

УДК 599.742.17:59.009

ФОРМИРОВАНИЕ ПОВЕДЕНИЯ ЛИСЯТ (*VULPES VULPES*) В УСЛОВИЯХ ДИКОЙ ПРИРОДЫ: РАЗВИТИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ С ВОРОНАМИ (*CORVUS CORONE*) И МЕДВЕДЯМИ (*URSUS ARCTOS*)

© 2015 г. А. А. Ячменникова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия
Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник, Елизово 684000, Россия
e-mail: felis.melanes@gmail.com

Поступила в редакцию 28.02.2014 г.

Черная ворона (*Corvus corone*) и бурый медведь (*Ursus arctos*) наиболее часто встречаются лисам (*Vulpes vulpes*) на Камчатке в течение жизни, и практически любое взаимодействие является потенциально конфликтной ситуацией. В результате наблюдений за выводком лисят в течение лета 2013 г. на территории Кроноцкого заповедника (Камчатский край) описаны взаимодействия лис с медведями, воронами, а также выдрой (*Lutra lutra*). Выявлены изменения в поведении лисят в таких ситуациях-взаимодействиях по мере их взросления. Ситуации-взаимодействия с воронами возникали у лисят регулярно, они представляли собой отработку приемов по обороне и охране пищи, способствовали обучению лисят этим взаимодействиям. Описаны различия в поведении щенков, возникающие в ходе онтогенеза и формирующиеся в результате приобретения опыта. При взаимодействиях с медведями лисята вплоть до возраста 8 недель ориентировались на поведение старших особей. Совокупность их реакций кардинально изменилась в результате только одной ситуации. Результаты наблюдений обсуждаются в контексте возникновения аналогичных ситуаций в жизни других псовых, обитателей открытых пространств. Также обсуждается роль внешних факторов (взаимодействия с особями других видов) в формировании поведения особей и их адаптивных способностей в раннем возрасте.

Ключевые слова: межвидовые взаимодействия, онтогенез поведения, лисица, *Vulpes vulpes*, черная ворона, *Corvus corone*, бурый медведь, *Ursus arctos*

DOI: 10.7868/S0044513415050116

На Камчатке наиболее часто отмечаются встречи лисы (*Vulpes vulpes*) с черной вороной (*Corvus corone*) и бурым медведем (*Ursus arctos*), и практически любое их взаимодействие является потенциально конфликтной ситуацией. Лис и ворон связывают конкурентные пищевые отношения. Часты ситуации, когда вороны претендуют на пищу лис, отбирают у лисят еду, которую им приносят старшие особи. С медведями лис также связывают пищевые отношения — зачастую лисы воруют у медведей еду (рыбу) либо доедают остатки их еды. В свою очередь, медведь — крупный и любопытный хищник, который может быть опасен для лис, особенно для маленьких щенков в выводковый период. Обучение лисят в этом аспекте — жизненно важный этап формирования их поведения.

Основными факторами, формирующими поведение детеныша млекопитающего, в первую очередь, является социальное окружение: поведение родителей как организаторов активности де-

тенышей (Крученкова, 2009) и поведение собратьев по выводку (Антоневич и др., 2013). Кроме того, велика роль уникальных ситуаций, т.е. единичных и неповторимых в принципе (Поярков, 1986), с которыми особь сталкивается в ходе своего развития и вынуждена учиться принимать решения самостоятельно. Многообразие уникальных ситуаций, приводящих к изменениям в жизни детенышей, обеспечивается внешними факторами. Они возникают независимо от присутствия старших особей, собратьев. Одной из категорий таких ситуаций являются взаимодействия с особями других видов. Зачастую для животных, живущих в условиях любой организованной социальной системы, например, семьи — первичной социальной группировки (Панов, 1983; Поярков, 1986), межвидовое взаимодействие не сводится только к контакту индивидуумов, принадлежащих к разным видам, но регулярно и к контакту групп или контакту группы и особи иного вида. Таким образом, на основе опыта взаимодействия

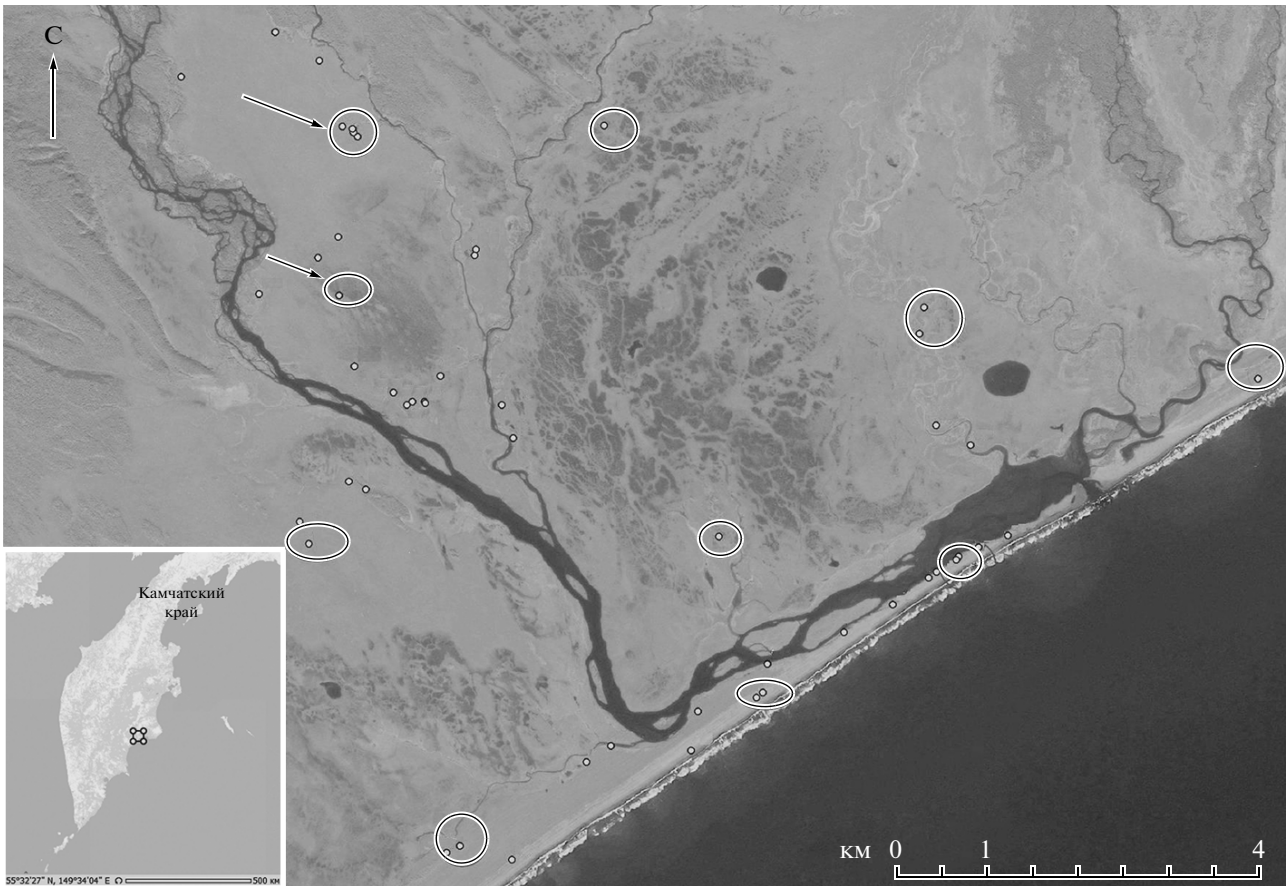


Рис. 1. Территория, где проводились исследования (врезка), и характер использования этой территории лисами. На рисунке точками отображены все закартированные лисьи норы, как временные, так и выводковые. Выводковые норы, вокруг которых закреплены территории семей, обведены в овал. Фокальная семья лис использовала норы, обозначенные стрелками.

модифицируется не только поведение одной особи, получившей такой опыт, но и группы. Обучение в таком случае происходит опосредованно — через наблюдение.

Изучению именно этих аспектов поведения лисят в онтогенезе посвящена данная работа.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Наблюдения за выводком лисят проводили на территории Кроноцкого заповедника (Камчатский край) с 20.06.2013 г. по 14.08.2013 г. Место наблюдений — тундра в районе р. Кроноцкая, в среднем и нижнем ее течении (рис. 1, врезка). Для наблюдений использовали бинокль и установленные на выводковых норах фотоловушки. Регистрировали реакцию лисят на два вида животных, поведение которых влияло на их поведение, изменяло его и, по мере развития лисят, определяло их реакцию на особей этих видов: черную ворону и бурого медведя. Кроме того, отмечено одно взаимодействие лис с выдрой (*Lutra lutra*).

Фокальная семья использовала в течение летнего периода две норы. Выводковая нора № 1 устроена лисой в склоне оврага, по дну которого течет ручей. Нора имеет выходы, которые замаскированы в кустарничках голубики и жимолости, и которые выходят на поверхность тундры, а также имеет выходы в склоне оврага, скрытые травостоем. Всего нора имеет 6 отнорков. Нора № 2 устроена в сухой гриве с песчаной основой, расположенной в открытой заболоченной местности: грива имеет ячеистую геоморфологическую структуру — холмы мерзлотного пучения, пространство между которыми заполнено водой, плоские заболоченные участки заросли осокой, образующей кочки. Расстояние между норой № 1 и № 2 около 1.5 км.

Плотность населения лис в месте наблюдений составляла не менее 2 особей на 7.5 км² (1 семья лис) (рис. 1). Площадь тундры, используемая фокальной семьей лис, составляла примерно 16 км². Эта территория использовалась лисами неравномерно и подразделялась на субтерритории. Данные о расположении нор других семей и об ис-

пользуемой лисами площади собраны в период с 30.05.2013 по 18.06.2013. Для этого провели картирование жилых и нежилых нор в условиях отсутствия травостоя в период освобождения местности от снежного покрова. За фокальными лисами следовали с биноклем на расстоянии около 30–40 м, описывали их активность вне норы, наблюдали с разнообразных возвышенностей (вышки, цистерны, триангуляционные знаки) за маршрутами лис.

На выводковой норе были установлены три фотоловушки (модели: Reconyx-Hyperfire-HC600; Reconyx RC60 и Bushnell HD Trophy Cam HD - RealTree Xtra). Две из них располагались напротив выходов из норы (отнорков), одна – на основной тропе, проходившей по гребню норы. Всего отработано 135 фотоловушко-суток (получено 34630 фотоснимков, из которых межвидовые взаимодействия зарегистрированы на 556). Режим съемки, установленный в фотоловушках типа Reconyx, составлял 5 кадров подряд в режиме “rapidfire”, период покоя в реакции ловушки на движение составлял 1 мин. Режим съемки, установленный в фотоловушке типа Bushnell, составлял 3 кадра в режиме быстрой съемки, период покоя в реакции ловушки на движение составлял 30 с. На основании данных с фотоловушек подсчитывали число посещений лисьих нор особями других видов и определяли их регулярность. Отмечали нахождение лисенка в кадре с особью другого вида и характер его активности. Выделяли три типа активности лисят по отношению к другим видам: 1) избегает особи другого вида (прячется); 2) относится индифферентно (терпит и/или наблюдает); 3) инициирует взаимодействие (атакует, играет).

Во время прямых наблюдений в бинокль анализировали ситуации, которые возникали при взаимодействии лисят с животными другого вида. Проведено 190 ч визуальных наблюдений за животными. Для построения системы работы были выявлены периоды оптимального времени наблюдений (регулярные периоды активности лис на норе) на основании данных фотоловушек. Наблюдения проводили каждый день, кроме дней с обильными туманами (циклонами) или ливневыми дождями. Животных наблюдали с дистанции 15 м с дерева (нора № 1) и с дистанции 25 м из ямки в тундре (нора № 2) в течение 5–6 ч: – три или четыре полных периода активности лисят (временной период от пробуждения щенков до следующего перерыва на сон) в возрасте 3.5–5 недель и один или два полных периода сумеречной активности лисят в возрасте 10 недель. Взрослые лисы воспринимали присутствие наблюдателя спокойно, независимо от того, обнаруживал он себя или нет, в свою очередь они регулярно наблюдали за ним. Лисята вели себя естественно, пока наблюдатель не обнаруживал себя для них очевидным

образом. Ситуации фиксировали устно на диктофон методом сплошного протоколирования, с регулярной фиксацией времени происходящих событий, и на фотоаппарат (каждый кадр снабжен информацией о дате и времени съемки). В случае, когда медведи близко подходили к пункту наблюдения, исследователь покидал укрытие и перемещался на безопасном от медведей расстоянии 40–100 м, удерживая такую дистанцию и до последней возможности не прерывая наблюдений.

Семья лис включала трех взрослых особей (самец и две самки) и трех лисят. Две взрослые самки – мать лисят и самка-помощница (возможно, дочь матери-лисы из одного из прошлых выводков – отмечалась на этой территории по свидетельствам местных инспекторов с 2011 г.); взрослый самец появлялся редко, впервые был отмечен в середине сезона наблюдений – в период, когда лисята перешли на твердую пищу. Он опасался человека, в отличие от обеих самок, но на норе вел себя спокойно, если наблюдатель соблюдал осторожность и себя не обнаруживал. Лисята: предположительно 2 самца и 1 самка.

Описание ситуаций и поведения животных в них приведено в хронологической последовательности, соответствующей процессу взросления лисят, как этого требует “исторический” метод (Поярков, 1986; Овсянников, 1986).

Результат анализа приведен в виде блоков, составляющих временную шкалу.

В ходе обработки была организована база данных в программе Microsoft Access, выборки проанализированы с помощью программы Statistica 8.0. Данные по распределению нор обработаны в программе ArcGis.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Согласно данным, полученным с помощью фотоловушек, посещения выводковой норы лис животными разных видов были неравномерными во времени (табл. 1). Вороны часто отмечались на норе в период, когда возраст лисят составлял от 35 до 56 дней. До и после они появлялись редко. Медведи посещали нору регулярно в течение всего сезона: начиная с возраста лисят примерно 15 дней вплоть до возраста 77 дней, но редко чаще 1 раза в неделю. Выдра отмечена на норе однажды, когда лисятам было 28–29 дней. Наибольшее число непосредственных и опосредованных взаимодействий лисят с особями других видов приходится на ворон – 234 кадра, на медведей – 154 кадра, выдра появлялась на лисьей норе всего один раз и находилась там в течение трех дней – зафиксировано 9 кадров в ночное и сумеречное время.

В непосредственный контакт с воронами вступали как взрослые лисы (9 кадров), так и лисята (168 кадров), с выдрой – только взрослая лиса

Таблица 1. Посещения выводковой норы животными разных видов в период взросления лисят

Межвидовые контакты с	Возраст лисят								
	до 21 дня	21–28 дней	28–35 дней	35–42 дня	42–49 дней	49–56 дней	56–63 дня	63–70 дней	70–77 дней
Медведем	67	33	—	5	15	—	5	13	16
Вороной	—	—	25	44	54	74	37	—	—
Выдрой	—	—	9	—	—	—	—	—	—

Примечания. Цифрами указано количество фотографий, запечатлевших особь другого вида. Прочерк – дни, когда лисы не взаимодействовали с особями других видов.

(4 кадра); с медведями лисы в непосредственный контакт не вступали – одновременного присутствия на фотографии и медведей, и лис не отмечено.

Взаимодействия лис с воронами. Впервые взаимодействие взрослой лисы (матери лисят) и вороны было отмечено нами 21 июня вне норы. Щенки в это время были еще маленькие (2.5–3 недели – в этом возрасте они только начинают вылезать из норы и еще редко бывают на поверхности). Взаимодействие взрослой лисы и вороны происходило в открытой тундре, на расстоянии около 400–600 м от выводковой норы. Ворона сверху атаквала лису со стороны хвоста, а лиса высоко прыгала вверх в попытке схватить ворону. Мы расцениваем это как устоявшиеся отношения лисы и вороны – соответствующие норме, сложившиеся исторически.

Лисята с 13 до 20 июля (возраст 28–35 дней) не взаимодействовали с воронами, относились к их присутствию без внимания; при взаимодействиях с воронами в период с 20 по 25 июля (возраст 36–40 дней) лисята предпочитали прятаться от них и наблюдать за воронами из укрытия; с 25 до 31 июля (возраст 41–47 дней) они терпели ворон, но не прятались от них, наблюдали за ними со стороны, сами контактов не инициировали; после 31 июля (возраст старше 48 дней) лисята стали сначала пробовать атаковать ворон, но все еще много наблюдали за ними, а после 5 августа (возраст старше 54 дней) атаквали ворон постоянно (рис. 2).

Ситуация 1. На выводковой норе ворона была отмечена впервые 13 июля (возраст лисят около 5–5.5 недель). Прямых взаимодействий (контактов) зарегистрировано не было: ворона сидела и наблюдала за лисятами с куста, лисята вороны не опасались (рис. 3а).

Ситуация 2. К 19 июля (возраст лисят около 6–6.5 недель) ворона стала использовать столбики, на которых были установлены фотоловушки, в качестве присад. Когда лисята играли или оставались без присмотра старшей лисы, ворона резко слетала, каркая и хлопая крыльями. В результате лисята убегали в нору и из нее с опаской следили за вороной (рис. 3б). Т.к. поведение вороны определяло поведение лисят, мы рассматриваем эту

ситуацию как взаимодействие, но без непосредственного контакта.

Ситуация 3. 27 июля (возраст лисят около 7.5 недель) нами впервые отмечены взаимодействия лисят и ворон с непосредственным контактом. Ворона начала воровать у лисят добычу, которую приносили старшие лисы. Это происходило, если щенок не съедал ее сразу, а играл с ней или исследовал ее, либо если он отвлеклся и начинал играть с собратьями (убегал с едой или бегал за другим лисенком с едой). Ворона либо выжидала удобный момент, либо могла напрямую атаковать лисят: внезапно налетать, ударить крылом, подойти боком и ущипнуть лисенка за хвост. Как только лисенок реагировал и бросал пищу, она доставалась вороне. Поодиночке щенки одолеть ворону не могли: судя по проявляемым поведенческим и мимическим реакциям, они ее боялись (рис. 3в).

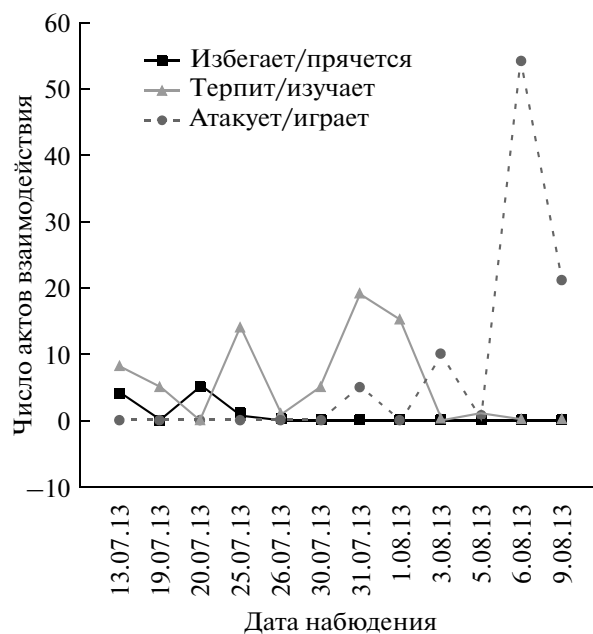


Рис. 2. Изменение типа реакции лисят на ворон с возрастом (на основании фотографических данных).

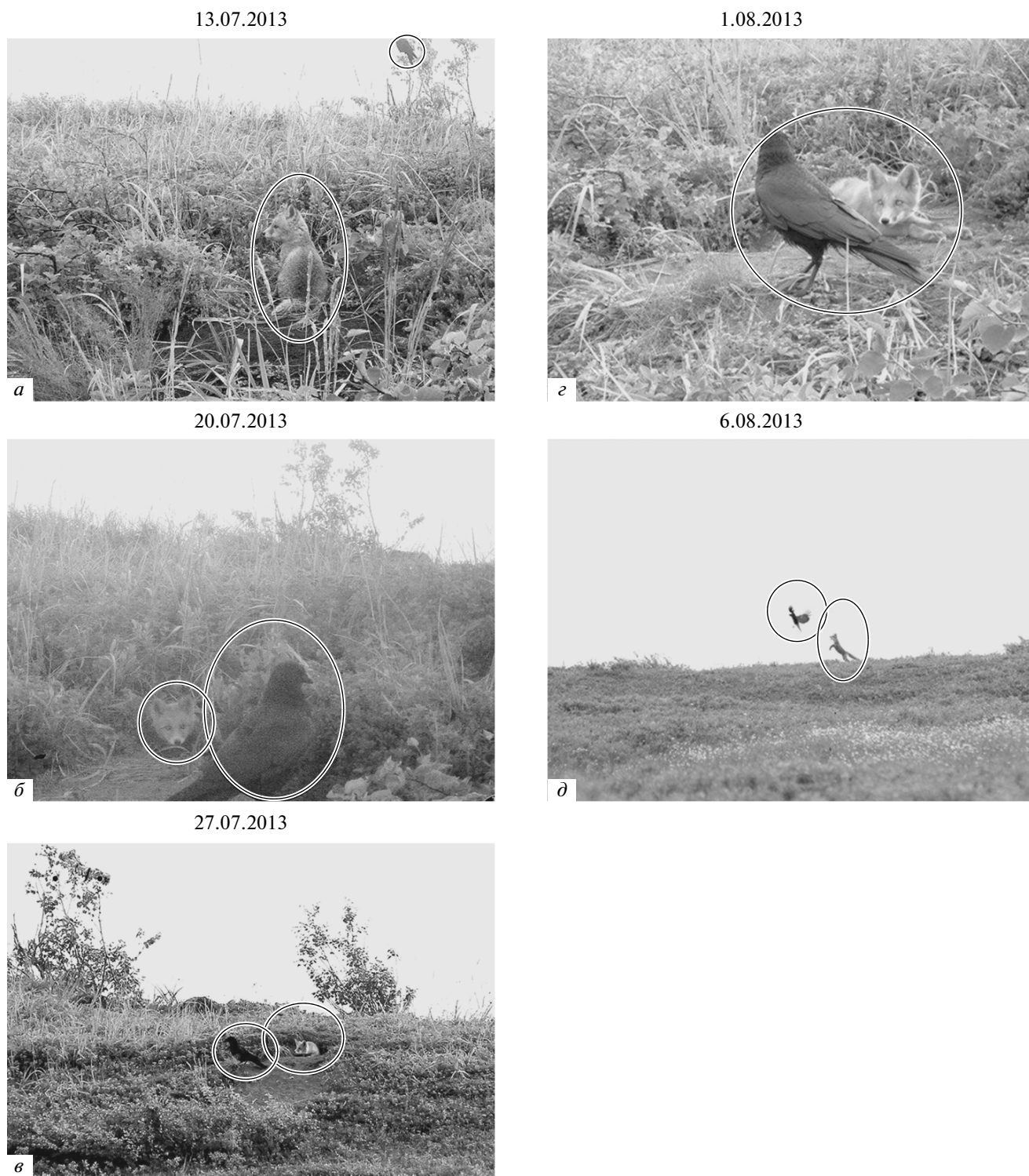


Рис. 3. История изменения поведения лисят относительно ворон.

Ситуация 4. С 1 августа (возраст лисят 8–8.5 недель) щенки начали скрадывать ворону, уже не прятались, но еще опасались и много наблюдали за ней (рис. 3г). У них появилась привычка закапывать еду и делать ухоронки. Мы объясняем это

тем, что по запаху ворона найти пищу не может, но лежащая на поверхности еда для нее всегда доступна, в то время как для лисят при поиске пищи удобнее использовать обоняние; они начинают использовать это умение активнее.

Ситуация 5. С 4 августа (возраст лисят около 9 недель) лисята стали активно атаковать ворон (рис. 2d), превращая подобные атаки в игру. Щенки стали действовать совместно, объединяясь в команду против общего противника. В поведении стало регулярно появляться редкое до этих пор проявление поведения консолидации: лисята часто контактируют максимальной частью поверхности тела, обвивая друг друга хвостами.

Взаимодействия лис с медведями. Медведи пощещали нору регулярно в течение всего сезона, в среднем не реже раза в неделю. Всего нами при непосредственных наблюдениях описано шесть ситуаций поведения лис и лисят, созданных медведями. Однако взаимодействий особей этих видов было больше, о чем свидетельствуют данные фотоловушек.

Ситуация 1. До 20 июня, когда возраст щенков был менее двух недель и они еще не появлялись на поверхности норы, при первых признаках возможного появления медведя (усиление запаха, движение животного в сторону выводковой норы) лиса-мать уходила от норы. Она укрывалась в отдалении за выступающими частями рельефа, наблюдала за медведем и ждала, когда он уйдет. Если медведи были в поле зрения лисы-матери на расстоянии более ~350 м, лиса не уходила от норы, но постоянно наблюдала за ними и их перемещениями.

Ситуация 2. 30 июня–2 июля (возраст лисят 3.5 недели) медведица и два годовалых медвежонка раскопали выводковую нору, в которой находились щенки, но лисята выжили. После этого мать-лиса перетащила лисят в другую нору, расположенную в 1.7 км от предыдущей.

Ситуация 3. До 20 июля (до возраста лисят 5.5–6 недель) при появлении медведей лисята ориентировались на поведение старших лис и их решения. Если лиса издавала тревожный звук и покидала нору – лисята прятались внутрь и не появлялись до возвращения старшей лисы.

Ситуация 4. После 22 июля, когда лисятам было 6.5–7 недель, они стали совершать первые длительные прогулки вслед за старшей лисой. Во время одной из таких прогулок произошло столкновение щенков с молодым медведем (25.07.2013). Эта встреча кардинально изменила совокупность реакций щенков на медведей. Причиной возникновения такой ситуации была мать-лиса. Уходя с норы, мать-лиса не препятствовала тому, чтобы лисята следовали за ней, и двое лисят пошли вслед за матерью, а один щенок остался. На расстоянии около 900 м от норы лиса случайно вывела лисят прямо на медведя, который ел ягоду (голубика – *Vaccinium uliginosum*, водяника – *Empetrum nigrum* L.) и был скрыт особенностями рельефа. Медведь стал охотиться на лис, пытался ловить и давить лисят передними лапами. Это было первое столкновение лисят с медведем, при котором им

пришлось самостоятельно принимать решения и мгновенно действовать. В результате оба щенка и лиса-мать разбежались в разных направлениях. Один из этих щенков побежал в направлении норы, скоро сориентировался, вышел на собственный след и в итоге вернулся к норе по нему. Вторым лисенок отсутствовал на норе более суток.

Ситуация 5. После 25 июля (возраст лисят старше 6.5–7 недель), после того, как произошла описанная выше ситуация, во всех встречах с медведями лисята стали действовать более самостоятельно. Стали подпускать их значительно ближе, в нору прятались, когда медведь был на расстоянии не более чем 30–15 м. Начиная с 9 августа (возраст лисят около 9 недель), присутствие медведя вблизи норы лисята превращали в игру “в прятки” и на ловкость. Они аккуратно перемещались вблизи медведя таким образом, что тот их не замечал длительное время, а когда замечал, то убегали так быстро, что медведь даже не начинал преследование. Мы наблюдали три таких взаимодействия лисят и медведей.

Взаимодействие лис с выдрой отмечено всего один раз. Ночью 6 июля в 12 ч выдра пыталась заселиться к лисам (возраст лисят около 4 недель) в нору № 2, которая имела десять отнорков и размещалась в сухом холме посреди мокрой заболоченной тундры с окнами открытой воды. Взрослая лиса ее агрессивно прогоняла. 8 июля нами отмечено (наблюдения с 10 до 15 ч) нехарактерное поведение взрослых лис на норе: они явно нервничали, постоянно перебежали от отнорка к отнорку, совершали много переходов с места на место или поочередно лежали у разных отнорков. Вокруг норы было обнаружено множество следов выдры, а на затопленных участках – протоптанные ею “коридоры” из примятых осок. Фотоловушка зафиксировала, что в течение утра 8 июля (рис. 4) выдра ходила около норы, в 5 ч скрылась в ней, оставшись на дневку. В ночь на 9 июля выдра, по-видимому, покинула лисью нору: это не было зафиксировано, но 9 июля поведение лис на норе нормализовалось.

Через три недели (23 июля) мы наблюдали, как во время самостоятельных “прогулок” в окрестностях норы лисята (возраст 6.5–7 недель) при встрече следа выдры отбежали в укрытие на поверхности норы (в кусты ерника) и замерли там.

ОБСУЖДЕНИЕ

Встречи с воронами и медведями – регулярное явление на протяжении жизни лис на Камчатке. Поэтому взаимодействия с этими животными могут иметь жизненно важное значение для взрослых лис. Сами ситуации и регулярное их повторение в жизни растущей особи, вероятно, играют немаловажную роль в естественном процессе формирования поведения лисенка и выборе



Рис. 4. Посещение лисьей норы выдрой. Данные фотоловушки: дата 2013-07-08, время 4:04:24.

оптимальных решений. Описанные межвидовые взаимодействия лис с воронами и медведями иллюстрируют характер изменений в поведении лисят в похожих ситуациях-взаимодействиях по мере их взросления.

Ситуации-столкновения со сходными по размеру особями видов-конкурентов или с потенциально опасными хищниками нередки в жизни целого ряда псовых, обитателей открытых пространств. Например, описаны ситуации, которые относят к категории клептопаразитизма, когда вороны (*Corvus corax*) и чайки (*Larus hyperboreus*) воруют еду у песцов (*Vulpes lagopus*) (Careau et al., 2007; Stempniewicz, Piszko, 2010), а сороки (*Pica pica*) – у лисиц (Henry, 1986). Сороки при этом не столько активно атакуют добытчиков, сколько обнаруживают и вскрывают запасы-ухоронки, длительное время следуя за лисами. Неоднократно описаны взаимодействия, имеющие характер активных столкновений и драк, между такими конкурирующими за пространство и пищевые ресурсы видами, как песец и полярная сова (*Nyctea scandiaca*) (Menyushina, 1994, 1994a, 1995). Столкновения с хищными птицами могут провоцировать песцов перетаскивать щенков из одной выводковой норы в другую (Menyushina, 1995) и даже приводить к смерти как взрослой особи (Menyushina, 1995), так и щенков (Garrott, Eberhardt, 1982). Совы не рассматривают песцов и их детенышей как пищевые объекты. Гибель животных – результат конкурентных взаимодействий. Однако взаимодействия подросших слетков полярных сов и уже покинувших выводковые норы молодых песцов в возрасте около 4 месяцев иногда переходят в игру (Menyushina, 1995) и становятся развлечением. Описанные нами взаимодействия ворон и подросших лисят, начиная с их возраста 2.5 месяца, также могут рассматриваться как игровые.

С другой стороны, существуют данные о том, что щенки песцов при случае могут становиться

пищей для таких хищных птиц, как кречеты (*Falco rusticolus*) (Booms, Fuller, 2003), белоголовые орланы (*Haliaeetus leucocephalus*), беркуты (*Aquila chrysaetos*) (Garrott, Eberhardt, 1982), которые могут убить их, охотясь. Подобные потенциально опасные для щенков ситуации, которые влекут за собой перетаскивание взрослыми особями щенков из одной норы в другую либо гибель щенков, описаны для песцов при взаимодействиях не только с хищными птицами, но и с млекопитающими: рыжими лисами (*V. vulpes*) (Frafjord et al., 1989; Tannerfeldt et al., 2002; Rodnikova et al., 2011), белыми (*Ursus maritimus*) (Richardson, Brook, 2004) и бурыми медведями (*Ursus arctos*) (Garrott, Eberhardt, 1982). Для щенков мелких псовых, обитателей открытых пространств, таких как американская лисица (*V. macrotis*) и американский корсак (*V. velox*), опасность в норный период представляют более крупные по размеру койоты (*Canis latrans*), рыжие лисы (Tannerfeldt et al., 2003).

Как можно видеть, для многих мелких псовых, обитателей открытых пространств подобные ситуации-взаимодействия составляют часть обычной жизни, к которой важно научиться приспосабливаться щенкам, пока они растут. Все объекты, представляющие собой потенциальную опасность для щенков, как с точки зрения хищничества, так и с точки зрения конкурентных отношений (лимитирующий фактор, влияющий на выживаемость щенков опосредованно), щенкам важно научиться понимать и вырабатывать относительно них адекватные реакции, повышающие адаптивность и, следовательно, выживаемость их в природе. Это достигается посредством формирования правильного поведения.

Именно в этом контексте могут быть рассмотрены ситуации-взаимодействия лисят с воронами. Они представляют собой для лисят продолжительную регулярную практику, которая обусловлена конкуренцией за пищу с противником, не уступающим им в размере. Эта практика за-

Таблица 2. Взаимодействия лисят по мере взросления с воронами

Незнакомый объект	Возраст лисят		
	5 недель	7–8 недель	9 недель
Опасность	Вызывает страх: лисята прячутся в укрытие		
Конкурент		“Сопротивление воздействию”: лисята закапывают пищу, охраняют ее от ворон	
Игровой объект			Взаимодействия переходят в игру: игровая совместная “охота” лисят на ворон

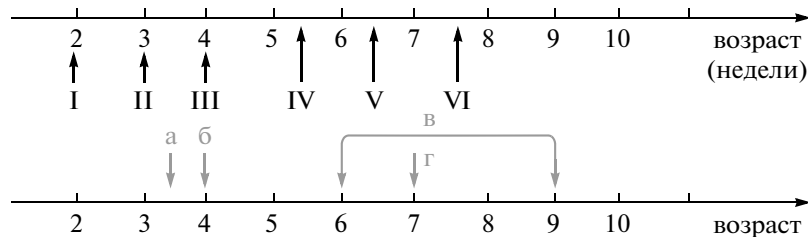
ключается в отработке приемов обороны и охраны пищи, сбора сведений о незнакомом объекте. Вероятнее всего для данной ситуации возникающее в ходе взросления щенка поведение формируется в результате опыта (табл. 2).

Описанная нами последовательность перехода от реакции одного типа к другому отражена на графике (рис. 2). Из схематичной шкалы развития лисят (рис. 6) следует, что период наибольшей частоты взаимодействий с воронами приходится на конец периода социализации, описанного для псовых (Scott, Fuller, 1965; Packard, 2003). Именно

в это время возникло поведение консолидации у лисят, которое не отмечалось ранее.

Другой аспект касается построения внутренней модели поведения на основе опосредованного социального обучения (Резникова, 2004 – в англоязычной литературе “social learning”, Heyes, 1994). В такой ситуации поведение одного организма оказывает воздействие на обучение другого, что может быть рассмотрено на примере изменения поведения лисят при взаимодействиях с медведями. Наши наблюдения свидетельствуют о том, что лисята вплоть до достижения возраста

- I. Период, когда у щенков открываются глаза и уши (лисята в норе)
- II. Выход из норы на поверхность, питаются молоком, период запечатления
- III. Начало прикармливания лисят твердой пищей (добыча)
- IV. Период окончания лактации у матери, переход лисят на твердую пищу
- V. Начало периода формирования способности к экстраполяции
- VI. Окончание т.н. “социального” периода, формирование реакции страха на чужака. Самостоятельное определение “чужака”



- а) перевод лисят самкой матерью с выводковой норы № 1 на нору № 2, первое столкновение с медведем, опасное для жизни лисят
- б) взаимодействие с выдрой
- в) период активных взаимодействий с воронами
- г) второе столкновение с медведем, опасное для жизни лисят: охота медведя на лисят во время их прогулки с матерью

Рис. 5. Схема формирования поведения лисят. Верху – происходящие изменения в связи с закономерностями формирования, описанными у псовых (по: Scott, Fuller, 1965; Packard, 2003). Внизу – ситуации, происходившие с лисятами в реальности.

8 недель ориентировались на поведение старших особей. Вся совокупность реакций лисят кардинально изменилась после одной крайне эмоциональной встречи с молодым медведем (ситуация 4). Можно предполагать, что в результате индивидуального опыта, полученного непосредственно на практике, у лисят появилась возможность сравнить поступившую информацию с “внутренней моделью”. Также в этой ситуации лисята могли оценить свои возможности при столкновении с медведем и сравнить особенности своей реакции и скорости перемещения с таковыми медведя (они выигрывают по скорости движений и реакций, но проигрывают по выносливости и возможностям рывка).

Из сопоставления наших наблюдений со схематичной шкалой развития лисят (рис. 6) можно видеть, что первая прямая ассоциация с опасностью (столкновение с медведем) произошла у лисят в то время, когда лисята еще питаются молоком, а мать является основным организатором их активности. Предшествующее поведение матери лисят по отношению к медведю (весь соответствующий ассоциативный информационный ряд: запахи и звуки и пр.) определяло то, что во всех последующих ситуациях с медведями ее поведение являлось для лисят неоспоримым вплоть до того момента, пока она сама случайно не спровоцировала столкновение лисят с опасностью (возраст щенков 7 недель). Этот возраст приходится на период, когда у щенков появляется способность к экстраполяции (Fox, 1971; Linhart, 1968; Sargeant et al., 1981), а также происходит формирование реакции отторжения/избегания “чужаков” (Scott, Fuller, 1965), связанное с итогом периода социализации и началом ювенильного периода (Packard, 2003). “Чужаками” становятся все особи, не вошедшие в семейный круг в течение периода социализации (Shepherd, 2002). Одновременно связь с матерью ослабевает, периоды ее отсутствия вблизи детенышей становятся более продолжительными (Крученкова, 2009, наши наблюдения), нет молочной зависимости детенышей от матери (Packard, 1992) и даже возникает неочевидная конкуренция со старшими особями, которая проявляется в непослушании (наши наблюдения).

Таким образом, наши наблюдения за поведением растущих лисят, сформированным под воздействием внешних факторов, позволяют предполагать, что принципиальную роль играет тот период (сенситивный — Bateson, 1979), на который приходилось воздействие. А межвидовые взаимодействия в целом являются одним из принципиально важных внешних, независимых факторов, определяющих формирование поведения животных в раннем возрасте, их способности к кооперации и когнитивных способностей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит за содействие в организации работы Шпиленка Т. И., Паничеву Д. М., Егорова Т. П.; за содействие в сборе данных Казанского Ф. В., ФГБУ “Кроноцкий государственный заповедник”; Штейман А.А., Силюянова С. В., Коренькову А.А. за помощь в обработке данных;

Работа выполнена при поддержке РФФИ (13-04-00192а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антоневич А.Л., Чагаева А.А., Найдено С.В., 2013. Внутривыводковая асимметрия социальных отношений в раннем постнатальном онтогенезе евразийской рыси (*Lynx lynx*) // Зоологический журнал. Т. 92. № 2. С. 238–247.
- Крученкова Е.П., 2009. Материнское поведение млекопитающих. М.: Красанд. С. 129, 137.
- Овсянников Н.Г., 1986. Биографический метод в изучении популяций млекопитающих // Методы исследований в экологии и этологии. Сборник научных трудов. Пушино. С. 157–178.
- Панов Е.Н., 1983. Поведение животных и этологическая структура популяции. М.: Наука. С. 43–44.
- Поляков А.Д., 1986. Исторический (биографический) метод описания социальной организации и поведения бродячих собак (*Canis familiaris*) // Методы исследования в экологии и этологии. Сборник научных трудов. Пушино. С. 179–199.
- Резникова Ж.И., 2004. Сравнительный анализ различных форм социального обучения у животных // Журнал общей биологии. Т. 65. № 2. С. 136–152.
- Bateson P.P.G., 1979. How do sensitive periods arise and what are they for? // *Animal behavior*. V. 27. P. 470–486.
- Booms T.L., Fuller M.R., 2003. Gyrfalcon diet in Central West Greenland during the nesting period // *The Condor*. V. 105. P. 528–537.
- Careau V., Lecomte N., Giroux J.F., Berteaux D., 2007. Common ravens raid arctic fox food caches // *Journal of Ethology*. V. 25. P. 79–82.
- Fox M.W., 1971. *Integrative Development of Brain and Behavior in the Dog*. Chicago: Univ. Chicago Press. P. 337.
- Frafjord K., Becker D., Angerbjorn A., 1989. Interactions between arctic and red foxes in Scandinavia—predation and aggression // *Arctic*. V. 42. P. 354–356.
- Garrott R.A., Eberhardt L.E., 1982. Mortality of Arctic Fox Pups in Northern Alaska // *Journal of Mammalogy*. V. 63. № 1. P. 173–174.
- Heyes C.M., 1994. Social learning in animals: categories and mechanisms // *Biological Review*. V. 69. P. 207–231.
- Henry J.D., 1986. *Red fox: the catlike canine*. Washington: Smithsonian Institution Press. P. 174.
- Linhart S.B., 1968. Dentition and Pelage in the Juvenile Red Fox (*Vulpes vulpes*) // *Journal of Mammalogy*. V. 49. № 3. P. 526–528.
- Menyushina I.E., 1994. Interspecies relation of the polar fox (*Alopex lagopus*) and the snowy owl (*Nyctea scandiaca*) during the breeding season in the Vrangal Island. I // *Lutreola*. № 3. P. 15–21.

- Menyushina I.E.*, 1994. Interspecies relation of the polar fox (*Alopex lagopus*) and the snowy owl (*Nyctea scandiaca*) during the breeding season in the Vrangel Island. II // *Lutroloa*. № 4. P. 8–14.
- Menyushina I.E.*, 1995. Interspecies relation of the polar fox (*Alopex lagopus*) and the snowy owl (*Nyctea scandiaca*) during the breeding season in the Vrangel Island. III // *Lutroloa*. № 5. P. 15–19.
- Packard J.M., Mech L.D., Ream R.R.*, 1992. Weaning in an arctic wolf pack: Behavioral mechanisms // *Canadian Journal of Zoology*. V. 70. P. 1269–1275.
- Packard J.M.*, 2003. Wolf Behavior: Reproductive, Social and Intelligent // *Wolves: Behavior, Ecology and Conservation* Eds by Mech L.D., Boitani L., Univ. Chicago Press. P. 35–66.
- Richardson E.S., Brook R.K.*, 2004. Excavation of an Arctic Fox (*Alopex lagopus*) den by a Polar Bear (*Ursus maritimus*) // *Canadian Field-Naturalist*. V. 118 (4). P. 602–603.
- Rodnikova A., Ims R.A., Sokolov A., Skogstad G., Sokolov V., et al.*, 2011. Red fox takeover of arctic fox breeding den: an observation from Yamal Peninsula, Russia // *Polar Biology*. V. 34 (10). P. 1609–1614.
- Sargeant A.B., Allen S.H., Johnson D.H.*, 1981. Determination of age and whelping dates of live red fox pups // *Journal of Wildlife Management*. V. 45. № 3. P. 760–765.
- Scott J.P., Fuller J.L.*, 1965. Genetics and social behavior of the dog. Chicago: University of Chicago Press. P. 470.
- Shepherd K.*, 2002. Development of behavior, social behavior and communication in dogs. BSAVA manual of Canine and Feline Behavioral Medicine. Eds by Horwitz F., Mills D., Heath S. British Small Animal Veterinary Association. P. 10–26.
- Stempniewicz L., Iłiszko L.*, 2010. Glaucous Gulls Kleptoparasiting Arctic Foxes in Magdalenefjorden, NW Spitsbergen // *Arctic*. V. 63 (1). P. 107–111.
- Tannerfeldt M., Elmhagen B., Angerbjorn A.*, 2002. Exclusion by interference competition? The relationship between red and arctic foxes // *Oecologia*. V. 132. P. 213–220.
- Tannerfeldt M., Moehrenschrager A., Angerbjorn A.*, 2003. Den ecology of swift, kit and arctic foxes: a review // The swift fox: ecology and conservation of swift foxes in a changing world. Eds by Sovada M. A., Carbyn L. Canadian Plains Research Center, Univer. of Regina. P. 167–181.

BEHAVIOR OF THE YOUNG RED FOX (*VULPES VULPES*) IN THE WILD: CHANGES IN INTERACTION WITH CROWS (*CORVUS CORONE*) AND BEARS (*URSUS ARCTOS*)

A. A. Yachmennikova

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Moscow 119071, Russia*

*Kronotsky Nature Biosphere Reserve, Yelizovo, Kamchatka region 684000, Russia
e-mail: felis.melanes@gmail.com*

In Kamchatka, fox most frequently meets black crows (*Corvus corone*) and brown bears (*Ursus arctos*), and almost any its interaction with these animals is a potentially conflict situation. In the territory of the Kronotsky Nature Reserve (Kamchatka), the interactions of foxes with bears, crows, and otter (*Lutra lutra*) were observed in the summer of 2013. Changes in the behavior of young foxes (from a fox brood), as they grow older, are described. Situations with interaction of young fox cubs and crows arose regularly; they represented an improvement of technique for defense and protection of food. These interactions trained cubs. The differences in the behavior of puppies appeared in the course of ontogeny and resulted from gaining experience. In interactions with bears, red fox cubs (up to the age of 8 weeks) mainly followed the behavior of older individuals. The behavior of other canids, inhabitants of open space is also discussed. The role of external factors, such as the interaction with individuals of other species, in the formation of behavior and adaptive ability of individuals at an early age is discussed.

Keywords: interspecific interactions, ontogeny of behavior, red fox (*Vulpes vulpes*), black crow (*Corvus corone*), brown bear (*Ursus arctos*)