

УДК 591.524.2

**ХАРАКТЕРИСТИКА, ДИНАМИКА И ОСОБЕННОСТИ  
ПОВЕДЕНЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ ПСОВЫХ В ЗИМНИЙ ПЕРИОД  
НА ТЕРРИТОРИИ САМАРСКОЙ ЛУКИ  
(НА ПРИМЕРЕ ЕНОТОВИДНОЙ СОБАКИ)**

© 2009 М.Е. Фокина\*

Самарский государственный университет г. Самара (Россия)  
mariyafok@mail.ru

Поступила 17 декабря 2008 г.

Показаны поведенческие реакции енотовидной собаки на самарской луке.  
Ключевые слова: енотовидная собака, поведение, Самарская Лука.

Поведение животного в информационном поле является протяженным во времени и пространстве процессом, и понять его без разделения на естественные составляющие (экстенсивность, интенсивность и длительность) невозможно. Структуру поведенческого акта, как системы, удобно описывать по составляющим его элементам: форма поведения, интенсивность и длительность. Но общая оценка поведения должна включать в себя все эти элементы в интегрированном виде и связи между ними.

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

Поведение животного в информационно-знаковом поле как в информационной системе носит системный характер и, как любая система, требует учета структуры поведения, то есть 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, то есть физиологическими потребностями и эмоциональным состоянием (временная структурированность поведения) и, наконец, длительность поведенческого акта, связанная как с поведенческим контекстом, саморегуляцией и «принципом разделения времени», так и с сигналами внешней среды (фазовая структурированность поведения). При изучении поведения животного в информационном поле нужно уметь отличать поведенческий ответ на сигналы среды (влияние информационно-знакового поля) от поведения, связанного с мотивацией и контекстом.

---

\* Мария Евгеньевна Фокина, старший преподаватель.

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 длящаяся доминантная форма активности, сопровождаемая восприятием соответствующих сигналов среды и измеряемая числом воспринятых особью сходных объектов и событий среды, то есть объектов со сходной сигнальной значимостью. Например, мотивация голода вызывает доминантную форму поведения «поисково-пищевую». Но даже при насыщении особи, когда мотивация удовлетворена, поисково-пищевое поведение как доминантная активность часто продолжается «по инерции» – здесь действует уже контекст. А «принцип разделения времени» между доминантной и субдоминантными 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 гомеостатическому равновесию), а поведенческий контекст, саморегуляция, 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 информационно-знакового 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.

Оказалось, что параметры информационно-знакового 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, представленных в информационном 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 саморегуляцию поведения, описывается через связь поведения со сходными по физико-химическим показателям объектами среды – носителями соответствующих сигналов (анизотропность поля).

Знаковые поля млекопитающих – это информационные системы, степень сложности которых возрастает от элементарного (информационно-знакового поля особи) к биоценотическому информационному полю. Изучение сигнальных полей и поведения животных в своем информационном поле имеет конечной задачей предсказание (прогнозирование) функционирования ин-

формационных систем млекопитающих в разных условиях. Особенно это важно при растущем антропогенном воздействии на природу.

Таблица 1

**Основные типы поведения енотовидной собаки и лисицы обыкновенной**

| №  | Тип поведения                | Двигательные акты   |
|----|------------------------------|---|
| 1  | 2                            | 3   |
| 1  | Территориальное              | - передвижение по территории;<br>- обход участка;<br>- движение к норе (временному убежищу);<br>- движение по территории к объекту (дерево, элементы рельефа);<br>- смена аллюра.                         |
| 2  | Поисково – пищевое и пищевое | - реакции на следы, остатки или норы потенциальных кормовых объектов;<br>- поедание пищи;<br>- утоление жажды.  |
| 3  | Охотничье                    | - поиск и преследование добычи;<br>- поимка добычи.   |
| 4  | Коммуникативное              | - обонятельная реакция на метки других особей или свои более ранние метки;<br>- обонятельная реакция на территорию вокруг нор и убежищ.   |
| 5  | Маркировочное                | - оставление мочевой и фекальной меток.   |
| 6  | Комфортное                   | - сидит;<br>- лежит;<br>- устраивается на лежку;<br>- валяется на снегу;<br>- торговая реакция.   |
| 7  | Пассивно-оборонительное      | - уход от опасности;<br>- замирание (у енотовидной собаки) при виде опасности;<br>- попытка ухода в сторону при выходе на объект, несущий информацию об опасности (например, след собаки, ключья шерсти). |
| 8  | Подражательное               | - копирование реакций других особей на различные носители сигналов;<br>- передвижение по своим следам или следам других животных.   |
| 9  | Ориентировочное              | - поворот в сторону источника звука или какого-либо раздражителя;<br>- ориентировка на местности, оглядывание окрестностей с возвышения (на значительное расстояние).                                     |
| 10 | Исследовательское            | - двигательные реакции по отношению к незнакомому объекту, не вызывающему чувства опасности и не связанные с поиском пищи (как правило, находящемся не далее, чем 3-5 м от животного).                    |

Обобщение материалов тропления следов псовых (лисицы и енотовидной собаки) позволило выделить следующие типы поведения, наиболее свойственные данным видам млекопитающих (табл. 1).

Нами была исследована динамика поведения енотовидной собаки в течение снежного периода (табл. 2, 3). Для расчетов использовались материалы троплений за 2002 – 2004 гг.

В условиях Средней полосы енотовидная собака впадает в зимнюю спячку. Исключением могут служить годы с теплой зимой, частыми оттепелями и незначительным снежным покровом. В условиях национального парка «Самарская Лука» нами отмечено залегание енотовидной собаки в спячку в конце ноября – начале декабря. С декабря по начало февраля наблюдались лишь единичные следовые дорожки, незначительной протяженности. Поэтому проводить тропления енотовидной собаки в декабре и январе не представляется возможным. Спячка продолжается до конца февраля – начала марта. Активный выход зверьков приходится на конец февраля. В отдельные годы спячка может продолжаться дольше обычного срока. Возможно, на это оказывает влияние устойчивость снежного покрова и обилие осадков.

В этой связи, в табл. 2 и 3 приведены обобщенные данные по троплению енотовидной собаки в ноябре, феврале и марте. В ноябре и для самок, и для самцов доминантным является поисково-пищевое поведение, субдоминантной формой – исследовательское. Сопутствующих форм поведения у самок – 5, у самцов – 7 (табл. 2). В феврале, после выхода зверьков из спячки, доминантной формой поведения остается поисково-пищевая, субдоминантной – исследовательская. Однако возрастает интенсивность внутривидовой коммуникации, территориального и маркировочного поведения у самцов и межвидовой коммуникации и маркировочной активности у самок (табл. 3). Это свидетельствует о начале репродуктивного периода. Готовность к спариванию у самцов в этот период выше, чем у самок. Разнообразных форм поведения при этом у самцов – 9, у самок – 8.

В марте, на фоне доминантной поисково-пищевой формы поведения, субдоминантной является исследовательская и для самцов, и для самок, а также территориальная и внутривидовая коммуникация – у самок. Сопутствующих форм поведения – 7 у обеих половых групп. Значение интенсивности поведения при внутривидовой коммуникации для самцов такое же, как и в феврале. Таким образом, значимость территории для енотовидной собаки становится очевидна лишь в весенний период и связана с выводением потомства. В этот же период возрастает значимость для самок следов других видов, в частности, лисьих. Это также может быть связано с норением, обустройством логова.

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-Фарленда в том, что заняв доминирующее положение, победившая система периодически предоставляет время для осуществления другой (субдоминантной) деятельности. Одним из предположительных объяснений такого явления может послужить следующее: длительное осуществление одного поведенческого акта требует большого нервного напряжения. Это энергетически не выгодно. Поэтому «текучесть» внимания животного выражается в появлении субдоминантной активности (Мозговой и др., 1998).

Таблица 2

**Экстенсивность поведения самцов и самок енотовидной собаки в знаковом поле**  
(число объектов и событий среды, вызвавших ту или иную форму поведения, на эквивалентную дистанцию вида\*)

*Тип поведения*

| Месяц,<br>число<br>особей<br>(♂/♀) | Поисково-<br>пищевое |   | Исследо-<br>вательское |   | Ориенти-<br>ровочное |   | Пассивно-<br>оборонитель-<br>ное |   | Территориаль-<br>ное |   | Межвидовая<br>коммуникация |   | Подража-<br>тельное |   | Маркировоч-<br>ное |   | Внутривид.<br>коммуника-<br>ция |   |
|------------------------------------|----------------------|---|------------------------|---|----------------------|---|----------------------------------|---|----------------------|---|----------------------------|---|---------------------|---|--------------------|---|---------------------------------|---|
|                                    | ♂                    | ♀ | ♂                      | ♀ | ♂                    | ♀ | ♂                                | ♀ | ♂                    | ♀ | ♂                          | ♀ | ♂                   | ♀ | ♂                  | ♀ | ♂                               | ♀ |
| Ноябрь<br>(5/3)                    | 4                    | 5 | 3                      | 3 | 2                    | 3 | 1                                | - | 1                    | - | 2                          | 2 | 2                   | 1 | -                  | - | 1                               | 1 |
| Февраль<br>(5/6)                   | 4                    | 3 | 3                      | 3 | 2                    | 4 | 2                                | 2 | 3                    | - | 1                          | 2 | 2                   | 2 | 2                  | 2 | 3                               | 3 |
| Март<br>(9/8)                      | 4                    | 6 | 5                      | 3 | 5                    | 2 | 3                                | - | 3                    | 5 | -                          | 3 | 1                   | 2 | 2                  | 2 | 3                               | 3 |

\* Эквивалентная дистанция - это расстояние, к которому приводятся показатели параметров знакового поля животного. Оно определяется опытным путем для разных видов животных. Например, для лисицы оно равно приблизительно 1000 м, а для енотовидной собаки – 300 м, поскольку на это расстояние приходится 100 элементарных двигательных реакций. При дальнейшем увеличении дистанции вытروпленных следов, новые объекты, вызывающие ответные реакции животного, появляются редко.

Таблица 3

**Интенсивность поведения самцов и самок енотовидной собаки в знаковом поле**  
(число элементарных двигательных реакций, на эквивалентную дистанцию вида)

*Тип поведения*

| Месяц,<br>число<br>особей<br>(♂/♀) | Поисково-<br>пищевое |    | Исследо-<br>вательское |    | Ориенти-<br>ровочное |   | Пассивно-<br>оборонитель-<br>ное |   | Территориаль-<br>ное |    | Межвидовая<br>коммуникация |    | Подража-<br>тельное |    | Маркировоч-<br>ное |   | Внутривид.<br>коммуника-<br>ция |    |
|------------------------------------|----------------------|----|------------------------|----|----------------------|---|----------------------------------|---|----------------------|----|----------------------------|----|---------------------|----|--------------------|---|---------------------------------|----|
|                                    | ♂                    | ♀  | ♂                      | ♀  | ♂                    | ♀ | ♂                                | ♀ | ♂                    | ♀  | ♂                          | ♀  | ♂                   | ♀  | ♂                  | ♀ | ♂                               | ♀  |
| Ноябрь<br>(5/3)                    | 20                   | 18 | 12                     | 8  | 3                    | 5 | 2                                | - | 4                    | -  | 2                          | 2  | 3                   | 2  | -                  | - | 3                               | 3  |
| Февраль<br>(5/6)                   | 18                   | 18 | 12                     | 10 | 4                    | 6 | 4                                | 4 | 7                    | -  | 4                          | 8  | 4                   | 5  | 7                  | 8 | 5                               | 10 |
| Март<br>(9/8)                      | 57                   | 43 | 17                     | 26 | 4                    | 9 | 2                                | - | 9                    | 18 | -                          | 16 | 2                   | 10 | 2                  | 8 | 10                              | 16 |

Во-вторых, по нашим наблюдениям, поисково-пищевое поведение может замещаться 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 разделения времени». В спокойной обстановке продолжительность поисково-пищевого поведения, как доминантной активности, увеличивается (Мозговой и др., 1998; Фокина, 2003). В большинстве случаев у обоих видов нами отмечалось исследовательское поведение как субдоминантное. Как показали исследования ряда авторов (Котенкова и др., 1989), более развитое исследовательское поведение дает возможность быстрее и лучше осваивать среду, расширять ареал. Так, у лисицы в ноябре, декабре и январе доминантное поисково-пищевое поведение чередуется с исследовательским и ориентировочным (Фокина, 2003). У енотовидной собаки и в ноябре, и в феврале – марте, также как и у лисицы, поисково-пищевое поведение является доминантным, а исследовательское – субдоминантным, однако ориентировочное поведение у енотовидной собаки не было субдоминантным, что, вероятно, связано с меньшими суточными переходами, характерными для данного вида.

Как было отмечено С.С. Шварцем (1073), в становлении нового вида основную роль играют морфо-физиологические и этологические новообразования, способные изменить отношения организмов с окружающей средой и тем обеспечить формирование новой экологической ниши.

Информационно-знаковое поле возникает в результате трансформации исходной среды, ее приспособления к потребностям обитателей и приобретения внесенными изменениями сигнального значения. Поведение животных – их движения, образ действий, реакции на воздействие внешних и внутренних факторов, повадки – представляет собой необычайно сложное явление, изучающееся со многих сторон, в различных взаимосвязанных аспектах (Мантейфель, 1974). Поэтому, в целом, весь комплекс поведенческих актов следует рассматривать как мощную популяционную адаптацию, направленную на совокупность факторов, воздействующих на животное.

И.А. Шилов (1967) отмечал, что если основа видового стереотипа поведения имеет врожденный характер, то конкретные формы лабильных поведенческих реакций обязательно должны формироваться в процессе индивидуального опыта животных, так как весь экологический смысл этой формы поведения заключается в придании большей пластичности всей системе поведенческих адаптаций в целом. Поскольку различные особи или их группировки служат источником неодинаковой информации и по-разному реагируют на одни и те же условия, общий ответ популяции формируется на основе интеграции реакций отдельных особей и их внутривидовых групп.

Таким образом, поведение, приуроченное к определенным условиям существования, часто связанным с хозяйственной деятельностью человека, может рассматриваться как пример адаптации популяции или вида животных.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

**Котенкова Е.В., Мешкова Н.И., Шутова М.И.** О крысах и мышах. М.: Наука, 1989. 176 с.

**Мак-Фарленд Д.** Поведение животных: психобиология, экология и эволюция.: Пер. с англ. М.: Мир, 1988. 510 с. - **Мантейфель Б.П.** Экологические и эволюционные аспекты поведения животных // В кн.: Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. М.: Наука, 1974. С. 5-32. - **Мозговой Д.П., Розенберг Г.С.** Сигнальные биологические поля млекопитающих: Теория и практика полевых исследований. Самара: СамГУ, 1992. 119 с. - **Мозговой Д.П., Розенберг Г.С., Владимирова Э.Д.** Информационные поля и поведение млекопитающих: Уч. пособ. Самара: Самарский университет, 1998. 92 с.

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

**Фокина М.Е.** Динамика типов поведения разных половых групп лисицы обыкновенной в течение зимнего сезона // Мат-лы Междунар. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения Д.Н. Флорова. Самара: СГПУ, 2003. С.483-486.

**Шварц С.С.** Теоретические основы и принципы этологии // В кн.: Современные проблемы экологии: V Всес. экол. конф. М.: Изд-во МГУ, 1973. С. 21-31. - **Шилов И.А.** Некоторые экологические аспекты сложных форм поведения животных // Науч. докл. высш. шк., биол. науки. 1967. № 6. С. 159-164.

### **THE CHARACTERISTIC, DYNAMICS AND FEATURES OF BEHAVIOURAL REACTIONS DOG DURING THE WINTER PERIOD IN TERRITORY SAMARA ONIONS (ON THE EXAMPLE OF THE RACCOON DOG)**

© 2009 M. E Fokina

Behavioural reactions of a raccoon dog on Samara Luka are shown.  
*Keywords:* a raccoon dog, behaviour, Samara Luka.