

Э. Д. Владимирова

**ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ ИДЕИ КОНРАДА ЛОРЕНЦА
И ИССЛЕДОВАНИЕ ЭКОЛОГИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ
МЕТОДОМ ТРОПЛЕНИЙ**

Особенности поведения млекопитающих в ответ на восприятие внешней информации обеспечиваются врожденными механизмами и приобретенным в онтогенезе опытом. Варьирующие границы поведенческих реакций определены генетически. Рассматривается методика, позволяющая исследовать количественное взаимодействие животных со средой обитания на основе двигательных реакций особей. Выявлена вариативность поведенческих показателей при адаптации представителей отряда Carnivora (Хищные) к обитанию в антропогенных условиях.

The specific features of mammals' behaviour in response to external information is determined by innate mechanisms and experience acquired through ontogenesis. The author genetically defines the unstable boundaries of



behavioural responses and offers a methodology of research on quantitative animal-habitat interaction. The article emphasises the variability of behavioural parameters in the course of the adaptation of the carnivorous to anthropogenic conditions.

Ключевые слова: видоспецифический репертуар поведения, элементарная двигательная реакция, моторные паттерны, следовая дорожка.

Key words: species-specific behavioural repertoire, elementary motor reaction, motor patterns, footprints.

Введение

28

Зимние тропления, широко используемые в экологии животных с середины прошлого века [9], позволяют изучать территориальное распределение и перемещения, условия местообитаний, индивидуальные участки, лежки и убежища. По следам на снегу получают сведения об общей локомоции и пространственной ориентации животных, изучают их повадки, индивидуальные и видовые особенности, приемы добычи пищи и запутывания следов, использование запасов корма и общие навыки выживания. Обобщая данные троплений, этолог может получить представление о половой, возрастной и этологической структурах популяции, а также о динамике ее численности. Модификация метода зимних троплений позволяет проводить сравнительный количественный анализ поведения млекопитающих одной популяции, половозрелых группировок, разных популяций и видов [4; 6]. «Поток» двигательной активности, наблюдаемый по следам на снегу, предполагается разделить на составляющие, о которых говорил основатель этологии Конрад Лоренц [2; 10; 11].

К. Лоренц утверждал, что в основе поведения животных лежат «единицы» движения, постоянная форма которых закреплена генетически [10]. Поведенческие паттерны, наряду с традиционными морфологическими характеристиками, применяемыми в таксономии, К. Лоренц предлагал считать признаками, ассоциированными с видовой принадлежностью. «Не существует на самом деле никакого другого способа видеть врожденные и приобретенные в онтогенезе видоспецифические моторные паттерны, кроме того, чтобы внимательно смотреть на многие близкородственные виды одновременно. Вот почему люди, которые никогда так не делали, вряд ли поверят в существование таких моторных паттернов», — писал Конрад Лоренц [11, с. 169–170].

«Каждая лента следов зверька на снегу или бегающей наземной птицы — это совершенное, точно запротоколированное описание их жизни за определенный отрезок времени. Необходимо научиться читать эту "запись" и переносить ее на страницы полевого дневника, восстанавливая всю цепь запечатленных следом событий», — отмечал А. Н. Формозов [9, с. 5]. Адекватное отражение поведения делает возможным сравнительный анализ. Это достигается определением элементарных двигательных реакций (ЭДР) — отдельных действий однотипного поведения, складывающихся в видовой паттерн. Такую реакцию можно распознать по следам животного, поскольку она поддается визуальной и функциональной дифференцировке от предыдущей и последующей



реакции. Внешние объекты (события), включенные млекопитающими в свой «умwelt» [12], предлагается учитывать по их ответным реакциям [5; 13], что позволяет сравнивать данные после их приведения к определенной размерности (например, к дистанции следов в 1 000 м).

Материалы и методика

Объектом исследования были хищные млекопитающие, проявляющие зимнюю активность: лисица (*Vulpes vulpes*), лесная куница (*Martes martes*), горноста́й (*Mustela erminea*) и ласка (*M. nivalis*). Изучение количественного взаимодействия животных со средой обитания методом троплений заключалось в следующем. Внимательно изучали следовую дорожку животного, определяли видовую, половую и, по возможности, возрастную принадлежность особи, направление движения, доминирующую мотивацию (чаще всего – пищевую или территориальную). Различали следующие мотивационные формы поведения: обход индивидуального участка, переход на другой кормовой участок, добыча пищи, ход на отдых, поиск оптимального температурного режима, защитное (угроза, бегство), маркировочное (включая тергоровые реакции), манипуляционное, исследовательское, гигиеническое, игровое поведение, совместная активность особей разных полов во время гона и ложного гона.

Чтобы получить данные, характеризующие количественные особенности поведения особи, непрерывную цепочку ее следов следует разделить на элементарные двигательные реакции (ЭДР). Например, в следовой дорожке лисицы легко распознается «рисунок» маркировочной реакции. Животные действуют под влиянием как внешних (знаковых), так и внутренних (автохтонных, «имманентных») импульсов. Первые в ряде случаев могут быть реконструированы по следам. Этолог делает предположение о том, какой объект инициировал движение. Решение принимается, исходя из следового «рисунка», состояния окружающей среды и биологического смысла активности. Фиксируется объект, с которым была соотнесена та или иная элементарная реакция либо несколько реакций (второй шаг исследования). На любой значимый сигнал животное реагирует движением [8]. Иногда, напротив, констатируется невозможность точного определения объекта, инициировавшего реакцию, что бывает реже. Третий шаг анализа наблюдаемой следовой дорожки – определение качества объекта, восприятие которого побудило особь к ЭДР. Этот этап работы представляет собой анализ мотивации животного: ответ на вопрос о функциональной форме поведения. Описанные выше три шага анализа следов происходят почти одновременно, вернее, осуществляются как бы по кругу. Наблюдая следы, исследователь делает предположение о двух составляющих поведения: функциональной форме (контексте) и внешней причине ЭДР. Длительная реализация доминантной мотивации подтверждает предположение.

Реконструкция побудительной причины двигательной реакции возможна в связи со следующими обстоятельствами. Во-первых, поведение животных определенного вида, пола и возраста стереотипно: врожденные видоспецифические инстинкты имеют фиксированный характер [10; 11],



а навыки, приобретенные в онтогенезе, изменчивы в границах, определенных видовой принадлежностью [8]. Во-вторых, зимой в природе животные движутся очень «экономно» — изменяют направление и аллюр передвижения, проявляют какую-либо ЭДР только на значимые объекты и события. Последняя закономерность особенно касается хищных млекопитающих (за исключением случаев, когда, к примеру, лесная куница «разминает» мышцы после отдыха или эмоционально реагирует повышенной активностью после неудачного прыжка за притаившейся птицей).

Двигаясь вдоль следовой дорожки особи, зоолог распознает ЭДР, совершенные особью. ЭДР представляет собой поведенческую активность небольшой временной протяженности, которая может быть распознана по следам. Это однотипное движение, имеющее характерные черты, позволяющие отграничить данную ЭДР от предыдущей и последующей. ЭДР стереотипна для данного вида, выражается специфическим «рисунком» следов и является инвариантным элементом функциональной поведенческой активности. При осуществлении одной ЭДР работает какая-либо определенная группа мышц; в реализации последующих участвуют другие группы мышц. В речи исследователя одна ЭДР может быть выражена одним глаголом.

В качестве ЭДР лисицы обыкновенной фиксировались прямолинейные векторы локомоции, маркировочная и ориентировочная реакции, повороты, стереотип кормежки (покопка, поимка добычи), перемена формы аллюра, начатая и прерванная попытка передвижения, переход в положение сидя и лежа, тергоровая и комфортная реакции, заход с грунта на валежник, спуск на грунт, движение по следам конспецификов и гетероспецификов. К ЭДР лесной куницы относили также следовую «двучетку», заскок на комель дерева, передвижение по кронам, исследование коры пней и валежин в поисках личинок ксилофагов. Ласки и горностаи, кроме того, демонстрировали по следам минирование снега, движение «пустоледками», заходы в норы (различно в начале зимы, когда снежный покров еще неглубокий). Локомоция, ориентировка и кормовой поиск составляли основную часть активности.

Результаты и обсуждение

Количество ЭДР, проявленных животным на один внешний объект или событие, так же, как и прочие особенности поведения, может быть проанализировано. С зоопсихологической точки зрения этот показатель свидетельствует о степени детализации особью характеристик объекта. С этологической точки зрения количество ЭДР, проявленных на один объект, свидетельствует о соответствии мотивации особи внешним условиям, в частности потенциальной возможности объекта удовлетворить потребности, актуальные на данный момент. Одновременно с подсчетом числа объектов определяется их функциональное качество. Так, объект может быть пищевым, ориентировочным, способствующим скрытному или более удобному передвижению и т.д. Тем самым уточняется функциональный характер реакции.

На основе реакций, различимых по следам, предлагается изучать информационно-знаковое поле, влияющее на активность млекопи-



тающих [4; 6]. Оно представляет собой среду обитания, в которой звери осуществляют жизнедеятельность, в результате чего среда становится функционально неоднородной для последующего использования — приобретает признаки структурированности. Биологическое сигнальное поле, в смысле Н.П. Наумова [7], является коммуникативной составляющей знакового поля. Жизнедеятельность зверей в знаковом поле повышает его коммуникативный потенциал [14].

Пройдя по следам заранее определенную дистанцию, например 1000 м, зоолог подсчитывает общее количество объектов, на восприятие которых животные ответили движением (анизотропность информационно-знакового поля), количество ЭДР, проявленных особью (напряженность поля, она же равна сумме ценностей отдельных объектов), и количество функциональных классов объектов внешней среды, вызвавших какую-либо ЭДР (величина поля) [5].

Рассмотрим данную методику изучения экологии и поведения в природных условиях на конкретном примере (рис. 1). В полевом журнале была сделана следующая запись: «Ход тропления взрослой особи самца лисицы: след оставлен не ранее нескольких часов назад, лисица движется в северо-восточном направлении. Характер активности — обход индивидуального участка, чередующийся с поисково-пищевым поведением».



Рис. 1. Следы лисицы обыкновенной в пойме р. Волги в окрестностях г. Самары (рис. Т. В. Шуйской [1])

На рисунке 1 следы ведут в направлении к зрителю, из верхнего левого угла рисунка. Лисица ориентируется на следующие объекты: рогаз, следы врановых птиц (которые не показаны на рисунке, так как очень удалены),



лунка рыбаков во льду, ящик, берег протоки, муравейник, копна, вновь этот же муравейник и т.д. Общее количество объектов, воспринятых особью (из показанных на рисунке), — 34; число классов объектов — 27; число дискретных двигательных реакций — 98. Длина следовой дорожки — 670 м.

Далее достаточно подробно описываются объекты и реакции, отмечается метраж следовой дорожки, соответствующий той или иной ЭДР. К примеру, на поеди белки, рассыпанные вокруг ствола сосны (рис. 1), лисица проявила три поисково-пищевые реакции и одну попытку хода направо. На валежину, лежащую под снегом (далее, по ходу следов), лисицей проявлены две реакции локомоции, две ориентировочно-исследовательские реакции, одна реакция передвижения к вершине ствола.

Наброски, сделанные в полевых условиях, значительно упрощают последующий анализ троплений (рис. 2).

32

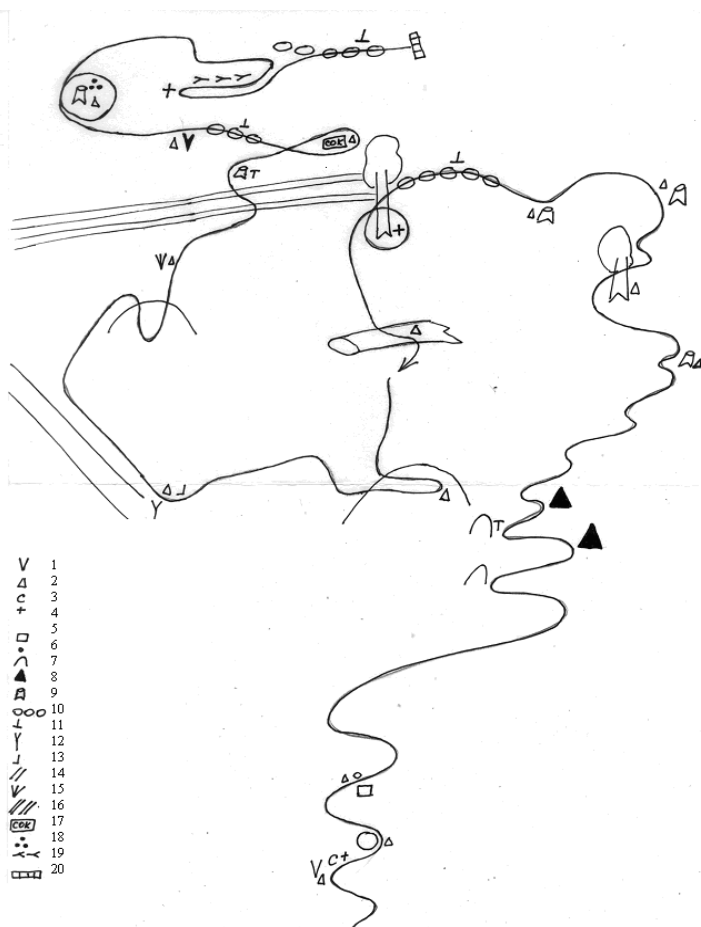


Рис. 2. Схема тропления следовой дорожки лисицы в пойме р. Волги в окрестностях г. Самары (рис. О. Дмитриенко — студенческая работа)

Условные обозначения:

- 1 — кустарник; 2 — исследовательские реакции; 3 — следы врановых птиц; 4 — реакции поиска пищи; 5 — лунка рыбака, 6 — ящик; 7 — коммуникативные реакции; 8 — муравейник; 9 — копна сена; 10 — пеня; 11 — следы лисицы; 12 — подражательная реакция; 13 — палка; 14 — комфортная реакция; 15 — лыжня; 16 — пучок травы; 17 — след снегохода; 18 — упаковка из-под сока (мусор); 19 — маркировочная реакция; 20 — след воронны



За время применения данной методики (1980–2010) были обнаружены закономерности, дающие возможность решения разнообразных экологических задач. К примеру, установлено, что активность обыкновенной лисицы и лесной куницы, выраженная через число элементарных двигательных реакций, проявленных на 1000 м следов (напряженность поля), как и число знаковых объектов, воспринятых и отреагированных животными (анизотропность поля), повышается в 1,5–2 раза в антропогенной среде обитания. Параметры информационно-знакового поля снижаются при старении животных. Они минимальны в привычной для животных среде обитания и повышаются при исследовательском поведении. Величина информационно-знакового поля (число классов воспринятых объектов) в перерасчете на длину следовой дорожки, соответствующую 100 ЭДР, максимальна у обыкновенной лисицы и минимальна у ласки, что характеризует зоопсихологические способности животных этих видов по информационной ассимиляции и дифференцировке среды [1; 5; 13].

Заключение

Количественное исследование этологии животных по их следам базируется на определении ЭДР в цепочке следов, поскольку из прошлого опыта известны «рисунки» двигательных паттернов представителей данного вида. Исследователь поведения амурского тигра Е.Н. Матюшкин утверждает, что «для верного прочтения следовых записей требуется своего рода переводной код, в основе которого – разбиение следовых цепочек на функционально неравнозначные отрезки и их систематизация» [3, с. 415]. В теории информационно-знакового поля «отрезкам следовых цепочек» гомологичны элементарные двигательные реакции, а в представлениях кёнигсбергского этолога К. Лоренца – «фиксированные действия», или видоспецифические паттерны поведения [10; 11].

Список литературы

1. Владимирова Э.Д. Исследование информационных процессов в зооценозах с помощью тропления следов (на примере лесной куницы) // Теоретическая и прикладная экология. 2009. №4. С. 33–38.
2. Лоренц К. Кольцо царя Соломона / пер. с англ., ред. Е.Н. Панова. М., 1978.
3. Матюшкин Е.Н. Следы и метод тропления в изучении крупных хищных млекопитающих // Зоол. журнал. 2000. Т. 79, №4. С. 412–429.
4. Мозговой Д.П. Использование концепции информационного биологического поля в биогеоценотических исследованиях // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев, 1980. С. 119–125.
5. Мозговой Д.П., Розенберг Г.С. Сигнальное биологическое поле млекопитающих: теория и практика полевых исследований. Самара, 1992.
6. Мозговой Д.П., Розенберг Г.С., Владимирова Э.Д. Информационные поля и поведение млекопитающих. Самара, 1998.
7. Наумов Н.П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М., 1977. С. 93–108.
8. Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1976.
9. Формозов А.Н. Спутник следопыта. М., 1959.
10. Lorenz K. The comparative method in studying innate behaviour patterns // Symp. Soc. Exp. Biol. 1950. №4. P. 221–268.



11. Lorenz K. Morphology and behavior patterns in closely allied species // Transactions of the First Conference on Group Processes (1954) / ed. by B. Schaffner. N.Y., 1955. P. 168–220.

12. Uexkull J. An Introduction to Umwelt // Semiotica. 2001. №134 (1/4). P. 107–110.

13. Vladimirova E., Mozgovoy J. Sign Field Theory and Tracking Techniques Used in Studies of Small Carnivorous Mammals // Evolution and Cognition. 2003. Vol. 9, №1. P. 73–89.

14. Vladimirova E. Sign activity of mammals as means of ecological adaptation // Sign Systems Studies. 2009. №37 (3/4). P. 614–636.

Об авторе

34

Э.Д. Владимирова — канд. биол. наук, доц., ст. науч. сотр., Самарский государственный университет, elyna-well@nm.ru

Author

Dr. E.D. Vladimirova – Associate Professor, Senior Research Fellow, Samara State University, elyna-well@nm.ru