

УДК [599.742.17:591.5](477.63)

**АСПЕКТЫ ОПОСРЕДОВАННОГО ВЛИЯНИЯ ЛИСИЦЫ
(*VULPES VULPES* LINNAEUS, 1758)
НА ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

А. В. Михеев

*НИИ биологии Днепрпетровского национального университета им. Олеся Гончара
Украина, 49010, Днепрпетровск, просп. Гагарина, 72
E-mail: zestforest@ua.fm*

Поступила в редакцию 27.02.12 г.

**Аспекты опосредованного влияния лисицы (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758) на пище-
добывательное поведение мелких млекопитающих.** – Михеев А. В. – В ходе полевого
эксперимента с использованием искусственных кормушек были исследованы нетрофиче-
ские эффекты в системе «хищник – жертва» (на примере лисицы и ее основной добычи –
мелких лесных грызунов). Независимо от условий эксперимента (наличие поблизости от
кормушек помета лисицы; помета зайца-русака; контроль) наблюдается отсутствие досто-
верных различий среднесуточного объема съеденного грызунами корма, а также сходство
10-суточных трендов его потребления. Тем не менее, наличие в среде обитания экскремент-
ов хищника вызывает определенные поведенческие реакции жертв, которые выражаются в
повышении уровня настороженности зверьков, что, в свою очередь, детерминирует замед-
ление развития их пищедобывательной активности. Помет нехищного гетероспецифика
(зайца-русака) не вызывает подобного рода реакций.

Ключевые слова: следы жизнедеятельности, экскреторные метки, «хищник – жертва»,
нетрофические взаимодействия, поведение млекопитающих.

**Some aspects of the indirect impact of red fox (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758) on the feed-
ing behavior of small mammals.** – Mikheyev A. V. – The non-trophic effects in the predator –
prey system (with red fox and its primary prey, small wood rodents, as examples) were investi-
gated during our field experiment with the use of artificial feeders. Irrespectively of experiment
conditions (red fox' scat near the feeders; brown hare's scat; a reference without any scats) the ab-
sence of reliable differences in the daily average volumes of the feed eaten by rodents and the re-
semblance of 10-day's trends of its consumption were observed. Nevertheless, the presence of
predator scats in the habitats stimulates certain behavioral reactions of preys, which are expressed
in a raised vigilance level, which, in turn, determines retardation of their feeding activity. The scats
of a not-predatory heterospecific species (brown hare) excite no such reactions.

Key words: signs of vital functions, faecal marks, predator – prey, non-trophic interactions,
mammal behavior.

ВВЕДЕНИЕ

Способность жертвы распознавать следы хищника предоставляет ей выиг-
рышную возможность избежать встречи с ним еще до его появления. Развитие
такой способности в онтогенезе и закрепление ее в поведенческих реакциях особи
имеет несомненный адаптивный характер (Шилов, 1977; Черносивтов, 1989;
Dell'Omo et al., 1994; Lind, Cresswell, 2005; Hughes, Banks, 2009).

На протяжении последних 20 лет исследования нетрофических аспектов влияния хищников на поведение жертв оформились в отдельное направление поведенческой экологии и продолжают динамично развиваться. Несмотря на то, что все больше фактов свидетельствует о значимости таких опосредованных взаимоотношений для млекопитающих, многие вопросы до сих пор слабо разработаны и остаются дискуссионными.

Например, в ходе экспериментов установлено изменение поведения микромаммалей не только в присутствии хищника, но и после экспозиции его запаха (Смирин, 1991; Dell'Omo et al., 1994; Pusenius, Ostfeld, 2000; Borowski, 2002; Sundell, Ylönen, 2008; Hughes, Banks, 2009). В частности, исследователи отмечали развитие у зверьков стрессовых реакций, перестройку ритма их активности и динамики перемещений. Опосредованное влияние хищников может проявляться в адаптивном изменении поведенческих стратегий жертв, связанных с пищедобыванием (Баскин, Новоселова, 2008; Calder, Gorman, 1991; Koivisto, Pusenius, 2003; Abrams, 2010). Вместе с тем существование выраженных нетрофических эффектов между хищниками и потенциальными жертвами подтверждается далеко не всегда (Феокистова и др., 2007; Sundell et al., 2004; Hughes, Banks, 2009; Mortelliti et al., 2009).

Приходится констатировать, что исследования этих проблем пока еще недостаточно реализованы в полевых экспериментах (а результаты камеральных наблюдений далеко не всегда могут быть экстраполированы на ситуации в природной обстановке). С этой целью нами было проведено экспериментальное изучение опосредованного влияния хищника на поведение микромаммалей в природной обстановке (в частности, на интенсивность потребления корма в искусственных кормушках).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2008 г. на базе Присамарского биогеоэкологического стационара Комплексной экспедиции Днепропетровского национального университета в пределах крупнейшего лесного массива Днепропетровской области – Самарского леса (Новомосковский р-н). Модельными объектами эксперимента были выбраны фоновые для района исследований виды – лисица (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758) и представители комплекса мелких млекопитающих. Непосредственную постановку эксперимента осуществляли в естественных местообитаниях этих животных в пойменной липо-ясеновой дубраве. Схема эксперимента состояла в следующем.

Кормушки представляли собой продолговатые туннели (полукруглые в сечении, краями вкопанные в грунт) из прозрачного пластика (который вырезали из средней части ПЭТ-бутылок ёмкостью 2.5 л). Длина туннелей составляла 220 мм, ширина в основании – 120 мм, высота по центру – 55 – 60 мм. Кормушки были сквозными, т. е. имели два противоположных друг другу входа. В середине кормушки устанавливали чашку Петри с кормом (сухое цельное зерно пшеницы).

Закладку корма (по 25 г в каждую кормушку) проводили в 19⁰⁰ ч, изъятие – в 8⁰⁰ следующего утра. Зерно высушивали до исходного состояния и взвешивали, определяя количество съеденного корма. Вечером этого же дня вновь проводили

АСПЕКТЫ ОПОСРЕДОВАННОГО ВЛИЯНИЯ ЛИСИЦЫ

полную закладку – в объёме 25 г/кормушку (а не в объёме несъеденного корма) и т. д. Эксперимент проводили в течение 10 сут.

В эксперименте отрабатывали два варианта опыта – опыт «*V*» (хищный гетероспецифик) и опыт «*Le*» (нехищный гетероспецифик). В первом случае на расстоянии 100 мм от каждого входа в кормушку-туннель на почву выкладывали свежий помет лисицы (один экскремент, т. е. продукт однократной дефекации одной особи), во втором – помет зайца-русака (*Lepus europaeus* Pallas, 1778) (в объёме, равном одному экскременту лисицы). Помет собирали в аналогичных лесных местообитаниях за 5 – 6 ч до начала эксперимента (и не обновляли до его завершения). В контроле была только прикормка.

Два варианта опыта и контроль проводили одновременно в трех повторностях. Кормушки ставили тремя рядами; соответствующие варианты кормушек в рядах располагали не подряд, а «вразброс». Расстояние между кормушками в рядах составляло 6 м, между рядами – 12 м.

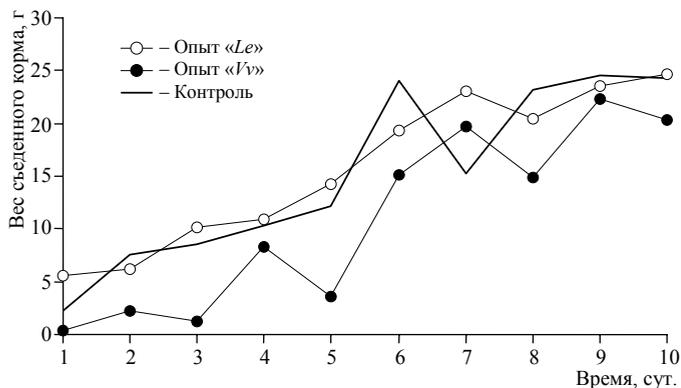
Статистическая обработка результатов включала расчет коэффициента вариации (*Cv*), показателя корреляции Спирмена (r_s), а также использование непараметрических алгоритмов сравнения средневыборочных показателей (*U*-тест Манна – Уитни, критерий парных сравнений Вилкоксона) (Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Предваряя изложение результатов, отметим, что реагирование на зерновую приманку характерно, в первую очередь, для грызунов, а не для землероек. В связи с этим кормушки потенциально могли посещать такие виды мышевидных грызунов, как лесная (*Sylvaeus sylvaticus* Linnaeus, 1758) и желтогорлая (*S. tauricus* Melchior, 1834) мыши, рыжая (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) и кустарниковая (*Microtus subterraneus* De Selys Longchamps, 1835) полёвки: по данным предварительно проведенных учетов ловчими траншеями именно эти виды являлись наиболее обычными для данного типа лесного биогеоценоза. В процессе эксперимента мы сознательно не проводили установку каких-либо детекторных устройств (закопченных или запыленных пластин, песочных насыпок, «липучек» для захвата фрагментов волосяного покрова и проч.), по показаниям которых можно было бы определить видовую принадлежность «посетителей» кормушек. Это могло бы значительно исказить естественный фон в непосредственной близости от кормушек и вызвать излишнюю настороженность зверьков. В связи с этим мы в данном контексте рассматриваем не видовую поведенческую специфику отдельных представителей отряда Rodentia, а в целом реакции экологически близких видов микромаммалей, практически в равной степени способных стать жертвами хищного гетероспецифика – лисицы. Полученные данные позволяют отметить следующее.

Характеризуя динамику изучаемого процесса в целом (рисунок), необходимо, в первую очередь, указать на постепенное нарастание его темпов – как в опытах, так и в контроле. Мы предполагаем, что на начальном этапе (независимо от условий опыта и контроля) имеет место настороженное отношение зверьков к пластиковой кормушке как к новому объекту.

Между тремя вариантами эксперимента обнаружены и другие аспекты сходства. Установлено, что в течение 10-и суток интенсивность потребления корма составляла в среднем 10.81 ± 2.73 г/сут., $Cv = 79.78$ (опыт «*Vv*»), 15.84 ± 2.31 г/сут., $Cv = 46.08$ (опыт «*Le*») и 15.22 ± 2.62 г/сут., $Cv = 54.41$ (контроль).



Как можно видеть, варьирование изучаемых показателей выявилось наиболее значительным именно в условиях опосредованного присутствия хищного зверя. Впрочем, все различия указанных средневыворочных величин по *U*-тесту Манна-Уитни оказались статистически

Результаты эксперимента по изучению опосредованного влияния лисицы на пищедобывательное поведение мелких млекопитающих были статистически недостоверными:

- 1) опыт «*Vv*» – контроль: $U = 32.00, Z = -1.36, p = 0.17$;
- 2) опыт «*Le*» – контроль: $U = 49.00, Z = -0.08, p = 0.94$;
- 3) опыт «*Vv*» – опыт «*Le*»: $U = 31.00, Z = -1.44, p = 0.15$.

Таким образом, наличие опосредованного маркировочного сигнала хищника (так же как и нехищного гетероспецифика) существенно не повлияло на пищедобывательное поведение грызунов. К этому можно добавить, что непараметрический корреляционный анализ позволил статистически подтвердить наблюдаемое на графике (см. рисунок) совпадение трендов потребления корма во всех вариантах эксперимента, выражаемое высокими показателями корреляции:

- 1) опыт «*Vv*» – контроль: $r_s = 0.94, n = 10, t = 7.75, p < 0.001$;
- 2) опыт «*Le*» – контроль: $r_s = 0.94, n = 10, t = 7.75, p < 0.001$;
- 3) опыт «*Vv*» – опыт «*Le*»: $r_s = 0.95, n = 10, t = 8.75, p < 0.001$.

Из этого следует, что независимо от условий эксперимента интенсивность трофической активности мелких млекопитающих на протяжении 10 суток носит сходный характер.

Тем не менее, использование непараметрического критерия парных сравнений Вилкоксона позволило установить расхождение опытных и контрольных величин, отражающее определенное изменение поведения грызунов в условиях опосредованного присутствия хищника. В частности, были выявлены достоверные статистические различия серии опытных показателей «*Vv*» как от контроля ($n = 10, T = 5.00, Z = 2.29, p < 0.05$), так и от опыта «*Le*» ($n = 10, T = 0, Z = 2.80, p < 0.01$). При этом между показателями опыта «*Le*» и контроля значимых различий не установлено: $n = 10, T = 23.00, Z = 0.46, p = 0.65$.

Полученные результаты позволяют заключить, что в каждый из 10 дней эксперимента количество съеденного корма в опыте «*Vv*» оказывалось достоверно

АСПЕКТЫ ОПОСРЕДОВАННОГО ВЛИЯНИЯ ЛИСИЦЫ

меньше, чем при наличии возле кормушки помета зайца-русака, либо вообще без каких-либо следов жизнедеятельности гетероспецификов. Анализируя эмпирические графики (см. рис. 1), мы делаем вывод, что указанная тенденция формируется на самом начальном этапе эксперимента. В частности, по прошествии первых суток после закладки корма во всех трех повторностях контроля была отмечена кормовая активность зверьков в объеме 2.17 ± 0.61 г съеденного зерна (а в опыте «Le» даже 5.63 ± 1.28 г), тогда как в опыте «V» – всего лишь 0.37 г: в двух из трех кормушек зерно осталось в тронуто, а в третьей было съедено 1.10 г.

Отмеченное выше сходство средневыворочных показателей, а также корреляционная взаимосвязь 10-суточных трендов не противоречит данному выводу. Как указывают некоторые авторы (Hughes, Banks, 2009), отсутствие выраженного влияния экскретов хищника на поведение грызунов зачастую маскирует реакции жертв, осуществляемые в более мелком масштабе, особенно когда их активность становится дисперсной. По данным Л. М. Баскина и Н. С. Новоселовой (2008), наличие хищников на участке обитания бобров способствует повышению бдительности грызунов (с соответствующим сокращением дальности ухода от водоёма), но не влияет на их стратегию минимизировать время пребывания на суше за счет выбора деревьев в зависимости от толщины их ствола и удаленности от берега.

Таким образом, наши экспериментальные данные характеризуют, прежде всего, пространственно-временную специфику локальных реакций зверьков на следы жизнедеятельности хищного гетероспецифика. Рассмотрение этих реакций как направленных на избегание встречи с хищником оправдано тем обстоятельством, что представители изученного комплекса микромаммалий являются не только *потенциальной* добычей лисицы. Результаты наших трофологических исследований свидетельствуют, что в ее рационе в условиях лесных экосистем юго-востока Украины эти виды жертв составляют значительную долю потребляемой биомассы: лесная мышь – 4.24%, желтогорлая – 4.85%, рыжая полёвка – 7.87%, кустарниковая – 4.65%. В связи с этим опосредованные ольфакторные признаки лисицы могут означать для этих грызунов наличие реальной опасности нападения.

В целом можно констатировать, что, несмотря на определенное сходство количественных параметров и общей динамики изучаемого процесса во всех трех вариантах эксперимента, опосредованное влияние хищника проявляется, прежде всего, в виде определенного временного сдвига в активизации пищедобывательного поведения жертв (с последующим сохранением данной асинхронности). На основании этого можно утверждать, что следы жизнедеятельности хищного зверя (в данном случае – маркировочные сигналы), опосредованным образом свидетельствующие о его присутствии на данном участке, способны оказывать если не отпугивающее, то, по крайней мере, настораживающее воздействие на потенциальных жертв из числа мелких млекопитающих.

Наш вывод в целом согласуется с литературными данными. Указывается, например, что за счет восприятия запаха гетероспецифичных экскреторных выделений грызуны могут идентифицировать и различать хищников, в том числе непривычных (таких, с которыми ранее не встречались) (Blumstein et al., 2008; Taraborelli et al., 2008). Также отмечается, что животные, на которых хищники постоянно охотятся, способны не только их распознавать, но и избегать мест, где они

держатся (Смирин, 1991; Jedrzejevska, Jedrzejewski, 1990). При этом влияние хищников на поведение микромаммалий может сказываться в течение более длительного периода, чем время охоты как таковой (Смирин, 1991).

Завершая данное обсуждение, уместно задать вопрос: нет ли экологических и этологических противоречий в том, что, предупреждая с помощью собственных меток конкурентных кон- и гетероспецификов о занятости данного участка, хищный зверь афиширует свое присутствие перед потенциальной добычей и тем самым действует вопреки своей собственной пищедобывательной стратегии? Например, в процессе полевых исследований мы не раз фиксировали присутствие экскреторных меток лисицы (а также лесной куницы и горносталя) непосредственно возле мышиных порохов.

Здесь мы считаем необходимым подчеркнуть, что установленные нами особенности опосредованных взаимоотношений «хищник – жертва» не должны являться поводом для абсолютизации происходящих в природе многообразных взаимодействий животных. Хищник, маркирующий территорию пометом или прочими специфическими выделениями, не может «догадываться» о том, что это имеет настораживающее значение для объектов его охоты. В противном случае мы вынуждены были бы признать наличие у представителей Carnivora абстрактного мышления, способности к предвидению или, по крайней мере, к построению обоснованных вероятностных расчетов; лично мы не обладаем исчерпывающими подтверждениями таких способностей и не знакомы с литературными источниками, убедительно доказывающими их наличие.

Воспринимая опосредованные сигналы хищника, жертвы могут знать о его присутствии и соответственно о возможности встречи с ним, что может инициировать адекватные поведенческие реакции. Это вполне соответствует схеме образования условного рефлекса (именно такие рефлексы, вошедшие в жизненный стереотип животного, А. Д. Слоним (1976) назвал «натуральными»). Впрочем, развитие у жертв подобных контрстратегий не избавляет их от риска нападения – способность воспринимать и использовать в природной обстановке подобную информацию лишь увеличивает для них количество потенциальных возможностей, повышает разнообразие вариантов событий и расширяет диапазон их вероятных результатов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами экспериментальные данные дают основание говорить о существовании у мелких млекопитающих определенных поведенческих реакций на следы жизнедеятельности хищного гетероспецифика. Они выражаются, прежде всего, в повышении уровня настороженности зверьков, что, в свою очередь, детерминирует временной сдвиг в активизации их пищедобывательного поведения. Отпугивающее влияние опосредованных сигналов лисицы отражает реальные межвидовые взаимоотношения, связанные для микромаммалий с риском нападения. Установленные нетрофические эффекты в системе «хищник – жертва» позволяют подчеркнуть роль опосредованных информационных контактов млекопитающих в организации их биоценотических взаимоотношений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баскин Л. М., Новоселова Н. С. Опасность нападения хищников как один из факторов, влияющих на протяженность пищевых маршрутов бобров (*Castor fiber*) // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 2. С. 226 – 230.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М. : Высш. шк., 1990. 352 с.
- Слоним А. Д. Среда и поведение. Формирование адаптивного поведения. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. 211 с.
- Смирин Ю. М. Роль популяционных структур в биоценологических отношениях // Структура популяций у млекопитающих. М. : Наука, 1991. С. 116 – 150.
- Феоктистова Н. Ю., Найденко С. В., Кротопкина М. В., Бовин П. М. Сравнительный анализ влияния запаха хищника на морфологические и физиологические параметры взрослых самцов хомячков Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*) и джунгарского (*Phodopus sungorus*) // Экология. 2007. № 6. С. 457 – 460.
- Черносвитов П. Ю. Формальное описание адаптивного поведения как метод объяснения эволюционного процесса // Философские науки. 1989. № 5. С. 110 – 115.
- Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М. : Изд-во МГУ, 1977. 262 с.
- Abrams P. A. Implications of flexible foraging for interspecific interactions: lessons from simple models // Functional Ecol. 2010. Vol. 24, № 1. P. 7 – 17.
- Blumstein D. T., Barrow L., Luterra M. Olfactory predator discrimination in yellow-bellied marmots // Ethology. 2008. Vol. 114, № 11. P. 1135 – 1143.
- Borowski Z. Individual and seasonal differences in antipredatory behaviour of root voles – a field experiment // Can. J. Zool. 2002. Vol. 80, № 9. P. 1520 – 1525.
- Calder C. J., Gorman M. L. The effects of red fox vulpes faecal odours on the feeding behaviour of Orcney voles *Microtus arvalis* // J. Zool. 1991. Vol. 224, № 4. P. 599 – 606.
- Dell’Omo G., Fiore M., Alleva E. Strain differences in mouse response to odours of predators // Behav. Processes. 1994. Vol. 32, № 2. P. 105 – 115.
- Hughes N. K., Banks P. B. Interacting effects of predation risk and signal patchiness on activity and communication in house mice // J. Animal Ecol. 2009. Vol. 79, № 1. P. 88 – 97.
- Jedrzejewska B., Jedrzejewski W. Antipredatory behaviour of bank voles and prey choice of weasels – enclosure experiments // Ann. Zool. Fenn. 1990. Vol. 27, № 4. P. 321 – 328.
- Koivisto E., Pusenius J. Effects of temporal variation in the risk of predation by least weasel (*Mustela nivalis*) on feeding behavior of field vole (*Microtus agrestis*) // Evol. Ecol. 2003. Vol. 17, № 5 – 6. P. 477 – 489.
- Lind J., Cresswell W. Determining the fitness consequences of antipredation behavior // Behav. Ecol. 2005. Vol. 16, № 5. P. 945 – 956.
- Mortelliti A., Amori G., Annesi F., Boitani L. Testing for the relative contribution of patch neighborhood, patch internal structure, and presence of predators and competitor species in determining distribution patterns of rodents in a fragmented landscape // Can. J. Zool. 2009. Vol. 87, № 8. P. 662 – 670.
- Pusenius J., Ostfeld R. S. Effects of stoat's presence and auditory cues indicating its presence on tree seedling predation by meadow voles // Oikos. 2000. Vol. 91, № 1. P. 123 – 130.
- Sundell J., Dudek D., Klemme I., Koivisto E., Pusenius J., Ylönen H. Variation in predation risk and vole feeding behaviour: a field test of the risk allocation hypothesis // Oecologia. 2004. Vol. 139, № 1. P. 157 – 162.
- Sundell J., Ylönen H. Specialist predator in a multi-species prey community: boreal voles and weasels // Integrative Zoology. 2008. Vol. 3, № 1. P. 51 – 63.
- Taraborelli P. A., Moreno P., Srur A., Sandobal A. J., Martínez M. G., Giannoni S. M. Different antipredator responses by *Microcavia australis* (Rodentia, Hystricognate, Caviidae) under predation risk // Behaviour. 2008. Vol. 145, № 6. P. 829 – 842.