

УДК 599:591.55

А. В. Михеев

Днепропетровский национальный университет

**ИНФОРМАЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ
МЕЖВИДОВЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ЛИСИЦЫ
И ЗАЙЦА-РУСАКА В СНЕЖНЫЙ ПЕРИОД ГОДА
В СТЕПНЫХ ЛЕСАХ**

Представлено характеристику слідової активності лисиці та зайця-русака у степових лісах Південно-Східної України в градієнті умов снігового покриву. Проведено оцінку якісних і кількісних параметрів сукупностей слідів життєдіяльності двох видів як елементів інформаційного поля, а також аспектів їх взаємозв'язку залежно від різних факторів у цей період року.

On the basis of materials of field research the characteristic of trail activity of fox and brown hare in steppe forests of the South-East of Ukraine in a gradient of a snow cover conditions is presented. The estimation of qualitative and quantitative parameters of traces groups of both species as elements of an information field, and also analysis of the aspects of their interrelation subject to various factors in the specified period of year are carried out.

Введение

Формирование под пологом леса устойчивого снежного покрова является фактором, определяющим особенности пространственного размещения, питания, а также успешность выживания многих животных, в том числе и млекопитающих. Известно, что в европейской части ареала плотность населения зайца-русака тесно связана с высотой снега и достигает своего максимума лишь в стациях со среднедекадным значением этого параметра менее 10 см [4]. Возникающие при передвижении по рыхлому и высокому снегу затруднения значительно снижают эффективность охоты хищников, в том числе и таких подвижных, как лисица [1; 7]. Представители двух указанных видов в различных типах населяемых экосистем сходным образом реагируют на усложнение внешних условий и стремятся их адекватно оптимизировать за счет пространственных

перемещений, в частности – на участки с расчлененным рельефом [1; 4]. При этом количество их следов может колебаться синхронно на различных территориях [5].

В качестве одной из компенсаторных стратегий, направленных на экономию энергозатрат, связанных с движением в условиях высокого и рыхлого снега у лисиц и зайцев, можно считать использование как следов человека (дороги, тропы, лыжни), так и следовых дорожек других животных (например копытных). С указанными элементами местообитаний у лисиц могут быть связаны до 16 % всех следов, у зайцев – до 20 % [1; 2]. Непрерывная разведывательная деятельность лисицы в пределах населенного участка постоянно содержит в себе элементы оценки трофической обстановки и активного исследования компонентов сигнального поля [3]. Результатом подобного «ориентирования» становится сосредоточение лисиц в зонах максимальной численности потенциальной добычи, в качестве которой чаще всего выступают копытные млекопитающие, а также зайцы [1]. Непосредственно со следами последних у лисиц может быть связано до 0,4 % всех перемещений, и в целом в изменении следовой активности этих видов прослеживается определенное сходство. Тем не менее, возможность нападения со стороны лисицы для зайцев компенсируется тем, что в сходных условиях снежности они «тонут» в снегу в меньшей степени, чем хищник [2].

В условиях степных лесов лисица и заяц-русак являются обычными, широко распространенными видами. В ходе предварительных исследований установлено, что в снежный период года на их долю в различных типах лесных биогеоценозов Присамарья приходится более 75 % общей следовой нагрузки млекопитающих.

Целью исследования являлось выяснение особенностей межвидовых взаимоотношений в данной паре «хищник – жертва» в условиях снежного покрова, и в какой степени характер этих взаимоотношений отражается на качественных и количественных параметрах информационных полей (ИП) двух видов. Следует отметить, что в лесах степной зоны Украины териологические исследования в указанном направлении ранее не проводились и данный вопрос до настоящего времени остается не рассмотренным даже в первом приближении.

Материал и методы исследований

Процесс сбора полевого материала базировался на ранее разработанных методических подходах [6]. Показатели следовой активности и параметров информационных полей изучаемых видов определяли в ходе учетов на маршрутах общей протяженностью 60 км в снежные периоды (с учетом градиента возраста снежного покрова) 2002–2005 гг. на базе Присамарского международного биосферного стационара им. А. Л. Бельгарда.

Характер пространственного размещения отдельных сигналов оценивали с помощью индекса агрегированности Одума (дисперсия, деленная на среднее арифметическое). Степень взаимосвязи количественных значений определяли с помощью коэффициента корреляции Пирсона.

Для определения степени взаимосвязи между элементами информационных полей нами разработан соответствующий показатель – индекс пространственного совпадения следов жизнедеятельности – Index of Spatial Coincidence (ISC):

$$ISC = \frac{D_{km} - d}{D_{km}},$$

где D_{km} – количество условных единиц измерения (метры, шаги), соответствующее одному километру, d – то же, соответствующее средней дистанции между отдельными сигналами (с расчетом по алгоритму «ближайшего соседа»).

Таким образом, предлагаемый показатель характеризует среднюю дистанцию между элементами ИП в пределах одного учетного километра и носит относитель-

ный характер. «Относительность» ISC определяется тем, что средняя от расстояний между отдельными соседними сигналами в данном случае соотносится с выбранной нами условной единицей расстояния – одним километром маршрута – то есть с той же относительной мерой, что и среднее количество сигналов как показатель напряженности зоогенного информационного поля. Таким образом, в рамках одного и того же масштаба (на один условный километр) появляется возможность сопоставить не только количество элементов информационного поля, но и степень их пространственной взаимосвязи.

Относительный показатель ISC безразмерен по определению. При массовом совпадении зарегистрированных следов его значение стремится к единице. Значение около нуля соответствует среднему расстоянию между элементами ИП в 1 км. Увеличение этого показателя отражает такую степень дистанционированности сигналов, выявление которой возможно лишь на транссектах более крупного масштаба. Разумеется, говорить о какой-либо тесной пространственной взаимосвязи изучаемых совокупностей сигналов, изолированно сформированных и существующих на расстояниях 1,5–2,0 и более километров, не приходится. Таким образом, ISC практически не имеет нижнего предела значимости, и возрастание его отрицательного значения лишь отражает все большее пространственное расхождение элементов информационных полей, т. е. независимость их формирования и поддержания со стороны животных.

В качестве иллюстрации корректности выбранной нами градации на основании эмпирических наблюдений можно отметить, что в рамках характерных поведенческих актов млекопитающих именно расстояния в масштабе сотен и даже десятков метров имеют первостепенное в процессах жизнедеятельности значение, особенно в лесных экосистемах. Указанные пространственные диапазоны в основном соответствуют сфере наиболее эффективного функционирования органов чувств млекопитающих как поставщиков информации различной природы, именно с таких расстояний возможно достоверное и своевременное обнаружение хищника, либо наоборот – добычи, а также идентификация особи своего вида, выступающей в роли конкурента, потенциального полового партнера, члена семейной группы и т. д.

Результаты и их обсуждение

Как указывалось выше, с активностью представителей двух изучаемых видов связано подавляющее большинство всех выявленных на снежном покрове следов и других элементов зоогенного воздействия на среду обитания. В лесных биогеоценозах различных типов деятельность зайца-русака определяет 50,6 %, лисицы – 25,6 % общей совокупности сигналов представителей сообщества млекопитающих в изучаемый период.

Количество сигналов, определенное на протяжении пройденных маршрутов, в среднем составляет $225,9 \pm 104,4$ и $114,5 \pm 55,8$ сигн./км маршрута (заяц-русак и лисица соответственно). Указанные величины средних и отклонений от них свидетельствуют о том, что варьирование интенсивности сигнальной нагрузки значительно, что также подтверждается расчетом коэффициента вариации, значения которого для распределения количества следов активности зайца-русака составляют 113,2, для лисицы – 119,5. Это позволяет сделать вывод, что в указанный период года активность зверей поддерживается на достаточно высоком уровне, но образование снежного покрова увеличивает степень неоднородности среды, что, в свою очередь, проявляется в столь широком диапазоне изменчивости количества следов. Примером может служить анализ данных, полученных на маршрутах со снежным покровом, выпавшим за неделю до этого. На рисунке 1 показаны усредненные значения количества сигналов в этот период – 151,9 и 97,5 сигн./км, которые определены в пределах значений от 123,9 до 180,0 и от 12,8 до 182,1 сигн./км (заяц-русак и лисица соответственно).

Таким образом, неравномерный характер напряженности информационных полей изучаемых видов во многом зависит от времени, прошедшего после последне-

го выпадения снега. Тем не менее, в целом можно отметить, что нарастание количества следов после предшествующего снегоотложения приближается к линейному (коэффициент корреляции в рамках одного и того же маршрута составляет 0,93 и 0,99 для зайца-русака и лисицы соответственно).

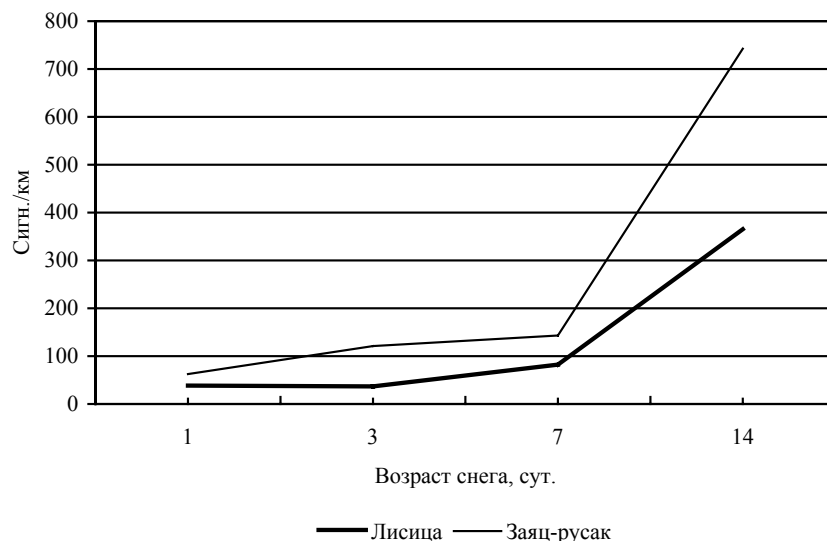


Рис. 1. Динамика количества элементов информационных полей лисицы и зайца-русака в зависимости от возраста снега.

На количественные параметры информационных полей влияет комплекс других факторов, в том числе и специфика конкретных стаций. Установлено, что в тот же «7-дневный» снежный период на открытом пространстве замерзшего русла реки Самара информационные поля зайца и лисицы характеризовались значениями 381,2 и 83,3 сигн./км соответственно. Особое значение в качестве указанного фактора также приобретает такое часто сопутствующее снегоотложению явление, как обледенение поверхности снега, приводящее к образованию жесткой корки – наста. Характерные свойства последнего вызывают, прежде всего, затруднение перемещений животных и, соответственно, определяют как избегание соответствующих лесных стаций, так и меньшую выраженность следов на смерзшейся поверхности. Выявленная в нашем исследовании следовая активность зайца и лисицы в этих условиях составляет 0,46 и 1,11 сигн./км соответственно.

В специфичных условиях снежного периода на фоне мозаичной среды лесных биогеоценозов информационные поля животных неравномерны не только по средним значениям количества составляющих их элементов, но и по их пространственному размещению. Оценить его характер возможно с помощью различных индексов агрегированности. Градации выбранного нами индекса распределяются следующим образом: «0» – равномерное распределение, «1» – случайное, «>1» – агрегированное. Соответственно, распределение следов жизнедеятельности зайца-русака и лисицы в условиях снежного покрова в градиенте сроков снегоотложения характеризуется как случайное, либо агрегированное в различной степени (рис. 2). На льду реки размещение следов зверей приближается к случайному (0,81 и 0,87 для зайца-русака и лисицы соответственно), в условиях наста – носит исключительно случайный характер (1,00 для каждого из двух видов).

Полученные данные не позволяют выделить какую-либо устойчивую закономерность как для каждого из видов, так и для изучаемой пары в целом. Пространственное размещение элементов информационных полей двух видов меняется неадек-

ватно возрасту снега и, предположительно, находится в сфере влияния комплекса дополнительных факторов (роль которых автор планирует раскрыть в ходе дальнейших детальных исследований), что еще раз позволяет констатировать общую неравномерность формируемых в этот экологически сложный период зоогенных информационно-коммуникативных структур.

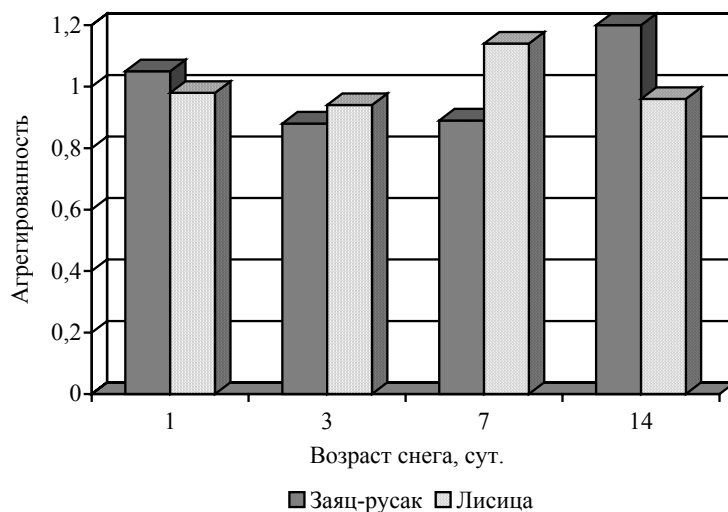


Рис. 2. Характеристика пространственного размещения элементов информационных полей лисицы и зайца-русака.

Логично предположить, что формирование информационных полей двух видов, обитающих в сходных условиях и связанных между собой характером соответствующих трофических ролей, происходит в рамках определенной взаимозависимости. Это можно не только допускать априорно, но и утверждать на основе непосредственных полевых наблюдений за поведением зверей, а также копрологическим анализом рациона лисицы, в котором, по нашим данным, особи зайца-русака составляют до 30–40 % потребленной биомассы. Тем не менее, нами проведена дополнительная проверка этой гипотезы, осуществленная различными статистическими методами.

Прежде всего надо отметить, что корреляция между количеством сигналов двух видов является практически линейной (0,92). Таким образом, активность указанных видов носит сходный характер, незначительно варьирующий в процессе «старения» снежного покрова. Непосредственно степень пространственной взаимосвязи определяли с помощью показателя ISC. Путем расчетов по предложенному алгоритму для различных периодов снегоотложения получены сходные величины в диапазоне 0,98–0,99, отражающие степень пространственного совпадения следов. Кроме того, показатель ISC еще и возрастает до 14-дневной отметки после последнего снегоотложения, хотя уже и незначительно – от 0,982 до 0,999.

Интересно отметить, что замерзшая река в этом отношении практически не отличается от собственно лесных биогеоценозов, так как на этом пространстве взаимосвязь элементов информационных полей зайца и лисицы достигает величины 0,998. Иная ситуация складывается в условиях наста (его характеристика в качестве изучаемого фактора рассмотрена выше). Индекс ISC в этом случае имеет отрицательное значение (–0,241); таким образом, среднее расстояние между отдельными разрозненными сигналами в этих условиях составляет 700–800 м.

В среднем по всем маршрутам значение ISC остается достаточно высоким ($0,84 \pm 0,15$), что с учетом тесной корреляции количества сигналов позволяет рассматривать информационные поля двух видов в рамках выраженной взаимосвязи. В свою

очередь, эту взаимосвязь необходимо рассматривать на фоне динамики внешних условий, прежде всего – времени существования снежного покрова и его специфики. Рассчитанный индекс корреляции значений ISC от возраста снега составляет 0,60, что позволяет говорить о следующей закономерности: с увеличением возраста снега следы зайца-русака и лисицы постепенно сближаются и перекрываются.

Заключение

В сложной обстановке, определяемой формированием под пологом леса устойчивого снежного покрова, условия существования для рассматриваемых видов значительно ухудшаются. На этом фоне обостряются существующие межвидовые отношения, особенно, если они находятся в плоскости «хищник – жертва». Адекватным этим процессам явлением выступает интеграция информационных полей двух видов, которая проявляется в сходном характере динамики их количественных параметров, пространственной структуры и взаимного расположения в одних и тех же стациях. Формирование информационных полей млекопитающих и поддержание их структуры в этот период определяется состоянием снежного покрова, сроком его существования, а также характером местообитаний.

Учитывая специфику трофических отношений двух видов, закономерно утверждать, что информационное поле такого активного хищника как лисица является вторичным по отношению к формируемым видовым информационно-коммуникативным структурам зайца-русака как одного из основных трофических объектов лисицы в этот период года. Следы зайца-русака во всем их разнообразии вызывают целенаправленную ответную реакцию хищника. Непосредственные полевые наблюдения и статистический анализ параметров информационных полей двух видов позволяют заключить, что в поведении лисицы присутствуют специализированные этологические акты, связанные с охотой и добычей зайца-русака и направленные на повышение ее результативности на фоне специфических условий снежного покрова в лесных биогеоценозах.

Библиографические ссылки

1. **Бородин П. Л.** Поведение лисицы в зимний период года в Мордовском заповеднике // Групповое поведение животных. Докл. II Всесоюз. конф. по поведению животных. – М.: Наука, 1976. – С. 32–33.
2. **Бородин П. Л.** Причины, определяющие зимнее размещение лисицы и зайца-беляка в условиях крупного лесного массива // Фауна и экология позвоночных животных. – М.: МГПИ, 1978. – С. 131–138.
3. **Гайдарь И. С.** Основные элементы поведения лисицы в снежный период / И. С. Гайдарь, К. П. Осадчий, Г. С. Гайдарь // Прикладная этология. Мат. III Всесоюз. конф. по поведению животных. – М.: Наука, 1983. – Т. 3. – С. 203–205.
4. **Груздев В. В.** Продуктивность населения зайца-русака в зависимости от климатических условий и опыт прогноза ее для лесостепных и степных районов Сибири // Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. – М.: МОИП, 1967. – С. 121–124.
5. **Корыгин С. А.** Сравнение интенсивности и динамики следовой активности у зверей на территориях, удаленных друг от друга / С. А. Корыгин, Н. Н. Соломин // Тез. докл. Всесоюз. совещания по проблеме кадастра и учета животного мира. – М.: АН СССР, 1986. – Ч. 1. – С. 140–141.
6. **Михеев А. В.** Систематизация следов жизнедеятельности как метод изучения информационно-коммуникативных связей в сообществах млекопитающих // Экология та ноосфера. – 2003. – Т. 13, № 1–2. – С. 93–98.
7. **Формозов А. Н.** Звери, птицы и их взаимоотношения со средой обитания. – М.: Наука, 1976. – С. 11–309.

Надійшла до редколегії 24.11.05.