

УДК 599:591.58

© А. В. Михеев

КЛАССИФИКАЦИЯ СЛЕДОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ КАК СИГНАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ИНФОРМАЦИОННОГО ПОЛЯ

*Днепропетровский национальный университет им. О. Гончара
49010, г. Днепропетровск, пр. Гагарина, 72; e-mail: zestforest@ua.fm*

Михеев А. В. Классификация следов жизнедеятельности млекопитающих как сигнальных элементов информационного поля. – Следы жизнедеятельности млекопитающих рассмотрены нами как опосредованно функционирующие сигнальные элементы информационного поля. Обоснованы принципы их классификации на основе соответствия различным формам жизнедеятельности (передвижение; питание; формирование убежищ; физиологические отправления; жизненные потребности). Предложены параметры, характеризующие основные свойства сигнальных элементов: 1) сигнальное содержание (следы присутствия/следы маркировки); 2) длительность существования (кратко-/долгосрочные); 3) структура (простая/сложная).

Ключевые слова: млекопитающие, сигналы животных, следы жизнедеятельности, информационное поле, поведенческая экология.

Введение

Осуществление информационного процесса – процесса передачи информации – возможно лишь при наличии соответствующих носителей. В живых системах взаимодействие биологических объектов происходит посредством сигналов различной модальности, содержащих информацию о свойствах и возможностях [1, 10-12, 14, 16, 20, 21, 27, 33, 35, 42, 44, 45, 49].

Для млекопитающих наибольшее значение приобретают способы передачи информации в опосредованной форме – когда сигналами служат не признаки самого животного или компоненты его поведения, а следы его активности; в этом случае сигналы исходят от предметов, подвергавшихся определенному воздействию [2, 5, 6, 8, 10, 11-15, 16-18, 20, 21, 23, 24, 30, 35, 47]. Справедливость этого положения для млекопитающих – с характерным для них высоким уровнем развития нервной системы – находит убедительное подтверждение в том числе и с позиций биокибернетики: ведь сложность информационных отношений во многом определяется степенью их опосредованности [19].

Совокупности подобного рода сигнальных элементов формируют информационные (в терминологии Н. П. Наумова – биологические сигнальные) поля [4, 6-12, 14]. На их фоне более эффективно осуществляются и другие типы коммуникации, в том числе посредством акустических сигналов или визуальных демонстраций. В свою очередь на основе такой интегральной совокупности сигнальных элементов животные реализуют жизненно необходимые экологические функции – расселение, охрану территории, взаимодействие с другими особями, размножение, воспитание потомства и проч.

Таким образом, исследование информационных процессов, происходящих в популяциях и сообществах млекопитающих, непосредственно связано с изучением соответствующих жизненных проявлений животных – следов их жизнедеятельности. Общий подход к их систематизации был в свое время предложен Н. Н. Руковским [17], который объединял их в пять отдельных групп. Вместе с тем приходится констатировать, что известные классификационные схемы, а также и модели биологической сигнализации [13, 17, 18, 24, 32-34, 37, 39-41, 43] не рассматривают отдельные классы и виды сигналов в качестве элементов информационного поля. В рамках как ранних [10, 11], так и современных [9, 12, 14] подходов к исследованию информационно-коммуникативных процессов млекопитающих попытки классификации следов их жизнедеятельности в указанном аспекте до настоящего времени также не предпринимались.

Принципы классификации и параметры сигнальных элементов информационных полей

На наш взгляд, первым шагом построения подобного рода классификации должно быть определение формы жизнедеятельности, в рамках которой формируются соответствующие следы, выполняющие в информационном поле функцию сигналов. В свою очередь разнообразные сигнальные элементы могут быть систематизированы и охарактеризованы с помощью набора параметров.

Прежде всего в числе таковых необходимо рассмотреть сигнальное содержание, присущее элементу информационного поля. Здесь мы выделяем два варианта. Разумеется, любой след как таковой – даже оставленный непреднамеренно или случайно – всегда выражает имевший место факт присутствия животного в системе соответствующих координат "место-время". Другая особь может получить информацию об этом через различные каналы – визуальный, ольфакторный и проч. Оставление следа может осуществляться вне соответствующей специфической формы поведения и зачастую происходит как бы "само собой", без четкой территориальной приуроченности. Известно, например, что значительное количество информации о себе и окружающей среде звери передают друг другу с помощью продуктов экскреции [2, 14-16, 20, 30, 35].

Вместе с тем в поведении большинства млекопитающих можно выделить такую его форму, как маркировочное поведение. Соответственно многие сигналы животных относятся к различным способам маркировки территории (мочой, экскрементами, пахучими выделениями желез), как наиболее мягкой (не связанной с агрессией) формы ее индивидуализации, и реализуются в рамках соответствующих поведенческих актов [2, 3, 10, 11, 15, 16, 20, 22, 25, 30, 35]. Таким образом, оставлению меток, в отличие от прочих следов, свойственен в некоторой степени целенаправленный характер. Обеспечение этим способом связей между особями приобретает вероятностную основу и происходит путем "вывешивания объявлений" и "обращения всех ко всем" [10-12, 15, 16, 20, 23, 35].

В целом эволюционное становление приспособлений к маркировке территории шло одновременно путем формирования морфологических адаптаций и, в ещё большей степени, путем выработки наследственных стереотипов поведения, связанных как с процессом маркировки, так и с реакцией на метку другой особи [15, 16, 25]. В эволюции способов оставления меток млекопитающих можно выделить ряд адаптивных форм повышения надежности носителей информации, увеличения площади, на которую оставлена запаховая метка, продления времени ее действия ("консервация"), а также обеспечения наиболее вероятного ее обнаружения другими особями [15, 16]. При передвижении на местности млекопитающие наносят свои выделения на поверхность различных предметов, особенно таких, которые могут служить хорошими ориентирами [5, 10-12, 30]. Таким образом, естественная физиологическая функция дефекации приобретает маркировочное значение при условии её определенной пространственной приуроченности и востребованности такого сигнала со стороны других животных.

Исходя из вышеизложенного, по сигнальному содержанию мы подразделяем элементы информационного поля на следы присутствия (СП) и следы маркировки (СМ) (табл. 1).

Рассмотрение следов жизнедеятельности в качестве сигнальных элементов информационного поля определяет необходимость оценки продолжительности их сигнального действия, т.е. длительности существования. В структуре сигнальных полей Н. П. Наумов особое значение придавал следам жизнедеятельности, которые передаются из поколения в поколение, – "долгоживущим сигналам", с помощью которых новым поколениям животных передается опыт предшествующих. К таковым относятся норы, тропы, скопления помета, запаховые и визуальные метки и проч. Постепенно накапливаясь, такие сигналы образуют "матрицу стабильных элементов", формирующих своеобразный аппарат памяти в надорганизменной среде [10-12].

Классификация следов жизнедеятельности как сигнальных элементов информационного поля млекопитающих

| Форма жизнедеятельности | Сигнальное содержание | Длительность существования | Структура | |
|-----------------------------|-----------------------|----------------------------|---|---|
| | | | Простая (П) | Сложная (С) |
| Передвижение | СП | К | Отдельные следы. Следовые дорожки. Посорка. | Скопления (сгущения) следов. Групповые следы. |
| | | Д | ? | Постоянные тропы. |
| | СМ | ? | ? | ? |
| Питание | СП | Д | Погрызы коры. Обкусанные ветки, стебли и проч. Остатки добычи. Запасы пищи (кладовые). Расщепленные старые пни и стволы деревьев. Ямки-покопки. | Порои почвы. |
| | СМ | ? | ? | ? |
| Формирование убежищ | СП | К | Временные убежища естественного происхождения. | ? |
| | | Д | Отдельные норы. Простые ходы в почве, подстилке или под снегом. Выбросы почвы. Лежки. Убежища конструктивного типа (гнезда, гайна, хатки). Дуплогнездные убежища. | Сложные системы подземных ходов. Сложные поселения (городки). |
| | СМ | ? | ? | ? |
| Физиологические отправления | СП | К | Моча. | ? |
| | | Д | Помет. | ? |
| | СМ | К | Мочевые метки. | ? |
| | | Д | Экскреторные (фекальные) метки. | Уборные. Отхожие места. |
| Жизненные потребности | СП | К | ? | ? |
| | | Д | Горки для катания | Грязевые ванны (купалки). |
| | СМ | К | Поскребы грунта когтями. | ? |
| | | Д | Метки клыками или когтями на коре. Почесы коры. | Пахучие выделения кожных желез. |

Примечание: ? – следы жизнедеятельности не выявлены.

По критерию устойчивости к внешним факторам (ветер, осадки, иссушение и проч.) элементы информационного поля можно дифференцировать на кратко- (К) и долгосрочные (Д) (см. табл. 1). В первом случае продолжительность их существования варьирует от нескольких часов до 1-3 суток. При этом их сигнальное значение и, следовательно, возможность восприятия другими животными резко снижается либо вообще исчезает.

Напротив, долгосрочные сигнальные элементы могут быть хорошо различимы и информативны от 4-5 суток до нескольких недель, месяцев и, в отдельных случаях, даже лет.

И, наконец, структурный параметр позволяет оценить степень сложности сигнала (см. табл. 1), в первую очередь – по интенсивности, составу либо территориальному охвату.

Следы различных форм жизнедеятельности млекопитающих: классификационная схема

От принципиальной схемы перейдем к рассмотрению реально существующих в природе примеров зоогенного влияния на объекты среды. Жизненные проявления млекопитающих, результатом которых являются оставляемые в окружающей обстановке следы, чрезвычайно разнообразны, что обусловлено комбинаторикой форм жизнедеятельности и рассмотренных выше параметров. Однако в плане качественной систематизации их можно свести к нескольким группам (см. табл. 1).

Не вызывает сомнений правомочность выделения таких форм жизнедеятельности, как передвижение, питание и формирование убежищ, которые соответствуют потребностям представителей любого вида млекопитающих. Отметим, что практически такие же группы следов жизнедеятельности представлены в схеме Н. Н. Руковского [17].

Следами разнообразных передвижений зверей являются собственно следы, т. е. отпечатки лап, копыт и проч., конфигурация которых определяется характерным строением конечностей представителей различных систематических групп. Такие следы могут быть представлены как отдельными отпечатками, так и протяженными следовыми дорожками – на снегу, песке, сыром мягком грунте и т. д. Здесь же нужно отметить скопления (сгущения) следов отдельных особей, групповые следы (скопления следов разных особей), устойчивые звериные тропы, а также так называемые наброды (по росе) и посорку (листья, хвоя, кусочки коры и проч., осыпавшиеся с деревьев при передвижении животных по ветвям).

В результате трофической деятельности образуются разнообразные остатки пищи растительного и животного происхождения, кормовые площадки и "столики", запасы пищи (кладовые). Многие млекопитающие оставляют после себя различные ямки-покопки (при извлечении из почвы корневищ, личинок насекомых, кладок рептилий и проч.), раскопанные норы мелких зверьков, разрытые муравейники, разрушенные старые пни и стволы деревьев, обширные почвенные порои (взрыхленная подстилка и верхний слой почвы). К этой же категории следов относятся погрызы коры, обкусанные ветки, стебли и т. д.

Млекопитающие не только активно используют многочисленные убежища естественного происхождения (дупла, подснежные пустоты, западины, понижения, полости под корягами, ветровалом и комлями деревьев), но и устраивают собственные. К таковым относятся убежища конструктивного типа (гнезда, гайна, хатки), логовища, лежки, ходы в почве или подстилке, отдельные норы, сложные поселения с многочисленными (от 2-3 до нескольких десятков) входами – так называемые городки. В процессе обустройства убежищ также формируются различные по характеру и масштабу выбросы почвы, скопления растительного материала и проч.

Мы считаем, что необходимо выделить еще две формы жизнедеятельности млекопитающих – связанные с осуществлением их физиологических отправлений и жизненных потребностей (см. табл. 1). В первом случае следы формируются непосредственно в процессе деуринации и дефекации и представляют собой мочевые точки, отдельные экскременты (помет) и их скопления в виде отхожих мест или "уборных". Важно подчеркнуть, что эти процессы отражают естественные функции организма (в том числе и искусственно изолированного от природной среды) и осуществляются любым животным, даже и не в связи с маркировочным поведением. Напротив, жизненные потребности не являются насущно необходимыми для поддержания жизни индивида. Соответствующие поведенческие реакции могут проявляться (или нет) в зависимости от состояния животного или комплекса событий окружающей среды. Таким образом, можно конкретизировать, что физиологические отправления определяются физиологией внутренних процессов, тогда как

реализация жизненных потребностей осуществляется на комплексной основе физиологической (поведенческой и проч.) мотивации и внешних средовых параметров. Именно этим обусловлено отнесение "отправлений" и "потребностей" в отдельные категории, тогда как в схеме Н. Н. Руковского все эти жизненные проявления сведены в одну группу.

В рамках нашего подхода следами реализации жизненных потребностей могут считаться следы линьки или ухода за волосяным покровом (в том числе на коре так называемых чесальных деревьев), очесы рогов, грязевые ванны (купалки), поскребы когтями или клыками на почве, коре и проч.

В уже упомянутой классификации [17] выделена еще одна группа следов – "следы общения животных между собой или следы передачи информации". Однако мы считаем, что обособление указанной категории нецелесообразно, т. к. соответствующие следы оставляются в процессе более широких по своему содержанию поведенческих актов и, как правило, сопровождают (дополняют) другие жизненные отправления млекопитающих. Действительно, большинство из приведенных автором примеров (метки на стволах деревьев, царапины на грунте, нанесение на отдельные предметы выделений желез) относятся к тем формам жизнедеятельности, выделение которых уже обосновано нами в рамках предлагаемой классификации. В ней, в частности, мы учитываем, что маркировка больше относится к сигнальному содержанию элемента информационного поля, а не к форме жизнедеятельности, в рамках которой он продуцируется. Более того, оставление животными запаховой или визуальной метки зачастую прямо связано с дефекацией (деуринацией).

Комплексные сигнальные элементы информационного поля

В представленной схеме (см. табл. 1) сигнальные элементы ИП классифицированы нами на основе различий качественного характера. Но важно учитывать, что при всем разнообразии отдельных следов млекопитающих формируемая на их основе интегральная структура информационного поля на самом деле оказывается гораздо сложнее. Достигается это, прежде всего, за счет создания животными комплексных сигнальных элементов с множеством вариантов сочетаний различных следов жизнедеятельности. Такие комплексные образования могут объединять в себе несколько как простых, так и сложных сигналов, т. е. в данном случае понятия "комплексность" и "сложность" не являются тождественными.

В этой связи можно выделить два аспекта. Во-первых, формулируя основные положения концепции биологического сигнального поля, Н. П. Наумов изначально подчеркивал его комплексный характер, обусловленный тем, что организмы взаимодействуют со средой как целостные системы, сопоставляя информацию, полученную по разным каналам, и формируя интегральную ответную реакцию [10]. Хотя решающее значение в ней могут иметь сигналы той или иной природы, комплексный характер реакции сохраняется. Во-вторых, исследования сигнально-коммуникационных систем животных приводят к выводу, что важным, но не всегда учитываемым эволюционным влиянием на характер сигналов является способность "приемника" обнаружить их, различить и запомнить [31, 36, 43]. В данном случае именно комплексность сигнала облегчает его восприятие. Указывается, в частности, что многие виды животных не только производят сигналы, но и реагируют на сигналы, составленные из множественных компонентов. Причиной для развития таких сложных сигналов, возможно, является то, что они обеспечивают более надежную информацию для реципиентов. Их различаемость оказывается более легкой за счет лучшего распознавания, более быстрого научения дискриминации и многомерному обобщению [29, 46, 48]. К этому можно добавить, что включение в сигнал нескольких компонентов оправдано в том смысле, что некоторые из них могут усиливать прочие компоненты [38]. Например, информативность таких меток, как моча и экскременты может дополнительно увеличиваться за счет примешивания к ним выделений придаточных желез половой системы [20, 26].

Действительно, визуальная маркировка сама по себе менее свойственна млекопитающим; но часто именно она сопровождает оставление запаховых следов, т. е. придает им комплексный характер [10, 11, 16]. В частности, смысл экскреторной метки как запахового сигнала о владении территорией доказывается тем, что, например, некоторые хищные звери дополнительно скребут у метки землю когтями [2, 28].

С другой стороны, формирование комплексных сигнальных элементов зачастую одновременно достигается посредством дополнительной экскреторной маркировки. В этом и проявляется особое значение маркировочных сигналов, которые могут сочетаться с любыми прочими следами жизнедеятельности. Характерными примерами этого можно считать кучки помета и мочевые метки, оставляемые животными по ходу следовых дорожек, возле нор, покопок или остатков добычи (рис. 1).



Рис. 1. Пример комплексного сигнального элемента информационного поля лисицы: экскреторные метки (показаны стрелками) возле разрытой кладки болотной черепахи.

На основании вышеизложенного общую направленность формирования информационных полей млекопитающих можно представить следующим образом. Разнообразие и функциональность структуры информационного поля складываются за счет наложения и комбинирования простых и сложных сигнальных элементов с активным включением маркировки, а также с привязкой к определенным объектам местообитаний. Результатом этих процессов со временем может стать образование динамичной системы разнообразных следов присутствия и маркировки, которые отличаются различными физико-химическими параметрами и временными характеристиками. Основой ИП на изменчивом экологическом фоне может быть, например, сеть долгосрочных сигнальных элементов и постоянно маркируемых пунктов, пронизываемая регулярно возобновляемыми краткосрочными следами жизнедеятельности (внесение многих из которых может быть стохастичным). При этом таких простых краткосрочных сигналов может быть значительное количество, что непосредственно подтверждается эмпирическими наблюдениями.

Заключение

Разумеется, на данном этапе предлагаемая классификация следов жизнедеятельности млекопитающих как элементов их информационных полей должна рассматриваться в виде

базовой, рабочей. Учитывая, что сигналы и жизненные проявления млекопитающих чрезвычайно разнообразны по форме и содержанию, она, вне всякого сомнения, может и должна быть дополнена, а возможно, и частично видоизменена в процессе развития экологических и этологических исследований в этом направлении. В частности, в экспериментах или полевых наблюдениях может быть показано маркировочное значение некоторых следов млекопитающих, рассматриваемых на данном этапе в качестве простых следов присутствия. В перспективе представляются чрезвычайно важными разработка и совершенствование полевых методик качественного выявления и количественного описания запаховых следов млекопитающих, в первую очередь – наносимых на различные объекты пахучих меток специфических кожных желез, которые органами чувств человека в природе практически не различимы.

Список литературы

1. Коган А. Б. Биологическая кибернетика / А. Б. Коган, Н. П. Наумов, В. Г. Режабек и др. – М.: Высш. шк., 1972. – 384 с.
2. Корытин С. А. Поведение и обоняние хищных зверей / С. А. Корытин. – М: МГУ, 1979. – 224 с.
3. Литвинова Е. М. Запаховая маркировка семейного участка стаи волков: связь с происходящими в группе социальными изменениями / Е. М. Литвинова, Х. А. Эрнандес-Бланко // Тез. докл. IV Всеросс. конф. по поведению животных (29.10–01.11.2007 г.). – М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. – С. 191–192.
4. Михеев А. В. Информационные поля млекопитающих в лесных экосистемах аренного комплекса / А. В. Михеев // Уч. зап. Таврического национального ун-та им. В. В. Вернадского. Сер. "Биология". – 2001. – Т. 14 (53), № 2. – С. 121–124.
5. Михеев А. В. Роль почвенного покрова в формировании информационных полей млекопитающих в лесных биогеоценозах / А. В. Михеев // Грунтознавство. – 2003 а. – Т. 4, № 1–2. – С. 43–50.
6. Михеев А. В. Систематизация следов жизнедеятельности как метод изучения информационно-коммуникативных связей в сообществах млекопитающих / А. В. Михеев // Экологія та ноосферологія. – 2003 б. – Т. 13, № 1–2. – С. 93–98.
7. Михеев А. В. Типология степных лесов А. Л. Бельгарда и вопросы изучения поведенческой экологии млекопитающих / А. В. Михеев // Экологія та ноосферологія. – 2008. – Т. 19, № 3–4. – С. 59–66.
8. Михеев А. В. Исследования информационных процессов млекопитающих: концепция зоогенного информационного поля / А. В. Михеев // Мат. Всеукр. наук. конф., присв. 175-річчю заснування кафедри зоології "Зоологічна наука у сучасному суспільстві" (15–18.09.2009 р.). – К.: Фітосоціоцентр, 2009. – С. 303–307.
9. Мозговой Д. П. Информационно-знаковые поля и поведение млекопитающих: теория и практика / Д. П. Мозговой // Вестник СамГУ. Естественнонаучная сер. – 2005. – № 2. – С. 238–249.
10. Наумов Н. П. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных / Н. П. Наумов // Журн. общей биологии. – 1973. – Т. 34, № 6. – С. 808–817.
11. Наумов Н. П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих / Н. П. Наумов // Успехи современной териологии. – М.: Наука, 1977. – С. 93–108.
12. Никольский А. А. Экологические аспекты концепции биологического сигнального поля млекопитающих / А. А. Никольский // Зоол. журн. – 2003. – Т. 82, вып. 4. – С. 443–449.
13. Ошмарин П. Г. Следы в природе / П. Г. Ошмарин, Д. Г. Пикунев. – М.: Наука, 1990. – 296 с.
14. Поярков А. Д. Биологическое сигнальное поле как метатеория коммуникативных процессов / А. Д. Поярков // Мат. науч. конф. "Поведение и поведенческая экология млекопитающих" (04–08.10.2005 г.). – М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. – С. 201–203.

15. Рожнов В. В. Опосредованная хемокоммуникация и эволюция кунных / В. В. Рожнов // Изв. АН ССР. Сер. биол. – 1991. – № 6. – С. 882–896.
16. Рожнов В. В. Запаховая метка как инструмент информационной экспансии у млекопитающих / В. В. Рожнов // Мат. науч. конф. "Поведение и поведенческая экология млекопитающих" (04–08.10.2005 г.). – М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. – С. 208–211.
17. Руковский Н. Н. К систематизации следов жизнедеятельности животных / Н. Н. Руковский // Тез. докл. IV съезда Всесоюз. териол. общ-ва. – М.: Наука, 1986. – Т. 1. – С. 337.
18. Руковский Н. Н. По следам лесных зверей / Н. Н. Руковский. – М.: Агропромиздат, 1988. – 175 с.
19. Сетров М. И. Информационные процессы в биологических системах / М. И. Сетров. – М.: Наука, 1974. – 156 с.
20. Соколов В. Е. Химическая коммуникация млекопитающих / В. Е. Соколов // Успехи современной териологии. – М.: Наука, 1977. – С. 229–254.
21. Темброк Г. Коммуникация у млекопитающих / Г. Темброк // Успехи современной териологии. – М.: Наука, 1977. – С. 255–278.
22. Терновский Д. В. Биология куницеобразных / Д. В. Терновский. – Новосибирск: Наука, 1977. – 280 с.
23. Фабри К. Э. Типы передачи информации у животных и корни человеческих форм общения / К. Э. Фабри // Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии. – М.: МГУ, 1975. – С. 140–141.
24. Формозов А. Н. Спутник следопыта / А. Н. Формозов. – М.: МГУ, 1989. – 320 с.
25. Шилов И. А. Роль группового поведения в поддержании популяционного гомеостаза у позвоночных животных / И. А. Шилов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1973. – № 5. – С. 7–18.
26. Шилов И. А. Механизмы формирования и поддержания пространственно-этологической структуры популяций / И. А. Шилов // Структура популяций у млекопитающих. – М.: Наука, 1991. – С. 65–85.
27. Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии / И. И. Шмальгаузен. – Новосибирск: Наука, 1968. – 224 с.
28. Эрнандес-Бланко Х. А. Поскреб волка (*Canis lupus lupus*) как индикатор принадлежности к возрастной группе / Х. А. Эрнандес-Бланко, А. Д. Поярков, Е. М. Литвинова // Мат. науч. конф. "Поведение и поведенческая экология млекопитающих" (04–08.10.2005 г.). – М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. – С. 229–231.
29. Arak A. Hidden preferences and the evolution of signals / A. Arak, M. Enquist // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. – 1993. – Vol. 340, № 1292. – P. 207–213.
30. Barja I. Decision making in plant selection during the faecal-marking behaviour of wild wolves / I. Barja // Animal Behaviour. – 2009. – Vol. 77, № 2. – P. 489–493.
31. Cate C. Biases in signal evolution: learning makes a difference / C. Cate, C. Rowe // Trends in Ecology & Evolution. – 2007. – Vol. 22, № 7. – P. 380–387.
32. Dawkins M. S. Are there general principles of signal design? / M. S. Dawkins // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. – 1993. – Vol. 340, № 1292. – P. 251–255.
33. Endler J. A. Some general comments on the evolution and design of animal communication systems / J. A. Endler // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. – 1993. – Vol. 340, № 1292. – P. 215–225.
34. Evans C. S. Referential signals / C. S. Evans // Perspectives in Ethology. – 1997. – № 12. – P. 99–143.
35. Gorman M. L. Scent marking strategies in mammals / M. L. Gorman // Rev. suisse zool. – 1990. – Vol. 97, № 1. – P. 3–30.

36. *Guilford T.* Receiver psychology and the evolution of animal signals / T. Guilford, M. S. Dawkins // *Animal Behaviour*. – 1991. – Vol. 42, № 1. – P. 1–14.
37. *Guilford T.* What are conventional signals? / T. Guilford, M. S. Dawkins // *Animal Behaviour*. – 1995. – Vol. 49, № 6. – P. 1689–1695.
38. *Harper D. G. C.* Maynard Smith: amplifying the reasons for signal reliability / D. G. C. Harper // *Journal of Theoretical Biology*. – 2006. – Vol. 239, № 2. – P. 203–209.
39. *Hasson O.* Towards a general theory of biological signaling / O. Hasson // *Journal of Theoretical Biology*. – 1997. – Vol. 185, № 2. – P. 139–156.
40. *Hurd P. L.* A strategic taxonomy of biological communication / P. L. Hurd, M. Enquist // *Animal Behaviour*. – 2005. – Vol. 70, № 5. – P. 1155–1170.
41. *Johnston T. D.* Theoretical considerations in the adaptation of animal communication systems / T. D. Johnston // *Journal of Theoretical Biology*. – 1976. – Vol. 57, № 1. – P. 43–72.
42. *Krause J.* Animal social networks: an introduction / J. Krause, D. Lusseau, R. James // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. – 2009. – Vol. 63, № 7. – P. 967–973.
43. *Maynard Smith J.* Animal signals: models and terminology / J. Maynard Smith, D. G. C. Harper // *Journal of Theoretical Biology*. – 1995. – Vol. 177, № 3. – P. 305–311.
44. *McGregor P. K.* Communication networks: social environments for receiving and signalling behaviour / P. K. McGregor, T. M. Peake // *Acta Ethologica*. – 2000. – № 2. – P. 71–81.
45. *Rendall D.* What do animal signals mean? / D. Rendall, M. J. Owren, M. J. Ryan // *Animal Behaviour*. – 2009. – Vol. 78, № 2. – P. 233–240.
46. *Rowe C.* Receiver psychology and the evolution of multicomponent signals / C. Rowe // *Animal Behaviour*. – 1999. – Vol. 58, № 5. – P. 921–931.
47. *Sadler L. M. J.* Methods of monitoring red foxes *Vulpes vulpes* and badgers *Meles meles*: are field signs the answer? / L. M. J. Sadler, C. C. Webbon, P. J. Baker et al. // *Mammal Review*. – 2004. – Vol. 34, № 1-2. – P. 75–98.
48. *Shettleworth S. J.* Animal cognition and animal behaviour / S. J. Shettleworth // *Animal Behaviour*. – 2001. – Vol. 61, № 2. – P. 277–286.
49. *Sih A.* Social network theory: new insights and issues for behavioral ecologists / A. Sih, S. F. Hanser, K. A. McHugh // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. – 2009. – Vol. 63, № 7. – P. 975–988.

Міхєєв О. В. Класифікація слідів життєдіяльності ссавців як сигнальних елементів інформаційного поля. – Сліди життєдіяльності ссавців розглянуті нами як опосередковано функціонуючі сигнальні елементи інформаційного поля. Обґрунтовано принципи їхньої класифікації на основі відповідності різним формам життєдіяльності (пересування; харчування; формування сховищ; фізіологічні відправлення; життєві потреби). Запропоновано параметри, що характеризують основні властивості сигнальних елементів: 1) сигнальний зміст (сліди присутності/сліди маркування); 2) тривалість існування (коротко-/довгострокові); 3) структура (проста/складна).

Ключові слова: ссавці, сигнали тварин, сліди життєдіяльності, інформаційне поле, поведінкова екологія.

Mikheyev A. V. The classification of mammal signs as signal elements of information field. – The mammal vital activity traces (signs) were examined as indirectly functioned signal elements of information field. The principles of their classification according to appropriate vital activity type (movement; feeding; refuges formation; physiological functions; living wants) were proved. We suggest parameters that define main features of signal elements: 1) signal substance (presence signs/markings signs); 2) longevity (short-/long-term); 3) structure (simple/complicated).

Key words: mammals, animal signals, signs, information field, behavioral ecology.