

УДК 599 : 591.52

© А. В. Михеев

**БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭКСКРЕТОРНОЙ МАРКИРОВКИ ЛИСИЦЫ  
*VULPES VULPES* (MAMMALIA, CANIDAE) В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ  
ЮГО-ВОСТОКА УКРАИНЫ**

*НИИ биологии Днепропетровского национального университета им. Олеся Гончара  
49010, г. Днепропетровск, пр. Гагарина, 72; e-mail: zestforest@ua.fm*

**Михеев А. В.** Биогеоценотические аспекты экскреторной маркировки лисицы *Vulpes vulpes* (Mammalia, Canidae) в лесных экосистемах юго-востока Украины. – Интенсивность маркировочной активности лисицы в различных типах степных лесов составляет в среднем  $0,57 \pm 0,08$  меток/км маршрута. Качественный спектр маркируемых лесных местообитаний характеризуется высокими значениями индексов разнообразия ( $H = 3,96$ ,  $U = 0,95$ ). Вместе с тем экологические условия каждого типа леса воспринимаются этим хищником дифференцированно, что опосредованным образом определяет достоверные различия интенсивности внесения меток.

*Ключевые слова:* маркировочная активность, следы жизнедеятельности, биотопическое распределение, поведенческая экология, хищные млекопитающие, лесные экосистемы.

### **Введение**

Маркировочная активность хищных млекопитающих неразрывно связана с поддержанием территориальности и является одной из наиболее развитых и специфичных форм поведения этих животных. Оставление разнообразных меток, выполняющих сигнальную функцию в отсутствие самого «сигнальщика», рассматривается как форма внутри- и межвидовых информационных взаимодействий опосредованного характера [1, 4, 5, 10, 13, 16, 19, 21, 22]. Из всего спектра маркировочных сигналов хищных особое значение принадлежит экскреторным меткам, прежде всего – помету, который обеспечивает не только ольфакторную, но и визуальную маркировку, а также может сохраняться в природных условиях значительно дольше, чем, например, мочевые точки [8].

Вместе с тем необходимо отметить, что в работах исследователей крайне редко приводятся хотя бы оценочные количественные параметры, характеризующие интенсивность маркировочной активности этих животных. Практически не отражены в литературе особенности распределения маркировочных сигналов в различных типах экосистем, что дало бы возможность оценить роль экскреторной маркировки в комплексе взаимоотношений хищных со средой обитания. Также не является достаточным географический охват этих исследований, что не позволяет выявить специфику данной формы поведения в различных экологических условиях (в том числе и экстразональных). Причем в этом отношении до сих пор остаются слабо изучены даже распространенные и фоновые виды – такие, как лисица (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758). В частности, в условиях степных лесов Украины этот аспект ее поведенческой экологии ранее не рассматривался.

Исходя из вышесказанного, целью настоящей работы являлось изучение биогеоценологических особенностей экскреторной маркировки указанного вида млекопитающих в условиях лесных экосистем юго-востока Украины.

### **Материал и методика исследования**

Исследования проводили в 2000-2008 гг. на базе Присамарского биогеоценологического стационара Комплексной экспедиции ДНУ. Показатели маркировочной активности (связанной с оставлением экскреторных меток, т. е. помета) изучаемого вида определяли в ходе учетов (с подсчетом количества пройденных шагов) на маршрутах общей протяженностью 2380 км. Наблюдения и регистрации фиксировали с указанием привязки относительно номера шага.

Дифференциацию типов лесных экосистем (отличающихся по условиям произрастания и биогеоценологическим параметрам, характеризующим соответствующие условия обитания лисицы) проводили с учетом границ определенных лесных биогеоценозов (БГЦ) – как естественных, так и искусственных. В частности, были рассмотрены: 1) байрачные

(плакорные) лесные БГЦ: байрачные дубравы, искусственные дубовые насаждения на плакоре, искусственные насаждения ясеня, искусственные акациевые насаждения (акация белая, гледичия), пристенные дубравы; 2) пойменные лесные БГЦ: пойменные дубравы, искусственные насаждения лещины, ольшаники; 3) аренные лесные БГЦ: судубравы, субори, естественные сосновые боры, молодые (до 15-20 лет), средневозрастные (25-40 лет) и зрелые (> 40 лет) искусственные сосновые насаждения, аренные дубравы, березово-осиновые колки, осинники, участки соснового редколесья.

Статистическая обработка данных включала прежде всего расчет показателя маркировочной активности (Index of Marking Activity, *ИМА*) – количества меток на единицу длины маршрута (мет./км). Градации интенсивности маркировочной активности выделяли по формуле Стерджеса для определения классов вариационного ряда [6]. Особенности распределения меток в различных типах лесных БГЦ оценивали с помощью индексов разнообразия (энтропия  $H$ , выравненность  $U$ ) [12], а также в рамках анализа соответствий (Correspondence Analysis) в пакете прикладных программ Statistica 6.0 (StatSoft, Inc). Кластерный анализ проводили с критерием связи Single Linkage, в качестве меры дистанции использовали евклидово расстояние. Степень информационной связи фактора (тип лесного БГЦ) и явления (интенсивность маркировочной активности лисицы) определяли по алгоритму информационно-логического анализа [11]. Достоверность различий количественных показателей оценивали методами непараметрической статистики [6] ( $H$ -критерий Краскелла-Уоллиса, критерий серий Вальда-Вольфовица,  $U$ -тест Манна-Уитни), уровень их изменчивости – с помощью коэффициента вариации  $Cv$ .

### Результаты и обсуждение

Установлено, что экскреторная маркировка лисицы в различных типах исследованных лесов является одной из самых активных среди представителей отряда Carnivora данного региона. Именно этому хищнику принадлежит 26,11% от совокупности экскреторных меток всего биоценоза хищных. Показатель *ИМА* изучаемого вида составляет в среднем  $0,57 \pm 0,08$  мет./км маршрута; его варьирование оценивается как умеренное ( $Cv = 56,16$ ).

Маркировочной деятельностью лисицы охвачен весь спектр лесных БГЦ района исследований. Биогеоценотическое разнообразие маркируемых местообитаний и равномерность распределения меток в различных типах лесных насаждений можно выразить достаточно высокими значениями соответствующих индексов ( $H = 3,96$ ,  $U = 0,95$ ). Основная доля экскреторных меток (53,19%) расположена в аренных местообитаниях. К плакорным и пойменным БГЦ приурочено, соответственно, 34,71 и 12,10% (табл. 1).

Несмотря на высокий показатель выравненности биогеоценотического распределения меток, значения *ИМА*, зарегистрированные в отдельных типах БГЦ, не являются сходными. Достоверность их различий подтверждена с помощью  $H$ -критерия Краскелла-Уоллиса:  $H_{(17, n = 4806)} = 397,0$ ,  $p < 0,001$ . Вероятно, условия каждого типа леса (в первую очередь те, что определяются субстратными характеристиками, а также световым режимом, состоянием травяного покрова и проч.) воспринимаются этим хищником дифференцированно. По нашим данным, даже практически идентичные средние величины *ИМА* имеют статистически достоверные различия. Примерами этого могут быть соответствующие показатели (см. табл. 1) для молодых сосняков и сосновых редколесий (критерий серий Вальда-Вольфовица:  $Z = -6,18$ ,  $p < 0,001$ ) или для судубрав и осинников ( $Z = -22,01$ ,  $p < 0,001$ ).

Такая ситуация представляется вполне объяснимой. Как отмечал Н. П. Наумов [10], общий колорит местности, характерный для типа ландшафта, имеет важное значение в жизни животных (в первую очередь – позвоночных), позволяя им отличать пригодные биотопы от непригодных. В этом контексте правомочно говорить о том, что экологические факторы способны оказывать на животных сигнальное действие [15], результатом которого может быть, например, изменение поведенческого репертуара в ответ на изменение среды.

**Количественная характеристика маркировочной активности лисицы в различных типах степных лесов**

Тип БГЦ	Относительное количество меток, %	Показатели маркировочной активности, мет./км		Результаты анализа соответствий	
		$M \pm m$	$Lim_{max}$	$Q$	$RIN$
Байрачные дубравы	7,71	0,80±0,16	4,53	0,98	0,01
Искусственные насаждения дуба	9,48	0,98±0,27	8,12	0,78	0,01
Искусственные насаждения ясеня	8,10	0,84±0,18	5,18	0,98	0,01
Искусственные насаждения акации	2,47	0,26±0,08	3,48	0,98	0,01
Пристенные дубравы	6,95	0,72±0,17	5,42	0,98	0,01
Пойменные дубравы	7,85	0,81±0,10	23,33	0,94	0,33
Искусственные насаждения лещины	3,02	0,31±0,14	20,10	0,65	0,06
Ольшаники	1,23	0,13±0,04	1,58	0,98	0,01
Судубравы	2,56	0,27±0,05	23,58	0,97	0,02
Субори	4,45	0,46±0,05	5,21	0,98	0,06
Сосновые боры	8,07	0,83±0,12	29,19	0,94	0,11
Молодые искусственные насаждения сосны	5,82	0,60±0,20	5,62	0,98	0,01
Средневозрастные –"	13,25	1,37±0,28	25,02	0,89	0,17
Зрелые –"	4,22	0,44±0,04	15,79	0,91	0,08
Аренные дубравы	3,13	0,32±0,09	7,05	0,77	0,00
Березово-осиновые колки	3,38	0,35±0,10	33,29	0,12	0,07
Осинники	2,57	0,27±0,09	21,89	0,75	0,01
Сосновое редколесье	5,75	0,59±0,13	22,65	0,67	0,03

Достигаемые максимумы *ИМА* могут составлять до 29,19-33,29 мет./км маршрута (сосновые боры, колки). Однако по средним значениям наиболее выделяются естественные сосновые боры и средневозрастные сосновые насаждения (0,83-1,37 мет./км), искусственные насаждения ясеня и дуба (0,84-0,98 мет./км). Следует также отметить пул дубравных БГЦ – пристенных, байрачных и пойменных, в которых сосредоточено 22,51% общего количества зафиксированных экскреторных меток хищника. Именно в этих угодах формируются наиболее оптимальные (в трофическом, репродуктивном и защитном плане) местообитания лисицы. Наши данные вполне согласуются с литературными, характеризующими экологические особенности этого представителя *Canidae*: на его пластичность в выборе местообитаний указывают многие авторы [2, 3, 7, 9, 18]. При этом подчеркивается, что наилучшие условия для зверя складываются на боровых террасах [14], а его наибольшая активность отмечается на границе биотопов, например – на опушках лесных массивов [16]. По наблюдениям Т. П. Цибуляк [17], именно места добычи корма маркируются лисицей чаще других.

В прочих типах исследованных лесных насаждений интенсивность маркировочной активности лисицы поддерживается на достаточно равномерном уровне (0,13-0,60 мет./км), что обеспечивает внесение в среду 38,59% всех экскреторных меток.

Для оценки предполагаемого влияния биогеоценотического фактора на количественные параметры маркировочной активности также необходим учет того, в какой степени в различных БГЦ проявляются отдельные градации этих параметров. С этой целью нами был применен алгоритм анализа соответствий. Фактор «тип лесного БГЦ» был представлен 18-ю вариантами. Градации явления соответствовали 5-и уровням поэтапного повышения маркировочной активности: «очень низкая» ( $< 6,66$  мет./км) – «низкая» (6,67-13,32 мет./км) – «средняя» (13,33-19,98 мет./км) – «высокая» (19,99-26,63 мет./км) – «очень высокая» ( $> 26,64$  мет./км). В ячейках исходной таблицы указывалось количество выборок (маршрутов), в которых были зафиксированы показатели сигнальной нагрузки, соответствующие различным комбинациям градаций фактора и явления.

Предваряя рассмотрение полученных результатов, необходимо указать, что в рамках анализа соответствий их статистическая достоверность определяется параметром «оценка качества решения» ( $0 \leq Q \leq 1$ ). Таковая выражает качество представления соответствующей точки-строки в гипотетической координатной системе, определяемой выбранной размерностью. Следует подчеркнуть, что все выбранные варианты типов леса характеризуются высоким значением данного параметра (см. табл. 1). Степень влияния, присущая той или иной градации фактора, характеризуется «относительной инерцией» ( $0 \leq RIN \leq 1$ ); она представляет долю общей инерции, принадлежащую данной точке (градации фактора), и не зависит от выбранной размерности.

Полученные результаты позволяют дополнительно отразить то значение, которое играют в распределении меток лисицы пойменные дубравы ( $RIN = 0,33$ ,  $Q = 0,94$ ), средневозрастные насаждения сосны ( $RIN = 0,17$ ,  $Q = 0,89$ ) и сосновые боры ( $RIN = 0,11$ ,  $Q = 0,94$ ) (см. табл. 1). В этих типах леса представлено от 3-х до 5-и выделенных градаций, включая «высокие» и «очень высокие» уровни *ИМА*. Это позволяет рассматривать значительный объем внесения меток в этих БГЦ как устойчивую закономерность, а не как случайность. В свою очередь это свидетельствует о наличии там постоянных освоенных участков обитания лисицы и, соответственно, об активном их поддержании за счет территориальной маркировки.

Роль прочих типов лесных БГЦ в поддержании различных уровней маркировочной активности лисицы выражена значительно слабее ( $RIN \leq 0,08$ ). Ее присутствие в них носит менее регулярный характер, вероятно, в большей степени связанный с транзитными либо исследовательскими перемещениями (с соответствующей интенсивностью внесения меток), чем с поддержанием постоянных индивидуальных участков.

Несмотря на то, что интенсивность маркировки оказывается специфичной в различных типах леса, в их освоении лисицей могут проявляться сходные черты. Для подтверждения этого предположения проведен кластерный анализ показателей маршрутных учетов; графическая интерпретация результатов в двухмерной статистической плоскости представлена на рис. 1.

По показателям маркировочной активности лисицы исследованные типы степных лесов можно разбить на пять групп (кластеров). Рассмотрим кратко состав и особенности каждого из них.

Кластеры № 1 и 2 являются моносоставными и включают, соответственно, пойменные дубравы (7,85% всех зарегистрированных меток) и сосновые боры (8,07%). Как уже отмечалось, эти типы леса имеют для лисицы важное значение: именно они по совокупности защитных свойств и ресурсного обеспечения благоприятствуют как жизнедеятельности отдельных особей, так и формированию популяционных группировок. Вместе с тем биогеоценотические особенности этих типов насаждений определяют формирование под их пологом совершенно несхожих условий обитания. Все это в целом детерминирует соответствующие показатели маркировочной активности, отличающиеся (в рамках кластерного анализа) не только от таковых для прочих БГЦ, но и между собой.

Кластер № 3 включает осинники, колки и насаждения лещины. Внесение в среду 8,97% экскреторных меток лисицы связано именно с этими типами лесных БГЦ (см. табл. 1).

Характеризуя їх біогеоценологічні особливості, необхідно, прежде всего, отметить, что колки представляют собой специфические формации – «островки» лесной растительности (дуб, осина, береза), локально произрастающие в понижениях на аренных террасах. В отношении осинников и орешников следует подчеркнуть, что в районе исследований эти насаждения не являются протяженными и также носят островной характер. Зачастую они располагаются на фоне более крупных массивов леса (например – осинники в пределах сосновых боров и искусственных сосновых посадок; насаждения лещины в пойменных дубравах). Кроме того, все эти лесные БГЦ характеризуются сравнительно низкорослым и, как правило, загущенным древостоем, формирующим хорошие защитные условия не только для самого хищника, но и для его жертв – мелких млекопитающих и птиц.

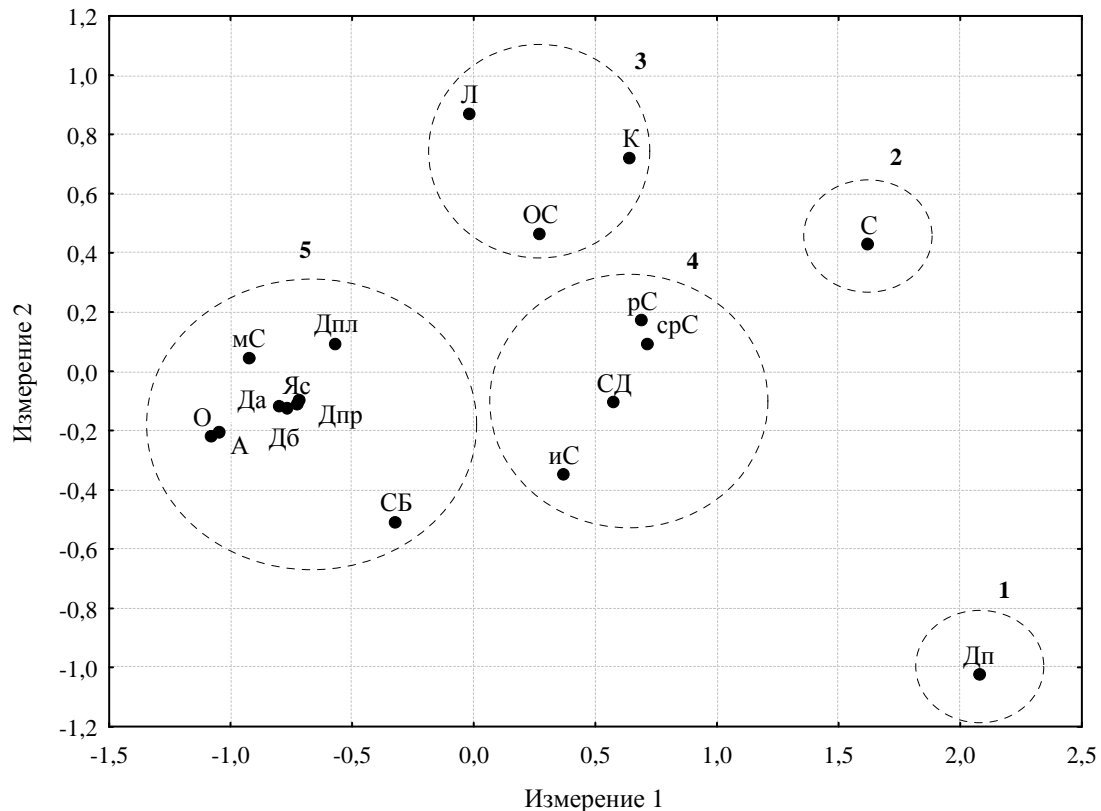


Рис. 1. Графическая интерпретация результатов кластерного анализа распределения экскреторных меток лисицы в различных типах степных лесов.

Примечания:

1 – цифры рядом с пунктирными контурами обозначают номера кластеров;

2 – типы БГЦ обозначены следующим образом: «Дб» – байрачные дубравы, «Дпл» – искусственные насаждения дуба, «Яс» – искусственные насаждения ясеня, «А» – искусственные насаждения акации, «Дпр» – пристенные дубравы, «Дп» – пойменные дубравы, «Л» – искусственные насаждения лещины, «О» – ольшаники, «СД» – судубравы, «СБ» – субори, «С» – сосновые боры, «мС» – молодые искусственные насаждения сосны, «срС» – средневозрастные искусственные насаждения сосны, «иС» – зрелые искусственные насаждения сосны, «Да» – аренные дубравы, «К» – березово-осиновые колки, «ОС» – осинники, «рС» – сосновое редколесье.

Кластер № 4 объединяет такие типы насаждений, как судубравы, зрелые и средневозрастные сосновые посадки, а также участки соснового редколесья. Эти аренные леса являются обычными станциями лисицы [7]. Вместе с тем указанные лесные БГЦ, несущие в своем облике выраженные бореальные черты, являются, пожалуй, наиболее нетипичными для степной зоны (отметим, что это также справедливо и для естественных сосняков в составе кластера № 2). Тем не менее, как и в сосновых борах (хотя и в несколько меньшей степени), здесь располагаются выводковые норы и временные убежища лисицы

(как правило, в заброшенных городках барсука). По нашим данным, именно в аренных стациях наиболее часто реализуется пищедобывательная активность хищника, направленная на поиск кладок болотной черепахи. В указанных насаждениях также осуществляются частые перемещения лисицы, в том числе по лесным дорогам, с которыми у хищных нередко совпадают границы индивидуальных участков. На грунтовых дорогах, просеках и противопожарных полосах мы нередко фиксировали одновременно по 3-4 следовые дорожки зверя, непрерывная протяженность которых могла достигать (не считая редких заходов под полог леса) 1,5-2 км; на этом расстоянии зачастую можно было обнаружить 6-7 кучек помета, оставленных в разное время.

Соответствующие показатели интенсивности внесения в среду экскреторных меток определяют группирование этих БГЦ в рамках одного кластера, который, в свою очередь, служит наглядной иллюстрацией степени освоения лисицей экстраординарных лесов степной зоны юго-востока Украины. В них зарегистрирован широкий диапазон показателей *ИМА* (0,27-1,37 мет./км, см. табл. 1); в общей сложности они определяют биогеоценотическое распределение 25,77 % экскреторных меток лисицы.

Все плакорные лесные насаждения включены в кластер № 5; в меньшей степени здесь представлены аренные (субори, молодые сосновые насаждения, аренные дубравы) и пойменные леса (ольшаники). В целом можно сказать, что данная группа БГЦ охватывает условия обитания лисицы, отличающиеся от таковых в лесных насаждениях, отнесенных к предыдущим кластерам; их особенности можно кратко охарактеризовать следующим образом.

Различные типы плакорных лесов зачастую произрастают смежно, формируя своеобразные экологические сети, объединяющие, например, естественные байрачные леса и сохранившиеся системы лесных полос. Тем не менее из-за значительной фрагментированности (степень которой особенно возросла в последнее десятилетие) их также следует рассматривать в качестве островных. Как правило, они со всех сторон окружены агроценозами, значительно реже – сохранившимися степными участками и испытывают значительную ксерофитизацию.

Напротив, ольшаники (сохранившиеся, например, в притеррасной пойме р. Самара на территории Новомосковского р-на) произрастают в гигрофильных и даже ультрагигрофильных позициях. В этих условиях маркировочная активность лисицы является наименее интенсивной среди всех исследованных БГЦ ( $0,13 \pm 0,04$  мет./км).

В аренных галофитных дубравах местообитания лисицы значительно отличаются от таковых в пойменных дубравных БГЦ (хотя расстояние между ними, например, в пределах Самарского леса может составлять всего 1,5-2 км). Поведенческие реакции животных в этих условиях также являются дифференцированными и выражаются степенью предпочтения соответствующих биотопов, длительностью пребывания в них и характером активности. Показательным является сравнение величин *ИМА* и статистики относительной инерции (см. табл. 1): если в пойменных дубравах были зарегистрированы 4 из 5-и уровней маркировочной активности, то на маршрутах в аренных дубравах этот показатель соответствовал лишь «очень низкой» и «низкой» градациям. Это позволяет сделать вывод, что для лисицы в дубравных БГЦ значимо не только доминирование определенной древесной породы, но и режим гигротопы. Исследованные пойменные дубравы относятся к мезофильным и гигромезофильным условиям, тогда как аренные – к ксеромезофильным. В свою очередь это определяет соответствующую экологическую специфику местообитаний (структура древостоя, световой режим насаждений, состав травяного покрова, видовой состав фауны) и, как следствие, – их различия по качеству защитных свойств и состоянию кормовой базы.

Специфичными являются и биотопы в молодых посадках сосны: несомкнутый низкорослый древостой практически не создает в них лесного полога, но из-за загущенности они обладают неплохими защитными свойствами. Маркировочная активность зверя здесь

является даже более интенсивной, чем в суборах, судубравах и зрелых насаждениях сосны (см. табл. 1).

В составе этого биогеоценотического кластера субори, пожалуй, в наибольшей степени стоят «особняком». Формируемые в их границах местообитания лисицы по комплексу экологических условий соответствуют таковым в большинстве аренных лесов (как видно на рисунке 1, расположение суборей наиболее приближено к кластеру № 4).

Ошибочно было бы считать, что последний, 5-й кластер формируется по принципу «все, что осталось». Для лисицы эти насаждения не являются «бросовыми землями»; напротив, их биогеоценотическое разнообразие определяет достаточно благоприятные условия обитания (особенно в байрачных системах). В указанных 9-и типах леса распределена почти половина (49,33%) всех элементов территориальной маркировки зверя.

Таким образом, для всех выделенных кластеров можно отметить черты определенной экологической специфичности. Отражением этого являются характерные количественные параметры маркировочного поведения лисицы. Вместе с тем необходимо помнить, что каждый исследованный тип насаждений в реальности существует – и должен рассматриваться – лишь в рамках общего биогеоценотического континуума лесов, произрастающих на фоне зонального, степного окружения. Полученные нами материалы не позволяют говорить о строгом совпадении территориальных участков лисицы с контурами отдельных лесных БГЦ: в условиях района исследований местообитания зверя всегда охватывают целый комплекс лесных насаждений. Более того, маркирование территории само по себе не детерминируется ни типом лесного насаждения, ни наличием лесной обстановки как таковой: рассчитанный коэффициент информационной связи свидетельствует, что фактор «тип леса» определяет лишь 0,37% варьирования интенсивности маркировки. Активность лисицы всегда реализуется в разнообразных биотопах и приурочена не только к лесным насаждениям, но и к степным участкам, агроценозам и окрестностям поселений человека [7, 9].

Тем не менее анализ поведенческих реакций лисицы (понимание которых дает изучение маркировочной активности) позволяет констатировать наличие дифференцированного отношения к различным типам лесных насаждений. На наш взгляд, это характеризует, скорее, развитую способность данного вида к оценке информации из окружающей среды, чем строгую приуроченность жизнедеятельности к отдельным БГЦ. Это представляется вполне логичным: именно для изученного представителя сем. Canidae характерна не только активная маркировочная деятельность в частности, но и, в целом, наибольшая интенсивность информационных контактов со средой, осуществляемых в рамках разнообразных форм поведения (территориального, репродуктивного, маркировочного, пищедобывательного, исследовательского) [1-4, 7, 9, 16-18, 20, 21].

Разумеется, наличие биогеоценотических аспектов распределения экскреторных меток не подразумевает существование у животных сознательных намерений «столбить территорию». Действительно, нахождение лисицы под пологом дубового (акациевого, березового и т. д.) насаждения само по себе не только не инициирует оставление метки как атрибута занятой территории, но даже не может определять частоту осуществления дефекации (не лишним будет напомнить, что бихевиористский тезис о жесткой детерминированности поведения внешними факторами не раз подвергался справедливой критике). Оставление хищными млекопитающими запаховых и визуальных меток – это закрепленный этологический стереотип, сопровождающий осуществление территориального поведения и не зависящий напрямую ни от разнообразия условий обитания, ни от степени освоения этих условий.

Маркировочная активность лисицы детерминируется экологическими факторами лишь опосредованно. При этом система маркировки территории складывается естественным образом – как результат оценки существующих экологических условий и освоения участка – если эти условия оказываются благоприятными для жизнедеятельности. Результат этот достигается за счет формирования совокупности меток, которая обладает определенными

свойствами – пространственными (степень рассеяния/агрегирования, маркировочных сигналов, их приуроченность к элементам местообитаний) и временными (длительность сигнального функционирования меток, частота их возобновления).

### Выводы

В условиях экстразональных степных лесов юго-востока Украины маркировочная активность лисицы составляет устойчивую форму ее территориального поведения, что соответствует экологической и этологической характеристике данного вида в различных частях ареала. Однако ни тип лесного БГЦ, ни наличие лесной обстановки как таковой не являются детерминантами приуроченности участков обитания зверя и характера территориальной маркировки в их пределах. Тем не менее в распределении экскреторных меток в лесных насаждениях можно выделить ряд закономерностей, свидетельствующих о существовании избирательных реакций лисицы на неоднородность среды обитания.

Биогеоэценологические аспекты маркировочного поведения лисицы характеризуются значительным разнообразием освоенных лесных БГЦ и достаточно равномерным распределением в них меток. В районе исследований местообитания зверя всегда охватывают целый комплекс лесных насаждений. Вместе с тем экологические условия каждого типа леса воспринимаются этим хищником дифференцированно, что опосредованным образом определяет достоверные различия интенсивности внесения территориальных меток. Наиболее высокие и устойчивые показатели маркировочной активности соответствуют оптимальным условиям обитания лисицы в естественных сосновых борах, средневозрастных сосновых посадках, искусственных насаждениях ясеня, а также в дубравных БГЦ различной ландшафтной приуроченности.

Таким образом, в условиях степной зоны Украины этот экологически пластичный вид способен активно осваивать экстразональные лесные биотопы, что сопровождается формированием постоянных освоенных участков обитания, поддержание которых достигается на основе развитой системы экскреторной маркировки.

### Список литературы

1. Баскин Л. А. Зоосоциология млекопитающих с преимущественно групповой структурой популяций / Л. А. Баскин // Структура популяций у млекопитающих. – М.: Наука, 1991. – С. 21–64.
2. Белкин В. В. Некоторые аспекты освоения лисицей новых угодий / В. В. Белкин // Тез. докл. V съезда Всесоюз. териол. общ-ва АН СССР (Москва, 29.01–02.02.1990 г.). – М.: Наука, 1990. – Т. 2. – С. 59–60.
3. Вайсфельд М. А. Красная лисица / М. А. Вайсфельд // Песец, лисица, енотовидная собака. – М.: Наука, 1985. – С. 73–115.
4. Владимирова Э. Д. Коммуникативная составляющая информационных сигнальных полей лисицы / Э. Д. Владимирова // Вестник СамГУ. Естественнонауч. серия. – 2002. – № 4. – С. 145–156.
5. Корытин С. А. Поведение и обоняние хищных зверей / С. А. Корытин. – М.: МГУ, 1979. – 224 с.
6. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.
7. Михеев А. В. Биотопическая характеристика информационного поля лисицы в лесных экосистемах степной зоны Украины / А. В. Михеев // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – 2002. – Вип. 6. – С. 128–133.
8. Михеев А. В. Временная характеристика следов жизнедеятельности млекопитающих в условиях степных лесов Украины / А. В. Михеев // Вісник Донецького національного ун-ту. Сер. А: Природничі науки. – 2008 а. – Вип. 2. – С. 374–381.
9. Михеев А. В. Следовая активность лисицы в степных лесах в условиях снежного покрова / А. В. Михеев // Вісник Дніпропетровського ун-ту. Біол., екол. – 2008 б. – Вип. 16. – Т. 2. – С. 91–98.



10. Наумов Н. П. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных / Н. П. Наумов // Журн. общей биол. – 1973. – Т. 34, № 6. – С. 808–817.
11. Нешатаев Ю. Н. Методы анализа геоботанических материалов / Ю. Н. Нешатаев. – Л.: ЛГУ, 1987. – 188 с.
12. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. – М.: Наука, 1982. – 287 с.
13. Рожнов В. В. Опосредованная коммуникация млекопитающих: о смене парадигмы и новом концептуальном подходе в исследовании маркировочного поведения / В. В. Рожнов // Зоол. журн. – 2004. – Т. 83, № 2. – С. 132–158.
14. Ружіленко Н. С. Пристосування хижих ссавців-норників до проживання в різних стаціональних умовах / Н. С. Ружіленко // Сучасні проблеми зоологічної науки: матер. Всеукр. наук. конф. (Київ, Канів, 16–19.09.2004). – К.: ВПЦ «Київський університет», 2004. – С. 150–152.
15. Тыщенко В. П. Сигнальное действие экологических факторов / В. П. Тыщенко // Журн. общей биол. – 1980. – Т. 4, № 5. – С. 655–667.
16. Фокина М. Е. Анализ информационно-знаковых полей енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray) и лисицы обыкновенной (*Vulpes vulpes* L.) (на примере национального парка «Самарская Лука»): автореф. дис. ... канд. биол. наук / М. Е. Фокина. – Тольятти, 2006. – 19 с.
17. Цибуляк Т. П. Использование территории лисицами / Т. П. Цибуляк // Тез. докл. IV съезда Всесоюз. териол. общ-ва АН СССР (Москва, 27–31.01.1986 г.). – М., 1986. – Т. 1. – С. 371–372.
18. Cavallini P. Environmental factors influencing the use of habitat in the red fox, *Vulpes vulpes* / P. Cavallini, S. Lovari // Journal of Zoology. – 1991. – Vol. 223, № 2. – P. 323–339.
19. Gorman M. L. Scent marking strategies in mammals / M. L. Gorman // Rev. Suisse Zool. – 1990. – Vol. 97, № 1. – P. 3–30.
20. Molsher R. L. Temporal, spatial and individual variation in the diet of red foxes (*Vulpes vulpes*) in central New South Wales / R. L. Molsher, E. J. Gifford, J. C. McIlroy // Wildlife Research. – 2000. – Vol. 27, № 6. – P. 593–601.
21. Mukherjee S. Patch use in time and space for a meso-predator in a risky world / S. Mukherjee, M. Zelcer, B. P. Kotler // Oecologia. – 2009. – Vol. 159, № 3. – P. 661–668.
22. Sargeant G. A. Sampling designs for carnivore scent-station surveys / G. A. Sargeant, D. H. Johnson, W. E. Berg // Journal of Wildlife Management. – 2003. – Vol. 67, № 2. – P. 289–298.

**Міхеев О. В. Біогеоценологічні аспекти екскреторного маркування лисиці *Vulpes vulpes* (Mammalia, Canidae) в лісових екосистемах південно-сходу України.** – Інтенсивність маркуючої активності лисиці в різних типах степових лісів складає в середньому  $0,57 \pm 0,08$  міток/км маршруту. Якісний спектр лісових місцеперебувань, що маркуються, характеризується високими значеннями індексів різноманіття ( $H = 3,96$ ,  $U = 0,95$ ). Разом з тим екологічні умови кожного типу лісу сприймаються цим хижаком диференційовано, що опосередковано визначає достовірні розходження інтенсивності внесення міток.

*Ключові слова:* маркуюча активність, сліди життєдіяльності, біотопічний розподіл, поведінкова екологія, хижі ссавці, лісові екосистеми.

**Mikheyev A. V. Biogeocentical aspects of red fox *Vulpes vulpes* (Mammalia, Canidae) excretory marking in forest ecosystems of the southeast of Ukraine.** – Intensity of the red fox marking activity in different types of steppe forests averages  $0,57 \pm 0,08$  marks/km. The qualitative spectrum of marked forest habitats are characterized by high values of diversity indexes ( $H = 3,96$ ,  $U = 0,95$ ). At the same time this carnivore accepts ecological conditions of each forest type differently, that indirectly defines authentic differences of marking intensity.

*Key words:* marking activity, signs, biotopical distribution, behavioral ecology, carnivore mammals, forest ecosystems.