

МИНИСТЕРСТВО ОБЩЕГО И ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО  
ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
САМАРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА РАН

*Д.П.Мозговой, Г.С.Розенберг, Э.Д.Владимирова*

**ИНФОРМАЦИОННЫЕ ПОЛЯ  
И ПОВЕДЕНИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

*Учебное пособие*

Издательство "Самарский университет"  
1998

ББК 28.6  
М 747

Мозговой Д.П., Розенберг Г.С., Владимирова Э.Д. Информационные поля и поведение млекопитающих: Учебное пособие. Самара: Изд-во "Самарский университет", 1998. 92 с.

ISBN 5-230-06110-3

В публикуемом учебном пособии представлены некоторые аспекты изучения сигнальных полей млекопитающих и поведения животных в сигнально-информационной среде. Материал рассчитан на студентов и преподавателей биологических факультетов высшей школы, научных сотрудников и практиков в области экологии и охраны окружающей среды.

**Отв. редактор** докт. биол. наук, проф. В.И.Попченко  
**Рецензент** канд. биол. наук М.С.Горелов

М  $\frac{1907000000 - 008}{6К4(03) - 98}$  8 - 98

ISBN 5-230-06110-3

© Мозговой Д.П.,  
Розенберг Г.С.,  
Владимирова Э.Д.,  
1998.

## ***Предисловие***

На IV Международном териологическом конгрессе (1985, Канада) отмечалось, что экология млекопитающих в зимний период изучена и изучается пока слабее, чем экология в летний период. Отмечалась также необходимость разработки стандартных подходов и методов биоиндикации антропогенных воздействий на животных. Теория сигнальных (биологических) полей млекопитающих, созданная Н.П.Наумовым (1977), и разработанный позже метод натуральных исследований сигнальных полей на основе тропления следов животных с выделением “элементарных” двигательных актов, позволяют расширить изучение зимней экологии млекопитающих в сигнально-информационном аспекте.

В данном пособии описаны экологические задачи, решаемые на основе теории сигнальных полей млекопитающих. Они значительно расширяют границы применения теории. Более того, используемый метод сбора полевых данных и их первичной обработки позволяет анализировать полученный материал с разнообразных позиций, включая оценку антропогенных воздействий на экологию и поведение млекопитающих (Мозговой, Розенберг, 1992). Характер описания некоторых экологических задач, пути и методы их анализа составляют предмет данного пособия. Взяты преимущественно те аспекты экологических задач, которые составляют предмет Программы биосферных и экологических исследований РАН (1988):

- исследование механизмов авторегуляции и адаптации на популяционном уровне (темы №№ 1, 3, 4);
- исследование взаимосвязи видовых популяций, играющих регуляторную роль в экосистемах (темы №№ 6, 9);
- разработка методов и форм организации биологического (экологического) мониторинга в целях контроля состояния отдельных экосистем (темы №№ 2, 5, 6, 7, 8);

– разработка принципов и методов экологического обоснования нормативов допустимых антропогенных воздействий на биологические системы (темы №№ 9, 10);

– выявление диапазонов приспособляемости и нормы реакции биологических систем на внешние факторы и изменения среды (темы №№ 4, 11);

– научное обоснование технологий создания антропотолерантных экосистем на урбанизированных территориях (тема № 7).

Пособие подготовлено в связи с решением РАН о создании учебных материалов для систем образования, подготовки кадров в области охраны окружающей среды. Оно является продолжением книги “Сигнальное биологическое поле млекопитающих: теория и практика полевых исследований”, ее второй частью, где основной акцент делается не на характеристике сигнального поля, а на анализе и описании активности животных в сигнальных полях. Темы исследований имеют сквозную нумерацию и связаны между собой не только проблемным единством – поведение животных в сигнальном поле, – но и сущностным единством методов.

**Когда** молодым студентам, хорошо знающим животных, начинают преподавать технику мотивационного анализа, они часто бывают разочарованы: трудоемкая работа, долгие статистические расчеты в итоге приводят лишь к тому, что и так давно уже знает каждый разумный человек, умеющий видеть и знающий своих животных. Однако, видение и доказанное знание – это разные вещи; именно здесь проходит граница между искусством и наукой.

*К. Лоренц*

# **Тема 1. Поведение млекопитающих в сигнальном поле: форма поведения, интенсивность и длительность поведенческих актов**

## *1.1. Введение*

Одной из основных задач прикладной экологии В.Е.Соколов и В.Д.Ильичев (1990) считают этологическое воздействие на биоту, основанное на управлении поведением животных. Так, авторы пишут: "Огромное значение приобретает управление поведением и численностью животных с помощью технических средств, созданных на основе имитации экологических ориентиров и сигналов общения популяционных и биоценологических партнеров" (С. 3). Для этого нужны знания особенностей поведения животных в антропогенной среде в сигнально-информационном поле, где сигналы, порожденные деятельностью человека, приобретают ведущее значение на биоценотическом уровне.

При изучении поведения животных в сигнальном поле используется тот же полевой материал, что и при изучении сигнальных полей как информационно-пространственных систем. Информацию можно представить в пространственном и временном аспектах. Пространственный аспект информационного поля выражается параметром "величина поля", временной – параметром "напряженность поля" (Мозговой, Розенберг, 1992). Аналогично, поведение животного в своем сигнальном поле имеет экстенсивный (пространственный) и интенсивный (временной) аспекты. Пространственный аспект поведения описывается типом (формой) отдельных поведенческих реакций в процессе двигательной активности особей в ответ на воздействие объектов и событий среды – носителей сигналов, индуцирующих тот или иной поведенческий ответ. Темп, или интенсивность, поведенческой реакции в этом случае не учитывается. При изучении временного аспекта поведения устанавливается единица активности – "элементарный" двигательный акт животного.

Таким образом, в зависимости от поставленной задачи, можно исследовать либо форму поведения, либо интенсивность поведенческих актов.

К настоящему времени, насколько нам известно, ни для одного вида млекопитающих не был проведен анализ суточной активности в естественных условиях. Тем более не исследовалось поведение в сигнальном поле животного, то есть в сигнально-информационной среде. Это очень сложная задача, так как наблюдаемое поведение животного (в каких бы показателях оно ни выражалось) является следствием интеграции по меньшей мере трех составляющих: внешнего стимула (сигнала), мотива-

ции и поведенческого контекста. Мотивация складывается из физиологических потребностей животного – голода, жажды, репродуктивных потребностей и др. Сюда же, по-видимому, следует отнести и его эмоциональное состояние. Поведенческий контекст тоже достаточно сложен. Он включает в себя самостимулирующий эффект, то есть стимуляцию поведения подобным ему поведением, что продлевает выполняемый поведенческий акт. В этом случае сигналы внешней среды, детерминирующие другой тип активности, не могут вызвать смещения доминантного поведения, если только они не достаточно сильны, т.е. не станут сильнее самостимулирующего эффекта. Они могут привести к появлению нового поведения как дополнения к основному, как субдоминантной активности. Это интереснейшее явление усложняется так называемым “принципом разделения времени” (Мак-Фарленд, 1988). О причинах организации поведения по принципу разделения времени можно высказать много спекулятивных предположений. Несомненно только одно: длительное осуществление одного поведенческого акта требует большого напряжения нервной системы и, следовательно, энергетически невыгодно. Отсюда “текучесть” внимания животного, максимально выраженная у низкоорганизованных по типу нервной деятельности видов, проявляющаяся в появлении субдоминантной активности.

Структуру поведенческого акта как системы удобно описывать по составляющим его элементам: форма поведения, его интенсивность и длительность (повторяемость). Но общая оценка поведения должна включать в себя все эти элементы и все связи между ними. Как дать этому процессу количественную оценку, свободную от интуитивных представлений?

Недостатком исследования поведения в сигнальном поле является то, что оно описывается по следам деятельности животного, совершающего тот или иной поведенческий акт. Однако, этот недостаток свойственен изучению любых биологических процессов. Они редко бывают доступны прямому наблюдению. Как правило, определяется “не сам процесс, а отражающий его показатель”, как, например, терморегуляция определяется по показаниям термометра (Путилов, 1987. С. 63).

Поведение животного в сигнальном поле как информационной системе, носит системный характер и, как любая система, требует учета структуры поведения, выделения его элементов. Элементами здесь выступают экстенсивность поведения, связанная с влиянием на поведение внешнего стимула – сигнала среды (пространственная структурированность поведения), интенсивность поведения, связанная с мотивацией (временная структурированность поведения) и, наконец, длительность поведенческого акта, связанная как с поведенческим контекстом, самостимуляцией и “принципом разделения времени”, так и с сигналами

внешней среды ("фазовая" структурированность поведения). При изучении поведения животного в сигнальном поле нужно уметь отделить поведенческий ответ на собственно сигналы среды — сигнального поля — от поведения, связанного с мотивацией и контекстом.

По нашему мнению, показателем мотивационного воздействия на поведение является темп двигательной реакции, темп поведения, измеряемый числом элементарных двигательных реакций, формирующих данное поведение. А показателем воздействия контекста на поведение выступает делящаяся доминантная форма активности, сопровождаемая восприятием соответствующих сигналов среды и измеряемая числом воспринятых особью сходных объектов и событий среды, т.е. объектов со сходной сигнальной значимостью. Например, мотивация голода вызывает доминантную форму поведения "поисково-пищевую". Но часто уже при насыщении особи, когда мотивация удовлетворена, поисково-пищевое поведение как доминантная активность продолжается "по инерции" — здесь действует уже контекст. А "принцип разделения времени" между доминантной и субдоминантной формами активности отражает только то, что внимание особи всегда текуче, непостоянно и при длительно действующей мотивации всегда периодически "перескакивает" на сигналы, вызывающие различные формы субдоминантной активности.

Мотивация отражает особенности физиологии организма (метаболизм, стремление к гомеостазу и др.), а поведенческий контекст, самостимуляция, равно как и "принцип разделения времени", отражают особенности физиологии высшей нервной деятельности (инерционность и "текучесть" внимания).

Как видно из изложенного, поведение животного включает в себя три структурных параметра, соответственно параметрам сигнального поля, в котором оно осуществляется. Экстенсивность поведения внешне проявляется в многообразии поведенческих актов в ответ на воздействие стимула — сигнала среды; длительность поведения — в темпах и характере смены доминантных форм активности, а интенсивность поведения — в ритмике поведенческого акта, его "напряженности", внешне проявляющейся в количестве элементарных двигательных реакций, составляющих данное поведение.

Сигнальное поле континуально в пространстве и времени и не может быть понято и исследовано без его членения на естественные составляющие параметры поля (величину, напряженность и анизотропность). Поведение животного в сигнальном поле так же протяженно во времени и пространстве. И понять его без членения на естественные составляющие (экстенсивность, интенсивность и длительность отдельного поведения) так же невозможно. Нужно только не забывать, что

такое членение условно, т.к. поведение – цельный акт, результирующая трех его системных элементов. Оказалось, что параметры сигнального поля и поведения животного в сигнальной среде взаимосвязаны и могут выражаться друг через друга (Мозговой, Розенберг, 1992). Действительно, экстенсивность поведения, отражающая воздействие среды, описывается через связь разнообразия форм (типов) поведения с разнообразием сигналов среды, представленным в сигнальном поле объектами или событиями, несущими соответствующий сигнал (величина поля). Интенсивность поведения, отражающая мотивацию особи, описывается числом элементарных двигательных реакций, соответствующих определенному типу поведения (напряженность поля). И, наконец, длительность (повторяемость) поведенческого акта, отражающая поведенческий контекст и самостимуляцию поведения, описывается через связь поведения со *сходными* по физико-химическим показателям объектами среды – носителями соответствующих сигналов (анизотропность поля).

Сигнальные поля млекопитающих – это информационные системы, степень сложности которых возрастает от элементарного (сигнальное поле особи) к биоценоотическому сигнальному полю. Изучение сигнальных полей и поведения животных в своем сигнальном поле имеет конечной задачей предсказание (прогнозирование) функционирования информационных систем млекопитающих в разных условиях. Особенно это важно при растущем антропогенном воздействии на природу. Однако, при усложнении информационных систем от уровня к уровню, от поля особи к полю биоценоза, предсказательные функции утрачиваются, и на высших уровнях можно надеяться лишь на объяснительную функцию.

Когда объектом исследования выступает сигнальное поле – с формализованными в достаточной степени параметрами, – система “сигнальное поле” может иметь предсказательную функцию. Если же поле используется как метод изучения, например, поведения животных в сигнальной среде, можно надеяться лишь на объяснительную функцию, поскольку не все факторы, задействованные при изучении поля как предмета исследования, используются. Зато снижается уровень формализации модели и легче прослеживаются причинно-следственные связи (Розенберг, Мозговой, 1992).

Действительно, использовать одновременно все параметры сигнального поля и все свойства отдельных параметров практически невозможно. Например, в параметре “величина поля” может не использоваться его свойство как первой стадии процесса интериоризации, а использоваться свойство кода информации (синтаксиса). Более того, можно видоизменить и расчет параметров, не придерживаясь “класси-

ческого” подхода, применяемого при изучении полей как предмета исследований.

При прогностической функции предсказание имеет “положительную” временную направленность (настоящее или будущее), а при объяснительной – отрицательную (настоящее или прошлое).

Таким образом, для прогнозирования нужны сложные модели сложных систем, а для объяснения – простые модели упрощенных систем или простые свойства сложных систем. Они и используются при изучении поведения животных в сигнальных полях. Следовательно, ожидать предсказательных функций на основе изучения поведения сложных систем – например, функционирования биоценоза, – нельзя.

## *1.2. Методика. Алгоритм описания и анализа материала*

Начальный этап описания пространственного, временного и “фазового” аспектов поведения сходен:

1 Выделение отдельных форм (типов) поведения, отражающих весь спектр поведения в процессе активности животного: пространственно-ориентировочное, коммуникативное, поисково-пищевое, исследовательское, пассивно-оборонительное и др.

2 Установление пространственного интервала, соответственно характерному времени изучаемого вида, в пределах которого ведется учет отдельных поведенческих реакций. Это необходимо для сравнительного анализа структуры поведения особей разных видов. Длина пространственного интервала должна быть приведена к общему знаменателю – собственному, или характерному, времени (темпу активности, зависящему от характера метаболизма). То есть к такой длине хода особей, на которую приходится одинаковое для сравниваемых видов число “элементарных” двигательных реакций (Мозговой, 1985).

3. Установление “единиц активности”. В параметрах сигнального поля единица активности – это “элементарный” двигательный акт. Элементарные двигательные акты в сумме отражают интенсивность определенного поведения, связанную с мотивацией особи.

4. Описание и анализ различных аспектов поведения – пространственного, временного и “фазового”. Они включают в себя:

**А.** Исследования сигналов *по их восприятию животными* (по Маркову, Островской, Островскому, 1983; с изменениями):

- 1) накопление фонда сигналов;
- 2) модальная оценка сигналов: ольфакторные, визуальные, обонятельные, тактильные (кожно-осязательные), вкусовые и др.;

3) определение общего числа исходных структурных элементов, их типология (деревья, снежные бугорки, лыжни, мочевые точки, покопки...); их многообразие в среде;

4) описание инвариантного представления для каждого типа исходного элемента (дерево старое дуплистое, дерево наклоненное; пень высокий, пенек маленький под снегом и т.п.);

5) описание структуры сложного сигнала, "сигнального ряда", развернутого во времени, т.е. по времени включения исходных элементов (валеж+след лисицы+мочевая точка куницы; валеж+мочевая точка куницы+след лисицы и т.п.);

6) создание рабочего языка для описания структуры сигналов – в буквенно-цифровом коде – где должны учитываться:

– структура исходного элемента (например, дерево - "1");

– его инвариантное представительство (например, дерево старое - "1a");

– структура сигнального ряда (например, дерево старое "1a" + мочевая точка лисы "2" = "1a+2");

– количественное представительство элемента или всего сигнального ряда в среде (например, "1>", "1<").

*Примечание:* этот же код можно использовать и для буквенно-цифрового кодирования поведенческих реакций на сигналы и сигнальные ряды, введя соответствующие индексы.

Полученные формулы, описывающие сложные сигналы, могут быть громоздкими, но удобны для статистической обработки, касающейся:

– числа разнокачественных элементов в сигнале;

– характера связи этих элементов между собой;

– изменчивости разных элементов и блоков (участков) сигналов;

– выделения наиболее стабильных участков и т. п.

*Примечание:* такое кодирование можно использовать и при изучении поведения в сигнальном поле: оценки частоты использования сигналов, оценки используемого животным в разных ситуациях "словаря".

7) описание и анализ организации "словаря" для особей, внутрипопуляционных групп и видов с целью выявления потенциального объема словаря и главного типа коммуникативной связи.

**Б.** Исследования сигналов по их продуцированию животными.

Этот же материал и метод можно использовать и для классификации, описания и анализа сигналов, продуцируемых животным в процессе активности. В этом случае акцент, при обработке материалов тропления животного в сигнальном поле, делается на характере маркировочного поведения изучаемой особи. Используется та же методика (с 1 по 7), но добавляется:

8) установление характера комбинирования исходных элементов:

– одноуровневое комбинирование (мочевая точка; мочевая точка+на пне);

– многоуровневое комбинирование (мочевая точка + на выделениях анальных желез при трении + о пенек);

В последнем случае животное способно передать сложное сообщение. Возможно даже, что у этого животного существует “в сигнальных рядах внутренняя организация”.

9) внутренняя организация в сигнальных рядах (сложных сигналах) определяется по:

– статистике изменчивости однотипных сигналов, встречающихся в различном окружении (пенек: с мочевой точкой, экскрементом, потиранием брюшком, валянием; палочка: с тем же набором и т.п.);

– объему словаря;

– характеру использования словаря (ситуационному характеру).

**В.** Характер анализа.

**Г.** Особенности того или иного аспекта поведения, которые должны учитываться при анализе.

**Д.** Ожидаемый результат, теоретическое и практическое значение.

При начальной обработке полевых материалов и используется так называемый операционный подход. По Мак-Фарленду (1988), он “... определяет явление только с точки зрения его наблюдаемых параметров. Это ценный подход для того, чтобы начать анализ какого-то сложного процесса, не строя заранее никаких специальных концепций” (С. 420). Такой материал изложен в следующем параграфе. И только при более глубоком анализе привлекаются концепции или принципы, наиболее адекватно объясняющие наблюдаемый поведенческий феномен.

### *13. Особенности отдельных поведенческих актов*

Литературные источники и собственные наблюдения позволяют описать наиболее общие особенности отдельных поведенческих актов у разных видов вне связи с сигнальным полем, то есть видоспецифический характер разных форм поведения.

*1. Комфортное поведение.* У собак частота встречаемости комфортной активности – чесание, вылизывание меха, трение о предметы, валяние, встряхивание и др. – неодинакова у разных видов и зависит от густоты меха: максимальна у песцов и минимальна у волка (Заболотских, 1983). По-видимому, такие видовые особенности должны учитываться при оценке степени важности (доминирования) различных форм активности в ряду сменяющихся поведенческих последовательностей.

2. *Двигательная активность.* Этот тип активности наиболее полно изучен у лисиц (Корытин, 1979; Корытин, Заболотских, 1983; Байдерин, 1983). Так, большую часть суток лисица спит: в среднем 13,5 часов. Это на 27% больше времени передвижения по территории (10,5 часов). В двигательной активности лисицы отмечается лазание на вертикали, что в условиях поймы полезно в период паводков, а в остальных угодьях – для определения опасности.

В условиях рекреации лисица большую часть суточного хода осуществляет по следам других особей и по лыжне. По Байдерину (1983) на целину приходится 48% хода, по следам других зверей – 8%, по лыжне – 44%.

С.А.Корытин (1979) выделяет три варианта поиска запаховых сигналов для всех видов, т.е., три варианта передвижения по территории: прямолинейное – 59,1%, дугообразное – 34,1%, зигзагообразное – 6,8%. В целом, возможности пространственной ориентации с помощью обоняния ограничены, т.к. "дальность причувания" невелика: у лисы в среднем 5 - 7 метров, у колонка - 2,3 метра, у горностая - 1,8 метра.

Интересно проследить характер пространственной активности в зависимости:

а) от доминантной формы поведения;

б) от особенности биотопа, так как, например, запаховая ориентация на открытом месте лучше, чем в лесу, где деревья мешают движению воздуха. В пойме, при обилии микростаций, разнообразии запахов велико, и возможности их восприятия сильно варьируют, особенно при большом антропогенном воздействии на пойменный ценоз;

в) от сезона года, так как с ноября по апрель дальность причувания увеличивается; то же при повышении температуры.

3. *Пассивно-оборонительное поведение.* Лисица и куница, уходя от опасности, стремятся соединиться с другими животными своего или иных видов или пройти по их следам. Такое же поведение отмечено А.А. Данилевским у косуль (1983).

4. *Маркировочное поведение* лисицы и куницы резко усиливается при движении по следам других особей своего и иных видов. По данным В.В. Рожнова (1984) стимулом, вызывающим маркировочное поведение, являются: запаховые метки других особей своего вида; изменение привычной обстановки, например, появление новых предметов на своей территории. По нашему мнению, стимулом могут быть и запаховые метки других видов.

Место, о которое куница трется брюшком, сохраняет запах до месяца (Рожнов, 1984).

5. *Ориентировочно-исследовательское поведение* по С.А. Корьтину (1979) может быть использовано как показатель уровня элементарной рассудочной деятельности. Это утверждение базируется на следующем наблюдении, выполненном в условиях вольера: тонкость обоняния, или "дальность причувивания", продолжительность обонятельных реакций и их разнообразие падают в ряду псовые-куны. Это же относится к маркировочному и коммуникативному поведению. Кроме того, циклу исследовательского поведения соответствует, по времени его выполнения, коммуникативное поведение.

6. *Поисково-пищевое и пищевое поведение.* При сохранении общей структуры пищедобывательного поведения (поиск с перемещением по участку, нападение и схватывание добычи), оно усложняется тем, что поиску и добыванию пищи сопутствуют другие формы поведения, которые тоже имеют трофическую основу. Но доминирующим на кормовом участке всегда остается пищевое поведение.

Изучение поведения лисицы и кунных в рекреационных зонах крупных промышленных предприятий и городов показывает, что в пищедобывательной деятельности элементы собственно охотничьего поведения, свойственного хищникам, встречаются реже, чем в условиях, слабо затронутых человеком, например, заповедниках. Охотничье поведение в значительной степени заменяется собирательством, свойственным синантропным видам, получившим в связи с этим статус видов – синантропов.

Поисково-пищевое поведение, как доминантная активность, имеет ряд особенностей. Во-первых, его общая продолжительность и периодичность повторения в ряду других двигательных актов подчиняется "принципу разделения времени" (Мак-Фарленд, 1988). Суть принципа Мак-Фарленд описывает следующим образом: "Заняв доминирующее положение, победившая система периодически предоставляет время для осуществления другой (субдоминантной) деятельности. Почему поведение организовано таким образом, остается загадкой" (С. 435). Во-вторых, поисково-пищевое поведение может замещаться, в наших примерах, следующими субдоминантными формами деятельности: ориентировочной, исследовательской, коммуникативной, комфортной. Его общая продолжительность, до естественной замены другой доминантной активностью, определяется факторами, несущими сигнал опасности. При яркой выраженности такого сигнала доминантной активностью может стать пассивно-оборонительная деятельность и ориентировочно-оборонительная как ее субдоминантная форма. Здесь, вероятно, также обнаруживается проявление "принципа (или режима) разделения времени".

В спокойной обстановке продолжительность поисково-пищевого поведения как доминантной активности увеличивается.

#### *1.4. Многообразие форм поведения в сигнальном поле (экстенсивность, или пространственная структурированность поведения)*

Как уже отмечалось выше, пространственный аспект поведения – это разнообразие поведенческих актов, проявляемое животными в процессе суточной активности. Но, т.к. весь суточный ход вытروпить сложно, то практически это разнообразие учитывается на единицу собственного времени.

Этот аспект поведения предполагает описание последовательного ряда поведенческих актов (типов, или форм поведения) в ответ на воздействие сигналов информационного поля.

На движущуюся в сигнальном поле особь действует непрерывный поток стимулов – сигналов среды, которые воспринимаются ею избирательно в зависимости от силы стимула, мотивации и поведенческого контекста. При всем многообразии этих сигналов среди них естественно выделяются следующие группы, связанные с потребностями особей:

а) сигналы, связанные с обеспечением безопасности особи в процессе выполнения любых поведенческих актов. Например, для куницы – деревья, для лисицы – элементы рельефа, позволяющие ей быть незаметной, для горностая – завалы, заросли кустарников, бурьяна и т.д.;

б) территориальные ориентиры (часто те же сигналы, которые относятся к первой группе);

в) внутривидовые коммуникативные сигналы, информирующие особь о состоянии популяции;

г) межвидовые коммуникативные сигналы о потенциальных врагах, например, для куницы это лисица и т.д.;

д) межвидовые коммуникативные сигналы о видах – "информаторах". Например, для лисицы это следы деятельности куницы, лося, косули, кабана и т.д. Эти сигналы вызывают, как правило, исследовательское и поисково-исследовательское поведение;

е) сигналы, вызывающие поисково-пищевое и пищевое поведение, например, мелкие грызуны и следы их деятельности;

ж) сигналы, вызывающие охотничье поведение (для лисицы – следы зайца, норки);

з) сигналы, вызывающие пассивно-оборонительное и ориентировочно-оборонительное (для лисы – человек, собака, лай, звук выстрела и др.);

и) сигналы, вызывающие исследовательское поведение (для горностая – трещины во льду, пустоледки; для лисицы – чаще всего следы деятельности человека).

Поскольку любой сигнал имеет физического носителя – объект или событие среды, – типы поведения соотносятся с этими объектами. По-

лучившийся ряд типов поведения анализируется с позиций разнообразия сигналов, вызвавших тот или иной тип поведения, во всей их последовательности.

При таком анализе следует учитывать ряд моментов:

1 Связь типа поведения с воздействием среды, представленной в сигнальном поле объектами или событиями, несущими соответствующий сигнал, имеет вероятностный характер. Например, в процессе точной активности у разных особей лисицы коммуникативное поведение может быть вызвано 15 знаками (сигналами). Из них, допустим, 5 знаков встречаются наиболее часто у всех особей, остальные по частоте встречаемости распределены иначе. Из наиболее используемых для целей коммуникации некоторые знаки вызывают и другие поведенческие реакции в силу мультифункциональности сигналов. В связи с этим, по поведенческим ответам животных объекты и события, как знаки, можно сгруппировать в классы и группы. Соответственно, и поведенческие ответы на определенный сигнал-объект можно сгруппировать в классы.

2 Один и тот же сигнал среды, физически воплощенный в объектах и событиях, в разных ситуациях, то есть в разном поведенческом контексте, может нести разную информацию и вызывать разные поведенческие ответы.

3 Сигнальное значение имеют не только знаки, оставленные животными или человеком, но и любые объекты природы: дерево, поляна, снежный бугорок и др.

4 Последовательность поведенческих знаков никогда не бывает линейной и непрерывной по доминантной форме поведения. В доминантное поведение вклиниваются другие поведенческие акты и их фрагменты. В результате, при наглядном изображении структуры поведения получается сетевая этаграмма, слагающаяся из последовательностей поведенческих актов в виде разветвленных и параллельных цепей. Такие ответвления и параллельные цепи составляет субдоминантная активность.

При анализе такой этаграммы следует обращать внимание на характер последовательности различных поведенческих реакций и их сочетаний в спокойном состоянии и на фоне различных внешних возмущений. Например, при поисково-пищевом поведении доминантная форма активности в спокойном состоянии может продолжаться долго, перемежаясь различными субдоминантными формами поведения и формируя при наглядном изображении разветвленную цепь. Совершенно иную картину дает поисково-пищевое поведение потревоженной особи. на этаграмме отразится цепь ориентировочно-оборонительного и пассивно-оборонительного поведения как второй формы поведения,

параллельной поисково-пищевой активности. В результате получится классическая сетевая диаграмма поведения.

5 Ю.А. Лабас и А.М. Крылов (1983) пишут: "Существенно, что тактика случайного поиска сменяется более детерминированными способами достижения цели каждый раз, когда полезный результат может непрерывно выявляться по принципу обратной связи на всем протяжении поискового действия" (С. 75). Например, поисково-пищевое поведение на базе случайного поиска у лисицы может смениться более целенаправленным в местах, где вороны прячут остатки пищи.

6. Нужно помнить, что многие сигналы среды мультифункциональны, то есть могут вызвать иные формы поведения, параллельно с исследуемым, и это тоже отразится в виде разветвленной сети на этаграмме.

7. При непосредственном общении животных трудно провести границу между отдельными сигналами, выраженными в движении, позе, звуках и др., и, следовательно, "текст общения" невозможно разделить на элементы. При опосредованном же общении через сигналы среды, представляющие собой долговременно зафиксированный текст сообщения, животное-реципиент отвечает двигательной активностью на каждый отдельный сигнал, формируя в целом какое-то поведение, которое можно понять по характеру активности и которое можно разложить на отдельные звенья — "слова" ответа на сигнал "текста".

8. Можно классифицировать знаки (сигналы) и по степени их коммуникативной направленности. Так, некоторые из них не несут целенаправленной смысловой нагрузки, но воспринимаются реципиентом как коммуникативные. Другие могут выражать эмоциональное состояние особи, например, заскоки куницы на деревья на ходу, купание в снегу и т.п. По Темброку (1977) информация, заключенная в этих классах знаков-объектов, относится к некомуникативной информации. Это просто ответная двигательная реакция организма на внутреннее эмоциональное состояние. И таких некомуникативных сигналов в сигнальном поле большинство. Коммуникативное значение они приобретают только для соответствующе настроенных реципиентов.

9. Сигналы, заключенные в объектах-знаках, могут иметь звуковой, химический, визуальный код. Однако, дискретный анализ их восприятия животным был бы неверен, так как все способы восприятия сигнала тесно взаимосвязаны. Их выделение оправдано только в случае определения дальнего действия того или иного анализатора. Во всех остальных случаях их комплексное воздействие определяется лишь по ответной двигательной реакции животного или по ответному поведению в целом.

10. Определить сигнал, вызывающий то или иное ответное поведение, в естественных условиях очень трудно, а часто и невозможно. Это можно сделать косвенным путем. Коль скоро сигнал вне его физико-

химического носителя не существует, можно использовать объекты и события среды, носители сигналов. Тогда "широта словарного запаса особи" или вида будет определяться числом разных объектов и событий среды, на которые особь или вид реагировал в процессе активности.

"В речи человека структурной (морфологической) единице соответствует понятийная единица – это то, что называется двойственностью или дуальностью языка" (Панов, 1983. С. 231). А у животных знаку, или сигналу, закодированному в каком-то физико-химическом объекте или событии (морфологическая единица), соответствует значение этого сигнала для животного, которое можно понять лишь через ответную двигательную активность. Более того, один и тот же объект в сигнальном отношении может быть мультифункционален, так же как и один и тот же сигнал может быть заключен в разных объектах среды. Показателем и здесь выступает только ответное поведение животного.

Что может дать изучение многообразия форм поведения животных в сигнальном поле (экстенсивная компонента поведения) ?

Рассматриваемый подход в изучении связи между объектами среды, носителями сигналов и ответным поведением животного позволяет, например, при изучении коммуникативного поведения, выявить широту сигнального воздействия. Показателем этого будет желание, или нежелание реципиента копировать воспринятый при коммуникации сигнал, так как он может стимулировать подобное поведение. Это очень интересный вопрос, во-первых, с позиции изучения целостных свойств той или иной группы животных как системы, во-вторых, с позиции выявления направления движения информации в живой системе и, наконец, с позиции выявления "словаря" коммуникативных сигналов и их ранжировки по степени значимости для животных. Отсюда один шаг к их практическому использованию человеком.

### *1.5. Интенсивность поведенческих актов, или временная структурированность поведения*

Изучение интенсивности поведенческих актов связано с анализом процессов, базирующихся на понятии собственного времени систем. Игамбердиев (1985) пишет: "Современная биология стоит перед необходимостью анализа понятия времени" (С. 480). Следуя Эшби (1966), автор отмечает, что "... время не есть независимая переменная, как это было в физике, а представляет собой внутреннюю характеристику необратимого процесса, которая выражает самое существенное - его направленность. Это время имеет иное измерение, чем физическое время, и его промежутки связаны с внутренним ритмом системы (С. 474). Шрамм (1980) предлагает исходить не из поиска причинно-следственных отно-

шений между факторами среды и процессами в живой системе, а осуществлять “поиск способа взаимодействия имманентных параметров, набор которых составляет какой-либо событийный комплекс” (С. 565).

Если эти высказывания верны, то при изучении поведения животного в сигнальном поле следует искать и описывать не соответствия между сигналами поля и поведением особи, а искать новый метод, в основе которого лежит взаимодействие параметров, составляющих поведение животного. Такие параметры известны: форма поведения, интенсивность поведенческого акта и его длительность, включающая в себя самостимулирующий эффект и “принцип разделения времени” Мак-Фарленда (1988). Значит основой метода, базирующегося на понятии “собственного времени системы” является описание способа взаимодействия экстенсивности, интенсивности поведения и его длительности (повторяемости).

Структура знаковых систем ограничивается областями синтактики и семантики (код и значение); функционирование связано с прагматикой (ценность информации). Важнейшим вопросом при изучении сигнальных систем является следующий: как структура – код и значение – связана с функцией – ценностью.

Как и при анализе экстенсивности поведения, описание временной компоненты поведения в сравнительном аспекте требует соответствия масштаба пространства и времени. Отсюда – необходимость выделения общего знаменателя: временного при изучении пространственного аспекта поведения и пространственного при изучении интенсивности поведения. Однако, следует помнить, что при определении необходимой длины хода, которую можно использовать как “общий знаменатель” при сравнении разных видов животных, должна учитываться доминантная форма поведения: поисково-пищевое, обход участка и переход, уход от опасности и др. Это связано с разным темпом активности животного на единицу хода при разных формах поведения. Так, интенсивность – временной параметр поведения – будет разной у одной и той же особи при поисково-пищевом поведении и, например, при пассивно-оборонительном (уход от опасности).

При анализе временной структурированности поведения следует учитывать и период суточной активности изучаемой особи, если его можно определить по степени свежести следа, т.к. интенсивность проявления определенных поведенческих актов может быть связана не с внешним предметным воздействием, а с временными сигналами, в основе которых лежит эндогенная временная цикличность, связанная в свою очередь, с физиологией организма.

Возможны случаи, когда мотивации к двум несовместимым поведенческим актам развиваются одновременно. Тогда мотивация к неза-

вершенному поведенческому акту сохраняется дольше и сопровождается учащенными “шагами поиска” (“шаг поиска” в данном контексте означает элементарный двигательный акт). Даже при непрерывности определенного поведения шаги поиска, тем не менее, формируют дискретные группы. Их естественное дробление определяется вклиниванием в исследуемое поведение фрагментов других – субдоминантных – поведенческих актов.

Экологические системы инерционны, “... поэтому смена одних синхронизированных состояний другими не может происходить мгновенно и в ней должны наблюдаться переходные процессы, обуславливающие временное нарушение резонансных соотношений”(Путилов, 1987. С. 67). Это относится и к поведению. Следовательно, при описании поведения животного в сигнальном поле, особенно при смене поведенческих актов, следует учитывать инерционность как важнейший элемент всей поведенческой активности.

По-видимому, “принципу разделения времени”(Мак-Фарленд, 1988) подчиняется поведение животного в целом, включая его мотивационную составляющую: интенсивное доминантное поведение сменяется субдоминантным с меньшей интенсивностью.

Интенсивность поведения в популяции может зависеть и от общей физиологии особей, их метаболизма, связанного с размерами животных (Шмидт-Ниельсен, 1987). Если ухудшаются условия существования, наблюдается уменьшение размеров особей и преобладание в популяции самок. А это ведет к резкому ускорению времени обмена информацией как внутри системы, так и со средой. В результате характерное время популяции резко возрастает, ускоряется. Этот процесс, по-видимому, сопровождается ростом конкурентных отношений внутри популяции, более четко выраженными коммуникативным и маркировочным поведением, т.к. главная функция популяции – территориальная структурированность.

### *1.6. Длительность поведенческих актов, или фазовая структурированность поведения*

Если при недостаточно сильном возмущающем воздействии среды животное продолжает доминантную активность, целенаправленно разыскивая сигналы – объекты среды, стимулирующие эту активность, то мы имеем дело с третьей составляющей поведения – длительностью поведенческих актов, определяемую поведенческим контекстом, связанным как с самостимуляцией поведения, так и с сигналами среды.

Анализ длительности отдельного поведения позволяет определить пороговую величину информационного воздействия разных элементов

среды, носителей определенных сигналов, на изучаемую особь или вид. То есть, тот порог, после которого характер ответной реакции на сигнал (ответного поведения) качественно меняется, замещается другим поведением. Например, коммуникативное поведение куницы может замениться пассивно-оборонительным после очередной реакции на свежий след лисицы (Мозговой, 1982).

Подобным образом можно рассчитать величину пороговых воздействий разных сигналов внутри- и межвидовых взаимодействий животных при изучении коммуникативного поведения. Особенно интересны в этом плане сигналы антропогенной природы: пороговые воздействия свежей лыжни, следов людей, дорог, кострищ и т.п. на смену поведения у разных особей и видов (смена зон активности, смена поисково-пищевого поведения на оборонительное и др.).

Е.Н.Панов (1983) в этой связи пишет, что животные способны "... реагировать на длинные ряды сигналов, как бы аккумулируя предшествующие события. Акцент переносится с анализа одиночного сигнала на анализ их длительных последовательностей. В этой связи особую важность приобретает исследование повторяемости сигналов (анизотропность сигнального поля – Д.П., Г.Р.) и изучение роли избыточности как фактора обеспечения надежности трансляции" (С. 8).

Подводя итог изучению поведения животных на основе анализа трех его составляющих – экстенсивности, интенсивности и длительности, следует еще раз отметить, что поведение изучается в специфической сигнально-информационной среде – сигнальном поле. Сигнальное (биологическое) поле – единая информационная система, для понимания которой требуется ее членение на естественные структурно-функциональные блоки – параметры сигнального поля. Такого же членения на блоки, отвечающие параметрам сигнального поля, требует материал по поведению животных в информационной среде. Пространственному параметру сигнального поля – его величине – отвечает форма поведения, временному (напряженность) – его темп поведенческой активности и фазовому (анизотропность) – длительность, или повторяемость, различных форм поведения в течение суточной активности животного.

Это операциональный и, в значительной степени, формальный подход к описанию поведения. Но на его основе можно дать и более глубокий анализ как отдельного поведенческого акта, так и их последовательностей в сигнальном поле. Такой анализ предполагает установление причины поведения, связанной с нейро-физиологическими механизмами, и требует введения соответствующих понятий: мотивация, эмоция, поведенческий контекст и самостимуляция поведения, "принцип разделения времени" по Мак-Фарленду (1988).

Формы поведения, их повторяемость (длительность) и темп поведенческой активности, в свою очередь, имеют двустороннюю связь: со средой и внутренним состоянием организма. Так, форма поведения в значительной степени определяется сигналами среды, темп поведенческой активности – мотивацией, а длительность поведенческих актов – контекстом, инерционностью поведения (самостимуляция поведения) и степенью текучести внимания животного (принцип разделения времени).

## **Тема 2. Классификация объектов и событий среды, актуализированных животными в сигнальном поле (восприятие и продуцирование сигналов)**

### *2.1 Методика: алгоритм описания и анализа материала*

В.И. Марков и авт. пишут: “Поскольку по каналу связи может быть передан только материальный носитель – физическая часть сигнала животных, – но не его значение (сопоставляемое с носителем в процессе кодирования-декодирования информации), ясно, что сигналы животных являются знаками (какова бы ни была их информационная нагрузка). Это позволяет пренебречь модальностью сигналов и сопоставлять сигналы ... в целом друг с другом по принципу организации их структуры, используя аппарат оценок, накопленный в общей теории знаковых систем и теории информации” (Марков, Островская, Островский, 1983. С. 5).

Ниже приводится алгоритм исследования сигналов, предложенный авторами, с некоторыми изменениями, вызванными спецификой предмета наших исследований – поведения животных в сигнальных полях. Этот же алгоритм использован и в теме 1.

#### **А. Порядок исследования сигналов по их восприятию животными.**

##### **1** Накопление фонда сигналов.

**2** Модальная оценка сигналов: ольфакторные, визуальные, обонятельные, тактильные (кожно-осязательные), вкусовые и др.

**3** Определение общего числа исходных структурных элементов, их типология (деревья, снежные бугорки, лыжни, мочевые точки, попки ...); их многообразие в среде.

**4** Описание инвариантного представления для каждого типа исходного элемента (дерево старое дуплистое, дерево наклоненное, пенёк высокий, пенёк маленький под снегом и т.п.).

**5** Описание структуры сложного сигнала, “сигнального ряда”, развернутого во времени, т.е. по времени включения исходных элементов (валежник + след лисицы + мочевая точка куницы; валежник + мочевая точка куницы + след лисицы и т.п.).

**6** Создание рабочего языка для описания структуры сигналов – в буквенно-цифровом коде – где должны учитываться:

а) структура исходного элемента (например, дерево - “1”);

б) его инвариантное представительство (например, дерево старое - “1a”);

в) структура сигнального ряда (например, дерево старое “1a” + мочевая точка лисицы “2” - “1a + 2”);

г) количественное представительство элемента или всего сигнального ряда в среде (например, "1>", "1<").

*Примечание:* этот же код можно использовать и для буквенно-цифрового кодирования поведенческих реакций на сигналы и сигнальные ряды, введя соответствующие индексы.

Полученные формулы, описывающие сложные сигналы, могут быть громоздкими, но удобны для статистической обработки, касающейся:

- а) числа разнокачественных элементов в сигнале;
- б) характера связи этих элементов между собой;
- в) изменчивости разных элементов и блоков (участков) сигналов; выделения наиболее стабильных участков и т.п.

*Примечание:* такое кодирование можно использовать и при изучении поведения в сигнальном поле: оценки частоты использования сигналов, оценки используемого животным в разных ситуациях "словаря".

7. Описание и анализ организации "словаря" для особей, внутрипопуляционных групп и видов с целью выявления потенциального объема словаря и главного типа коммуникативной системы.

**Б.** Порядок исследования сигналов по их *продуцированию животными*.

Этот же материал и метод можно использовать и для классификации, описания и анализа сигналов, продуцируемых животным в процессе активности. В этом случае акцент при обработке материалов тропления животного в сигнальном поле делается на характер маркировочного поведения изучаемой особи. Используется та же методика (с 1 по 7), но добавляется:

- В** Установление характера комбинирования исходных элементов:
- одноуровневое комбинирование (мочевая точка; мочевая точка + на пне);
  - многоуровневое комбинирование (мочевая точка + на выделениях анальных желез при трении + о пенек).

В последнем случае животное способно передать сложное сообщение. Возможно даже, что у этого животного существует "в сигнальных рядах внутренняя организация".

**З** Внутренняя организация в сигнальных рядах (сложных сигналах) определяется по :

- статистике изменчивости однотипных сигналов, встречающихся в различном окружении (песек: с моч. точкой, экскрементом, потиранием брюшком, валянием; палочка: с тем же набором и т.п.);
- по объему словаря;
- по характеру использования словаря (ситуационному характеру).

## *2.2. Классификация объектов и событий среды – носителей сигналов – по модальности*

А.Д.Урсул пишет, что “... ощущения могут быть различных видов, или кожно-осязательные, температурные, равновесия и т.д. Ощущения различных модальностей отражают отдельные свойства предметов ...” (1973. С. 18). На этой основе можно выделить свойства объектов среды – носителей сигналов для животных в их сигнальном поле. Естественно, наибольший интерес в этом плане вызывают объекты среды антропогенной природы. Для описания механизмов внутри- и межвидовых коммуникаций интересны объекты среды – носители сигналов, обслуживающих внутри- и межвидовые отношения животных.

## *2.3. Классификация объектов и событий среды – носителей сигналов – по функции (для сохранения целостности или для развития системы)*

Известно, что два понятия – антиномии – не могут находиться на одном уровне организации (Хакимов, 1986). Так, понятия “целостность” и “развитие” в иерархии систем относятся к разным уровням. Например, целостность как стремление к равновесию (гомеостаз) на уровне сигнального поля особи или популяции – переходит в развитие только в суперсистеме – группе экологически близких видов, то есть на уровне сигнального поля коадаптивного комплекса видов. Значит, это противоречие: целостность – развитие, разрешается при переходе к системе более высокого иерархического ранга. Так, целостность сигнального поля куниц переходит в экологическую радиацию сигнальных полей куниц в суперсистеме, включающей в себя другие экологически близкие виды и деятельность человека. В антропогенной среде (рекреационных зонах городов и промышленных центров) самки куниц стремятся расширить диапазон использования естественной среды, а самцы расширяют диапазон использования новых сигналов, включая антропогенные (Мозговой, 1982).

Исходя из этого, при классификации сигналов можно выделить сигналы, используемые особями для сохранения целостности, и сигналы, связанные с развитием. К первым относятся свои следы, тропы, сигналы особей своего вида, сигналы, связанные с удобством или безопасностью передвижения – элементы рельефа, растительности, а ко вторым – сигналы других видов коадаптивного комплекса, новые сигналы, сигналы антропогенной природы.

## *2.4. Классификация по сложности комбинации знаков – объектов и событий среды*

Известно, что “знак” двойственен по своей природе: он включает в себя “сигнал” (отображающий представление в целом) и его физический носитель – материальный объект или событие среды. Физические характеристики знака состоят из повторяющихся элементов, единиц, которые можно назвать “фигурами”. Например, дерево, пень, лыжня, мочевая точка, след и т.п.

Комбинация этих физических элементарных единиц, или фигур, может увеличить объем передаваемой информации, т.е., увеличить число разнообразных сигналов. Например, след животного + на лыжне; мочевая точка + на покопке в снегу и т.п.

Предполагается, что степень разнообразия объектов среды – носителей сигналов – (фигур) и их комбинаций может служить показателем богатства “словаря” у разных видов и особей одного вида (Краснова, 1980).

## *2.5. Классификация объектов и событий среды – носителей сигналов – по длительности существования и воздействия на других особей (по степени инерционности)*

Биологические (сигнальные) поля имеют инерционную природу. Так, с исчезновением особи, создающей элементарное сигнальное поле, ее сигналы какое-то время будут существовать, оказывая влияние на других особей. Длительность существования разных сигналов различна, а значит и оказываемое ими воздействие на других особей неодинаково в календарном времени. Возникает вопрос: как рассчитать степень инерционности сигнальных полей разных особей и видов, а, следовательно, и продолжительность их сигнально-информационного воздействия на других животных? По-видимому, рассчитав долю кратковременных и долговременных сигналов, оставленных в среде изучаемым конкретным животным видом.

Это очень интересный вопрос, т.к. именно сигналы, оставленные в среде животными, позволяют узнать о значении того или другого вида в экосистеме, о месте хранения и каналах передачи информации. Знание о степени инерционности различных антропогенных сигналов, важных для животных, позволит использовать их в практических целях.

Популяции любых видов млекопитающих определенным образом распределены в пространстве; говорят о “пространственной структурированности популяций”. При одиночно-семейном образе жизни каждая особь или семья имеют собственную территорию. В этом случае обще-

ние между особями или семьями имеет обычно опосредованный характер: через следовые дорожки, химические и визуальные метки и другие сигналы, оставленные в природе. Здесь непосредственные контакты заменены опосредованными средой. Даже при групповом или колониальном образе жизни сигнально-информационные связи редко осуществляются через непосредственные контакты особей (если преобладает функциональная структурированность в группе).

Максимально возможное пространственное сближение особей обычно определяется границами "эдасферы" – личной сферы жизни каждой особи по определению И.В. Стебаева и авт. (1993). Оставленный особью сигнал – это, по сути, часть ее эдасферы, несущая информацию о животном, его состоянии.

Интересно исследовать длительность существования различных следов деятельности животных – их эдасфер – с позиции их вклада в общее сигнальное поле популяции, коадаптивного комплекса видов или биоценоза. По данным В.В. Рожнова (1984) место, о которое, например, куница трется брюшком, сохраняет запах до месяца. Стимулом, вызывающим маркировочное поведение, являются запаховые метки других особей своего вида, изменение привычной обстановки (например, появление новых предметов на своей территории). По нашему мнению, стимулом, вызывающим маркировочное поведение, могут быть и запаховые метки особей других видов.

## *2.6. Объекты среды – носители сигналов, не связанных непосредственно с деятельностью животных*

По Н.П. Наумову (1977) к этой категории объектов относятся различные элементы рельефа и растительности: гривы, лога, озера, наледи по берегам рек, лес, луг, протоки и другие элементы биотопа. Эти специфические сигналы в сигнальном поле млекопитающих служат для ориентировки в пространстве и безопасности в процессе пространственной активности.

## *2.7. Объекты среды – носители сигналов антропогенной природы*

В естественной среде обитания животные формируют различные функциональные группы: семейные, популяционные, коадаптивные межвидовые, сезонные и др. Взаимосвязи между особями одного и разных видов в группах, как правило, не случайны, отработаны в процессе эволюции и выполняют определенные функции. Так, например, в коа-

даптивном комплексе экологически близких видов все многообразие взаимосвязей между особями разных видов направлено, преимущественно, на формирование трофической и пространственной (территориальной) структурированности.

Антропогенное воздействие на природу нарушает естественные вещественно-энергетические и сигнально-информационные взаимодействия в группах. И такое нарушение, как принято считать, всегда приводит к нежелательным – и часто совершенно неожиданным – последствиям. Действительно, во многих случаях человек своей деятельностью в природе нарушает долговременные сигналы, регулирующие, прежде всего, пространственное распределение особей и видов. Он вносит диссонанс в сигнально-информационные связи как между особями внутри популяций, так и между видами. Поскольку такие связи в основном опосредованы средой, то есть сигналами, оставленными в среде, человек, изменяя среду, разрушает информационные каналы. Например, осенью, во время массового сбора грибов в зеленых зонах г. Самары, люди перемешивают практически весь лиственный опад на громадных территориях, отаптывают каждый пень, комли деревьев. В результате после первого снега можно наблюдать широкое неупорядоченное передвижение животных. Между тем, в это время продолжается осеннее расселение молодняка и сезонные миграции взрослых особей, осуществляемые в ненарушенной человеком среде по специальным для каждого вида каналам миграции. В это же время резко активизируется охотничья деятельность одичавших собак и их стай. Охотничий гон с ласм можно слышать глубокой осенью в окрестностях города каждый вечер и почти каждую ночь.

Это легко понять: упорядоченная система троп, переходов, сигнальных пунктов внутри- и межвидовых коммуникаций нарушена. Животные вытеснены из укромных местообитаний и вынуждены широко перемещаться в несвойственных им станциях.

Представляет интерес анализ с этих позиций первых осенне-зимних троплений следов животных и сравнение результатов с более поздними, зимними, троплениями. Интересно также проследить, какие виды млекопитающих исчезают к середине зимы в рекреациях и какие виды заменяют их в цепях питания.

Человек выступает отбирающим фактором для животных по степени их информационной валентности – способности воспринимать широкий диапазон сигналов разных модальностей. Так, по Корытину (1979) у лисиц в условиях жесткого антропогенного воздействия возрастает частота и продолжительность реакций на любые запаховые метки, различия между полами сглаживаются (при большей, в целом, осторожности самок). “В процессе онтогенеза некоторые запахи, свя-

занные с человеческой деятельностью, приобретают для животных определенный экологический смысл и, следовательно, сигнальное значение" (Корытин, 1979. С. 86).

Отсюда – важность классификации и изучения сигналов антропогенной природы в сигнальном поле особей, популяций, коадаптивных комплексов видов.

## **Тема 3. Сигнальные поля и поведение лесных куниц с разным типом нервной деятельности**

### **3.1. Введение**

При изучении поведения лесных куниц в Башкирском государственном заповеднике удалось выделить 3 типа зверьков, отличающихся характером поведенческих реакций, в основе которых, вероятно, лежит определенный тип нервной деятельности: спокойные, трусливые и агрессивные. Из выборки в 67 особей агрессивных зверьков оказался 31%, из них 75% имели дневную активность (в целом в выборке дневную активность имели только 39% особей). Среди агрессивных зверьков преобладали молодые особи (Мозговой, 1976).

Оказалось, что и для белок в условиях заповедника характерны те же внутривидовые закономерности, которые отмечены у куниц: при неблагоприятных условиях в популяции увеличивается доля спокойных особей и доля самок. Самки в таких условиях используют более разнообразные кормовые станции. Кроме того, у спокойных особей обоих полов выше плодовитость (Мозговой, 1973).

На клеточных норках было показано, что у спокойных особей более выражена способность к научению и выше фенотипическая составляющая поведения. У агрессивных и трусливых норок поведение в большей степени генетически детерминировано (Бурова, Мозговой, Купцова, 1977).

Некоторые из описанных особенностей поведения и внутривидовой функциональной структурированности у куниц, норок и белок отмечены и у лисиц в условиях неволи (Беляев, Трут, 1964).

### **3.2. Материал и метод**

При сборе полевых материалов по поведению животных в сигнальных (биологических) полях методом тропления суточных наследов с фиксацией элементарных двигательных актов оказалось возможным выделить два типа куниц, различающихся по характеру активности: "спокойные" и "эмоциональные". Последние, по-видимому, могут быть разделены также на два типа: "трусливых" и "агрессивных", – но точно идентифицировать их при троплении следов не удается, поэтому они объединены в один тип – "эмоциональные" особи.

В основе выделения названных типов зверьков лежит индивидуальный почерк активности. Этот термин введен по аналогии с понятием "видовой почерк", предложенным А.Н. Формозовым "В понятие

“видовой почерк” входят данные о том, где и каким кормом питается животное, как этот корм отыскивается и добывается, в каком порядке обследуется местность, как относится к рельефу (балкам, оврагам, холмам, лощинам), к густым зарослям бурьянов или кустарников, к снегу разной высоты и рыхлости, к дорогам, тропам, лыжням, проложенным людьми и т.п.” (цит. по Ошмарину, Пикунову, 1990. С. 34).

Известно (Северцов А.С., 1990), что “чем шире внутривидовое разнообразие, тем менее вероятна выработка новых адаптаций, т.е. прогрессивная эволюция при изменении условий существования” (С. 579), т.к. утраченные морфы быстро восстанавливаются при возвращении условий к исходным средним. Иначе говоря, “до тех пор, пока вид способен реагировать на направленные (типа антропогенного воздействия – Д.М., Г.Р.) и на циклические изменения среды уже существующими в нем компонентами, адаптированными или преадаптированными к измененным условиям, до тех пор нельзя ожидать выработки новых адаптаций” (С. 587).

В зеленой зоне г. Самары реакция куниц на антропогенное воздействие, прямое или косвенное, проявляется в снижении в сбалансированном полиморфизме по типу нервной деятельности доли морф с “эмоциональным” типом нервной деятельности. Почти абсолютное преобладание получает “спокойная” морфа. Поэтому, следуя А.С.Северцову (1990), можно сказать, что полиморфизм по типу нервной деятельности выступает буфером, препятствующим выработке новых адаптаций в популяции куниц к длительному однонаправленному воздействию человеческой деятельности. Это не исключает участия в таком процессе различных морф и по другим параметрам внутривидового полиморфизма, но рассматриваемая морфа легче выявляется при изучении поведения куниц в сигнальных полях в среде с сильным антропогенным воздействием.

Преобладание в популяции куниц рекреационных зон “спокойных” особей ведет к снижению темпа воспроизводства популяции (Мозговой, 1976). Поэтому в будущем следует ожидать либо полного исчезновения данного вида в рекреационных зонах и, следовательно, утраты системой “коадаптивный комплекс экологически близких видов”, в которую входит куница, своих системных свойств – в частности, целостности этого комплекса – либо изменений внутри “спокойной” морфы в сторону интенсификации ее репродуктивных функций. Последнее можно расценивать как компенсационный механизм, направленный на снижение неблагоприятного воздействия рекреации на популяцию куниц.

В плане вышеизложенного представляет интерес описание и анализ поведения куниц разных типов нервной деятельности в антропогенной

среде. Интересно проследить также особенности внутривидовых коммуникаций и межвидового общения, опосредованного сигналами среды, у особей с разным типом нервной деятельности.

### *3.3. Описание и анализ материала*

В качестве примера рассмотрим некоторые аспекты поведения шести особей куниц: трех "спокойных" и трех "эмоциональных". Материал собирался в зимний период в окрестностях г. Самары, подверженных сильному антропогенному воздействию (пойма Волги и урочище "Сорокин хутор"). Рассмотрены территориальное поведение (характер локомоции и смена зон активности), пассивно-оборонительное, поисково-пищевое, коммуникативное (внутри- и межвидовые коммуникации) поведение, комфортная и маркировочная деятельность, ориентировочно-исследовательская активность.

Кроме того, дан перечень объектов и событий естественной и антропогенной природы, которые выступали носителями сигналов, актуализированных куницами в процессе их активности.

#### *1. Территориальное поведение*

*"Спокойные" особи.* Индивидуальный почерк следовой дорожки: ход четкий, "собранный", энергетически экономный. Часто меняет аллюр, но преимущественно передвигается двухчеткой, впереди левая лапа. Часто ходит шагом и меняет зону активности: до половины времени активности передвигается грядой. Смена зон активности происходит почти сразу, без накопления попыток смены зон. На 1 км хода приходится до 70 заходов наверх. Спускается на снег, как правило, прыжком. Ходит и ночью и днем.

*"Эмоциональные" особи.* Наброды (следовая дорожка) неровные, "небрежные". Очень часто меняет аллюр. Четырехчетка напоминает беличью. Часто меняет лапы при передвижении, но преимущественно впереди правая лапа. При любой смене хода обязательно делается попытка движения в противоположном направлении. Часты резкие броски в сторону, перемежающиеся топтанием на месте, заскоками на комли деревьев, петлями. "Грядой" ходит редко, но часто и много передвигается под снегом, в пустотах. Часте спускается по стволу, а не прыгает в снег. Перед сменой зон активности или любого характера деятельности, совершает до 5-8 попыток этой новой деятельности.

## 2. Пассивно-оборонительное поведение

*“Спокойные” особи.* Не боится открытых пространств, пересекает их спокойно, не меняя аллюра (поляны до 80 км в диаметре). К логову подходит не таясь, либо маскировочное поведение выражено слабо. Не опасается новых объектов: ящики, следы и места отдыха людей, кострища, свежие лыжни и др. Часто ходит по лыжням (до 40 км).

*“Эмоциональные” особи.* Избегает даже небольших открытых пространств. при испуге может бежать прямо, не меняя характера поведения, до 150 м. Подход к логову осторожен: сдвойка следов, заход наверх, петли, иногда по следам других животных. Боится свежих следов деятельности человека: уходит на деревья и долго идет грядой. К свежим лыжням подходит с частыми остановками, а за ними уходит рикошетирующим галопом, чаще же переходит их грядой. Опасные участки переходит по следам других животных. Переходы между участками жировок, как правило, совершает грядой.

## 3. Поисково-пищевое поведение

*“Спокойные” особи.* Широкий диапазон используемых кормов: ловят птиц в снежных нишах кустов и под наносами на деревьях; ловят мышей и полевок, одинаково активно ищут пищу и на снегу, и под снегом, и на деревьях, обследуют все сорочки и вороны гнезда; разоряют гнезда шершней, поедают различных личинок из-под коры. Очень внимательны: реагируют на шуршание травы о снег. Обследуют места отдыха людей, тропы и лунки рыбаков, следы и поковки врановых (сало, сырки, огрызки яблок, кожура колбасы и др.)

*“Эмоциональные” особи.* Диапазон используемых кормов и поисково-пищевое поведение аналогичны таковым у “спокойных” особей. Отличие в следующем: жируют “челноком”, плотность обследования территории очень высока; после неудачной охоты – бурная бессистемная двигательная активность (эмоциональная разрядка); при обилии грызунов делают их запасы, закапывая в снег и утрамбовывая площадку. Часто и подолгу таскают различные несъедобные предметы (желудь, желудок грызуна, палочку, лист, стручок дрока красильного, тряпочку). По типу питания, как и спокойные особи, приближаются к “собираателям”, но самки избегают следов деятельности человека, зато чаще чем “спокойные” используют следы других животных при поиске пищи. Свои поеди обязательно маркируют мочой, экскрементами.

И у “спокойных”, и у “эмоциональных” особей поисково-пищевое поведение как доминантная активность чаще всего перемежается ориентировочным, пассивно-оборонительным и исследовательским поведением.

#### 4. Внутривидовая коммуникация

*"Спокойные" особи.* К следам деятельности других особей своего вида относятся безразлично, но часто ходят своим следом или параллельно ему.

*"Эмоциональные" особи.* В пойменной популяции при большой плотности куниц при появлении на участке "спокойной" особи "эмоциональная" сразу покидает участок (за исключением самцов в конце зимы). Аналогичная особенность отмечена в популяции куниц Башкирского заповедника (Мозговой, 1976). Часто и длительно реагируют на следы других особей, включая маркировочную деятельность. Самцы перенимают тип поведения той особи, на участке которой находятся, или по следам которой ходят.

У самцов значительно сложнее при троплении наследов выделить тип нервной деятельности, чем у самок. Самцы часто жируют совместно с самками на их участках, используя для дневок одни и те же убежища. Проявляющееся поведение самца всегда адекватно поведению той самки, по территории которой он ходит. Наиболее длительное совместное обитание на площади 4 кв. км составило 11 суток в январе.

#### 5. Межвидовая коммуникация

Межвидовая коммуникация, в понимании "коммуникации", предложенной Г. Темброком (1977), возможна, вероятно, только между видами одного коадаптивного комплекса экологически близких видов. Такой комплекс в пойменных угодьях окрестностей г. Самары составляют лисица, выдра, норка, куница, горноста́й, ласка и хорь темный, а в летний период, по-видимому, и барсук. Реакция на следы деятельности особей других видов имеет, по-видимому, другую основу.

*"Спокойные" особи.* Часто ходят по следам особей других видов, но, как правило, очень малые расстояния. Максимальные расстояния проходят по следам лисицы (доминантного вида коадаптивного комплекса) и по лыжням и следам человека. Самцы даже валяются на следах лисицы, особенно в конце зимы.

*"Эмоциональные" особи.* Охотно и подолгу ходят по следам других животных (лисицы, лося, косули), особенно куньих. У самцов наиболее ярко выражено раздражительное поведение: открытые или опасные (свежие лыжни) участки часто переходят по следам других животных. След лисицы, хоря обязательно маркируют мочой или экскрементами. Самка долго крутилась у места, где лисица раскапывала кормовые столики норки, по-видимому на виду у лисицы, но не ближе 8 м, периодически шараясь назад.

## 6. Маркировочное поведение

Различия в маркировочной деятельности между “спокойными” и “эмоциональными” особями почти не выражены. Исключение в следующем: “спокойные” особи метят и свежие следы деятельности человека (лыжни, кострища, пикники, следы людей), хотя самки относятся к ним с некоторой осторожностью. “Эмоциональные” особи никогда не метят следы деятельности человека, редко – собак. Невелики различия в маркировочной деятельности и между особями разных полов.

*“Спокойные” особи* Маркируют самые разнообразные объекты, включая следы деятельности человека, но в целом маркировочное поведение выражено слабее, чем у “эмоциональных” особей. Способы маркировки: мочевые точки, экскременты, потирание брюшком и паховой областью, валяние (последнее чаще на грязи, сырой коре, обгорелых пеньках и головешках, следах лисицы).

*“Эмоциональные” особи* Маркируют разнообразные предметы, за исключением мест со своими запасами корма. Часто трутся брюшком и паховой областью о предметы. Самцы метят мочой и экскрементами следы самок, но никогда не валяются и не трутся о снег на следах самок. После встречи со свежими следами деятельности человека часто валяются в снегу или трутся о снег.

## 7. Комфортное поведение

Комфортная и игровая деятельность свойственна в равной степени всем возрастным и половым группам куниц. Между “спокойными” и “эмоциональными” особями различие только в продолжительности такой деятельности: у “спокойных” она значительно продолжительнее.

*Спокойные” особи* Часто и подолгу валяются в снегу, ныряют в него на ходу и с деревьев, скользят по снегу.

*“Эмоциональные” особи* После больших снегопадов любят прыгать в снег с деревьев. Иногда играют с сучком или травинкой, качающимися, как коромысло. Всегда в укрытии. Нередки случаи падения в снег при перепрыгивании с дерева на дерево, или падение на твердые предметы при прыжках с дерева (сучки под снегом, пеньки, твердый наст). В таких случаях после удара долго мчатся длинными рикошетирующими прыжками.

## 8. Ориентировочно-исследовательская активность

**“Спокойные” особи.** Часты пространственные ориентировочные реакции, особенно вертикальные. Исследуют различные предметы: ящики, упавшие ветки, шуршащие о снег стебли трав, дупла, пучки листьев, пустоледки и др.

**“Эмоциональные” особи.** Ориентировка чаще всего на возвышенных местах: снежных бугорках, пеньках. Ориентировочные реакции более часты и длительны, чем у “спокойных” особей. Прежде чем изменить направление хода, долго топчутся на месте. Интерес ко всему необычному очень “настороженный”.

### 3.3.1. Объекты и события естественной и антропогенной природы – носители сигналов, актуализированных куницами в процессе их активности

Для “спокойных” и “эмоциональных” особей в сравнительном плане дается перечень объектов и событий, на которые они реагировали в процессе суточной активности. Так, для 20 куниц, выращенных в рекреационных зонах, отмечено:

- 1) количество разнообразных антропогенных объектов, на которые куницы реагировали, всего: 32;
- 2) всего объектов антропогенной природы, использованных в питании – 11;
- 3) естественных кормов – 11;
- 4) видовое разнообразие животных, на следы деятельности которых реагировали куницы – 17;
- 5) другие объекты естественной природы, на которые реагировали куницы – 44.

### 3.4. Анализ материала и некоторые обобщения

Преобладание в антропогенной среде “спокойных” особей свидетельствует об упрощении этологической структуры популяции куниц, о снижении роли одного из факторов создания генетического разнообразия – сбалансированного полиморфизма.

“Эмоциональные” особи куниц появляются на участках с максимальной антропогенной нагрузкой обычно только после больших снегопадов и метелей, когда следы человеческой деятельности скрыты снегом. При долгом бесснежье эти участки редко посещаются даже “спокойными” особями, порог эмоциональной напряженности которых значительно выше.

Самцы куниц оказались более чувствительными к изменениям межвидовых информационных связей; межвидовая коммуникация в антропогенной среде выражена у них слабее, чем у самок. Этот процесс сопровождается усилением внутривидовой коммуникации: характер поведения самца может резко измениться, приближаясь по большинству параметров к поведению самки, на участке которой он обитает. Причем перенимается не только характер реагирования на сходные сигналы, но и степень эмоциональности.

По-видимому, в зеленых зонах крупных населенных пунктов, в рекреациях, даже такие настоящие хищники, как куница лесная, занимают ниши "мусорщиков", становятся отчасти всеядными. В результате этого устанавливается много новых связей с измененной человеком средой. Следовательно, проблемы сохранения видового разнообразия для большинства видов млекопитающих в антропогенной среде не существует, если установлен жесткий контроль за браконьерством и нарушением местообитаний животных в рекреациях. Любой из исследованных нами видов (лисица, енотовидная собака, барсук, хорь, куница, горностаев, ласка, заяц-беляк, белка, косуля, кабан, лось) адаптируются к антропогенной среде, находят здесь более разнообразную кормовую базу, богатую сигнально-информационную среду и плотность их популяций здесь выше, чем в удалении от города.

Антропогенная нагрузка на лес особенно велика осенью, когда грибники перемешивают опад в поисках грибов буквально под каждым деревом и валежником, перепахивая даже почву. Тем не менее, после первого снега встречаются следы лосей, косуль, кабанов, лисиц, куниц, горностаев, ласок, зайцев-беляков. Очень "плотное" использование среды, например, куницей, говорит о большой нагрузке на биотопы в пригородных зонах по сравнению с удаленными районами. Здесь более интенсивный оборот вещества, более насыщенное информационное поле.

Отмеченное нами, охотничьими организациями и егерями снижение численности и даже исчезновение ряда видов млекопитающих в зонах рекреаций является следствием деятельности этих организаций (в зеленой зоне г. Самары официально разрешен отстрел лося, кабана, косули – например, в районе "Сорокины хутора"), или, точнее, бездеятельности. Так, в том же районе, в пойме Волги между Самарой и селами Рождествено и Выползово за 17 лет работы по сбору полевых материалов неоднократно отмечались попытки отлова куниц в дуплах, установка капканов и разного рода ловушек на куньих, вплоть до квалифицированных охотничьих путиков с разбросанными приманками, преследование и отстрел косуль. По следам вытрапливаемого самца куницы был обнаружен даже мешок с капканами, край которого был выкопан из-под снега зверьком.

Все это оказывается возможным либо из-за бездеятельности соответствующих служб, либо по их прямому попустительству.

Важную роль в сезонной динамике популяции куниц рекреационных зон г. Самары играет их миграционная активность. Несмотря на интенсивный браконьерский отлов куниц в рекреациях зверьки ежегодно вновь появляются на этих территориях. Однако их количество неодинаково в пойменных угодьях, граничащих с Жигулевским заповедником, и в левобережных районах (Сорокин хутор, Горелый хутор, окрестности пос. Управленческий). В пойменных угодьях в начале зимы численность куниц всегда выше, чем в левобережье. Это объясняется миграцией зверьков с территории заповедника. Характер и интенсивность миграции в разные сезоны года неодинаковы. Так, осенью и в начале зимы зверьки чаще покидают территорию заповедника, зимой и в начале весны, напротив, откочевывают в заповедник. Этот процесс усиливается в феврале, когда пойменные угодья наиболее интенсивно посещаются лыжниками. Аналогичная закономерность была отмечена в Башкирском государственном заповеднике (Мозговой, Сигарев, 1979).

## **Тема 4. Сигнальное поле: коммуникативное и маркировочное поведение млекопитающих**

### *4.1. Введение и литературный обзор*

Концепция, а позже теория, биологических сигнальных полей была создана школой зоологов Московского госуниверситета как результат развития классической полевой и популяционной экологии, дополненной изучением анализаторных систем – сенсорная экология (Формозов А.Н., 1952; Шилов И.А., 1977, 1982; Симкин Г.Н., 1983; Наумов Н.П. и др., 1981). Это не случайно, так как различные формы коммуникаций, сигнально-информационный обмен очень важны в популяциях.

В конце 70-х годов концепция вылилась в стройную теорию сигнального (биологического) поля млекопитающих (Наумов Н.П., 1977).

В 50-х годах полевая экология была обогащена методом троплений наследов животных (Насимович, 1955), являющимся в настоящее время основой методики зимних учетов численности млекопитающих. Метод зимних троплений следов животных прост, доступен любому полевому экологу. Однако, характер собранного материала и особенно его интерпретация носили, в основном, вещественно-энергетический характер. Процессы сигнально-информационного обмена в популяциях изучаемых видов оставались вне сферы внимания экологов из-за отсутствия теоретической базы таких исследований и метода их количественного выражения. Этот недостаток был устранен при создании теории сигнальных полей млекопитающих.

Известно (Наумов Н.П., 1977), что биологическое сигнальное поле – это информационная составляющая экологической системы – особи, популяции, биоценоза. Однако адекватные методы описания и анализа сигнальных полей как информационных систем разработаны не были (Никольский А.А., Новикова О.Б., Наумов Н.П., 1975). Первоначальный вариант одного из возможных методов количественной и качественной оценки сигнальных полей был предложен в 1980 году Д.П. Мозговым, а к 1992 году был собран и обработан достаточный для его оценки полевой материал (Мозговой Д.П., Розенберг Г.С., 1992).

Теория биологических сигнальных полей млекопитающих и метод натуральных исследований полей на основе тропления следов животных с выделением элементарных двигательных актов как единиц поведения, позволяют описать и поведение животных в естественных условиях в снежный период года. Наибольший интерес при исследовании поведения представляет коммуникативная активность млекопитающих в сигнально-информационных полях.

По литературным данным, у некоторых видов млекопитающих отмечается тенденция формирования популяций, тяготеющих к антропогенному ландшафту, например, у волка ("Волк", 1985). Полагают, что у него могут формироваться две группы популяций – малонарушенного и антропогенного ландшафта. Первые избегают человека, вторые тяготеют к населенным пунктам. Аналогичное явление отмечено нами для лисицы и куницы в рекреационной зоне большого города и в Башкирском государственном заповеднике (Мозговой, Розенберг, 1992). В основе такой дивергенции лежит, вероятно, генетически определенная разная выраженность оборонительного поведения по отношению к человеку и следам его деятельности.

В связи с этим представляется интересным изучить коммуникативную и маркировочную активность особей таких популяций в антропогенной среде. Материалом могут служить данные троплений следов животных с детальным фиксированием любых актов коммуникативной и маркировочной деятельности (дефекация, уринация, потирание о снег и предметы брюхом или паховой областью и т.п., а также реакция на следы деятельности своего и других видов животных и человека).

Так, например, при средовом сигнальном обмене у куниц характер поведения самца может резко изменяться, приближаясь по большинству параметров к поведению самки, на участке которой он обитает. Причем, перенимается не только характер реагирования на сходные сигналы, но и, например, степень эмоциональности, легко прослеживаемая при троплении зверьков. По-видимому, в среде, испытывающей интенсивную антропогенную нагрузку, формы контактов между особями одного или разных видов более пластичны, чем в естественных условиях. Более того, у самца меняется и темп активности (собственное, или характерное время), приближаясь к таковому у самки, по участку которой он передвигается. И это – на фоне вообще более высокого темпа активности куниц в антропогенной среде по сравнению с естественной, например, в Башкирском заповеднике. Для самок подобная особенность поведения не отмечена. Причина, по-видимому, в том, что самки всегда с большой осторожностью относятся к следам деятельности человека, более интенсивно используя в антропогенной среде компоненты естественной среды (Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой, Юдина, 1995).

Этому процессу можно дать количественное выражение, используя параметрическую структурированность сигнальных биологических полей.

## 4.2. Общая характеристика маркировочного поведения

В работе использованы понятия: "маркировочное поведение", "сигнальный пункт", "тергоровый рефлекс", "маркировка", "сигнал", "знак", "коммуникация". Здесь они понимаются и используются в следующей трактовке:

– *Маркировочное поведение* – это "такое поведение, при котором животное оставляет запаховые метки, имеющие информационное значение для особи, оставившей их, или для других особей того же вида, и которое является основой для коммуникации в отсутствие одного из партнеров" (Рожнов, 1983. С. 8).

– *Сигнальный пункт* – это места, где животные периодически оставляют запаховые метки для внутривидового общения.

– *Тергоровый рефлекс* – это потирание загривком и спиной рядом с источником запаха секрета анальных желез или на нем.

– *Маркировка* – это аспект организации отношений между животными.

– *Сигнал, знак* – "поскольку по каналу связи может быть передан только материальный носитель – физическая часть сигнала животного – но не его значение (сопоставимое с носителем в процессе кодирования-декодирования информации), ясно, что сигналы животных являются знаками (какова бы ни была их информационная нагрузка)" – Марков В.И. и др., 1983.

– *Маркировочное поведение млекопитающих* – это один из основных аспектов воздействия на среду, формирования сигнального поля. Как и любые другие изменения среды животными, маркировка позволяет осуществлять не прямые контакты между особями, но с усиленным коммуникативным эффектом.

Маркировочная деятельность видоспецифична и в то же время разнообразна у одного вида как по стимулам, вызывающим ее, так и по формам маркировки. Например, для куньих отмечено 15 разных форм маркировочного поведения. У лисы высок уровень обонятельного поведения: более 37% ориентировочного поведения связано с обонянием. На слух и зрение приходится 55%, на осязание – 8% (Заболотских Ю.С., 1983). У псовых чаще распространена маркировка мочой, а у куньих – экскрементами (Жорытин, 1979), хотя в целом для куньих об этом известно мало. У хорька отмечены различия в оставлении меток между полами, разными возрастными группами и физиологическим состоянием особей. Так, самцы чаще самок оставляют мочу (самцы – 90%, самки – 10%), самцы чаще купаются в пыли (75% и 25%), самки чаще оставляют экскременты и потираются анальной областью (самцы – 40%, самки – 60%), взрослые метят чаще, чем молодые; при гоне резко возрастает

мечение мочой, причем у самцов чаще, чем у самок; доминанты чаще метят, чем подчиненные. По запаху мочи зверьки могут различать пол, возраст, индивидуальные особенности особи (Рожнов, 1983). Существуют внутри- и межвидовые отличия и по реакции на маркировку – продолжительность обонятельных реакций (Корытин, 1979).

Концепция сигнальных полей млекопитающих и используемые методы их натуральных исследований позволяют дать количественную и качественную оценку маркировочного поведения и реакций на следы деятельности животных своего и иных видов.

#### *4.3. Описание сигналов поля, вызывающих маркировочное поведение*

Маркировочное поведение и реакцию на метки и иные следы деятельности особей своего и иных видов можно рассматривать как коммуникативную составляющую сигнального поля. Их изучение включает в себя следующие операции:

- описание сигналов поля, вызывающих соответствующее поведение;
- описание поведенческих реакций на соответствующие сигналы поля.

Первый подход позволяет дать характеристику поля в его коммуникативном аспекте, второй – характеристику коммуникативного поведения, включающего и спонтанную маркировочную активность.

Описание и классификация объектов среды – носителей сигналов, вызывающих маркировочное поведение (запаховые метки других особей своего и иных видов, собственные запаховые метки, изменение привычной обстановки и др.) характеризует *величину* коммуникативной составляющей поля. *Анизотропность* коммуникативной составляющей поля описывается частотой повторных встреч сигналов, вызывающих маркировочное поведение. *Напряженность* коммуникативной составляющей поля описывается числом элементарных двигательных реакций в ответ на сигналы поля, вызывающие маркировку.

Все эти параметры поля можно рассчитать:

- для отдельных особей при повторных троплениях в течение всего снежного сезона года (осенне-зимний, зимний, зимне-весенний периоды);
- для разных половых и возрастных групп;
- для разных видов в сравнительном аспекте;
- для сигналов антропогенной природы;
- для сигналов “личного пользования” (мечение кормных участков и т. п.), популяционного уровня и уровня коадаптивного комплекса видов.

Разные формы маркировки порождают сигналы разной длительности воздействия. Например: "сигнальные пункты" – места, где животные постоянно оставляют метки при их посещении; мочевые точки на следовой дорожке; места, о которые зверек трется брюшком и т.п. По В.В. Рожнову (1984) место, о которое трется брюшком куница, может сохранять запах до 1 месяца.

#### *4.4. Описание поведенческих реакций как ответа на маркировку и иные следы деятельности животных*

Коммуникативное поведение, включая маркировочную активность, складывается из пространственного, временного и ситуационного аспектов. Выделение и подсчет разных форм маркировочной активности составляют *пространственный* аспект коммуникативного поведения. Подсчет количества элементарных двигательных реакций в каждой форме маркировочной активности составляет *временной* аспект коммуникативного поведения. Подсчет однотипных форм маркировочного поведения составляет его *ситуационный* аспект.

Коммуникативное (включая маркировочное) поведение во всех трех его аспектах можно описать:

- для разных видов и внутривидовых групп;
- в разные периоды снежного сезона года;
- в ответ на антропогенные сигналы.

Конкретные формы маркировочной активности как ответа на соответствующие сигналы могут быть очень разнообразными. Так, для куных, активных зимой в средней полосе России, В.В. Рожнов (1983) описывает следующие формы маркировочного поведения :

- моча + экскремент (все куны);
- моча стоя, выгнув спину и с боковым покачиванием;
- моча при движении над маркируемым объектом (каменная куница);
- моча над маркируемым объектом движением брюха вперед (ласка, горноста́й, норка, хорь);
- секрет брюшной железы, потирание брюхом;
- валяние в снегу и потирание спиной (все куны).

При всех этих формах маркировки основная роль в химической коммуникации принадлежит моче.

У куных сильнее, чем у других видов, выражены пассивно-оборонительные реакции на запахи более крупных видов своего семейства и, наоборот, положительные реакции на запахи хищников других семейств отмечаются в 3 раза чаще, чем отрицательные (Корытин,

1979). По-видимому, эти хищники относятся к одному коадаптивному комплексу, где наиболее ярко выражен комменсализм.

На основе таких реакций на запахи хищников других видов можно определить видовой состав коадаптивных комплексов экологически близких видов (Мозговой, Розенберг, 1992). Наблюдения за зверями в вольере показывают, что запах хищников другого вида вызывает напряженность нервной системы, ведущую к внутривидовой агрессии (Корытин, 1979). В естественных условиях такое напряжение приводит к смене зон активности: уход на деревья у куницы, или под снег у горноста и ласки (Мозговой, Розенберг, 1992).

Существуют некоторые поведенческие реакции в ответ на запаховые сигналы, которые не являются собственно маркировочным коммуникативным поведением. Например,

– подражательные реакции на следы деятельности своего и других видов;

– “тергоровый рефлекс” (от лат. тереться, валяться на спине). Это потирание спиной, шеей, загривком на источнике запаха или рядом с ним.

Предполагают, что его функция – запаховая имитация, запаховая мимикрия.

На основе собранных полевых материалов можно описать и проанализировать такого рода реакции и рефлексy в связи:

- с поведенческим контекстом, в котором они проявились;
- с мотивацией, проявляющейся в ведущей форме поведения;
- с характером сигналов, вызвавших их;
- с полом, возрастом и видом животного.

Основная форма восприятия запаховых меток (мочи, экскрементов, секретов желез) – это обоняние. Так, по С.А. Корытину и др. (1983) и М.Д. Азбукину (1983) чувствительность обонятельного анализатора меняется у собачьих по сезонам, достигая максимума весной и осенью. Летом и зимой она минимальна. Авторы связывают это с перестройкой половой циклики по сезонам. По С.А. Корытину (1979) дальность причуивания минимальна у куньих и виверровых. У лисицы она равна в среднем 7,7 м, максимальная на открытых пространствах 150 м, у колонка – 2,3 м, горноста – 1,5 м. Дальность причуивания увеличивается с ноября по апрель и при повышении температуры.

На экспериментальном материале С.А. Корытин (1979) показал, что продолжительность и частота обонятельных реакций падает в ряду лисица – колонок – горноста, т.е. от крупных к более мелким видам, а в пределах отряда хищных млекопитающих минимальная продолжительность обонятельных реакций у куньих и виверровых, а максимальная – у псовых. У лисицы, например, продолжительность реакций на

запаховые метки максимальна у всех молодых особей, а у старых этот показатель изменчив для разных особей. Таким образом, чем более древний эволюционно вид, тем меньше продолжительность обонятельных реакций и тем больше у него пахучих желез.

Используя материалы троплений наследов животных и параметрические свойства сигнальных полей, можно:

- выявить чувствительность обонятельного анализатора (дальность причувствования) у разных особей и групп по сезонам. Показателем здесь будет длина прямого хода (без отклонений в стороны) до объекта, несущего запаховую метку;

- количественно определить *продолжительность* обонятельных реакций на запахи других видов и особей своего вида (по числу элементарных двигательных реакций, составляющих целый поведенческий акт);

- *частоту* реагирований (по числу повторных однотипных реакций на запаховые сигналы);

- *диапазон* разных поведенческих ответов на запаховые сигналы, т.е. величину изменчивости ответов (по общему количеству разных форм реагирования на запаховые сигналы).

Все эти особенности обонятельных реакций могут быть изменены у разных видов и внутривидовых групп. Так, по С.А. Корытину (1979) более изменчивы обонятельные реакции у видов с более развитой психикой (псовые), а в пределах вида – у самок, у которых поведение в целом более лабильно, и у взрослых особей, у которых поведение менее шаблонно.

Можно определить и влияние антропогенных факторов на обонятельные реакции животных в естественных условиях. Т.е. проследить корреляцию между обонятельным поведением во всех его параметрах и степенью антропогенного воздействия (по числу сигналов антропогенной природы и реакций на них, в процентном отношении от общего числа сигналов и поведенческих реакций). По характеру ответных поведенческих реакций на запаховые антропогенные сигналы можно определить степень адекватности реакций, т.е. соответствия ответного поведения сигналу.

Маркировочное поведение и реакции на запаховые метки не ограничиваются перечисленными формами и функциями. Поиск новых форм маркировочного поведения и их функциональной обусловленности – увлекательная и имеющая большое практическое значение работа. Так, например, можно проследить связь запаховой маркировки с эмоциональным состоянием животного и типом его нервной деятельности. С.А. Корытин (1979) показал, что при опасности, тревоге, испуге, раздражении, агрессии мечение осуществляется чаще и усиливается за-

пах меток. В естественных условиях к таким последствиям приводит преследование животного, подозрительный шум, голодное возбуждение. В период гона моча меняет цвет (у лисицы, например, становится желто-коричневой).

Поведенческие реакции на запаховые метки различаются и у животных одного вида с разным типом нервной деятельности. Это можно проследить на примере куницы лесной, у которой удалось по поведению в сигнальном поле выделить 2 типа: спокойные и агрессивные особи (включая трусливых).

По маркируемым объектам можно уточнить пол животного. Так, у лисиц самки чаще маркируют мочой ровную поверхность, покопки, следы других животных и человека, комки снега, снежные бугорки и другие невысокие предметы (не более 20 см в высоту). Самцы же маркируют преимущественно более высокие предметы, стебли и куртинки трав, кустики.

Маркировочное поведение может иметь разную интенсивность в зависимости от силы конкурентных отношений как внутри популяции, так и внутри коадаптивного комплекса экологически близких видов: при малой связи (конкуренции) маркировочное поведение имеет "размытый" характер, при большой – более "четкий". Используя материал троплений следов жизнедеятельности млекопитающих, можно проследить эту зависимость на уровне внутривидовых групп, популяций и коадаптивных комплексов видов и дать ей строгую количественную оценку.

#### *4.5 Коммуникативные связи в коадаптивном комплексе экологически близких видов*

При исследовании коммуникативной активности животного определенного вида нужно четко представлять себе положение этого вида в "социуме" – коадаптивном комплексе экологически близких видов. Такие комплексы являются структурными и функциональными элементами биоценоза.

В пойменных угодьях Самарской области сочленами одного из коадаптивных комплексов являются 8 видов: лисица, барсук, выдра, хорь, куница, норка, горностай и ласка. Такова, по-видимому, естественная длина иерархического ряда системы "коадаптивный комплекс видов". (Интересно сходство с длиной рядов, выведенных Реймерсом (1983) для функциональных систем). В условиях рекреации в настоящее время три вида либо исчезли, либо на грани исчезновения. Это выдра, хорь и норка. Барсук же в зимний период не активен.

Анализируя положение каждого вида в коадаптивном комплексе, мы, по существу, определяем положение части в целом, то есть то, что Бергаланффи назвал “динамическим порядком” как основой органической регуляции (Сетров, 1972). Это положение характеризуется первичной активностью части по отношению к целому и другим элементам в иерархическом ряду, то есть в системе экологически взаимосвязанных видов: при коммуникации максимальное внимание направлено на доминантный вид и следы его деятельности. Однако, если численность доминантного вида высока, наступает момент, когда после очередного контакта со следами его деятельности другие виды покидают данные уголья. Например, куница после в среднем 6 реагирований на следы лисицы переходит к верховой активности – уходит на деревья, – горноста́й покидает околотовный биотоп (Мозговой, Розенберг, 1992). Следовательно, существует какой-то “порог реагирования” на следы деятельности доминантного вида, превышение которого вызывает пассивно-оборонительную реакцию у субдоминанта данного коадаптивного комплекса.

Любопытна аналогия с внутривидовыми механизмами динамики численности: при росте плотности популяции растет информационная насыщенность биологического сигнального поля, вызывающая изменение поведения (агрессия, агонистическое поведение), а последнее ведет к нарушению физиологических функций организма. В результате повышается смертность и миграция особей.

Если это так, то коадаптивный комплекс видов находится в динамическом неустойчивом равновесии. Снижение численности доминантного вида приводит к росту численности вида, экологически наиболее близкого к доминанту. Хотя в целом структура информационных связей коадаптивного комплекса – это стабильный во времени феномен. Чтобы группа – коадаптивный комплекс видов – выступала как единая система, необходимы интегрирующие, организационные механизмы. Одним из таких механизмов являются сигнально-информационные связи. Возможно, что эти связи, представленные движением информации от доминантных видов к субдоминантным, при увеличении видового разнообразия коадаптивного комплекса ослабевают. Тогда размер группы конечен и в нашем случае равен 8 видам (минимум – четырем). По-видимому, таковы естественные пределы группы, в которых она может функционировать как единое целое – коадаптивный комплекс видов.

Сейчас неизвестно, в чем привлекательность вида-доминанта для других видов коадаптивного комплекса (так же, как и доминантной особи в одновидовой социальной группе). Имеется только ряд предположений. Например, определенная форма активности стимулирует у реципиента такой же вид активности, так как наблюдаемое моторное

исполнение данного акта облегчает его исполнение субдоминантом (например, реакция на сигнал опасности, новый для воспринимающей особи). Иными словами, восприятие совершаемых действий облегчает их моторное исполнение. Имеет место опосредованное обучение новым двигательным актам – приобретение навыков. Так, лисица, как правило, в рекреациях адекватно реагирует на следы деятельности человека. И соответствующий навык воспринимается куницей, впервые встретившей тот или иной сигнал антропогенной природы.

Межвидовые интегрирующие механизмы в группе экологически близких видов базируются на информационных связях. Однако, характер такой информации (то есть, “информация о чем?”) в течение года меняется. Осенью и в начале зимы, при формировании новой структуры территориальных отношений на внутривидовом уровне, тенденция консолидации с другими видами так же базируется на *территориальных* отношениях. Позже, зимой, доминирующее положение занимают *пищевые* отношения.

Значит, и структура сигнального поля, и коммуникативное поведение в сигнальном поле коадаптивного комплекса видов подчиняются в снежный период года двум основным функциям: территориальности и трофической. Ключ к пониманию особенностей коммуникативного поведения зимой лежит в сфере именно этих форм поведения как на внутривидовом, так и на межвидовом уровнях. Так, при росте плотности популяции лисиц в рекреациях зимой куницы чаще ходят “грядой”, а горностаи вытесняются из околородных биотопов. Поэтому снижается их встречаемость в окрестностях крупных населенных пунктов (*территориальность*). Другой пример: при плотном насте в конце зимы горностаю и ласке трудно попасть в подснежные ходы и гнезда мышевидных грызунов. Но на следах лисицы, проломившей наст, или на ее раскопке это сделать легко. Сюда же относится поедание куницей остатков трапезы лисицы (*питание*).

## **Тема 5. Сигнально-информационная характеристика среды обитания млекопитающих**

### **5.1. Введение**

В настоящее время одной из важнейших задач экологии является целенаправленное формирование антропогенных систем, в которых интересы природы и человека совмещены. Функционирование таких систем должно осуществляться в оптимальном для обоих компонентов режиме. Для этого нужно знать ключевые параметры в структуре и функционировании экологических систем. Такие параметры и учитываются при моделировании сложных систем и их натурном исследовании. Как правило, это вещественно-энергетические характеристики. И хотя известно, что в основе управления вещественно-энергетическими процессами в живой природе лежат информационные механизмы, последние изучаются слабо из-за отсутствия соответствующих концепций и методов.

Этот пробел в какой-то мере восполняет теория сигнальных полей млекопитающих (Наумов, 1973, 1977) и разработанный в 1980 г. метод их натуральных исследований (Мозговой, 1980; Мозговой, Розенберг, 1992).

В аспекте данной теории одним из ключевых параметров во взаимоотношениях между средой и животными является сигнально-информационный потенциал среды. Действительно, по Наумову (1977) именно среда является местом аккумуляции, хранения и переработки биологически активной информации. Упомянутый выше метод позволяет собрать необходимый полевой материал и дать сравнительную оценку информационного потенциала среды в широком диапазоне антропогенного воздействия на природу.

Широта информационного потенциала среды не связана с территориальными границами изучаемых экосистем (особи, популяции, коадаптивного комплекса видов, биоценоза). "Существенной особенностью экосистем, отличающей их от геосистем, является то, что второй их компонент – "среда", "ойкос", "дом" – не есть нечто постоянное. Его состав, его территориальные границы определяются через связи хозяина и окружающей действительности. Обычно среда, дом – это та часть реального мира, с которой "хозяин" связан прямыми или обратными связями. Поэтому в понятии "экосистема", как нам кажется, территориальный аспект, вопрос о границах, как правило, отступают на второй план" (Грусов Ю.П., 1983. С. 82).

Это действительно так. Здесь границы другие – информационные, и пространство другое – информационное. Именно такие (сигнально-информационные) аспекты среды и составляют предмет исследований в данной теме.

При исследованиях подобного рода нужно помнить, что животные способны анализировать многообразные отношения между предметами и явлениями. Причем в процессе этого анализа один из предметов выступает в качестве “знака” другого предмета или явления. Именно в сигнальных (знаковых) отношениях заключена генеральная линия развития поведения животных: эволюционируют сигнальные отношения.

Эти отношения видоспецифичны. На животных воздействует не сам предметный мир, а то знаковое (сигнальное) представление о нем, которое сложилось у особи в процессе онтогенеза. Например, для выдры сигнальное значение имеет плеск воды, а не шум листвы деревьев, для куницы – шорох веточки о снег, а не свист ветра в кустарнике, для лисицы – тихий шорох под снегом, а не рев машин на недалекой трассе и т.п.

Значит, реакция куницы на шорох скребущего о снег стебелька травы (знак) передает то внутреннее состояние, которое выступает в качестве значения. Характер самого поведения – какой-то реакции куницы на шелест стебля – двойственен, поскольку он включает в себя и внутреннее состояние особи (поисково-пищевая мотивация), и чисто физический акт – движение в сторону шелеста. Если это так, то степень значимости сигнала можно выразить количественно – числом повторных реагирований на сходные объекты, носители данного сигнала.

Одним знаком может быть связано несколько вариантов решений или даже их пучков – программ – если все они связаны одним значением. Их количество зависит от уровня развития анализаторных систем. И наконец, разные программы поведения по-разному детерминированы знаками: репродуктивные – жестко, пищевые – свободнее, ориентировочные – очень широко.

## *5.2. Характеристика среды обитания через величину сигнального поля*

Наиболее полную сигнально-информационную характеристику среды обитания млекопитающих дает описание их сигнальных биологических полей. Сигнальное поле описывается тремя параметрами – величиной, анизотропностью и плотностью, – отражающими, соответственно, экстенсивность, информационную нишу и интенсивность сигнального поля животных. Первый параметр представляет преимуще-

ственно сигнально-информационный градиент среды, второй – в равной мере и средовое воздействие, и информационную валентность животного.

Под информационной валентностью понимается диапазон значимости всего ряда актуализированных (воспринятых) животным в течение его двигательной активности сигналов. Например, для взрослых самцов куниц лыжня или место отдыха людей имеют положительную значимость как сигналы возможной пищи. Именно эта внутрипопуляционная группа куниц максимально проявляет тенденции “нахлебничества” в рекреационных зонах. Самцы в процессе двигательной активности ищут такие объекты среды (лыжни, “пикники”, натоптанные людьми площадки, старые кострища и т.п.). Следовательно, их относительная встречаемость, например, на 1 км хода, выше, чем других объектов среды, носителей иных сигналов. А свежий след лисицы после нескольких столкновений с ним воспринимается негативно, и в дальнейшем самец избегает этого объекта среды. В результате, относительная встречаемость следов лисы ниже, чем других объектов сигнального поля. Для самок куниц, наоборот, положительную значимость имеют любые сигналы естественной природы и отрицательную – сигналы антропогенного характера (Мозговой, Розенберг, 1992). Соотношение положительно, безразлично и отрицательно воспринимаемых сигналов и показывает диапазон информационной валентности животного.

Потенциально сигнальное значение для особи могут иметь любые объекты и события биологической и физико-химической природы. Однако, количество реальных носителей сигналов ограничено и определяется как особенностями среды – места хранения информации, – так и спецификой информационных ниш отдельных особей и видов млекопитающих. Показателем информационного градиента среды может служить количество *разных* объектов и событий среды, носителей значимых для животных сигналов, то есть актуализированных животными в процессе их активности.

Для сигнально-информационной характеристики среды можно ограничиться этим показателем.

### *5.3. Характеристика среды обитания через величину и анизотропность сигнального поля*

Анизотропность сигнального поля млекопитающих – наиболее емкий и неоднозначный по смыслу параметр информационной составляющей экологической системы. Количественно она выражается числом *всех* объектов и событий среды, носителей актуализированных особью сигналов, на единицу хода особи.

Если величина сигнального поля характеризует широту информационного потока в системе, а напряженность поля, – интенсивность потока, то существенная характеристика анизотропности как информационной ниши животного зависит также и от соотношения этого параметра с другими, в частности, с величиной сигнального поля. Так, если анизотропность сигнального поля велика, значит адекватность особи данной среде в ее сигнальном проявлении тоже высока. Если же одновременно и величина сигнального поля большая (в сравнительном аспекте), значит сигнально-информационная среда максимально знакома особи и поведение ее в этой среде почти стереотипно.

Если же при большом показателе анизотропности величина сигнального поля мала, экологическая ниша особи в этой среде очень узкая, или среда почти незнакома, хотя и благоприятна для особи.

Значит, для более реальной и более полной оценки информационных параметров среды должны учитываться и особенности информационной ниши животных, выбранных в качестве репера. В этом случае степень предпочтения отдельных носителей сигналов описывается отношением *разных* объектов и событий среды, вызвавших реакцию особи, к их общему количеству на единицу хода животного (1 км, или на единицу хода, отвечающую характерному времени животного).

Таким образом, в параметрах сигнального поля показателем вероятности выбора того или иного объекта или события как носителя сигнала, в процессе двигательной активности особи выступает отношение величины сигнального поля к его анизотропности. То есть, отношение числа *разных* объектов, имеющих сигнальное значение, к их *общему числу* в единицу характерного времени.

Может создаться впечатление, что при таком подходе, когда учитываются информационные ниши животных, оценка информационного градиента среды подменяется оценкой информационной валентности особи. Однако нужно помнить, что информация рассматривается "...как отраженное (разрядка наша – Д.М., Г.Р.) разнообразие, т.е. воспроизведение разнообразия одного объекта в другом объекте в результате их взаимодействия..." (Урсул, 1973. С. 58). Следовательно, информационную оценку среды, равно как и ее отдельных элементов – объектов и событий – можно дать только через их отражение особями.

Появляется возможность дифференцированной оценки отдельных сигналов среды для разных особей, популяций и видов млекопитающих. Например, сигналов антропогенной природы, или сигналов, обслуживающих внутри- и межвидовые коммуникации. Так, куница в процессе двигательной активности воспроизводит (отражает) широкий диапазон сигналов, оставленных в среде лисицей. Лисица же наиболее широко отражает сигналы поля внешнего самоконтроля – свои и других особей

своего вида – и сигналы антропогенной природы. Сигналы, оставленные, например, лаской, для лисицы и куницы оказываются малоинформативными (Мозговой, Розенберг, 1992).

Этот пример показывает, что можно не только получить общую информационную оценку среды или ее отдельных элементов, но и раскрыть механизм взаимодействия между ее отдельными компонентами. В данном примере количественно выражена сигнально-информационная зависимость видов одного коадаптивного комплекса и показано направление движения информации антропогенной природы внутри коадаптивного комплекса экологически близких видов.

## **Тема 6. Механизмы формирования и поддержания системного единства коадаптивного комплекса видов**

### *6.1 Введение. Постановка проблемы*

Группы экологически близких видов формируют в процессе трофических, пространственных, оборонительных и комфортных взаимодействий единую сигнально-информационную сеть, “узлы” и “ячейки” которой (собственно, ее структуру) можно выявить методом анализа сигнальных полей отдельных видов и их поведения в сигнальном поле группы. Такие сети можно рассматривать как элементарную ячейку биоценотической информационной сети. Их выявление и изучение удобно проводить в рекреационных зонах крупных городов и промышленных предприятий, если здесь отсутствует неконтролируемый отстрел и отлов животных.

Особенностью коадаптивных комплексов экологически близких видов является то, что в сигнально-информационном отношении они формируются вокруг доминантного вида (в нашем случае – лисицы). И вслед за динамикой популяции такого вида претерпевают качественные и количественные изменения.

А.В. Яблоков писал (1968): “... стайный, стадный образ жизни всегда был мощным стимулом прогрессивного развития, т.к. вел к выработке все более опосредованных отношений со средой, все большей независимости от среды” (С. 107). Опосредованные отношения со средой сохраняются и на уровне индивидуально-семейного образа жизни, причем не только на ранней постнатальной стадии онтогенеза, но и у взрослых особей. Этот принцип работает и на уровне коадаптивного комплекса экологически близких видов и, по-видимому, в определенной степени проявляется в межвидовых отношениях в экосистемах других уровней организации.

В более общей форме можно констатировать, что “принцип взаимосвязи целостности и индивидуальности”, детально описанный Ю.К. Рощевским (1978) для животного типа организации в целом и прослеженный на моновидовом уровне у разных таксонов, имеет место и у животных с индивидуально-семейным образом жизни. На основе опосредованных связей со средой у таких видов формируются поли-видовые интеграции типа коадаптивного комплекса видов, впервые наиболее полно в таком плане описанных Г.М. Длусским (1980) для пустынных муравьев. Коадаптивный комплекс экологически близких видов, в котором были прослежены опосредованные отношения со средой, отмечен для хищных млекопитающих (Мозговой, 1982, 1985). Причем,

характер таких связей, во-первых, является механизмом регуляции целостности коадаптивного комплекса, а во-вторых, демонстрирует направление связи между разными видами.

## *6.2 Задачи и методы исследования*

Исходя из изложенного, в пределах рассматриваемой темы можно выделить четыре основных задачи, раскрывающие разные стороны функционирования коадаптивного комплекса видов в своем сигнальном поле:

- 1) определение степени единства “словарного состава” в пределах коадаптивного комплекса;
- 2) определение степени влияния антропогенного воздействия на динамическое равновесие коадаптивного комплекса;
- 3) определение степени участия разных внутривидовых групп и видов в поддержании системного единства коадаптивного комплекса;
- 4) выявление возможности и характера участия отдельных видов изучаемого комплекса в функционировании других комплексов.

**1** Степень единства “словарного состава” в пределах коадаптивного комплекса экологически близких видов.

Данная задача может включать в себя следующие вопросы:

- видоспецифическая и общая для коадаптивного комплекса экологически близких видов система генерации сигналов;
- условия и ситуации использования этих сигналов животными,
- связь характера использования таких сигналов с объемом общего фонда сигналов – “словарным запасом” – у разных видов коадаптивного комплекса.

Метод исследования детально изложен в теме 2, раздел 2.1 “Введение. Методика: алгоритм описания и анализа материала”.

**2** Степень влияния антропогенного воздействия на динамическое равновесие коадаптивного комплекса видов.

Коадаптивный комплекс экологически близких видов находится в постоянной динамике, параметры которой в условиях сильной антропогенной нагрузки могут нарушаться. Возникают следующие вопросы, связанные с антропогенным прессом:

- каков допустимый диапазон отклонений от гомеостатического равновесия без потери системного единства комплекса;
- с какой скоростью восстанавливаются нарушенные коадаптивные комплексы;
- как это сказывается на их видовом разнообразии, на биомассе, на биоценологических функциях?

Например, за последние 10 лет в коадаптивном комплексе видов волжской поймы у г. Самары постепенно исчезли хорь и норка. Их экологические ниши были отчасти заняты горностаем, а для лисицы исчезли кормовые столики норок как один из важных носителей трофических сигналов. Кроме того, мускусы норок, по неизвестным пока причинам, очень притягательны для лисицы, и утрата такого компонента в сигнальном поле коадаптивного комплекса, вероятно, должна сказаться на других параметрах поля и поведения особей в сигнальном поле.

Метод исследования:

- выделение сигналов антропогенной природы, актуализированных видами коадаптивного комплекса в процессе активности;
- анализ реакций на эти сигналы разных видов коадаптивного комплекса;
- анализ реакций на эти сигналы в разных условиях среды (заповедниках, заказниках, пойменных и лесных рекреациях и др.);
- анализ реакций на эти сигналы при разных формах доминантного поведения (поисково-пищевое, оборонительное, территориальное и др.);
- анализ реакций на эти сигналы у разных внутривидовых групп, в разные этапы снежного периода года.

3. Степень участия разных внутривидовых групп и видов в поддержании системного единства коадаптивного комплекса видов.

При решении этой задачи следует помнить, что в пределах видовой популяции степень опосредованных связей со средой различна у разных внутривидовых групп. По градиенту усиления этого свойства внутривидовые группы располагаются в следующем порядке: взрослые самки – взрослые самцы – молодые особи обоих полов (Мозговой, Розенберг, 1992).

Следует также учитывать, что высокая степень постоянства состава коадаптивного комплекса видов определяется, задается главным, ведущим видом комплекса – видом-эдификатором. В нашем случае это лисица.

Виды одного коадаптивного комплекса можно сравнить по типу отношений в системе:

- разному типу сигнально-информационных отношений с другими компонентами комплекса (другими видами);
- по типу отношений с любыми другими видами ценоза (если таковые выявлены);
- по вовлеченности неживых компонентов среды как носителей актуализированных сигналов;
- по специфике отношений с антропогенными компонентами среды.

Тем самым можно определить значение каждого вида коадаптивного комплекса для сохранения единства комплекса (укрепления внутренних связей), или потенциала его изменения (при преобладании внешних связей). Существует возможность определить тип связей между видами коадаптивного комплекса:

- конкурентные;
- обусловленные внутрисистемно, т.е. не случайные, четкие связи;
- обусловленные средой, напряженные, неустойчивые;
- обусловленные и средой (внешнесистемные связи), и внутренними свойствами видов (внутрисистемные связи).

Можно описывать коадаптивный комплекс *по характеру* сигнально-информационных между видами комплекса. Наиболее близкие по экологическим требованиям виды по характеру жизненной стратегии, по-видимому, должны различаться. Интересно проследить, как это отражается на сигнально-информационных отношениях между ними.

Метод исследования:

- анализ направленности внимания и, соответственно, движения информации от вида к виду;
- анализ степени участия в этом процессе разных внутривидовых групп животных.

4. Возможность и степень участия разных видов одного коадаптивного комплекса в смежных комплексах.

По-видимому, различные коадаптивные комплексы видов млекопитающих в пределах биоценоза резко не ограничены друг от друга. Разные виды изучаемого коадаптивного комплекса в сигнально-информационном отношении могут входить в смежные коадаптивные комплексы. В результате формируется сложная “сеть” взаимосвязанных коадаптивных комплексов, “ячей” которой представлены отдельными комплексами, а “узлы” – их доминантными видами.

Каждый коадаптивный комплекс объединяют в системное единство соответствующие формы “группового” поведения. Очевидно, что при единстве важнейших форм группового поведения (пищевое, территориальное, оборонительное, комфортное), каждый смежный коадаптивный комплекс может иметь разную степень выраженности этих форм поведения.

В наших условиях лисица, как доминантный вид коадаптивного комплекса, состоящий кроме нее из барсука, выдры, хоря, куницы, норки, горностая и ласки, может входить в смежные комплексы крупных хищных (енотовидная собака, рысь, волк, в прошлом, вероятно, медведь, а сейчас – одичавшие собаки) и по некоторым формам поведения – копытных (лось, пятнистый и благородный олени, косуля, кабан). В

обоих этих комплексах “доминирующим видом” является человек, и его поведением в окружающей среде определяются доминантные формы группового поведения.

Метод исследования:

– выявление и анализ степени единства используемых сигналов видами изучаемого комплекса и другими видами, по которым есть полевой материал (волк, одичавшая собака, рысь, лось, кабан, заяц-беляк, белка).

Таким образом, весь внутри- и межсистемный анализ коадаптивного комплекса экологически близких видов может быть сведен к определенному количеству переменных, а именно к описанию отношений (функциональных зависимостей):

– внутривидовых (отношение особей друг к другу внутри популяции);

– межвидовых (между отдельными видами одного коадаптивного комплекса, включая особенности его количественного и качественного изменения в антропогенной среде);

– отношений к другим видам вне комплекса (включая человека и его деятельность);

– отношений к абиотической среде.

У такого описания экосистем есть один недостаток: не известны причины и механизмы конкретных отношений. Думается, что в большинстве случаев механизмы имеют информационную природу (особенно при анализе поведенческих отношений), поэтому и описание дается в сигнально-информационной среде.

Результатом такой работы должно быть составление нормативных показателей состояния экосистем и установление параметров допустимых отклонений от равновесного состояния без нарушения целостности системы.

“Эколог неизбежно исследует объект с очень высокой размерностью, он неизбежно должен совершенствовать свое мышление, оперируя не состояниями множества объектов, а их *отношениям* и (разрядка наша – Д.М., Г.Р., Э.В.), существенно понижая тем самым размерность, обеспечивая мысленную обозримость объекта исследования” (Пузаченко, 1987. С. 1623).

## **Тема 7. Внешние и внутренние связи в экосистеме на примере коадаптивного комплекса видов: системный анализ**

### *7.1. Введение*

Данная тема структурно сходна с темой 6, но отличается основополагающими концепциями и, следовательно, характером описания и анализа материала.

Коадаптивный комплекс экологически близких видов – это сложная система в иерархическом ряду, состоящим из следующих подсистем:

- популяционно-видовая;
- внутривидовых групп (самцы, самки, особи разных генераций и иерархических рангов, семейные группы);
- особей.

Данный иерархический ряд систем состоит из четырех уровней. Аналогично выделяются четыре уровня информационных систем, то есть четыре уровня сигнально-информационных полей. В данной работе предполагается описание и анализ внешних и внутренних информационных связей в системной иерархии перечисленных сигнальных полей.

Концептуальной основой описания данных процессов должен служить системный анализ в понимании С.И. Левушкина и И.А. Шиловой (1994): “*Система* – тип целостного объекта конкретно-научного исследования, инвариантная структура (т.е. сущность – специфика) которого определена исключительно внутренними (т.е. внутрисистемными) отношениями; *элемент* – тип целостного объекта, инвариант которого определен его внешними внутрисистемными отношениями; в системе действуют два типа прямых связей – между системой и элементом и между элементами; элементы связаны с системой прямо и (или) опосредованно (через элементы).” (С. 11, 12).

Вопрос чрезвычайно интересный, так как сигнальное поле коадаптивного комплекса видов, в свою очередь, является элементом наиболее крупного сигнально-информационного поля биосферы – поля биоценоза. При современном антропогенном воздействии на биоценозы сигнальные поля последних и их структурных элементов являются звеном (в триаде “вещество – энергия – информация”), наиболее тонко и быстро реагирующим на воздействие человека.

Сигналы, оставленные в среде человеческой деятельностью, включаются в естественное сигнальное поле коадаптивного комплекса видов, оказывая на него определенное влияние. Формой управления в коадаптивном комплексе является сигнально-информационная взаимосвязь между разными видами. Эта связь и формирует коадаптивный комплекс

как единую многовидовую систему, в которой адаптации к среде вырабатываются в процессе микроэволюции сообща всеми видами на основе сигнального обмена при первичной активности субдоминантов в иерархическом ряду видов.

Здесь следует подчеркнуть, что выделение в иерархии видов коадаптивного комплекса управляющего и управляемого звена в значительной степени условно и относительно, так как каждый вид в этом ряду является одновременно и управляющим (по отношению к следующему виду), и управляемым (по отношению к предшествующему виду). Действительно, доминантный вид комплекса – лисица – является управляемым звеном по отношению к человеку, чьи сигналы относятся к сигнальной системе более высокого уровня – биоэкологической.

Возникает естественный вопрос: не может ли человек посредством сигнального воздействия влиять на коадаптивные комплексы в нужном для него направлении? Основой для утвердительного ответа на этот вопрос может быть “закон системной дополнителности”, который гласит: “...подсистемы одной системы ( в нашем случае разные виды одного коадаптивного комплекса – Д.М., Г.Р., Э.В.) в своем развитии обеспечивают предпосылки успешного развития и саморегуляции других подсистем, входящих в ту же систему (если система не подвергается мощной внешней деформации). В то же время они в силу разнообразия и согласования своих функций обуславливают возможность динамического развития всей системы. Практически это – динамический вариант закона пространственной определенности” (Реймерс, 1983. С. 143).

## *7.2. Постановка задач*

По Реймерсу (1983) в экосистемах внутренние связи (включая и информационные - Д.М., Г.Р., Э.В.) преобладают над внешними. Следовательно, информационные связи в поле внешнего самоконтроля у особи преобладают над информационными внутригрупповыми (семейными) связями; последние преобладают над популяционно-видовыми, а они – над информационными связями внутри коадаптивного комплекса видов.

По-видимому, под термином “преобладание” в данном контексте понимается большая сила связей. Если это так, то их сила в иерархическом ряду систем от уровня к уровню снижается: максимальная на уровне особи и минимальная – на уровне коадаптивного комплекса видов (но увеличивается разнообразие проявлений). И, следовательно, длина иерархического ряда всегда конечна и не может быть большой.

Поскольку временная организация жизнедеятельности экосистем столь же важна, как и пространственная, возникает задача выявления важнейших, базовых свойств временной организации. Их удобно описывать на конкретной системе, в общую характеристику которой естественным образом входит и временной параметр. Например, на коадаптивном комплексе видов как подсистеме биоценоза. Появляется возможность акцентировать внимание не на вещественно-энергетических свойствах и связях, а на сигнально-информационных, как основе самоорганизации системы. Временной аспект информации используется как в плане сохранения устойчивости системы (при описании внутрисистемных процессов), так и в плане управления (при внешнем описании системы "коадаптивный комплекс видов" как элемента биоценоза). Временной подход позволяет, далее, разделить эти два уровня описания системы – внутреннее и внешнее описание, – так как на каждом уровне скорость протекания процессов иная, иное характерное время.

Система связана со средой при информационных взаимодействиях временными кодами с разным набором частот. Связь возникает только при наличии резонансного соответствия между частотой воздействия среды и системы, то есть частотой их ритмических колебаний. Временные кодовые механизмы и являются управляющей частью информационного влияния системы на подсистемы, слагающие ее. Но, как видно из изложенного выше, такое управление – да и принципиальная возможность взаимодействия – проявится только при временном резонансном соответствии (синхронизации) между элементами системы. Коль скоро в коадаптивном комплексе видов элементы разнообразны по массе (от лисицы до ласки), у них разные скорости метаболизма и, следовательно, разное характерное время. Но между близкими по массе видами характерное время укладывается в параметры резонансного соответствия и информация "течет" направленно от вида доминанта к подчиненным во всем градиенте видов коадаптивного комплекса, имея сигнальное, а не силовое значение. Однако, в количественном аспекте степень синхронизации может быть разной и учитывать ее сложно из-за многоплановости самого понятия "синхронизация".

По Путилову (1987 С. 46) "высокоорганизованные объекты могут реагировать на изменения внешней среды без вовлечения всех своих частей. Это позволяет им функционировать с гораздо меньшими тратами энергии". Действительно, средовые управляющие воздействия – воздействия биоценоза – воспринимаются не всеми видами коадаптивного комплекса в равной мере, а преимущественно лисицей, входящей одновременно и в другие коадаптивные комплексы Поволжья с человеком как доминантным видом. Такие процессы уже были описаны нами (Мозговой, 1986).

Ритмы и резонансы "составляют основу большинства естественных и искусственных способов передачи, селекции и хранения информации" (Путилов, 1987. С. 47). А средовая передача, селекция и хранение информации составляют сущность сигнальных полей (Наумов, 1977). По Путилову (1987. С. 69) "большинство доступных регистраций биологических колебаний одновременно находится в состоянии внешне-, меж- и внутрипараметрической синхронизации... Первая обусловлена управляющими воздействиями..., вторая – взаимодействиями между наблюдаемыми колебаниями, третья – их внутренней временной самоорганизацией". При изучении поведения животных в сигнальном поле показателями трех уровней синхронизации могут быть:

- число реакций на следы деятельности видов, не относящихся к коадаптивному комплексу (внешнепараметрическая синхронизация);
- число реакций на следы деятельности других видов данного комплекса (межпараметрическая синхронизация);
- число реакций на свои следы и следы особей своего вида (внутрипараметрическая синхронизация).

В роли "часов" может выступать любая экосистема, в которой функции "шестерен", отсчитывающих часы, минуты и секунды, выполняют слагающие ее элементы (Межерин, 1980; цит. по Путилову, 1987). В пределах коадаптивного комплекса видов функции таких "шестерен" выполняют лисица, куница, горностай и ласка. Предполагается, что часы будут продолжать идти, даже если, скажем, шестерни, отмечающие секунды (ласка, горностай), остановятся, то есть вид выпадает из коадаптивного комплекса.

Возникает вопрос: в какой мере это отразится на скорости процессов во всей системе, в нашем случае – коадаптивном комплексе видов, на способности к согласованию между разными видами и поддержанию "взаимосвязи между биоритмами, частоты которых различаются в несколько раз"? (Путилов, 1987. С. 84).

Авторы, разрабатывавшие концепцию временной организации живых систем надорганизменного уровня, считают одной из интереснейших задач применение их теоретических разработок на эмпирическом материале. В данной теме такая задача и решается. Возможность же ее постановки определяется концепцией сигнального поля Н.П. Наумова (1977) и методом его изучения на основе выделения пространственно-временных и фазовых параметров поля (Мозговой, Розенберг, 1992).

Из изложенного выше вытекает 1-я задача данной темы:

1. Определить и описать силу внутренних и внешних связей в смежных информационных системах в пределах коадаптивного комплекса видов.

Известно, что разные уровни в иерархическом ряду экологических систем отличаются функциональной, или "целевой", структурированностью. В иерархическом ряду экосистем от особи до коадаптивного комплекса экологически близких видов "целью" является сохранение гомеостатического равновесия, сохранение целостности систем всего ряда. Основу здесь составляет популяционно-видовая целостность. Все внутривидовые и межвидовые сигнально-информационные связи в пределах коадаптивного комплекса направлены на это.

Следующий экосистемный уровень биоценотический. Его сигнальное поле является "ответвлением" поля коадаптивного комплекса на новом "целевом" уровне – сохранение функциональной целостности (поддержание круговорота вещества, сопровождаемого потоком энергии) за счет структурной динамики. Иначе говоря, структурная и функциональная целостность элементов биоценоза (коадаптивных комплексов видов и фоновых видов ценоза) не существенна для этого уровня экосистемной иерархии. Существенно их разнообразие, позволяющее не терять своей функциональной целостности при различных изменениях физико-химической среды. Значит, "целью" биоценоза по отношению к своим элементам является способствование росту их разнообразия, то есть эволюции.

Вероятно, роль информационных каналов между биоценозом и его структурными элементами могут выполнять виды-доминанты коадаптивных комплексов и фоновые виды биоценоза. Если это так, то для изучаемого коадаптивного комплекса в такой роли выступает лисица и те фоновые виды, с которыми у нее установлены наиболее тесные информационные связи. В их число входит человек и следы его деятельности (Мозговой, Розенберг, 1992).

Отсюда вытекает вторая задача этой темы:

2 Определить и описать силу внешних информационных связей для подсистемы биоценоза "коадаптивный комплекс экологически близких видов".

Закон пространственно временной определенности (Реймерс, 1983) отражает тот факт, что внутри системы пространство и время упорядочены таким образом, что ее подсистемы не оставляют незаполненных пространственных (и, собственно временных) промежутков больших, чем позволяют экологические взаимосвязи между элементами, не вызывающие конкурентной напряженности. Если это так, то система "коадаптивный комплекс видов" в рекреационных зонах г. Самары не упорядочена в пространственно-временном отношении.

Выше отмечалось, что задачей выявления и количественного описания системы "коадаптивный комплекс экологически близких видов" во временном аспекте является определение в системе компонентов с

разной временной периодичностью. В нашем примере синхронизация между разными видами достигается ритмичностью их собственного времени с частотами кратными 1,5. Так, сходный темп активности, с соответствующим пространственным интервалом, отмечен для ласки на 160 м, горностая – 236 м, куницы – 383 м, и лисицы – 1000 м (Мозговой, Розенберг, 1992). Видно, что пространственно-временной интервал между разными видами неравный, однако в ряду ласка – горностай – куница он достаточно близок и кратен в среднем 1,5.

Если допустить, что длина иерархического ряда систем, выполняющих сходную функцию, равна 8 (Реймерс, 1983), то в данном коадаптивном комплексе недостает еще 4-х видов. Тогда между крайними уровнями систем иерархического ряда от ласки до лисицы пространственный интервал, кратный 1,5, должен выражаться цифрами (округленно): 200 - 240 - 300 - 380 - 490 - 620 - 780 - 1000. Теоретически можно представить следующий, возможный для условий поймы Волги, набор видов коадаптивного комплекса с рассчитанным пространственно-временным интервалом: лисица (1000 м) – барсук или енотовидная собака (780 м) – выдра (620 м) – хорь (490 м) – куница (380 м) – норка (300 м) – горностай (240 м) – ласка (200 м).

Все перечисленные виды обитают в Среднем Поволжье и, по-видимому, действительно формируют коадаптивный комплекс. Однако в зоне рекреаций г. Самары изучаемый коадаптивный комплекс не полный. До начала 80-х годов в течение снежного периода в пойме Волги у г. Самары отмечались все перечисленные виды (естественно, что барсук – только в период длительных зимних оттепелей). Затем исчез хорь, позже – выдра и в конце 80-х годов – норка. Хорь, выдра и норка исчезли в силу комплексного воздействия разных факторов, преимущественно антропогенной природы: фактор беспокойства, крайне выраженный весной, в период цветения ландышей и осенью, в период сбора грибов, а так же отстрел и отлов животных браконьерами.

По Реймерсу (1983) "Разрушение... трех простейших систем в ряду, как правило, делает невозможным существование всего ряда" (С. 158), так как различия в пространственно-временных параметрах не должны превышать трехкратного уровня, иначе не будет резонансного соответствия между смежными системами. В рекреационных зонах г. Самары, если учесть, что барсук выпадает из ряда только в зимний период, не достает трех звеньев, из которых два смежных. Следовательно, коадаптивный комплекс видов, как функциональная экологическая система, серьезно нарушен в силу, в конечном счете, антропогенного пресса.

Из всего изложенного вытекает третья задача данной темы:

3. Определить величину иерархического ряда видов коадаптивного комплекса в условиях рекреации г. Самары.

Исходя из системогенетического закона "...многие природные системы в индивидуальном развитии повторяют в сокращенной (и нередко закономерно измененной) форме эволюционный путь развития своей системной структуры" (Реймерс, 1983. С. 141). Если это так, то анализ индивидуальных (элементарных) сигнальных полей одного вида, но разных возрастных групп может показать эволюционный путь становления современной сигнально-информационной структуры поля данного вида.

Молодые особи в сигнальном поле популяции ведут себя, по-видимому, так же, как взрослые в новой сигнально-информационной среде, в новых условиях. Следовательно, анализируя характер сигнально-информационных связей вида в разных условиях, можно определить время заселения данным видом этой территории по степени "ювенильности" его реакций в сигнальном поле популяции или коадаптивного комплекса экологически близких видов.

Отсюда истекает четвертая задача данной темы:

4 Анализ сигнальных полей внутривидовых групп у разных видов коадаптивного комплекса.

Исходя из принципов системологии можно утверждать, что:

1) элементы экосистемы в вертикальной иерархии должны иметь разное характерное время (то есть, в нашем случае, в коадаптивном комплексе экологически близких видов, процессы должны протекать с разными скоростями от ласки до лисицы);

2) элементы верхнего уровня организации в экосистеме при ее вертикальной структурированности могут ограничивать организацию нижележащих уровней;

3) чем выше разнообразие элементов в экосистеме (в нашем случае – чем больше видовое разнообразие коадаптивного комплекса), тем устойчивее экосистема. Показателем устойчивости может выступать "число достоверных взаимодействий между элементами, отнесенное к общему числу таких взаимодействий" (Розенберг Г.С. Рецензия на книгу "Иерархия экосистем" О' Нейла и др. 1990. С. 85).

При характеристике экосистемы на языке "иерархии процессов" авторы рецензируемой книги полагают, что "нельзя подобрать какой-то один пространственно-временной масштаб для характеристики экосистемы и ее реакций на различные по масштабу воздействия среды. Это приводит к задаче оптимального "разбиения" пространства экосистем на некоторые области и здесь не обойтись без определения целей функционирования систем..." (Розенберг, 1990. С. 85).

С этим согласуется и утверждение Н.Ф. Реймерса (1983. С. 130): "Очевидна закономерность: каждый ряд (иерархический ряд систем – Д.М., Г.Р.) возникает как "ответвление" предыдущего на новом "целевом" уровне..."

Отсюда вытекает пятая задача, по ряду исходных положений близкая третьей:

5. Анализ устойчивости экосистемы "коадаптивный комплекс экологически близких видов".

### 7.3. Методы описания и анализа материала

К этому разделу относится описание результатов полевых исследований и их объяснение. Здесь уместно напомнить, что для полевого эколога очень важно умение видеть различие между описанием наблюдаемых феноменов и их анализом.

1. Описание силы внутренних и внешних связей в смежных сигнально-информационных системах в ряду: поле особи – групповое поле (внутрипопуляционное) – популяционно-видовое поле – поле коадаптивного комплекса видов.

Для этих целей можно использовать полевой материал по четырем видам млекопитающих, собранный в процессе изучения их сигнальных полей в рекреационных зонах г. Самары в 1980-1994 г. (лисица, куница, горностай, ласка). Строгих границ между экосистемами разного уровня одного иерархического ряда нет. Следовательно, внешние связи достаточно выражены и, вероятно, разные у разных экосистем; им можно дать количественную оценку.

Связь может быть экстенсивной и интенсивной. В параметрах сигнального поля показателем экстенсивной (пространственной) связи выступает величина поля, описываемая количеством *разных* объектов среды – носителей сигналов, а показателем интенсивной (временной) связи – напряженность поля, описываемая числом "элементарных" двигательных реакций на эти объекты и события (Мозговой, Розенберг, 1992).

**Метод:** описание широты и интенсивности связей подсчетом числа разных объектов среды и элементарных двигательных реакций на них в "полях внутреннего и внешнего контроля". То есть, описание и анализ внутрисистемных и межсистемных сигнально-информационных связей.

2. Описание характера и силы внешних информационных связей коадаптивного комплекса видов как подсистемы биоценоза. Для этих целей можно использовать полевой материал по всем видам млекопитающих, собранный в процессе изучения их сигнальных полей. Помимо видов коадаптивного комплекса (лисицы, куницы, горностая и ласки), это – лось, рысь, волк, белка, барсук, кабан, заяц-беляк, одичавшие собаки.

### *Метод:*

а) описание и анализ реакций лисицы, куницы, горностая и ласки на следы деятельности других видов биоценоза, включая человека и следы его деятельности с целью установления характера и интенсивности этих (внешних для коадаптивного комплекса) связей. Особенно это важно для лисицы, являющейся доминантным видом комплекса и в этом качестве – одновременно элементом биоценоза (Мозговой, 1985);

б) описание и анализ сигнальных связей других видов ценоза друг с другом и сочленами коадаптивного комплекса видов с целью выявления направленного внимания иных видов ценоза на изучаемый комплекс.

В основу анализа кладется принцип Ле Шателье, который гласит: “всякое внешнее воздействие на систему стимулирует развитие процессов, стремящихся ослабить внешнее воздействие и свести к минимуму отклонение системы от состояния равновесия” (цит. по Реймерсу, 1983. С. 137);

в) выявление вероятности отклонения коадаптивного комплекса видов от состояния равновесия под сигнально-информационным воздействием лисицы, других животных ценоза и человека. Если такое воздействие оказывается, то в каком диапазоне и каким путем? Как другие виды комплекса отвечают на такое внешнее воздействие, сохраняя свою целостность?

Действительно, такие процессы были выявлены (Мозговой, 1987): из-за антропогенного воздействия на естественную регуляцию водостока в пойме Волги резко возросла численность лисиц. А это, наряду с прямым влиянием человека (отстрел, отлов), привело к исчезновению хоря светлого, норки и к изменению численности, структуры популяции и поведения куницы, горностая и ласки. Появились колонки и енотовидная собака. Вероятно, эти изменения и явились ответом, позволившим сохранить подвижное равновесие внутри коадаптивного комплекса.

В пойме Волги под Самарой кабаны появились относительно недавно – в начале 80-х годов. В это же время исчез лось в этой зоне. Возникает вопрос: как виды коадаптивного комплекса включили в свое сигнальное поле следы деятельности кабана и как отразилось на комплексе исчезновение лося?

3. Описание величины иерархического ряда видов коадаптивного комплекса в условиях рекреации г. Самары.

Для этих целей необходимо собрать дополнительный полевой материал методом зимних троплений следов по норке, выдре и хору. Полевой материал по барсуку, колонку и енотовидной собаке недостаточен. Желательно продолжить его сбор.

### **Метод:**

а) описание и анализ сигнальных полей перечисленных видов, их пространственно-временной структуры (определение их места в пространственной и временной иерархии изучаемого ряда видов коадаптивного комплекса;

б) анализ особенностей сигнальных полей лисицы, куницы, горностая и ласки в период до начала и в конце 80-х годов. Различия в параметрах сигнальных полей в эти периоды может служить показателем степени деструкции коадаптивного комплекса видов.

Формой управления в системе "коадаптивный комплекс видов" является направленный от доминантов поток сигналов и информации за счет первичной активности в этом процессе видов субдоминантов. При исчезновении некоторых звеньев в иерархическом ряду видов сигнально-информационный поток может прерваться и система утратит себя как целостность. Это, в свою очередь, отразится на оставшихся видах как подсистемах. Вероятно, этим объясняется негативная реакция куниц на следы деятельности лисицы, проявившаяся в изменении половой структуры популяции и смене зон активности особей (Мозговой, 1987). Но в этом же и объяснение и относительной устойчивости коадаптивного комплекса даже при выпадении ряда звеньев иерархической цепи, или росте численности вида доминанта. В нашем примере механизмом сохранения устойчивости комплекса экологически близких видов является изменение структуры популяции, зон активности и темпа реакций куницы как субдоминантного вида в ответ на рост численности доминантного вида. Деятельность человека привела к сокращению числа уровней в иерархическом ряду коадаптивного комплекса. Но если она оказалась благоприятной для лидирующего вида комплекса, то полная деструкция ряда не наступила. Выпали уровни инадаптивные к человеческому воздействию: норка, выдра, хорь. Но оставшиеся звенья "подтянулись" за доминантом и занимают пространственно-временные уровни выпавших видов. Основой здесь выступила адаптация лидирующего вида к компоненту иного иерархического ряда – человеку и его деятельности.

Если это так, то, во-первых, определив "ключевые" виды разных коадаптивных комплексов (хищников, копытных, грызунов и др.) и взяв под контроль постоянство условий их существования, можно сохранить коадаптивный комплекс и его функции даже при значительном (вероятно, до 50%) уменьшении его видового разнообразия. Во-вторых, опираясь на изложенное выше и зная длину иерархического ряда комплекса видов, можно осуществлять правильную реакклиматизацию (или даже акклиматизацию видов при полном исчезновении эндемиков и освобождении экологических ниш). Если же иерархический ряд полон –

по Реймерсу (1983) около 8 уровней – любые реакклиматизационные работы бессмысленны.

На основе пространственно-временных характеристик, свойственных данному иерархическому ряду, можно рассчитать, какой именно вид нужно акклиматизировать, или ввести его аналог, более адаптивный к данному антропогенному воздействию без ущерба как самому комплексу, так и его функции в биоценозе.

В этом, в сущности, основная цель всех экологических исследований в рекреационных зонах крупных городов и промышленных предприятий. Так, американская норка, акклиматизация которой считалась ошибкой в 40-е годы нашего века, так как экологическая ниша была занята европейской норкой, оказалась более адаптивной к антропогенному воздействию. Она значительно шире, чем европейская норка, реагирует на сигналы антропогенной природы, больше таких сигналов включает в свое сигнальное поле, обогащая тем самым сигнальное поле всего коадаптивного комплекса экологически взаимосвязанных видов.

4. Описание сигнальных полей внутри популяционных возрастных групп у разных видов коадаптивного комплекса.

Для этих целей используется полевой материал по троплению на следов лисицы, куницы и горноста, то есть видов, у которых выделены разные возрастные внутривидовые группы.

**Метод:** обычное сравнение параметров сигнальных полей:

- у разновозрастных групп в пределах вида;
- у сходных возрастных групп в пределах коадаптивного комплекса видов.

5. Анализ устойчивости экосистемы “коадаптивный комплекс экологически близких видов”

**Метод:**

- а) подсчет числа всех взаимодействий (реакций) между разными видами комплекса;
- б) подсчет числа взаимодействий с видами, не входящими в изучаемый коадаптивный комплекс;
- в) отношение “а” к “б” и будет показателем устойчивости, внутрисистемной организованности комплекса.

## **Тема 8. Пространственно-информационный аспект экологических систем: анализ величины сигнального поля и связанного с ней поведения**

### *8.1. Введение*

Ю.Г. Пузаченко (1983) отмечает, что “важнейшим стимулом и результатом эволюции жизни на Земле... было постоянное увеличение размерности используемого пространства... Увеличение размерности... резко расширяет возможности и изменяет сложившиеся отношения” (С. 35).

Представление о роли пространства в эволюции живого в данной автором трактовке верны, вероятно, только для растительных сообществ. В животном мире этот процесс опосредован необходимостью освоения информационного пространства. Иначе говоря, при соответствующей размерности потенциального экологического пространства, реализованное экологическое пространство всегда связано с информационным и, более того, опосредуется им.

Сигнально-информационное пространство, конечно, связано с экологическим. На базе экологического пространства оно может иметь произвольное число слоев, отвечающих сигнально-информационным полям разных уровней. Если следовать иерархии сигнальных полей Н.П. Наумова (1977), таких слоев можно выделить четыре: элементарное, групповое, популяционно-видовое и биоценотическое сигнально-информационные пространства. Попытки вычленить и учесть изолированно какой-то один уровень сигнальных полей – один сигнально-информационный пространственный слой – затруднительны. Анализируя пространственный аспект, скажем, элементарного сигнального поля, мы вынуждены затрагивать и все другие иерархические уровни, вплоть до биоценотического, поскольку “...причина лежит на более высоких уровнях структурно-функциональной иерархии, чем следствие” (Михайловский, 1984. С. 68).

Сигнально-информационное пространство – это одна из определяющих координат экологического пространства, и его величину можно рассчитать для разных видов, например, одного коадаптивного комплекса экологически близких видов через величину используемого видом “словаря” в сигнально-информационных связях со средой. Можно количественно описать влияние антропогенной среды на изменение информационного и, соответственно, экологического пространства и предсказать, как это процесс будет реализоваться при дальнейшем нарастании антропогенной нагрузки на среду (через антропогенную составляющую “словаря”, то есть, широту включения антропогенных сигналов в свое сигнальное поле).

Показателем информационного пространства является параметр "величина биологического сигнального поля" (Мозговой, 1980). Можно представить этот параметр и его динамику в физическом времени и пространстве:

- для одной особи с возрастом;
- для разных внутривидовых групп;
- для разных видов одного коадаптивного комплекса;
- в условиях разного антропогенного воздействия на среду.

Такой подход позволяет рассмотреть экологическое пространство опосредованно, через его информационную составляющую.

### **Метод:**

- 1) Накопление фонда сигналов.
- 2) Модальная оценка сигналов (зрительные, обонятельные, слуховые).
- 3) Определение общего числа исходных структурных элементов – носителей сигналов, их типология: кусты, пни, лыжни и т.п. Их многообразие в среде.

4) Описание инвариантного представления для каждого типа исходного элемента (например, кусты густые, кусты, засыпанные снегом).

5) Описание структуры сложного сигнала – сигнального ряда – развернутые во времени, то есть, по времени включения исходных элементов-носителей сигналов (лыжня + след лисы + мочева точка лисы).

6) Создание рабочего языка для описания структуры сигналов (в буквенно-цифровом коде), где должны учитываться:

- структура исходного элемента (например, дерево – "1");
- его инвариантное представительство (дерево старое – "1a");
- структура сигнального ряда (дерево старое "1a" + мочева точка лисы "2" = "1a + 2");
- многообразие элемента или всего сигнала в среде ("1<", "1>" и т.д.).

Полученные таким образом формулы удобны для статистической обработки, касающейся:

- числа разнокачественных элементов в сигнале;
- характера связи этих элементов друг с другом;
- изменчивости разных элементов и их блоков (участков);
- выделения наиболее стабильных участков.

### *В.3. Описание и анализ территориального поведения животных в своих сигнальных полях*

Возможен и иной подход к анализу пространственно-информационного аспекта экологических систем. Это – описание территориального поведения животных в своих сигнальных полях в комплексе всех поведенческих реакций, выявленных при сборе полевого материала. То есть, тот же, собранный при троплении животных, материал можно использовать для классификации и анализа, сигналов, продуцируемых животным в процессе активности в своем сигнальном поле. В этом случае рассмотренный выше код можно использовать для буквенно-цифрового кодирования поведенческих реакций на сигналы и сигнальные ряды, вводя соответствующие индексы.

#### *Метод:*

1) подсчет длительности осуществления территориального поведения на единицу хода особи;

2) подсчет числа элементарных двигательных реакций, связанных с территориальным поведением (у разных особей, видов и т.п.).

### *В.4. Описание характера и роста информационного пространства в системах разного уровня: особь – внутривидовая группа – популяция – коадаптивный комплекс видов – биоценоз*

По Ю.Г. Маркову (1982) “пространство возможностей конкретной системы и действительное пространство всегда сосуществуют, совпадая в точке, где в рассматриваемый момент реализовано состояние системы как результат превращения возможностей в действительность” (С. 159). Аналогично относятся информационное пространство изучаемой системы и информационное пространство возможностей. В принципе, любой объект или событие среды могут быть реализованы как носители сигнала или информации (избыточность информации – одно из свойств информационной среды млекопитающих). И от низшей к высшей системе в иерархии экологических систем информационное пространство увеличивается.

Представляется интересным описать характер и рассчитать темп роста информационного пространства в системах разного уровня, от особи до биоценоза. До уровня коадаптивного комплекса видов такое описание и расчет осуществить можно, помня, что показателем информационного пространства является величина сигнального поля: число разных объектов и событий среды, сигнальные свойства которых проявлены изучаемыми животными в процессе их активности.

Объекты среды антропогенной природы значительно расширяют потенциальное информационное пространство экологических систем. Интересен характер реализации таких потенциальных структур разными особями и видами и соотношение этого процесса с информационным временем животных.

#### *8.5. Анализ биологических функций, связанных с пространственным аспектом сигнальных полей*

Для разных видов, внутривидовых групп и в разные сезоны года С.А.Корытин (1979) выделяет 9 биологических функций, связанных с маркировкой и коммуникативным поведением. Три из них относятся к "полю внутреннего самоконтроля" и шесть – к "полю внешнего самоконтроля". В поле внутреннего самоконтроля одна из функций связана с пространственным аспектом функционирования животных. Это – ориентация на территории: животные метят пространственные ориентиры, границы участков, кормные и опасные места.

В поле внешнего самоконтроля тоже одна функция связана с пространством (в его сигнальном аспекте). Это – регуляция использования территории на популяционном и внутривидовом уровнях. Она осуществляется на основе ситуационного поведения в ответ на сигналы, несущие территориальную функцию, оставленные другими особями своего вида.

#### *Метод:*

1) учет сигналов, связанных с пространственными биологическими функциями животных;

2) учет поведения, индуцированного такими сигналами.

## **Тема 9. Уровни детерминации поведения млекопитающих в сигнальных полях**

### *9.1. Постановка вопроса*

Б.Я. Пахомов и В.И. Большаков (1983) пишут, что "...поведение составляющих элементов и системы в целом определяется условиями, создаваемыми и изменяемыми поведением самих этих элементов" (С. 83). Значит, чем в большей степени зависит поведение животного от изменений, вносимых им в информационную среду, тем выше уровень *самодетерминации* особи: сводится к минимуму фактор случайности, свойственный, по-видимому, реакциям на объекты среды межвидового и биоценотического уровней организации систем.

В сигнальных полях экологических систем разного иерархического ранга можно выделить 6 уровней (типов) детерминации: четыре из них относятся к соответствующим системам (самодетерминация, внутривидовая, коадаптивного комплекса видов, биоценотическая) и два – к элементам среды иной природы, включая антропогенные. Зная тип детерминирующих связей у разных видов млекопитающих, можно управлять ими, оперируя потенциальными механизмами детерминации, свойственными этим видам.

### *9.2. Методы сбора и анализа материала*

Критерием уровня детерминации может служить относительная частота реагирований животного на следы своей деятельности, сигналы популяционного или биоценотического полей (*анизотропность сигнального поля*). Следовательно, в сигнальных полях экологических систем разного уровня можно выделить следующие связи между элементами:

- 1) связь, характеризующая уровень самодетерминации (относительная частота реагирования на следы собственной деятельности);
- 2) связь, характеризующая уровень внутривидовой детерминации (относительная частота реагирований на следы деятельности особей своего вида);
- 3) связь, характеризующая уровень детерминации коадаптивного комплекса видов (относительная частота реагирования на следы деятельности особей данного комплекса);
- 4) связь, характеризующая уровень биоценотической детерминации (относительная частота реагирования на следы деятельности других видов биоценоза);

5) как самостоятельный компонент предыдущей связи можно выделить связь, характеризующую уровень детерминации естественными элементами среды, не несущими на себе воздействия животных. Например, дерево, куст, пень, грива, протока, наледь, озеро и т.п.;

6) как самостоятельный компонент связи № 4, имеющий сейчас важнейшее значение, можно выделить связь, характеризующую уровень антропогенной детерминации (относительная частота реагирования на следы деятельности человека).

У разных внутривидовых групп, да и у разных видов, соотношение этих связей неодинаково и может служить показателем места вида в биоценозе, то есть показателем его роли как системного компонента биоценоза.

Для осуществления сравнительного анализа сбор материала по разным видам должен проводиться в сходных пространственных и временных условиях, то есть в одном и том же биотопе и в одни и те же периоды снежного сезона года. Метод сбора полевого материала – обычное тропление следов животных с фиксированием законченных (элементарных) двигательных актов и иных процессов и явлений, предусмотренных методикой изучения сигнальных полей млекопитающих (см., например.: Д.П.Мозговой, Г.С.Розенберг. Сигнальное биологическое поле... . 1992. С. 30-38).

### 9.3. Алгоритм анализа материала

Сигнальное поле животного – это система, динамичная в пространстве и времени. Поэтому интересно проследить, как меняется тип детерминирующих связей: во времени, в зависимости от физиологического состояния животного, в различных биоценозах, в условиях с различной степенью антропогенного воздействия.

Известный интерес представляет изменение детерминирующих процессов в зависимости от биологических функций, важнейшей из которых является функция маркировки и связанного с нею поведения. Так, для разных видов, внутривидовых групп и в разные сезоны С.А.Корытин (1979) описывает 9 биологических функций маркировки. Из них 3 относятся к полю внешнего *самоконтроля* (к индивидуальному сигнальному полю), а остальные – к групповым полям, преимущественно к популяционному и сигнальному полю коадаптивного комплекса видов.

К полю внутреннего самоконтроля относятся следующие биологические функции экскреции и связанного с нею поведения:

1) ориентация на территории (метятся предметы, границы индивидуальных участков, кормные и опасные места);

2) строительная (для затыкания нор некоторые млекопитающие используют экскременты);

3) физиологическая (удаление продуктов обмена).

Для данной темы важна только первая функция.

К полю внешнего самоконтроля относятся следующие функции:

4) регулирование плотности популяции – популяционный уровень;

5) передача информации о среде (кормность, опасность) и о себе (пол, возраст, иерархический ранг, эмоциональное состояние, местонахождение) – групповой и популяционный уровни;

6) регуляция использования территории – популяционный уровень;

7) половой отбор подбором пар – популяционный уровень;

8) оборона и отпугивание – групповой и биоценотический уровень;

9) восполнение недостатка элементов в питании – индивидуальный уровень.

Более детальный анализ этих функций показывает, что они связаны с глубоким уровнем самообеспечения, с уровнем самоконтроля в среде, с уровнем самоконтроля во внутривидовой группе, с уровнем самоконтроля в популяции и с уровнем группового (межвидового) самоконтроля. И каждый из этих уровней дублируется, то есть обеспечивается двумя функциями.

С другой стороны, функции 3, 9 касаются метаболизма и не относятся к экологическим процессам, 1, 2 относятся к самоконтролю в среде, 4, 5, 6, 7 относятся к конгруэнциям (внутривидовым связям), а 5, 8 – к коадаптациям (взаимным приспособлениям разных видов на уровне трофических и оборонительных связей). Видно, что большинство оборонительных адаптаций и маркировочных поведенческих актов относятся к конгруэнциям.

#### *9.4. Связи, характеризующие разные типы детерминации*

##### *Самодетерминация*

Желателен анализ процессов самодетерминации в различных условиях:

– во времени (в разные периоды снежного сезона года и по годам);

– в зависимости от физиологического и мотивационного состояния животного (доминирующей формы поведения: поисково-пищевое, оборонительное, территориальное);

– в различных биоценозах;

– в условиях с разной степенью антропогенного воздействия.

### *Внутрипопуляционная детерминация*

Известно, что вид при резком и сильном изменении среды обитания исчезает не сразу, а путем сокращения его отдельных популяций. Каждая популяция уникальна, живет в своем биологическом ритме и имеет собственное (характерное) время, как и каждая внутрипопуляционная группа. У политипического вида число таких популяций может быть значительным, и базовые признаки вида представлены в них по-разному. В экстремальных для вида случаях знание этих особенностей отдельных популяций позволит сосредоточить усилия по охране вида на типовых, максимально отражающих свойства вида, популяциях.

Одним из таких свойств может быть характер внутрипопуляционной детерминации, выявляемый по относительной частоте реагирований животных на следы деятельности особей своего вида (самцов, самок, молодых, взрослых и т.п.). Анализ процессов внутрипопуляционной детерминации желателен проводить в тех же условиях: временных, мотивационных, биоценотических и антропогенных.

### *Детерминация коадаптивным комплексом видов*

Каждый вид связан с другими видами данного биоценоза, но по-разному. Необходимо выявить и эти взаимосвязи, в данном случае – на уровне коадаптивного комплекса экологически близких, совместно эволюционирующих видов. Желателен анализ в тех же четырех условиях.

### *Биоценотическая детерминация*

Каждый вид занимает свое место в цепях питания. Поэтому для сохранения биоценозов нужно, прежде всего, сохранить ту степень сложности биоценотических связей, которой они достигли в процессе эволюции. Показателем степени сложности этих связей может стать характер биоценотической детерминации: относительная частота реагирований животного на следы деятельности других видов биоценоза, не входящих в данный коадаптивный комплекс (например, лося, белки, зайца и т.п.). Желателен анализ в тех же четырех параметрах.

### *Детерминация другими компонентами среды*

Сюда входит относительная частота реагирований особи на компоненты среды, не несущие на себе воздействия животных (деревья и кустарники, элементы рельефа, озера и т.п.). Анализ желателен проводить в тех же четырех пространственно-временных и системных параметрах.

Сюда входит относительная частота реагирований на компоненты среды антропогенной природы (дороги, изгороди, кострища, лыжни, лунки рыбаков, упаковочные материалы и т.п.). Анализ так же нужно проводить в четырех отмеченных выше параметрах. Но в отношении этого уровня детерминации следует помнить, что в среде, слабо затронутой человеком, формируются своеобразные пункты и каналы сигнально-информационного обмена между животными (например, сигнальные точки песцов на о. Медном; Наумов Н.П. и др., 1981). Человек, изменяя среду обитания животных, разрушает эти каналы, вынуждая животных создавать новые сигнально-информационные связи на иной субстратной основе (достаточно вспомнить, во что превращается лесная подстилка в грибной сезон в окрестностях городов). Следовательно, можно ожидать увеличения числа и разнообразия объектов среды, вовлеченных особями в сферу своей активности в антропогенной среде, по сравнению со средой, слабо затронутой человеческой деятельностью.

## **Тема 10. Сигнальное (биологическое) поле и информационная ниша млекопитающих**

### *10.1. Введение. Общая характеристика поведения*

Сигнальные поля млекопитающих можно описать с помощью трех их параметров: величины, напряженности и анизотропности (Мозговой, Розенберг, 1992). Но это только один из возможных методов. Можно, например, изучить сигнальное поле и информационную нишу животного, анализируя его мотивацию и средовое воздействие на двигательную активность. Следует только помнить, что сигнальное (или информационное) поле характеризуется не физическими, а информационными пространством и временем. Показателем информационного пространства является величина поля (число *разных* объектов и событий среды – носителей сигналов – на единицу собственного времени), а показателем информационного времени – напряженность поля (число “элементарных” двигательных реакций на единицу характерного времени). Значит, положение и движение особи в любой момент времени в сигнальном поле должно описываться числом объектов – носителей актуализированных сигналов – и числом реакций на них.

Для множества поведенческих актов, имеющих инстинктивную основу, можно выделить 5 ведущих мотиваций:

- питание и поиск пищи;
- территориальная (поведенческие акты, направленные на закрепление территории за особью);
- пассивно-оборонительная (уход от опасности);
- репродукционная (поведенческие акты, связанные с размножением);
- комфортная (включая игровое поведение вне репродукционной сферы).

Основоположник этологии К.Лоренц (1994) выделяет только 4 мотивационных поведения: пищевое, репродуктивное, бегства (пассивно-оборонительное) и агрессивное. Легко видеть, что мотивация агрессии, скорее всего, связана с территориальной мотивацией: агрессии нет вне знакомых территориальных ориентиров. Потому мотивацию агрессии следует заменить территориальной, а ее противоположную ипостась – комфортно-игровой.

Все остальные отдельные поведенческие акты названы К.Лоренцем “инструментальными”, так как они обеспечивают реализацию основных мотиваций.

Как правило, проявление одной мотивации в так называемом "чистом виде" – редкое явление. Чаще определенное мотивационное поведение перемежается другими поведенческими актами. Например, территориальное поведение проявляется совместно с поисково-пищевым, комфортным, пассивно-оборонительным, часто и сексуальным (Грязнов Г. Дипломная работа "Поведение млекопитающих в сигнальном поле...", 1995). Эта особенность поведения близка к феномену, названному Мак-Фарлендом (1988) "принципом разделения времени".

Так же редко отмечается самопроизвольное проявление мотивационного поведения. Обычно оно проявляется как реакция на внешний стимул, представленный объектами и событиями предметного мира. Можно сказать, что спонтанность возможна лишь в поисках таких стимулов.

Каждый "инструментальный" поведенческий акт (в процессе реализации любого мотивационного поведения) определяется "спросом" на него со стороны внешних условий (К.Лоренц, 1994): например, подъем лапы лисицей при оставлении мочевой точки на высоком стебле конского щавеля при территориальном поведении. Здесь внешним условием выступает высота стебля, так как на ровном месте уринация может осуществиться и без этого "инструментального" поведенческого акта – подъема лапы.

Однако ведущим, то есть обладающим мотивационным характером, может стать и отдельный инструментальный поведенческий акт сам по себе: тот же подъем лапы при оставлении мочевой точки на ровном месте (как спонтанное поведение). Этим отличается инстинктивное действие от действий как результатов научения. Первые могут быть и спонтанными, вторые же всегда связаны с внешним пусковым стимулом ("релизером" по Лоренцу).

## 10.2. Метод описания и анализ материала

Из изложенного можно сделать вывод, что движение особи в своем сигнальном поле является результирующей взаимодействия, по меньшей мере, двух факторов: мотивации (обозначим ее как  $\Delta M$ ) и сигналов среды (обозначим их как  $\Delta C$ ). Следовательно, сигнальное поле особи характеризуется произведением мотивации на средовое воздействие:

$$\Delta M \cdot \Delta C, \quad (1)$$

где  $C$  определяется учетом объектов среды, вызывающих двигательную реакцию особи, а  $M$  определяется числом "элементарных" двигательных реакций на все объекты среды, вызвавшие движение особи. Значит,

С – это показатель пространства сигнального поля особи, а М – показатель времени сигнального поля особи.

Таким образом, появляется новая возможность описания как сигнального поля отдельного животного, популяции, коадаптивного комплекса видов, так и их информационной ниши в своем сигнальном поле.

### 10.2.1. Сигнальное биологическое поле

Сигнальное поле какого-либо млекопитающего (так же, как популяции, как внутривидовой группы) описывается произведением числа *всех* объектов среды – носителей актуализированных особью сигналов – на число “элементарных” двигательных реакций особи на эти объекты, то есть:

$$\Delta C_{\Sigma} \cdot \Delta M_{\Sigma}, \quad (2)$$

где  $C_{\Sigma}$  – все сигналы поля (выраженные их физико-химическими носителями), а  $M_{\Sigma}$  – все элементарные реакции на эти сигналы.

Сравнительный анализ сигнальных полей разных особей, популяций, коадаптивных комплексов видов возможен (при наличии соответствующего материала):

- в пространственном аспекте (разные биоценозы);
- во временном аспекте (в разные периоды зимы, или в различные годы).

### 10.2.2. Информационная ниша животного в сигнальном поле

Информационную нишу особи в сигнальном поле характеризует частота повторных реагирований на сигналы сходной физико-химической природы (если предположить, что сходные по физико-химическим параметрам объекты среды несут сходные сигналы). Действительно, для некоторых особей, например, лыжня несет сигнал потенциальной опасности, а для других – потенциальной возможности нахождения пищи, или оптимальных условий передвижения при глубоком сухом снежном покрове (Мозговой, Розенберг, 1992).

Если это так, то информационные ниши разных особей в их сигнальных полях могут быть описаны произведением *разных* объектов среды на частоту реагирования особей на них (на частоту их встреч в сигнальном поле особи), то есть:

$$\Delta C_{\Sigma} \cdot \Delta Ч, \quad (3)$$

где  $C_p$  – разные сигналы среды, а  $\mathcal{C}$  – частота реагирования на каждый из них в единицу характерного времени.

Можно определить и наиболее предпочитаемые сигналы, рассчитав частоту реагирования на каждый из них в отдельности:

$$\begin{aligned} &\Delta C_{p_1} \cdot \mathcal{C}_1 \\ &\Delta C_{p_2} \cdot \mathcal{C}_2 \\ &\Delta C_{p_3} \cdot \mathcal{C}_3 \\ &\vdots \\ &\vdots \\ &\Delta C_{p_n} \cdot \mathcal{C}_n \end{aligned} \tag{4}$$

Сравнительный анализ информационных ниш можно проводить так же, как и сигнальных полей, то есть на основе тех же методических принципов.

## **Тема 11. Асимметрия движения млекопитающих в своем сигнальном поле**

### *11.1. Введение. Постановка вопроса*

Л.Л. Клименко (1987) на белых крысах была показана межполушарная асимметрия на мембранном, нейрофизиологическом и поведенческом (характер двигательной активности) уровнях. Причем, между этими параметрами была установлена корреляционная связь. Оказалось также, что выраженность асимметрии и корреляционных связей увеличивается в зрелом возрасте, а в процессе старения указанные корреляционные связи распадаются.

Функциональная асимметрия двух полушарий головного мозга у человека была установлена давно. Леви Д. (1995) систематизировал полученные данные. Оказалось, что с левым полушарием связано, главным образом:

- вербальное мышление;
- оценка временных параметров окружающего мира;
- упорядочение событий во времени;
- предпочтение известного (консерватизм) и привязанность к традициям;
- официальность.

Оно быстрее правого полушария реагирует на слуховые сигналы и, в целом, обладает большими возможностями во временной и слуховой областях.

Правое полушарие обладает большими возможностями в пространственной и зрительной областях:

- образное и пространственное восприятие среды;
- чувственно-конкретное восприятие;
- восприятие пространственных отношений независимо от формы стимула (зрительно-пространственной или акустико-временной);
- эмоциональность.

Оно быстрее левого реагирует на простые зрительные раздражители и предпочитает новое и непривычное (любопытство).

М. Регард и Т. Лэндис (1995) подчеркивают, что у мужчин асимметрия мозга более четко выражена, чем у женщин.

По В.М. Захарову (1987) причиной асимметрии является изменчивость, “обусловленная воздействием средового шума на процесс развития организма”. Он назвал такой тип асимметрии (в отличие от функциональной асимметрии в расположении органов в организме) – флуктуирующей асимметрией. Автор считает, что флуктуирующая асиммет-

рия может быть использована для характеристики состояния природных популяций и средового воздействия на них.

В связи с этим было интересно проследить влияние антропогенного воздействия на характер и выраженность флуктуирующей асимметрии.

По-видимому, материал, собранный в природе при троплении на следов животных для изучения их сигнальных полей, может использоваться для изучения степени и характера асимметрии двигательной активности. Действительно, общая характеристика сигнальных полей млекопитающих показывает, что симметричность реакций в разных сигнальных и поведенческих ситуациях редка. Чаще отмечается либо левосторонняя, либо правосторонняя асимметрия (Мозговой, Розенберг, 1992).

Темп двигательной реакции животного в сигнальном поле характеризует третий параметр поля – его напряженность. При изучении поведения животного в сигнально-информационном поле этому параметру соответствует *интенсивность* поведенческой реакции (временной аспект поведения, отвечающий мотивации животного). То есть, напряженность сигнального поля и мотивационная компонента поведения отражают временную (или интенсивную) составляющую поля и поведения, связанную с движением.

Известно, что механическое движение включает в себя компоненты смещения и поворота (винтовой эффект). Не исключено, что сущность временного параметра поведения при смене причин и следствий также включает в себя винтовой эффект. Так, при сборе полевого материала в Красносамарском лесничестве Кинельского района у лесных куниц отмечался преимущественно правоориентированный ход: при ориентировках или попытках движения влево, идет направо (рис. 1)

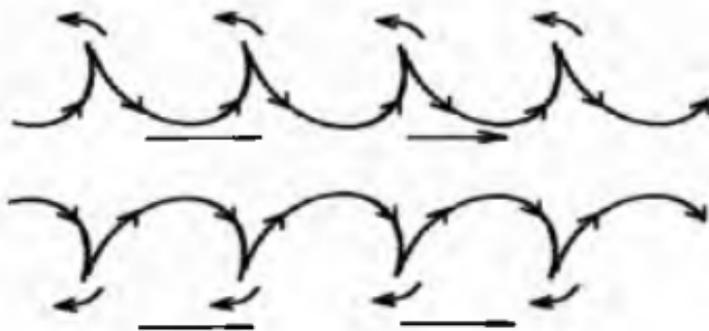


Рис. 1. Особенности передвижения лесных куниц на местности

Следовательно, при изучении поведения животного в сигнальном поле должна учитываться и асимметрия движения. Возможно, правомочна постановка задачи изучения не только асимметрии обычного передвижения животного по территории или территориальной ориентации, но и "асимметрии поведения".

## *11.2. Материал и метод*

Используя полевой материал, собранный при изучении сигнальных полей млекопитающих, можно выявить наличие, степень и характер асимметрии двигательных реакций (и их комплексов, формирующих поведение) животных в сигнальном поле:

- в разных поведенческих ситуациях (поисково-пищевом, оборонительном, территориальном, комфортном поведении);
- в биотопах с разной степенью антропогенного воздействия;
- у разных внутрипопуляционных групп;
- у разных видов одного коадаптивного комплекса;
- у других видов, обитающих в рекреационных зонах крупных населенных пунктов.

Полученный материал требует статистической обработки (см., например: Розенберг Г.С., Щитикова В.К., Мозговой Д.П. Экологическая информатика. Самара: СамГУ, 1993).

- Азбукин М.Д. Острота обоняния у животных в разные сезоны года // Всес. совещ. по хим. коммуникации у животных. М., 1983. С. 105.
- Байдерин В.В. Поведение лисицы в условиях воздействия зимней рекреации // Прикладная этология. М.: Наука, 1983. С. 97-98.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н. Поведение и воспроизводительная функция животных. 1. Корреляция свойств поведения со временем размножения и плодовитостью // Биол. МОИП, отдел биологич. Т. 69. М.: Наука, 1964.
- Бурова Г.А., Мозговой Д.П., Купцова А.В. Поведение и воспроизводительные функции норок // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: КГУ, 1977. С. 97-106.
- Волк. М.: Наука, 1985. С. 606.
- Данилевский А.А. Поведение европейских косуль при троплении // Прикладная этология. М.: Наука, 1983. С. 41-42.
- Заболотских Ю.С. Видовые особенности и черты сходства в поведении собачьих // Поведение животных в сообществах. М.: Наука, 1983. С. 202-203.
- Захаров В.М. Асимметрия живого (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. С. 216.
- Игамбердиев А.У. Время в биологических системах // Ж. общей биологии. Т. 46, № 4, 1985. С. 471-482.
- Клименко Л.Л. Многоуровневая организация функциональной межполушарной моторной асимметрии // Ж. Биофизика. Т. 32, вып. 4, 1987. С. 696-697.
- Корытин С.А. Поведение и обоняние хищных зверей. М.: МГУ, 1979. С. 224.
- Корытин С.А., Заболотских Ю.С. Сравнительная характеристика активности собачьих // Поведение животных в сообществах. М.: Наука, 1983. С. 204-206.
- Краснова Л.С. Организация высокоразвитых коммуникативных систем. М.: МГУ, 1980.
- Лабас Ю.А., Крылов А.М. Случайный поиск – стратегия живых систем // Проблемы анализа биологических систем. М.: МГУ, 1983. С. 63-78.
- Леви Д. Церебральная асимметрия и эстетическое переживание // Красота и мозг. Биологические аспекты эстетики. М.: Мир, 1995. С. 227-250.

Левушкин С.И., Шилов И.А. Общая зоология. М.: Высшая школа, 1994. С. 432.

Лоренц К. Агрессия. М.: Прогресс, Универс., 1994. С. 272.

Мак-Фарленд Д. Поведение животного. Сравнительные аспекты. М.: Мир, 1988. С. 363.

Марков Ю.Г. Функциональный подход в современном научном познании. Новосибирск: Наука, 1982. С. 255.

Марков В.И., Островская В.М., Островский М.А. Структурный системный подход к анализу коммуникативных систем животных // Поведение животных в сообществах. М.: Наука, 1983. С. 303.

Михайловский Г.Е. Специфика экологических систем и проблемы их изучения // Ж. общей биологии. Т. 65, № 1, 1984. С. 66-77.

Мозговой Д.П. Характеристика некоторых признаков башкирских белок в зависимости от особенностей их поведения // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: СГУ, 1973. С. 100-115.

Мозговой Д.П. Этологическая дифференциация популяций южноуральской куницы // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: КГУ, 1976.

Мозговой Д.П., Сигарев В.А. Миграционная активность некоторых хищников на Южном Урале как фактор динамики численности // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 49-50.

Мозговой Д.П. Использование концепции информационного биологического поля в биогеоценологических исследованиях // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: КГУ, 1980. С. 119-125.

Мозговой Д.П. Сигнальные биологические поля куниц в антропогенной среде // Экология и охрана животных. Куйбышев: КГУ, 1982. С. 3-15.

Мозговой Д.П. Характеристика внутривидовых и межвидовых отношений животных в антропогенной среде на основе концепции информационных биологических полей // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: КГУ, 1985. С. 138-149.

Мозговой Д.П. Сравнительный анализ структуры коммуникативных систем млекопитающих на основе концепции сигнальных биологических полей // Экологические исследования в Среднем Поволжье. Куйбышев: КГУ, 1986. С. 3-10.

Мозговой Д.П. Сигнальные биологические поля млекопитающих как индикатор антропогенного воздействия на природу // Групповое поведение животных. Куйбышев: КГУ, 1987. С. 3-9.

Мозговой Д.П., Розенберг Г.С. Сигнальное биологическое поле млекопитающих: теория и практика полевых исследований. Самара: СамГУ, 1992. С. 119.

Мозговой Д.П., Юдина И.В. Сигнальное поле млекопитающих: предмет и метод натурального исследования // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Тольятти, 1995. С. 172-179.

Насимович А.А. Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР. М.: Изд. АН СССР, 1955.

Наумов Н.П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 93-108.

Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсянникова Н.Г., Попов С.В., Смирин В.М. Сигнальное поведение песца на острове Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности // Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука, 1981. С. 31-75.

Никольский А.А., Новикова О.Б., Наумов Н.П. Пространственно-временная характеристика биологического сигнального поля (на примере рева бухарского оленя *Cervus elaphus bactrianus* Lydekker) // Экология, № 1, 1975. С. 100-102.

Ошмарин П.Г., Пикунов Д.Г. Следы в природе. М.: Наука, 1990. С. 294.

Панов Н.Е. Знаки, символы, языки. М.: Знание, 1983. С. 248.

Панов Н.Е. Новые тенденции в изучении коммуникации животных // Поведение животных в сообществах. Т. 2. М.: Наука, 1983. С. 6-8.

Пахомов Б.Я., Большаков В.И. Динамические системы и системный подход // Ж. Природа, № 5, 1983. С. 79-87.

Пузаченко Ю.Г. Концепция экологического пространства // Теоретические проблемы современной биологии. Пушкино, 1983. С. 24-40.

Пузаченко Ю.Г. Экологические исследования наземных позвоночных: прошлое, настоящее, будущее // Зоол. ж. Т. 66, вып. 11, 1987. С. 1613-1623.

Путилов А.А. Системообразующая функция синхронизации в живой природе. Методологический очерк. Новосибирск: Наука, 1987. С. 143.

Регард М., Лэндис Т. Одинаково ли воспринимается красота двумя половинами мозга? // Красота и мозг. Биологические аспекты эстетики. М.: Мир, 1995. С. 251-264.

Реймерс Н.Ф. Системные основы природопользования // Философские проблемы глобальной экологии. М.: Наука, 1983. С. 125-147.

Рожнов В.В. Маркировочное поведение куньих. Автореф. диссерт. на соискание ученой степени канд. биол. наук. М., 1983. С. 24.

Рожнов В.В. Химическая сигнализация: сравнительная этология рода *Martes* // Сигнализация и экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1984. С. 81-82.

Розенберг Г.С. Рецензия на книгу "Иерархия экосистем" О' Нейла и др. // Ж. Экология, № 1, 1990. С.84-85.

Розенберг Г.С., Мозговой Д.П. Узловые вопросы экологии. - Тольятти, 1992. С. 139.

Розенберг Г.С., Щитиков В.К., Мозговой Д.П. Экологическая информатика. Самара: СамГУ, 1993. С. 151.

Рощевский Ю.К. Особенности группового поведения животных. - Куйбышев: КГУ, 1978. С. 98.

Сетров М.И. Основы функциональной теории организации. Л.: Наука, 1972. С. 164.

Симкин Г.Н. Релизерные системы, охрана и экологическая оптимизация природной среды // Прикладная экология. М.: Наука, 1983. С. 93-95.

Северцов А.С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Ж. общей биологии. Т. 51, № 5, 1990. С. 579-589.

Соколов В.Е., Иличев В.Д. Прикладная экология (биологические аспекты) // Экология, № 1, 1990. С. 3-7.

Стебасв И.В., Пивоварова Ж.Ф., Смоляков Б.С., Неделькин С.В. Общая биогеосистемная экология. Новосибирск: Наука, 1993. С. 288.

Темброк Гюнтер. Коммуникации у млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 255-277.

Титов С.А. Проблемы контекста в биологических системах // Ж. общей биологии. Т. 51, № 2, 1990. С. 284.

Трусов Ю.П. О предмете и основных идеях экологии // Философские проблемы глобальной экологии. М.: Наука, 1983. С. 79-92.

Урсул А.Д. Отражение и информация. М.: Мысль, 1973. С. 231.

Формозов А.Н. Спутник следопыта. М.: Изд. МОИП, 1952.

Хахимов Э.М. Моделирование иерархических систем. Казань: КазГУ, 1986. С. 160.

Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: МГУ, 1977.

Шилов И.А. Популяционный гомеостаз у животных // Бюлл. МОИП, отдел биологич. Т. 87, вып. 4, 1982. С. 23-32.

Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. С. 259.

Шрамм Ф.Р. О релятивистско-квантово-механическом подходе к эволюции // Ж. общей биологии. Т. 41, вып. 4, М., 1980. С. 557-573.

Эшби У.Р. Принципы самоорганизации // Принципы самоорганизации. М.: Мир, 1966. С.314-343.

Яблоков А.В. О разных формах прогрессивного развития в органической природе // Проблемы эволюции. Т. 1. М., 1968.

## Содержание

Предисловие .....	3
Тема 1. Поведение млекопитающих в сигнальном поле: форма поведения, интенсивность и длительность поведенческих актов .....	6
1.1. Введение .....	6
1.2. Методика. Алгоритм описания и анализа материала .....	10
1.3. Особенности отдельных поведенческих актов .....	12
1.4. Многообразие форм поведения в сигнальном поле (экстенсивность, или пространственная структурированность поведения) .....	15
1.5. Интенсивность поведенческих актов, или временная структурированность поведения .....	18
1.6. Длительность поведенческих актов, или фазовая структурированность поведения .....	20
Тема 2. Классификация объектов и событий среды, актуализированных животными в сигнальном поле (восприятие и продуцирование сигналов) .....	23
2.1. Методика: алгоритм описания и анализа материала .....	23
2.2. Классификация объектов и событий среды – носителей сигналов – по модальности .....	25
2.3. Классификация объектов и событий среды – носителей сигналов – по функции (для сохранения целостности или для развития системы) .....	25
2.4. Классификация по сложности комбинации знаков – объектов и событий среды .....	26
2.5. Классификация объектов и событий среды – носителей сигналов – по длительности существования и воздействия на других особей ( по степени инерционности) .....	26
2.6. Объекты среды – носители сигналов, не связанных непосредственно с деятельностью животных .....	27
2.7. Объекты среды – носители сигналов антропогенной природы .....	27
Тема 3. Сигнальные поля и поведение лесных куниц с разным типом нервной деятельности .....	30
3.1. Введение .....	30
3.2. Материал и метод .....	30
3.3. Описание и анализ материала .....	32
3.3.1. Объекты и события естественной и антропогенной природы – носители сигналов, актуализированных куницами в процессе их активности .....	36
3.4. Анализ материала и некоторые обобщения .....	36
Тема 4. Сигнальное поле: коммуникативное и маркировочное поведение млекопитающих .....	39
4.1. Введение и литературный обзор .....	39
4.2. Общая характеристика маркировочного поведения .....	41
4.3. Описание сигналов поля, вызывающих маркировочное поведение .....	42

4.4. Описание поведенческих реакций как ответа на маркировку и иные следы деятельности животных .....	43
4.5. Коммуникативные связи в коадаптивном комплексе экологически близких видов .....	46
<b>Тема 5. Сигнально-информационная характеристика среды обита- ния млекопитающих .....</b>	<b>49</b>
5.1. Введение .....	49
5.2. Характеристика среды обитания через величину сигнального по- ля .....	50
5.3. Характеристика среды обитания через величину и анизотроп- ность сигнального поля .....	51
<b>Тема 6. Механизмы формирования и поддержания системного единства коадаптивного комплекса видов .....</b>	<b>54</b>
6.1. Введение. Постановка проблемы .....	54
6.2. Задачи и методы исследования .....	55
<b>Тема 7. Внешние и внутренние связи в экосистеме на примере коа- даптивного комплекса видов: системный анализ .....</b>	<b>59</b>
7.1 Введение .....	59
7.2. Постановка задач .....	60
7.3. Методы описания и анализа материала .....	66
<b>Тема 8. Пространственно-информационный аспект экологических систем: анализ величины сигнального поля и связанного с ней по- ведения .....</b>	<b>70</b>
8.1. Введение .....	70
8.2. Описание и анализ величины сигнального поля .....	71
8.3. Описание и анализ территориального поведения животных в сво- их сигнальных полях .....	72
8.4. Описание характера и роста информационного пространства в системах разного уровня: особь – внутрипопуляционная группа – популя- ция – коадаптивный комплекс видов – биоценоз .....	72
8.5. Анализ биологических функций, связанных с пространственным аспектом сигнальных полей .....	73
<b>Тема 9. Уровни детерминации поведения млекопитающих в сиг- нальных полях .....</b>	<b>74</b>
9.1. Постановка вопроса .....	74
9.2. Методы сбора и анализа материала .....	74
9.3. Алгоритм анализа материала .....	75
9.4. Связи, характеризующие разные типы детерминации .....	76
<b>Тема 10. Сигнальное (биологическое) поле и информационная ни- ша млекопитающих .....</b>	<b>79</b>
10.1. Введение. Общая характеристика поведения .....	79
10.2. Метод описания и анализ материала .....	80
10.2.1. Сигнальное биологическое поле .....	81
10.2.2. Информационная ниша животного в сигнальном поле .....	81

Тема 11. Асимметрия движения млекопитающих в своем сигналь- ном поле .....	83
11.1. Введение. Постановка вопроса .....	83
11.2. Материал и метод .....	85
Литература .....	86

---