

ТИПОЛОГИЯ СТЕПНЫХ ЛЕСОВ А. Л. БЕЛЬГАРДА И ВОПРОСЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОВЕДЕНЧЕСКОЙ ЭКОЛОГИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

О. В. Михеев

НДІ біології Дніпропетровського національного університету

ТИПОЛОГИЯ СТЕПОВИХ ЛІСІВ О. Л. БЕЛЬГАРДА І ПИТАННЯ ВИВЧЕННЯ ПОВЕДІНКОВОЇ ЕКОЛОГІЇ ССАВЦІВ

Розглядаються питання вивчення екології й етології ссавців як складової частини біогеоценологічних досліджень лісів степової зони України. Підкреслено, що типологічні принципи оцінки біогеоценологічних умов степових лісів, розроблені О. Л. Бельгардом, повинні стати основою системних досліджень поведінкових (інформаційно-комунікативних) процесів популяцій і угруповань ссавців. Викладено концептуальні основи запропонованого нами оригінального підходу до вивчення інформаційних полів ссавців, а також деякі практичні результати його реалізації. Визначені найбільш перспективні завдання подальших досліджень у зазначеному напрямку.

Ключові слова: типологія степових лісів, інформаційні процеси, зоогенне інформаційне поле, лісові біогеоценози, поведінкова екологія ссавців.

A. V. Mikheyev

Biology institute of Dnepropetrovsk national university

A. L. BELGARD'S STEPPE FORESTS TYPOLOGY AND INVESTIGATION OF THE PROBLEMS OF MAMMAL BEHAVIORAL ECOLOGY

In this article the questions of studying of mammal ecology and ethology as constituent part of biogeocenological researches of a steppe zone forests of Ukraine are considered. It is underlined, that typological principles of an estimation of biogeocenotical conditions of the steppe forests, developed by A. L. Belgard, should become a basis of system researches of behavioural (informational-communicative) processes of mammal populations and communities. Conceptual bases of the offered original approach to studying of mammal information fields, and also some practical results of its realization are stated. The most perspective tasks of the further researches in the specified direction are determined.

Key words: typology of steppe forests, information processes, zoogenic information field, forest biogeocenoses, mammal behavioral ecology.

Изучение всего многообразия взаимоотношений живых организмов со средой обитания является основной задачей экологической науки. В числе подходов к решению этой задачи необходимо выделить рассмотрение взаимосвязей «организм – среда» как различных проявлений информационного процесса. Действительно, связи между организмом и средой не ограничиваются явлениями обмена веществом и энергией. Большое значение имеет восприятие сигналов, которые не играют непосредственной роли в физиологических процессах, но определяют поведение организма. Все эти явления охватываются понятием «информация» (Шмальгаузен, 1968). Важно подчеркнуть, что именно процессы информации связывают организм с окружающей его средой (Темброк, 1977). Способность оценивать информацию о ее свойствах представляет собой важное адаптивное приспособление, во многом определяющее выживание в нестабильных условиях (Малиновский, 1960; Камшилов, 1961; Шмальгаузен, 1968; Коган, 1972; Наумов, 1973, 1977; Сетров, 1974; Шилов, 1977; Панов, 1983; *Turvey, Shaw, 1999; Inglis, Langton, 2006*).

Освещение проблем информационных взаимодействий организмов в биосфере еще более 20 лет назад сочеталось с постановкой вопроса о необходимости создания в экологии соответствующего раздела (Лаптев, 1983). Однако приходится констатировать, что до сих пор в этом направлении сделано крайне мало и информационный под-

ход к исследованию экологических систем во многих случаях продолжает игнорироваться. Как отмечает в этой связи Д. П. Мозговой (2005), информационный аспект движения экологических систем, как правило, не раскрывается из-за отсутствия соответствующей концепции и построенных на ее основе методов количественного учета информационного потока в экосистемах разного иерархического уровня.

Тем не менее к решению указанных проблем уже сделаны конструктивные шаги. В частности, показано, что сукцессии в экосистеме (БГЦ) могут рассматриваться как процессы обработки и накопления информации, протекающие вплоть до достижения экосистемой климаксного состояния (Емельянов, 1994, 1999; Чернышенко, 2005). Поступление ресурсов (обусловленное как их наличием, так и доступностью) есть фактор естественного отбора и соответственно также может рассматриваться как этап информационного процесса (Ивашов, 1991); с другой стороны, информацию несут и воздействия, приводящие к изыманию определенных особей в различных популяциях. В экосистемах прямые и обратные информационные связи между популяциями (относящимися как к одному, так и к разным функциональным блокам), а также их односторонние связи с неживыми частями системы составляют ту информационную сеть, которая и определяет все внутренние процессы (Наумов, 1977; Тыщенко, 1980; Лежачичус, 1986; Ивашов, 1991). Исследованиями последних лет обоснована оригинальная концепция нелинейной биогеоценологии (Чернышенко, 2005). Указывается, в частности, что такие черты, как способность к скачкообразному изменению свойств систем, а также возможность самоорганизации с целенаправленным понижением энтропии органично присущи экологическим системам. При этом информационные взаимодействия в БГЦ имеют именно нелинейный («бифуркационный») характер.

И все же уровень популяций и сообществ животных пока еще остается чрезвычайно слабо затронутым исследованиями экосистемных информационных процессов; это замечание справедливо даже для таких животных с высокоразвитыми поведенческими реакциями, как птицы и млекопитающие.

Понимая, что структуру экологических систем организуют не только вещественно-энергетические, но и коммуникативные, информационные процессы, известный зоолог и эколог Н. П. Наумов в 1970-х гг. предложил концепцию, которая в наибольшей степени приближает нас к пониманию информационных процессов, протекающих на популяционном и биоценотическом уровнях. Для их описания он ввел понятие «биологическое сигнальное поле» (БСП) (Наумов, 1973, 1977). Его можно определить как совокупность результатов специфических и неспецифических воздействий организмов на окружающую среду, меняющих ее структуру и состояние. Кроме того, еще в 1960-х гг. А. А. Уранов предложил понятие фитогенного поля (Уранов, 1965). Выявление на этой основе общих закономерностей структурно-функциональной организации компонентов экосистем позволило Н. П. Наумову обосновать соответствие «биологического поля» именно биогеоценотическому уровню природных систем.

Предваряя анализ взаимосвязи означенных в названии статьи научных направлений, считаем необходимым сделать еще одно отступление.

Прежде всего следует отметить, что результаты современного развития концепции БСП отображены, к сожалению, лишь в немногочисленных публикациях узкого круга специалистов. В этой связи следует указать работы Д. П. Мозгового, подход которого к изучению «информационно-знаковых полей» животных методически реализуется путем фиксации различных двигательных реакций при изучении следовых дорожек зверей в снежный сезон года. При этом аппаратом выявления сигнального поля (СП) выступает сама особь, СП которой изучается (Мозговой, 2005). Принципиальной особенностью указанного подхода является отсутствие понятия среды как суммы факторов и условий существования в их взаимосвязи. Средой для животных здесь является само сигнальное поле, так как именно оно, по мнению автора, определяет поведение, интенсивность жизнедеятельности особей и в то же время формируется ими.

Такая трактовка среды представляется нам односторонней, поскольку она лишена четкого определения и понимания внешних факторов, которые детерминируют экологические условия существования животных. Экологическая среда, зачастую рассматриваемая исследователями в виде обобщенного целостного феномена, на самом деле включает много физических и социальных «сред», в которых животные могут находить и ощущать себя (Коган, 1972; Наумов, 1973; Темброк, 1977; *Shettleworth*, 2001; *Partan, Marler*, 2002).

Являясь стержневым понятием экологии, «среда» требует конкретизации основных своих характеристик и, вместе с тем, комплексного их представления, отвечающего системному уровню исследований экологических объектов и явлений. Именно эти моменты нашли свое отражение в типологии степных лесов, разработанной известным отечественным биогеоценологом, учеником В. Н. Сукачева – Александром Люциановичем Бельгардом (Бельгард, 1958, 1971, 1977). И не случайно, что именно в рамках многолетних исследований Комплексной экспедиции Днепропетровского университета (функционирующей с 1949 г.) типологические принципы А. Л. Бельгарда были не только сформулированы, но и прошли апробацию в решении широкого спектра вопросов степного лесоведения и биогеоценологии и продолжают находить свое применение в развитии биогеоценологических исследований степной зоны Украины (Травлеев, 1973, 1987, 1989, 2000; Белова, 1999).

Мы считаем, что феномен информационных полей (ИП) животных нельзя изучать вне конкретной среды. Напротив, основой исследовательских подходов должен стать охват самых разных видов животных и фаунистических комплексов в частях ареалов, представляющих разнообразие условий обитания. В целом необходимо перейти от аутэкологического уровня описания поведения и понимания реакций отдельных особей к комплексному изучению информационных процессов на популяционном, видовом и биоценологическом уровнях и в конечном итоге – на уровне экосистемы. При изучении пространственно-биотопического распределения животных, а также особенностей их пищедобывательного, территориального и в целом адаптивного поведения необходимо прямо указывать на информационную сущность процессов, лежащих в их основе (что делается крайне редко); ведь даже самое детальное исследование любого процесса без учета его сущности не может быть в полной мере продуктивным. Здесь же уместно указать, что формирование сигнальных полей различного уровня Н. П. Наумов изначально понимал как процесс передачи информации в надорганизменных системах.

Среда в рамках нашего исследовательского подхода понимается как система именно факторов и условий, описанием которых можно задать характеристику этой среды. В свою очередь, влияние факторов и условий определяет в природных экосистемах специфику аспектов жизнедеятельности животных, в том числе и поведенческих (информационно-коммуникативных). Иными словами, так как среда всегда больше системы, то эволюция системы диктуется эволюцией среды (Геодакян, 1972).

Мы считаем, что «среда» является стержневым понятием не только общей экологии, но и экологии поведенческой. Необходимо отметить, что экология животных и их поведение тесно взаимосвязаны. Логическая и историческая связь этологии с экологией непосредственно выражается в глубоком взаимном соприкосновении интересов этих наук. Как отмечает по этому поводу Г. А. Новиков (1975), взаимное проникновение экологии и этологии многим представляется столь глубоким, что, по мнению ряда ученых, термин «этология» является всего лишь синонимом «экологии». Важно подчеркнуть, что в понятие поведения включается вся внешняя функциональная сфера жизнедеятельности животного организма (Мантейфель, 1974; Фабри, 1975). Указывается, например, что этологическая организация многих млекопитающих непосредственно обусловлена их экологическими особенностями (Мантейфель, 1974; Корытин, 1979; Панов, 1983; *Kruuk*, 1988; Зайцев, 2000; *Tuyttens et al.*, 2001; *Wilson et al.*, 2003; Громов, 2005; Фокина, 2006).

Это прекрасно понимал и Александр Люцианович, который был не просто геоботаником и биогеоценологом, но и натуралистом в самом широком смысле. Его наблюдательность и тонкое понимание происходящих в природе процессов отражают-

ся, в частности, в его оценках места и роли животных в жизни леса: «Пища и укрытие – вот основные факторы, которые определяют приуроченность того или иного вида животного к лесу вообще и к определенным его типам в частности» (Бельгард, 1971, с. 252). В числе прочего он акцентировал внимание на том, что млекопитающие-норники связаны одновременно с двумя средами – надземной и подземной (Бельгард, 1971). И не случайно, что, оценивая значение млекопитающих в природе, нельзя было не упомянуть о некоторых следах их жизнедеятельности, например: «...Места лежки косуль, оленей и других копытных могут облегчить естественное обсеменение древесных пород» (Бельгард, 1971, с. 255).

Известно, что формирование приобретенных взаимоотношений со средой развития животного происходит в связи с особенностями каждого из воздействующих факторов среды – адекватностью раздражителей (Слоним, 1976). В этом контексте правомочно говорить о том, что экологические факторы способны оказывать сигнальное действие. Живым организмам это предоставляет возможность использования информации о состоянии экосистемы и ее возможных изменениях в ближайшем будущем (Тыщенко, 1980). В своей фундаментальной монографии «Степное лесоведение» А. Л. Бельгард прямо указывал на существование нетрофической зависимости животных от растительного покрова как среды обитания (Бельгард, 1971, с. 259).

Наши многолетние исследования, проводимые в составе отряда экологов по изучению наземных позвоночных КЭДУ, позволили установить, что ИП, формируемые различными видами млекопитающих в лесных БГЦ степной зоны Украины, в большинстве случаев имеют выраженную агрегированную структуру. Таковая формируется на основе пространственной приуроченности отдельных сигнальных элементов ИП, что, в свою очередь, отражает неоднородность восприятия животными среды местообитаний (Михеев, 2003б, 2004, 2005, 2007б). Указанные наблюдения также находят убедительное подтверждение в результатах наших исследований биогеоценотической структуры ИП млекопитающих, которые проведены нами на основе типологических принципов А. Л. Бельгарда (Михеев, 2002, 2007а, б).

Конечно, необходимо учитывать, что масштаб восприятия среды неодинаков для представителей различных видов млекопитающих. Например, лисица за сутки способна преодолеть расстояние в 20–30 км, лесная куница – до 10–15 км. Однако даже в этих случаях отмечается пространственная и биогеоценотическая приуроченность некоторых следов жизнедеятельности зверей, в первую очередь связанных с формированием убежищ. А для мелких млекопитающих (грызуны, насекомоядные), индивидуальные территории которых не превышают, как правило, нескольких сотен квадратных метров, отдельные локальные участки БГЦ, соответствующие «клеткам» типологической схемы, могут оказаться (и оказываются) еще более значимыми. Это отмечается не только для отдельных особей, но и на уровне группировок различного ранга (семейных, локально-популяционных) (Михеев, 1998, 2003а).

На основании литературных и собственных данных можно сделать общий вывод, что существование избирательных экологических (а следовательно, и поведенческих) реакций млекопитающих на разнообразие условий среды обитания в пределах лесных БГЦ непосредственно определяет изменения структурных, пространственных и временных параметров их ИП и выражается закономерностями неоднородного распределения разнообразных следов жизнедеятельности.

В связи с вышесказанным следует подчеркнуть, что разработка типологической концепции А. Л. Бельгарда была изначально направлена не столько на классификацию типов леса как таковых, но прежде всего – на комплексное рассмотрение формируемых в них экологических условий. Это обуславливает широкое понимание самого термина «лес», включающее режим поемности (особенно актуальный для степной зоны), градиенты увлажнения, возрастной состав и световую структуру насаждений, характер древостоя, парцеллярную структуру травянистого покрова, особенно почвенно-подстилочного профиля. На основе подобного охвата биогеоценотических условий представляется возможность комплексного рассмотрения среды в целом и в то же время – детализации ее факторов. Это не только позволяет постигать причинно-следственные связи, обуславливающие экологическое разнообразие среды

обитания животных, но и является необходимым условием для понимания их специфических поведенческих реакций. Поэтому применимость типологической схемы А. Л. Бельгарда к исследованиям широкого круга вопросов поведенческой экологии млекопитающих не вызывает сомнений. Более того, типологический принцип в руках исследователя становится одним из универсальных ключей, открывающих дверь в лесной мир, насыщенный разнообразными сигналами жизненной информации – следами жизнедеятельности животных.

То же можно сказать и в отношении разработанной А. Л. Бельгардом типологии искусственных лесов степной зоны. Она, безусловно, должна рассматриваться как научно-методическая основа изучения разнообразных поведенческих реакций животных, направленных не только на оценку изменений среды (возникающих за счет антропогенной трансформации), но и на соответствующее приспособление к этим изменениям. Нами, например, отмечено, что различные типы искусственных лесных насаждений становятся центрами активности многих видов териофауны (Михеев, 2002, 2007а, 2007б). Это происходит не только в условиях локального лесохозяйственного воспроизводства в таких естественных лесных массивах, как Самарский бор, но и в насаждениях, создаваемых при облесении плакорных местообитаний (примером чего служит п/п 224 Генерального мониторингового профиля № 2 КЭДУ), а также при осуществлении рекультивационных мероприятий (участки лесной рекультивации КЭДУ на шахтных отвалах в Западном Донбассе). Мы считаем необходимым дальнейшее продолжение этих исследований в направлении их детализации.

Также отметим, что объединение зооэкологических и этологических исследований с типологическими принципами в рамках единого исследовательского подхода может способствовать раскрытию дополнительных аспектов теории А. Л. Бельгарда об экологическом соответствии лесов степной зоны (Бельгард, 1958, 1971). Например, наши полевые наблюдения уже на данном этапе позволяют утверждать, что как отдельные повадки, так и общие поведенческие стратегии млекопитающих в лесных БГЦ степной зоны в целом оказываются адекватны таковым в бореальных типах лесов (Михеев, 2004, 2007а, 2007б). Однако круг этих вопросов нуждается в дальнейшей разработке.

Подводя итог, не будет преувеличением сказать, что для представляемого нами научного направления в общем комплексе биогеоэкологических работ в условиях степных лесов открывается широчайшая исследовательская перспектива. Например, если для некоторых зональных экосистем предпринимались хотя бы отдельные попытки изучения информационных аспектов поведенческой экологии млекопитающих, то для экологически адекватных лесных БГЦ, существующих на жестком фоне своего географического несоответствия условиям степной зоны юго-востока Украины (Бельгард, 1958, 1971), практически весь спектр этих вопросов до настоящего времени оставался вне круга комплексных экологических исследований.

Именно в этой связи к изучению поведенческой экологии млекопитающих актуально применение основанного на системных принципах подхода, который на данном этапе можно назвать биогеоэкологическим. Исследования в его рамках должны быть направлены на рассмотрение информационных процессов в популяциях и сообществах животных на фоне реальных экосистем (БГЦ) с привязкой к их компонентам, факторам и свойствам. Исходя из этого, акцент в разрабатываемой нами концепции сделан на изучении зоогенных информационных полей (ЗИП) – информационно-коммуникативных систем (совокупностей следов жизнедеятельности), формируемых животными адекватно разнообразию соответствующих биогеоэкологических условий (Михеев, 2003б). Последнее обстоятельство является принципиально важным, так как позволяет реализовывать наш подход непосредственно в рамках широкого спектра биогеоэкологических и зооэкологических исследований.

Из этого вытекают такие очередные исследовательские задачи (отметим, что их круг обозначен лишь в первом приближении, поскольку решение каждой из них охватывает целый спектр биогеоэкологической, зооэкологической и этологической проблематики):

- изучение особенностей различных типов активности млекопитающих в лесных БГЦ степной зоны;
- оценка влияния создаваемых искусственных лесных насаждений на поведенческие особенности млекопитающих;
- выявление особенностей пространственного и биотопического распределения сигнальных элементов ИП в зависимости от типологических особенностей лесных БГЦ;
- изучение характера влияния биогеоценотических факторов на продолжительность существования различных следов жизнедеятельности млекопитающих (и, таким образом, на временные характеристики их ИП);
- разработка практических мер управления поведением животных, которые будут способствовать не только их привлечению, но и формированию устойчивых экологических взаимоотношений со средой обитания в создаваемых в степной зоне лесных насаждениях (защитных, рекультивационных и пр.).

Решение этих задач на основе типологических принципов А. Л. Бельгарда и системного подхода к биогеоценотическим исследованиям открывает возможности для более полного понимания экологических закономерностей и поведенческих механизмов оценки среды животными (без которых невозможна ни их адаптация к существующим условиям, ни эффективное использование имеющихся ресурсов). В свою очередь, именно эти закономерности и механизмы в совокупности определяют возможности формирования и направления развития популяций и сообществ млекопитающих.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Белова Н. А.** Естественные леса и степные почвы / Н. А. Белова, А. П. Травлев. – Д.: ДГУ, 1999. – 348 с.
- Бельгард А. Л.** О географическом и экологическом соответствии леса условиям местобитаний // Науч. докл. высш. шк. Сер. биол. – 1958. – № 2. – С. 24-34.
- Бельгард А. Л.** Степное лесоведение. – М.: Лесн. пром-сть, 1971. – 336 с.
- Бельгард А. Л.** Что такое лесное сообщество в степи // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. – Д.: ДГУ, 1977. – Вып. 8. – С. 27-32.
- Геодакян В. А.** О структуре эволюционирующих систем // Проблемы кибернетики. – М.: Наука, 1972. – Вып. 25. – С. 81-91.
- Громов В. С.** Типы пространственно-экологической структуры популяций грызунов // Зоолог. журн. – 2005. – Т. 84, вып. 8. – С. 1003-1014.
- Емельянов И. Г.** Разнообразие и устойчивость биосистем // Успехи современной биологии. – 1994. – Т. 114, вып. 3. – С. 304-318.
- Емельянов И. Г.** Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. – К., 1999. – 168 с.
- Зайцев В. А.** Использование участков обитания и пространственная структура популяций у лесных копытных Artiodactyla // Зоолог. журн. – 2000. – Т. 79, вып. 4. – С. 397-411.
- Ивашов А. В.** Биогеоценотические системы и их атрибуты // Журнал общей биологии. – 1991. – Т. 52, № 1. – С. 115-129.
- Коган А. Б.** Биологическая кибернетика / А. Б. Коган, Н. П. Наумов, В. Г. Режабек и др. – М.: Высш. шк., 1972. – 384 с.
- Корытин С. А.** Поведение и обоняние хищных зверей. – М.: МГУ, 1979. – 224 с.
- Лаптев И. П.** Информационные взаимодействия организмов в биосфере // Проблемы экологии (Томск). – 1983. – № 5. – С. 14-20.
- Лежачий Э.** Информационный статус экосистемы // Экологический прогноз. – М., 1986. – С. 157-163.
- Мантейфель Б. П.** Экологические и эволюционные аспекты поведения животных // Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. – М.: Наука, 1974. – С. 5-32.
- Михеев А. В.** Оценка пространственной дифференциации популяционных группировок рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) в лесных биогеоценозах Присамарья // Придніпр. наук. вісн. Біологія, сільське господарство та ветеринарія. – Д.: Наука і освіта, 1998. – № 113 (180). – С. 104-109.
- Михеев А. В.** Биотопическая характеристика информационного поля лисицы в лесных экосистемах степной зоны Украины // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – Д.: ДНУ, 2002. – Вип. 6. – С. 128-133.
- Михеев А. В.** Видовое разнообразие комплекса микромаммалий в условиях Самарского леса (Днепропетровская область) // Вестник зоологии. – 2003а. – Т. 37, № 4. – С. 85-88.

- Михеев А. В.** Систематизация следов жизнедеятельности как метод изучения информационно-коммуникативных связей в сообществах млекопитающих // *Экологія та ноосферологія*. – 2003б. – Т. 13. № 1-2. – С. 93-98.
- Михеев А. В.** Характеристика поселений барсука в лесных биогеоценозах степной зоны Украины // *Грунтознавство*. – 2004. – Т. 5, № 1-2. – С. 58-70.
- Михеев А. В.** Информационные поля хищных млекопитающих в пойменных лесных биогеоценозах степной зоны Украины // *Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель*. – Д.: ДНУ, 2005. – Вип. 9. – С. 107-115.
- Михеев А. В.** Динамика биогеоценологической структуры информационного поля косули (*Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758) в градиенте сроков снегоотложения в степных лесах // *Биологические науки Казахстана*. – 2007а. – № 3. – С. 33-42.
- Михеев А. В.** Информационное поле крота (*Talpa europaea*) в эдафотопях степных лесов. Влияние типологических факторов // *Грунтознавство*. – 2007б. – Т. 8, № 3-4. – С. 80-94.
- Мозговой Д. П.** Информационно-знаковые поля и поведение млекопитающих: теория и практика // *Вестник СамГУ. Естественнонаучная серия*. – 2005. – № 2. – С. 238-249.
- Наумов Н. П.** Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // *Журнал общей биологии*. – 1973. – Т. 34, № 6. – С. 808-817.
- Наумов Н. П.** Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // *Успехи современной териологии*. – М.: Наука, 1977. – С. 93-108.
- Новиков Г. А.** Логическая и историческая связь этологии с экологией // *Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии*. – М.: МГУ, 1975. – С. 9-11.
- Панов Е. Н.** Поведение животных и этологическая структура популяций. – М.: Наука, 1983. – 423 с.
- Сетров М. И.** Информационные процессы в биологических системах. – М.: Наука, 1974. – 156 с.
- Слоним А. Д.** Среда и поведение. Формирование адаптивного поведения. – Л.: Наука, 1976. – 211 с.
- Темброк Г.** Коммуникация у млекопитающих // *Успехи современной териологии*. – М.: Наука, 1977. – С. 255-278.
- Травлеев А. П.** Опыт детализации структурных компонентов лесного биогеоценоза в степи // *Вопросы степного лесоведения*. – Д.: ДГУ, 1973. – С. 6-19.
- Травлеев А. П.** Состояние и перспективы исследований лесных биогеоценозов на землях, нарушенных промышленностью // *Охрана и рациональное использование защитных лесов степной зоны*. – Д.: ДГУ, 1987. – С. 4-11.
- Травлеев А. П.** Научные основы техногенной биогеоценологии // *Биогеоценологические исследования лесов техногенных ландшафтов степной Украины*. – Д.: ДГУ, 1989. – С. 4-9.
- Травлеев А. П.** Деструктивные экологические сети и перспективы их оптимизации / А. П. Травлеев, Н. А. Белова // *Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель*. – Д.: РВВ ДДУ, 2000. – Вип. 4. – С. 5-17.
- Тыщенко В. П.** Сигнальное действие экологических факторов // *Журнал общей биологии*. – 1980. – Т. 4, № 5. – С. 655-667.
- Уранов А. А.** Фитогенное поле // *Проблемы современной ботаники*. – М.; Л.: Наука, 1965. – Т. 1. – С. 251-254.
- Фабри К. Э.** О зоопсихологическом, этологическом и сравнительно-психологическом подходах к изучению поведения животных // *Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии*. – М.: МГУ, 1975. – С. 3-9.
- 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. – Тольятти, 2006. – 19 с.
- Чернышенко С. В.** Нелинейные методы анализа динамики лесных биогеоценозов. – Д.: ДНУ, 2005. – 512 с.
- Шилов И. А.** Об общих принципах экологических адаптаций // *Науч. докл. высш. шк. Биол. науки*. – 1977. – № 10. – С. 55-62.
- Шмальгаузен И. И.** Кибернетические вопросы биологии. – Новосибирск: Наука, 1968. – 224 с.
- Inglis I. R., Langton S.** How an animal's behavioural repertoire changes in response to a changing environment: a stochastic model // *Behaviour*. – 2006. – Vol. 143, № 12. – P. 1563-1596.
- Kruuk H.** The ecology of social organization in carnivores // *Monit. zool. ital.* – 1988. – Vol. 22, № 4. – P. 511-512.
- Partan S., Marler P.** The Umwelt and its relevance to animal communication: introduction to special issue // *Journal of Comparative Psychology*. – 2002. – Vol. 116, № 2. – P. 116-119.

Shettleworth S. J. Animal cognition and animal behaviour // *Animal Behaviour*. – 2001. – Vol. 61. – P. 277-286.

Turvey M. T., Shaw R. E. Ecological foundations of cognition. I. Symmetry and specificity of animal-environment systems // *Journal of Consciousness Studies*. – 1999. – Vol. 6, № 11-12. – P. 95-110.

Tuytens F. A. M., Long B., Fawcett T., Skinner A., Brown J. A., Cheeseman C. L., Roddam A. W., Macdonald D. W. Estimating group size and population density of Eurasian badgers *Meles meles* by quantifying latrine use // *Journal of Applied Ecology*. – 2001. – Vol. 38, № 5. – P. 1114-1121.

Wilson G. J., Delahay R. J., Leeuw A. N. S. de, Spyvee P. D., Handoll D. Quantification of badger (*Meles meles*) sett activity as a method of predicting badger numbers // *Journal of Zoology*. – 2003. – Vol. 259, № 1. – P. 49-56.

Надійшла до редколегії 03.09.08