

На правах рукописи

ЗАВЬЯЛОВ Николай Александрович

**СРЕДООБРАЗУЮЩАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ОБЫКНОВЕННОГО
БОБРА (CASTOR FIBER L.) В ЛЕСНОЙ ЗОНЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ
ЧАСТИ РОССИИ**

03.02.08 – экология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание учёной степени
доктора биологических наук

Холм, 2014

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении
“Государственный природный заповедник «Рдейский»”

Официальные оппоненты:

- § **Данилов Петр Иванович**, доктор биологических наук, профессор, заведующий Лабораторией зоологии ФГБУН Институт биологии КарНЦ РАН.
- § **Смирнова Ольга Всеволодовна**, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник Лаборатории структурно-функциональной организации и устойчивости лесных экосистем ФГБУН Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН.
- § **Быков Александр Владимирович**, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Лаборатории аридного лесоразведения и лесной зоологии ФГБУН Институт Лесоведения РАН.

Ведущая организация: ФГБУН Институт Географии РАН.

Защита диссертации состоится « ... » 2014 г. в на заседании Диссертационного Совета Д002.213.01 при Институте Проблем Эволюции и Экологии им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071 Москва, Ленинский проспект, дом 33 Факс: 7 (495) 952-73-24, эл. почта: zashita@sevin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ОБН РАН по адресу 119071, Москва, Ленинский проспект д.33. Автореферат разослан «____» 2014 года.

Ученый секретарь Диссертационного Совета, к.б.н. Елена Александровна Кацман.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Широкомасштабные реинтродукции обыкновенных (речных) бобров (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) на территории Советского Союза начались с 1927 г. [Жарков, 1969; Дежкин и др., 1986] и были особенно активными в 1950–1970-е гг. Тогда на территории б. СССР было расселено более 15 тыс. обыкновенных бобров и более 800 канадских (*C. canadensis* Kuhl, 1820). В настоящее время поголовье бобров в России стабильно увеличивается за счет их самостоятельного расселения на незанятые водотоки и водоемы, и уплотнения сформировавшихся популяций [Гревцев, 2011]. В 2010 г. в России насчитывалось 600–650 тыс. бобров [Борисов, 2011]. Фактически реинтродукция обыкновенного бобра – это грандиозный эксперимент, осуществленный в масштабах огромной и разнообразной по природным условиям территории [Жарков, 1968]. Возвращение бобра приводит к восстановлению того режима нарушений, который, по-видимому, существовал на малых реках и в прибрежных местообитаниях с момента отступления ледников и примерно до I тысячелетия н.э., пока не началось заметное снижение численности бобра [Дьяков, 1975; Лавров, 1981; Дежкин и др., 1986]. На протяжении всего голоцена бобр был обязательным компонентом прибрежных и околородных экосистем, однако нельзя не признать, что мы плохо себе представляем характерные особенности организации этих «бобровых экосистем», их структуру и динамику.

В истории восстановления численности и ареала обыкновенного бобра на территории России заповедники играли особую роль: они были местами первых реинтродукций и источником для расселения бобров в своих регионах, а некоторые из них и создавались специально для охраны бобров [Жарков, Соколов, 1967]. Изучение временной динамики популяций бобра в заповедниках России, отличающихся разными уровнями кормовых ресурсов, различными параметрами гидрологических сетей, наличием или отсутствием

крупных хищников и др. экологических факторов, позволяет получить количественную характеристику общей картины процесса восстановления этого вида.

Целью работы является комплексная оценка средообразующей роли бобра в экосистемах малых рек на фазах роста и «климаксного» состояния бобровых популяций.

Для достижения данной цели поставлены следующие **задачи**:

1. Охарактеризовать современные тенденции в развитии бобровых популяций (на примере модельных ООПТ).
2. Дать разностороннюю характеристику влияния деятельности бобра на различные компоненты среды:
 - оценить деятельность бобра как фактора почвообразования;
 - выявить основные закономерности изменения структуры прибрежных лесов под влиянием деятельности бобра; проанализировать состояние кормовой базы бобра в поселениях, прошедших несколько циклов заселения;
 - на примере зоопланктона и рыбного населения выявить основные закономерности реакций зависимых видов гидробионтов на средообразующую деятельность бобра;
 - проанализировать процесс формирования биологического сигнального поля бобра и выявить закономерности многолетней изменчивости интенсивности маркировки территорий бобрами.
3. Дать комплексную характеристику средообразующей деятельности бобров как экологического фактора.

Научная новизна

Обобщены современные концепции средообразующей деятельности; проанализированы возможности бобров по изменению среды обитания; кратко- и долговременные последствия этой деятельности, ее наиболее важные формы. Предложено объяснение противоречивости получаемых результатов.

Показано, что образование новых популяций бобра за счет саморасселения происходит относительно быстро, за 25–30 лет. Средообразующая деятельность бобра в большей степени выражена на первых 4–10 км малых рек.

Впервые проанализированы история развития, долговременная динамика численности и средообразующая деятельность бобра на непрерывно заселенных им малых реках в течение 65–75 лет, при сохранении естественного хода природных процессов, разной степени обилия крупных хищников и антропогенного воздействия.

Количественно охарактеризовано влияние бобровых плотин на динамику почвенно-грунтовых вод и соответствующие изменения физико-химических характеристик почв.

Выполнена оценка влияния деятельности бобра на состав и структуру прибрежных лесов во время первого и последующих циклов заселения. Показано, что кормодобывающая деятельность бобра приводит к образованию прорывов лесного полога разного размера, может ускорить сукцессию прибрежных лесов или привести к смене разных возрастных групп деревьев. Впервые охарактеризовано состояние древесно-кустарниковых кормов в поселениях, прошедших несколько циклов заселения.

На примере зоопланктона и рыбного населения проанализировано влияние средообразующей деятельности бобра на гидробионтов малых рек.

Впервые проведены многолетние наблюдения за маркировочным поведением и проанализированы закономерности формирования биологического сигнального поля обыкновенного бобра. Показано, что участки с концентрацией запаховых меток не являются стабильными элементами сигнального поля.

Установлены общие закономерности средообразующей деятельности бобров.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. При заселении субоптимальных и пессимальных местообитаний бобр демонстрирует высокую степень приспособляемости и пластичности. Высокая плотность населения на малых реках, по краям болотных массивов, формируется относительно быстро, за 25–30 лет.

2. На малых реках давно заселенных бобром в результате накопления кумулятивных последствий их средообразующей деятельности наблюдается динамическое равновесие между скоростью восстановления кормов, восприимчивости растительных сообществ к бобровым нарушениям и внешними нарушениями растительного покрова.

3. В результате средообразующей деятельности бобра функционирование экосистем малых рек меняется, но моделирование динамики численности и вербальная модель взаимодействия бобра и его кормовых ресурсов показывают возможность длительного существования таких измененных экосистем.

4. Избирательное кормодобывание бобра может ускорить, замедлить сукцессии, или привести к изменениям возрастных или размерных характеристик древостоев. Общим остается только повсеместное изъятие осины из прибрежных древостоев и наличие градиента кормодобывания обычно не превышающего 50 м.

Теоретическая и практическая значимость работы

Проведенные исследования важны для дальнейшего развития теории средообразующей деятельности животных, сукцессий, понимания процессов организующих сообщества и местообитания, механизмов коммуникации и социальной организации животных. Результаты исследований имеют особое значение для системы охраняемых природных территорий и могут использоваться для организации мониторинга и прогноза состояния биоразнообразия ООПТ; понимания современных и исторических причин развития природных комплексов; прошлой, современной и будущей динамики сообществ и популяций. Результаты исследований имеют

практическое значение для решения возникающих в связи с деятельностью бобров конфликтов интересов, лесного, сельского и охотничьего хозяйства, дорожного строительства, водопользования, охраны природы.

Публикации и апробация работы. По теме диссертации опубликованы 76 работ, в том числе 16 статей в журналах из перечня ВАК РФ, 4 коллективные монографии, 23 статьи в сборниках и 31 тезис докладов. Основные результаты исследований доложены и обсуждены на: Международном совещании «Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье» (Москва, 1995); Научно-практической конференции, посвященной 70-летию Воронежского государственного биосферного заповедника (ст. Графская, Воронеж, 1997); II Всероссийской конференции «Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана» (ИБВВ РАН, 2004); Юбилейной конференции, посвященной 75-летию Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (2007); Всероссийской школе-конференции «Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана» (ИБВВ РАН, 2008); The III International Symposium "Invasion of alien species in Holarctic. Borok - 3". (Borok-Myshkin, Yaroslavl District, Russia, 2010); V Международном симпозиуме «Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы» (Рабочееостровск, Карелия, 2010); VII, VIII, IX съездах Териологического общества (Москва, 2003; 2007; 2011); 2th, 3th, 4th, 5th, 6th International Beaver Simposium (Poland, 2000; Netherlands, 2003; Germany, 2006; Lithuania, 2009; Croatia, 2012).

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 382 страницах машинописного текста, иллюстрирована 56 рисунками и 68 таблицами, включает введение, девять глав, заключение, выводы и список литературы из 385 источников, в том числе 169 на иностранных языках.

ГЛАВА 1. ОБЩИЕ ПОДХОДЫ И МЕТОДОЛОГИЯ РАБОТЫ

Краткий обзор современных концепций средообразующей деятельности: эдификаторы, симфизиологические связи, взгляды советских

зоологов 1960–1980 гг., биологическое сигнальное поле, ключевые виды, метабиоз, экосистемные инженеры.

Анализ показал, что разные концепции средообразования в целом не противоречат друг другу, скорее каждая из них уделяет больше внимания тем или иным деталям этого сложного процесса, и каждая из них отражает характерный для своего времени уровень знаний об окружающей среде. Тот факт, что на каждом новом временном отрезке появляется новая концепция, показывает, что средообразующая деятельность живых организмов до сих пор остается одной из центральных и плохо изученных проблем современной биологии.

В работе используется комплексный подход, объединяющий физические преобразования среды (экосистемный инжиниринг), фитофагию, реакцию зависимых видов и информационное насыщение ландшафта (создание биологического сигнального поля).

ГЛАВА 2. РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ

Детальные исследования состояния бобрового населения и средообразующей деятельности бобра проводились в 1987–2012 гг. в государственных заповедниках европейской части России – Дарвинском, Рдейском, Центральном-Лесном, Приокско-Террасном. В этот же период кратковременные исследования проведены в заповедниках Воронежский, Воронинский, Окский, «Кологривский лес», «Брянский лес», национальном парке «Валдайский».

ГЛАВА 3. МЕТОДЫ СБОРА И ОБРАБОТКИ ДАННЫХ

Для учетов бобров использовали разные методы: эколого-статистический [Дьяков, 1975а], Л.С. Лаврова [1952], В.С. Кудряшова [1975], В.А. Соловьева [1971], «Методическое руководство по учету бобров на больших территориях» [Борисов, 1986].

Для анализа долговременной динамики численности старых бобровых популяций использовали опубликованные статьи, книги «Летописи

природы» Центрально-Лесного и Приокско-Тerrasного заповедников, неопубликованные отчеты из архива заповедников, личные сообщения сотрудников заповедников.

Почвы. Исследования проводили совместно с А.Ю. Щербаковой и С.С. Зуевой (МГУ, руководитель Л.О. Карпачевский) в Дарвинском заповеднике. Наблюдения за динамикой хода уровня воды в реке и почвенно-грунтовых вод проводились в 1995–1996 гг. в пойме р. Лоши. Профиль из 8 колодцев и водомерного поста был заложен выше бобровой плотины; контрольный профиль из 12 колодцев и водомерного поста – ниже поселения. Все профили были оборудованы смотровыми колодцами [Программа ..., 1974; Базыкина, Роде, 1976] и водомерными рейками [Антимонов, 1950]. Определение уровня почвенно-грунтовых вод проводилось с точностью до 0.5 см; 1 раз в 5 дней в июне – сентябре. Осадки и среднесуточные температуры воздуха приведены по данным метеостанции Дарвинского заповедника.

Отбор проб почв был выполнен на 3-х катенах. Первая (50 м, 4 разреза) – на р. Хмелевке, выше плотины, которая к моменту отбора проб существовала уже 5 лет. Вторая (60 м, 4 разреза) – на р. Искре, выше плотины построенной бобрами год назад. Третья (60 м, 3 разреза) – контроль на р. Искре, находилась в 400 м ниже занятого бобрами участка. Лабораторный анализ выполнен для следующих показателей: углерод по методу Тюрина [Аринушкина, 1961]; рН водной вытяжки; обменная кислотность по методу А.В. Соколова в солевой вытяжке [Карпачевский и др., 1980], аморфное железо – по Тамму. Удельная поверхность определялась на газовом хроматографе [Смагин, Смирнов, 1992], гигроскопическая влажность – по методу Николаева.

Древостои. Использовалась методика Джонсон и Найман [Johnston, Naiman, 1990], с некоторыми изменениями: пробы закладывали непосредственно на трансекте, дополнительно измеряли диаметр стволов на уровне груди. На каждой трансекте центр первой площадки находился на

расстоянии 5 м от воды, а все следующие располагались с интервалом 10 м. Все трансекты в каждом поселении были одинаковой длины и захватывали самые отдаленные бобровые погрызы. Расстояние между трансектами составляло 30–50 м. На круговой площадке радиусом 4 м (площадью 50 м²) проводили пересчет древостоя (выше 6 м), на площадке радиусом 1.25 м (площадь 5 м²) – пересчет подроста и подлеска (высотой до 6 м). У каждого дерева измеряли диаметр на высоте груди и на высоте бобровых погрызов (30–40 см над землей). Отмечали “частично подгрызенные” деревья, у которых бобры повредили кору и древесину не более чем на 1/3 длины окружности ствола, и “полностью обгрызенные” – сваленные или стоящие, но поврежденные более чем на 1/3 длины окружности ствола. Кроме того, отмечали повреждения коры деревьев лосем и стволами падающих деревьев. Диаметры на уровне груди и на высоте бобровых погрызов использовали для составления уравнений регрессии, с помощью которых была воссоздана “добобровая” ситуация.

В поселениях, прошедших несколько циклов заселения с интервалом в 20 м закладывали трансекты длиной больше самых отдаленных бобровых погрызов от одного борта долины до другого. Каждая трансекта состояла из примыкающих друг к другу площадок размером 2×5 м, на которых отмечался вид дерева или кустарника, диаметр на высоте 30 см от поверхности почвы. Пересчеты были выполнены в июле-августе 2007 г. Для оценки характера пространственного распределения кормов использовался коэффициент агрегированности А.В. Смурова [1975].

Зоопланктон. Исследования проводили совместно с А.В. Крыловым (ИБВВ РАН). Отбор и камеральную обработку проб зоопланктона проводили по общепринятым методикам [Киселев, 1956], на разных реках различалось лишь количество станций отбора проб. Развитие и изменения структуры ценозов животного планктона оценивали по количеству видов, численности, биомассе, видовому разнообразию с использованием индексов Шеннона-Уивера и Бергера-Паркера, уровню биоценотического сходства,

рассчитанного по формуле Шорыгина [Вайнштейн, 1976], по обилию экологических групп зоопланктеров, выделенных на основе анализа способов захвата пищи и передвижения в пространстве [Чуйков, 1982].

Рыбное население. Исследования проводили совместно с Ю.Ю. Дгебуадзе и М.О. Скомороховым (ИПЭЭ РАН) в 1998–2005 гг. На всех станциях лов рыбы осуществлялся стандартными наборами жаберных сетей с ячейей 8–55 или 10–45 мм. Рыболовное усилие на разных станциях оставалось примерно одинаковым. В 1998 г. кроме сетей применялись металлические мальковые ловушки с диаметром входного отверстия 15 мм. В 2004–2005 гг. помимо сетей использовали электролов мощностью 300 в с электрическими импульсами 50–95 Гц. В каждом из рассмотренных местообитаний производилось 3–9 обловов при проходах снизу вверх по течению реки. Все пойманные рыбы определялись, и подсчитывались. В случае сетных орудий лова для каждого местообитания определялась относительная плотность рыб на единицу рыболовного усилия.

Маркировочное поведение. Для каждого обследованного участка составлялся детальный план масштаба 1:5000. При посещении участка проводилось описание и картирование всех элементов сигнального поля бобров. Каждый элемент отмечался на плане и на местности – номером (простым карандашом или биркой) на ближайшем дереве или номерным колышком.

При обследовании речных русел значительной протяженности, русло разбивалось на 100-м отрезки, на которых подсчитывали и картировали все элементы сигнального поля.

Статистическая обработка полученных данных проводилась с использованием известных руководств по статистике [Плохинский, 1980; Лакин, 1990; Дмитриев, 1995]. Применялись регрессионный и корреляционный анализы. При сравнении различий, из-за малого объема выборок использовались непараметрические критерии Уилкоксона (W) и Манна-Уитни ($M-W$), а также и критерий χ^2 . В качестве показателя

агрегированности использовалось отношение дисперсии к среднему [Шилов, 2001]. Полученные результаты считались значимыми при $P < 0.05$.

ГЛАВА 4. БОБРЫ (CASTOR FIBER, C. CANADENSIS) – СРЕДООБРАЗОВАТЕЛИ И ФИТОФАГИ. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Дан обзор литературы по средообразующей деятельности бобров по следующим направлениям: 1) особенности экологии бобров важные для понимания их средообразующей деятельности; 2) изменения характеристик местообитаний в результате деятельности бобров (бобры как инженеры); 3) роль бобров как фитофагов; 4) долговременные изменения растительности в бобровых местообитаниях и возможные последствия этих изменений для самих бобров.

ГЛАВА 5. СОВРЕМЕННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ РАЗВИТИЯ БОБРОВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ: САМОРАССЕЛЕНИЕ, ОСВОЕНИЕ ПЕССИМАЛЬНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ, МАЛЫХ РЕК И ВОДРАЗДЕЛОВ, ПОВТОРНОЕ ЗАСЕЛЕНИЕ

В главе обсуждается заселение бобрами Дарвинского и Рдейского заповедников. Это примеры развития популяций за счет саморасселения бобров, освоения ими начальных звеньев гидрографической сети и водоразделов. Анализ процессов характерных для старых популяций проводится на примере бобрового населения рек Таденки (Приокско-Террасный заповедник) и Тюдьмы (Центрально-Лесной заповедник). Для обеих малых рек известны история их заселения бобрами, в течение десятилетий проводился мониторинг, и обе реки в известной мере представляют собой модели будущего состояния водотоков, постоянно заселенных бобрами и испытывающих на себе все их разнообразное воздействие по преобразованию среды обитания.

5.1. Заселение бобрами Дарвинского заповедника

Бобры мигрировали на территорию Дарвинского заповедника с сопредельных территорий в 1976 г. и полностью освоили заповедник за 25 лет. К 2001 г. в районе исследований насчитывалось 91 жилое поселение и

273 бобра. Быстрому освоению территории способствовали наличие на сопредельных территориях сформировавшихся бобровых популяций; благоприятные климатические условия и уровень режим Рыбинского водохранилища; отсутствие браконьерства.

Всего за 1980–2002 гг. обнаружено 150 поселений, в том числе на малых реках и ручьях – 58, в зоне затопления – 48, на мелиоративных каналах – 26, на болотах – 7, на озерах – 7, в прудах – 4. В зоне постоянного влияния гидрологического режима водохранилища находилось только 32% поселений.

Средняя продолжительность непрерывного обитания на малых реках 6.6 ± 0.6 лет, мелиоративных каналах – 3.5 ± 0.7 года, в зоне затопления 3.2 ± 0.4 года. Средняя продолжительность отсутствия бобров, соответственно 3.3 ± 0.5 , 4.6 ± 0.8 и 2.7 ± 0.3 года. Стабильное бобровое население отмечается на малых реках и ручьях, но повторное заселение быстрее всего происходит в зоне затопления.

На малых реках бобры занимали в среднем 1300 ± 69 м протяженности русла ($400 \div 3000$ м, $n=92$) и регулярно переносили центр активности в границах занятого участка. При наличии соседних поселений, меньшие возможности для таких перемещений компенсировали активной строительной деятельностью. В бобровых поселениях постоянно происходит строительство новых плотин, тогда как старые полностью не разрушаются. Средняя длина плотины 13.49 ± 1.39 м ($n=276$), наибольшая 265 м. Средний размер образовавшихся прудов 3.3 ± 0.6 га ($n=37$), максимальный – около 100 га. Именно малые реки Дарвинского заповедника – это местообитания, в которых бобры демонстрируют все возможные варианты модификации среды обитания и где накапливаются последствия этих модификаций.

Условия обитания бобров в зоне затопления Рыбинского водохранилища ежегодно изменялись от оптимальных при высоком уровне, до неблагоприятных при низком. Средообразующая деятельность сводилась к строительству жилищ и убежищ, расчистке путей перемещений – троп,

туннелей, каналов. Бобры приспособились к обитанию в зоне затопления, изменяя не только среду обитания, но и свое поведение, значительно увеличив мобильность поселений.

В Дарвинском заповеднике численность бобров близка к максимуму и популяция переходит к периоду сокращения прироста и спада численности. Большая доля поселений в маргинальных местообитаниях зоны затопления, сокращение количества семей с сеголетками, снижение доли осины в кормах – все это указывает, что бобры уже заселили все подходящие местообитания. Можно предположить, что в течение короткого периода (5–10 лет) численность будет флуктуировать на высоком уровне, а затем можно ожидать ее сокращения.

5.2. Бобры в Новгородской области и заселение Полистово-Ловатской болотной системы (ПЛБС) и Рдейского заповедника.

В течение 25–30 лет после первых реинтродукций 1969–1979 гг. бобры расселились по всей гидрографической сети района исследований. Быстрому заселению района способствовали: густая речная сеть, обширные мелиоративные работы, рубки и пожары 1970–1980 гг., сокращение численности сельского населения и забрасывание обширных территорий вокруг болотной системы, многоводный период 1981–1995 гг.

Из 121 поселения, обнаруженного за 2003–2009 гг., 17 (14%) расположены на внутриболотных водотоках, 8 (7%) – на озерах, 96 (79%) – на малых реках и мелиоративных каналах. На границе болота и минерального берега наблюдается концентрация поселений, они опоясывают болотную систему (рис. 5.1); малые реки, вытекающих из болотного массива заселены относительно равномерно. Средняя продолжительность обитания бобров в поселении составляет 3.5 ± 0.2 года ($n=101$), отсутствия 3.3 ± 0.3 года ($n=50$). Но в 31% случаев бобры непрерывно обитали 5 и более лет, в 40% случаев поселения были нежилые 4 и более лет. Современная плотность населения, по-видимому, максимально-возможная для данных условий, среднее расстояние до ближайшего соседнего обитаемого жилища

1483±762 м ($n=55$). Ежегодно более 30% поселений – крупные, состоят из 6–8 бобров, расположены по границам болотного массива, непрерывно заселены 5 и более лет и именно они составляют ядро современной популяции.

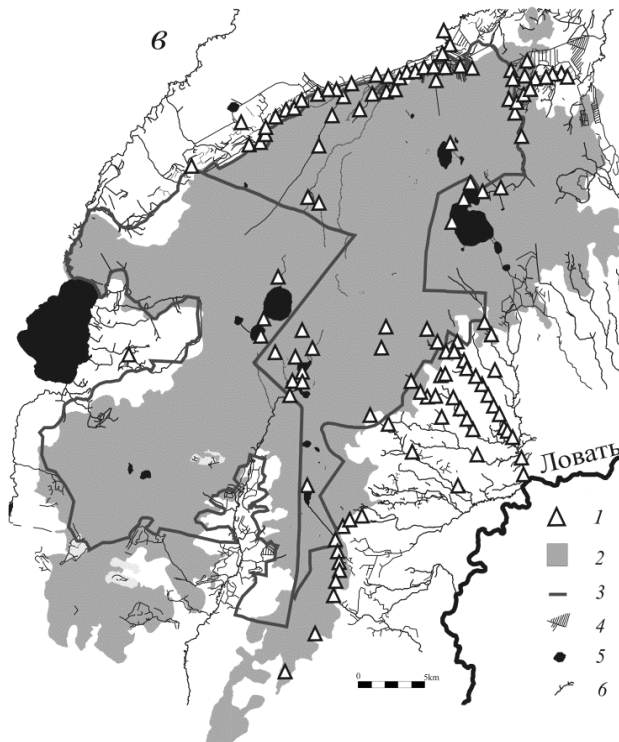


Рис. 5.1. Пространственное распределение бобровых поселений в районе исследований. 1 – бобровые поселения, 2 – Полистово-Ловатская болотная система, 3 – границы заповедников, 4 – мелиоративные каналы, 5 – озера, 6 – реки и ручьи.

Благоприятное стечение обстоятельств позволило бобрам начать заселение ПЛБС, но для постоянного обитания потребовалось значительное преобразование местообитаний. Плотины отмечены в 85% поселений. Средняя длина плотин 23.4 ± 6.4 м ($n=257$), наибольшая – более 300 м, мода – 4 м. В верховьях малых рек, на 1–4 км их течения отмечены самые длинные плотины и самые большие пруды. По мере удаления от болотного массива размеры плотин сокращаются, но количество их увеличивается. На шестом-одиннадцатом километрах малых рек обширных прудов уже не образуется. Преобладающий тип жилищ – хатки (89% поселений), норы относительно редки (11% поселений). Многие хатки крупные (максимально до $21 \times 6 \times 2$ м), что характерно для бобров, обитающих на болотах. В поймах малых рек и по краям болотного массива бобры создали разветвленную сеть каналов. Интенсивная строительная деятельность, с одной стороны, является показателем неблагоприятных условий. С другой стороны, условия обитания,

в целом, были в пределах диапазона возможностей бобров по изменению среды, что подтверждается относительно высокой долей стабильных крупных поселений.

Осина была главным кормом на начальном этапе заселения бобров, в настоящее время основными древесно-кустарниковыми кормами стали береза и ивы. Зимние запасы корма встречаются нерегулярно и только вне болотной системы. Решающую роль для бобров и в центре болотной системы, и по ее границам играют водно-болотные растения.

В районе исследований почти все поселения прошли через несколько циклов заселения и пруды не имеют четких границ. Образовались т.н. «бобровые пятна», средний размер которых составляет 11.5 ± 3.0 га ($n=32$), а общая площадь измененных бобрами местообитаний 1392 га или 1.16% площади района исследований.

5.3. Река Тюдьма (Центрально-Лесной заповедник)

В 1936–1937 гг. 8 бобров были выпущены на р. Тюдьма в изначально неблагоприятные условия, на пересыхающую реку со скудной водной и прибрежной растительностью и обилием крупных хищников. До начала 1980-х гг. численность бобров сохранялась на стабильно-низком уровне, не более 5 поселений (рис. 5.2), плотность населения 0.22 поселения/км русла. Впоследствии, в результате постепенного накопления различных бобровых сооружений и обширных ветровалов, ёмкость среды значительно увеличилась. На обследованных в 2007–2008 гг. 29 км водотоков в бассейне Тюдьмы обнаружены 27 жилых и нежилых поселений (рис. 5.2), плотность населения 0.7 поселения/км русла, среднее расстояние между соседними заселенными жилищами 1211 ± 422 м ($n=21$). Осенью 2008 г. из 20 жилых поселений 12 (60%) были сильные, 6 (30%) – средние и 2 (10%) – слабые. Сеголетки и годовики были обнаружены в 14 из 20 поселений. Таким образом, современная плотность населения бобров в бассейне Тюдьмы относительно высокая. Бобры чаще обитали в хатках высотой 1.0–1.2 м. (18 из 27 поселений), реже в норах (8 из 27). В 2007–2008 гг. в бассейне Тюдьмы

обнаружено 197 плотин, в среднем на один километр водотока 6.8 плотин со средней длиной 10.7 ± 1.2 м ($n=151$). Обширные бобровые пруды нехарактерны для бассейна Тюдмы. Кумулятивное влияние множества небольших плотин и прудов привело к образованию в 11 поселениях «бобровых лугов» шириной от 30 до 300, и длиной от 500 м до 2–3 км.

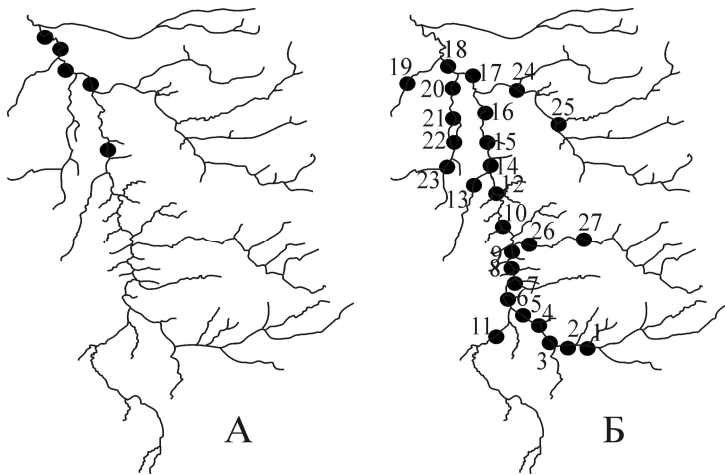


Рис. 5.2. Размещение поселений (черный кружок) в бассейне Тюдмы. А – в 1981 г. (данные Ю. Ефишина, 1983), Б – в 2008 г.

В бассейне Тюдмы развитие бобровой популяции происходило при постоянном прессинге крупных хищников, но это не стало препятствием для достижения относительно высокой плотности населения. Некоторые особи волков и рысей начинают специализироваться на бобрах, но основное влияние крупных хищников выразилось в сокращении наземных перемещений бобров. Средняя длина бобровых троп составила 11.0 ± 5.4 м ($n=31$).

Ветровалы, зарастающие молодняком лиственных пород и кустарниками стали основным местом заготовки кормов в бассейне Тюдмы.

Бобры в бассейне р. Тюдмы представляют пример «идеальной» популяции развивающейся в условиях отсутствия антропогенного пресса, естественной структуры динамики лесов, пойм, руслообразовательных процессов, при постоянном наличии крупных хищников. Изменения среды бобрами начались сразу после их вселения и продолжались непрерывно все время их обитания. Постепенно накапливая различные сооружения, и

длительное время существуя при невысокой численности и плотности населения, бобры после масштабных разрушений лесного полога в результате ветровалов смогли быстро увеличить численность и плотность населения.

Анализ динамики численности бобров всего Центрально-Лесного заповедника и построение модели, хорошо описывающей фактические данные [Korablev et al., 2011; Кораблев и др., 2012], показывают, что бобровая популяция Центрально-лесного заповедника перешла в стадию флуктуаций на уровне высокой численности (рис. 5.3.). Следовательно, и в бассейне Тюдьмы маловероятно значительное сокращение числа поселений, скорее численность стабилизируется на новом, более высоком уровне.

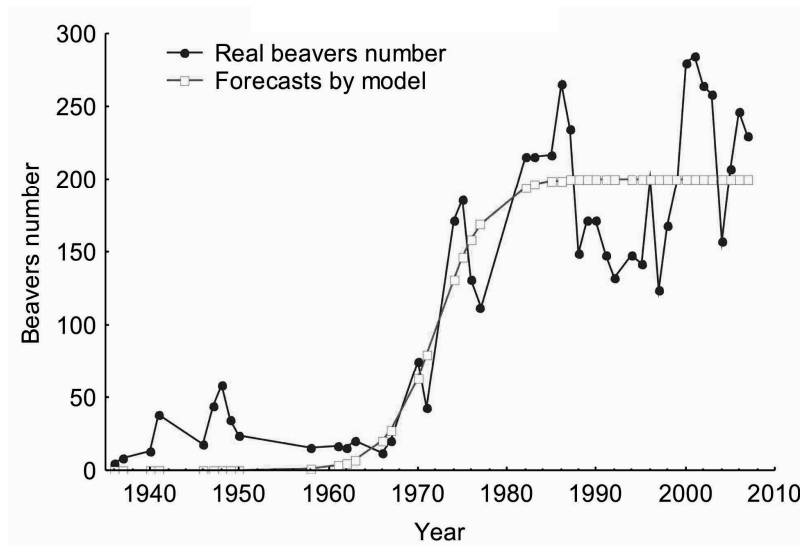


Рис. 5.3. Фактические и модельные оценки численности бобров Центрально-Лесного заповедника [Korablev et al., 2011].

5.4. Река Таденка (Приокско-Тerrasный заповедник)

Две пары бобров были реинтродуцированы в бассейне Таденки в 1948 г., в условия далекие от оптимальных: маловодная мелкая река с отсутствием водно-болотных растений в русле. Количество поселений медленно увеличивалось в течение 50 лет и только к концу прошлого века стабилизировалось в диапазоне 9–12 (рис. 5.4). Длительный период увеличения количества поселений заметно отличает бобров Таденки от эруптивной динамики численности других бобровых популяций.

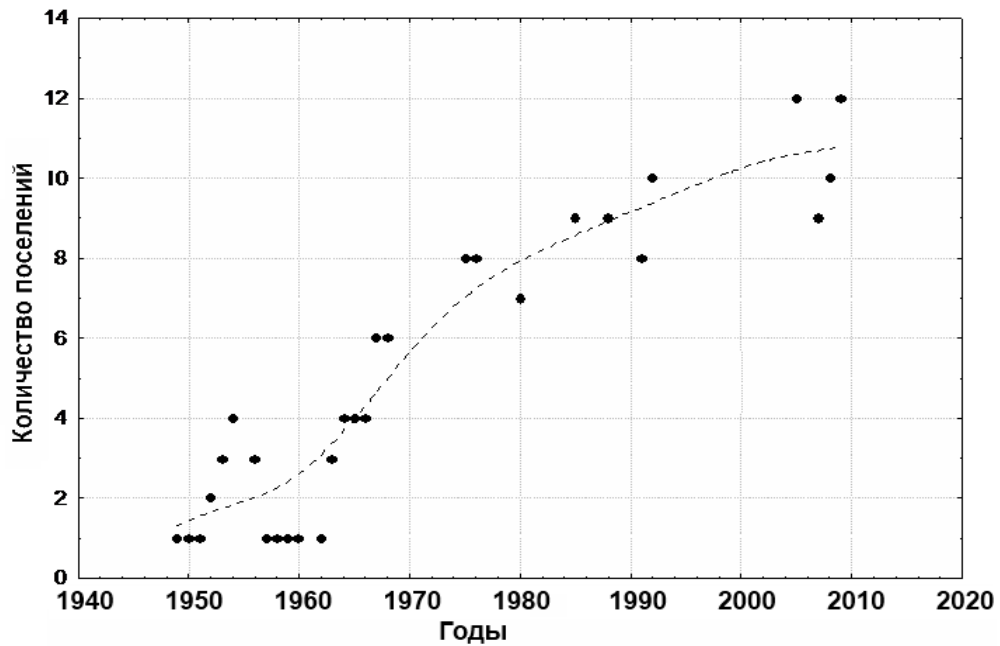


Рис. 5.4. Динамика количества поселений в бассейне р. Таденки за 1948–2009 гг. Точки – фактические данные, пунктиром показана линия тренда, рассчитанная методом наименьших квадратов.

Бобры приспособились к обитанию на р. Таденке постепенно и непрерывно изменяя условия обитания, накапливая результаты этих изменений и меняя места жительства. До начала 1980-х гг. бобры каждый раз переселялись на неосвоенный участок, но затем повторно заселяли ранее заброшенные участки. Высокая подвижность поселений, как многолетняя, так и в течение одного года, обусловлена бедностью травянистых кормов и истощением древесно-кустарниковых. В целом, бобровое население р. Таденки достигло «климаксной» стадии своего развития.

Современная плотность населения относительно высокая 0.9 поселений/км русла или 0.44 поселения/км², расстояние до ближайшего соседнего обитаемого жилища 964±683 м ($n=11$). Доля крупных поселений может быть до 36%, но крупные поселения существуют недолго.

В 1953 г. в бассейне Таденки было всего 3 плотины; в 1984 г. уже было 146 плотин средней длиной 10.57±0.91 м, а в 2009 – 179 плотин средней длиной 26.0±2.8 м. В среднем на 1 км течения на Таденке насчитывали 10 плотин разной степени сохранности, на ручьях – 14–22 плотины/км. Бобры

активно восстанавливают старые плотины, и постоянно строят новые. Мелководность реки, высокая степень сохранности внеусловных частей плотин и постоянные перемещения бобровых поселений стимулируют непрерывную строительную деятельность.

В наши дни в полосе шириной 30–50 м вдоль русла Таденки древесные и кустарниковые корма истощены многолетней эксплуатацией, поэтому бобры вынуждены готовить зимние корма на значительном удалении от воды. Отсутствие крупных хищников благоприятствует этому. В 2009 г. средняя длина бобровых троп составила 39.6 ± 23.9 м, а 25% троп были длиннее 49 м.

Улучшая условия своего обитания, бобры одновременно создали и условия для развития черноольшаников, что в будущем может иметь негативные для бобров последствия.

Для оценки перспектив бобровой популяции на р. Таденке была разработана параметрическая дискретная модель (по времени) динамики численности от вселения в 1948 г. до 2011 г. [Петросян и др., 2012]. Эта модель показала, что численность к 2008 г. достигла максимального значения, популяция характеризуется стремлением численности к стационарному решению при наличии квазипериодической составляющей, период которой растет со временем от 14 до 26 годам (рис. 5.6).

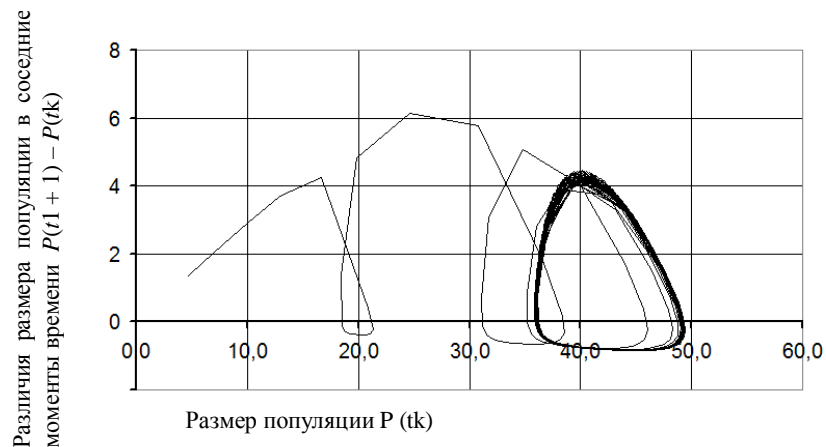


Рис. 5.6. Фазовый портрет динамики численности бобров на р. Таденке [Петросян и др., 2012].

Модель также показывает, что возможности бобров по преобразованию местообитаний достаточно быстро исчерпываются, но в отдаленном будущем бобры будут постоянно присутствовать в бассейне Таденки.

ГЛАВА 6. ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ БОБРА КАК ФАКТОР ПОЧВООБРАЗОВАНИЯ В ЛЕСНОЙ ЗОНЕ

Задача данной главы – на примере Дарвинского заповедника охарактеризовать изменения гидрологического режима малой реки, запруженной бобровой плотиной; динамику грунтовых вод по берегам такого пруда и изменения физико-химических характеристик почв.

Наши исследования показали, что бобровые плотины на малых реках стабилизируют ход уровня воды при дождевых паводках, повышают уровень и сокращают размах колебаний почвенно-грунтовых вод, меняют направление их стока. На протяжении всего вегетационного периода бобровые пруды служат источником инфильтрации воды в почву. Пруды являются источниками локального подтопления почв на расстоянии до 40 м, но режим подтопления различен. На расстоянии до 10–15 м от берегов пруда это стабильное избыточное обводнение почв; на расстоянии 10–40 м совместное действие подтопления и периодического увлажнения атмосферными осадками. Подтопление почв бобровыми плотинами оказывает активное воздействие на изменение почвенных свойств уже в первые годы существования плотин. С течением времени усиливается гидроморфизм почв, что выражается в увеличении содержания аморфного железа и обменного алюминия, изменении показателей рН.

ГЛАВА 7. ВЛИЯНИЕ ТРОФИЧЕСКОЙ И СТРОИТЕЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ БОБРОВ НА РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ

Трофическое воздействие бобров оставляет глубокий след в растительных сообществах, поскольку бобры могут валить взрослые деревья, они кормятся в узкой прибрежной полосе, биомасса поваленных ими деревьев намного превышает биомассу, потребленную в пищу [Дворников, Дворникова, 1986; Johnston, Naiman, 1990]. В целом, влияние

кормодобывающей деятельности бобров на прибрежные леса «исследовано настолько мало, что общность полученных результатов можно определить только приблизительно» [Doncor, Fryxell, 1999, p.84].

Анализ влияния бобров на прибрежные леса при первом заселении выполнен на примере 3 поселений Дарвинского заповедника. Эти поселения различаются между собой главным образом прибрежными лесами, которые по богатству и степени увлажненности почв образуют следующий ряд: осинник липовый (7 трансект, 49 площадок) – березняк-осинник зеленомошно-черничный (9 трансект, 216 площадок) – березняк травяно-сфагновый (21 трансекта, 74 площадки). Состояние древесно-кустарниковых кормов в поселениях, прошедших несколько циклов заселения, исследовано на примере трех поселений на малых реках Горелка и Копейница (ПЛБС, окрестности Рдейского заповедника). Эти поселения были несколько раз заселены бобрами и различаются между собой положением в водосборном бассейне и степенью разрушенности первого яруса древостоев. Всего в поселении В334 было 11 трансект и 184 площадки; в поселении В326 – 9 трансект и 128 площадок; в поселении В35 – 7 трансект и 249 площадок.

Во время первого цикла заселения, бобры при кормодобывании быстро и интенсивно изымают осину из прибрежных лесов, независимо от размера деревьев. Береза используется столь же интенсивно, но бобры явно предпочитают более тонкие стволы ($\chi^2=17.457$). В результате кормодобывания бобров образуются прорывы лесного полога разного размера. Лесовозобновление в таких прорывах определяется их размерами, особенностями местообитаний и трофической нагрузкой лосей. Кормодобывающая деятельность бобров, заметно изменяющая условия освещения в прибрежных лесах, тем не менее, не стимулирует возобновления предпочитаемых бобрами кормовых видов деревьев и кустарников.

Кормодобывающая деятельность бобров может ускорить сукцессии прибрежных лесов в сторону увеличения доли хвойных и непоедаемых

лиственных пород или привести к смене разных возрастных групп деревьев. В осиннике липовом всего за 5 лет интенсивного кормодобывания бобров был разрушен первый ярус древостоя, состоящий из осины и березы, в результате в древостое стали доминировать непоедаемые бобрами липа и ель (рис. 7.1). Аналогичные процессы в сложных лесах Дарвинского заповедника не подверженных влиянию бобров происходят в среднем за 45–50 лет.

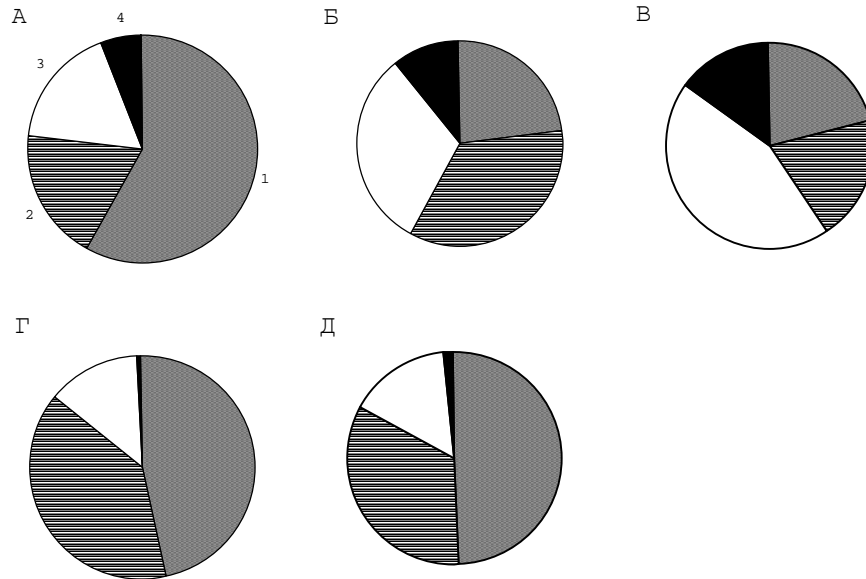


Рис. 7.1. Изменение состава древостоя (в % от суммы площадей сечений живых деревьев) в осиннике липовом. 1 – осина, 2 – береза, 3 – ель, 4 – липа. А – реконструированная ситуация до появления бобров, Б – через 5 лет кормодобывания бобров, 1999 г., В – через 2 года после ухода бобров, 2001 г., Г – контроль, 1999 г., Д – контроль, 2001 г.

Бобры избирательно используют древесно-кустарниковые корма, но эта избирательность сложная и изменчивая, в результате и ответ растительных сообществ может быть разным даже в границах одного бобрового пруда. Общим остается только повсеместное изъятие осины из прибрежных древостоев и градиентное снижение интенсивности кормодобывания по мере удаления от уреза воды (чаще не далее 50 м).

Затопление и подтопление прибрежных древостоев водами бобровых прудов приводит к быстрому разрушению древостоев, что наиболее полно проявляется при достижении максимальных значений численности и плотности населения бобров.

Для поселений, прошедших несколько циклов заселения, характерно отсутствие осины в расстроенных бобрами древостоях, тогда как береза представлена крупными деревьями невыгодными для их использования в качестве корма. Обитание бобров в таких поселениях зависит от интенсивности лесовосстановления в «бобровых пятнах». В брошенных поселениях в подросте и подлеске осина отсутствует, но ива и береза могут быть обильными, и представлены тонкими стволами. В некоторых случаях могут быть обильными малопоедаемые и непоедаемые породы, что может требовать от бобров дополнительных затрат энергии на поиск кормовых растений. Если для всего яруса подрост-подлеска характерны невысокие значения коэффициента агрегированности ($K_A = 0.07-0.20$), то ива и береза крайне неравномерно распределены в пространстве ($K_A = 0.83-0.86$). Однако в брошенных поселениях восстановления прежних объемов кормов при существующей частоте их повторного заселения не происходит. Каждое следующее поколение бобров вынуждено заселять местообитания с частично восстановленными кормами.

ГЛАВА 8. РЕАКЦИЯ ДРУГИХ ОРГАНИЗМОВ НА ПРОВЕДЕННЫЕ БОБРАМИ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ СРЕДЫ

Главные изменения, связанные с деятельностью бобров, это увеличение обводненности территории и изменение режима освещения. Основу пищевых сетей в бобровых местообитаниях составляют организмы питающиеся детритом и погибшей в результате затопления растительностью [Nummi, 2011]. Следовательно, и ответную реакцию на деятельность бобров необходимо искать в соответствующих конечных звеньях пищевых цепей, в организмах, которым для обитания или реализации полного жизненного цикла нужна водная среда; это должны быть виды, реакцию которых можно измерить количественно; для которых масштаб произведенных бобрами преобразований достаточен для постоянного обитания или завершения жизненного цикла. Такими организмами будут в первую очередь

беспозвоночные (планктон, бентос), а из позвоночных животных – рыбы и амфибии.

8.1. Зоопланктон

Благодаря бобровым нарушениям мы наблюдали изменения в развитии зоопланктона р. Искры (Дарвинский заповедник), как по течению от истока вниз, так и с увеличением масштабов воздействия бобров. При освоении реки бобрами, в сферу их деятельности вовлекались все новые и новые участки. Это способствовало исчезновению зон с быстрым течением и появлению новых прудовых структур со своеобразным гидрологическим режимом. Зоопланктон бобровых прудов отличался повышенными количественными и качественными показателями развития и большим видовым разнообразием. С увеличением продолжительности воздействия бобров менялся состав доминирующих видов: ведущее положение занимают виды озерно-прудового и фитофильного комплексов.

Со временем малые реки превратились в каскады бобровых прудов, уровень развития планктона в которых определялся жизнедеятельностью бобров, положением прудов в речном континууме и проточностью. Например, на р. Земля (заповедник «Брянский лес») наблюдалась трехзвенная система обособления: пруд – каскад прудов в границах одного поселения - участки верхнего, среднего и нижнего течений. Сравнение между собой верхних прудов каждого поселения, показало, что наименьшие величины количественного развития зоопланктона регистрировались на участках верхнего течения, а максимальные – на участках нижнего, по существу – в устьевой области реки. Повышенные количественные характеристики развития планктонных сообществ на верхних прудах каждого каскада связаны с механическим препятствием, создаваемым плотиной для стока питательных элементов, поступающих с водосбора.

С другой стороны, слияние отдельных прудов в один вытянутый “суперпруд”, превращение реки в цепь водоемов со стоячей водой, как это отмечалось на р. Чимсоре (Дарвинский заповедник), перекрывает эффект

развития зоопланктона в континууме реки и на первый план выступает деятельность бобров. Деление реки на верхнее, среднее и нижнее течение становится подсистемой бобрового нарушения. Бобры, выступая в роли главного агента нарушений на малых реках, способствуют созданию специфических сообществ зоопланктона в пределах одного пруда, каскада прудов и комбинаций каскадов разных поселений.

В обычный по гидрологическому режиму год на бобровых прудах отмечается увеличение численности и биомассы планктонных организмов, при этом даже в конце вегетационного сезона структура сообществ животного планктона соответствует начальным – стимулирующим стадиям сукцессии при эвтрофировании. Отсутствие весеннего половодья в 1996 г. в Дарвинском заповеднике привело к значительной перестройке планктонного сообщества: весной регистрировались высокие показатели численности и биомассы, возрастало относительное обилие коловраток и ветвистоусых ракообразных, а к летней межени в сообществе наметились черты его деградации. При отсутствии весеннего половодья развитие зоопланктона бобровых прудов происходило аналогично его развитию в условиях антропогенного загрязнения.

8.2. Рыбы

Малые реки Дарвинского заповедника. Анализ распределения рыб по отдельным станциям показал, что разнообразие ассоциаций рыб тесно связано с этапом сукцессии, происходящей под влиянием средообразующей деятельности бобров. В наибольшей степени данные тенденции подтверждают материалы из р. Лоши. Пробы на станции 1Л, “самый старый бобровый пруд”, демонстрируют самый высокий уровень разнообразия, численности и биомассы рыб по сравнению с другими участками реки (рис. 8.3). Пруд на станции 1Л уже прошел все этапы от затопленного бобрами участка леса до вполне сформированного водоема озерного типа.

Пруд станции 2Л более молодой, меньше размером, деятельность бобров более интенсивна. Биомасса выловленных рыб и их численность здесь гораздо ниже (рис. 8.3).

На станции 3Л (участок р. Лоши ниже всех бобровых плотин и прудов), разнообразие рыб тоже было небольшим (рис. 8.3).

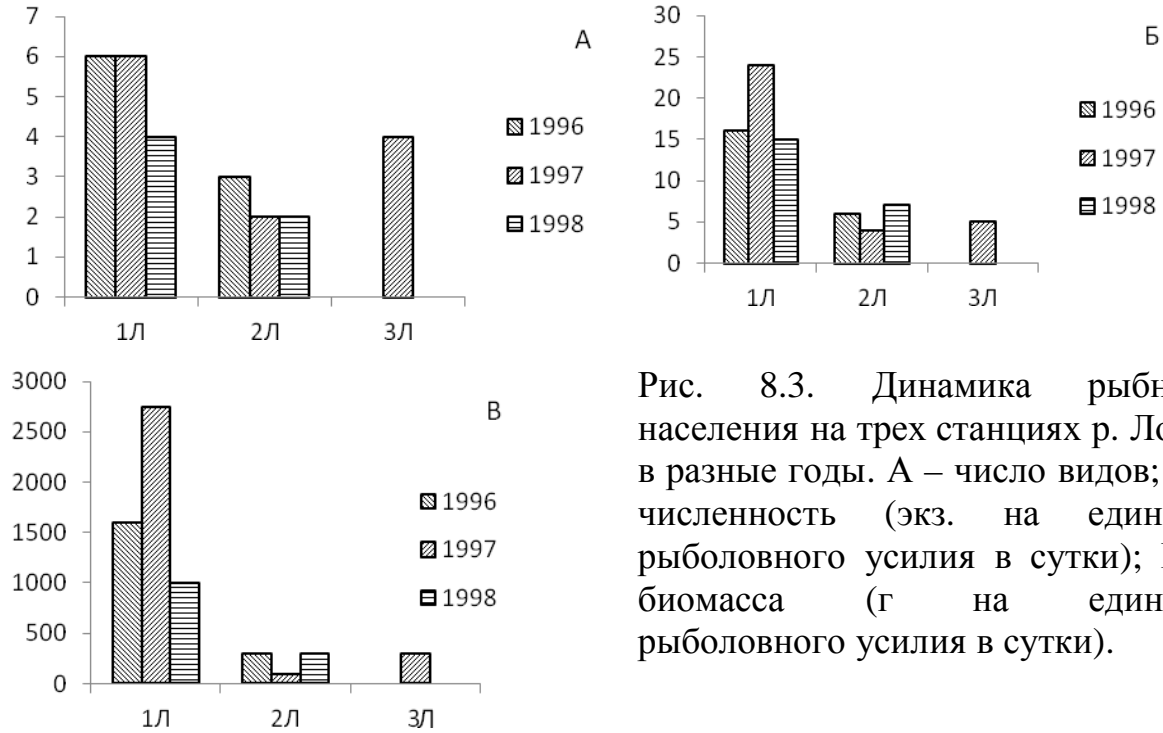


Рис. 8.3. Динамика рыбного населения на трех станциях р. Лоши в разные годы. А – число видов; Б – численность (экз. на единицу рыболовного усилия в сутки); В – биомасса (г на единицу рыболовного усилия в сутки).

Река Горелка (ПЛБС). Обнаружено 9 видов рыб. Большинство из обитающих в Горелке видов рыб избегает бобровые пруды. В бобровых прудах из двух обитающих там видов рыб преобладала обыкновенная щука (*Esox lucius*). Участки реки не заселенные бобрами характеризовались высоким видовым разнообразием и большей биомассой рыб.

8.3. Общие закономерности влияния средообразующей деятельности бобров на водные экосистемы равнинных малых рек

Сравнение рыбного населения «бобровых рек» Дарвинского заповедника, р. Латки (Ярославская обл.) и рек, не затронутых бобровыми преобразованиями [Николаев, Куделин, 1985; Dgebuadze, Zavyalov, 2011], а также данных по питанию рыб [Дгебуадзе и др., 2007], изменения, происходящие в сообществах бентоса и планктона [Дгебуадзе и др., 2001; Завьялов и др., 2005; Крылов, 2005], позволили создать схему пищевых сетей

рыб, населяющих малые реки бассейна Верхней Волги и показать возможное влияние бобров на эти сети. В целом, после вселения бобров существенно изменяется трофическая структура сообществ. Многие виды рыб (голавль, уклея, налим) исчезают из-за изменившихся условий среды, другие виды (прежде всего детритофаги) находят в бобровых прудах вполне благоприятные условия. Сообщества упрощаются и, видимо, становятся менее стабильными.

**ГЛАВА 9. ФОРМИРОВАНИЕ ВИДОСПЕЦИФИЧНОГО
БИОЛОГИЧЕСКОГО СИГНАЛЬНОГО ПОЛЯ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ
РЕГУЛИРОВАНИЯ ВНУТРИВИДОВЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ
БОБРОВ**

Бобры, как и все средообразователи, не только производят модификацию местообитаний, но и сами зависят от этих модификаций. Одна из возможных реципрокных связей – через изменения состава и обилия древесно-кустарниковых кормов в бобровых поселениях – обсуждена выше (глава 7). Другая возможная реципрокная связь – создание видоспецифичного биологического сигнального поля (БСП). Сигнальное поле представляет собой механизм, посредством которого каждое новое поколение наследует информацию об экологической нише вида и реализует ее в пространстве занимаемой популяцией территории (Никольский, 2014). Реализация функций БСП происходит через опосредованную коммуникацию, носителями которой выступают аттракторы – разнообразные элементы окружения, создающие структуру поведения животного. Аттракторы формируют матрицу стабильных элементов сигнального поля, на которые накладываются сменяющиеся системы нестабильных элементов [Ванисова, Никольский, 2012].

Для опосредованной коммуникации бобров наиболее важна хемокоммуникация посредством оставления/считывания запаховых меток [Baker, Hill, 2003]. Бобры имеют два источника запаховой маркировки: «бобровая струя» и секрет анальных желез. Для оставления запаховых меток

бобры создают сигнальные холмики, маркировочные площадки, площадки усиленного мечения. Иногда мечение сопровождается повреждением коры, древесины растущих деревьев и валежа – т.н. закусы.

Закусы являются элементами БСП бобров, они не несут какой-либо точной информации, скорее это фоновый знак аналогичный надписи «бобры здесь живут». Закусы являются вспомогательными метками и наряду с запаховыми метками составляют комплексные информационные пункты.

Маркировка территории запахом чаще всего наиболее интенсивна весной после схода льда и спада половодья. Но в некоторых условиях (образование нового поселения, высокая степень конкуренции за древесно-кустарниковые корма, специфические условия обитания) возможен и осенний пик маркировки. Разнообразие вариантов пространственного распределения меток отражает разные частные детали взаимодействия бобров и с окружающей средой и с особями своего вида.

Наши наблюдения в бобровых поселениях на реках Редье (ПЛБС) и Таденке (Приокско-Террасный заповедник) показали, что наблюдается значительная межгодовая изменчивость в интенсивности мечения территории бобрами. Образование нового поселения приводит к росту количества меток (с 24 до 121 на р. Редье в 2008–2009 гг.) Отмечено снижение количества меток при стабильных границах соседних поселений, для которого не найдено объяснения.

На фоне вариаций интенсивности маркировки ежегодно регистрировали участок с высокой концентрацией меток. Этот участок служит информационным центром, где бобры оставляют информацию о себе и получают ее о своих соседях. Локализация информационного центра на местности не является строго фиксированной, он может перемещаться в пространстве, а также может изменяться его площадь. Локализация информационного центра сохраняется только в течение одного годового цикла, и он не является стабильным элементом БСП. Стабильными элементами могут быть структуры, существующие несколько циклов

заселения – тропы, норы, хатки, плотины. Они увеличивают диапазон возможностей для адаптаций бобров в быстро меняющихся условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Возвращение обыкновенного бобра означает не только восстановление ранее исчезнувшего вида, но и внедрение новых разнообразных форм воздействия на среду обитания, накопление результатов этих модификаций, иными словами восстановление специфического «бобрового режима» малых рек. Огромное количество публикаций по различным аспектам средообразующей деятельности бобров обоих видов издано за последние 15–20 лет. Обилие публикаций и противоречивость полученных результатов, на первый взгляд, представляются суммой интересных прецедентов, из которых не следует явных закономерностей. Но общие закономерности средообразующей деятельности бобров, тем не менее, существуют.

Ни одна из современных концепций средообразования не может в должной мере охарактеризовать, объяснить и спрогнозировать результаты деятельности бобров. Это связано с огромным ареалом бобров, разнообразием заселяемых местообитаний, различной плотности населения, продолжительности обитания, разной восприимчивости сообществ к воздействию бобров. Проявляется *контекстная зависимость*, из которой следует многообразие результатов деятельности бобров и многообразие реакций сообществ, подвергшихся таким воздействиям. Поэтому противоречивость получаемых результатов закономерна.

Специфический режим создаваемых бобрами нарушений определяется частотой повторного заселения. Для большинства поселений характерно чередование периодов обитания бобров (1–10 лет) с периодами их отсутствия.

Для преобразованных бобрами местообитаний характерны наличие градиентов интенсивности кормодобывания и увлажнения по поперечному профилю речной долины и прерывистость речного континуума на бобровых плотинах, ступенчатый продольный профиль реки. Ширина зоны

кормодобывания у бобров редко превышает 30–50 м и определяется стереотипом кормодобывающего поведения, временными и энергетическими ограничениями, влияющими на скорость поступления кормов, наличием хищников и температурных ограничений. Прерывистость речного континуума бобровыми плотинами наиболее показательна в реакции зоопланктона, распределение которого хорошо описывается положениями концепции «динамики пятен» [Крылов, 2005].

Увеличение обводненности территорий, усложнение рисунка речной сети, накопление больших объемов воды и создание условий для развития водно-болотной растительности.

Избирательность при использовании древесных кормов оказалось сложной, изменчивой, и плохо прогнозируемой. Важными оказались не только видовой состав, но и размерные характеристики древостоев, размещение кормовых единиц в пространстве, и качество местообитаний. Изменчивая структура избирательности кормов бобрами есть отражение адаптивных возможностей этих животных. Когда возможности для переселения на незанятые водоемы и возможности по преобразованию заселенных местообитаний уже исчерпаны, бобры могут только изменить свое поведение, в том числе и кормодобывающие решения. Из изменчивости кормодобывающих решений бобров следует и значительная изменчивость состава и структуры прибрежных лесов, подверженных влиянию деятельности бобров. Общим для всех поселений является повсеместное изъятие осины из прибрежных древостоев и наличие градиента интенсивности кормодобывания чаще не превышающего 50 м.

Невоспроизводимость стратегий освоения ресурсов при повторном заселении. Бобры не могут на том же месте копировать освоение ресурсов в точности так, как это делали предыдущие поколения. Для них это было бы губительно вследствие низкой скорости восстановления древесных кормов, долговременных и не всегда обратимых сукцессионных изменений прибрежных лесов, а также снижения качества повторно заселяемых

местообитаний при отсутствии внешних нарушений растительного покрова. Поэтому в каждом новом цикле заселения бобры преобразуют среду «под себя», но используют/модернизируют оставшиеся от предыдущих обитателей структуры.

Кумулятивный характер воздействия – накопление "памятников" деятельности прежних поколений. Активная средообразующая деятельность идет непрерывно, создаваемые бобрами структуры накапливаются быстрее, чем разрушаются. Заметное изменение количества и качества кормов приводит к частым перемещениям бобров, сопровождающимся ремонтом старых и сооружением новых структур. Накопление большого количества плотин помогает бобрам быстро и с минимальными затратами накапливать воду и создавать большие пруды. В целом, бобры приходят к некоторому динамическому равновесию между скоростью восстановления кормов, восприимчивостью сообществ к бобровым нарушениям и внешними нарушениями растительного покрова.

Разнонаправленность и незавершенность сукцессий в «бобровых пятнах» способствует экотонизации местообитаний. Долговременное влияние бобров на растительность выражается в создании «бобровых пятен», количество и площадь которых увеличиваются по мере роста численности бобров. К моменту достижения максимальных значений численности бобров количество и площадь пятен стабилизируются. Деятельность бобров выступает пусковым механизмом образования «бобровых пятен», но затем скорость и направление сукцессии внутри пятен определяют другие факторы.

Будущее бобровых популяций зависит от успешности восстановления древесно-кустарниковых кормов в «бобровых пятнах». В брошенных поселениях неудовлетворительно возобновляется только осина, остальные породы, как предпочитаемые, так и непоедаемые, возобновляются хорошо, но восстановления прежних объемов кормов при существующей частоте повторного заселения не происходит.

Сложные взаимодействия с другими факторами, действующими в бассейне малой реки и наличие ограничений по изменению среды обитания. Бобры имеют уникальные возможности по преобразованию среды обитания, но их влияние в большинстве случаев распространяется примерно на 3% территорий и достаточно быстро исчерпывается. Уже к 40–50 годам после вселения бобров проявляются все возможные изменения (модификации) которые они могут произвести. Важными случайными (непериодическими) факторами для бобров могут быть чрезвычайно сильный паводок, заметно превышающий среднеголетние показатели, сильная засуха, обширные пожары и массовые ветровалы. Эти факторы могут быть в фазе или противофазе деятельности бобров, они могут усилить, или смягчить формирование системы обратных связей между бобрами и преобразованными ими местообитаниями.

Моделирование динамики численности и вербальная модель взаимодействия бобров и их кормовых ресурсов показывают, что для малых рек и бобры, и создаваемые ими структуры, и режим нарушений – это неотъемлемый постоянный компонент экосистем. В целом отрицательные обратные связи между бобрами и измененными ими местообитаниями не настолько сильны, чтобы сделать местообитание полностью непригодными для обитания бобров, тогда как сами бобры достаточно пластичны, чтобы изменить не только среду, но и свое поведение. Когда возможности для изменения среды обитания исчерпаны, а неиспользованных территорий уже не осталось, бобры могут выжить в таких местообитаниях, снизив плотность населения, увеличив мобильность и изменяя свои кормовые предпочтения.

Перспективным направлением будущих исследований средообразующей деятельности бобров, по нашему мнению, являются именно комплексные исследования объединяющие экосистемный инжиниринг и фитофагию. Это особенно важно в случае с бобрами, когда повторное заселение местообитаний и смещение центров активности, кумулятивный характер воздействия и сложные взаимодействия с другими

факторами среды делают оценку реакции зависимых видов (что является главной целью концепций ключевых видов и метабиоза) чрезвычайно сложной и неоднозначной. Необходимо доказать, что зависимые виды среагировали именно на действия (или последствия действий) кондиционирующего (ключевого) вида, а не на другие факторы среды. Реакция зависимых видов может быть отложена во времени и/или пространстве, или же зависимых видов может быть сразу несколько со сложными межвидовыми взаимоотношениями. И только для одного вида реакцию на произведенные бобрами изменения среды можно и отследить и объяснить однозначно. Это сами бобры, изменяющие среду и от этих изменений зависящие. И средообразование и фитофагия – это все результаты единого экологического процесса, понимание которого может объяснить значимость такого рода взаимодействий в экосистемах.

ВЫВОДЫ

1. Образование новых бобровых популяций путем саморасселения происходит относительно быстро. Высокая плотность населения бобра на малых реках, по краям болотных массивов формируется за 25–30 лет. Поймы малых рек на первых 4–10 км длины подвержены средообразующей деятельности бобра в наибольшей степени.

2. В старых популяциях все бобровые местообитания проходят несколько циклов заселения, устанавливается динамическое равновесие между скоростью восстановления кормов, восприимчивостью сообществ к бобровым нарушениям и внешними нарушениями растительного покрова.

3. Бобровые плотины на малых реках стабилизируют ход уровня воды при дождевых паводках, повышают уровень и сокращают размах колебаний почвенно-грунтовых вод, меняют направление их стока. На протяжении всего вегетационного периода бобровые пруды служат источником инфильтрации воды в почву. Подтопление почв бобровыми плотинами оказывает активное воздействие на изменение почвенных свойств уже в первые годы, а с течением времени гидроморфизм почв усиливается.

4. Во время первого цикла заселения в результате кормодобывающей деятельности бобра образуются прорывы лесного полога разного размера; лесовозобновление в таких прорывах определяется их размерами, особенностями местообитаний и трофической нагрузкой лосей.

5. Избирательное кормодобывание бобра может ускорить, замедлить сукцессии, или привести к восстановлению прежних сообществ. В брошенных поселениях восстановления прежних объемов древесно-кустарниковых кормов при существующей частоте повторного заселения не происходит.

6. Зоопланктон бобровых прудов отличается повышенными количественными и качественными показателями развития и большим видовым разнообразием. С увеличением продолжительности воздействия бобра меняется состав доминирующих видов: ведущее положение занимают виды озерно-прудового и фитофильного комплексов.

7. Разнообразие, численность и биомасса рыб на участках подверженных средообразующей деятельности бобра в целом ниже, чем на неизменных участках. Высокие показатели разнообразия и биомассы рыб отмечены только в бобровых прудах, находящихся на поздней стадии сукцессии.

8. Разнообразие вариантов пространственного и временного распределения запаховых меток отражает разные частные детали взаимодействия бобра и с окружающей средой, и с особями своего вида. Интенсивность мечения бобром своей территории демонстрирует значительную межгодовую изменчивость, но ежегодно регистрируется участок с высокой концентрацией запаховых меток – информационный центр. Он не является стабильным элементом сигнального поля, поскольку его локализация на местности сохраняется только в течение одного года, а его площадь изменяется.

9. В результате средообразующей деятельности бобра функционирование экосистем малых рек меняется, но моделирование

динамики численности и вербальная модель взаимодействия бобра и его кормовых ресурсов показывают возможность длительного существования таких измененных экосистем.

Благодарности

Выражаю свою искреннюю признательность Б.Д. Абатурову (ИПЭЭ РАН), А.В. Крылову (ИБВВ РАН), Л.О. Карпачевскому (МГУ), Г.В. Линдеману (ИЛАН), М.Л.Калецкой (ДГЗ), А.И. Цветкову (ИПЭЭ РАН), А.А. Боброву (ИБВВ РАН), Ю.Ю. Дгебуадзе (ИПЭЭ РАН), В.К. Иванову (ДГЗ), И.В. Лецко, А.Ю. Щербаковой (МГУ), С.С. Зуевой (МГУ), С.Э. Вомперскому (ИЛРАН), В.Г. Петросяну (ИПЭЭ РАН), Л.А. Хляп (ИПЭЭ РАН), С.А. Альбову (ПТЗ), А.С. Желтухину (ЦЛГЗ), Н.П. Кораблеву (ВСХА), Ю.Г. Пузаченко (ИПЭЭ РАН), З.И. Горяиновой (ИПЭЭ РАН), П.П. Дмитриеву (МГУ), К-А Nitshe (Germany), G. Sjöberg (Umea, Sweden), J.P. Boll (Umea, Sweden), директорам заповедников Рдейского – В.В. Кроликову, Приокско-Тerrasного – М.Н. Брынских, Центрально-Лесного – Н.А. Потемкину.

В разные годы исследования были поддержаны грантами Госкомэкологии РФ, РФФИ №95-04-11599, NNIO_a 09-04-91331, INTAS №01-168, Глобального экологического фонда (Соглашение П-В/23 от 1.04.1999).

Список опубликованных работ

Публикации в печатных изданиях перечня ВАК РФ:

1. Завьялов Н.А., Зуева С.С. Влияние бобровых плотин на почвенный покров (на примере Дарвинского заповедника) // Лесоведение. – 1998.– №5. – С. 38–47.
2. Завьялов Н.А. Заселение, динамика численности и экология бобра в Дарвинском заповеднике // Бюллетень Моск. Общ-ва Испыт. Природы. Отд. Биол. – 1998. – Т.103.– № 3. – С. 10–15.
3. Крылов А.В., Завьялов Н.А. Влияние строительной деятельности бобра (*Castor fiber*) на развитие сообществ зоопланктона малой северной реки (р. Искра, бассейн Рыбинского водохранилища) // Бюллетень Моск. Общ-ва Испыт. Природы. Отд. Биол. – 1998. – Т.103. – № 5. – С. 3–7.

4. Крылов А.В., Завьялов Н.А. Роль весеннего половодья и дождевых паводков в развитии зоопланктона бобровых прудов // Экология. – 2000. – № 1. – С. 24–27.
5. Завьялов Н.А. Влияние трофической деятельности бобра на состав и структуру прибрежных лесов Дарвинского заповедника // Лесоведение. – 2002. – № 5. – С. 61–66.
6. Завьялов Н.А. Избирательное кормодобывание бобра и его влияние на разные типы прибрежных лесов Дарвинского заповедника // Лесоведение. – 2002. – № 6. – С. 43–49.
7. Крылов А.В., Завьялов Н.А. Распределение зоопланктона в малых реках в зависимости от строительной деятельности бобров // Биология внутренних вод. 2004. – № 1. – С. 48–51.
8. Завьялов Н.А. Некоторые наблюдения за маркировочным поведением бобров (*Castor fiber* L.) в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища // Бюллетень Моск. Общ-ва Испыт. Природы. Отд. Биол. – 2005. – Том 110. – № 1. – С. 12–19.
9. Завьялов Н.А., Альбов С.А., Петросян В.Г., Хляп Л.А. Горяйнова З.И. Инвазия средообразователя – речного бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне р. Таденки (Приокско-Террасный заповедник) // Российский Журнал Биологических Инвазий. – 2010. – № 3. – С. 39–61.
10. Korablev N., Puzachenko Y., Zavyalov N., Zeltukhin A. Long-term dynamics and morphological peculiarities of reintroduced beaver population in the Upper Volga Basin // Baltic Forestry. – 2011. – V. 17. – № 1. – P. 136–147.
11. Завьялов Н.А., Желтухин А.С., Кораблев Н.П. Бобры бассейна р. Тюдмы (Центрально-Лесной заповедник) – от первых реинтродукций до «идеальной» популяции // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 2011. – Т. 116. – № 3. – С. 12–23.
12. Завьялов Н.А. Особенности экологии бобров (*Castor fiber*), заселяющих водоразделы и начальные звенья гидрографической сети // Зоологический журнал. – 2012. – Том 91. – № 4. – С. 464–474.

13. Завьялов Н.А. Динамика состояния кормовой базы бобров в поселениях, прошедших несколько циклов заселения // Поволжский экологический журнал. – 2012. – № 2. – С. 196–207.

14. Петросян В.Г., Голубков В.В., Горяйнова З.И., Завьялов Н.А., Альбов С.А., Хляп Л.А., Дгебуадзе Ю.Ю. Опыт моделирования динамики численности речного бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне малой реки Таденки притока Оки (Приокско-Террасный заповедник)// Российский Журнал Биологических Инвазий. 2012. – № 3. – С. 44–60.

15. Завьялов Н.А. Бобры (*Castor fiber*, *C. canadensis*) – средообразователи и фитофаги // Успехи современной биологии. – 2013. – Том 133. – № 5. – С. 502–528.

16. Завьялов Н.А. Многолетняя изменчивость интенсивности маркировки территорий у бобров (*Castor fiber* L.) и формирование биологического сигнального поля // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 2013. – Т. 118. – № 5. – С. 3–11.

Коллективные монографии:

17. Завьялов Н.А., А.В. Крылов, А.А. Бобров, В.К. Иванов, Ю.Ю. Дгебуадзе. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. – М.: Наука, 2005 – 186 с.

18. Завьялов Н.А. Характеристика бобровых поселений // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды / Ред. А.В. Крылов, А.А. Бобров. – М.: Т-во научн. изданий КМК, 2007. – С.26-33.

19. Zavyalov N.A. Development of the beaver population in the Novgorod province and especially in Polistovo-Lovat' bog system // Restoring the European Beaver: 50 years of experience / Edited by G. Sjöberg and J.P. Boll. – Sofia-Moscow: Pensoft, 2011. – P. 101-111.

20. Zavyalov N.A. Settlement history, population dynamics and the ecology of beaver (*Castor fiber* L.) in the Darwin reserve // Restoring the European Beaver: 50 years of experience / Edited by G. Sjöberg and J.P. Boll. – Sofia-Moscow: Pensoft, 2011. – P.75–100.

21. Dgebuadze Yu.Yu., Zavyalov N.A. A preliminary study of the influence of beaver activity on fish assemblage of small low gradient streams in the Volga River // Restoring the European Beaver: 50 years of experience / Edited by G. Sjöberg and J.P. Boll. – Sofia-Moscow: Pensoft, 2011. – P. 229-240.

22. Альбов С.А., Андреева М.В., Башинский И.В., Голубков В.В., Горяйнова З.И., Дгебуадзе Ю.Ю., Завьялов Н.А., Кацман Е.А., Крылов А.В., Онипченко В.Г., Прокин А.А., Петросян В.Г., Хляп Л.А. Речной бобр как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника) /Ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Завьялов Н.А., Петросян В.Г. – М: Т-во научных изданий КМК, 2012. – 150 с.

Статьи в сборниках:

23. Щербакова А.Ю., Завьялов Н.А. Влияние локального подтопления, вызванного строительной деятельностью бобра на почвы лесной зоны // Почвенные исследования в заповедниках. Проблемы заповедного дела. – М., 1995. – Вып. 7. – С. 177–193.

24. Крылов А. В., Завьялов Н.А. Зоопланктон малой северной реки, заселенной бобрами // Гидробиологические исследования в заповедниках. Проблемы заповедного дела. – М, 1996. – Вып. 8. – С. 32–41.

25. Завьялов Н.А. Речная выдра (*Lutra lutra*) в Дарвинском заповеднике // Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье. Труды Международного совещания 1–3 февраля 1995 г., Москва. – М., 1996. – С. 153–156.

26. Завьялов Н.А. Особенности экологии речной выдры в условиях формирования Рыбинского водохранилища // Заповедное дело. Научно-методические записки комиссии по заповедному делу. – М., 1998. – Вып. 3. – С. 22–34.

27. Завьялов Н.А., Бобров А.А. Роль бобра (*Castor fiber* L.) в преобразовании лесных фитоценозов Дарвинского заповедника // Заповедное дело. Научно-методические записки комиссии по заповедному делу. – М., 1999. – Вып.4. – С. 14–35.

28. Завьялов Н.А. Современное состояние и численность речного бобра (*Castor fiber* L.) в Дарвинском заповеднике и на сопредельных территориях // Труды Первого Евро-Американского конгресса по бобру. Труды Волжско-Камского заповедника. — Казань, 2001. — Вып. 4. — С. 68–76.
29. Дгебуадзе Ю.Ю., Завьялов Н.А., Крылов А.В., Иванов В.К. Сезонное распределение рыб в "бобровых реках" Дарвинского государственного заповедника // Труды Первого Евро-Американского конгресса по бобру. Труды Волжско-Камского заповедника. — Казань, 2001. — Вып. 4. — С. 140–151.
30. Дгебуадзе Ю.Ю., Завьялов Н.А., Иванов В.К., Крылов А.В. Локальное биоразнообразие и гетерогенность среды (на примере «бобровых рек» Дарвинского заповедника) // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии: Материалы Международной конференции, г. Москва, 21–23 апреля 1999 г. / Под ред. Д.С. Павлова, М.И. Шатуновского. — М., 2000. — С. 84–91.
31. Завьялов Н.А. История заселения и современное состояние популяции бобра (*Castor fiber* L.) в Полистово-Ловатской болотной системе // Актуальные проблемы управления заповедниками в Европейской части России/ Материалы юбилейной научно-практической конференции. — Воронеж: Воронежский государственный университет, 2004. — С. 86–90.
32. Завьялов Н.А., Завьялова Л.Ф. Околоводные млекопитающие Рдейского заповедника и сопредельных территорий — некоторые первые наблюдения 2002–2004 гг. // Роль заповедников лесной зоны в сохранении и изучении биологического разнообразия европейской части России (Материалы научно-практической конференции, посвященной 70-летию Окского государственного природного биосферного заповедника). Труды Окского государственного природного заповедника. — Рязань, 2005. — Вып. 24. — С. 611–619.
33. Завьялов Н.А. О необходимости продолжения изучения бобров в заповедниках России // Заповедники России и устойчивое развитие. Труды

Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. – Великие Луки, 2007. – Выпуск 5. – С. 78–86.

34. Завьялов Н.А. Бобры – ключевые виды и экосистемные инженеры // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Лекции и материалы докладов Всероссийской школы-конференции. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 18–21 ноября 2008 г. – Изд-во ООО «Ярославский печатный двор», 2008. – С. 4–24.

35. Дгебуадзе Ю.Ю., Скоморохов М.О., Завьялов Н.А. Предварительные материалы по рыбному населению малой «бобровой реки» Новгородской области // Труды государственного природного заповедника «Рдейский». – Великий Новгород, 2009. – Вып. 1. – С. 173–186.

36. Завьялов Н.А. Особенности маркировочного поведения и дендроактивности бобров (*Castor fiber* L.) на реке Редья (Новгородская область) // Труды государственного природного заповедника «Рдейский». – Великий Новгород, 2009. – Вып. 1. – С. 187–201.

37. Цветков А.И., Завьялов Н.А. Краткая характеристика бобрового населения реки Ильд (Ярославская область) // Труды государственного природного заповедника «Рдейский». – Великий Новгород, 2009. – Вып. 1. С. 202–218.

38. Завьялов Н.А. Средообразующая деятельность бобра: новые работы и гипотезы // Исследования бобров в Евразии: сборник научных трудов / ГНУ ВНИИОЗ им. Проф. Б.М. Житкова РАСХН / Отв. ред. А.П. Савельев. – Киров: «Альфа-Ком», 2011. – Вып.1. – С. 41–52.

39. Завьялов Н.А., Лецко И.В. Бобр в Рдейском заповеднике и на сопредельных территориях // Исследования бобров в Евразии: сборник научных трудов / ГНУ ВНИИОЗ им. Проф. Б.М.Житкова РАСХН / Отв. ред. А.П. Савельев. – Киров: «Альфа-Ком», 2011. – Вып.1. – С. 115–120.

40. Горяйнова З.И., Петросян В.Г., Завьялов Н.А., Панкова Н.Б. Модели динамики численности локальных популяций речного бобра (*Castor fiber* L.) // Математическое моделирование в экологии / Материалы Второй

национальной конференции с международным участием, 23–27 мая 2011 г. Пущино, ИФБ и БПП РАН. С. 78–80.

41. Кораблев Н.П., Пузаченко Ю.Г., Желтухин А.С., Завьялов Н.А. Многолетняя динамика численности реинтродуцированной популяции бобра (*Castor fiber* L.) на охраняемой территории Центрально-Лесного заповедника // Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Динамика многолетних процессов в экосистемах Центрально-Лесного заповедника. / Под редакцией А.С. Желтухина. – Великие Луки, 2012 – Вып. 6. – С. 257–271.

42. Завьялов Л.Ф., Завьялов Н.А. Фауна млекопитающих Рдейского заповедника и его охранной зоны // Труды государственного природного заповедника «Рдейский». – Великий Новгород, 2013. – Вып. 2. – С. 18–45.

43. Завьялов Н.А. Биологическое сигнальное поле бобров (*Castor fiber*): его элементы, структура и функции // Биологическое сигнальное поле млекопитающих: коллективная монография / Под ред. А.А. Никольского, В.В. Рожнова. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. – С. 96–108.

44. Завьялов Н.А. Речной бобр в Дарвинском заповеднике // Проблемы изучения и охраны заповедных природных комплексов. Материалы научной конференции посвященной 60-летию Хоперского заповедника. – Изд-во Воронежского университета, 1995. – С. 122–123.

45. Завьялов Н. А. Современное состояние и численность речного бобра (*Castor fiber* L.) в Дарвинском заповеднике и на сопредельных территориях // Чтения памяти профессора В. В. Станчинского, Смоленск, 2000. Смоленск: Изд-во СГПУ, 2000. – Вып. 3. – С. 118–121.

Тезисы докладов на совещаниях и конференциях: всего 31.