УДК 599+591.52

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ АСПЕКТЫ ЭКСКРЕТОРНОЙ МАРКИРОВКИ ЛИСИЦЫ, *VULPES VULPES* (MAMMALIA, CANIDAE) В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ЮГО-ВОСТОКА УКРАИНЫ

А. В. Михеев

НИИ биологии Днепропетровского национального университета им. Олеся Гончара

Поступила в редакцию 19.03.2010 г.

Аннотация. Представлены результаты полевых исследований маркировочного поведения лисицы в условиях экстразональных лесных экосистем юго-востока Украины. Пространственное распределение экскреторных меток животных отражает существование избирательных реакций на неоднородность среды обитания и носит среднеагрегированный характер, во многом обусловленный тенденцией к пространственному совмещению меток и их приуроченностью к различным элементам субстрата. В устойчивых местообитаниях лисицы достаточно высокая концентрация ее экскреторных меток (в среднем за 10 лет — 0.57±0.08 мет./км маршрута, *Cv* = 56.2) характеризуется долговременным постоянством с выраженной цикличностью в 2—4 года. Динамика пространственной структуры совокупности экскреторных меток лисицы носит более сложный характер; при этом ее 10-летний линейный тренд близок к нейтральному и соответствует поддержанию средней степени их агрегированности. Полученные данные позволяют рассматривать совокупность маркировочных сигналов данного вида как сформированную информационно-коммуникативную систему с устойчивыми пространственно-временными параметрами.

Ключевые слова: маркировочная активность, следы жизнедеятельности, пространственная структура, динамика, поведенческая экология, млекопитающие, лесные экосистемы.

Abstract. The results of field investigations of red fox marking behaviour under conditions of extrazonal forest ecosystems of the southeast of Ukraine are presented. The spatial allocation of excrete marks of animals reflects existence of selective reactions to heterogeneity of an habitats and has middle-aggregated character in many respects caused by a trend to the spatial matching of marks and their placing to various elements of a substratum. In inhabitant localities of a fox tall enough concentration of its excrete marks (on the average for 10 years — 0.57±0.08 marks/km of route, *Cv* = 56.2) is characterised by a long-term persistence with the expressed recurrence in 2—4 years. Dynamics of the spatial frame of excrete marks set of a fox has more complex character; thus its 10-year-old linear trend is close to neutral and corresponds to maintenance of average extent of their aggregation. The obtained data allow to observe set of the marking signals of the species as the framed informational-communicative system with resistant spatio-temporal parametres.

Keywords: marking activity, signs, spatial structure, dynamics, behavioral ecology, mammals, forest ecosystems.

ВВЕДЕНИЕ

В рамках опосредованных внутри- и межвидовых информационных взаимодействий млекопитающих большое значение играют разнообразные экскреторные метки, прежде всего — помет, который обеспечивает не только ольфакторную, но и визуальную маркировку [1—12]. Наибольшего развития маркировочное поведение достигает у хищных млекопитающих (Carnivora), для которых внесение в среду меток неразрывно связано с поддержанием территориальности. Вместе с тем специфика данной формы поведения в различных экологических условиях (в том числе и в экстразональных) до настоящего времени изучена не в полном объеме, причем даже в отношении таких распространенных видов, как лисица (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758). В частности, недостаточно раскрыты особенности пространственного распределения экскреторных меток зверя; практически не освещены в литературе циклические изменения интенсивности маркировочной активности; отсутствуют материалы, характеризующие взаимосвязь пространственных и временны́х аспектов экскреторной маркировки.

Исходя из вышесказанного, целью настоящей работы являлась характеристика указанных особенностей экскреторной маркировки лисицы в условиях лесных экосистем степной зоны Украины.

© Михеев А. В., 2012

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили в 1998—2007 гг. на базе Присамарского биогеоценотического стационара Комплексной экспедиции ДНУ. Показатели маркировочной активности изучаемого вида определяли в ходе учетов (с подсчетом количества пройденных шагов) на маршрутах общей протяженностью 2775 км. Наблюдения и регистрации фиксировали с привязкой относительно номера шага [13].

Полевой материал собирали в различных лесных местообитаниях лисицы, которые в условиях района исследований представлены плакорными, байрачными, пойменными и аренными насаждениями. Дифференциацию типов естественных и искусственных лесных насаждений проводили на основе типологических принципов исследований степных лесов [14; 15].

Статистическая обработка данных включала, прежде всего, расчет показателя маркировочной активности (Index of Marking Activity, *IMA*) — количества меток на единицу длины маршрута (мет./км). Характер пространственного размещения экскреторных меток оценивали с помощью индекса агрегированности Смурова K_A [16]. Для определения степени пространственного совмещения меток рассчитывали среднее расстояние между ними в метрах (по алгоритму «ближайшего соседа»). Достоверность различий количественных показателей оценивали с помощью непараметрического *H*-критерия Краскелла-Уоллиса, степень их взаимосвязи — на основе непараметрического корреляционного анализа [17].

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Пространственные аспекты экскреторной маркировки. В условиях района исследований маркировочная активность изучаемого вида составляет в среднем 0.57±0.08 мет./км маршрута; варьирование этого показателя оценивается как умеренное (Cv = 56.16).

Пространственное распределение экскреторных меток лисицы имеет ряд особенностей. Прежде всего, оставление маркировочных сигналов часто приурочено к различным элементам местообитаний — естественным ориентирам, облегчающим их обнаружение другими особями [18]. Предварительная оценка позволяет в качестве таковых рассматривать стволы поваленных деревьев, пни, пучки хвои, куски коры, обломки веток, куртины травянистой растительности, камни, неровности грунта, обочины лесных дорог, квартальные столбы, экскреторные метки других видов хищных, а также пластиковые бутылки, консервные банки и прочие субстратные элементы лесных местообитаний. Детальное количественное описание этого аспекта маркировочной активности лисицы требует дальнейших исследований, результаты которых автор планирует осветить в последующих публикациях.

Совокупность внесенных в среду маркировочных сигналов характеризуется определенной пространственной структурой, которую можно оценить с помощью индексов агрегированности. На основании результатов статистической обработки данных маршрутных учетов можно сделать вывод, что распределение экскреторных меток лисицы в условиях степных лесов характеризуется как среднеагрегированное (K_A = 0.39).

В размещении меток лисицы в пределах участка обитания можно выделить аспекты их взаимной ординации. Таковая проявляется при локальных скоплениях маркировочных сигналов животных в отдельных точках пространства (в результате возобновления собственных меток, перемаркировки меток сородичей, при образовании «отхожих мест» и общих маркировочных пунктов). По нашим данным, среднее расстояние между экскреторными метками лисицы составляет 704.1±58.1 м ($\lim_{min}$ = 0 м, $\lim_{max}$ = 6746.6 м, Cv = 153.5), что подразумевает значительную степень насыщения обитаемых участков маркировочными сигналами. С учетом подвижности лисицы (и соответствующего масштаба осваиваемого пространства) такая дистанцированность отдельных экскреторных меток нивелируется регулярными обходами территории. Кроме того, ориентирующее, информационное значение для млекопитающих играют не только экскреторные метки (обособленное рассмотрение которых в контексте данной статьи достаточно условно), но и прочие следы жизнедеятельности во всем их разнообразии [1; 19; 20].

Наши наблюдения в целом согласуются с литературными данными. Являясь одним из механизмов поддержания территориальности, маркировочная активность должна обеспечивать определенный сигнальный фон для опосредованного информирования других особей о занятости участка [4; 5; 8]. Выполнению этого требования отвечает стратегия менее агрегированного распределения элементов территориальной маркировки, что способствует повышению вероятности их обнаружения. В частности для лисицы сходный характер простран-

ственного размещения экскрементов был ранее описан П. Каваллини [6].

Вместе с тем установленная степень агрегированности экскреторных меток лисицы может свидетельствовать об определенной избирательности их оставления в пределах участков обитания. Это представляется вполне логичным: именно для данного представителя сем. Canidae в различных экологических условиях на протяжении ареала характерна не только активная маркировочная деятельность в частности, но и, в целом, наибольшая интенсивность информационных контактов со средой, осуществляемых в рамках разнообразных форм поведения (территориального, репродуктивного, маркировочного, пищедобывательного, исследовательского) [3; 5—7; 9; 10; 12; 18; 21—31].

Отмеченные пространственные аспекты территориальной маркировки позволяют предположить существование избирательных реакций лисицы на неоднородность не только пространства как такового, но и на его экологическое заполнение, т. е. особенности среды обитания в целом.

Циклическая динамика маркировочной активности. На протяжении 10-летнего периода среднегодовые показатели *IMA* изучаемого вида изменялись в диапазоне от 0.28±0.13 (1998 г.) до 0.66±0.07 мет./км (2007 г.) (рис. 1). В среднем за 10 лет интенсивность маркировочной активности лисицы составила 0.45±0.04 мет./км, $Cv = 29.3$. Следует отметить, что относительно прочих представителей Canidae данного региона (волк *Canis lupus* Linnaeus, 1758, енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834) показатель *IMA* лисицы является наибольшим (волк — 0.03±0.004 мет./км, енотовидная собака — 0.05±0.01 мет./км), а уровень его варьирования — наименьшим ($Cv = 43.9$ и 56.8 соответственно).

Для выявления различий *IMA*, зафиксированных в отдельные годы исследований, нами был использован непараметрический алгоритм сравнения нескольких независимых групп данных (на основе *H*-критерия Краскелла-Уоллиса). Полученные показатели характеризуются высоким уровнем значимости ($H_{(9,\ n=421)} = 52.4$, $p < 0.001$), отражающим существование достоверных межгодовых различий данного индекса. При этом анализ 10-летней последовательности данных на основе расчета коэффициента непараметрической корреляции Спирмена не подтверждает наличие между ними статистически достоверной автокорреляционной зависимости (т. е. зависимости очередного среднегодового показателя от показателя предыдущего

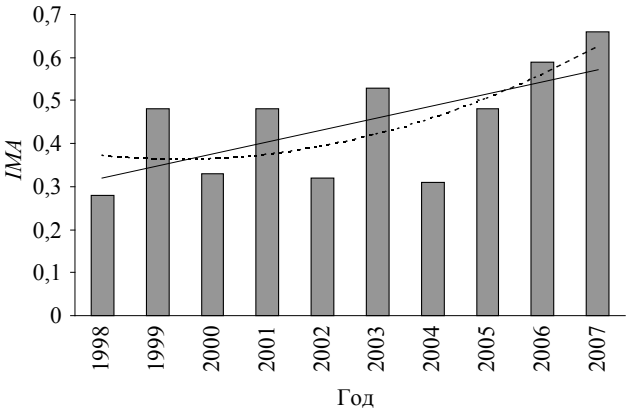

Рис. 1. Циклическая динамика маркировочной активности лисицы в лесных экосистемах юго-востока Украины. Примечание: здесь и далее сплошная линия обозначает линейный тренд, пунктир — полиномиальный

года): $r_S = –0.13$, $n = 9$, $t = -0.36$, $p = 0.73$. Это объясняется, прежде всего, тем, что в условиях района исследований местообитания лисицы не являются строго приуроченными к лесным насаждениям и охватывают сохранившиеся степные участки, агроценозы, балки и окрестности поселений человека, где также реализуется маркировочная активность зверя. В наибольшей степени с лесными биотопами популяции лисицы связаны лишь в таких крупных лесных массивах, как, например, Самарский бор (Днепропетровская обл.).

Графическое отображение 10-летней динамики показателя *IMA* (см. рис. 1) свидетельствует не только об общем линейном возрастании интенсивности маркировочной активности, но и о существовании в этих рамках серии разномасштабных циклов (2 и 4 года), что позволяет судить о совокупности маркировочных сигналов донного вида как о сформированной информационно-коммуникативной системе с устойчивыми долгосрочными параметрами. В широком спектре исследованных лесных местообитаний концентрация экскреторных меток лисицы не только достаточно высока, но и поддерживается на соответствующем уровне — как в пределах отельных годов, так и на всем протяжении 10-летнего периода. Немаловажным является и то обстоятельство, что численность данного вида в районе исследований остается относительно стабильной на протяжении ряда лет.

Дальнейшие исследования в этом направлении позволят уточнить характер цикличности и, таким образом, скорректировать наш вывод, сделанный на основе данных 10-летнего мониторинга.

Взаимосвязь пространственных и временны́х аспектов маркировочной активности лисицы рассмотрена на примере циклической динамики пространственной структуры совокупности маркировочных сигналов.

В указанном временно́м диапазоне показатели агрегированности экскреторных меток зверя варьируют довольно значительно — от 0.04 (2004 г.) до 0.88 (2000 г.) (рис. 2). При этом автокорреляционная зависимость между последовательными элементами рассмотренного цифрового ряда отсутствует (r_S = -0.11, n = 9, t = -0.29, p = 0.78).

В отличие от показателей маркировочной активности (см. рис. 1), динамика пространственной структуры совокупности экскреторных меток лисицы носит более выраженный волновой характер, хотя ее линейный тренд близок к нейтральному (см. рис. 2). При этом корреляция между значениями индексов *IMA* и K_A отсутствует (r_S = 0.24, n = 10, t = 0.71, p = 0.50); иными словами, степень агрегированности экскреторных меток лисицы не зависит от интенсивности маркировочной активности. На графике нелинейного тренда (см. рис. 2) пока представляется возможным вычленить сегмент 5—6 летней цикличности, который может быть адекватно описан полиномом 4-й степени.

Выше уже отмечалось, что особенности среды обитания могут определять не только интенсивность маркировочной деятельности лисицы, но и пространственное распределение отдельных меток. Очевидно, что временна́я устойчивость определенного типа их пространственного распределения также детерминируется сложным комплексом экологических факторов, воздействие которых в данном случае носит еще более опосредованный характер. Это объясняет значительное варьирование ежегодных показателей K_A, определяющее выявленный сложный характер цикличности пространственной структуры совокупности маркировочных сигналов.

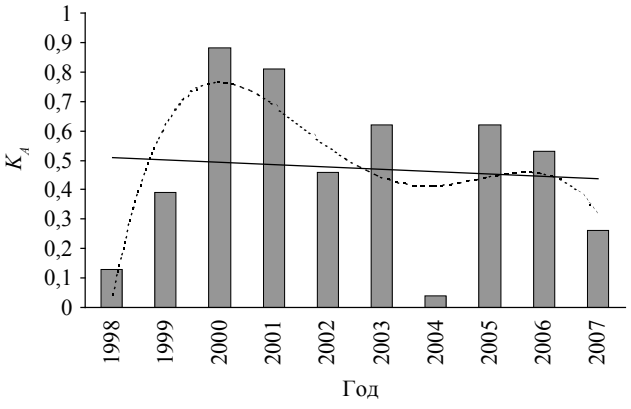

Рис. 2. Циклическая динамика пространственной структуры совокупности экскреторных меток лисицы в лесных экосистемах юго-востока Украины

Вместе с тем полученные за период исследований данные позволяют констатировать определенную стабильность пространственно-временных параметров рассматриваемого явления, что выражается в поддержании 10-летнего линейного тренда агрегированности экскреторных меток на уровне $K_A \approx 0.5$ (см. рис. 2). В целом это соответствует ранее обоснованному нами положению о том, что у хищных млекопитающих пространственная организация информационного поля (ИП) как совокупности разнообразных следов жизнедеятельности, вносимых в среду обитания, соответствует узловому типу [32]. Для этого типа (в отличие от гомогенного и стохастического) характерно наличие выраженных агрегаций сигнальных элементов, приуроченных к определенным элементам местообитаний. В структуре ИП особую значимость приобретают следы жизнедеятельности, продуцируемые при маркировке территории. Узловой тип пространственной организации ИП соответствует освоенной среде обитания и отличается относительным постоянством во времени, что наиболее характерно для эвритопных видов, активных в отношении к пространству и имеющих обширные индивидуальные участки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пространственные и временны́е аспекты маркировочной активности лисицы в лесных экосистемах юго-востока Украины отражают состояние опосредованных коммуникационных процессов в популяциях данного вида, а также интенсивность его информационных взаимосвязей со средой обитания, что в целом соответствует экологическим и поведенческим особенностям лисицы в других частях ареала.

Территориальная экскреторная маркировка лисицы в условиях степных лесов Украины характеризуется пространственными особенностями, свидетельствующими о существовании избирательных реакций животных на неоднородность среды обитания. Пространственная структура совокупности маркировочных сигналов зверя носит среднеагрегированный характер. При этом особенности распределения меток во многом определяются тенденцией к их пространственному совмещению и приуроченностью к различным элементам субстрата. В устойчивых местообитаниях лисицы достаточно высокая концентрация ее экскреторных меток характеризуется определенным долговре-

менным постоянством с выраженной цикличностью в 2—4 года. Динамика пространственной структуры совокупности экскреторных меток лисицы носит более сложный характер; при этом ее 10-летний линейный тренд близок к нейтральному и соответствует поддержанию средней степени агрегированности маркировочных сигналов.

Полученные данные подтверждают и дополняют характеристику узлового типа пространственной организации ИП лисицы, и позволяют рассматривать совокупность маркировочных сигналов данного вида как сформированную информационно-коммуникативную систему с устойчивыми пространственно-временными параметрами. Вместе с тем затронутые в статье вопросы не могут быть исчерпывающе решены лишь на основе представленных материалов (особенно в понимании различных аспектов долговременной динамики изучаемого явления), что определяет необходимость продолжения и детализации исследований в указанном направлении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Наумов Н. П.* Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных / Н. П. Наумов // Журнал общей биологии. — 1973. — Т. 34, № 6. — 808—817.

2. *Соколов В. Е.* Химическая коммуникация млекопитающих / В. Е. Соколов // Успехи современной териологии. — М.: Наука, 1977. — С. 229—254.

3. *Корытин С. А.* Поведение и обоняние хищных зверей / С. А. Корытин. — М.: МГУ, 1979. — 224 с.

4. Gorman M. L. Scent marking strategies in mammals / M. L. Gorman // Rev. suisse zool. — 1990. — Vol. 97, № 1. — P. 3—30.

5. *Баскин Л. А.* Зоосоциология млекопитающих с преимущественно групповой структурой популяций / Л. А. Баскин // Структура популяций у млекопитающих. — М.: Наука, 1991. — С. 21—64.

6. *Cavallini P.* Faeces count as an index of fox abundance / P. Cavallini // Acta Theriologica. — 1994. — Vol. 39, № 4. — P. 417—424.

7. *Владимирова Э. Д.* Коммуникативная составляющая информационных сигнальных полей лисицы / Э. Д. Владимирова // Вестник СамГУ. Естественнонаучная серия. — 2002. — № 4. — С. 145—156.

8. *Рожнов В. В.* Опосредованная коммуникация млекопитающих: о смене парадигмы и новом концептуальном подходе в исследовании маркировочного поведения / В. В. Рожнов // Зоологический журнал. — 2004. — Т. 83, № 2. — С. 132—158.

9. *Webbon C. C.* Faecal density counts for monitoring changes in red fox numbers in rural Britain / C. C. Webbon, P. J. Baker, S. Harris // Journal of Applied Ecology. — 2004. — Vol. 41, № 4. — P. 768—779.

10. *Фокина М. Е.* Анализ информационно-знаковых полей енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray) и лисицы обыкновенной (*Vulpes vulpes* L.) (на примере национального парка «Самарская Лука»): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Тольятти, 2006. — 19 с.

11. *Darden S. K.* Information transfer among widely spaced individuals: latrines as a basis for communication networks in the swift fox? / S. K. Darden, L. K. Steffensen, T. Dabelsteen // Animal Behaviour. — 2008. — Vol. 75, № 2. — P. 425—432.

12. *Mukherjee S.* Patch use in time and space for a meso-predator in a risky world / S. Mukherjee, M. Zelcer, B. P. Kotler // Oecologia. — 2009. — Vol. 159, № 3. — P. 661—668.

13. *Михеев А. В.* Систематизация следов жизнедеятельности как метод изучения информационно-коммуникативных связей в сообществах млекопитающих / А. В. Михеев // Екологія та ноосферологія. — 2003. — Т. 13, № 1—2. — С. 93—98.

14. *Бельгард А. Л.* Степное лесоведение / А. Л. Бельгард. — М.: Лесная промышленность, 1971. — 336 с.

Белова Н. А. Естественные леса и степные почвы / Н. А. Белова, А. П. Травлеев. — Днепропетровск: ДГУ, 1999. — 348 с.

15. *Смуров А. В.* Новый тип статистического распределения и его применение в экологических исследованиях / А. В. Смуров // Зоологический журнал. — 1975. — Т. 54, № 2. — С. 283—289.

16. *Лакин Г. Ф.* Биометрия / Г. Ф. Лакин. — М.: Высшая школа, 1990. — 352 с.

17. *Михеев А. В.* Следовая активность лисицы в степных лесах в условиях снежного покрова / А. В. Михеев // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія. — 2008. — Вип. 16. — Т. 2. — С. 91—98.

18. *Никольский А. А.* Экологические аспекты концепции биологического сигнального поля млекопитающих / А. А. Никольский // Зоологический журнал. — 2003. — Т. 82. — Вып. 4. — С. 443—449.

19. *Суров А. В.* Химическая коммуникация как частный случай биокоммуникации / А. В. Суров // Тез. докл. IV Всеросс. конф. по поведению животных. — М.: ИПЭЭ РАН, 2007. — С. 215—216.

20. *Вайсфельд М. А.* Красная лисица / М. А. Вайсфельд // Песец, лисица, енотовидная собака. — М.: Наука, 1985. — С. 73—115.

21. *Цибуляк Т. П.* Использование территории лисицами / Т. П. Цибуляк // Тез. докл. IV съезда Всесоюз. Териол. общ-ва АН СССР. — М.: Наука, 1986. — Т. 1. — С. 371—372.

22. *Формозов А. Н.* Спутник следопыта / А. Н. Формозов. — М.: МГУ, 1989. — 320 с.

23. *Белкин В. В.* Некоторые аспекты освоения лисицей новых угодий / В. В. Белкин // Тез. докл. V съезда Всесоюз. териол. общ-ва АН СССР. — М.: Наука, 1990. — Т. 2. — С. 59—60.

24. *Ошмарин П. Г.* Следы в природе / П. Г. Ошмарин, Д. Г. Пикунов. — М.: Наука, 1990. — 296 с.

25. *Cavallini P.* Environmental factors influencing the use of habitat in the red fox, *Vulpes vulpes* / P. Cavallini,

S. Lovari // Journal of Zoology. — 1991. — Vol. 223, № 2. — P. 323—339.

26. *Molsher R. L.* Temporal, spatial and individual variation in the diet of red foxes (*Vulpes vulpes*) in central New South Wales / R. L. Molsher, E. J. Gifford, J. C. McIlroy // Wildlife Research. — 2000. — Vol. 27, № 6. — P. 593—601.

27. *Михеев А. В.* Биотопическая характеристика информационного поля лисицы в лесных экосистемах степной зоны Украины / А. В. Михеев // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. — 2002. — Вип. 6. — С. 128—133.

28. *Goszczyński J.* Home ranges in red fox: territoriality diminishes with increasing area / J. Goszczyński // Acta Theriologica. — 2002. — Vol. 47. Supplement № 1. — P. 103—114.

29. *Легейда И. С.* Особенности использования лисицей (*Vulpes vulpes*) убежищ техногенного происхождения / И. С. Легейда // Вестник зоологии. — 2007. — Т. 40, № 1. — С. 87—91.

30. Red foxes (*Vulpes vulpes*) use rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) scent marks as territorial marking sites / R. Monclús [et al.] // Journal of Ethology. — 2009. — Vol. 27, № 1. — P. 153—156.

31. *Михеев А. В.* Типы пространственной организации информационных полей млекопитающих / А. В. Михеев // Биологические науки Казахстана. — 2009. — № 3—4. — С. 74—86.

Михеев Алексей Владимирович — главный научный сотрудник НИИ биологии Днепропетровского национального университета им. Олеся Гончара; тел.: (056) 776-58-49; e-mail: zestforest@ua.fm

Mikheyev Alexey V. — Chief Researcher of Biology Institute of Oles Honchar National University of Dnepropetrovsk; tel.: (056) 776-58-49; e-mail: zestforest@ua.fm