
УДК 591.51 : 599.742.4.

ПРОБЛЕМЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ ПОВЕДЕНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ЗНАКОВОМ ПОЛЕ (НА ПРИМЕРЕ ЛИСИЦЫ И КУНЬИХ)¹

© 2006 Э.Д.Владимирова, Д.П. Мозговой²

Параметры информационно-знаковых полей млекопитающих обосновываются с позиций математического моделирования активности особи в природных биотопах. В ходе детальных троплений следов животных в снежное время года учитывается ряд факторов, которые в данной статье рассматриваются в качестве составляющих той или иной модели поведения.

Введение

Комплексный анализ приспособительного поведения, формируемого млекопитающими в ответ на получение ими сведений о состоянии среды обитания, – важнейшая задача современной экологии. Модель, описывающая двигательные адаптации млекопитающих в естественных условиях, должна не только учитывать максимально возможное число факторов, влияющих на поведение, но также обеспечивать его «точное количественное описание» [1].

В различных отраслях биологии – теории высшей нервной деятельности [2–4], этологии [5 – 7] и теории биологической информации [8] – разработан ряд сложных многокомпонентных моделей поведения животных. С другой стороны, некоторые исследователи полагают, что в поведении «нет ничего, кроме условных и безусловных рефлексов», и моделируют поведение на основании этого постулата [9]. Также существует точка зрения, отрицающая саму возможность построить «биологически реалистичную модель поведения животных, пригодную для целей экологии, которая могла бы быть рабочей моделью и при этом поддаваться математическому анализу» [10]. В данной работе предлагаются методы решения задачи моделирования поведения в рамках теории знакового поля млекопитающих [11]. Проводятся логические соответствия между моделями поведения, разработанными в различных отраслях биологии и кибернетики, и моделью поведения, применяемой в теории знакового поля.

¹ Представлена кандидатом биологических наук профессором Ю.П.Фроловым.

² Владимирова Элина Джоновна (elvlad2006@yandex.ru), Мозговой Джон Поликарпович (j-mozgovoy@yandex.ru), кафедра зоологии, генетики и общей экологии Самарского государственного университета, 443011, Россия, Самара, ул. Акад. Павлова, 1.

Материал и методика

С целью сравнения поведения и показателей знаковых полей лисицы и куньих проводились детальные тропления их следов в снежное время года в 1978-2006 гг. в пойменных, лесных и лесостепных биоценозах Самарской области и Южного Урала. Объектами исследования послужили лисица обыкновенная (*Vulpes vulpes* L.), куница лесная (*Martes martes* L.), горностай и ласка обыкновенные (*Mustela erminea* L. и *Mustela nivalis* L.), обитавшие в экосистемах, подверженных антропогенным изменениям различной интенсивности. Проанализированы данные 65 детальных троплений лисицы общей протяженностью 115 км, 25 троплений куницы (94 км следов), 24 тропления горностая (15 км следов) и 21 тропление ласки (10 км следов). Также для модельных обобщений привлекались данные единичных троплений колонка сибирского (*Mustela sibirica* Pall.), хорька лесного (*Mustela putorius* L.), барсука (*Meles meles* L.), полудиких собак (*Canis familiaris* L.), волка (*Canis lupus* L.), рыси (*Felis lynx* L.), лося (*Alces alces* L.), косули (*Capreolus capreolus* L.), кабана (*Sus scrofa* L.), белки обыкновенной (*Sciurus vulgaris* L.), зайца-беляка (*Lepus timidus* L.), которые проводились в этот же период времени в Башкирском государственном заповеднике и в окрестностях г. Самары.

В качестве метода применялся анализ информационных взаимодействий животных с внешними объектами естественной и антропогенной природы, проведенный в снежное время с параллельным подсчетом параметров знакового поля [12, 13]. Рассчитывались: а) *анизотропность поля* – число всех объектов и событий внешней среды, вызвавших двигательные реакции особи, приведенное к дистанции следов определенной протяженности; б) *величина поля* – совокупность классов объектов и событий внешней среды, побудивших животных к двигательным реакциям; в) *напряженность поля* – число элементарных двигательных реакций, продуцированных животными в процессе восприятия объектов внешней среды.

Результаты и обсуждение

1. Мультифункциональная обусловленность поведения

Сопоставлялись показатели знакового поля и поведенческие адаптации животных разных видов и внутрипопуляционных групп: самцов и самок, ювенильных и взрослых. Выявлялись факторы, значимые для процесса информационной ассимиляции животными ресурсов и условий биотопа обитания как особого обстоятельства использования трофической и топической составляющих экологической ниши. Освоение информационного «ресурса» среды тесно связано с приспособительным поведением – функцией психической деятельности животных.

Из литературы известно (этот факт выявлен эмпирически), что связь между интенсивностью двигательных реакций гомойотермных животных и факторами внешней среды, вариации которых не выходят за границы стойкости для данного вида, носит, как правило, линейный характер. С точки зрения математического моделирования, поведение особи, наблюдаемое по следам ее жизнедеятельности, представляет собой пассивный эксперимент с рядом независимых переменных, которые не регулируются наблюдателем. В качестве модели такого процесса [14, 15] предлагается уравнение регрессии, имеющее вид:

$$y = a_0 + a_1x_1 + a_2x_2 + \dots + a_nx_n, \quad (1)$$

где y – двигательные реакции, $x_1, x_2, x_3, \dots, x_n$ – факторы, определяющие поведение, a_i – вес фактора.

Результаты сравнительных исследований, выявившие влияние отдельных факторов на поведение млекопитающих и параметры знакового поля, приведены в ранее опубликованных работах [16 – 18]. С некоторыми из них, а также с основными положениями теории знакового поля можно познакомиться на сайте кафедры зоологии, генетики и общей экологии Самарского госуниверситета по адресу <http://www.ssu.samara.ru/~zoo/base/base.html>

Многолетние исследования авторов, подкрепленные данными литературы, показали, что в этологической научной схеме необходимо учитывать действие на поведение особи видовой (x_1), возрастной (x_2) и половой (x_3) принадлежности, физиологического (x_4) и мотивационного (x_5) состояния, реализуемой в данный момент времени формы функциональной активности (x_6). Также подлежит учету комплекс биосоциальных отношений, сложившихся в популяции: (x_7), (x_8). Следует, кроме того, принимать во внимание постоянно меняющееся взаимодействие пороговых и подпороговых стимулов (x_9), действующих на особь или группу в разных модальностях восприятия: оптической, акустической, ольфакторной, тактильной. Непрерывный поток поведения животных должен быть формализован в этологической модели так, чтобы появилась возможность обобщать и сравнивать данные полевых наблюдений, полученные в разное время (суточная и сезонная активности) – (x_{10}), (x_{11}), а также данные, полученные в различных биотопах (условия микростаций, уровень антропогенной нагрузки) – (x_{12}), (x_{13}).

Вес фактора, т.е. коэффициент a_i в одномерной регрессионной модели показывает, насколько интенсивно изменяется поведение по отношению к изменению данного фактора и трактуется как «коэффициент чувствительности Y к X » [15] и представляет собой первую производную:

$$a_i = \frac{dy}{dx_i}.$$

Также модель, описывающая поведение млекопитающих в естественных условиях, должна принимать во внимание характеристики самого процесса двигательной активности: продолжительность однотипных поведенческих блоков, их повторяемость, взаимодействие доминантной и субдоминантной активностей, тенденции перехода одного функционального типа активности в другой.

Очевидно, при детальных исследованиях список факторов, влияющих на поведение, может быть продолжен. Кроме того, некоторые из факторов могут оказаться взаимосвязанными. Тем не менее, решение проблемы построения комплексной, динамической и воспроизводимой этологической модели, пригодной для целей экологии, то есть модели, описывающей жизнедеятельность животных в природных биоценозах с максимальным учетом действующих факторов, имеющих достаточный вес, возможно. Для этого необходимо учитывать результативное воздействие перечисленных выше факторов по двигательным реакциям особи. Иными словами, разработку «функциональной» модели следует заменить разработкой «эмпирической» модели, которая согласуется «с опытными данными лучше, чем функциональная», а также «практически свободна от ограничений, в то время как возможности функциональной модели ограничиваются положенными в ее основу допущениями, даже если она содержит хорошо регулируемые параметры» [14].

К аналогичному выводу, изучая поведение копытных, пришел Л.М. Баскин. Он пишет: «Опыт наблюдений за животными показывает необходимость учета нескольких групп явлений: поведения животного, его вероятного побуждения, прошлого опыта, воздействий среды, в том числе присутствия соседей и их поведения. Однако нам приходится оценивать все это по самому поведению животного – нет другого критерия, чтобы установить, имеет ли данный фактор какое-либо влияние на него» [5].

При полевых исследованиях, проведенных в снежное время года методом детальных троплений, с одновременным учетом параметров знакового поля регистрируется поведение особи за период времени, сопоставимый с ее суточной активностью. Тогда в уравнении 1 будут функционировать несколько слагаемых (частных регрессионных моделей), описывающих поведенческие реакции, реализованные в ответ на динамику факторов внешней среды. Прежде всего, сюда относятся реакции, отражающие мотивационное состояние особи и воздействие стимулов, соответствующее доминирующей мотивации. Значимость той или иной частной регрессионной модели определяется по значению F -критерия [15].

Значение коэффициентов в данной модели определяется с помощью метода наименьших квадратов [14]. Некоторые слагаемые многомерной регрессионной модели окажутся постоянными (т.е. не определяющими Y на отрезке наблюдений данной протяженности), и полевой исследователь может их зарегистриро-

вать при описании условий исследования как константы – факты, имеющие значение для дальнейших сравнений. Для хищных млекопитающих константами могут оказаться популяционные характеристики выборки, знаковое поле которой изучается. В общем случае включение той или иной переменной в модель определяется продолжительностью наблюдений и объемом выборки.

2. Поведение как результат действия стимулов

Одновременно с применением уравнения регрессии для описания причин поведения допустимо использовать ряд уравнений для моделирования результатов поведения, наблюдаемого по следам. Проведем анализ совокупности информации, воспринятой животными. Она может быть описана простым уравнением:

$$S = S_1 + S_2 \dots + S_n. \quad (2)$$

Здесь S_1 – сигнальные стимулы первого рода, S_2 – сигнальные стимулы второго рода и т.д.

Важно правильно классифицировать стимулы в зависимости от целей исследования. По самой распространенной версии, стимулы в уравнении 2 классифицируются в соответствии с модальностью их восприятия. В связи с этим в последнее время появился ряд работ по влиянию запаховых стимулов на поведение млекопитающих, для которых одной из наиболее значимых модальностей является ольфакторная. Мы полагаем, что было бы ошибкой снижать на этом основании значение прочих стимулов. Млекопитающие обычно наносят относительно летучие пахучие метки на заметные, постоянно функционирующие объекты микроландшафта и растительности, расположенные на постоянно действующих тропах [19], что указывает на важную роль долговременной памяти при локомоции животных. По-видимому, решающую роль в сложном поведении млекопитающих играют не обонятельные реакции как таковые, а важнейшие психические функции – память и научение. Сочетание ольфакторных, зрительных и кинестетических стимулов способствует лучшему запоминанию индивидуальной территории.

Подобная точка зрения была высказана еще в 1970 году [20], но позже в экологии животных акценты сменились. Внимание большинства зоологов, изучающих активность млекопитающих в природных биотопах, переключилось с комплексных анализаторных систем на физиологические и даже морфологические механизмы хеморецепции. С нашей точки зрения, это произошло в связи с отсутствием методики, позволяющей изучать анализаторы в их взаимодействии в ходе пространственной ориентации позвоночных. Такая методика была разработана позже, на основе теории биологического сигнального поля Н.П.Наумова [21], в рамках концепции информационно-знакового поля млекопитающих [11, 12].

По другой классификации стимулы, упомянутые в уравнении 2, подразделяются на следующие группы: а) «рефлекторную часть» – биологически значимые сигналы, «стимулирующие программные реакции стереотипа»; б) «индифферентную часть» – сигналы, на которые в данный момент животные не реагируют; в) «новую часть» – стимулы, свидетельствующие о незнакомой информации [6].

Согласно теории знакового поля, сигнальные стимулы внешней среды классифицируются, в первую очередь, в соответствии с функциональной формой поведения, реализацию которой обеспечивает восприятие этих сигналов [12]. В предельно обобщенном случае классификация сигналов проводится по положительному или отрицательному знаку мотивации особи и определяется по отношению животного к сигналам данной физической природы. Исследователь выясняет, ищет ли особь, в отношении которой проводится тропление следов жизнедеятельности, такие сигналы, или она избегает их. Функциональное значение стимулов может быть различным: к примеру, пищевым, ориентировочным, коммуникативным. При этом физическая природа стимулов может быть биогенной или абиогенной, естественной или антропогенной, лабораторной или ландшафтной, животной или растительной, а модальность восприятия – зрительной, ольфакторной, слуховой, тактильной, кинестетической.

При хорошей сохранности следов наблюдатель имеет возможность реконструировать в ходе тропления практически весь набор событий, имевших место. Согласно теории вероятности, вероятность уже произошедшего события равна единице. Тогда ретроспективно наблюдая результаты поведения по следам, мы можем описать совместное воздействие стимулов в виде формулы, используемой для описания процесса приобретения условных рефлексов [6]:

$$\sum_{j=1}^M P(R_j / S) = 1, \quad (3)$$

где $0 \leq P(R_j / S) \leq 1$, R – реакция, S – стимул, P – вероятность.

Можно видеть, что уравнение 3 – это усложненный вариант известной бихевиористской схемы $S \Rightarrow R$ [22]. В дальнейшем появилась необихевиористская модель поведения [23], в которой схему $S \Rightarrow R$ дополнили «промежуточными переменными» – понятиями «образ», «обучение», «познание», «потребность», «цель».

Мы полагаем, что при относительно свободной активности млекопитающих в биотопе, то есть при так называемом «кормовом поиске», можно не включать в модель поведения такие факторы, как «вероятность» и «зоопсихологические промежуточные переменные». В ситуации, когда животное выбирает (фильтрует) стимулы в соответствии с доминирующей на данный момент мотивацией, функциональная характеристика стимула, в ходе восприятия которого особь «ответила» двигательной реакцией, а также вероятность выбора того или иного стимула и психологическое состояние особи – взаимозависимые аргументы. Из-

быток коррелирующих аргументов снижает качество модели из-за увеличения степеней свободы и снижения F -критерия [15].

Через показатель S в уравнении 3 могут быть выражены параметры анизотропности и величины знакового поля. При функциональной классификации объектов ($\sum S = S_1 + S_2 + \dots S_n$) анизотропность знакового поля – это $\sum S$, n – величина знакового поля; множество $\{R_j\}_{j=1}^M$ отражает значение параметра напряженности, а отношение R_j / S полностью соответствует параметру, получившему в теории знакового поля название «ценность одного знакового объекта».

3. Поведение как вероятностный процесс

Моделирование процесса выбора того или иного внешнего стимула живым организмом, то есть моделирование анизотропности знакового поля, также возможно в рамках теории вероятности. Особь проявляет активность в биотопе, который условно можно назвать «пространством случайных событий, каждая точка которого характеризуется определенной вероятностью реализации» [8]. Реально живые организмы не проявляют адаптивную активность случайным образом. Избирательное восприятие стимулов соответствует действию определенной мотивации. Так, при наблюдении поведения в ходе кормового поиска вероятность восприятия стимулов, указывающих на наличие мышевидных грызунов, во много раз выше, чем вероятность иных стимулов, например, объектов, связанных с маркированием территории или возможностью безопасного передвижения. Также вероятность подражания конспецификам или гетероспецификам из общего коинформационного комплекса млекопитающих выше вероятности реализации какой-либо новой реакции, особенно в ситуациях совпадения мотиваций.

Если особь проявляет активность в пространстве случайных событий, где $x_1, x_2, \dots, x_n$ – возможные события, а $p(x_k)$ – их вероятности (при том, что $k = 1, 2, \dots, n$), то неопределенность (энтропию) возможной двигательной реакции можно определить как

$$H = - \sum_{k=1}^n p(x_k) \log p(x_k).$$

Здесь x_k – алфавит кода данного сообщения, $p(x_k)$ – вероятность наступления отдельных символов в сообщении [8, 15].

При активности животных в стандартных условиях любое отклонение от значения энтропии, рассчитанного для равновероятных событий, указывает на адаптивные негэнтропийные процессы, направленные на реализацию какой-либо биологической потребности. Для минимального уровня мотивации, при котором выбор любого стимула, который попадает в поле действия анализаторов

особи, равновероятен, априорная вероятность реакции может быть определена как

$$p(x_k) = \frac{1}{n},$$

где $p(x_k)$ – вероятность данного исхода, n – число возможных исходов, $0 \leq p(x_k) \leq 1$.

С другой стороны, уровень мотивации особи может быть выражен следующим образом:

$$mL = \frac{A}{M},$$

где mL – уровень мотивации (*motivation level*); A – анизотропность знакового поля (*anisotropy*), или количество воспринятых объектов, M – величина знакового поля (*magnitude*), или количество классов объектов n .

Теоретически величина знакового поля может быть равна его анизотропности. Это значит, что в ходе активности особь может последовательно воспринимать знаковые объекты различной функциональной природы и «отвечать» («*to respond*» [22]) на них двигательной реакцией. На практике анизотропность знакового поля всегда больше его величины. Это происходит потому, что в реальных биотопах животное всегда имеет ту или иную потребность, обладает памятью, производит подражательные реакции, подвержено воздействию контекста собственного поведения, продлевающему однотипную активность.

Если особь очень низко мотивирована, она может последовательно выбирать разные по функциональной (классовой) принадлежности объекты. В этом случае поведение особи становится малопредсказуемым для наблюдателя. При минимальном уровне мотивации все объекты различны, величина знакового поля равна его анизотропности, а уровень мотивации принимает значение 1 .

При максимальной мотивации все воспринятые объекты имеют для животного только одну функциональную природу, соответствующую доминирующей потребности. В этом случае наблюдателю, проанализировавшему условия биотопа, в котором происходит активность особи, следует ожидать высокопредсказуемый исход. Например, при троплении голодного животного, когда $M = n = 1$, будет зафиксировано восприятие только пищевых объектов. В этом случае уровень мотивации приближается к численному значению анизотропности. Таким образом, мотивация может принимать значения от 1 до A . Чем выше уровень мотивации особи, тем меньше вариантов возможных исходов можно предсказать относительно ее поведения в пространстве случайных событий. Сама практическая предсказательная способность исследователя при этом возрастает.

4. Поведение как векторный процесс

Поведение, представляющее собой двигательную активность (локомоцию) особи, является суммой векторов, в то время как параметры знакового поля –

скаляры. Тем не менее при относительном видоспецифическом постоянстве дальности действия анализаторов изучаемых видов животных, учете эквивалентной дистанции и относительной однородности условий ориентации в биотопах обитания возможно моделирование этого векторного процесса с помощью скалярных величин. При этих условиях, на расстояниях, меньших дистанции суточной активности особи, значимым фактором будет доля передвижений особи в направлении, противоположном основному вектору локомоции. Данный фактор коррелирует с поведением лисицы и кунных в условиях повышенной стрессогенности и косвенно может указывать на уровень антропогенного изменения среды обитания [24].

При отсутствии миграций животные, покормившись на индивидуальной территории, возвращаются в убежище, двигаясь по замкнутому маршруту. На расстояниях, соответствующих одной или нескольким дистанциям суточной активности, суммарное значение векторов передвижения будет приближаться к 0. Картирование следов также будет способствовать отражению реальной векторной ситуации.

Заключение

Научное моделирование поведения предполагает следующие процессы: 1) понятийную идентификацию эмпирически различающихся объектов и явлений; 2) выявление повторяющихся явлений; 3) определение тех параметров и факторов, которые учитываются в данной модели, и тех, которыми можно пренебречь; 4) ранжирование учитываемых явлений; 5) определение элементов, лимитирующих функционирование особи, и элементов, находящихся в связи с той или иной формой поведения; 6) объяснение и предсказание поведения с помощью примененной понятийной системы.

Рассмотренные выше модели поведения не являются противоречащими друг другу. Они акцентируют внимание исследователя на разных проблемах и позволяют задавать разные вопросы. Следует помнить о том, что какой бы совершенной ни казалась та или иная модель поведения, она отражает не саму реальность, а наши представления о ней. Если предположить, что модели реальности – это и есть сама реальность, то легко впасть в методологические заблуждения, которые были характерны для отечественного научного мышления до недавнего времени: а) исследователь испытывает доверие только к одной научной модели, полагая все прочие модели ошибочными; б) в науке бытует представление о том, что разные модели, описывающие одно и то же явление, взаимоисключающие.

Поведение – особая форма экологических адаптаций. Интересна метафора А.М. Гилярова, который сравнивает многообразие конкретных проявлений функционирования особей, экосистем и биосферы в целом с ситуацией на шахматной доске [25]. Моделирование в экологии возможно потому, что, «несмотря на очень большое число конкретных вариантов расстановки фигур в игре, правила игры все-таки четко сформулированы». Задача ученых, наблюдая «игровую

ситуацию на шахматной доске» – природную эмпирическую картину, – вычислить правила. Это позволит построить объяснительную и, главное, предсказательную модель реальности.

Литература

- [1] Гольцман, М.Е. Социальное поведение большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.) / М.Е. Гольцман [и др.]; под общ. ред. В.Е. Соколова // Поведение млекопитающих: сб. статей. – М.: Наука, 1977. – С. 5 – 69.
- [2] Beach, F.A. Matting behaviour / F.A. Beach // Handbook of Experimental Psychology. Edited by S.S. Stevens. – New York: J. Willey & Sons, Inc., 1951. – P. 513-577.
- [3] Miller N.E. Motivations and stimuli / N.E. Miller // Handbook of Experimental Psychology. Edited by S.S. Stevens. – New York: J. Willey & Sons, Inc., 1951. – P. 577-629.
- [4] Кэндел, Э. Клеточные основы поведения / Э.Кэндел, под общ. ред. П.Г. Костюка и Д.А. Сахарова. – М.: Мир, 1980. – 598 с.
- [5] Баскин, Л.М. Поведение копытных животных / Л.М. Баскин. – М.: Наука, 1976. – 296 с.
- [6] Крапивный, А.П. Биозкологический и математический анализ сложных форм поведения животных / А.П. Крапивный, Н.П. Дидиченко. – Харьков: Изд-во ХГУ, 1989. – 80 с.
- [7] Соколов, В.Е. Избранные труды. Т. 2. Поведение. Экология. Охрана млекопитающих / В.Е. Соколов. – М.: Наука, 2003. – С. 130 – 229.
- [8] Чораян, О.Г. Информационные процессы в биологических системах / О.Г. Чораян. – Ростов н/Д: Изд-во Ростов. ун-та, 1981. – 152 с.
- [9] Гаазе-Рапопорт, М.Г. От амебы до робота: Модели поведения / М.Г. Гаазе-Рапопорт, Д.А. Поспелов. – М.: Едиториал УРСС, 2004. – 296 с.
- [10] Менджел, М. Динамические модели в экологии поведения / М. Менджел, К. Кларк. – М.: Мир, 1992. – 300 с.
- [11] Мозговой, Д.П. Сигнальное биологическое поле млекопитающих: теория и практика полевых исследований / Д.П. Мозговой, Г.С. Розенберг. – Самара: Изд-во «Самар. ун-т», 1992. – 119 с.
- [12] Мозговой, Д.П. Информационные поля и поведение млекопитающих / Д.П. Мозговой, Г.С. Розенберг, Э.Д. Владимирова. – Самара: Изд-во «Самар. ун-т», 1998. – 92 с.
- [13] Мозговой, Д.П. Информационно-знаковые поля и поведение млекопитающих: теория и практика / Д.П. Мозговой // Вестник Самарского ун-та. Естественнонаучная серия. – 2005. – № 2(36). – С. 238-249.
- [14] Гринин, А.С. Математическое моделирование в экологии / А.С. Гринин, Н.А. Орехов, В.Н. Новиков. – М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2003. – 269 с.

- [15] Пузаченко, Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях / Ю.Г. Пузаченко. – М.: ACADEMIA, 2004. – 409 с.
- [16] Мозговой, Д.П. Характеристика внутривидовых и межвидовых отношений животных в антропогенной среде на основе концепции информационных биологических полей / Д.П. Мозговой // *Вопр. лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне*. межвуз. сб.; отв. ред. Н.М. Матвеев. – Куйбышев: Изд-во КГУ, 1985. – С. 138-149.
- [17] Фалин, И.В. Напряженность сигнального биологического поля как показатель плотности заселения территории животными / И.В. Фалин // *Экологические исследования в Среднем Поволжье: сб. статей.*– Куйбышев: Изд-во Куйбышевского ун-та, 1986. – С. 11-15.
- [18] Vladimirova, E. Sign Field Theory and Tracking Techniques Used in Studies of Small Carnivorous Mammals / E. Vladimirova, J. Mozgovoy // *Evolution and Cognition*. – Vienna: Publ. by Konrad Lorenz Institut, Vienna Univ. Press. – 2003. – Vol. 9. – №1. – P. 73-89.
- [19] Наумов, Н.П. Сигнальное поведение песка на острове Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности / Н.П. Наумов [и др.] // *Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих: сб. статей.* – М.: Наука, 1981. – С. 31-75.
- [20] Наумов, Н.П. Проблемы пространственной ориентации / Н.П. Наумов; под ред. Н.П.Наумова // *Пространственная ориентация животных.* – М.: Изд-во МГУ, 1970. – С. 3-12.
- [21] Наумов, Н.П. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных / Н.П. Наумов // *Журнал общей биологии.* – 1973. – Т. 34. – №6. – С. 808-817.
- [22] Watson, J.B. Behaviorism / J.B. Watson. – New York: Norton. 1930. – P. 26.
- [23] Толмен, Э. Поведение как молярный феномен / Э. Толмен // *Хрестоматия по истории психологии. 1910-1930 годы* / под ред. П.Я. Гальперина. – М.: Изд-во МГУ, 1980. – С. 17-82.
- [24] Владимирова, Э.Д. Влияние антропогенных факторов на экологию лисицы обыкновенной в окрестностях Самары / Э.Д. Владимирова, Д.П. Мозговой // *Вестник Самарского госуниверситета. Естественная серия.* 2005. №5(39). – С. 169-178.
- [25] Гиляров, А.М. Экология, обретающая статус науки. Экология в поисках универсальной парадигмы / А.М. Гиляров // *Природа.* – 1998. – №2-3. – С. 89-99.

Поступила в редакцию 25/IX/2006;
в окончательном варианте – 4/X/2006.

PROBLEMS OF THE SIGN FIELD BEHAVIOUR MODELLING (BY THE EXAMPLE OF RED FOX AND MARTEN FAMILY)³

© 2006 E.J. Vladimirova, J.P. Mozgovoy⁴

According to mathematical modelling a set of sign field parameters is proposed. The ecological factors that should be analyzed by the tracking technique are considered as components of behaviour model with the simultaneous account of sign field parameters.

Paper received 25/IX/2006.

Paper accepted 4/X/2006.

³ Communicated by Ph. D. (Biology) Prof. Yu.P. Frolov.

⁴ Elina J. Vladimirova (elvlad2006@yandex.ru), John P. Mozgovoy (j-mozgovoy@yandex.ru), Dept. of Zoology, Genetics and General Ecology, Samara State University, Samara, 443011, Russia.