
ҐРУНТОВА ЗООЛОГІЯ

УДК 599.35+591.52

А. В. Михеев

ИНФОРМАЦИОННОЕ ПОЛЕ КРОТА (*TALPA EUROPAEA*) В ЭДАФОТОПАХ СТЕПНЫХ ЛЕСОВ. ВЛИЯНИЕ ТИПОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

О. В. Михеев

НДІ біології Дніпропетровського національного університету

ИНФОРМАЦИОННОЕ ПОЛЕ КРОТА (*TALPA EUROPAEA*) В ЭДАФОТОПАХ СТЕПОВИХ ЛІСІВ. ВПЛИВ ТИПОЛОГІЧНИХ ФАКТОРІВ

Представлено результати досліджень інформаційного поля крота в степових лісах південно-східної України. Дано оцінку кількісних параметрів сукупностей слідів життєдіяльності крота та їх просторової структури в різних типах лісу. Проведено статистичний аналіз закономірностей розподілу сигнальних елементів інформаційного поля крота в різних типах лісових біогеоценозів.

Ключові слова: кріт, зоогенне інформаційне поле, едафотоп, лісові біогеоценози, екологія тварин.

A. V. Mikhejev

DNU Research Institute for Biology

AN INFORMATION FIELD OF THE MOLE (*TALPA EUROPAEA*) IN THE STEPPE FORESTS EDAPHOTOPES ENVIRONMENT. INFLUENCE OF THE TYPOLOGICAL FACTORS

An information field of the mole was investigated in steppe forests of the south-east part of Ukraine. Estimation of the quantitative parameters of moles' life activity signs and their spatial structure for various forest types was done. Statistical analysis of a distribution of the moles' signal elements in different forest ecosystems was realized.

Key words: mole, zoogenic information field, edaphotope, forest biogeocenosis, animal ecology.

Крот европейский (*Talpa europaea* Linnaeus, 1758) является одним из массовых и широко распространенных видов млекопитающих в условиях лесных биогеоценозов, в том числе и в степной зоне. Изучение его экологии является составной частью зооэкологических и териологических направлений работы Комплексной экспедиции Днепропетровского университета по биogeоценологическому исследованию лесов степной зоны. Оно было начато еще в послевоенные годы (Стаховский, 1948) и продолжено зоологами КЭДУ в период 1970–1990-х гг. В частности, был рассмотрен характер роющей деятельности крота, дана оценка ее масштабов в Присамарье (Булахов, 1973, 1977; Пахомов, 1987). Сделан общий вывод о зависимости ее интенсивности от биogeоценологических условий долинных степных лесов (Пахомов, 1988). При изучении роющей деятельности крота в указанный период научных исследований КЭДУ основное внимание уделялось прежде всего ее средообразующему значению: особенностям влияния на физические свойства, водному и воздушному режиму почвы, ее термику и проч. (аналитический обзор о разнообразии этих тематических направлений не входит в задачи автора).

© Михеев А. В., 2007

В рамках зооэкологических исследований в степных лесах до настоящего времени не предпринимались попытки рассмотрения информационного аспекта экологии этого вида, в том числе и поведенческих особенностей его роющей деятельности в различных биогеоценотических условиях. Не разработанными остаются вопросы об особенностях распределения следов жизнедеятельности крота под влиянием климатических факторов, а также в зависимости от отдельных элементов структуры местообитаний. Практически нет данных, раскрывающих аспекты поведенческих реакций крота на различные проявления антропогенной трансформации лесных биогеоценозов.

Цели и задачи данного исследования были сфокусированы на изучении места крота в системе биогеоценотических взаимосвязей эдафического блока степных лесов. Классическим уже стало представление об эдафотопе как об итоге работы БГЦ (Зонн, 1964; Бельгард, 1971; Белова, 1999; Травлеев, 2004). Исходя из этого важного теоретического обобщения закономерно увязать изучаемую нами проблему с постановкой вопроса: какую роль в этом широко понимаемом процессе отражения принимает такой обитатель почвенной толщи, как крот? Ведь нельзя забывать, что присущий данному виду характер восприятия, если так можно выразиться – алгоритм оценки среды, закономерно порождает специфическое зоогенное информационное поле (которое проявляется прежде всего через нарушение зверьком почвы).

В данной исследовательской работе анализируются особенности формирования информационного поля крота в различных типах лесных биогеоценозов степной зоны Украины. Рассмотрению характера влияния на этот процесс других биогеоценотических факторов автор планирует посвятить ряд последующих сообщений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

В указанных выше работах зоологов КЭДУ основным критерием «величины роющей деятельности» крота было принято считать количество «выбросов на гектар». Хочется заметить, что если отбросить вариант возможного решения на этой основе каких-либо специфических вопросов, то информативная ценность подобного рода количественных оценок вообще представляется сомнительной. Подсчитывая, например, цепочкой идущие по поляне кротовины, надо бы помнить, что практически все эти почвенные выбросы сделаны при прокладывании одного и того же одного хода, и по их количеству пытаться подсчитывать, например, численность зверьков – некорректно поставленная задача из области абстракции.

С другой стороны, в суглинке, например, прокладывать подземный ход достаточно затруднительно; следовательно, зверек может делать большее количество выбросов из одного такого хода. В супесчаной же почве, наоборот, их на длительном отрезке может не быть вообще; не стоит, однако, делать вывод, что на подобном участке, скажем, в прирусье, кротов очень мало. Исследовательская логика подсказывает, что количество насчитанных кротовин не суть как важно, а вот ход – он есть или нет. Следовательно, такой показатель, как, например, «количество ходов/км», можно считать значительно более приемлемым для относительной оценки обилия и активности данного вида млекопитающих (Соколов, 1979).

В практическом решении поставленных задач использованы ранее разработанные нами методические подходы (Михеев, 2003). Применительно к выбранному объекту исследования обоснованность их использования связана с тем обстоятельством, что нами не определялась численность крота как таковая: изучая информационное поле (ИП), мы изучаем – и считаем – отдельные сигналы. Таковыми в данном случае являются и выбросы, и заметные снаружи поверхностные ходы крота. С другой стороны, в аспекте статистически подтвержденного количественного (а следовательно и обоснованного качественного) анализа необходимой является не констатация в стиле «тут много, там мало, а здесь больше», а данные о наличии (и, не менее важно, об отсутствии!) изучаемых объектов на той или иной учетной площадке, непрерывная последовательность которых и составляет пройденный маршрут. Подсчет дискретных изменений, вносимых в среду животным и зафиксированных исследователем на учетной площадке, также позволяет при этом количественно оценивать интенсивность тех или иных зоогенных процессов.

Материал для данной работы собирали на протяжении весенне-осенних периодов (март–октябрь) 2000–2006 гг. на базе Присамарского международного мониторингового стационара КЭДУ в процессе выполнения программы изучения информационно-коммуникативных процессов млекопитающих в условиях степных лесов. Учеты следов жизнедеятельности крота проведены на 287 маршрутах общей протяженностью 1286 км. В основу наших исследований в степных лесах положена типологическая схема А. Л. Бельгарда (1971). При изучении следов жизнедеятельности крота рассмотрены различные типы лесных биогеоценозов (БГЦ), такие как дубравы (Д), дубово-березовые колки (К), искусственные насаждения лещины (Л), молодые (до 15–20 лет, мС), средневозрастные (до 30–35 лет, срС) и зрелые (до 60–65 лет, иС) искусственные сосновые насаждения, ольшаники (О), осинники (ОС), разреженные остепненные сосняки (рС), коренные сосновые боры (С), субори (СБ), судубравы (СД), а также разнообразные их сочетания (например, Д+иС, К+С и др.). Выявление последних было возможным в случаях прохождения учетного маршрута по просекам, дорогам и разделительным полосам между двумя граничащими лесными массивами.

Особенности распределения крота в различных типах леса и почв рассмотрены с помощью ряда статистических показателей и алгоритмов (коэффициент вариации, индекс разнообразия Шеннона, выравненность, показатель относительной биотопической приуроченности (Песенко, 1982), индекс агрегированности (Смуров, 1975), информационно-логический анализ (Нешатаев, 1988), кластерный анализ).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Основным проявлением жизнедеятельности крота является специфическое нарушение им почвенного покрова в процессе прокладки подземных ходов различной протяженности и конструктивной сложности. Последнее словосочетание не является преувеличением – подземные сооружения этого зверька действительно сложны и разнообразны; в связи с этим, предвзято анализируя практических результатов, считаем необходимым остановиться на их характеристике более детально.

Основные особенности роющей деятельности крота и типы его жилищ в почвенной толще достаточно подробно описаны в литературе (Биология лесных зверей ..., 1951; Русаков, 1970; Долейш, 1987 и др.). Указывается, в частности, что в рыхлой лесной почве крот не *роет* в прямом смысле слова, а лишь приподнимает над собой тонкий слой почвы, прелые листья и травяную ветошь. Зато в уплотненной почве под тропами и дорогами зверек способен делать переходные туннели на глубине 15–20 см (Бобринский, 1965). Нами в Самарском лесу отмечено, что в песчаных и супесчаных почвах крот на дорогах может прокладывать настоящие поверхностные ходы (без выбросов), снаружи заметные в виде земляных валиков. При повреждении таких ходов зверьки восстанавливают постоянно действующий переход, а не прокладывают новый.

Типы почвенных убежищ крота можно представить следующим образом: 1) поверхностные ходы (кормовые) – на глубине почвы 2–5 см либо непосредственно под слоем лесного опада; 2) глубинные ходы – функционально также выступают в роли кормовых коридоров (глубина расположения порядка 10–30 см); 3) подснежные кормовые ходы – отличие от первого варианта не является принципиальным, а связано, главным образом с сезонным изменением характера надпочвенного покрова; 4) выводковые гнезда – располагаются на глубине 1,5–2 м (округлая камера, от которой радиально с уклоном вверх идут отнорки, впадающие в кольцевой ход, соединяющийся, в свою очередь, с глубинными и приповерхностными кормовыми ходами).

По результатам раскопок нор, проведенных А. Г. Бубличенко с коллегами (1990), было установлено, что норная система одного животного состояла из трех разнонаправленных ветвей (495, 297 и 373 м). В месте их пересечения находился небольшой участок со сложной системой отнорков, куда крот периодически возвращался для длительного отдыха.

В пределах своих убежищ, в сложной системе сообщающихся ходов крот очень подвижен и находится в постоянном поиске пищи. Новые ходы копает очень редко, главным образом – зимой, когда почвенные беспозвоночные уходят глубже. В остальное время роющая деятельность почти исключительно направлена на устранение

повреждений (*Mellanby*, 1966). Полное обновление системы ходов совершается достаточно быстро, за 4–7 дней (Бубличенко, 1990). Эти же авторы отмечают, что длина прохода зверька за сутки может колебаться от 108 до 484 м (причем в последнем случае 195 м было «пройдено» по существующей системе ходов). Для крота характерны по крайней мере два типа перемещений: 1) кормовой, с малой скоростью продвижения (и значительным увеличением числа боковых отнорков); 2) поисковый, с высокой скоростью прохода (до 375 м за 2 часа) и наличием четко выраженной пространственной ориентации. За сутки крот использует не более 30 % всей длины своей коммуникативной сети, но это скорее свидетельствует о значительной ее протяженности, а не о малой подвижности зверька.

Средняя длина поверхностных ходов крота в лесах юго-востока Украины составляет 230–275 см/м² (Булахов, 1973). Действительно, подобную оценку можно давать лишь условно, в расчете на площадь: на самом деле измерить протяженность ходов крота практически невозможно – не только потому, что они запутаны, проложены в несколько ярусов и имеют множество тупиков, но и из-за того, что система ходов одного зверька соединяется с системой ходов другого (Бубличенко, 1991).

Указывается, что молодые кроты обитают ближе к поверхности, прокладывая ходы во мху или густой траве. На болоте, где почва податливее, постоянных ходов встречается меньше, новые же копают больше во все сезоны (*Mellanby*, 1966). Отмечена привязанность крота к своим участкам, с чем связано очень медленное заселение опустевших нор (*Mellanby*, 1966). В хвойном лесу кроты прокладывают ходы преимущественно в верхнем слое почвы (0–10 см), в березовом лесу – на глубине 0–20 см, на лугах глубина ходов доходит до 50 см (Катонова, 1969).

Известно, что для кротов характерно «коллективное» использование проложенных ходов (Биология лесных зверей ..., 1951) и в данном аспекте их следует рассматривать не только как пути непосредственных перемещений, но и в прямом смысле слова – как каналы передачи информации между различными особями. В частности, указывается, что у крота большая часть меток сосредоточена в определенных туннелях, которые используются для передвижения многими животными (*Gorman*, 1990). Сколько особей могут обитать в одной, условно обособленной норной системе? Сопоставления различных авторов позволяют составить такой спектр оценок: из одного хода можно отловить 5–6 кротов, через 1–2 недели они начнут попадаться снова (Руковский, 1991); переходными туннелями под тропами и дорогами пользуются кроты многих семей (за неделю в одном таком переходе можно выловить до 10 особей и более) (Бобринский, 1965). По данным В. И. Висковой (1983), одним ходом в течение часа пользовались в среднем 1,2–2,3–3,6 крота.

Необходимо подчеркнуть значение этого аспекта зоогенного средообразования и для животных других видов. В частности, в ходы крота могут попадать лягушки и ящерицы (Башкиров, 1934; Ефименко, 1941; *Oppermann*, 1968; Киселев, 1969). Туннелями крота пользуются и другие мелкие позвоночные, например водяная полевка (Руковский, 1991). Отмечено, что во время сезонных перемещений мышевидных грызунов представители всех видов также охотно используют кротовины; в частности, до 80 % перемещений полевки обыкновенной осуществляется именно по ним (Тауриньш, 1965). Следом за грызунами в кротовые туннели, в свою очередь, закономерно проникают такие хищники, как ласка и горностай (Руковский, 1991), которые являются естественными врагами также и самого крота – наряду с лесным хорьком (Биология лесных зверей ..., 1951). Таким образом, информационный аспект роющей деятельности крота охватывает в данном случае не только эдафический, а и в целом биоценотический уровень.

В литературе существует немало примеров уровней численности, достигаемых кротом в различных условиях, хотя разнообразие авторских критериев зачастую затрудняет их сопоставление. В частности, в широколиственных лесах (Тульские засеки) летом обитает 200–225 кротов/км² старолесья (Бобринский, 1965). Средними показателями в различные годы, например, для южно-уральской популяции крота принято считать 12,0–31,8 хода/км маршрута (Михайлов, 1986), высокими (в различных станциях) – 26,3–50,0 ходов/км (Русаков, 1965; Соколов, 1979).

Средняя численность крота в Украине оценивается в 157 экз./1000 га покрытой лесом площади (Александрова, 1969). На 1 га различных угодий в степи насчитывали 34, в предгорьях – 25, в лесной зоне – 12 особей. В западных областях Украины крот наиболее многочислен в лесостепи (6600 кротовин/га). В предгорьях Карпат по речным долинам встречается до 6300, в буковых лесах – до 1300, в равнинных лесах – 800 кротовин/га (Сеник, 1966). На низких полонинах (до 1400 м н. у. м.) насчитывается до 2500–3000, на высоких – до 300–500 кротовин/га (Полушина, 1975).

Общей закономерностью, отмеченной многими исследователями, следует считать зависимость размещения крота и характера его роющей деятельности от комплекса биогеоценотических и, прежде всего, типологических условий (Абатуров, 1967; Катонина, 1969; Пахомов, 1988; Бубличенко, 1989).

По нашим данным, информационное поле крота в условиях степных лесов юго-востока Украины характеризуется достаточно высокими показателями сигнальной нагрузки (рис. 1).

Разумеется, представленные показатели носят лишь оценочный характер, так как рассчитаны по общей совокупности данных, собранных на разных маршрутах, и в дальнейшем будут конкретизированы – при рассмотрении характера влияния отдельных факторов. Тем не менее можно отметить, что для формирования информационного поля крота наиболее значимыми типами леса являются сообщества дубравных и других лиственных пород в различных сочетаниях, главным образом произрастающие на участках разной степени поемности. В отдельных случаях в этом аспекте фигурируют смешанные фитоценозы (судубравы и субори), а также такие аренные БГЦ, как дубово-березовые колки.

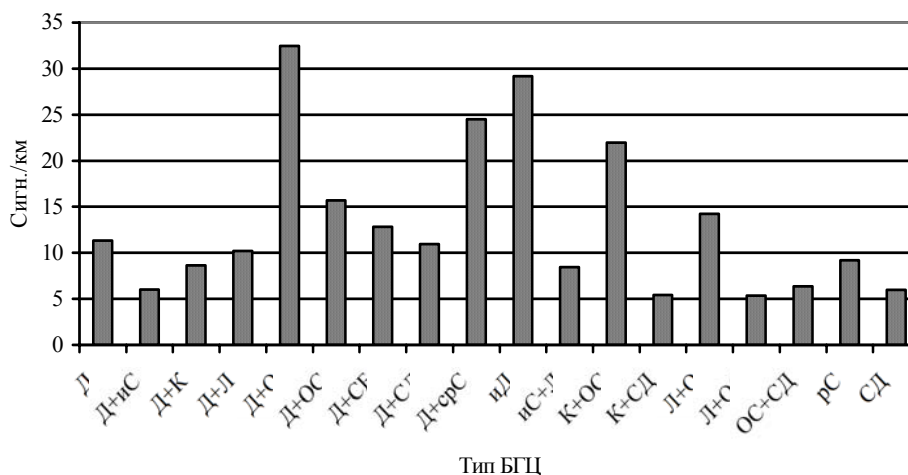


Рис. 1. Показатели информационного поля крота в некоторых типах лесных БГЦ
Приведены данные по БГЦ с наиболее высокими показателями (более 4 сигн./км маршрута)

Необходимо подчеркнуть, что выявленные средние значения варьируют в чрезвычайно широких пределах. Например, для первых пяти лесных БГЦ (рис. 1) значения коэффициента вариации составляют 75,93 (Д), 94,97 (Д+иС), 17,51 (Д+К), 40,87 (Д+Л), 51,08 (Д+О). На одном или нескольких маршрутах практически в каждом типе леса нами были зафиксированы нулевые значения сигнальной нагрузки изучаемого вида млекопитающих; тем не менее максимальные показатели информационного поля крота в лесах Присамарья могут быть действительно очень высоки. В частности, судубравы и естественные сосновые боры характеризуются значениями сигнальной нагрузки до 41,09–43,02 сигн./км, дубравы и их сочетания с прочими лиственными формациями (ольшаники, осинники, насаждения лещины) – до 51,08–80,66 сигн./км, пограничные участки дубрав и различных сосновых насаждений – до 50,48–108,18 сигн./км, участки

колков на арене – до 36,06–109,46 сигн./км, прочие БГЦ аренного комплекса – до 43,79–65,68 и даже до 104,21 сигн./км (на локальных участках разреженных сосняков).

Установленный широкий диапазон варьирования рассматриваемых показателей позволяет заключить, что распределение следов жизнедеятельности крота в степных лесах носит выраженный неравномерный характер, отражение которого с помощью одних лишь средних арифметических не может быть признано исчерпывающим. Изучаемое явление дополнительно рассмотрено нами через призму различных статистических процедур, среди которых особое место занимает информационно-логический анализ (ИЛА), называемый еще анализом неопределенностей.

Каждый тип лесного БГЦ рассматривался как ступень общего биогеоценотического фактора; амфиценотичные сочетания различных формаций (Д+иС и др.) также рассматривались в качестве отдельных вариантов биогеоценотических условий. В количественном плане структура информационного поля крота в различных биогеоценотических условиях была представлена по следующим градациям интенсивности сигнальной нагрузки: 1 – очень низкая (0–22 сигн./км); 2 – низкая (>22–44 сигн./км); 3 – средняя (>44–66 сигн./км); 4 – высокая (>66–88 сигн./км); 5 – очень высокая (>88 сигн./км).

На основе расчета величины передаваемой информации от ступеней фактора (различные типы лесных БГЦ) к ступеням явления (градации интенсивности сигнальной нагрузки информационного поля крота) можно сделать выводы (рис. 2), что вклад каждого отдельного варианта биогеоценотических условий в распределение следов крота незначителен, так как даже максимальное значение данного коэффициента составляет всего лишь 0,047. Объясняется это, с одной стороны, значительным разнообразием типов леса, выбранных нами для проведения анализа, а с другой – экологической пластичностью изучаемого вида млекопитающих, вследствие чего не представляется возможным выделить один или даже несколько типов БГЦ, сколь угодно жестко детерминирующих распределение сигнальных элементов его информационного поля. Напротив, экологическая стратегия данного вида изначально строится по другому принципу: максимально полно осваивать доступные пространственные ресурсы, все разнообразие биогеоценотических условий (Биология лесных зверей ..., 1951; Полушина, 1975; Долейш, 1987; Пахомов, 1988).

Интересно отметить, что сосновые леса – причем практически в равной степени естественные и зрелые искусственные – вносят самый существенный вклад в распределение следов жизнедеятельности крота (рис. 2). Рассматривая эти наблюдения в первом приближении, можно отметить некоторое их расхождение с литературными данными. В частности указывается, что крот редко обитает в песчаных почвах и даже стремится их избегать (Долейш, 1987; Ошмарин, 1990; Душин, 1991). В сосняках обычно регистрируются лишь редкие одиночные ходы зверька, тяготеющие к открытым участкам (до 17 ходов/км) (Соколов, 1979). Л. Н. Катанова (1969) также отмечает, что, обитая в хвойном лесу, крот осваивает его территорию далеко не полностью. Для долинных лесов Присамарья также показано снижение численности крота в сосняках на арене, где его выбросы занимают всего лишь 0,39 % территории против 2,21 % в пойменных дубравах (Булахов, 1973; Пахомов, 1983, 1988). Даже в условиях поймы в свежих насаждениях сосны с обилием сорной растительности интенсивность роющей деятельности крота невысока – до 453 кротовин/га (Пахомов, 1988). Однако тут же, как и в методической части данной статьи, хотелось бы заметить, что подсчет именно почвенных *выбросов* на арене может оказаться зыбким критерием учета крота, поскольку на легких почвах при прокладке поверхностных ходов количество выбрасываемой почвы может быть незначительным само по себе, а не из-за низкой численности зверька-почвороя.

На наш взгляд, столь значимую для крота роль ксерофильных типов леса в условиях песчаных террас следует рассматривать в аспекте тенденции к максимальному расширению кротом своей пространственной ниши, а именно разнообразия заселяемых БГЦ, за счет чего достигается, прежде всего, ослабление внутри- и межпопуляционной конкуренции. Известно, что пойменные ценозы, в первую очередь дубравы, представляют собой наиболее типичные станции обитания крота, способствующие высокой численности его популяций. Это подтверждается не только нашими наблю-

дениями (рис. 2), но и многочисленными литературными данными (Биология лесных зверей ..., 1951; Raw, 1966; Катанова, 1969; Соколов, 1979). Для степных лесов юго-востока Украины наиболее благоприятные биогеоценотические условия для роющей деятельности крота также складываются в пойменных местообитаниях (Стаховский, 1948; Булахов, 1973; Пахомов, 1988), где отмечается максимальное количество его почвенных выбросов, занимающих до 2,21 % территории (Пахомов, 1988).

Именно на этом фоне высокие значения сигнальной нагрузки на локальных участках боров и искусственных сосновых насаждений вносят заметный информационный вклад в структуру распределения следов жизнедеятельности крота. Можно предположить, что при неоспоримом значении дубравных БГЦ в целом для некоторой части популяции могут приобретать значимость и пригодность участки сосняков, несмотря на их ксерофильные условия и незначительную численность кормовых объектов из числа почвенных беспозвоночных. Эмпирической посылкой к такому предположению служат наши наблюдения не только о большом количестве ходов крота на отдельных участках коренных сосновых боров и искусственных сосновых насаждений, но также и о постоянстве их существования на одном и том же месте в течение 3–5 и более лет. Все это наталкивает на мысль о неслучайном характере пребывания зверька (причем не единичных особей, а целых групп) в данных условиях. Можно предположить, что успешность выживания крота в условиях различной степени ксерофильности подкреплена комплексом как поведенческих, так, возможно, и физиологических адаптаций в рамках формирования своеобразного аренного экотипа. Данный вопрос нуждается в дальнейшем детальном изучении. Пока же можно констатировать, что аренные БГЦ, формируемые на бедных (но более легких) почвах, также могут активно осваиваться кротом, особенно в свежих и влажных позициях, что было отмечено ранее (Пахомов, 1988). Кроме того, полученные данные о сходном характере влияния естественных и искусственных сосновых биогеоценозов на количественные параметры информационного поля крота можно принять как одно из подтверждений возможности воссоздания исходных экологических условий при правильном ведении лесного хозяйства в условиях аренных территорий.

Из числа других аренных БГЦ заметное влияние на изучаемое явление оказывают также такие специфические формации лесной растительности, как колки, произрастающие в более влажных, с тенденцией к мезоигрофильности, стациях. Большое значение в этом смысле также приобретают как смешанные насаждения (субори и судубравы), так и пограничные участки дубрав, граничащие с хвойными массивами (Д+иС, Д+рС). Эти выводы, сделанные нами на основе расчета коэффициентов информационной связи, исчерпывающе подтверждаются литературными данными: именно смешанные хвойно-широколиственные леса (в том числе и разреженные), березняки, лесные поляны, опушки являются типичными местообитаниями крота (Биология лесных зверей ..., 1951; Катанова, 1969; Равкин, 1976; Соколов, 1979; Душин, 1991). Аналогичные закономерности были ранее выявлены и для лесов степной зоны юго-востока Украины. В. В. Стаховский (1948) отмечал, что больше всего кротов обитает в лиственной части Самарского леса; в хвойной его части зверек поселяется «на участках, покрытых лиственным лесом, растущим вокруг лесных озер и по впадинам» (с. 220). Благоприятные условия для крота создаются в березово-осиновых колках на арене (Пахомов, 1988). Количество почвенных выбросов в судубравах по своим максимальным значениям сравнимо с таковым в пойменных дубравах с берестом и ясенем (Булахов, 1973).

Необходимо отметить, что при всем разнообразии населенных кротом типов лесных БГЦ 18 из 45 рассмотренных нами вариантов характеризуются отрицательными значениями коэффициента информационной связи (рис. 2), что свидетельствует о преимущественно стохастическом характере распространения зверька в этих условиях, не отражающем общих закономерностей его реакций на биогеоценотическое разнообразие степных лесов.

Расчеты показывают, что величина передаваемой от фактора к явлению информации в целом составляет 0,183 бит, а коэффициент информационной связи явления с фактором составляет $0,043 \pm 0,003$. Таким образом, можно констатировать, что в це-

лом лишь 4–5 % всего варьирования количественных параметров ИП крота может быть связано с фактором «тип леса». Объясняется это прежде всего тем, что информационное поле крота испытывает существенное влияние комплекса дополнительных факторов, в том числе и тех, которые являются вторичными по отношению к характеру доминирующего лесного фитоценоза.

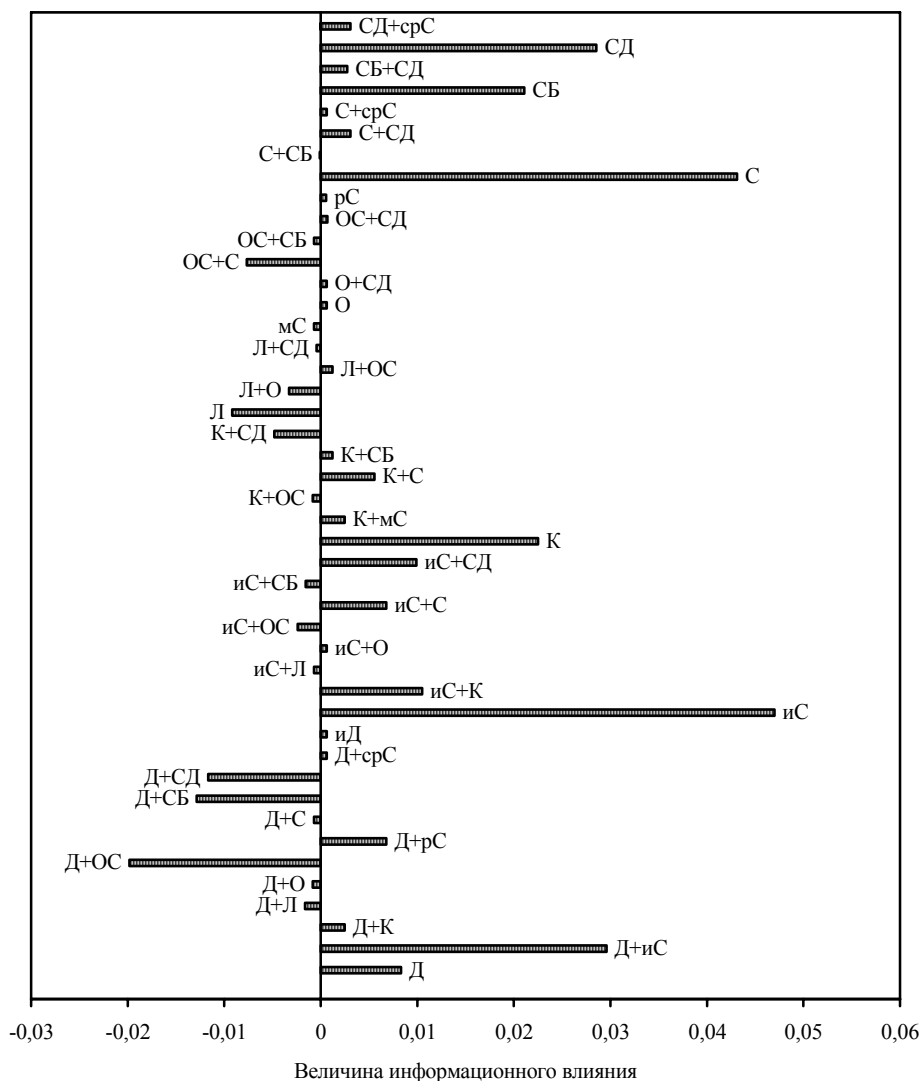


Рис. 2. Влияние биогеоценотического фактора на распределение следов жизнедеятельности крота в различных типах степных лесов

В этом аспекте возможно, например, рассмотреть значение травяного покрова. Указывается, что наиболее благоприятные условия для роющей деятельности крота отмечаются в свежих травяных ценозах пойменных местообитаний, где плотность расположения кротовин достигает 7558 шт./га (Пахомов, 1988). Во всех снытевых парцеллах, по сравнению с другими вариантами травяного покрова (при прочих равных условиях), активность роющей деятельности выше в 2–4 раза (Пахомов, 1983, 1988). Крот также отдает предпочтение участкам разнотравья в судубравах (до 2700 выбросов/га), парцеллам крапивы в ольшаниках (до 2500 выбросов/га), а также травостой из ландыша, вейника и молинии в колках (Пахомов, 1988).

Есть данные, свидетельствующие о варьировании интенсивности роющей деятельности крота в зависимости от степени плотнокронности древостоя (Соколов, 1979). В пойменных дубравах крот позитивно реагирует на присутствие в древостое ясеня (Пахомов, 1988). В теневых и полутеневых световых структурах активность роющей деятельности зверька незначительна (до 10–15 %). В полуосветленных участках и особенно на полянах отмечается наибольшее количество кротовин (79–90 % от всех учтенных) (Пахомов, 1983). Однако А. В. Быковым (1991), напротив, высказывается мнение, что под кронами в лесу ходов крота больше, чем в межкронных пространствах.

Влияющим фактором в рассматриваемом смысле также может выступать влажность почвы, хотя само по себе наличие такого влияния подвергается сомнению (Elnik, 1967). Тем не менее указывается, что в пойменных стациях степных лесов крот предпочитает свежий тип увлажнения, в аренных биогеоценозах – свежий и влажный (Пахомов, 1988). В сухих позициях количество выбросов незначительно (7–17 кротовин/га). Как с увеличением степени увлажнения, так и с ее уменьшением активность роющей деятельности крота уменьшается (до уровня 11–96 кротовин/га за год) (Пахомов, 1983). Кроме того, зверек избегает мест с высоким уровнем грунтовых вод (Ошмарин, 1990). Вместе с тем даже временное затопление участка обитания не оказывает на крота пагубного влияния – зверьки при этом спасаются вплавь, чтобы потом вернуться на свою территорию и выкопать новые ходы (Mellanby, 1966).

Общую оценку разнообразия населяемых кротом лесных БГЦ района исследований можно представить через параметр пространственной ниши, определяемый, в свою очередь, на основе энтропийной формулы. В рамках нашего исследования в степных лесах юго-востока Украины разнообразие заселяемых кротом типов лесных биогеоценозов составляет 4,85 бит, а показатель выравненности, который можно рассматривать также в качестве меры относительного разнообразия, достигает 0,81 (при максимуме = 1,00), т. е. равномерность распределения сигнальной нагрузки информационного поля крота по различным типам леса достаточно высока (81 % от возможного для данного количества типов БГЦ).

В рамках выявленной «равномерности» более структурированная информация может быть получена при рассмотрении степени предпочтения либо избегания отдельных типов леса; инструментом для этого может являться показатель относительной биотопической приуроченности F_{ij} . Расчет этого показателя для каждого типа лесного БГЦ в целом оказался адекватен результатам информационно-логического анализа, хотя изначально и не был призван напрямую дублировать его в статистическом плане.

Установлено, в частности, что типы леса, избегаемые (при $F_{ij} = -1,00$) кротом, приурочены к ксерофильным и мезоксерофильным позициям и представлены молодыми и средневозрастными искусственными сосновыми насаждениями, разреженными сосняками, а также пограничными участками между ними. Кроме того, к этой же группе лесных БГЦ относятся чрезмерно увлажненные участки колков и ольшаников, а также плотные насаждения осины.

Отмечена интересная закономерность: для подавляющего большинства типов леса (88,89 % от общего числа тех, данные по которым использованы для проведения ИЛА-процедуры), характерны сходные значения показателя F_{ij} незначительно варьирующие в пределах от $-0,06$ до $0,06$. Таким образом, для распределения элементов ИП крота они практически «безразличны». В экологическом же плане это отражает наличие в степных лесах широкого диапазона приемлемых для зверька стаций, что, в свою очередь, в сочетании с высокими значениями параметров ширины пространственной ниши и ее выравненности иллюстрирует стратегию биогеоценотического распределения вида-эврибионта, каковым и является крот практически повсеместно в пределах своего широкого ареала.

Наиболее высокие значения показателя F_{ij} (0,13–0,69) отмечены для пограничных участков между колками и искусственными и естественными сосняками, а также для собственно сосновых боров и зрелых искусственных сосновых насаждений, что, еще раз повторим, в целом согласуется с вышеприведенными результатами расчета коэффициентов информационной связи.

Иной характер информации об изучаемом явлении может дать кластерный анализ, алгоритм которого позволяет уменьшить общее количество градаций фактора путем группирования (на статистической основе) наиболее близких из них. В нашем случае именно использование кластеризации может способствовать выявлению лесных БГЦ, сходных по количественным параметрам информационного поля крота. Для определения наиболее четких закономерностей нами были проанализированы лишь 12 основных типов БГЦ. Проведенная статистическая процедура позволила все разнообразие изучаемых биогеоценозов разделить на три группы (кластера) (рис. 3).

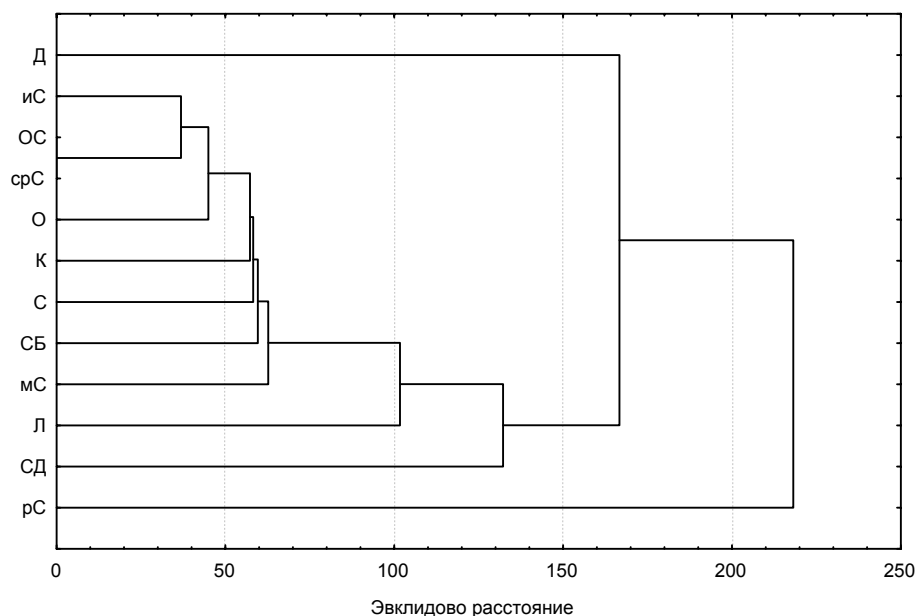


Рис. 3. Кластерная структура информационного поля крота в различных типах лесных БГЦ

Первый кластер составляют базовые станции крота – дубравы и судубравы. Учитывая, что количество выявленных элементов информационного поля крота только в этих БГЦ (без учета их сочетаний с лесными формациями других типов) составляет 9,18 % от общей совокупности, представляется возможным рассматривать их в комплексе как пространственное ядро активности зверька в рамках биогеоценологического континуума района исследований.

Второй кластер включает лишь один тип леса, по значимости для популяции крота представляющий своего рода антипод биогеоценозам первой группы. Это сосновое редколесье (рС), где присутствуют выраженные ксерофильные условия с тенденцией к остепнению, на фоне чего численность крота и общее количество элементов его информационного поля минимальны. Третий, наиболее обширный, кластер включает остальные типы леса из числа рассматриваемых. Это прежде всего участки лесной растительности, формирующейся в переходной зоне между притеррасной частью поймы и 2-й песчаной (аренной) террасой (Л, О, ОС, СБ), а также биогеоценозы собственно аренного комплекса (колки, сосновые боры, искусственные насаждения сосны всех возрастных групп). В аспекте формирования ИП крота указанные типы леса более или менее равноценны и в целом обеспечивают приемлемые для популяции условия. Численность зверька здесь хотя и не высока, но потенциально может возрастать на локальных участках, что отмечено в рамках нашего исследования. Данный биогеоценологический комплекс представляет собой своего рода биотопический резерв, способный не только обеспечивать существование определенной части популяции, но также и являться дополнительным пространством для ослабления возможной конкуренции при ее расширении.

Рассчитанная статистическая дистанция (выраженная в единицах эвклидова расстояния) между кластерами показывает, что наиболее «сближены» между собой именно первый и третий биогеоценотические комплексы (6,30), тогда как второй кластер (разреженные сосняки) значительно удален как от первого, так и от третьего (11,93 и 10,86 соответственно). Таким образом, в биогеоценотическом распределении сигнальных элементов ИП крота в пределах района исследований наблюдается постепенный тренд от лиственных биогеоценозов центральной поймы к притеррасным, затем к ареным стациям и далее к остепненным участкам 3-й террасы.

Необходимо учитывать, что типологическая структура леса влияет не только на количество сигналов информационного поля, но также и на такой показатель, как агрегированность их распределения в пространстве. С другой стороны, указанный параметр может сам по себе являться информативной характеристикой, дополняющей выводы, полученные другими методами. Несмотря на это, особенности пространственной структуры популяций крота, в отличие от других вопросов его экологии, практически не освещены в литературе. Имеется лишь пример, что в летнее и зимнее время кроты селятся в полосе пойменных ольшаников и структура их поселений является ленточной, а весной и осенью зверьки переходят на луга, где характер их размещения становится диффузным (Катанова, 1969).

Неоднородность пространственного размещения и связанный с ней размах варьирования показателей сигнальной нагрузки относительно средней как раз и объясняются тем, что распределение следов жизнедеятельности крота в исследованных типах степных лесов носит выраженный агрегированный характер.

Слабее всего (значения коэффициента Смурова находятся в пределах 0,16–0,51) агрегированность выражена как раз в дубравных БГЦ или на стыке с ними (Д, Д+СД, Д+рС, Д+О, Д+К, Л+О), что еще раз подчеркивает значение этих биогеоценозов для данного вида млекопитающих: численность зверьков здесь не только высока, но и равномерно распределена в пределах различных участков указанных лесных массивов. Отмечено, что если в естественных дубравах данный коэффициент составляет 0,43, то в искусственных насаждениях дуба он значительно выше (0,75). Наиболее агрегированно ($>0,90$) распределены следы жизнедеятельности крота в БГЦ ареного комплекса (С+СД, иС+К, ОС+СБ, К+СБ, С+СБ, С+рС, К+С, мС, иС+С), а также в искусственных насаждениях лещины в пойме реки. Остальные рассмотренные типы леса занимают по данному показателю промежуточные значения.

Ранее нами уже отмечалось, что в самих биогеоценозах интенсивность роющей деятельности крота проявляется неодинаково и зависит от целого ряда факторов (Абатуров, 1967). В этой связи закономерно предположить, что общая картина «пятнистого» распределения элементов информационного поля крота в степных лесах детерминирована действием факторов иного масштаба, нежели общий характер типа леса, им самим, в свою очередь, и определяемых. К числу таковых, выше уже рассмотренных нами (травостой, световая структура насаждений, влажность почвы), необходимо, на наш взгляд, также отнести антропогенный фактор и особенности структуры конкретных местообитаний, потенциально имеющие (и эмпирически это уже отмечено нами в ходе полевых наблюдений) определенное значение для изучаемого явления. Рассмотрение этого комплекса вопросов на основе систематизированных практических материалов автор планирует представить в последующих сообщениях.

Пока же необходимо вкратце охарактеризовать фактор, имеющий, как представляется, наиболее лимитирующее для крота значение в рамках эдафического блока: неравномерность распределения как по типам леса, так и в границах каждого отдельного БГЦ в значительной мере может определяться состоянием кормовой базы данного вида насекомоядных млекопитающих. Именно на это обстоятельство напрямую указывается многими авторами, изучавшими экологию крота в различных экосистемах. В частности, кормовые условия признаются основным фактором обилия крота (Русаков, 1965), в первую очередь – из-за специфического для насекомоядных высокого уровня метаболизма. На фоне высокой скорости переваривания пищи (4–5 ч) (Александрова, 1969) суточное ее потребление достигает 100–150 % живой массы крота (Вискова, 1983). Установлено, что на площади 0,04 га отдельной особью добывается 18–36 кг пищи в год (Raw, 1966).

При этом характер питания зависит не от сезона, а от трофических ресурсов местности, основу же питания зверька составляют дождевые черви (Соколов, 1979). Выявлена непосредственная зависимость плотности кротовых поселений не только от количества дождевых червей, а и от их доступности в связи с их вертикальными миграциями в течение года (Катонова, 1969). Как и дождевые черви, кроты активны круглый год (Бобринский, 1965). За 2 часа зверек способен съесть 46–52 г дождевых червей (Mellanby, 1967). На лугах, в парках и садах на долю этой добычи приходится более 75 % объема содержимого желудков крота, в лиственных и смешанных лесах – около 50 % (Oppermann, 1968).

Количество пищи детерминирует длительность периодов активности зверька и пауз между ними (Вискова, 1983). Более того, данный фактор во многом является определяющим в процессе заселения кротом различных угодий: наивысшая его численность (26,3 перехода/км) отмечается там, где биомасса почвенных животных составляет не менее 65–70 г/м² (Русаков, 1965). Это характерно, в частности, для припойменных ольшаников (до 50 ходов крота на километр маршрута), что согласуется с данными по обилию беспозвоночных (Соколов, 1979). Л.Н. Катонова (1969) также указывает, что пойменный ольшаник и березовый лес представляют кротам наилучшие условия в кормовом отношении.

В рационе крота представлены, конечно, и другие группы беспозвоночных; тем не менее высказывается мнение, что обеспечить существование его популяции могут только дождевые черви, в связи с чем распространение крота ограничено лиственными лесами и старыми лугами (Raw, 1966). Этим же автором отмечается, что, напротив, почвы хвойных лесов значительно менее кормны, в первую очередь – из-за низкой численности червей на фоне кислой реакции почвы (их биомасса заметно снижается уже при pH < 4,5).

Однако и в этом, «трофическом», вопросе также существуют разночтения: указывается, например, что ни обилие пищи, ни доступность собственно воды не являются лимитирующими факторами, препятствующими заселению сухих либо любых других стадий: крот долго (до 14 дней) может существовать на очень малом количестве пищи (10–15 г/сут.); при этом зверьки обычно охотно пьют воду, однако совершенно без нее могут обходиться при питании дождевыми червями (Mellanby, 1967). Высказывается также мнение, что четкой зависимости крота от распределения дождевых червей не существует (Ennik, 1967).

В любом случае правомочно, на наш взгляд, говорить о выработке у данного вида определенных компенсаторных механизмов, в том числе и поведенческих, способствующих снижению тесной зависимости как от общего состояния кормовой базы на непосредственном участке обитания, так и от обилия отдельных групп добычи. Известно, например, что в биотопах, где мало пищи, кроты более активны одинаково и днем и ночью (Наумов, 1941). В трофически богатых угодьях зверьки собирают пищу непосредственно в существующих ходах, в бедных – при прокладке новых ходов (Фолитарек, 1932; Mellanby, 1967; Катонова, 1973). Отмечена также и такая интересная особенность: кроты иногда запасают дождевых червей, обездвигивая их удалением или повреждением 3–5 первых сегментов. Запасы делаются обычно после морозов, когда черви, вероятно, менее активны, чем кроты (Raw, 1966).

В целом следует заключить, что наши данные не идут в разрез с существующими в научной литературе представлениями об особенностях биогеоценотического распределения крота – даже относительно отмеченного нами уровня его активности в аренных БПЦ. Необходимо учесть, что наши исследования охватывали также и весенний цикл, когда дождевые черви присутствуют в аренных эдафотобах, хотя и распространены там очагово (Жуков, 1996). С учетом вышесказанного также возможно предположить, что ходы крота способны привлекать дождевых червей, представляя собой благоприятные для них микростанции, в том числе и в более засушливый летне-осенний сезон.

Кроме того, допустимо, что в рамках аренного экотипа питание крота ориентировано на другие группы беспозвоночных, и дождевые черви не являются в этих условиях жесткой детерминантой состояния популяции. Известно, в состав питания зверька со значительной долей участия также входят и другие группы животных,

причем не только беспозвоночных. Если в трофически богатых угодьях на долю дождевых червей приходится 50–75 % объема содержимого желудков крота, то в сосновых лесах этот показатель составляет порядка 25 %. Остальная часть представлена личинками и куколками насекомых; пул взрослых насекомых и других животных – менее 5 % (в сосновых лесах – до 15 %) (Oppermann, 1968). Трофическая роль личинок и взрослых жуков, двукрылых и прочих крупных насекомых подчеркнута и другими авторами (Raw, 1966; Соколов, 1979). В частности, один крот за 2 часа способен съесть до 20–30 г личинок насекомых (Mellanby, 1967). Кроме того, зверек может съесть попавших в ходы лягушек и ящериц (Башкиров, 1934; Ефименко, 1941; Oppermann, 1968; Киселев, 1969). Детальное выяснение этих и других трофических особенностей крота в степных лесах, а также их взаимосвязь с особенностями его биотопического распределения может быть достигнуто при последующих исследованиях лесных биогеоценозов степной зоны Украины.

Какова же, собственно, «почвенная» составляющая в биогеоценологическом распределении такого обитателя эдафотопы, как крот? Ни в ходе наших исследований, ни в существующей литературе не прослежено и не отмечено прямой зависимости этого явления от механического состава либо от других характеристик почвы как среды обитания крота. Пожалуй, исключением являются сообщения о том, что крот избегает мест выхода скальных пород или сильнощебнистых почв (Полушина, 1975), редко обитает либо вообще не встречается на болотистых (торфяно-болотных) почвах (Долейш, 1987; Душин, 1991). При этом же, однако, указывается, что в лесу на глинистой почве численность крота может составлять до 2,6, на старом торфяном болоте – до 2,1 экз./га (Mellanby, 1966). Впрочем, диапазон высказываемых мнений лишь дополнительно позволяет обосновать общий вывод: крот способен обитать и формировать стабильные популяционные структуры в широком диапазоне эдафических условий – от песчаных к тяжелым суглинистым почвам, демонстрируя при этом высокую степень приспособленности экоморфически специализированного обитателя почвенной толщи.

ВЫВОДЫ

Анализ полученных материалов позволяет заключить, что информационное поле крота в условиях лесов юго-востока Украины характеризуется высокими показателями сигнальной нагрузки, а также значительной степенью пространственной неоднородности – как в отдельных типах леса, так и в пределах всего биогеоценологического континуума района исследований.

Пространственное ядро размещения крота составляют сообщества дубравных и других лиственных пород в различных сочетаниях, смешанные фитоценозы (судубравы и субори), а также отдельные БГЦ аренного комплекса. Для распределения сигнальных элементов информационного поля крота закономерностью общего характера следует считать существование постепенного, хотя и нелинейного, тренда от лиственных биогеоценозов центральной поймы к притеррасным, затем к аренным стациям, и далее к остепненным участкам 3-й террасы. Тем не менее, для крота в степных лесах характерна стратегия вида-эврибионта: обитая в широком диапазоне приемлемых стаций, он не связан с каким-то отдельным типом леса; уровень варьирования количественных параметров его ИП в целом оказывается связан с типологическим фактором лишь в некоторой степени. Напротив, отмечается явная тенденция к максимальному расширению кротом своей пространственной ниши, а именно разнообразия заселяемых БГЦ, за счет чего достигается, прежде всего, ослабление внутри- и межпопуляционной конкуренции.

Для распределения крота в пределах биогеоценологической мозаики степных лесов большее значение, вероятно, приобретают факторы иного масштаба (травостой, световая структура насаждений, влажность почвы, состояние кормовой базы, антропогенное влияние); для выявления их роли в формировании информационного поля крота планируется проведение более детальных исследований. На данном этапе сформулировано предположение, что детерминирующая роль каждого из этих факторов в отдельности ослабляется определенными экологическими компенсаторными механизмами. Эврибионтность данного вида в условиях степных лесов подкреплена

комплексом как поведенческих, так, возможно, и физиологических адаптаций в рамках формирования ряда отдельных экотипов.

Для такого экоморфически специализированного обитателя почвенной толщи, как крот, вероятно, не являются строгим лимитом ни какое-то особое состояние почвы, ни значения других биогеоценотических параметров. Тем не менее, несомненным представляется вывод, что получение животными внешней информации о существующих в биогеоценозе условиях достигается, главным образом, через оценку изменения соответствующих почвенных кондиций. Таким образом, правомочной является формулировка: крот обитает не просто в почве, он существует в эдафотопе – блоке, объединяющем климатоп, фито-, зоо- и микробоценоз и отражающем многообразие их взаимодействий, результатом которых и есть почва. Именно благодаря отражению почвой многогранной работы всего БГЦ данный вид млекопитающих, ведущий подземный образ жизни, также способен испытывать – и реагировать – на влияние внешних, надземных факторов, адекватным образом формируя информационные поля популяционного и видового уровней в разнообразных биогеоценотических условиях.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров Б. Д.** Роющая деятельность крота в широколиственном еловом лесу / Б. Д. Абатуров, Е. А. Бязрова // Лесоведение. – 1967. – № 3. – С. 44-59.
- Александрова И. В.** Распределение запасов крота и продуктивность кротовых угодий // Естественная производительность и продуктивность охотничьих угодий СССР. – Киров: Обл. типография, 1969. – Ч. 1. – С. 239-241.
- Башкиров И. С.** Биология и промысел крота в Татарии / И. С. Башкиров, И. В. Жарков // Уч. зап. Казан. ун-та. – 1934. – Т. 94, вып. 3. – С. 3-66.
- Белова Н. А.** Естественные леса и степные почвы / Н. А. Белова, А. П. Травлев. – Д.: ДГУ, 1999. – 348 с.
- Бельгард А. Л.** Степное лесоведение. – М.: Лесн. пром-сть, 1971. – 336 с.
- Биология лесных зверей и птиц** / Г. Г. Доппельмайр, А. С. Мальчевский, Г. А. Новиков, Б. Ю. Фалькенштейн. – М.; Л.: Гослесбумиздат, 1951. – 364 с.
- Бобринский Н. А.** Определитель млекопитающих СССР / Н. А. Бобринский, Б. А. Кузнецов, А. П. Кузякин. – М.: Просвещение, 1965. – 384 с.
- Бубличенко А. Г.** К методике учета крота в агроценозах / А. Г. Бубличенко, В. М. Веревкин, С. В. Герасимов // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по проблеме кадастра и учета животного мира. – Уфа: Башкир. кн. изд-во, 1989. – Ч. 1. – С. 292-293.
- Бубличенко А. Г.** К характеру использования изолированной норной системы европейским кротом / А. Г. Бубличенко, В. М. Веревкин, С. В. Герасимов // V съезд Всесоюз. териолог. об-ва АН СССР: Тез. докл. – М., 1990. – Т. 2. – С. 62-63.
- Булахов В. Л.** Характеристика средообразующей деятельности позвоночных животных в лесах степной зоны юго-востока УССР // Вопросы степного лесоведения. – Д.: ДГУ, 1973. – Вып. 4. – С. 117-125.
- Булахов В. Л.** Млекопитающие степных лесов и их значение // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. – Д.: ДГУ, 1977. – Вып. 8. – С. 138-143.
- Быков А. В.** Норная сеть крота и мышевидных грызунов в рекреационных лесах Подмосковья // Лесоведение. – 1991. – № 3. – С. 53-62.
- Вискова В. И.** Сезонная динамика суточной активности крота // Механизмы поведения: Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. – М.: Наука, 1983. – Т. 1. – С. 90-92.
- Долейш К.** Следы зверей и птиц. – М.: Агропромиздат, 1987. – 224 с.
- Душин Н. Г.** Особенности экологии крота в Белоруссии / Н. Г. Душин, Д. Д. Ставровский // Заповедники Белоруссии. – 1991. – № 15. – С. 118-121.
- Ефименко М.** Питание крота и его народнохозяйственное значение // Сб. работ Ин-та зоологии АН УССР. – 1941. – № 24. – С. 97-141.
- Жуков О. В.** Екологічні основи зоологічної діагностики лісових ґрунтів степового Придніпров'я: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – Д.: ДДУ, 1996. – 20 с.
- Зонн С. В.** Почва как компонент лесного биогеоценоза // Основы лесной биогеоценологии. – М.: Наука, 1964. – С. 372-457.
- Катонова Л. Н.** О размещении крота в условиях Московской области // Фауна, экология и география животных. – М.: МГПИ, 1969. – С. 69-79.
- Катонова Л. Н.** Размещение и некоторые стороны биоценологического значения крота в лесных биотопах Московской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1973. – 18 с.
- Киселев В. Е.** Распространение и биология крота в северных районах Башкирии // Уч. зап. Бирского пед. ин-та. – 1969. – Вып. 64. – С. 230-238.

Михайлов В. Б. Результаты учета и пробного отлова крота – основа для составления прогноза его запасов на Южном Урале // Тез. докл. Всесоюз. совещания по проблеме кадастра и учета животного мира. – М.: АН СССР, 1986. – Ч. 2. – С. 349-350.

Михеев А. В. Систематизация следов жизнедеятельности как метод изучения информационно-коммуникативных связей в сообществах млекопитающих // Экология та ноосферологія. – 2003. – Т. 13. № 1-2. – С. 93-98.

Наумов С. П. Основы биологии промысловых зверей СССР / С. П. Наумов, Н. П. Лавров. – М.: Заготиздат, 1941. – 190 с.

Нешатаев Ю. Н. Методы анализа геоботанических материалов. – Л.: ЛГУ, 1987. – 188 с.

Ошмарин П. Г. Следы в природе / П. Г. Ошмарин, Д. Г. Пикунов. – М.: Наука, 1990. – 296 с.

Пахомов А. Е. Взаимосвязь роющей деятельности мелких млекопитающих с особенностями долинных лесов Украины // Мониторинговые исследования лесных экосистем степной зоны, их охрана и рациональное использование. – Д.: ДГУ, 1988. – С. 125-129.

Пахомов А. Е. Связь особенностей деятельности крота с биоценотической структурой дровостоя / А. Е. Пахомов, В. Л. Булахов // Механизмы поведения: Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. – М.: Наука, 1983. – Т. 1. – С. 234-235.

Пахомов А. Е. Характер, величина и масштабы роющей деятельности крота в долинных лесах степной Украины / А. Е. Пахомов, В. Л. Булахов, Ю. П. Бобылев // Охрана и рациональное использование защитных лесов степной зоны. – Д.: ДГУ, 1987. – С. 106-114.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука, 1982. – 287 с.

Полушина Н. А. Роющая деятельность млекопитающих на полонинах Карпат // Роль животных в функционировании экосистем: Материалы совещания. – М.: Наука, 1975. – С. 119-121.

Равкин Ю. С. География позвоночных южной тайги Западной Сибири / Ю. С. Равкин, И. В. Лукьянова. – Новосибирск: Наука, 1976. – 360 с.

Руковский Н. Н. Убежища четвероногих. – М.: Агропромиздат, 1991. – 143 с.

Русаков О. С. Динамика численности и промысел крота в северо-западных областях Европейской части СССР // Вопросы охотничьего хозяйства и звероводства. – М. Экономика, 1965. – С. 190-195.

Русаков О. С. О некоторых особенностях роющей деятельности крота // Средообразующая деятельность животных. – М.: МГУ, 1970. – С. 78-79.

Сеник А. Ф. Распространение и численность крота в условиях западных областей УССР // Тез. докл. 4-й Межвуз. зоогеограф. конф. – Одесса, 1966. – С. 247-248.

Смуrow А. В. Новый тип статистического распределения и его применение в экологических исследованиях // Зоологический журнал. – 1975. – Т. 54. № 2. – С. 283-289.

Соколов Ф. П. Питание крота (*Talpa europaea* L.) (Mammalia, Insectivora) в биотопах южной тайги // Вестник зоологии. – 1979. – № 4. – С. 61-64.

Стаховский В. В. Материалы по фауне наземных позвоночных Самарского леса // Науч. зап. ДГУ: Сб. работ биол. ф-та. – 1948. – Т. 32. – С. 219-226.

Тауриньш Э. Некоторые закономерности сезонного движения полевых мышевидных грызунов / Э. Тауриньш, Я. Зирнитис // Защита растений от вредителей, болезней и сорняков. – Вильнюс, 1965. – С. 69-72.

Травлеев А. П. Типология степных лесов и лесное почвообразование (к 55-летию Комплексной экспедиции ДНУ) / А. П. Травлеев, Н. А. Белова, Л. П. Травлеев // Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Д.: ДНУ, 2004. – Вип. 8 (33). – С. 4-13.

Фолитарек С. С. Распространение, биология, промысел крота на Украине // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1932. – Т. 9, вып. 3-4. – С. 235-302.

Ennik G. C. Mole activity in relation to pasture management and nitrogen fertilization // Netherl. J. Agric. Sci. – 1967. – Vol. 15. № 3. – P. 221-228.

Gorman M. L. Scent marking strategies in mammals // Rev. suisse zool. – 1990. – Vol. 97. № 1. – P. 3-30.

Mellanby K. Mole activity in woodlands, fens and other habitats // J. Zool. – 1966. – Vol. 149. № 1. – P. 35-40.

Mellanby K. Food and activity in the mole (*Talpa europaea* L.) // Nature (Engl.). – 1967. – Vol. 215. № 5106. – P. 92-97.

Oppermann I. Die nahrung des Maulwurfs (*Talpa europaea* L., 1758) in unterschiedlichen Nebensräumen // Pedobiologie. – 1968. – Vol. 8. № 1. – S. 59-74.

Raw F. The soil fauna as a food source for moles // J. Zool. – 1966. – Vol. 149, № 1. – P. 50-53.

Надійшла до редколегії 12.04.06