особи [10, с. 168]. Внимание может отличаться степенью интенсивности. С одной стороны, знак востребован мотивацией реципиента, обусловлен индивидуальным и видовым опытом, с другой стороны, знак рождается внешней по отношению к реципиенту реальностью, если она адекватна намерениям и воспринимающему аппарату реципиента. Следовательно, для получения сопоставимых результатов необходимо сравнивать показатели поля одного или близких видов для однотипной поведенческой мотивации, а при межвидовых исследованиях — проводить их с учетом протяженности эквивалентной дистанции.

Второй способ, который можно применить при анализе параметров сигнального поля для того, чтобы "избежать введения случайных компонент в систему доказательств" [7, с. 87], заключается в следующем. Необходимо использовать данные, полученные при достаточно длительных полевых наблюдениях за одной и той же особью. По данным С.А. Коротина [11], средняя протяженность суточного хода лисицы обыкновенной в зимних условиях составляет в среднем 3–4 км (пределы — 0,8–6 км). А.Н.Формозов указывает, что зимой при хороших кормовых условиях "средняя длина следа, оставляемого среднерусской куницей за сутки, равна 3,5–6,5 км" [12, с. 85]. Индивидуальный охотничий участок самок лисиц по площади меньше участка самцов, иногда в 2–4 раза [11, 13]. Как правило, в течение суточного хода животное неоднократно реализует все обычные поведенческие мотивации. Поэтому при анализе зимних следов этих животных следует использовать данные, полученные с суммарной дистанции не менее двухкилометровой протяженности.

Для удобства изложения материала по теории сигнального поля нами были введены новые показатели: "эквивалентная дистанция" и "ценность сигнального объекта". Также вместо понятия "элементарная двигательная реакция" предложено использовать понятие "драйв" (от англ. "drive" — 1) езда; 2) энергия, напористость; 3) побуждение, стимул; 4) гнать, вынуждать). С нашей точки зрения, коннотации этого англоязычного термина, апеллирующие к зоопсихологическим понятиям "мотивация", "намерение", "побуждение", лучше отражают особенности нашего эколого-семиотического подхода. Эквивалентная дистанция — это расстояние в метрах, при прохождении которого изучаемый объект совершает 100 элементарных двигательных реакций (драйвов). Приведение параметров поля к эквивалентной дистанции позволяет получать сравнимые числовые выражения параметров поля для животных, обладающих различными размерами тела и различным темпом жизненных процессов. Эквивалентные дистанции разных видов, используемые при определении группового сигнального поля, равны по количеству драйвов, реализованных

при их прохождении, то есть равны по напряженности. Ценность сигнального объекта — показатель, равный количеству драйвов, реализованных животным в ответ на восприятие какого-либо единичного сигнального объекта, что позволяет разлагать параметр "напряженность сигнального поля" на составляющие. Напряженность сигнального поля предложено также измерять в драйвах.

Метод и результаты

Изучались внутри- и межвидовые коммуникации особей лисицы и некоторых представителей семейства куньих зимой. Информационно-коммуникативное взаимодействие животных и среды, в том числе социоэтологические явления, исследовались с помощью характеристик сигнального поля. Выявлялась коммуникативная составляющая параметров сигнального поля для совместно адаптирующихся животных, слагающих единый коадаптивный комплекс. Материалы зимних троплений животных, содержащие данные на стадии первичной обработки, были представлены для анализа Д.П. Мозговым. Также для сравнения привлечены ранее опубликованные данные [7, с. 46, 57; 14, с. 11–15], которые обработаны нами несколько иным способом.

В табл. 1 показана информационная ценность сигналов коммуникативной составляющей поля *Vulpes vulpes* и *Martes martes*, выраженной и в двигательных реакциях на следы жизнедеятельности особей своего и экологически близких видов и в реакциях на сигналы антропогенной природы. Полевые исследования велись в 1980–1985 годах в рекреационной зоне г. Самары, включая Заволжский пойменный лес. Приведены данные, рассчитанные на 1 км следовой дорожки (первый показатель) и на эквивалентную дистанцию (второй показатель). Параметры поля, рассчитанные на 1 км, взяты из работы Д.П. Мозгового и Г.С. Розенберга [7, с. 46]. Необходимость перерасчета показателей на эквивалентную дистанцию объясняется актуальностью анализа поведения животных за сутки. Этот параметр может быть использован при анализе поля коадаптивного комплекса. Проведенный нами перерасчет данных основывался на следующих измерениях: эквивалентная дистанция лисицы составляет 1000 м, куницы — 383 м [7, с. 42, 44], то есть эквивалентная дистанция куницы приблизительно в 2,6 раза короче эквивалентной дистанции лисицы.

Таблица 1

Коммуникативная составляющая напряженности сигнального поля лисиц (*Vulpes vulpes*) и куниц (*Martes martes*), в драйвах

Виды	Количество реакций на следы деятельности		
	человека	лисицы	куницы
лисица	18,5 / 18,5	31,3 / 31,3	0,8 / 0,8
куница	20,5 / 7,9	4,0 / 1,5	18,6 / 7,1

Рассмотрим два уровня экологических систем, находящиеся в отношениях взаимной иерархии. Первый уровень — экосистемы, представляющие собой популяции лисицы и куницы. Вторым уровнем — экосистема "коадаптивный комплекс близких видов". Сравнивая поведение лисицы и куницы, получаем несколько отличающиеся картины в зависимости от того, ориентируем ли мы свое толкование в расчете на специфические для первого уровня темпы жизненных процессов (используем

показатель "эквивалентная дистанция"), или истолковываем данные в расчете на "внешние" для первого уровня "объективные" 1000 м.

Известно, что напряженность сигнального поля куницы приблизительно в 2,5–3 раза выше, чем у лисицы. Если предположить одинаковый уровень значимости внутривидовых контактов у лисицы и куницы, то, основываясь на данных, приведенных в табл. 1 для лисицы, у куницы следует ожидать приблизительно 81 поведенческую реакцию на следы деятельности особей своего вида при прохождении дистанции в 1000 м. Из табл. 1 следует, что в действительности этот параметр значительно меньше и составляет всего 18,6 двигательных реакций на 1000 м маршрута. Этому факту могут быть даны как минимум два объяснения. Во-первых, можно предположить, что лисица в своем продвижении в среде в большей мере ориентируется на существующие следы животных своего вида или прокладывает свой маршрут там, где они возможны, то есть внутривидовая коммуникативная составляющая величины поля лисицы значительно выше таковой куницы. Действительно, животные часто передвигаются по тропам, особенно в условиях рыхлого снежного покрова. Во-вторых, можно предположить, что при близких по значению коммуникативных составляющих величины поля ценность одного сигнального объекта коммуникативной природы у лисицы выше, чем аналогичный показатель для куницы. Следовательно, необходимо использовать показатель "ценность сигнального объекта", привлечение которого позволит яснее разграничить коммуникативные составляющие величины, анизотропности и напряженности. Ниже в статье будут приведены расчеты такого рода для лисицы.

Интересно отметить, что средний суточный наслед лисицы зимой составляет приблизительно 4 эквивалентные дистанции, или 400 драйвов, в то время как средний суточный наслед куницы составляет около 13 эквивалентных дистанций, или 1306 драйвов. За сутки в среднем куница реализует в 3,3 раза больше драйвов, чем лисица. Соответственно информационный вклад животных этих видов в изменение совместной среды обитания значительно различается. Основываясь на данных табл. 1, несложно посчитать, что в среднем за сутки лисица осуществляет приблизительно 130 драйвов внутривидовых контактов, в то время как куница при характерном для данного вида более высоком темпе активности совершает за сутки в среднем 93 драйва, вызванных объектами внутривидовой коммуникации, то есть на четверть меньше.

Очевидно, что на 1000 м следовой дорожки интенсивность внутривидовых контактов у лисицы выше интенсивности внутривидовых контактов куницы в 1,8 раза. С учетом показателей темпа жизнедеятельности этих животных в перерасчете на эквивалентную дистанцию интенсивность внутривидовых контактов лисицы выше интенсивности внутривидовых контактов куницы в 4,4 раза. Иными словами, доля двигательных реакций, стимулированных восприятием сигналов коммуникативной природы, у куниц в 4,4 раза меньше, чем у лисиц. Может быть, именно в этом феномене относительности темпов жизнедеятельности содержится разгадка того факта, что при упрощении биоценозов из-за антропогенного воздействия замена одного вида животных на другой вид, близкий по экологии, никогда не бывает равноценной.

В данной работе проанализированы показатели анизотропности и напряженности поля лисиц при внутривидовой коммуникации. Предполагаемые источники вариаций параметров поля — возраст, пол, характер осуществляемого в данный момент поведения, изменения абиотических факторов среды обитания по годам, состояние популяции в целом.

Район обитания объектов исследования представляет собой смешанный биотоп,

в котором участки леса чередуются с открытой местностью. Проанализирован полевой материал зимних троплений 20 особей лисиц, живущих в природных условиях в рекреационной зоне и в Заволжском пойменном лесу около г. Самары. В Заволжье после установки переправы через р. Волгу во второй половине зимы антропогенная нагрузка на биотоп значительно увеличивается; в рекреационной зоне г. Самары высокая антропогенная нагрузка на среду обитания лисиц наблюдается круглогодично. Наблюдения в природе по методике сигнального поля велись Д.П. Мозговым в 1982–1994 годах, данные предоставленного полевого журнала были нами обработаны и сопоставлены с данными литературы.

Полевой журнал, а также наши собственные наблюдения показывают, что наибольшую активность лисицы проявляют на границах биотопов — вдоль опушки леса, по берегу водоема. Такого же рода данные приводит П.Л. Бородин для лисиц Мордовского заповедника зимой [13]. В местах обитания лисиц есть участки, наиболее часто посещаемые разными особями этого вида. Преимущество методики сигнального поля состоит в том, что при полевых исследованиях зоолог не нуждается в корректировке собственного маршрута в зависимости от поставленных задач, а идет по следу изучаемого животного. Таким образом, результаты наблюдения в природе ориентированы на предпочитаемые животными станции не в общих чертах, а в максимально возможной форме. Следы животного становятся основным ориентирующим фактором для исследователя, что позволяет сравнивать и обобщать полученные числовые данные наблюдений после их приведения к определенной размерности (например, к 1000 м следовой дорожки при определенной поведенческой мотивации).

Предпринята попытка проанализировать вариации коммуникативной составляющей напряженности поля лисиц в зависимости от половой принадлежности животных. Параметры, характеризующие двигательную активность лисиц, обусловленную восприятием внутривидовой коммуникативной информации, представлены в табл. 2. Коммуникативные составляющие напряженности и анизотропности поля рассчитаны на 1000 м следовой дорожки животных. Продолжительность вытропленных следов для каждой особи составила от 2000 до 8000 м. Расчет параметров коммуникативной составляющей поля проведен для большинства животных с учетом доли каждого типа поведения в ходе суточной активности. Для каждой особи, продолжительность вытропленного следа которой при разных типах поведения достигла 2000 м, определена суммарная средняя параметров поля (с учетом объема каждой совокупности, складывающейся из показателей, характеризующих тот или иной тип поведения). Животные, за исключением особей 8, 11, 12 и 16, осуществляли все обычные для лисиц виды поведенческой активности. Также привлечены данные отдельных полевых наблюдений, которые проводились в 1994–2001 годах в этой же местности.

На материале троплений 1982–1994 годов был проведен однофакторный дисперсионный анализ изменчивости коммуникативной составляющей напряженности поля, который показал, что фактор "пол" влияет на показатели этого параметра поля взрослых особей (данный дисперсионный комплекс можно считать равномерным, с равным числом наблюдений в каждой половой градации: $n = 8$, $P < 0,05$). Этот же фактор не влияет на показатели коммуникативной составляющей анизотропности сигнального поля лисиц. Аналогичная исследовательская задача ставилась в 1993–2000 годах. Хотя объем выборки самцов и самок в эти годы был меньше объема выборки, необходимого для получения достоверных данных, можно сказать, что выводы, сделанные на материале прошлых лет, не оказались опровергнуты новыми

Таблица 2

Двигательная активность лисиц (*Vulpes vulpes*), обусловленная восприятием внутривидовой коммуникативной информации (в параметрах сигнального поля)

№ п/п	Пол	Возраст	Протяженность выторможенного наследа (м)	Напряженность (драйвы)	Анизотропность (объекты)	Ценность сиг- нального объекта	Типы поведенческих реакций
1	Самец	Ad	3000	30	11	2,7	Все виды
2	Самка	Sad-Ad	4000	35	14,5	2,4	Все виды
3	Самец	Jv-Sad	8000	19	6,5	2,8	Все виды
4	Самка	Ad	2000	73	23	3,2	Все виды
5	Самка	Ad	3000	124	39,5	3,1	Все виды
6	Самец	Ad	2000	100	26	3,8	Все виды
7	Самец	Jv-Ad	2000	64,5	24	2,7	Все виды
8	Самец	Jv	1000	118	49	2,4	Обход участка
9	Самец	Jv	2000	61	28	2,2	Все виды
10	Самка	Ad	5000	84	29,5	2,9	Все виды
11	Самка	Ad	1000	10	6	1,7	Пищевое поведение
12	Самец	Ad	1000	13	8	1,6	Уход от опасности
13	Самец	Jv	2200	8	4	2,0	Все виды
14	Самец	Ad	7000	47,5	15,5	3,1	Все виды
15	Самец	Ad	3000	27	11,5	2,4	Все виды
16	Самец	Jv	1000	18	4	4,6	Обход участка
17	Самка	Ad	2000	57	15	3,8	Все виды
18	Самец	Ad	2000	11	4	2,8	Все виды
19	Самка	Ad	2000	86	30	2,8	Все виды

полевыми наблюдениями за животными и в целом получили подтверждение.

Выборка ювенильных особей лисицы за 1982–1994 годы оказалась небольшой по объему, но тем не менее значительная общая продолжительность выторможенных наследов по этой градации (около 15000 м разных видов поведенческой активности для шести особей обоего пола) позволила сделать предварительный вывод о том, что коммуникативное поведение молодых и взрослых особей существенно не отличается. Молодые животные несколько подвижнее взрослых. За период наблюдения две особи перешли в следующую возрастную группу, при этом их коммуникативное поведение по характеристикам поля практически не изменилось, за исключением того, что взрослые особи в период гона активнее маркируют территорию. Молодые особи лисицы, а также взрослые особи, мигрирующие по "чужой" территории, оставляют метки реже.

Наибольшее влияние на характер внутривидовых коммуникативных реакций ли-

сиц оказывает тип поведенческой активности. В нашем исследовании тип активности представлен следующими формами: а) пищевое поведение (жировка); б) поиско-пищевое поведение; в) переход на другой кормовой участок; г) обход участка; д) территориальное и комфортное поведение у логова; е) уход от опасности; ж) оборонительное поведение. Комфортное поведение и двигательные реакции без привязки к объекту не учитывались.

Большой интерес представляет показатель "ценность сигнального объекта" (здесь идет речь об объектах внутривидовой коммуникации). Из табл. 2 можно видеть, что на достаточно длительной дистанции, сопоставимой с продолжительностью суточного хода, показатель "ценность одного сигнального объекта" оказывается усредненным и, на первый взгляд, малоинформативным; при этом вариации его значений для разных особей невелики. В реальных природных условиях ценность одного такого объекта может принимать значения от 1 до 20 драйвов. Тем не менее, выведение среднего показателя позволяет, во-первых, провести сравнение информативной ценности коммуникативных объектов разного происхождения (таких, как следы деятельности особей своего вида и экологически близких видов, следы человека, собак, лосей, косуль, крупных и мелких воробьиных птиц и др.) и, во-вторых, зафиксировать характерные для определенных поведенческих мотиваций отклонения этого показателя от средних значений. Так, наибольшее значение ценности сигнального объекта коммуникативной природы отмечено при поведении типа "обход участка", а наименьшее — при пищевом поведении типа "мышкования" и "уходе от опасности", хотя инициирование подобного поведения может быть обусловлено подражанием поведению других особей лисиц.

Численность лисиц на протяжении всех зимних периодов нашего исследования была достаточно высокой и поддерживалась на относительно стабильном уровне. Этот факт объясняется переходом этого вида хищников на синантропный тип питания при проживании в пригородной зоне. В таких условиях маркировочная деятельность лисиц оказывается достаточно интенсивной, а индивидуальные участки, занимаемые каждым зверьком, частично перекрываются. Наследы других особей используются в качестве субстрата для маркировки, особенно на границах территориального участка. Исследовательское поведение в отношении нового объекта предшествует его маркировке. Наибольшее число контактов лисиц со следами деятельности особей своего вида наблюдается на стыках индивидуальных участков и в отдельных богатых кормом местах, например, на задворках жилья человека, по краям водоемов.

Интересно, что иногда даже при территориальном поведении (обходе участка), можно наблюдать низкие или средние значения ценности одного сигнального объекта, связанного с внутривидовой коммуникацией. По-видимому, особь умеренно реагирует на такие сигналы в тех случаях, когда они не новы или привычны для животного. В случае же столкновения с необычной информацией, информацией о новых объектах, показатели напряженности и соответственно ценности отдельного сигнального объекта возрастают.

Поскольку лисицы обладают острым обонянием, в поиско-пищевом поведении они ориентируются в большой мере на запах, который сохраняют следы других животных при питании падалью. В ходе пищедобывательного поведения лисиц высокой информационной значимостью отличаются "наброды" ворон (лисицы специально разыскивают пищевые запасы этих птиц) и следы деятельности животных по границам водоемов. Такие реакции характеризуются высокой напряженностью, связанной с пищевым объектом (который может и не представлять пищевой значи-

мости для лисицы на момент двигательной реакции животного: кости косули, шкура лося). Так же, ориентируясь на поведение других особей своего вида, лисицы приходят на свалки и помойки на задворках жилья людей. В качестве "коммуникативных" нами отмечались только реакции лисиц на следы тех животных, которые привели к подобным пищевым объектам, но не реакции, связанные с самими пищевыми объектами.

На интенсивность коммуникативных реакций лисиц влияют погодные условия и, прежде всего, направление ветра и характер снежного покрова. Вновь появившиеся следы деятельности животных, как правило, внимательно исследуются и маркируются. Следы особей своего вида на свежеснеженном снегу вызывают значительно большее число реакций, чем старые следы, что объясняется реакцией зверьков на запах. Аналогичную картину наблюдал И.В. Фалин, применивший методику сигнального поля для определения плотности популяций *Mustela nivalis* и *Mustela erminea* [14, с. 12]. Мы обработали данные И.В. Фалина таким образом, чтобы получить показатели параметра "ценность сигнального объекта" и выяснили, что для горностаев (*Mustela erminea*) ценность сигнального объекта внутривидовой коммуникации составила в среднем 2,4 драйва на объект, для межвидовой коммуникации — 2,6, причем этот показатель оказался чуть ниже в условиях более низкой плотности популяций этих зверьков (2,1 и 2,5 драйва на объект соответственно). Можно видеть, что усредненный показатель "ценность сигнального объекта" для видов *Mustela erminea* и *Vulpes vulpes* отражает реальную картину, наблюдаемую в практике полевых исследований этих животных (в частности, отмеченную в работе Мозгового и Розенберга [7, с. 45–46]. Данный факт можно рассматривать как косвенное подтверждение применимости этого параметра для анализа материала при работе по методике сигнального поля.

Для лисиц значительный интерес представляют наследы, оставленные другими видами животных и птиц. Представленные в табл. 3 параметры сигнального поля выборки взрослых лисиц из 16 особей дают представление о степени информационной значимости подобных сигналов. Полевой материал собирался в 1982–1994 годах в окрестностях г. Самары: городской рекреационной зоне и пойменном лесу р. Волги. Параметры сигнального поля рассчитаны на 2000 м суточного хода и приведены к одной эквивалентной дистанции. Для характеристики вариабельности показателей напряженности, анизотропности и ценности одного сигнального объекта коммуникативной природы, представленных в табл. 3, определялись средние значения и показатели вариации: линейное отклонение, коэффициент вариации и ее пределы.

Все реакции биогенного характера были разделены на три группы: реакции внутривидовой коммуникации, реакции межвидовой коммуникации и реакции на следы деятельности человека. Реакции межвидовой коммуникации включали двигательный ответ лисиц на восприятие следов деятельности других видов: куниц, горностаев, ласок, норок, лосей, кабанов, собак, косуль, домашних коз. В эту графу не включены реакции на следы деятельности людей, а также реакции на грызунов и мелких воробьиных как на пищевые объекты. Кроме того, в качестве отдельной графы отмечены реакции лисиц на следы экологически близких видов (куниц, горностаев, ласок, колонков).

В годы высокой численности грызуны (главным образом, мыши и полевки) составляют основу рациона лисиц. Падение численности грызунов приводит к переходу лисиц на активное употребление факультативных кормов. В ходе жировки с переходом на новый кормовой участок анизотропность сигналов, вызванных охотой на грызунов, равна в среднем 6,6 объектам на 1000 м, напряженность — 28 драйвам на

Таблица 3

Внутри- и межвидовые коммуникации у лисиц (*Vulpes vulpes*)

Показатели	Напряженность		Анизотропность		Ценность сигнального объекта	
	Средние значения	Пределы	Средние значения	Пределы	Средние значения	Пределы
Поведенческие реакции на следы деятельности особей своего вида	30	19–124	11	7–37	2,7	2–14
Реакции межвидовой коммуникации	24	6–60	5	2–18	4,4	1–20
Реакции на следы деятельности особей экологически близких видов (куницы, горностая, ласки)	5	2–20	2	0,5–8	2,5	1–15
Реакции на следы деятельности человека	13	6–68	6	1–23	2,2	1–15
Параметры сигнального поля в целом	111	91–280	44	40–110	2,5	1–20

1000 м. Двигательные реакции лисиц на грызунов достигают 16 драйвов на объект (поймка мыши или полевки, манипуляция с пойманным зверьком, поедание, иногда — комфортное поведение после питания). В качестве примера предельно высоких величин А.Н. Формозов приводит следующие данные: на 2 км пути "мышкующей" лисицы автор насчитал "более 30 разрытых зимних гнезд полевков" [12, с. 20]. По нашим данным, верхний предел анизотропности при жировке для трех взрослых самок оказался равным 14, 15 и 16 объектам на 1000 м, для взрослых самцов этот показатель в пределе достигал 10–12 объектов на 1000 м.

Общая величина биогенной информации для лисиц в ряде случаев составляет 43% от всей информации о среде, зафиксированной с помощью методики сигнального поля. Межвидовые взаимоотношения лисиц с представителями семейства куньих не отличаются высокой интенсивностью, хотя в ряде случаев могут достигать 5–7 (до 15) драйвов на объект. Максимальной двигательной интенсивностью отличаются реакции лисиц на логова куниц и реакции на территориальные маркеры куниц, колонков, горностаев и ласок. Высокая информационная значимость отмечена для достаточно редких в районе исследования следов деятельности норок европейских. Так, двигательные реакции лисиц на "кормовые столики" норок достигают 10 драйвов на объект. В целом можно сказать, что лисицы не ориентируют свое движение по тропам представителей семейства куньих, но используют их территориальные маркировочные метки как субстрат для маркировок. Поскольку наблюдается определенная приуроченность меток к элементам ландшафта, разделить биогенную и абиогенную составляющие пространственных ориентиров при движении лисицы в данном случае затруднительно. Лисицы маркируют и наследы собак. На границах

индивидуальных участков количество меток увеличивается.

Лисицы подвижнее в условиях открытого биотопа, чем в лесу, при глубоком и рыхлом снежном покрове зверьки активно используют дороги, лыжни, а также тропы людей и копытных животных. Среди всех двигательных ответов лисиц, сопровождающих восприятие антропогенных сигналов, наименьший разброс вариаций показателей параметров поля отмечен для реакций этих зверьков на следы передвижения людей. Это можно объяснить привыканием лисиц к таким сигналам в антропогенных условиях пригорода. На отдельные объекты антропогенной природы, имеющие отношение к пищедобывательному поведению (например, лунки рыбаков во льду притоков р. Волги, остатки "пикников" лыжников), лисицы демонстрируют до 10–15 двигательных реакций.

Итак, применение метода сигнального поля позволяет сделать выводы о характере внутри- и межвидовых коммуникаций мелких хищных млекопитающих. По показателям внутривидовой коммуникации лисицы опережают куниц, горностаев и ласок. При этом коммуникативная составляющая напряженности у самок лисиц несколько выше, чем у самцов, хотя самцы активнее маркируют индивидуальные участки. Параметр "ценность сигнального объекта" позволяет судить об интенсивности восприятия коммуникативной информации того или иного рода. В условиях пригорода лисицы часто ориентируют свое поиско-пищевое поведение по сигналам биогенной природы. У лисиц максимальная информационная значимость следов жизнедеятельности особей своего вида отмечена при территориальном поведении, а минимальная — при поведении типа "уход от опасности".

Литература

- [1] Мозговой Д.П. Временная характеристика сигнальных биологических полей млекопитающих как информационных систем// Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне: Межвуз. сборник. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1989. С. 138–150.
- [2] White P., Kreeger T., Seal U., Tester J. The Pathological Responses of Red Foxes to Capture in Foothold Traps and Box Traps// U.S. Geological Survey. Minnesota Univ. Minneapolis, 1998. P. 167–169.
- [3] Kauhala K., Helle P. Interactions of Predator-prey Populations in Finland Based on Wildlife Triangle Counts// Wildlife in Finland. Helsinki, 2001. No.47. P. 45–48.
- [4] Krohn W., Zielinski W., Boone R. Relations among Fishers, Snow, and Martens in California: Results from Small-Scale Spatial Comparisons// Martes: Taxonomy, Ecology, Techniques, and Management. Edmonton, 1997. P. 211–232.
- [5] Бакеев Ю.Н. Особенности поведения некоторых видов хищных млекопитающих в период их сезонных миграций// Механизмы поведения: Материалы III Всесоюзн. конференции по поведению животных. М.: Наука, 1983. С. 218–219.
- [6] Корытин С.А., Соломин Н.Н. Изучение активности зверей по следам// Там же. С. 227–229.
- [7] Мозговой Д.П., Розенберг Г.С. Сигнальное биологическое поле млекопитающих: теория и практика полевых исследований. Самара: Изд-во "Самарский ун-т", 1992. 119 с.
- [8] Темброк Г. Коммуникации у млекопитающих// В кн.: Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 255–277.
- [9] Мозговой Д.П., Розенберг Г.С., Владимиров Э.Д. Информационные поля и поведение млекопитающих. Самара: Изд-во "Самарский университет", 1998. 92 с.

- [10] Владимирова Э.Д. Описание информационно-коммуникативных процессов в экосистемах с использованием семиотической терминологии// Вестник СамГУ. Естественнонаучная сер. Самара: Изд-во "Самарский университет", 2001. № 2(20). С. 163–177.
- [11] Корытин С.А. Поведение и обоняние хищных зверей. М.: Изд. МГУ, 1979. 224 с.
- [12] Формозов А.Н. Спутник следопыта. М.: Просвещение, 1959. 317 с.
- [13] Бородин П.Л. Поведение лисицы в зимний период года в Мордовском заповеднике// В кн.: Групповое поведение животных. М.: Наука, 1976. С. 32–33.
- [14] Фалин И.В. Напряженность сигнального биологического поля как показатель плотности заселения территории животными// В кн.: Экологические исследования в Среднем Поволжье. Куйбышев, Изд-во КГУ, 1986. С. 11–15.

ON RED FOX'S COMMUNICATIONS ACCORDING TO THE RESEARCH TECHNIQUE OF THE INFORMATIVE SIGNAL FIELDS³

© 2002 E.D. Vladimirova⁴

We attempt to explain the mechanisms of sign fields and identify the structure of informative exchanges. The article is devoted to the problems of the animals' informational interrelation theory. We deal with the informative systems of the carnivore mammalia, which inhabit in forested areas near Samara. The red fox reacts to traces of the animals which belong to its species more actively than marten family representatives. The following parameters were calculated: a distance of animal's activity; objects and events of the environment on which the animal reacts; number of elementary behavioural responses for each object; a type of a behaviour according to the motivation. The intensity of intraspecific contacts is higher than intensity of interspecific contacts. The animals react to traces of animal's behaviour more actively than to elements of a landscape.

Поступила в редакцию 20/IX/2002;
в окончательном варианте — 23/X/2002.

³Communicated by Dr. Sci. (Biology) Prof. N.M. Matveyev.

⁴Vladimirova Elina Johnovna (elvlad@newmail.ru), Dept. of Zoology, Genetics and General Ecology, Samara State University, 443011, Samara, Russia.