

Э. Д. Владимирова, А. Ю. Ситникова

## СТРАТЕГИИ КОРМОВОГО ПОИСКА ЛЕСНОЙ КУНИЦЫ *MARTES MARTES* (МОДЕЛЬ)

*Исследование, проведенное методом зимних троплений, показало, что стратегии кормопоискового поведения лесной куницы представляют собой стереотипы, сочетающие оптимальную продуктивность фуражирования с минимальным числом ситуаций риска. Кормовой поиск животных этого вида ориентируется вдоль лесолуговых экотонов, благодаря чему оптимальные кормовые условия сочетаются с оптимальными защитными.*

*A study based on tracking techniques showed that the foraging strategies of pine martens constitute stereotypes combining optimal foraging productivity with reducing the number of risk situations. In this species, foraging takes place in forest-grassland ecotones, which ensures a combination of foraging efficiency and risk-aversion.*

**Ключевые слова:** метод зимних троплений, модель оптимального фуражирования, лесолуговой экотон, теория энергетического баланса.

**Key words:** tracking technique, optimal foraging model, forest-grassland ecotone, DEB theory.

### Введение

Лесная куница (*Martes martes* Linnaeus, 1758) относится к тем видам хищных млекопитающих, выживание которых в современных условиях ассоциировано с хорошим состоянием лесов и лесолуговых экотонов [7], что объясняется их потребностью уходить в кроны при опасности, а также устройством выводковых убежищ в деревьях с дуплами [6; 8]. Факторы, ограничивающие выживание *M. martes*, – нехватка кормов,



недостаточная безопасность местообитаний и напряженные конкурентные отношения с гетероспецификами-родентофагами [1]. При хорошем состоянии кормовой базы факторы безопасности и трофической конкуренции нивелируются, так как лесная куница, подобно другим видам хищников, насыщается более специализированным репертуаром кормов, кормясь на лучших и безопасных участках, употребляя те виды мышевидных грызунов, которые обитают по лесолуговым экотонам и в глубине леса [3; 12; 15].

Максимизация времени жизни с одновременным сохранением гомеостаза относится к целевым функциям живого организма [13]. Для ее реализации млекопитающие проявляют активность, что в терминах математического моделирования может быть понято как решение ряда задач, актуализирующихся в определенной последовательности – по мере решения более приоритетных. Перечислим их в порядке снижения приоритета: 1) обеспечение безопасности; 2) достижение энергетического баланса [14], то есть максимизация добычи лучшего корма, с одновременным снижением затрат на жизнедеятельность; 3) снижение информационной неопределенности среды, включая освоение территории – большей, чем необходимо особи на данный момент активности. Приоритеты задач выявлены на основе неоднократных наблюдений за поведением хищных млекопитающих [3; 5], им соответствуют данные литературы [11; 16; 18].

В настоящее время широко используется моделирование «полуэмпирических соотношений» [10], позволяющее исследовать причинно-следственные связи системы через формулировку определяющих соотношений и анализ результатов эксперимента. Цель работы – на основе анализа между феноменами, сопровождающими кормовой поиск лесной куницы, выявить способы, которыми обеспечивается «стратегия выживания» животных этого вида, то есть достигается оптимальное сочетание решений задач живого организма, адаптирующегося к среде обитания.

### Материалы и методика

Материал был собран в 1993–2013 гг. в пойменных биотопах Средней Волги методом зимних трофлений (поймы рек Волга, Самара, Кобельма, Кондурча, Кадада, Б. Иргиз). На основе анализа 56 км следов жизнедеятельности лесной куницы (*Martes martes* L.) исследовали особенности поведенческой экологии этого вида хищников.

Передвигаясь по среде на дистанцию  $\Theta$ , равную 2–4 суточным ходам, особь избирательно воспринимает  $n$  объектов  $x^1, x^2, \dots, x^n$ , генерируя при этом ответные реакции. В полевых условиях учитывались следующие показатели [2; 4; 9].

1. Разнообразие  $l$  средовых объектов определенных классов  $x_q$ , в ходе восприятия которых особь проявила ответные реакции  $(u_i, y_{ih})$ ;  $x_q \in \{x_1, x_2, \dots, x_l\}$ , а также их общее число  $n$ . Каталог видоспецифических объектов умвельта [19] лесной куницы, а также список унитарных и элемен-



тарных реакций зверей этого вида опубликован [2; 4]. Так, в умельте лесной куницы представлены:  $x_1$  — дерево (защитный объект, используемый куницами при опасности, локализованной на грунте),  $x_2$  — куст (место нахождения кормовых объектов — полевок),  $x_5$  — следы лисиц,  $x_9$  — следы куниц;  $x_{11}$  — поляна, граничащая с лесопокрытой жировочной станцией (место потенциального перехода к другому кормовому участку) и т. д.

2. Число  $m$  и разнообразие  $j$  классов унитарных реакций  $u_i \in \{U\}$ , имеющих определенное приспособительное значение и проявленных при восприятии  $n$  объектов;  $u_i \in \{u_1, u_2, \dots, u_j\}$ ; например:  $u_1$  — локомоторная реакция,  $u_{18}$  — ориентировочная и др.

3. Число  $r$  — количество проявленных элементарных реакций  $y_{ij}$ , входящих в состав одной реализованной унитарной реакции  $u_i$ . К примеру,  $y_{30}$  — охотничья реакция на птиц,  $y_{30_1}$  — остановка и настораживание,  $y_{30_2}$  — прыжок,  $y_{30_3}$  — поимка птицы,  $y_{30_4}$  — пробежка после неудачной попытки охоты на птицу.

4. Число  $z$  — общее число элементарных реакций, произведенных особью при прохождении дистанции  $\Theta$ , с восприятием  $n$  единиц средовых объектов и генерацией  $m$  единиц унитарных реакций.

Также учитывали:

а)  $\alpha = dcn$  — число добытых единиц кормового ресурса на определенной дистанции следов, где  $d$  — навык особи по добыче кормового объекта,  $c$  — частота встречаемости ресурса,  $n$  — число воспринятых объектов;

б)  $\beta$  — частоту встречаемости объектов, обладающих потенциальным риском для жизнедеятельности особи при возможном контакте.

## Результаты и обсуждение

Исследовали фуражирование лесной куницы под влиянием риска. Среди задач адаптивного поведения (обеспечение безопасности, достижение баланса энергии, снижение информационной неопределенности), первая обладает приоритетом. Максимизация числа проявленных реакций при взаимодействии с новыми объектами — условие оптимального решения первой и третьей задач, максимизация числа воспринятых объектов — дополнительное условие решения третьей задачи (см. табл.). Оптимальное одновременное решение этих трех задач лимитировано энергетически и требует минимизации числа проявленных реакций при повышении избирательности средовых взаимодействий. При одновременной постановке задачи противоречивы, необходимо достижение баланса их решения [17]. При этом количество энергии, затраченной особью за определенный период времени на «обогрев» (то есть на физиологические процессы, сопровождающие жизнедеятельность), рост и адаптивную активность, не может быть большим, чем количество энергии, поступившей в организм за этот же период с добытым кормом, в совокупности с энергией, запасенной ранее в виде соматического резерва (имеются в виду жировые запасы и гликоген) [14].



**Статистические показатели экологии и поведения лесных куниц,  
значимые для достижения энергетического баланса  
и снижения риска активности**

Показатель	Значения показателя		Условия, при которых показатель принимает экстремальные значения
	Ср. знач. $\pm$ $\pm$ ст. ошибка / мин. – макс.	Дисп. / ст. отклонен.	
Среднее число воспринятых объектов, $N^* = 103$	$20,3 \pm 0,2$ 11,0 – 33,0	$\frac{17,4}{4,1}$	Зависит от формы активности, максимальных значений достигает при кормовом поиске, минимальных – при переходах
Среднее число проявленных элементарных реакций, $N^* = 103$	$175,2 \pm 6,8$ 76,0 – 304,0	$\frac{3994,6}{6,8}$	Зависит от доли жировки в суточной активности. Максимальна во время ложного гона. Падает с возрастом особи
Суточный ход особи с февраля по середину марта, км	$4,5 \pm 0,4$ 2,8 – 8,9	$\frac{2,0}{1,5}$	Возрастает во время ложного гона
Продолжительность перехода на другую кормовую территорию, м	$1528,5 \pm 172,1$ 241,0 – 3060,0	$\frac{624441,5}{751,0}$	Увеличивается с конца января, особенно у самцов
Продолжительность жировки в составе суточной активности, %	$63,9 \pm 7,1$ 20,6 – 100	$\frac{522,0}{29,6}$	Максимальна при использовании лесолуговых экотонных, минимальна – при переходах к участкам обитания партнеров

\* Число 400-метровых дистанций следовой дорожки, на которых определен данный показатель.

Содержательная составляющая и определяющие соотношения модели энергетического баланса лесной куницы имеют следующий вид. Четвертая часть всех классов объектов, воспринимаемых лесными куницами в ходе кормопоисковой активности, представляет собой деревья [5]. В среде с характеристикой  $X$ , перемещаясь по которой особь воспринимает  $n$  единиц внешних объектов, опасные объекты присутствуют в количестве  $\beta n$ , а кормовые – в количестве  $sn$ . Объект  $x$  определенного класса  $q$  отбирается адаптирующейся особью – согласно вероятностному правилу  $\Phi(g_w)$  – из множества объектов разных классов, попадающих в поле восприятия особи, где  $g_w$  – форма активности (кормовой поиск, переход к другому кормовому участку и др.) [1; 4; 20]. По ходу восприятия объекта  $x_q$  особь реагирует: переходит из состояния  $u^1$  в состояние  $u^2$ , продуцируя в каждом состоянии элементарные двигательные реакции [9]. Один объект  $x_q$  может быть воспринят и отреагирован  $k$  раз, после чего особь переходит к восприятию другого



объекта. Число  $z$  – показатель энергетических затрат и тревожности адаптирующейся особи. За время  $t$ , определенное количеством соматических запасов, кормностью и погодными условиями биотопов, особь проходит дистанцию  $\Theta$ . При этом должно выполняться неравенство, оговоренное выше [14]. Если  $a_1$  – энергия, заключенная в единице кормового ресурса (к примеру, в одной полевке), а  $\gamma$  – доля ее поглощения ( $0 < \gamma < 1$ ),  $cn$  – число единиц кормового ресурса, добытых на дистанции  $\Theta$ ,  $a_2$  – энергия, затраченная на элементарную реакцию  $y_{i_r}$ ,  $z$  – число элементарных реакций, произведенных на дистанции  $\Theta$ ,  $\xi$  – энергия, необходимая для физиологических процессов, то  $E^{\ominus_1} = \alpha\gamma a_1$ , а  $E^{\ominus_2} = za_2 + \xi$ , где  $E^{\ominus_1}$  – добытая энергия,  $E^{\ominus_2}$  – затраченная.

Общее условие выживания, которое должно выполняться на дистанции  $\Theta$ , будет иметь вид (1) или (2), а частное (при известных показателях кормности участка, упитанности организма и навыков кормодобычи) – вид (3) или (4):

$$E^{\ominus_2} \leq E^{\ominus_1} + E^{\ominus_3}; \quad (1)$$

$$dcn\gamma a_1 - za_2 + \xi + \delta a_3 \geq 0; \quad (2)$$

$$E(X) = E^{\ominus_1}(X) - E^{\ominus_2}(X) \rightarrow \max; \quad (3)$$

$$E^{\ominus_2}(X) \rightarrow \min, \quad (4)$$

где  $X$  – характеристика среды (концентрация средовых объектов определенных классов),  $E^{\ominus_3} = \delta a_3$  – энергия соматического резерва с учетом доли усвоения  $\delta$ .

Выявлено, что куницы, разыскивающие мышевидных грызунов на грунте, проявляют эффективное кормопоисковое поведение при наличии деревьев возле кормовых маршрутов. Для экологического мониторинга важны условия, снижающие энергетические затраты  $E^{\ominus_2}$  с одновременным повышением продуктивности кормодобычи  $E^{\ominus_1}$  и снижением риска (максимизацией  $\beta n \Delta z$  по  $\beta$ ,  $n$ , и  $\Delta z$ ). Это достигается неоднократной ориентацией кормового поиска по одним и тем же тропам ( $\min \beta n$  по  $\beta$ ), локализованным вдоль кустов ( $\max cn$  по  $c$ ), произрастающих по границам древесной растительности ( $\min \Delta z a_2$  по  $\Delta z$  защитного компонента кормового поиска), так как лесные куницы при восприятии незнакомых или опасных объектов инстинктивно уходят на близлежащие деревья. Такие стереотипы содержат в одной унитарной реакции  $u_i$  малое число элементарных реакций типа  $y_{i_r}$ , чем достигается минимизация  $ra_2$  по  $r$  защитной реакции  $u_4$ . Проанализируем выражение  $\alpha\gamma a_1 - za_2 + \xi + \delta a_3 \geq 0$  на возможность оптимизации. Показатель  $c$  ( $\alpha = dcn$ ) оптимизирован предыдущими поколениями, сформировавшими тропы и приурочившими кормовой поиск к наиболее кормным участкам. Константы  $a_1$ ,  $a_2$ ,  $a_3$ ,  $\gamma$  не управляются особью. Показатели  $\alpha$ ,  $n$ ,  $z$ ,  $\xi$  и  $d$  определяются приспособительными особенностями поведения (например, отдыхом в убежище под снегом, изолированном от морозного воздуха) (см. табл.). В среднем в снежное время года в сутки одна особь лесной куницы добывает около трех рыжих полевок,



каждые четвертые сутки – «голодные». Показатель  $z$ , рассмотренный за несколько суток, варьирует в большей степени, чем  $sp$ , увеличиваясь в 1,5–2 раза (и более) в период ложного гона, то есть резервы энергетического баланса особи (2) при условии, что она имеет жировой запас, не растет и не размножается, – относительно высоки. Преимущественное восприятие деревьев куницами [5] свидетельствует о том, что для выживания этого вида снижение риска важнее, чем оптимизация фуражирования по продуктивности. Энергетические затраты возрастают при повышении числа непродуктивных и защитных реакций, входящих в состав показателя  $z$ , например при удлинении переходов к местам дневных убежищ или другим участкам. Ориентация активности по одним и тем же тропам, локализованным по лесолуговым экотонам, приводит к возможности минимизировать и степень риска, и число защитных реакций. Такая стратегия сопровождается максимизацией продуктивности кормодобычи, а также сочетанием в одной последовательности реакций ориентировочного, защитного, коммуникативного и кормопоискового поведения.

### Выводы

Эволюционно выработанные стратегии выживания лесных куниц связаны с успешностью добычи корма на наиболее безопасных и кормных участках территории. В антропогенной среде кормовой поиск ведется на ограниченной кормовой территории в условиях повышенного риска. При этом куница отбирает из потока внешней информации однообразные сведения, передвигаясь по многолетним тропам, а в ситуации информационной неопределенности проявляет защитные реакции. Ее поведение в большей мере управляется видовыми стереотипами, чем индивидуальной памятью. В одной многофункциональной и стереотипной цепочке движений, сопровождающих кормовой поиск, объединяются защитные, кормовые и ориентировочные реакции ( $\min m$ ,  $\min \Delta z$ ). Тем самым достигается оптимальное сочетание решений задач адаптивной активности.

Авторы выражают благодарность д-ру физ.-мат. наук Д.О. Логофету (ИФА РАН, г. Москва) за помощь в разработке формального каталога параметров, учитываемых методом троплений.

### Список литературы

1. Владимирова Э.Д. Особенности использования местообитаний млекопитающими-родентофагами в Рождественской пойме р. Волга // Вестник Удмуртского университета. 2012. Вып. 4. С. 52–63.
2. Владимирова Э.Д. Этологическая формализация материалов зимних троплений (на примере лесной куницы) // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров, 2012. С. 426–427.
3. Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Зимняя экология лесной куницы (*Martes martes* L.) в волжской пойме напротив г. Самара // Экология. 2010. №4. С. 298–304.



4. Владимирова Э.Д., Морозов В.В. Формальное описание поведения млекопитающих по материалам зимних троплений на примере лесной куницы (*Martes martes*) // Журнал общей биологии. 2014. Т. 75, №3. С. 182–203.
5. Владимирова Э.Д., Савинов Е.А. Адаптирующаяся особь как преобразователь полезной информации: особенности системы восприятия (по материалам троплений лесной куницы) // Научное обозрение. 2013. №4. С. 17–26.
6. Граков Н.Н. Лесная куница. М., 1981.
7. Захаров К.В. Жигарев И.А. Влияние урбанизации на куньих в г. Москве // Научные труды МПГУ. 2005. Сер. естественных наук. С. 434–438.
8. Корытин С.А. Повадки диких зверей. М., 1986.
9. Мозговой Д.П. Информационно-знаковые поля млекопитающих: теория и практика полевых исследований : дис. в форме науч. докл. ... д-ра биол. наук. Тольятти, 2005.
10. Мышкис А.Д. Элементы теории математических моделей. М., 2007.
11. Симонов П.В. Эмоциональный мозг. М., 1981.
12. Соболев, куницы, харза. Размещение запасов, экология, использование и охрана / ред. А.А. Насимович. М., 1973.
13. Ashby W.R. An Introduction to Cybernetics. L., 1956.
14. Koopman S.A.L.M. Dynamic Energy Budget theory for metabolic organisation. Cambridge, 2010.
15. Sidorovich V., Sidorovich A., Krasko D. Effect of felling on red fox and pine marten diets in transitional mixed forest in Belarus // Mammalian Biol. 2010. №5. P. 401–411.
16. Sinervo B. Optimal Foraging Theory: Constraints and Cognitive Processes. 2006. P. 105–130.
17. Swait J., Marley A.A.F. Probabilistic choice (models) as a result of balancing multiple goals // J. of Math. Psychology. 2013. Vol. 57. P. 1–14.
18. Zub K., Szafranska P.A., Konarzewski M., Speakman J. Effect of energetic constraints on distribution and winter survival of weasel males // J. of Animal Ecology. 2010. Vol. 80, Is. 1. P. 259–269.
19. Uexkull J. An Introduction to Umwelt // Semiotica. 2001. №134 (1/4). P. 107–110.
20. Vladimirova E.J. Specific Functional Forms of Behavior in Pine Martens (*Martes martes*) // Russ. J. of Theriol. 2011. №2. P. 47–58.

#### Об авторах

Элина Джоновна Владимирова — канд. биол. наук, доц., докторант, Самарский государственный аэрокосмический университет.

E-mail: elyna-well@nm.ru

Анастасия Юрьевна Ситникова — канд. экон. наук, доц., Самарский государственный аэрокосмический университет.

E-mail: sitnikova\_au@mail.ru

#### About the authors

Dr. Elina Vladimirova, Associate Professor, Samara State Aerospace University.

E-mail: elyna-well@nm.ru

Dr. Anastasia Sitnikova, Associate Professor, Samara State Aerospace University.

E-mail: sitnikova\_au@mail.ru