

Министерство природных ресурсов и экологии РФ
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственный природный заповедник «Рдейский»

Н.А. Завьялов

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

**Труды Государственного
природного заповедника «Рдейский»**

Выпуск 3



Великий Новгород
2015

ББК 28.69
УДК 599.322.3
3 13

Завьялов Николай Александрович
3 13 Средообразующая деятельность бобра (*Castor fiber* L.) в европейской части России / Труды Государственного природного заповедника «Рдейский». Вып. 3. – Великий Новгород, 2015. – 320 с.

ISBN 978-5-9903578-4-6

В монографии приведены результаты комплексного изучения средообразующей деятельности обыкновенного бобра в экосистемах малых рек на фазах роста численности и при достижении максимальных значений численности и плотности населения. Исследования проводились в 1987–2012 гг. в заповедниках европейской части России – Дарвинском, Рдейском, Центрально-Лесном, Приокско-Террасном. На примере модельных территорий охарактеризованы современные тенденции развития бобровых популяций. Особое внимание уделено анализу формирования видоспецифичного биологического сигнального поля бобров и его значению для регулирования внутривидовых взаимоотношений. Проанализированы влияние бобровых плотин на режим почвенно-грунтовых вод и физико-химические характеристики почв; влияние трофической и строительной деятельности бобров на растительный покров; реакция других организмов на проведенные бобрами преобразования среды. Сформулированы общие закономерности воздействия бобров на среду обитания.

Книга рассчитана на экологов, териологов, специалистов в области охраны и рационального использования природных ресурсов, студентов биологических факультетов.

ББК 28.69
УДК 599.322.3

Ответственный редактор: *канд. биол. наук Л.А. Хляп*

Рецензенты:

докт. биол. наук, профессор П.И. Данилов, ФГБУН Институт биологии КарНЦ РАН

докт. биол. наук Б.В. Ромашов, Воронежский государственный природный биосферный заповедник им. В.М. Пескова

Печатается по решению Научно-технического Совета Государственного природного заповедника «Рдейский»

На обложке фото А. Левашова.

ISBN 978-5-9903578-4-6

© Завьялов Н.А., 2015

© Государственный природный заповедник «Рдейский», 2015

СОКРАЩЕНИЯ

- БСП – биологическое сигнальное поле
ВМ – визуальные метки (закусы)
ДГЗ – Дарвинский государственный природный биосферный заповедник
ЗМ – запаховые метки
КА – коэффициент агрегированности
КС – количество стволов
МП – маркировочная площадка
ПЛБС – Полистово-Ловатская болотная система
ПТЗ – Приокско-Террасный государственный природный биосферный заповедник
ПУМ – площадки усиленного мечения
СПС – сумма площадей сечений
СХ – сигнальные холмики
УВ – уровень воды в речном русле
УГВ – уровень грунтовых вод
ЦЛГЗ – Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник
ЦМК – центральное место кормежки
D – относительная плотность рыб на единицу рыболовного усилия
M-W – критерий Манна-Уитни
 r – параметрический коэффициент корреляции
 r_s – непараметрический коэффициент корреляции Спирмена
W – критерий Уилкоксона
кв. – квартал
пос. – поселение
ст. – станция отбора проб

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	6
Глава 1. Бобры (<i>Castor fiber</i> , <i>C. canadensis</i>) – средообразователи и фитофаги: обзор литературы	9
1.1. Обзор современных концепций средообразующей деятельности	9
1.2. Особенности экологии бобров, важные для понимания их средообразующей деятельности	22
1.3. Бобр как экосистемный инженер	30
1.4. Бобр как фитофаг	47
1.5. Долговременные изменения растительного покрова	52
1.6. Выводы по главе	55
Глава 2. Методы сбора и обработки данных	58
2.1. Характеристика бобрового населения	58
2.2. Изучение маркировочной деятельности бобров	60
2.3. Изучение уровня грунтовых вод и почв	61
2.4. Оценка влияния строительной и кормодобывающей деятельности бобра на древесно-кустарниковую растительность	62
2.5. Оценка реакции зоопланктона на средообразующую деятельность бобра	64
2.6. Оценка влияния деятельности бобра на население рыб	64
2.7. Статистическая обработка	65
Глава 3. Районы исследований	66
3.1. Дарвинский заповедник (ДГЗ)	66
3.2. Полистово-Ловатская болотная система (ПЛБС): Рдейский заповедник	70
3.3. Центрально-Лесной заповедник (ЦЛГЗ)	74
3.4. Приокско-Террасный заповедник (ПТЗ)	75
Глава 4. Современные тенденции развития бобровых популяций: саморасселение, освоение пессимальных местообитаний, малых рек и водоразделов, повторное заселение	79
4.1. Заселение бобрами Дарвинского заповедника	81
4.2. Заселение бобрами ПЛБС	98
4.3. Бобры реки Тюдмы (Центрально-Лесной заповедник)	110
4.4. Бобры реки Таденка (Приокско-Террасный заповедник)	116
4.5. Обсуждение	127
4.6. Выводы по главе	135
Глава 5. Формирование видоспецифичного биологического сигнального поля и его значение для регулирования внутривидовых взаимоотношений	137
5.1. Элементы БСП бобров и принятая терминология	138
5.2. Характеристика объектов и результаты	140
5.3. Обсуждение	154
5.4. Выводы по главе	167

Глава 6. Жизнедеятельность бобра как фактор почвообразования	169
6.1. Влияние бобровых плотин на ход уровня воды малой реки и динамику почвенно-грунтовых вод	170
6.2. Изменения физико-химических свойств почв под влиянием подтопления	174
6.3. Обсуждение	176
6.4. Выводы по главе	180
Глава 7. Влияние трофической и строительной деятельности бобров на растительный покров	181
7.1. Модельные поселения	182
7.2. Результаты	187
7.3. Обсуждение	200
7.4. Выводы по главе	215
Глава 8. Реакция других организмов на проведенные бобрами преобразования среды	216
8.1. Зоопланктон	217
8.2. Рыбы	235
8.3. Общие закономерности влияния средообразующей деятельности бобров на водные экосистемы равнинных малых рек	248
8.4. Выводы по главе	252
Заключение	253
Summary	258
Фото	264
Список литературы	294

ВВЕДЕНИЕ

Широкомасштабные реинтродукции обыкновенных¹ (речных) бобров (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) на территории Советского Союза начались с 1927 г. (Жарков, 1968; 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 последующие годы расселение сократилось до минимума: за 1986–1997 гг. было расселено только 112 животных (Сафонов, Савельев, 2001). Интенсивность воспроизводства популяций обыкновенного бобра в восстановленном ареале обитания составляла от 4.5% среднегодового прироста в северных районах европейской тайги до 32% в западных районах зоны смешанных лесов Европейской части России (Лавров, 1975). В настоящее время поголовье бобра в России стабильно увеличивается за счет их самостоятельного расселения на незанятые водоемы, и уплотнения сформировавшихся популяций (Гревцев, 2011). В 2010 г. в России насчитывалось 600–650 тыс. обыкновенных бобров (Борисов, 2011). Задача сохранения и восстановления бобра как промыслового вида успешно решена. Восстановление численности бобра происходило одновременно с его изучением, поэтому экологические последствия восстановления бобра были предметом исследований в прошлом, являются ими в настоящем и будут привлекать новых исследователей в будущем. Интерес к бобру сохраняется постоянно, поскольку фактически реинтродукция обыкновенного бобра – это грандиозный эксперимент, осуществленный в масштабах огромной и разнообразной по природным условиям территории (Жарков, 1968).

В Северной Америке период отсутствия бобра (*C. canadensis*) составлял лишь несколько десятилетий (Pringle et al., 1988), а его возвращение привело к драматическим изменениям в местных экосистемах (Naiman et al., 1986, 1994). Бобры известны как средообразователи (ключевые виды, экосистемные инженеры) создающие специфические нарушения в поймах малых рек и на берегах водоемов. Создаваемая бобрами, изменчивая во времени и пространстве мозаика местообитаний – важный детерминант развития водосборов Северной Америки (Pringle et al., 1988). Возможно, что и обыкновенный бобр выполнял сходную роль в Европе. Однако исчезновение бобра в Европе произошло так давно, а экосистемы изменились настолько сильно, что реинтродукцию скорее «следует рассматривать как внедрение в сложившийся биоценоз нового для него вида» (Жарков, 1968, с. 26). В Южной Америке и Европе, где бобры – инвазийные виды, их экологическая роль, воз-

¹ Видовое название приведено по: Млекопитающие России..., 2012.

можно, будет отличаться от той, которую канадский бобр играет в Северной Америке (Baker, Hill, 2003).

В истории восстановления численности и ареала обыкновенного бобра на территории б. СССР заповедники играли особую роль: три заповедника (Березинский, Воронежский, Кондо-Сосьвинский) были созданы специально для охраны бобров, а многие другие стали местом первых реинтродукций и источником для расселения бобров в своих регионах (Жарков, Соколов, 1967). Интродукция бобров на территории заповедников интересна тем, что известны места выпуска, количество, пол и возраст выпущенных животных; организованы их охрана и учеты; проводится мониторинг состояния окружающей среды. Изучение временной динамики локальных популяций бобра в заповедниках России, расположенных в различных природных зонах, с разными уровнями кормовых ресурсов, различными параметрами гидрологических сетей, наличием или отсутствием крупных хищников и др. экологических факторов, позволит получить количественную характеристику общей картины процесса восстановления этого вида в России.

Большая часть современного ареала обыкновенного бобра (Жарков, Соколов, 1967) лежит в регионах с высокой степенью антропогенной трансформации экосистем. Территория современных заповедников до их создания также подвергалась антропогенным изменениям, особенно в европейской части России. Последнее обстоятельство затрудняет оценку эталонных качеств ООПТ, осложняет установление точки отсчета необходимой для анализа многолетних динамических процессов в экосистемах (Соколов и др., 1997). Возвращение бобра приводит к восстановлению того режима существования экосистем, который был на малых реках и их берегах с момента отступления ледников и примерно до I тысячелетия н.э., пока не началось заметное снижение численности бобров, завершившееся к XVI–XVIII вв. почти полным их исчезновением (Дьяков, 1975; Лавров, 1981; Дежкин и др., 1986). На протяжении всего голоцена бобр был обязательным компонентом околоречных экосистем, однако, нельзя не признать, что мы плохо себе представляем характерные особенности организации этих «бобровых экосистем», их структуру и динамику.

Целью данной книги является комплексная оценка средообразующей роли бобра в экосистемах малых рек на фазах роста численности и при достижении максимальных значений численности и плотности населения бобров.

Исследования средообразующей деятельности бобра – это комплексная работа, выполненная при участии и с помощью специалистов соответствующего профиля. Исследования почв выполнялись сов-

местно с С.С. Зуевой и А.Ю. Щербаковой под руководством Л.О. Карпачевского. Реакция зоопланктона на деятельность бобра – совместные исследования с А.В. Крыловым. Тесное сотрудничество с Ю.Ю. Дгебуадзе и М.О. Скомороховым позволило оценить воздействие бобра на рыбное население малых рек. Сбор и обработка данных по долговременной динамике численности и современному состоянию бобрового населения выполнялась совместно с А.С. Желтухиным, Н.П. Кораблевым, Ю.Г. Пузаченко, С.А. Альбовым. Л.А. Хляп, В.Г. Петросяном, З.И. Горяйновой. В разные годы совместные полевые исследования проводились с участием В.К. Иванова, А.А. Боброва, Е.В. Чемерис, А.И. Цветкова, И.В. Лецко, Н.Н. Жгаревой. Автор глубоко признателен всем за помощь и участие в работе.

Особая благодарность Б.Д. Абатурову, который всячески поддерживал исследования на разных стадиях их реализации.

Автор выражает свою благодарность администрации и сотрудникам заповедников, помогавшим в изучении средообразующей деятельности бобров, и особенно 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, 15-04-06423; INTAS №01-168, Глобального экологического фонда (Соглашение II-B/23 от 1.04.1999).

Наконец, автор выражает свою искреннюю признательность В. Чаликову и А. Левашову за помощь при подготовке иллюстраций, и Н.Н. Дергуновой за перевод.

ГЛАВА 1. БОБРЫ (*CASTOR FIBER*, *C. CANADENSIS*) – СРЕДООБРАЗОВАТЕЛИ И ФИТОФАГИ: ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Обзор современных концепций средообразующей деятельности

Несмотря на широкое использование терминов «средообразование», «средопреобразование», «средообразователь» однозначного общепринятого значения они не имеют. Связано это, по-видимому, с тем, что указанные термины, обозначая вполне конкретный процесс изменения среды в результате жизнедеятельности живых организмов, охватывают слишком широкий круг участников и последствий происходящих изменений.

Средообразующая деятельность каждой особи проявляется в том, что она в чем-то обедняет и в то же время, наоборот, обогащает свою эдасферу², остающуюся даже после ее создателя (Стебаев и др., 1993).

Концепция «эдификаторов» разработана геоботаниками – лесоведами и приобрела большую популярность в нашей стране. В.Н. Сукачев (1928), отмечая разную роль растений в организации растительных сообществ, выделил следующие т. н. «фитосоциальные типы». Эдификаторы – строители сообщества и ассектаторы – соучастники в построении сообществ, мало влияющие на создание среды внутри сообщества. В зависимости от особенностей среды, один и тот же вид может быть в разных сообществах как эдификатором, так и ассектатором.

«Таким образом, мы видим, что растительное сообщество, как и отдельное растение, предъявляя известные требования к условиям существования, от них зависит, и, наоборот, как и отдельное растение, так и целое сообщество оказывают влияние на среду... что внутри сообщества создаются совершенно иные климат и почва, что растительное сообщество видоизменяет в сильной степени те внешние факторы существования, которые характеризуют место, на котором существует растительное сообщество...

Во многих случаях это изменение среды растительным сообществом идет так глубоко, что количественное усиление или ослабление какого-либо фактора внешней среды, вызываемое растительным сообществом, делается уже качественным, и можно говорить о создании под влиянием последнего нового фактора» (Сукачев, 1928, с. 85).

Эта концепция нашла широкое применение и активно использовалась в экологии растений и растительных сообществ. Т.А. Работнов (1978) следующим образом обобщил взгляды отечественных ботаников на средообразующую деятельность растений:

² Среда вокруг каждой особи, обедненная веществами ею поглощаемыми и обогащенная ее отбросами (Стебаев и др., 1993, с. 33).

1. Каждый вид растений своеобразен по средообразующей деятельности. У особей одного и того же вида она изменяется в зависимости от их возраста, состояния, периода жизненного цикла, количественного участия растения в фитоценозе и консортивных связей. Не всегда доминанты являются наиболее сильными средообразователями.

2. Жизнедеятельность растений приводит как к временным (текущим) изменениям, так и к постепенно накапливающимся (кумулятивным), сохраняющимся и после устранения влияния растений. Кумулятивное средообразующее влияние растений в значительной мере зависит от действующих на биоценозы факторов. Оно может полностью устраняться или, наоборот, усиливаться в зависимости от того, в каких условиях существует фитоценоз.

3. Существует предел – «ареал средообразующей деятельности» растений (особей, популяций).

4. Результатом средообразующей деятельности является создание гетерогенной среды и изменение всех основных экологических факторов. Создаваемая мозаика наиболее заметна в лесах в силу долговечности деревьев и большей мощности их надземных и подземных органов.

5. Средообразующее воздействие растений относится к трансбиотическим взаимодействиям и тесно связано с воздействием растений друг на друга через: а) конкуренцию из-за средств жизни; б) прижизненные выделения и аллелопатию; в) вещества, образующиеся в результате разложения отмерших растений.

Взаимодействия растений посредством изменения среды – это наиболее универсальный и широко распространенный тип взаимоотношений растений при их совместном существовании (Горышина, 1979).

Симфизиологические связи. Изучение средообразования неизбежно сопряжено с анализом межпопуляционных взаимодействий, классификация которых предложена В.Н. Беклемишевым (1951). Автор классификации подчеркивал сложность и неоднозначность существующих связей, их полифункциональность, отмечал наличие систем связей и цепей связей. По В.Н. Беклемишеву (1951) симфизиологические (межпопуляционные) связи – это длительные взаимодействия между популяциями различных видов, входящих в состав биогеоценоза, так или иначе влияющих на численность и биологический состав хотя бы одной из этих популяций. Здесь мы упомянем лишь 1 из 4 главных прямых связей:

Прямая топическая – это связь по кондиционированию среды. «Под кондиционированием среды мы будем здесь разуметь создание одним организмом (кондиционирующий вид) физических или хими-

ческих условий, благоприятных или неблагоприятных для другого (зависимый вид)».

Большинство топических связей, по мнению В.Н. Беклемишева, односторонни: они жизненно важны для зависимого вида, но не имеют значения для кондиционирующего вида.

В.Н. Беклемишев (1951) считал, что важно не только установить характер связи, но проводить и дальнейшие исследования, важнейшие направления которых следующие: 1) установить системы связей между отдельными видовыми популяциями и изучить структуры этих систем связей; 2) установить весь круг связей вида в биоценозе; 3) изучить систему приспособлений, возникающих у организмов, в связи с важнейшими типами связей и системами связей; 4) количественно изучить экстенсивности и интенсивности связей. Необходимо отметить, что, несмотря на то, что эта работа опубликована более 60 лет назад, поставленные вопросы до сих пор остаются неразрешенными.

Концепция биологического сигнального поля (БСП) была предложена Н.П. Наумовым. «Сигнальное (биологическое) поле можно определить как совокупность результатов специфических и неспецифических воздействий организмов на окружающую среду, меняющих ее структуру и состояние» (Наумов, 1973, с. 809). Главной задачей концепции является исследование вклада коммуникативных процессов в организацию структуры и функционирования надорганизменных систем, таких как популяции, сообщества и биоценозы (Никольский, 2013). «Изменённая воздействием организмов среда становится неотъемлемой частью экосистем, т.е. пространственной основой популяций и биоценозов. Через атмосферу, воду, грунт и почву биотопа от одних особей к другим передаются не только вещества и энергия, но и информация, накопление которой увеличивает устойчивость надорганизменных систем» (Наумов, 1973, с. 809).

«При этом среда, храня в себе суммированные и, как правило, интегрированные следы жизнедеятельности организмов, аккумулирует, перерабатывает и хранит эту информацию, т.е. служит своеобразным «аппаратом памяти» этих систем, одновременно выполняя и роль канала не направленной передачи информации» (Наумов, 1973, с. 809).

Главными функциями БСП являются: 1) организация пространственной активности животных, управление траекторией использования ими территории, с находящимися на ней ресурсами; 2) передача информации в ряду поколений о пространственной структуре популяций и об использовании предшествующими поколениями территории; 3) организация расселения молодых животных; 4) реализации видами занимаемой ими экологической ниши (Никольский, 2013).

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. Считывая информацию «долгоживущих сигналов» новые поколения животных воспроизводят пространственную структуру популяций своих предшественников и вносят свой вклад в поддержание сигнального поля. Матрица стабильных и комплекс нестабильных элементов представляют собой постоянно или временно действующие «очаги стимуляции» в поле восприятия животного, канализующие его активность (Ванисова, Никольский, 2012).

Таким образом, в концепции БСП основное внимание уделено не физической модификации среды в результате средообразования, а изменениям информационной насыщенности местообитаний и реализации обратных связей от преобразованного местообитания к средообразователю. Концепция БСП не получила широкого распространения, что связано со множеством методических трудностей ее реализации (Ванисова, Никольский, 2012).

Концепция «ключевых видов». Термин «ключевой вид» был введен Р. Пэйном (Pain, 1969) для характеристики роли хищника – морской звезды *Pisaster* в сообществе морских беспозвоночных, обитающих в каменистой литорали. «Эти отдельные популяции являются ключевыми для структуры сообществ; целостность и временная устойчивость сообществ определяется их активностью и обилием» (Pain, 1969).

Термин «ключевой вид» быстро завоевал популярность среди биологов и использовался много шире его первоначального значения. На основе анализа множества работ Скотт-Миллз с соавт. (Scott Mills et al., 1993) выделили 5 основных типов ключевых видов (табл. 1.1).

Столь широкая трактовка «ключевого вида» показывает, что целый широкий пласт биологической науки, связанный с изменением местообитаний, нетрофическими взаимодействиями организмов в сообществах остался без соответствующей теоретической разработки, и до сих пор не имеет специфической терминологии. Широкое применение термина и его множественное толкование также показали, что биологи осознают масштабность, значимость и повсеместность таких процессов и явлений.

Позже были сделаны попытки уточнить термин «ключевой вид». Например, «ключевой» – это вид, чье влияние на сообщество непропорционально большое по сравнению с его (вида) обилием (Power et al., 1996), или вид, выполняющий уникальные функции, не выполня-

Таблица 1.1.

Основная роль «ключевого вида» в сообществе, и последствия изъятия такого вида (по материалам из Scott Mills et al., 1993)

Роль ключевого вида	Последствия изъятия ключевого вида из сообщества
Ключевой хищник	Увеличение численности одного или нескольких консументов (конкурентов), которые последовательно истребляют несколько жертв (конкурентов)
Ключевая жертва	Могут исчезнуть другие виды, более чувствительные к хищничеству, популяция хищников может погибнуть
Ключевое растение	Исчезновение зависимых животных, в том числе и потенциальных опылителей и распространителей семян
Ключевая связь	Снижение возобновления у некоторых определенных растений с последующей утратой возможности размножаться
Ключевой модификатор	Утрата структур (материалов), которые влияют на тип местообитаний и потоки энергии; исчезновение видов, зависящих от конкретных сукцессионных местообитаний и ресурсов

емые другими видами или процессами (Kotliar, 2000). Или, например, определение, предложенное О.В. Смирновой (2004, с. 19): «К ним (ключевым видам) относятся виды разных трофических групп и разного систематического положения, которые образуют крупные и длительно существующие популяционные мозаики и включают в циклы поколений большую (по сравнению с другими видами) порцию энергии и вещества».

Определенная сложность состоит в том, что невозможно определить «ключевой вид» априори. Например, в случае изъятия «ключевого вида», в сообществе исчезает примерно 50% видов, но эта утрата не является надежным критерием, поскольку такие же изменения могут произойти в сообществе и после изъятия нескольких «неключевых» видов (Scott Mills et al., 1993). Возможно, что «ключевые» – это виды с высокой скоростью потребления по сравнению с продукцией жертв и различным влиянием на потенциальных доминантов (Power et al., 1996). Для определения «ключевых видов» предлагалось измерять силу воздействия вида на сообщество через соответствующий индекс, и проводить эксперименты с изъятием потенциального ключевого вида

и мониторингом реакции оставшихся членов сообщества. Однако такой подход требует измерения всех потенциальных взаимодействий в сообществе (что вряд ли возможно); физически невыполнимой повторности экспериментов, обдуманного набора видов, реагирующих на изъятие, и анализа временной шкалы, в течение которой будет отслеживаться реакция. При этом сохраняется вероятность отнесения к категории «ключевых» субъективного набора видов и пропуска реально значимых (Scott Mills et al., 1993).

Определенные сложности составляет и изменчивость статуса ключевого вида. Ключевая роль вида проявляется не во всех точках его ареала, а лишь при определенных обстоятельствах, зависит и от взаимодействующих видов, и от физической среды, ограничивающей такие взаимодействия (Power et al., 1996). Ключевой статус вида находится в нелинейной зависимости от его обилия: существует популяционный уровень, выше и ниже которого ключевые виды не работают (Kotliar, 2000).

Несмотря на имеющиеся спорные моменты, концепция «ключевых видов» существует уже более 30 лет, и принесла несомненную пользу. Она привлекла внимание исследователей к изучению сильных взаимодействий между компонентами экосистем; показала, что только малое количество видов характеризуется сильным воздействием, влияющим на среду и сообщество. Такие виды имели и имеют природоохранное значение и помогают формированию природоохранной политики (Scott Mills et al., 1993).

Концепция метабиоза. Метабиоз есть форма экологических связей, при которых один организм (видовая популяция) влияет на другой организм (видовую популяцию) посредством преобразования среды обитания (Тиунов, 2007).

Основные характеристики метабиотических связей по А.В. Тиуну (2007):

1. Метабиотические связи возникают между живыми организмами (видами и популяциями). Количественной мерой напряженности метабиотической связи служит не масштаб или степень модификации среды кондиционирующим видом, но вызываемые этими модификациями изменения функциональных или популяционных параметров зависимых видов.

2. Метабиотические связи осуществляются посредством модификации кондиционирующим видом среды обитания зависимых видов.

3. Метабиотические связи могут действовать как при тесном соседстве, так и на большом удалении участников в пространстве или во времени.

4. Метабиотические связи могут быть диффузными или связывать вполне определенные пары или группы участников.

5. В общем случае воздействие кондиционирующего вида на зависимые неизбирательно и неспецифично. Однако зависимые виды часто вырабатывают специальные адаптации к определенным модификациям среды.

6. Положительное или отрицательное обратное влияние зависимых видов на кондиционирующий возможно, но не имеет принципиального значения для характеристики связи.

Таким образом, в концепции метабиоза, как и в концепции «ключевых видов» реакцией на произведенные изменения является реакция зависимого вида (или видов).

Концепции «экосистемных инженеров» посвящены статьи Джонса с соавт. (Jones et al., 1994, 1997).

«Экосистемные инженеры – это организмы, которые прямо или опосредованно контролируют доступность ресурсов для других организмов через изменения физического состояния биотических или абиотических материалов. Экосистемный инжиниринг (ecosystem engineering) – это физическая модификация, поддержание или создание местообитаний (Jones et al., 1997).

Авторы выделяют два главных типа инженеров: автогенные – изменяют среду своими собственными живыми или мертвыми тканями; аллогенные – изменяют среду, переводя живые и неживые материалы из одного состояния в другое.

Изначально предполагалось (Jones et al., 1994), что значимость деятельности инженеров будет меняться в зависимости от пространственной и временной шкалы оценки. При этом 6 факторов будут наиболее важными для деятельности инженеров: время (в пересчете на особь) активности отдельного организма; плотность популяции инженера; локальное и региональное распределение популяций инженера; продолжительность периода обитания инженеров на участке; долговечность сооружений, результатов и воздействий в отсутствие их создателя; количество и типы ресурсов, измененных инженером и количество других видов, зависящих от этих ресурсов.

Т.е. наиболее очевидный инжиниринг характерен для видов с большими в пересчете на особь воздействиями, живущими с высокой плотностью, на больших участках длительное время, создающими структуры которые существуют тысячелетия и воздействуют на разнообразные ресурсы.

Конечный результат деятельности инженеров – это измененные местообитания. Однако априори невозможно предсказать будут

ли такие измененные местообитания богаче или беднее по видовому составу, чем неизменные. «Ответ будет зависеть от диапазона и типа происходящих изменений, контролируемых ресурсов и степени адекватности этих ресурсов для поддержания существования видов в этом новом местообитании. Возможно, или нет предсказать такие влияния в будущем – остается неизвестным» (Jones et al., 1997). Т.е. так называемая «контекстная зависимость», или зависимость от суммы локальных обстоятельств, впервые отмеченная еще при обсуждении роли эдификаторов в растительных сообществах (Работнов, 1978), или животных в открытых ландшафтах (Залетаев, 1976) для инженеров также важна. Контекстная зависимость проистекает из базовых характеристик абиотической среды, способа (метода), которым среду первоначально модифицировали, ответов других организмов на эти абиотические изменения (Wright, Jones, 2006).

Успех концепции во многом обусловлен тем, что авторы сразу же попытались встроить её в современную систему знаний и обсудили сходство и различие «экосистемных инженеров» с другими родственными концепциями: нарушения, динамика пятен, продукты деятельности растений и животных, расширенные фенотипы, ключевые виды. Потенциальный вклад концепции в базовые экологические теории приведен в табл. 1.2.

Концепция экосистемных инженеров сфокусирована на конкретном, хотя и сильно изменчивом, механистическом двумерном пути, посредством которого организмы взаимодействуют друг с другом. Прежде всего, через неассимляторное влияние на абиотическую среду, во-вторых, через влияние этих абиотических изменений среды на другие организмы или совместные биотически-абиотические процессы. Концепция умышленно избегает соединения процесса и результатов, чтобы можно было выявить и проанализировать случайности. Разделение процессов и последствий помогает сделать реальность более прогнозируемой (Wright, Jones, 2006). В общих чертах различие между инженерами и ключевыми видами состоит в том, что первые сфокусированы на процессе, вторые на результате. Для прогноза, где и когда ключевой вид будет иметь наибольшее влияние, требуется понимание суммарного воздействия организма на все сообщество, в котором он существует. Такие суммарные воздействия трудно спрогнозировать в силу открытой, обусловленной множеством причин и зависимостей природой экологических систем (Wright, Jones, 2006).

Как и ранее, создатели концепции не могли априори предсказать, какой из видов будет важным инженером, при каких обстоятельствах инжиниринг будет наиболее значимым (Jones et al., 1997). Тем не менее,

Таблица 1.2.

Вклад концепции в базовые экологические теории
(по Hasting et al., 2007)

Уровень организации	Что дает концепция
Особи и виды	Помогает учесть абиотическую изменчивость
Популяции	Помогает понять механизмы и последствия плотностной зависимости. Поскольку инженеры могут создавать циклы деградации местообитаний и их восстановления, то последние могут повлиять и на популяционные циклы самого инженера (если он есть в системе) и/или на популяционные циклы организмов, зависящих от преобразованной среды. Может помочь объяснить успех инвазий видов.
Сообщества	Помогает понять изменения гетерогенности среды, как в измененных пятнах, так и на уровне ландшафта. Может изменить интерпретацию трофических взаимодействий: инженеры влияют на пространственную организацию пищевых сетей; пищевые сети объясняют только часть истории взаимодействий между видами и средой
Экосистемы	Проясняет конкретные формы влияния потоков энергии и питательных веществ в границах и между экосистемами

очевидный прогресс состоит в том, что авторы попытались понять: почему инженеры могут иметь ограниченное влияние или же не иметь его вовсе; как много преобразований среда может позволить провести инженерам или, где предел возможностей инженеров; в какой мере инжиниринг может влиять на эволюционные процессы (Wright, Jones, 2006; Hasting et al., 2007).

Колоколообразная модель Райта и Джонса (Wright, Jones, 2004) показывает зависимость между продуктивностью и видовым богатством экосистем (рис. 1.1). Эта модель также показывает, что влияние на видовое богатство одного и того же инженера может зависеть от положения экосистемы на градиенте продуктивности. Инженер, увеличивающий продуктивность в малопродуктивной системе, может увеличивать видовое богатство; увеличение продуктивности в высокопродуктивной системе приведет к снижению видового богатства (рис. 1.1.A). В то же время, деятельность инженера, создающего малопродуктивные пятна, увеличит видовое богатство в высокопродуктивной среде и снизит в малопродуктивной (рис. 1.1.B). Эта модель показывает, что инженеры, по-видимому, имеют сходное влияние на видовое богатство независи-

мо от своей таксономической принадлежности и трофического положения. Еще более важно, что одни и те же инженеры, действующие в экосистемах с разной продуктивностью, могут оказывать разные воздействия на видовое богатство, даже если изменение среды производится одним и тем же способом (Wright, Jones, 2004).

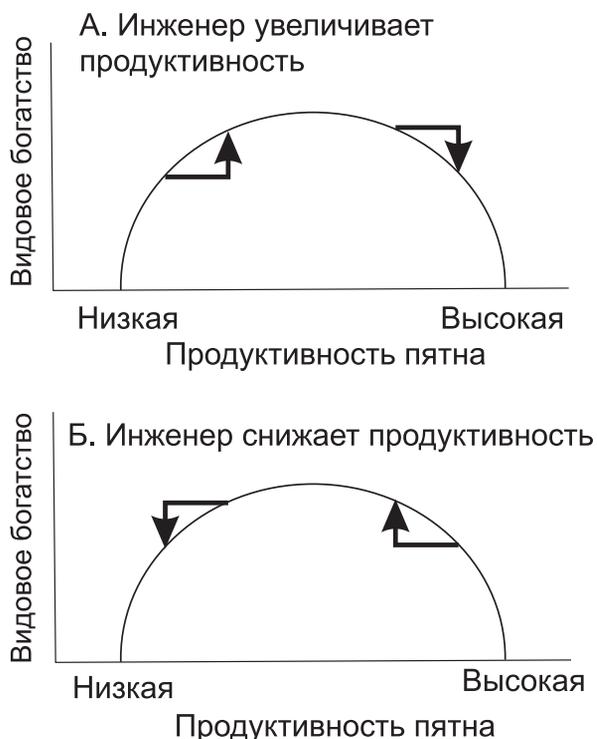


Рис. 1.1. Концептуальная модель Джонса и Райта (Wright, Jones, 2004).

Роль и значение деятельности инженеров будут изменяться и в градиенте условий среды. В мягких условиях среды, когда сильно развита конкуренция, или высок пресс хищников, инженеры поддерживают экосистемные процессы, создавая свободное от хищников или конкурентов пространство. В суровых условиях среды деятельность инженеров способствует смягчению неблагоприятных биотических и абиотических факторов и расширению реализованной ниши зависимых организмов (рис. 1.2).

Характерной особенностью деятельности инженеров является т.н. наследуемое влияние, т.е. их воздействия могут продолжаться дольше времени жизни самого инженера. Отсюда следует необходимость изучения влияния инженеров в более крупном пространствен-

Важнейшие процессы структурирования сообществ

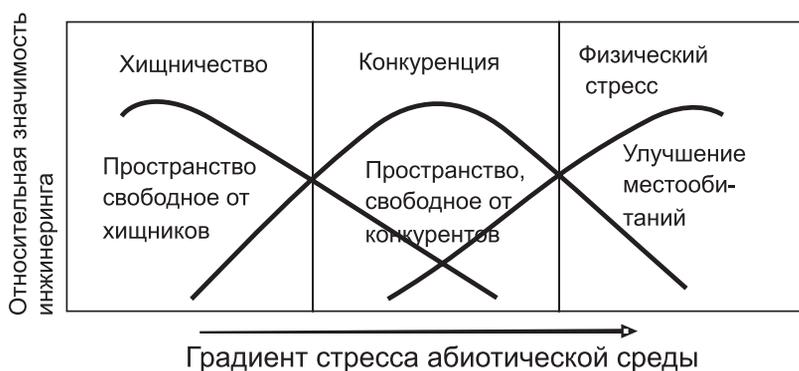


Рис. 1.2. Модель Крайна и Бертнесса (Crain, Bertness, 2006), объясняющая потенциальное значение деятельности инженеров в зависимости от условий среды.

но-временном масштабе, чем это делалось ранее. С учетом того, что пространственно мобильные инженеры могут вернуться на участок и вновь переделать его, конечная пространственная и временная динамика, по-видимому, достаточно сложны (Hasting et al., 2007).

Внедрение чуждых видов в сообщества, особенно, если это виды с ярко выраженными способностями к преобразованию среды обитания, может помочь понять роль инженеров в экосистемах. Анализ обширной литературы по биологическим инвазиям показал, что инвазионные инженеры могут влиять на (1) доступность и потоки питательных веществ через изменение биогехимических циклов; (2) потоки энергии через пищевые сети; (3) доступность и качество физических ресурсов в экосистеме; (4) режимы нарушений в экосистеме. Большой объем данных указывает на положительную взаимосвязь изменения сложности местообитаний и биологического разнообразия и обилия. Обычно это наблюдается в результате инвазии автогенных инженеров – растений или животных. Снижение плотности/разнообразия отмечено в случае, когда инвазионные виды (чаще животные) разрушали имеющиеся структуры. Реакция на инвазионных инженеров, хотя бы отчасти, будет зависеть от пространственного масштаба оценки, при этом требуется разработка биологически осмысленного показателя структуры местообитаний, чтобы можно было прямо связать инжиниринг с зависимыми видами (Crooks, 2002).

На произведенные изменения среды будут реагировать и сами инженеры. В более простом варианте, когда для внедрения автогенного инженера в сообщество не требуется активных изменений среды,

успех инвазии определяется скоростью модификации местообитаний. Время, необходимое для модификации местообитаний может создать длинный начальный период относительно медленного роста, а затем более сильную экспансию. Инвайдеры толерантные к большому диапазону качества местообитаний будут иметь большую скорость инвазий (Caddington, Hastings, 2004).

В более сложном варианте, когда модификация местообитаний необходима для выживания инженера, возможны два варианта динамики численности инженеров. Если инженеры не кооперируются, а временной диапазон пребывания местообитаний в деградированном состоянии достаточно широк, то равновесие в системе «инженер – местообитание» будет локально и глобально стабильным. В этом случае все флуктуации численности инженеров будут экзогенными. Для возникновения эндогенных циклов инженеров и местообитаний необходимы: высокая степень кооперации инженеров, совместно эксплуатирующих короткоживущие, медленно восстанавливающиеся местообитания, и малая дисперсия величины времени восстановления местообитаний от деградированного к потенциально пригодному для заселения состояния (Gurney, Lawton, 1996).

До сих пор есть острый недостаток данных по скорости разрушения созданных инженером местообитаний; восприимчивости абиотической среды к инжинирингу; обратной связи между инженером и его инжинирингом; взаимосвязям между физическими структурами и химическими абиотическими переменными; воздействиям, связывающим видовое богатство с другими особенностями сообществ (Wright, Jones, 2006).

Приведенный выше обзор показал, что 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 уровень знаний об окружающей среде характерный для своего времени. 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.

Подводя итоги обзора концепций средообразования, необходимо отметить, что бобры и их деятельность сразу попадали во все создаваемые концепции как наиболее яркий пример изменения организмом среды обитания. И, по-видимому, деятельность бобров попадет и во все будущие концепции и гипотезы. Слишком уж она очевидна, заметна и обманчиво проста. При этом деятельность бобра не может быть полностью охарактеризована ни одной из имеющихся концепций. Концеп-

ция экологических инженеров, при всех ее положительных моментах (учет пространственно-временной изменчивости, контекстной зависимости, наследуемого влияния, двухступенчатого изучения преобразования среды – реакция зависимых видов) принципиально не рассматривает трофическое воздействие животных. Но для характеристики средообразующей деятельности бобра нельзя игнорировать его роль как фитофага. Это так и потому, что крупные деревья, которые подгрызает бобр, сами являются эдификаторами (инженерами), и потому, что возможность дальнейшего обитания бобра в модифицированных им местообитаниях определяется, в первую очередь, тем, насколько эти изменения оказались благоприятными или неблагоприятными именно для растительности. Т.е. важна роль бобра как фитофага в ее широком толковании – и как потребителя фитомассы и как модификатора экологических режимов.

Оценка роли фитофагов в сообществах включает изучение узловых вопросов: (1) оценка характера и силы воздействия животных на растительность и (2) зависимость популяций животных от обеспеченности растительным кормом и реакции растительности на естественные уровни воздействия животных. Большую важность представляет выяснение механизмов, ограничивающих уровень выедания растительной массы фитофагами. Имеются несколько возможных путей ограничения выедания: химические и механические средства защиты самих растений; снижение запасов корма до уровня при котором количество и качество пищи не удовлетворяет потребностей животного; механизмы регуляции численности животных. Сам характер динамики численности животных связан с кормовыми ресурсами и в определенной степени является зависимым от них параметром (Абатуров, 1984, 1986).

Если рассматривать деятельность бобра в первую очередь как ключевого вида или в рамках концепции метабиоза, то требуется обоснованный набор зависимых видов, и совершенно неясно: насколько будут велики временные лаги в реакции зависимых видов. В то же время, невозможно игнорировать физические изменения среды, поскольку большинство бобровых популяций – восстановлены после долгого перерыва, а «ареал средообразующей деятельности³» бобра не изучен, неясно, насколько интенсивным будет преобразование среды бобром в различных пространственно-временных масштабах. Таким образом, существующие концепции не описывают в полной мере деятельность бобра по изменению среды обитания, и требуется более широкий комплексный подход.

³ По Т.А. Работнову (1978).

Необходимость комплексного подхода к оценке роли животных в сообществах давно осознана (Шилов, 2001), но все еще не реализована в полной мере, особенно в отношении фитофагов – активных преобразователей среды обитания. Ясна общая схема, но конкретные детали и механизмы, от которых зависит работоспособность всей схемы, остались невыясненными.

Главная сложность изучения средообразующей деятельности живых организмов – не только множество способов преобразования местообитаний, но и множественная, изменяющаяся во времени и пространстве реакция зависимых организмов на произведенные преобразования, а также зависимость организмов-средообразователей от результатов своей деятельности.

Таким образом, далее, средообразующая роль бобра будет обсуждаться комплексно, включая его роль как фитофага. При этом внимание будет уделено не только влиянию деятельности бобра на местообитания, но и обратной связи – от измененных местообитаний к бобру. Также будут рассмотрены возможные внутренние механизмы саморегулирования бобровых популяций.

1.2. Особенности экологии бобров, важные для понимания их средообразующей деятельности

Распространение и численность

Бобры распространены в гумидных лесных ландшафтах, выходя по облесенным рекам, как к северу, так и к югу от лесов умеренного пояса. Канадский бобр *Castor canadensis* обитает в Северной Америке, а в результате интродукции – еще и в Южной Америке (Аргентина, Чили) (Baker, Hill, 2003) и локально в Евразии: Финляндия, северо-запад России, Приамурье, Камчатка (Бобров и др., 2008). Обыкновенный бобр (*Castor fiber*) имеет европейско-южно-сибирский ареал. Интродуцирован в Приморье (Млекопитающие России..., 2012).

Численность *Castor canadensis* до прихода европейцев оценивалась в 60–400 млн. особей, а во второй половине XX в. – в 6–12 млн. особей (Naiman et al., 1986). Наибольшая плотность населения канадских бобров отмечена южнее Гудзонова залива и вокруг Великих озер. На северной и южной границах ареала бобры немногочисленны (Novak, 1987). Например, в провинции Квебек (Канада) наибольшая плотность населения (1.10–1.36 колоний/км²) отмечена на юго-восточной границе, а к 49° с.ш. и северней плотность населения резко снижается (Jarema et al., 2009).

Канадские бобры, интродуцированные в Южную Америку, в настоящее время заселяют весь архипелаг Огненная Земля (Арген-

тина, Чили), их ареал составляет около 70000 км². На самом крупном острове Исла Гранде, площадь которого 40000 км², насчитывается 50–70 тыс. бобров и сохраняется ежегодный прирост численности 21–23% (Lizarralde, 2008).

Современная численность *Castor fiber* в Евразии оценивалась в 639–742 тыс. особей (Halley, Rosell, 2003), а в начале голоцена могла быть до 60 млн. особей (Czech, Schwab, 2001). В 2010 г. только в Российской Федерации насчитывалось 628.3 тыс. бобров, 77% которых сосредоточены в 25 регионах расположенных в зонах тайги, широколиственных лесов, лесостепей, даже в степной зоне (Оренбургская область) (Борисов, 2011).

Поселение – простейший пространственно-структурный элемент внутривидовой организации у бобров (Дьяков, 1975). В англоязычной литературе используется сходное понятие «колония» (Baker, Hill, 2003).

В одном поселении может быть от 1 до 14 бобров. Обычно бобры живут семьями, состоящими из пары взрослых и их потомства – сеголеток и годовиков и средний размер такой семьи близок к 4 животным (Дежкин и др., 1986), это средние поселения. Крупные поселения – это семьи, в которых вместе с родителями живут 2–3-х летние бобры предыдущих поколений (Кудряшов, 1975; Гревцев, 2011), всего более 6 животных. Слабые поселения – одиночки и пары без приплода.

Соотношение поселений разного размера различно в зависимости от конкретных условий. Так, на северном пределе ареала бобра в Лапландском заповеднике крупных поселений не было вообще (Данилов и др., 2007). Южнее, по мере улучшения условий обитания, доля крупных поселений постепенно возрастает до 2.8–1.3% в Коми и на юге Карелии (Соловьев, 1991; Данилов и др., 2007), 13.5 и 21% в Ленинградской и Вологодской областях (Данилов и др., 2007; Гревцев, 1990). В современной Литве, при общей очень высокой плотности населения, 51% поселений – крупные (Ulevicius, 1997). Крупные поселения чаще встречаются на начальных звеньях гидрографической сети (Завьялов, 2012), а также в старых очагах обитания, при полном насыщении емкости среды (Завьялов и др., 2010, 2011).

Распределение поселений по водоемам разных типов

Бобры используют прибрежные и водные экосистемы, заселяя самые разные водные объекты: крупные, средние и малые реки (как равнинные, так и горные), ручьи, озера, болота, пойменные водоемы; различные водоемы антропогенного происхождения: каналы, старые торфяные карьеры, пруды, копани, придорожные канавы; они приспособились к обитанию на берегах водохранилищ, на плавающих торфяных островах (Дьяков, 1975; Дежкин и др., 1986; Бобрецов и др.,

2004; Завьялов и др., 2005; Данилов и др., 2007). Распределение бобровых поселений по водоемам разного типа определяется географическими особенностями региона, плотностью населения и периодом развития бобровой популяции.

Например, в конце 1950-х гг. в Печоро-Илычском заповеднике насчитывалось 62 поселения, 58% которых были на предгорных и только 4.8% на горных реках. Горные реки считались наименее пригодными для обитания бобров (Язан, 1959). К 1987 г. общее количество поселений увеличилось до 141, на горных реках их стало 20.6%, а на предгорных – 36.2% (Бобрецов и др., 2004). В Ильменском заповеднике в 1960–1968 гг. в период максимальной численности 68.3–80.0% поселений регистрировалось на озерах, а в 1974–1984 гг., в период депрессии численности большинство поселений (60.4–72.2%) располагалось на речках и ручьях (Дворникова, 1987).

Малые равнинные реки – самый многочисленный гидрографический объект, только в Российской Федерации их 2.5 млн. (Ясинский, 2009). Именно на малых реках средообразующая деятельность бобров наиболее выражена (Завьялов, 2008, 2013). Это специфическая группа водных объектов, хотя однозначный критерий, по которому можно было бы отделить малые реки от водотоков других категорий, отсутствует (Папченков, 2008). Для объективного подхода к выделению малых рек предложено использовать длину водотока, расход воды, среднюю ширину русла, порядок водотока (Крылов, Чертопруд, 2009). По классификации В.Г. Папченкова (2008) все водотоки делятся на ручьи длиной до 5 км, речки длиной до 5–10 км, малые реки длиной 10–100 км, средние реки длиной 100–500 км и большие реки длиной более 500 км. В данной работе используется термин «малые реки» для общего названия всех водотоков длиной до 100 км (или для ручьев, речек и малых рек по В.Г. Папченкову). По применяемой в Северной Америке классификации «порядок сверху»⁴ эти реки в основном относятся к 1–4 порядку.

Малые равнинные реки служат природной основой гидрографической, это наиболее многочисленный гидрографический объект. Специфика малых рек состоит в тесной зависимости водного и гидрохимического режимов от физико-географических условий водосбора; в неполном дренировании подземных вод; в зависимости гидроэкологического состояния от степени освоенности водосбора и особенностей формирования на его территории процессов горизонтального перемещения вещества и энергии; слабой изученности, по сравнению со средними или крупными реками (Ясинский, 2009); высокой динамич-

⁴ Число слияний от наиболее удаленного истока (Крылов, Чертопруд, 2009).

ности; высокой скорости сукцессий; исключительном биотопическом разнообразии на сравнительно небольшом пространстве (Завьялов и др., 2005). Например, для растительности русел малых рек характерны постоянное обновление и непрерывное зарождение новых первичных сукцессий, преобладание сингенетических процессов над эндозоогенетическими, контрастная разновозрастность на разных участках русла, неполночленность и невыдержанность сукцессионных рядов сообществ (Папченков, 2008).

Учитывая, что поголовье бобров в России все еще увеличивается (Борисов, 2011) за счет расселения на незанятые водоемы и уплотнения поселений (Гревцев, 2011), очевидно, что в ближайшем будущем большая часть бобрового населения будет обитать именно на малых реках.

В нашей книге обсуждается средообразующая деятельность бобров именно на начальных звеньях гидрографической сети: ручьях, речках и малых реках.

Плотность бобрового населения

Плотность населения бобров значительно изменяется географически, по типам водоемов и по годам. На севере плотность населения меньше, чем в центральной части ареала. Например, в тайге Европейского Северо-востока плотность населения на малых реках и ручьях 0.17–2.0 бобра на 1 км береговой линии; на средних реках в осинниках 1.1–2.5, в ивняках 0.6–1.3, но локально встречаются участки с плотностью населения 4.0–6.3 (Соловьев, 1991). В самых продуктивных угодьях Карелии плотность населения бобров в 3–5 раз меньше, чем в Воронежском заповеднике и в 2–3 раза меньше, чем в бассейне Оки (Данилов, 1975). В оптимальных для бобра условиях на р. Ивница (Воронежский заповедник) плотность населения изменялась от 2.33 до 4.04 бобра на 1 км береговой полосы, а максимальная продуктивность самых лучших угодий заповедника составила 3.6–7.4 бобра на 1 км береговой полосы (Жарков, 1968). В бассейне Оки максимальная плотность населения составляет 4–5 особей на 1 км береговой полосы (Кудряшов, 1975). Высокая плотность населения бобров характерна для локальных участков, и, как правило, не сохраняется долго.

Плотность населения бобров оценивают также количеством поселений на 1 км². Такие данные для России приведены по регионам с наибольшей плотностью населения бобров (табл. 1.3). Мы использовали опубликованные официальные данные по количеству особей (Борисов, 2011). Для расчета количества поселений на 1 км² приняли следующие средние размеры поселений (Борисов, 1986): для средней части таежной зоны – 3.5, юга таежной зоны и севера лесостепи – 4.0.

В целом нужно отметить, что плотность населения обыкновенного бобра в настоящее время на порядок меньше современной плотности населения канадского бобра (табл. 1.3), но быстро увеличивается. Например, в 1999 г. наибольший показатель плотности населения по российским регионам составил 0.06 пос./км² (Завьялов, 2008), тогда как к 2010 г. он увеличился до 0.09–0.15 (табл. 1.3).

Таблица 1.3.

Плотность населения канадского и обыкновенного бобров

Регион	Плотность населения, пос./км ²	Площадь, км ²	Источник
Канадский бобр			
Национальный парк Вояджерс, Миннесота, США	1.02	254	Broschart et al., 1989
Ньюфаундленд	0.51–0.62	39	Bergerud, Miller, 1977
Дельта р. Макензи, Аляска	0.32–0.39	72.8	Aleksiuk, 1968
Национальный парк Алгонкин, Канада	0.39–0.77	600	Voigt et al., 1976
Южная Каролина, США	0.05	800	Jakes et al, 2007
Вся территория Канады	1.0–1.2	9984670	Müller-Schwarze, Sun, 2003
Полуостров Прескотт, Массачусетс, США	0.9	50	Busher, 2001
Лесная часть острова Исла Гранде, Аргентина	4.72	506	Lizarradle et al., 2004
Обыкновенный бобр			
Литва, учетные участки малой площади	1.13	8.6	Ulevicius, 1997
Литва, учетные участки средней площади	0.47	33.8	Ulevicius, 1997
Литва, официальные данные по административным регионам	0.19	1123.9	Ulevicius, 1997
Саксония-Ангальт, Германия	0.03	20445	Heidecke, Schumacher, 1997
Владимирская область РФ	0.15	29000	Борисов, 2011
Московская область РФ	0.09	46000	Борисов, 2011
Орловская область РФ	0.10	27400	Борисов, 2011
Кировская область РФ	0.09	120800	Борисов, 2011
Новгородская область РФ	0.11	55300	Борисов, 2011
Республика Удмуртия РФ	0.12	42100	Борисов, 2011
Ярославская область РФ	0.14	36400	Борисов, 2011

Существует верхний предел плотности населения бобров независимо от обилия кормов. Это подтверждается неудачными результатами опыта по искусственному увеличению ёмкости угодий в Воронежском заповеднике: интенсивные работы по посадке кормовых растений способствовали стабилизации численности, но не привели к росту количества поселений (Жарков, 1968). Аналогичная закономерность наблюдалась и на Киевском водохранилище: при избытке кормовых ресурсов между соседними жилыми хатками устойчиво сохранялось расстояние в 500 м (Легейда, 1992). Но для большинства популяций, по-видимому, характерно расстояние не менее 1 км между центрами соседних поселений (табл. 1.4).

Таблица 1.4.

Расстояние до ближайшего соседа в некоторых популяциях канадского и обыкновенного бобров

Регион, период наблюдений	Расстояние, км	Источник
Канадский бобр		
Калифорния, США	1.2 (n=4)	Busher et al., 1983
Невада, США	0.85 (n=4)	Busher et al., 1983
Полуостров Прескотт, Массачусетс, США	0.93 (n=31)	Busher et al., 1983
Ньюфаундленд, Канада	0.62 (n=13)	Bergerud, Miller, 1977
Аляска	1.59	Müller-Schwarze, Schulte, 1999
Национальный парк Аллегейни, Нью-Йорк, США, 1980-е гг.	2.62 (n=20)	Müller-Schwarze, Schulte, 1999
Национальный парк Аллегейни, Нью-Йорк, США, 1984–1993 гг.	1.11	Müller-Schwarze, Schulte, 1999
Фултон Кантри, Нью-Йорк, США	1.93 (n=95)	Müller-Schwarze, Schulte, 1999
Обыкновенный бобр		
р. Свекестаан, Швеция	2.10 (n=10)	Hartman, 1996
р. Тюдьма (Центрально-Лесной заповедник, 2009 г.)	1.20 (n=21)	Завьялов и др., 2011
Рдейский заповедник, 2007 г.	1.48 (n=55)	Завьялов, 2012

Размеры поселений зависят от продолжительности обитания бобров на одном месте, состава, запаса, распределения кормов, и плотности населения (Бородина, 1960; Жарков, 1968; Кудряшов, 1975; Данилов и др., 2007; Nolet, Rosell, 1994). Имеется и географическая изменчивость разме-

ров поселений: на севере они больше, чем в центральной части ареала. В лучших угодьях Печоро-Ильчского заповедника на одно поселение в среднем приходилось 1057 м береговой полосы, в менее продуктивных угодьях размеры составили в среднем 1436 и 1668 м (Язан, 1959). В Дарвинском заповеднике в зоне затопления Рыбинского водохранилища поселения занимали 50–3000 м; на малых реках и ручьях – 400–3000 м, на мелиоративных каналах 400–1500 м, по берегам озер 200–800 м; на болотах 0.02–6 га (Завьялов и др., 2005). В бассейне р. Воронеж поселения составляли от 200 до 500 м (Жарков, 1968). Из 275 поселений на руслах Хопра и Вороны 49% занимали до 300 м береговой полосы, 43% – до 600 м, 8% – не более 900 м береговой полосы (Дьяков, 1975).

Запасы корма определяют размеры поселений. Так, в Коми поселения в малокормных угодьях имеют протяженность 2 и более километров, тогда как в осинниках поселения компактные и их границы совпадают с протяженностью прибрежных осинников (Соловьев, 1991). В бассейне р. Оки при запасе более 10 м³ ивы и осины на 100 м береговой полосы размер поселения составляет 330–800 м, при запасе 1–4 м³ ивы и осины на 100 м береговой полосы – 1500–3000 м (Бородина, 1960). При истощении кормов повсеместно отмечается увеличение размеров поселений. Так, в Лапландском заповеднике, со временем поселения стали занимать до 3–4 км протяженности рек и ручьев. Аналогичный процесс наблюдался и в северной тайге (Соловьев, 1991; Данилов и др., 2007) и в Воронежском заповеднике. В 1940-х гг. на Моховском ключе постоянно обитали 3 бобровых семьи, к 1978 г. весь ключ занимала только одна крупная бобровая семья, ежегодно меняющая места зимовки (Николаев, 1997). Но при очаговом распределении древесно-кустарниковых кормов в условиях депрессии численности бобров в Ильменском заповеднике одно поселение занимало не более 200 м береговой полосы, что объяснялось отсутствием подходящих для бобров местообитаний (Дворникова, 1987).

По мнению некоторых авторов, размеры поселений не зависят от числа обитающих в них животных (Bergerud, Miller, 1977; Дежкин и др., 1986; Николаев, 1997).

«Бобровый цикл»: продолжительность обитания и скорость повторного заселения

По продолжительности периода непрерывного обитания бобров все поселения можно разбить на три группы: большая часть поселений – заселены менее 4 лет; меньшая часть поселений – заселены более 5 лет; единичные поселения, в которых бобры обитают десятилетия. Продолжительность обитания в целом на севере меньше, чем в центральной части ареала. Например, в пойме Хопра из 622 поселений

56–63% были заселены не более 3–4 лет, остальные заселены 5–27 лет, а некоторые более 30 лет (Дьяков, 1975). В некоторых поселениях на р. Ивница (Воронежский заповедник) бобры обитают с небольшими перерывами с 1910–1915 гг. (Дежкин и др., 1986). На северной границе ареала, в Лапландском заповеднике, продолжительность существования поселений бобров-одиночек в среднем составляет 1.5 года, пар – в среднем 3 года, а семей – 1–10 лет, в среднем 2.5 года (Катаев, Брагин, 1986). Средняя продолжительность жизни семьи из 5–6 бобров на одном месте в Северо-Западной Карелии составляет 5–6 лет, в южных районах Карелии – 7–8 лет, повторное заселение происходит через 9–10 лет (Данилов, 1975). В Ветлужско-Унженском полесье продолжительность обитания не более 7–10 лет, на мелиоративных каналах – 3–5 лет (Синицын, Русанов, 1989). В Дарвинском заповеднике для 150 поселений средняя продолжительность обитания на малых реках и ручьях составила 5.6 лет, на мелиоративных каналах – 3.5 года, в зоне затопления Рыбинского водохранилища – 3.2. Продолжительность периода отсутствия соответственно была 3.3, 4.6 и 2.7 года (Завьялов и др., 2005).

На стадии депрессии численности бобров в Ильменском заповеднике в 1975–1983 гг. поселения отличались кратковременностью существования: из 65 жилых поселений 46 были заселены 1–3 года (Дворникова, 1987). В старых популяциях, в условиях истощения кормов бобры могут ежегодно менять места обитания, например, на Моховом ключе в Воронежском заповеднике (Николаев, 1997) или на р. Таденке в Приокско-Тerrasном заповеднике (Завьялов и др., 2010). На водоразделах и начальных звеньях гидрографической сети Рдейского заповедника средняя продолжительность обитания составила 3.5 ± 0.2 г. ($n=101$), в 69% от общего количества случаев бобры обитали 1–4 года, в 31% случаев – более 5 лет. Средняя продолжительность отсутствия 3.3 ± 0.3 года ($n=50$), в 40% случаев поселения были нежилыми 4 года и более, в 60% – 1–3 года (Завьялов, 2012).

На полуострове Прескотт (Массачусетс, США) за тридцать лет образовалось 55 поселений, из которых 29 были заселены 5 и более лет, 26 – менее 5 лет (Howard, Larson, 1985). В Канаде, из 30 поселений за 11 лет наблюдений только 20% были заселены непрерывно, остальные хотя бы раз за этот период были заброшены, а некоторые неоднократно (Fruхell, 2001).

В растущей популяции в Северной Альберте (Канада) некоторые поселения не заселялись повторно в течение 50 лет, что объясняется как медленной скоростью восстановления растительности, так и наличием незанятых местообитаний лучшего качества (Martell et al., 2006). В Адирондаке (США) повторное заселение брошенных участков

происходило через 10–30 лет (Remillard et al., 1987), а по более поздним данным, среднее время обитания 4.8 ± 0.34 года, а период отсутствия 4.79 ± 0.35 лет (Wright et al., 2004).

Таким образом, как длительное непрерывное обитание бобров на одном месте, так и длительный (в течение десятилетий) период отсутствия бобров – это скорее исключения. Для подавляющего большинства поселений характерно чередование периодов обитания и забрасывания.

1.3. Бобр как экосистемный инженер

Как можно измерить средообразующую деятельность бобров и в чем она состоит?

Территории, локализирующие следы современного или прошлого воздействия бобров в англоязычной литературе называют «бобровыми пятнами» (Johnston, Naiman, 1987, 1990a). Сумма отдельных пятен показывает долю ландшафта, на которой сказывается деятельность бобра (табл. 1.5).

Таблица 1.5.

Доля территорий, находящихся под воздействием бобров

Регион, страна	Площадь района исследований, км ²	Плотность населения пос/км ²	% территории под влиянием деятельности бобров	Источник
Лесничество «Валгумс», Латвия	122	0.37	1.3	Балодис, 1990
Лесничества «Кулдига» «Румба», Латвия	108	0.36	1.2	Балодис, 1990
Лесопроизводственное объединение «Курса», Латвия	3210	0.17	0.1	Балодис, 1990
Юго-восточная Норвегия	35	0.55	2.8	Parker et al., 2001
Южное Саво, Финляндия	14500		0.06	Härkönen, 1999
Национальный парк Вояджерс, Миннесота, США	298	1.02	25–28	Naiman et al., 1994
Заповедник «Костомукшский»	200	0.1	0.05	Федоров, Каньшиев, 2003
Южная Каролина, США	770		0.5	Snodgrass, 1997
Полистово-Ловатская болотная система	1200	0.1	1.16	Завьялов, 2012
Огненная Земля, Чили			2–15	Anderson et al., 2009

За исключением национального парка Вояджерс и Огненной Земли, где бобры оказывают исключительно большое влияние на ландшафты, на остальных территориях фактическая площадь местообитаний подвергнувшихся воздействию бобра не превышает 3%.

Основная средообразующая деятельность бобров заметна по сооружениям: плотинам, жилищам и убежищам (в т.ч. норам); путям перемещений (тропам, каналам, туннелям и пр.), следам избирательного использования в пищу древесной и травянистой растительности, созданным запасам кормов и элементам видоспецифичного биологического сигнального поля.

Плотины и жилища – новые зоогенные структуры

Жилища и убежища бобров многочисленны и разнообразны, каждый тип жилища или убежища подробно описан в литературе (Дьяков, 1975; Толкачев, Саутин, 1988; Завьялов и др., 2005). Чаще всего встречаются норы и хатки.

Количество простых нор достигает от 5–7 до 40 штук на 1 км берега (Фадеев, 1976; Толкачев, Саутин, 1988; Завьялов и др., 2005), обычно они короткие, длиной 1–4 м и заканчиваются небольшим расширением – логовом (Дьяков, 1975).

Сложные норы – это разветвленные подземные галереи, часто многоярусные, с несколькими выходами и гнездовыми камерами. Протяженность ходов в сложных норах превышает 50 м, иногда достигая 100–200 м (Соловьев, 1991), а общая площадь, занятая одним таким норным комплексом может достигать 1000–1500 м² (Дьяков, 1975).

При сооружении нор большое количество грунта перемещается из берегов в водоем. Так, в Воронежском заповеднике 5 бобров одного поселения за 6 лет переместили в пруд 38,5 м³ грунта (Барабаш-Никифоров, 1950). На Украине, бобры перемещали в водоем 10–25 м³ грунта на 100 м берега (Легайда, 1992). Для сооружения 100 м норы в песчаном грунте бобрам нужно переместить не менее 20 м³ грунта весом 35–40 т (Панов, 1990). С учетом того, что при повторном заселении новые обитатели получают в наследство обширную норную сеть и выкапывают новые норы, то роющая деятельность бобров, сосредоточенная в узкой прибрежной полосе, может иметь не меньшее средообразующее значение, чем строительство знаменитых бобровых плотин (Butler, Malanson, 2005). Но эта деятельность все еще не имеет количественной оценки.

Хатки бобры строят там, где не могут вырыть норы, обычно это заболоченные низкие берега рек, ручьев, озер, болот или берега рек, сложенные твердыми или каменистыми грунтами. Чаще встречаются

хатки высотой 100–180 см при диаметре основания 3–4 м, но встречаются и более крупные (Дьяков, 1975). Так в Украине на р. Здвиж обнаружена хатка длиной 14 м, шириной 12 м, высотой 2.5 м. Это жилище имеет примерный объем около 200 м³ и масса заложенного в него материала не менее 30–40 т (Панов, 1990). Так же как и в случае с норами, в одном поселении сможет быть несколько хаток различного размера и назначения (Дьяков, 1975; Панов, 1990; Завьялов и др., 2005; Завьялов, 2012), но если нор в поселении могут быть десятки, то количество хаток намного меньше. На малых реках Белоруссии в среднем на 1 км водотока насчитывается 0.27 хаток, при максимуме 1.3 (Янута, 2007).

Плотины. До сих пор нет ответа на вопросы: как много бобровых плотин существует?; каково их географическое распределение с учетом природных и антропогенных факторов?; каков диапазон возможного влияния плотин? (Butler, Malanson, 2005).

В Северной Америке до прихода европейцев количество плотин на километр водотока составляло от 7.5 до 74, при среднем 10 плотин/км малых рек, что, по-видимому, было типичным для ненарушенных бобровых популяций. Общее количество плотин на всем Северо-Американском континенте оценивается в 25 млн. (Pollock et al., 2003). По другим оценкам минимальное количество плотин до прихода европейцев составляло 15–100 млн., максимальное – 37.5–250 млн. Современное количество плотин на континенте оценивается минимально в 1.5–3 млн., максимально в 3.75–7.7 млн. (Butler, Malanson, 2005). Какие либо оценки количества плотин в Европе или России отсутствуют.

В таблице 1.6. приведены данные по размерам бобровых плотин в разных регионах, показывающие, что типичная бобровая плотина – это сооружение длиной 10–20 м.

В табл. 1.7 приведены данные по среднему количеству плотин на один километр водотока. Эти данные показывают достаточно широкий разброс от 1 плотины на 7 км водотоков пересыхающих рек Вайоминга (McComb et al., 1990) до примерно 10 плотин на километр водотоков в старых очагах обитания (Naiman et al., 1986; Завьялов и др., 2010, 2011). Наибольшая концентрация плотин – 41 на 1 км водотока (Skinner et al., 1984). Количество плотин определяется не только строительной активностью самих бобров, но и особенностями местности. Например, в моренных холмах Литвы в среднем на одно поселение насчитывалось 10.1 плотин, а на песчаных равнинах – 0.8 плотин (Pupininkas, 1999).

Продолжительность существования плотин определяется их положением в водосборном бассейне, материалами из которых созданы плотины, гидрологическим режимом, характеристиками берегов и растительности и многими другими факторами. Точных количествен-

Таблица 1.6.

Размеры бобровых плотин по данным разных авторов

Регион	Средняя длина, м	Максимальная, м	Объем выборки	Источник
Дарвинский заповедник	13.49±1.39	265	276	Завьялов и др., 2005
Ветлужско-Унженское по- лесье	11.8±1.5	60	212	Баскин, Новоселова, 2008
Карелия	29.0	120	178	Данилов и др., 2007
Печоро-Илычский запо- ведник	9.4	50	76	Бобрецов и др., 2004
Онтарио (Канада)	11.02	67.7	54	Woo, Waddington, 1990
Валдай	45.8	235	190	Соловьев, 1991
Коми	21.1	55	66	Соловьев, 1991
Заповедник «Брянский лес»	17.3		322	Алейников, 2007
Рдейский заповедник	23.4±3.4	300	257	Завьялов, 2012
Приокско-Террасный запо- ведник	26.0±2.8	103	100	Завьялов и др., 2010
Центрально-Лесной запо- ведник	10.7±1.2	110	151	Завьялов и др., 2011

ных оценок нет, но имеющиеся данные показывают большой диапазон продолжительности существования плотин: от ежегодного разрушения на быстротекущих водотоках (Дьяков, 1975) до сохранения в течение 50 лет (Martell et al., 2006).

При выборе мест для сооружения плотин наиболее важными оказались физические характеристики русла (ширина, глубина, уклон) и водосборного бассейна (площадь водосбора или площадь поперечного сечения русла). Например, в Швеции, средняя глубина русла на участках, где сооружались плотины, составила 0.36 м (0.1–0.85 м, $n=74$), средняя ширина 2.5 м (0.5–6.0 м, $n=74$). На водотоках шире 6 м не было плотин, а глубина 0.7–1.0 м, по-видимому, достаточная для бобров и не требует сооружения плотин. Верхний предел уклона русла, при котором бобры уже не могут строить плотины, составляет 1–4% (Hartman, Törnlov, 2006). В Орегоне на реках 1–4 порядка наиболее важными были уклон русла менее 3%, ширина русла 3–6 м, ширина днища долины более 15 м (Suzuki, McComb, 1998). На другой реке 3 порядка для участков

Таблица 1.7.

Количество бобровых плотин на один километр
русла обследованных водоемов

Регион	Протяженность обследованных водотоков, км	Всего плотин	Плотин на 1 км русла	Источник
Малые реки Ветлужско-Унженского полесья	247	212	0.86	Баскин, Новоселова, 2008
р. Латка, Ярославская область	12	34	2.8	Завьялов, 2007
р. Тюдьма, Центрально-Лесной заповедник	29	197	6.8	Завьялов и др., 2011
р. Таденка (Приокско-Террасный заповедник)	13.4	179	10-22	Завьялов и др., 2010
р. Горелка, Новгородская область	11	74	6.7	Завьялов, Лецко, 2008
р. Копейница, Новгородская обл.	12	53	4.3	Завьялов, Лецко, 2008
Мелиоративные каналы, заповедник «Брянский лес»	10	18	1.8	Алейников, 2007
Малые реки, заповедник «Брянский лес»	67	299	1.8-7.0	Алейников, 2007
Мелиоративные системы, Тверская область	5.2	22	4.5-3.8	Вомперский, Ерофеев, 2005
Вайоминг, США	43.3	208	1.7-5.7	Skinner et al., 1984
Реки 2-5 порядка, Квебек, Канада			10.6	Naiman et al., 1986
Река Бивер Крик, Квебек, Канада	1.4	12	8.6	McDowell, Naiman, 1986
Река Дрифт Крик, Орегон, США	65	170	2.6	Suzuki, McComb, 1998
Река Лонг Крик, Орегон, США	98		0.14	McComb et al., 1990

с плотинами были характерны меньшие глубина и уклон русла, более пологие берега, отсутствие каменистого субстрата, большее покрытие лесного полога и площадь поперечного сечения русла 5 м². Уклон русла на участках с плотинами составлял 1.5–4%, тогда как без плотин – до 12%. В целом, диапазон значений глубины и ширины на участках с плотинами был меньше, чем на незаселенных участках (McComb et al., 1990). В Калифорнии градиент, ширина и глубина были наиболее значимыми факторами, связанными с использованием бобрами местообитаний (Beier, Barrett, 1987). На полуострове Прескотт (Массачусетс) площадь водосборного бассейна, ширина русла на последней плотине, градиент и степень дренажа почв значимо влияли на продолжительность обитания бобров. Отсюда, наилучшие местообитания бобров на относительно широких реках, с малым градиентом и плохим дренажом почв (Howard, Larson, 1985), но нужно учитывать, что модель была разработана на реках шириной менее 8 м с водосбором менее 750 га и применима только к подобным местообитаниям. В Северном Онтарио (Канада) площадь водосбора больше всего влияла на разделение используемых и неиспользуемых бобрами участков. Несмотря на то, что концентрация древесных кормов в прибрежной зоне значимо различалась между используемыми и неиспользуемыми участками, не было доказательств того, что бобры выбирали места для плотин только лишь на основе наличия кормов (Barnes, Mallik, 1997).

Ограниченный набор характеристик среды, необходимых для сооружения плотины, свидетельствует, что значительные по протяженности отрезки русла будут свободны от плотин даже в верховьях рек. Более того, даже в зонах сооружения плотин будут участки, не затопленные водами прудов (Gurnell, 1997).

Типы плотин и их влияние на поток

М. Ву и Д. Ваддингтон (Woo, Waddington, 1990) выделили 4 типа плотин по их влиянию на речной поток. Плотины первого типа (overflow) – это большинство новых активно ремонтируемых плотин – относительно непроницаемы, и вода переливается через верх. В плотинах второго типа (garflow) сброс воды идет по одному или нескольким крупным прорывам. Плотины третьего типа (underflow) – более старые и более слабые – сброс воды в них идет через ослабевшее основание плотины. Наконец, плотины четвертого типа (throughflow) – самые старые – когда из плотины уже вымыты ил и мелкие ветви, а остались только крупные «скелетные» ветви и стволы, почти не удерживающие воду. Степень влияния плотин на поверхностный поток зависит от типа плотины и ее состояния. В сухой период плотины первого и второго типа накапли-

вают воду, плотины четвертого типа не могут ее накопить, а плотины третьего типа выравнивают и продлевают сток. При высоком уровне воды плотины первого и второго типа накапливают воду, пока она не начнет переливаться через плотину, после чего уже не контролируют поток. Плотины четвертого типа не могут эффективно влиять на поток, но плотины третьего типа сглаживают пики и продлевают период снижения уровня воды (Woo, Waddington, 1990).

Площадь водосбора также имеет значение. Так, плотины на осушительных каналах удерживают воду независимо от количества выпавших осадков, при условии, что плотина перекрывает канал с достаточно большим водосбором (Вомперский, Ерофеев, 2005).

Бобровые плотины создают специфический режим нарушений. На реке 4 порядка в Колорадо на 1.5 км отрезке бобры построили две плотины, перекрывающие только русло, а сброс воды происходил через множество поверхностных потоков, широко растекающихся по долине, и грунтовое просачивание. Это сильно увеличило глубину, продолжительность и площадь затопления во время паводков, и способствовало повышению уровня воды в межень. В отсутствие бобров затопление такой продолжительности и площади можно было ожидать во время паводков выше средних многолетних значений, случавшихся с интервалом в 20–200 лет (Westbrook et al., 2006).

При паводковых событиях, превышающих средние многолетние значения, плотины часто разрушаются полностью. Например, на одной из малых рек Канады с площадью водосбора 52 км² средний многолетний за 14 лет расход воды составлял 0.58 м³сек⁻¹. Но дважды были особо сильные паводки, когда расход увеличивался более чем на порядок (6.1 и 7.42 м³сек⁻¹), что приводило к разрушению всех бобровых плотин и изменению физических характеристик русла (Mitchell, Gunjak, 2007). В исследованиях Хилмана (Hillman, 1998) разрушение одной из бобровых плотин в верховьях малой реки привело к одномоментному сбросу 7500 м³ воды, расход составил 15 м³сек⁻¹, что в 3.5 раза больше максимального расхода отмеченного за 23 года наблюдений.

Объем запасенной воды

Объем накопленной в пруду воды зависит от размеров плотины, ее водопроницаемости, расположения (перекрывает только русло или всю пойму), локальной геоморфологии долины, особенно уклона днища долины и профиля поперечного сечения (Gurnell, 1997). Найман с коллегами (Naiman et al., 1986) не смогли определить точный объем бобровых прудов, поскольку не могли точно определить количество воды удерживаемой почвами и грунтами. На малых реках Украины с расходом

1–40 л/с после сооружения плотин объем воды увеличивался в 1.7–30 раз (Легайда, 1992). По оценке Хилмана (Hillman, 1998) в одном бобровом пруду было накоплено 7500 м³ воды, а в Баварии одна плотина с учетом влаги в почве могла накопить до 83 млн. м³ воды (Zahner, 2001).

Площади образовавшихся прудов

Данные по размерам бобровых прудов приведены в табл. 1.8. В большинстве регионов площадь типичного бобрового пруда составляет 1–2 га.

Таблица 1.8.

Размеры бобровых прудов по данным разных авторов

Регион	Средняя площадь пруда, га	Максимальная, га	Объем выборки	Источник
Белоруссия, малые реки	0.52	16.4		Янута, 2007
Белоруссия, ручьи	1.36	12.5		Янута, 2007
Белоруссия, мелиоративные каналы	0.08	1.39		Янута, 2007
Дарвинский заповедник	3.3	100	37	Завьялов и др., 2005
Монтана	0.05		15	Butler, Malanson, 2005
Северная Каролина	1.84		57	Butler, Malanson, 2005
Ветлужско-Унженское поле		0.47		Синицын, 1994
Ильменский заповедник	1.35			Дворникова, 1987
Волжско-Камский заповедник	0.54		26	Gorshkov, 2003
Заповедник «Брянский лес»	2.8		70	Алейников, 2007
Национальный парк Вояджерс, Миннесота, США	4.0 мода 1-2	45	835	Naiman et al., 1994
Огненная Земля, Аргентина	0.27	16	22	Lizarradle et al., 2004

Размеры образовавшихся прудов определяются геоморфологическими особенностями местности: в узких, V-образных долинах рек пруды небольшие по площади, с резкими границами между прудом и сушей и маленьким отношением периметр/площадь пруда. И, наоборот, в широких заболоченных поймах даже маленькие плотины могут создать большие пруды с широким постепенным переходом от воды

к суше и высоким показателем отношения периметр/площадь пруда (Johnston, Naiman, 1987).

Связь между трендами бобровых популяций и скоростью образования новых прудов нелинейная: в первые 20 лет развития популяции средняя площадь новых прудов наибольшая, в это время создается до 75% прудов и затапливается до 90% площади, но численность бобров еще не достигает своего максимума. Затем наступает период стабилизации, численность бобров достигает максимальных значений, количество прудов все еще увеличивается, но в 3 раза сокращается средняя площадь новых прудов, суммарная площадь прудов на одну колонию и общие размеры поселений. Геоморфологические особенности местности определяют предел насыщения ландшафта этими новыми структурами (Johnston, Naiman, 1990a).

Диапазон возможного влияния плотин

Диапазон возможного влияния плотин также можно выразить через минимальную и максимальную площадь водосборного бассейна. Так, в штате Вашингтон (США) бобры строили плотины в диапазоне площадей водосборного бассейна 0.2–100 км² и при уклоне русла 0.002–0.2. Но если при уклоне русла 0.002 бобры могли строить плотины при площади водосбора до 100 м², то при уклоне 0.2 – только при площади водосбора не более 2 км² (Pollock et al., 2003, 2004). В Южной Каролине, бобры не строили плотин при площади водосборного бассейна менее 5 км², и более 50 км² (Snodgrass, 1997; Jakes et al., 2007). Гидрологические последствия деятельности бобров обратно пропорциональны мощности водотока и зависят не столько от размеров плотины, сколько от рельефа местности (Легейда, 1992).

Диапазон возможного влияния плотин можно оценить и линейно, как долю протяженности водотока, преобразованную плотинами. Так, например, в Восточной Литве бобрами были изменены 13% протяженности береговой линии (Pupininkas, 1999). В Белоруссии, в среднем бобры изменили 10.6% долин малых водотоков, в том числе на малых реках 13.3%, ручьях 17.1%, на мелиоративных каналах – 8.1%. Максимальное затопление составило 60.3% долины малого водотока (Янута, 2007).

В Миннесоте (США) бобры преобразовали 53% длины водотоков 1-го порядка, 55.1% длины водотоков 2-го порядка, 87.3% длины водотоков 4-го порядка (Johnston, Naiman, 1990a). В Южной Калифорнии бобры строили плотины на реках 1–3 порядка (Snodgrass, Miff, 1998), и за 41 год наблюдений и непрерывного роста бобровой популяции в отдельных речных бассейнах бобрами было затоплено 9.1% протяженности водотоков (Snodgrass, 1997). В Орегоне 98% плотин находилось на реках

1–3 порядка и 2% плотин на реках 4-го порядка (Suzuki, McComb, 1998). В Южной Америке бобры преобразовали 40–50% длины рек второго порядка (Anderson et al., 2009).

Значимость гидрологического воздействия бобров зависит и от характера растительности. Разрушение одной из бобровых плотин привело к одномоментному сбросу 7500 м³ воды, но находящийся ниже по течению ветланд площадью 90 га почти полностью погасил эту волну и удержал большую часть влаги. Если ниже разрушенной плотины высота волны составляла 1.3 м, то ниже ветланда повышение уровня воды было только 8.3 мм. И бобры, и ветланды эффективно контролируют расход воды при его низком уровне, но ветланды, особенно большие, более эффективны при высоких расходах, когда плотины просто смываются (Hillman, 1998).

Изменения гидрологического режима

Плотины создают ступенчатый продольный профиль русла, рассеивают энергию реки; пруды сглаживают пики паводков и поддерживают речной поток при низком уровне; создается сложный гидрологический режим прибрежной зоны с чередованием пятен высокого и низкого уровня воды, пространственно изменчивых режимов почвенной влаги и сложными вариантами взаимодействия речных и почвенно-грунтовых вод (Gurnell, 1997).

Расчет водного баланса для водосборных бассейнов с бобровыми плотинами и без них показал, что плотины способствуют увеличению площади открытой водной поверхности и увеличению эвапорации. Пока плотина находится в хорошем состоянии, повышенная эвапорация компенсируется накоплением большого объема воды в прудах (Woo, Waddington, 1990). Гидрологический режим двух водосборных бассейнов второго порядка в Мэриленде (США) непрерывно измерялся на протяжении 6 лет до строительства в одном из них бобровой плотины и в течение 6 лет после возникновения пруда площадью 1.2 га. До строительства плотины расход водотока с бобрами был достоверно на 5% больше, чем в контрольном бассейне. После сооружения плотины, наоборот расход из бассейна с плотиной стал на 3% достоверно ниже, чем в контрольном водосборе. Но эвапорация с поверхности пруда составила только 0.04–0.14% расхода водосбора. Снижение расхода воды было следствием высоких скоростей эвапотранспирации прибрежных лесов (Correll et al., 2000).

Каналы и тропы – новые линейные структуры

Интенсивная роющая деятельность бобров привела к созданию на берегах р. Неруссы желобов-вылазов с частотой 10.0–14.2 на 1 км

русла, способствовала развитию эрозии и выполаживанию берегов (Фадеев, 1976). В Ветлужско-Унженском полесье на месте старых, длительно используемых троп также развиваются эрозионные борозды, врезуемые на 50–60 см (Синицын, Русанов, 1990).

Со временем в бобровых поселениях создается сеть троп и каналов, особенно заметная в низменных, болотистых местах. Например, в двух болотных массивах США протяженность бобровых каналов составила 47.9 и 51.2 км, или в пересчете на 1 км² болота – 560–2430 м, при этом бобры перемещали от 356 до 2480 м³ торфа на 1 км² болота (Toretti, 2002). В Дарвинском заповеднике, на р. Понорье площадь, занятая сложной системой бобровых каналов составила 15–16 га (Завьялов и др., 2005). В Рдейском заповеднике бобры одного поселения занимали 450 м отрезок краевой топи, в котором общая протяженность бобровых каналов составила 1440 м, а объем перемещенного торфа и грунта составил 234 м³ (Завьялов, 2012).

Руслообразовательные процессы

Бобровые плотины, перекрывающие речное русло и повышающие уровень воды, приводят к образованию системы ветвящихся и пересекающихся русел. Многорусловые системы имеет наибольший потенциал развития в обширных низменностях, резко увеличивают протяженность русел, способствуют быстрому сбросу больших объемов воды, отложению наносов вне русла, восстанавливают связь реки с первой террасой (Woo, Waddington, 1990; Синицын, Русанов, 1990; Gurnell, 1997; John, Klein, 2003; Pollock et al., 2007; Westbrook et al., 2006; Завьялов, 2012). Для поддержания многорусловых систем важно наличие бобров с плотностью населения, позволяющей им значимо влиять на руслообразовательные процессы. После сокращения численности или исчезновения бобров упрощение речной сети происходит очень быстро. Например, в национальном парке Роки Маунтинс (Колорадо) с начала 1940-х гг. бобровая популяция неуклонно снижает численность вследствие истощения кормов и резко возросшей конкуренции копытных. В 1947 г. в парке было 64 бобровых пруда, в 1969 – 96, а к 2001 г. осталось только 4 пруда. В покинутой бобрами долине общая протяженность русел сократилась с 30 км в 1940-1960-е до менее 15 км в 1987-2001 гг., а индекс извилистости реки с 0.0110–0.0125 до 0.0038–0.0051 (Polvi, Wohl, 2012). По-видимому, высокая скорость производимых бобрами преобразований компенсируется столь же высокой скоростью их исчезновения, если повторного вселения бобров по разным причинам не происходит. Не в этом ли причина отсутствия «памятников» средообразующей деятельности бобров в Европе?

Ниже бобровых плотин в руслах образуются аккумулятивные косы, водобойные углубления, прибортовые косы и косы намывания. Выше бобровых плотин формируется ячеисто-мелкобугристый рельеф с соотношением положительных и отрицательных форм как 3:2 (Синицын, Русанов, 1990).

Аккумуляция древесного аллювия

Древесный аллювий – это стволы деревьев, ветки, растительный детрит аккумулярованные в руслах и долинах рек. Л.Г. Бондарев (1985) выдвинул предположение, что бобры, вместе с ветром и эрозией были важным поставщиком древесного аллювия. При непродолжительности (в геологическом смысле) существования конкретных форм накопления мертвой древесины общее их количество еще в недалеком прошлом было значительным, поэтому степень зарегулированности русел оставалась высокой. При аккумуляции древесного аллювия отчетливо выражена тенденция к разветвлению русел, возрастанию их извилистости. Участки локального размыва (новые русла в обход запруд, боковая эрозия, котлы вымывания) играли явно второстепенную роль, твердый сток перехватывался выше многочисленных запруд (Бондарев, 1985). Деятельность бобров действительно способствует образованию завалов и заломов (Дежкин и др., 1986; Синицын, Русанов, 1990). Но до сих пор существует единственная работа, в которой эта деятельность получила количественную оценку. Найман с соавторами (Naiman et al., 1986) в Квебеке (Канада) обнаружили значимую взаимосвязь между массой мелкой (диаметром менее 10 см) и крупной (диаметром более 10 см) древесины и порядком реки. В целом в реки меньшего порядка попадало больше древесины. Однако выявление причин перемещения показало, что бобры сгрызли и переместили в русло 53.3% (по массе) мелкой древесины осины, 13.4% ольхи, 16.5% березы, 52.6% ивы и менее 1% хвойных. Из крупной древесины бобры переместили только 36.7% осины и 8.1% березы. Основными поставщиками древесины помимо бобра были ветер и эрозия.

Для европейской территории России нет даже качественных оценок интенсивности перемещения древесины в водоемы в результате жизнедеятельности бобров. Такие оценки могут быть особенно актуальны для северных районов с их медленной скоростью разложения мертвой древесины.

Взаимодействия с почвенной влагой и изменения гидрологического режима почв

Изменения гидрологического режима почв вокруг бобровых прудов – это самый масштабный результат средообразующей деятель-

ности бобров, зачастую превышающий площадь затопленную водами прудов. Исследования влияния бобровых плотин на грунтовые воды дали противоречивые результаты. Так, по мнению (Woo, Waddington, 1990) бобровые плотины в субарктических ветландах незначительно влияли на грунтовые воды. В Дарвинском заповеднике на незапруженном (контрольном) профиле грунтовые воды за вегетационный период были на глубине – 51 см, не поднимаясь выше – 20 см, имели слабый наклон к руслу, и только в периоды длительного отсутствия дождей наблюдалась инфильтрация речной воды в почву. На берегу бобрового пруда грунтовые воды в среднем были на глубине – 23 см, не поднимаясь выше – 6 см, пруд на протяжении всего вегетационного сезона был выше уровня грунтовых вод поймы и служил источником инфильтрации речной воды (Завьялов, Зуева, 1998). Сходные результаты получены на малой реке в Канаде: плотина увеличила поступление влаги из русла в почвы, глубину насыщения влагой прибрежных почв, сделала их анаэробными. Был создан гидравлический градиент по направлению от речного русла в сторону полей ограничивший поступление с полей богатых кислородом и нитратами почвенных вод (Hill, Duval, 2009). Аналогичные результаты получены при оценке роли бобровых плотин в системе лесной мелиорации. При нормальной работе осушительной системы, для середины межканавных территорий характерна меньшая степень осушения. После сооружения бобровой плотины, наиболее подтопленными (глубина грунтовых вод – 4.8... – 8.1 см) оказались прилегающие к каналу территории, тогда как межканавье почти не испытывало влияния подтопления от бобровой плотины (глубина грунтовых вод – 26...-41 см) (Вомперский, Ерофеев, 2005).

После разрушения плотин восстановление прежних режимов грунтовых вод, в зависимости от особенностей рельефа и проницаемости почв и грунтов, может происходить как быстро, так и довольно медленно. На реке 4 порядка в Колорадо 2 бобровые плотины перераспределили влагу как поверхностный сток и грунтовое просачивание, которое фиксировалось на расстоянии до 670 м ниже плотины. Выше плотины, за три дня до ее разрушения вода стояла на 21 см выше поверхности почвы, а спустя неделю после разрушения, вода упала до – 41 см от поверхности почвы. На расстоянии 670 м ниже этой плотины снижение уровня грунтовых вод произошло за 14 часов (Westbrook et al., 2006). Но, в Баварии одна плотина высотой 1.96 м подняла уровень грунтовых вод на 50 см на площади 30 га, а после разрушения этой плотины потребовалось 13 месяцев для возврата уровня грунтовых вод к прежнему состоянию (Zahner, 2001).

Осаждение наносов в результате работы плотин

Осаждение наносов выше бобровых плотин могло быть кумулятивным результатом деятельности бобров, «памятником» сохраняющимся в течение многих лет, но до сих пор мало информации, как об объемах накопленных наносов, так и по скорости их накопления. Накапливаются как минеральные, так и органические седименты (Gurnell, 1997).

Р. Ивс (Ives, 1942) оценивал скорость седиментации в Колорадо как менее 1 см/год. На другой реке 5-го порядка в Колорадо за 6.5 лет существования плотины в среднем толщина отложений составила 6 см или 0.92 см/год (Westbrook et al., 2010). В Орегоне в первые годы существования прудов скорость осаждения наносов составляла до 47 см/год, но после 6 лет она снизилась до 0.075 см/год. Скорость осаждения может быть столь высокой, что после одного или двух сильных дождей система прудов и каналов наполняется наносами и становится непригодной для обитания самих бобров (Pollock et al., 2007). В Германии на реке 3-го порядка средняя скорость осаждения за 3 года составила 6 см/год (John, Klein, 2003). В Тверской области задержка твердого стока бобровыми плотинами в течение примерно 20 лет привела к уменьшению глубины лесных осушительных каналов на 32–63% (в среднем на 63 см) или 3.2 см/год (Вомперский, Ерофеев, 2005). Значения скорости осаждения в 8 бобровых прудах в Монтане разбились на 2 группы: в первой скорость примерно соответствовала имеющимся в литературе данным, во второй группе значения были исключительно высоки: 21.5–27.9 см/год. Высокие скорости накопления отмечались, когда плотина перекрывала мощный поток, дренирующий легко перемещаемые оползневые (коллювиальные) отложения (Butler, Malanson, 1995). Даже в одном районе скорость осадконакопления могла различаться в 10 раз и зависела от особенностей конкретного участка (Butler, Malanson, 2005). Результаты других исследований показывают еще больший разброс данных. Например, на двух малых реках Волжско-Камского заповедника седиментная нагрузка различалась почти в 1000 раз. На р. Сумке каскад из 3 плотин способствовал сокращению количества взвеси в воде на 53% и осадил 4250 т седиментов. На р. Сер-Булак не было значимых различий количества взвеси до и после плотины (Gorshkov, 2003). Радиоуглеродный анализ возраста отложений бобровых прудов в национальном парке Роки Маунтинс за 4300 лет показал, что при средней скорости осаждения 0.05 см/год существовала большая временная изменчивость скоростей осадконакопления даже в краткие промежутки времени (Polvi, Wohl, 2012).

Старые пруды имеют большую площадь и накапливают большой объем наносов. В каскаде прудов при высокой эрозионной нагрузке большая часть наносов оседала на верхнем пруду, но при малой мощности реки – равномерно на всех прудах каскада (Butler, Malanson, 1995).

На реке 5-го порядка в Колорадо одна плотина способствовала накоплению около 750 м³ наносов (Westbrook et al., 2010). В Германии в одном поселении за 3 года было накоплено 1890 м³ наносов (John, Klein, 2003). В Квебеке (Канада) объем накопленных наносов зависел от площади пруда и составлял от 35 до 6500 м³ на один пруд (Naiman et al., 1986). Столь же широкий разброс данных отмечен в Монтане (США) – от менее 100 до 5000 м³. По-видимому, это связано с влиянием особенностей водосбора, таких как: порядок реки, особенности геологии и растительности выше по течению (Butler, Malanson, 2005).

Объем накопленных плотинами наносов до начала европейской колонизации Северной Америки составлял по минимальной оценке 3–50 млрд. м³, тогда как минимальная современная оценка составляет 0.75–1.54 млрд. м³ (Butler, Malanson, 2005). Для Европы каких-либо общих оценок интенсивности осаждения взвешенных наносов бобровыми плотинами пока не существует.

Сортировка наносов отмечается там, где представлено разнообразие размеров частиц: крупные частицы откладываются в верхней части пруда, мелкие – в центре. Сортировка происходит и ниже прудов, если большая часть поступающих сверху седиментов улавливается прудами (Gurnell, 1997). В старых прудах более грубые частицы оседают в верхней части пруда, мелкие в середине, но ближе к плотине появляются отдельные «карманы» с грубыми и «карманы» с очень мелкими седиментами (Butler, Malanson, 1995).

Перемещения наносов после разрушения плотин

Первоначально считалось, что одномоментное разрушение бобровых плотин может иметь геоморфологические последствия, но в целом это редкое событие (Gurnell, 1997). Дальнейшие наблюдения показали, что разрушение плотин происходит регулярно и приводит к переотложению накопленных материалов. В Калифорнии смывание плотины привело к врезанию русла на 0.5–0.6 м по всей ширине (Butler, Malanson, 2005). В Йеллоустонском национальном парке 26% участков русла, на которых ранее отмечалось накопление седиментов, подверглись глубокой врезке после разрушения плотин (Persico, Meyer, 2009).

Отмечаемое и в Старом, и в Новом свете эрозионное врезание рек в 19–20 вв. может быть связано с истреблением бобров в недалеком

прошлом, разрушением их плотин и нарушением процесса накопления древесного аллювия в реках (Бондарев, 1985; Parker, 1986; Gurnell, 1997; Pollock et al., 2007).

Строительная деятельность бобров может способствовать восстановлению врезанных рек, но только при наличии речной и прибрежной растительности, позволяющей бобрам строить плотины. А для того, чтобы прибрежная растительность была широко распространена, в свою очередь, нужны бобровые плотины. Пока же есть только примеры кратковременного положительного влияния бобров для восстановления рек, но нет эксперимента, в котором образовавшаяся бобровая популяция была бы стабильной (Pollock et al., 2007).

Бобровые луга, формирование долин и замедление аридизации голарктических равнин

Рудеманн и Шумакер (Ruedemann, Schoemaker, 1938) первыми выдвинули гипотезу о возможной кумулятивной роли бобров: в течение тысяч лет результатом их деятельности стало постепенное заполнение речных долины наносами. Продольный профиль реки вначале приобрел ступенчатую структуру, затем он становился слабонаклонным. Поперечное сечение долины выравнивалось до борта долины. Позже (Ives, 1942) был детально описан предполагаемый механизм образования «бобровых лугов» в горах Роки Маунтинс (Колорадо, США). Создание бобровых плотин на реках способствовало накоплению большого количества наносов, скрепленных корнями растений и успешно противостоящих эрозии. Наличие гуминовых кислот замедляло разложение древесины, которая была каркасом, удерживающим эти наносы. Устойчивость боброво-лугового комплекса зависит от изменений климата или биотических факторов, регулирующих численность бобров. Общий результат деятельности бобров – это «ложная старость» рек: обширные меандры, старицы, торфяные болота в долинах (Ives, 1942).

Руттен (Rutten, 1967), независимо от своих предшественников, также предположил, что выровненное дно ледниковых долин северного полушария – это результат накопления наносов бобровыми плотинами.

Гипотеза боброво-лугового комплекса далеко не всегда применима, как это показали недавние исследования и, особенно, радиоуглеродные датировки отложений за значительные промежутки времени. Так, определение скорости накопления и пространственного распределения отложений на реке пятого порядка в Колорадо, показало, что плотины могут привести к формированию обширных гетерогенных лугов на террасах (Westbrook et al., 2010). Но результаты этого исследо-

вания нельзя широко экстраполировать, поскольку плотины на реках пятого порядка отмечаются редко, по сути – это верхний предел возможностей для средообразующей деятельности бобров.

В Голоцене седиментация на бобровых плотинах Йеллоустонского национального парка была ограничена и во времени, и в пространстве. Отложения, накопленные бобровыми плотинами, отмечены только на 29% длины русел, и толщина их слоя не превышала 2 м. Но вскоре после разрушения плотин 26% этих участков подвергались быстрой эрозии. Мощность речных потоков контролировала и накопление, и сохранность отложений, поэтому на 60% длины русел осадконакопления не было. Отсюда, деятельность бобров не способствовала расширению долин и не привела к формированию «бобровых лугов» (Persico, Meyer, 2009).

Аналогичное исследование в Колорадо дало противоположные результаты: наиболее важными процессами для накопления послеледникового аллювия и создания пойм были именно долговременные взаимодействия между русловыми процессами и развитием бобровых прудов. Многорусловые системы, как результат бобровых плотин, формировали положительные обратные связи, увеличивали длину русел, площадь прудов и объемы накопленных отложений, в результате именно бобры оказали большое влияние на постгляциальное накопление отложений (Polvi, Wohl, 2012).

Результаты всех трех исследований еще раз подтверждают контекстную зависимость деятельности средообразователей: закономерности, обнаруженные в бассейне одной реки, могут не сработать в бассейне другой реки.

По мнению А.Н. Тюрюканова (1990) бобры сыграли выдающуюся гидрологическую роль в торможении аридизации голарктических равнин – Русской и Северо-Американской. Создавая многочисленные плотины на бесконечных протоках и малых реках, заваливая их деревьями, они сдержали огромные массы пресной воды, обреченной без этого на сброс в Мировой океан. Процесс аридизации тем самым затормозился, по-видимому, на одно-два тысячелетия. Конечно, бобры могли повлиять лишь на замедление стока, но не на его геологически обусловленную направленность (Тюрюканов, 1990). Гипотеза Тюрюканова особенно интересна, поскольку специфика средообразующей деятельности бобров неизбежно приводит к вопросу: как могли бесследно исчезнуть результаты их деятельности на равнинах Европы?

Особенности экологии бобров диктуют несколько обязательных условий, для реализации гипотезы Тюрюканова. Прежде всего, численность бобров должна быть относительно стабильной на протяжении

значительного промежутка времени. Во-вторых, плотность населения должна быть относительно высокой, чтобы поддерживать постоянный приток мигрантов в субоптимальные и пессимальные местообитания, в которых строительная деятельность наиболее выражена. В-третьих, скорость создания/поддержания бобровых структур должна быть выше скорости их разрушения, лаг-эффекты влияния этих структур должны быть достаточно большими для кумулятивного изменения гидрологических режимов, как водоемов, так и почв. В-четвертых, произведенные бобрами изменения физических характеристик местообитаний должны способствовать развитию прибрежной и водной растительности. Насколько реальна такая ситуация в прошлом – остается неясным, поскольку долговременная динамика численности бобровых популяций все еще не изучена. С одной стороны, ухудшение количественного и качественного состава кормов при повторных заселениях, адаптация бобров к обитанию в условиях низкой численности (Завьялов, 2012а), указывают, что длительное поддержание высокой плотности населения маловероятно. Но моделирование динамики численности, выполненное на основе многолетних наблюдений за динамикой одной из старых популяций, предсказывает переход популяции в стационарное состояние с квазипериодическими колебаниями через 14–26 лет (Петросян и др., 2012). То есть длительное существование бобровой популяции с относительно высокой плотностью населения теоретически возможно. Полная реализация потенциальной роли бобров возможна только при относительно высокой скорости развития/возобновления растительности. Учитывая избирательность бобров в выборе местообитаний, ограниченный набор мест, подходящих для строительства плотин, относительно узкий диапазон возможного влияния плотин на водотоки, контекстную зависимость результатов деятельности инженеров, нужно признать, что роль бобров далеко не везде была первостепенной. Бобры не могли эффективно действовать сразу после отступления ледника, поскольку они не могут заселять водоемы, не имеющие кормов, а также строить плотины при высокой седиментной нагрузке и при нестабильных (блуждающих) берегах.

1.4. Бобр как фитофаг

Фуражир с центральным местом кормежки

При кормодобывании бобры имеют центральное место кормежки (ЦМК), по мере удаления от которого кормовое предпочтение определяется не только видом дерева/кустарника, но и его размерами, удаленностью, энергетическими затратами на подгрызание и транспортиров-

ку корма к воде (Jenkins, 1980; Pinkowski, 1983; Fryxell, Doucet, 1991 и др.). Взаимосвязь размер-расстояние может быть разной для разных пород, избирательность бобров может изменяться по сезонам года, поселениям, разным участкам в пределах одного пруда (Jenkins, 1975, 1980).

Проверке прогнозов ЦМК применительно к поведению бобров посвящено довольно много работ, результаты которых как подтверждают, так и опровергают эти прогнозы. Одна из первых таких работ выполнена на острове Айл-Ройал (Мичиган, США). Количество погрызов сокращалось по мере удаления от воды. Средний диаметр сгрызенных стволов (2.5 ± 1.5 см) были толще среднего диаметра доступных (1.3 ± 0.9 см), но не было различий между диаметрами сгрызенных деревьев на разных расстояниях. Предпочтение видов не изменялось по мере удаления от воды. Теоретические расчеты показали, что бобры могли кормиться на удалении до 253 м от пруда, но в силу энергетических и временных ограничений кормились намного ближе к воде. Снижающаяся по мере удаления от пруда скорость получения кормов – вот наиболее важный фактор, повлиявший на состав рациона бобров (Belovsky, 1984).

Прогнозы ЦМК были проверены сразу на 25 поселениях в местообитаниях разного качества. Бобры выбирали: – меньше деревьев по мере удаления от ЦМК; – более крупные деревья по мере удаления от ЦМК в местообитаниях высшего качества. Выбирая более крупные деревья на значительном удалении от ЦМК, бобры часто использовали их на месте, отказываясь от их разделки и переноски. В местообитаниях худшего качества бобры не отходили далеко, были менее избирательны и к диаметру стволов, и к удалению от ЦМК. Содержание энергии в корме, время и энергия, необходимые для его поиска и обработки, влияли на кормодобывающее поведение бобров. Бобры были наиболее избирательны в местообитаниях высшего качества, где большая доступность корма разного типа создавала лучшие возможности для выбора оптимальных кормодобывающих решений (Gallant et al., 2004).

Проверка ЦМК-теории в сложном озерном местообитании в Огайо (США) с учетом расстояний, как от кромки воды, так и от хатки, в целом подтвердила прогнозы этой теории. Бобры были избирательны по мере удаления и от хатки, и от кромки воды. Они предпочитали деревья среднего размера диаметром 2.0–6.9 см, избегали деревья тоньше 2.0 и толще 10.0 см. По мере удаления от воды бобры подгрызали более крупные (из предпочитаемого размерного диапазона) стволы. По мере удаления от хатки избирательность кормовых пород не изменялась, но увеличилась доля деревьев 7.0–9.9 см в диаметре (Raffel et al., 2009).

Кормодобывающее поведение бобров из старой норвежской популяции, достигшей максимальной емкости среды, подтвердило про-

гнозы ЦМК-теории только относительно размеров деревьев. Порядок предпочтений, начинавшийся с ивы, сохранялся как вблизи воды, так и на удалении от нее. Иву, с учетом ее немногочисленности, бобры потребляли наиболее интенсивно. Но поскольку наиболее многочисленной была наименее предпочитаемая серая ольха, именно она и составила основу рациона. На удалении от воды количество погрызов уменьшалось, а размеры подгрызенных деревьев увеличивались. Учитывая, что древесная растительность была представлена главным образом молодыми деревьями, 95% сгрызенных бобрами стволов были диаметром более 1 и менее 5 см (Haarberg, Rosell, 2006).

Наши данные по избирательности корма в Дарвинском заповеднике показали предпочтение одной из пород – осины, но не было избирательности по размерам подгрызаемых осин или по их удаленности от воды. Данные по березе, наоборот, показали четко выраженную размерную избирательность. Так, в осиннике липовом бобры совсем не валили берез из-за их крупных размеров (средний диаметр 24.05 ± 2.34 см на правом берегу пруда и 32.23 ± 2.34 см на левом). В березняке-осиннике неподгрызенные березы были толще (средний диаметр 18.60 ± 1.69 см), чем частично поврежденные (18.43 ± 3.21) или сгрызенные (11.50 ± 1.50), но эти различия еще не были достоверными. И, наконец, в березняке травяно-сфагновом, бобры оказывали статистически значимое предпочтение березам с диаметром ствола до 7 см и менее охотно грызли березы толще 10 см (Завьялов и др., 2005).

Избирательность корма бобрами не всегда соответствует прогнозам ЦМК. Так исследование 574 сгрызенных бобрами деревьев в Германии не выявило никакой значимой корреляции между удалением от воды и диаметром деревьев. Возможно, что именно доступность и обилие древесно-кустарниковых кормов играли главную роль при их выборе бобрами (Klenner-Fringes, Schröpfer, 2003).

Избирательность при кормодобывании и сукцессии

В начале 1990-х Д. Фрайксилл в соавторстве провел несколько экспериментов по исследованию пищевых предпочтений бобров в зависимости от питательности и скорости переваривания кормов, распределения кормов в пространстве (Fryxell, Doucet, 1991; Fryxell, 1992; Doucet, Fryxell, 1993; Fryxell et al., 1994). Затем он создал модель (Fryxell, 1997), прогнозирующую воздействие бобра как ЦМК-фуражира на структуру и динамику сообщества. Эта модель предсказывает, что если доминантами древостоя будут предпочитаемые кормовые растения – то они будут процветать по мере удаления от ЦМК, а слабые (и неподаваемые) конкуренты, наоборот, вблизи ЦМК. Но, сам фитофаг не смо-

жет устойчиво существовать в таком сообществе без дополнительных абиотических нарушений (Fryxell, 1997). Модель была проверена в ходе многолетних комплексных полевых исследований (Donkor, Fryxell, 1999, 2000; Fryxell, 2001). Результаты показали наличие четко выраженного градиента интенсивности кормодобывания: более 50% сгрызенных стволов находились на расстоянии до 10 м от воды, но только 7% на расстоянии более 40 м. Возобновление непоедаемых хвойных было положительно связано с интенсивностью кормодобывания, но возобновление 4 из 6 поедаемых видов – отрицательно. Если в этот анализ добавляли многочисленные у воды и поедаемые бобрами иву и ольху, то картина менялась с точностью до наоборот. Отсюда, бобры не действовали, как ключевые виды, поскольку в результате их деятельности получали преимущества доминанты-хвойные, процветали как поедаемые (ива и ольха), так и непоедаемые виды деревьев (Donkor, Fryxell, 2000). То есть, если не брать в расчет иву и ольху – то подтверждалась гипотеза ускоренной сукцессии, предсказанная моделью (Fryxell, 1997), если иву и ольху принять во внимание – то подтверждалась гипотеза замедленной сукцессии сформулированная ранее (Pastor, Naiman, 1992). Противоречивые результаты не позволили автору сделать ясного вывода (Fryxell, 2001).

Отсутствие однозначных выводов – это результат все той же контекстной зависимости. В современной литературе есть, по меньшей мере, три гипотезы относительно последствий избирательного вывала бобрами древесных растений.

1) Бобры, подгрызая деревья, замедляют сукцессию, осветляют участок и способствуют активному возобновлению раннесукцессионных (поедаемых) видов (Gill, 1972; Pastor, Naiman, 1992). Аргументом против этой гипотезы являются многочисленные наблюдения, показывающие неудовлетворительное возобновление осины на бобровых «вырубках» (Бородина, 1956; Дворников, Дворникова, 1986; Николаев, 1997; Завьялов и др., 2005), тогда как ива и береза могут успешно возобновляться (см. главу 7).

2) Бобры ускоряют сукцессию, подгрызая раннесукцессионные кормовые породы деревьев. В результате преимущества получают субклимаксные или климаксные виды, непоедаемые лиственные или медленнорастущие хвойные. Это подтверждается множеством наблюдений в разных частях ареала обоих видов бобров (Дворников, Дворникова, 1986; Сеницын, Русанов, 1989; Николаев, 1997; Novak, 1987; Barnes, Dibble, 1988; Johnston, Naiman, 1990; Donkor, Fryxell, 1999, 2000; Fryxell, 2001). Например, в Дарвинском заповеднике избирательное и интенсивное подгрызание бобрами осин в осиннике липовом значительно

ускорило выход ели и липы из подроста в первый ярус. В результате образовался сложный елово-липовый лес, редкий для заповедника. В отсутствие бобров разрушение осинового первого яруса происходит из-за ветровала, а выход в первый ярус ели и липы растягивается на десятилетия (Завьялов и др., 2005).

Влияние долговременной фитофагии бобров на состав прибрежных лесов в Северном Онтарио (Канада) привело к тому, что осина полностью исчезла на расстоянии до 30 м от воды. Но ольха, береза, ива восстанавливались до первоначального уровня. Если избирательная фитофагия бобров продолжится, то в прибрежных местообитаниях будут доминировать хвойные, что для бобров неблагоприятно. Бобр – животное, зависимое от нарушений, поэтому для восстановления предпочитаемых кормов (осины) необходимы лесные пожары (Barnes, Mallik, 1997). Известно, что негативные изменения численности и плотности населения в бобровых популяциях наблюдаются через 25–30 лет после вселения бобров, и одна из причин снижения численности – это снижение доступности кормов со временем (Hartman, 1996). Аргументы против гипотезы ускоренной сукцессии: кормовое предпочтение бобров очень изменчиво и не всегда предсказуемо (Nolet et al., 1994); трофическое воздействие бобров редко проявляется в чистом виде, чаще всего оно отмечается на фоне изменения нескольких значимых для экосистемы режимов (увлажнения, освещения, богатства почвы элементами минерального питания) (Завьялов и др., 2005).

3) После воздействия бобров восстанавливаются прежние сообщества, т.е. сменяются не виды, а возрастные или размерные группы прежних видов. Обычно это наблюдается в бедных условиях, где суровость среды перекрывает межвидовую конкуренцию. Например, в Дарвинском заповеднике в березняке травяно-сфагновом интенсивная трофическая деятельность бобров выражалась в избирательном изъятии более тонких берез. В конечном итоге сформировался березовый древостой с энергетически-невыгодными для бобров размерными характеристиками. При этом какого-либо вытеснения березы другой породой ожидать не приходится, поскольку в этих условиях из древесных пород способна расти только береза (Завьялов и др., 2005). Аналогичная закономерность отмечена в некоторых болотных поселениях Рдейского заповедника (Завьялов, 2012), и на Огненной Земле, леса которой состоят всего из трех видов деревьев одного рода. На участках с разрушенным бобрами лесным пологом, но не подверженным затоплению, сукцессии приводят к восстановлению коренных сообществ (Anderson et al., 2009).

Попытка ускорить сукцессии прибрежных лесов с использованием кормодобывающего поведения бобров привела к неожиданному ре-

зультату. Одной из целей реинтродукции бобров в национальном парке Бисбош (Голландия), было восстановление широколиственных лесов (Nolet et al., 1994). Для этого на обочинах дорог и дамбах были высажены различные широколиственные породы деревьев, и предполагалось их использование как источников семян. Бобры должны были интенсивно кормиться ивой, и создавать прорывы среди сплошных ивовых зарослей. В эти прорывы должны были попадать семена широколиственных пород, и, таким образом, предполагалось провести восстановление прибрежных широколиственных лесов. Несмотря на то, что ива действительно составила основу рациона, бобры также активно использовали не-ивовые виды деревьев. И поблизости, и вдали от нор и хаток, в том числе и на удалении от воды, у не-ивовых пород вероятность подгрызания была даже выше, чем у ив. В результате, бобры, избирательно потребляя не-ивовые породы, их практически уничтожили, прорывов в ивовых зарослях не создали, сукцессию не ускорили.

1.5. Долговременные изменения растительного покрова

Анализ долговременных результатов влияния жизнедеятельности бобров на растительность чаще всего проводят с использованием двух основных методов, заметно влияющих на результаты. Прежде всего, это дешифровка серии аэрофотографий, когда растительность группируется в легко распознаваемые блоки. Например, открытая вода, полупогруженная растительность, кустарники, болота, сырые леса и т.д. В результате получается общая картина, написанная «грубыми мазками», позволяющая проследить динамику растительности на протяжении 40–80 лет.

Второй способ – это прямые многолетние наблюдения, повторное описание растительности на трансектах или площадках. Метод более точный, но ряд наблюдений значительно короче – 15–28 лет.

Анализ аэрофотоснимков показал, что нарушения лесного полога в результате кормодобывающей деятельности бобров в масштабах аэрофотографий не столь заметны, как нарушения, вызванные строительством плотин (Remillard et al., 1987). Именно изменения гидрологического режима водоемов и почв и формируют «бобровые пятна». Образование бобровых пятен напрямую связано с ростом бобровых популяций (Broschart et al., 1989; Naiman et al., 1994). Прежде всего, образовались самые крупные пятна, но по мере приближения численности бобров к пределу емкости местообитаний, размеры новых пятен становились все меньше и меньше (Broschart et al., 1989; Johnston, Naiman, 1990). Линейная зависимость увеличения количества пятен и числен-

ности бобров наблюдалась только в период роста популяции. Во время флуктуаций на высоком уровне и при снижении численности площадь измененных бобрами местообитаний остается относительно стабильной (Host, Meusembourg, 2008). Предел насыщения ландшафта бобровыми пятнами определяется геоморфологическими особенностями местности (Johnston, Naiman, 1990a; Cunningham et al., 2006).

Бобровые пятна сохраняются в ландшафте в течение десятилетий и столетий (Naiman et al., 1988; Host, Meusembourg, 2008). Возможная причина такой стабильности – наличие в прудах больших запасов воды, углерода, питательных веществ, развитие торфообразующей растительности (Johnston, Naiman, 1990a), отсутствие в почве микоризообразующих грибов, что задерживает вселение деревьев хвойных пород (Terwillinger, Pastor, 1999). Бобровые пятна одновременно и очень динамичные, но смены происходят между разными «блоками» растительности внутри пятна (Naiman et al., 1994; Host, Meusembourg, 2008).

В национальном парке Акадия (штат Мэн, США) все заброшенные бобровые пятна длительное время заполнены водой и покрыты травянистой растительностью. В отсутствие крупномасштабных нарушений (например, пожаров), бобровые популяции не растут и не осваивают маргинальные местообитания, поэтому некоторые бобровые пятна могут вернуться в прежнее облесенное состояние (Cunningham et al., 2006).

На западе Канады в национальном парке Элк-Айленд за 54 года рост численности бобров привел к 9-кратному увеличению площади ветландов с открытой водной поверхностью (Hood, Beyley, 2008). В Адирондаке (США) обработка 40-летнего ряда аэрофотографий 39 бобровых пятен выявила нелинейные и разнонаправленные сукцессионные смены, длительные задержки на разных стадиях, возврат к предыдущим стадиям или пропуск некоторых стадий сукцессионной последовательности; ни разу не отмечен возврат к лесной стадии (Remillard et al., 1987). Но в Южной Каролине (США) в условиях хорошего дренажа и длинный, и короткий варианты сукцессий завершались вселением раннесукцессионной лесной растительности (Snodgrass, 1997).

В хвойно-широколиственных лесах Северной Альберты (Канада) анализ аэрофотоснимков за 50 лет обитания бобров показал кумулятивное увеличение количества плотин во времени. Участки, давно заселенные бобрами, были окружены достоверно более широкой полосой луговой растительности вокруг плотин и прудов. На самых старых участках отмечено разрушение лесного полога на расстоянии до 48 м от кромки воды. Также отмечена большая изменчивость между разными участками по обилию плотин, длительности существования прудов и степени влияния бобров на растительность (Martell et al., 2006).

Пятнадцатилетние прямые наблюдения за динамикой растительности в Массачусетсе (США), где бобровая популяция восстановлена уже на протяжении 75 лет, показали общий тренд на обводнение ветландов и три возможных варианта сукцессий в бобровых пятнах. Состав и структура растительности бобровых пятен находились под влиянием комплекса гидрологических факторов, а именно: частоты, степени и продолжительности повторного затопления. В свою очередь частота повторного заселения зависела от уклона русла, площади водосбора и состояния заброшенной бобровой плотины. Видовой состав новых пятен был явно связан с уровнем воды, но по мере увеличения срока затопления связь между видовым составом и уровнем воды становилась менее очевидной. Вселение кочкообразующих видов на некоторых участках изменило ход сукцессии, но некоторые аспекты сообществ сохранялись независимо от затоплений. Бобровые пятна – это динамичные, сложные, постоянно изменяющиеся во времени и пространстве системы (McMaster, McMaster, 2001).

На севере Финляндии за 18 лет наблюдений от подтопления и затопления деревьев погибло больше, чем было съедено бобрами; в заброшенных бобровых пятнах в подросте лиственные породы имели большую плотность. В бореальных лесах кратковременное воздействие бобров может изменить структуру и породный состав прибрежных лесов в выгодную для бобров сторону, тогда как высокая плотность населения бобров и длительный период восстановления растительности могут привести к необратимым изменениям. Лесные сукцессии на бобровых прудах и вокруг них окажут четко выраженное влияние на популяционную динамику бобров (Huvönen, Nummi, 2008).

Отдельный вариант, когда бобры заселяют существующие болота. 57-летний ряд наблюдений за освоением бобрами болот в Миннесоте (США) показал, что видовое богатство увеличивалось по мере старения прудов и зависело от их размера и количества соседних прудов, но примерно к 40 годам и видовое богатство, и разнообразие стабилизировались. Несмотря на создание прудов, запруженные бобрами болота – это бедные местообитания и они, по-видимому, останутся бедными спустя многие годы после затопления (Ray et al., 2004). Прямые наблюдения за другим болотом, затопленным бобрами в течение 28 лет, (Коннектикут, США) показали, что видовое богатство изменилось слабо, но был некоторый сдвиг в сторону гидрофильных видов. Затопление благоприятствовало минеротрофным видам на некоторых участках, но в целом, не представляло угрозу для типичной болотной растительности. С учетом времени развития болот, исчисляемого столетиями и тысячелетиями, бобровое затопление слиш-

ком кратковременное, чтобы значимо повлиять на болотную растительность (Mitschell, Niering, 1993).

Моделирование долговременной динамики растительности в бобровом пруду на период до 100 лет показывает, что при многократном затоплении бобровые пятна на многие годы могут стать нелесными сообществами с плохо возобновляющейся древесной растительностью, что малопригодно для обитания бобров (Sturtevant, 1998).

На Огненной Земле местная растительность совершенно не адаптирована к длительному воздействию бобров: в заброшенных прудах создаются условия, при которых возобновление коренной древесной растительности невозможно – банк семян гибнет, отложение толстого слоя наносов не позволяет прорасти семенам. За последние 20 лет отмечены однонаправленные негативные изменения, которые возможно продлятся много дольше. Но на незатопленных лесных участках отмечено восстановление коренных сообществ (Anderson et al., 2009).

Банк семян в бобровых прудах может играть важную роль в долговременной динамике растительного покрова. Пробы почв, отобранные на 14 бобровых прудах в Квебеке (Канада), подтвердили наличие банка семян в прудах. Всего проросло более 2000 семян 42 видов, но наиболее обильными были 5 видов – типичные растения заболоченных местообитаний. Не было различий между обилием и богатством прорастающих семян в молодых и старых прудах (La Page, Keddy, 1998). К сожалению, до сих пор это единственная оценка банка семян в бобровых прудах.

1.6. Выводы по главе

Бобры занимают огромный ареал, внутри которого они распределены крайне неравномерно. В европейской части России большая часть бобрового населения сосредоточена от лесостепи до южной тайгой. Современная численность бобров примерно на 1-2 порядка ниже их потенциальной численности к началу голоцена. Бобры заселяют самые разные водоемы, но в ближайшие годы большая часть населения будет сосредоточена на малых реках, как наиболее многочисленных гидрографических объектах. Количество бобров в одном поселении и плотность населения заметно изменяются географически, по годам и по типам водоемов. Верхний предел плотности для большинства современных популяций около 1 км между центрами соседних поселений. Размеры поселений изменчивы и зависят от продолжительности обитания бобров, кормов и плотности населения. Для большинства поселений характерно чередование периодов обитания и забрасывания.

Влияние жизнедеятельности бобров в большинстве случаев распространяется примерно на 3% территорий, но в исключительных случаях может распространяться на 15–28% территории.

Бобровые плотины многочисленны, а со временем их может стать еще больше. Длина большинства плотин не превышает 10–20 м. Плотины распределены неравномерно, бобры избирательны в выборе мест для строительства плотин. Плотины в разной мере влияют на поверхностный поток, объем запасенной воды может быть очень большой, площади образовавшихся прудов чаще не превышают 1–2 га. Плотины оказывают влияние на гидрологический режим водоема в измеримом и довольно узком диапазоне условий. Гидрологическая роль бобров, будучи наиболее заметной и пространственно наиболее масштабной, в целом остается и наименее изученной. Контекстная зависимость позволяет предположить, что при разных обстоятельствах произведенные бобрами изменения гидрологического режима будут играть разную роль, но малочисленность работ по оценке объемов запасенной бобрами воды, их влиянии на водный баланс пока позволяет оценить только диапазон этого влияния.

Изменение гидрологического режима почв на обширных территориях вокруг прудов создает «бобровые пятна», очерчивает «ареал средообразующей деятельности»⁵ бобров для каждого водосбора. Плотины способствуют накоплению большого количества воды в почвах, изменяют направление движения грунтовых вод, создают и поддерживают режим повышенной влажности почв. Этот результат средообразующей деятельности бобров также остается мало изученным.

В масштабе нескольких лет осаждение взвешенных наносов выше бобровых плотин происходит относительно быстро. Но при переходе на временной масштаб столетий или тысячелетий кумулятивная роль бобров представляется более скромной и не столь убедительной. Быстрое упрощение речной сети при отсутствии бобров указывает, что бобры могли играть значительную роль в формировании долин водотоков и замедлении аридизации послеледниковых равнин только при сохранении их высокой численности и плотности населения в течение длительного времени. Крайне ограниченное количество данных по долговременной динамике бобровых популяции пока не позволяет проверить предположения о кумулятивной роли деятельности бобров.

При питании древесно-кустарниковыми кормами бобры показывают изменчивую структуру избирательности. Важными оказались не только видовой состав, но и размерные характеристики древостоев, размещение кормовых единиц в пространстве, и качество местообита-

⁵ по (Работнов, 1978)

ний. Отсюда, и последствия кормодобывающей деятельности бобров, даже в сходных растительных сообществах могут быть самые разнообразные. Если контекстная зависимость подразумевала разную степень восприимчивости сообществ к произведенным бобрами изменениям, то теперь очевиден еще один источник множественности результатов деятельности бобров – это поведение самих животных. Избирательное кормодобывание бобров может ускорить, замедлить сукцессии или привести к восстановлению прежних сообществ изменяя только возрастные или размерные характеристики древостоя.

Долговременное влияние бобров на растительность выражается в создании «бобровых пятен», количество и площадь которых увеличиваются по мере роста бобровых популяций. К моменту достижения максимальных значений численности бобров количество и площадь пятен стабилизируются. Для этих пятен характерны увеличение обводненности, быстрая гибель древесной растительности; образование и длительное существование сообществ с гидрофильной травянистой растительностью; нелинейные и разнонаправленные смены внутри пятна; длительный период восстановления лесной растительности в зависимости от условия дренажа, частоты повторных затоплений, положения пятна относительно биома и водораздела, наличия банка семян, наличия/отсутствия других масштабных нарушений лесной растительности. Деятельность бобров выступает пусковым механизмом образования «бобровых пятен», но затем скорость и направление сукцессии внутри пятен определяют другие факторы.

В обзоре не рассматривались ни влияние фитофагии бобров на травянистые растения ввиду малого количества публикаций по этому направлению, ни реакция других организмов на произведенные бобрами изменения ввиду огромного количества публикаций по этому направлению. Реакция других организмов на деятельность бобров все равно сводится к реакции на изменения физических характеристик среды, важнейшие изменения которой рассмотрены выше. Особняком стоит и информационное воздействие бобров – т.е. создание видоспецифичного сигнального поля и взаимодействие его с сигнальными полями других обитателей прибрежной полосы, но эта тема настолько специализирована, что требует отдельного обзора.

В заключение необходимо отметить, что продолжающийся рост численности бобров, накопление последствий их жизнедеятельности потребуют новых оценок значения этой деятельности для развития сообществ и ландшафтов и, возможно, пересмотра наших взглядов на организацию и динамику сообществ водотоков и долин малых рек с учетом теперь уже постоянного обитания бобров.

ГЛАВА 2. МЕТОДЫ СБОРА И ОБРАБОТКИ ДАННЫХ

2.1. Характеристика бобрового населения

Самые подробные наблюдения за бобрами выполнены на территории Дарвинского заповедника в 1987–2002 гг. Применяли разные методы, но основным был эколого-статистический (Дьяков, 1975а). Учет бобра состоит из подсчета количества жилых бобровых поселений и определения среднего количества зверей в одном поселении. Общая численность бобров определяется умножением среднего количества бобров в поселении на количество жилых поселений (Дьяков, 1975а). При обследовании береговой полосы водоемов мы выявляли бобровые поселения, определяли их границы, картировали и подсчитывали следы деятельности бобров: вылазы, тропы, погрызы, жилища и убежища, зимние запасы кормов, плотины, каналы. Учитывали только те погрызы, которые были сделаны с началом осенней заготовки кормов в сентябре. Для тренировки в определении свежести погрызов, на ближайшем бобровом поселении в середине августа маркировали все свежие погрызы. Затем, поселение еженедельно проверяли и отмечали вновь появившиеся погрызы, а также фиксировали состояние более ранних погрызов. Собственно учет начинался со второй половины сентября. Подсчет осенних погрызов в каждом поселении проводили по следующим ступеням толщины: до 2.5 см; 2.6 – 6.0 см; 6.1 – 12 см; 12.1 – 20 см; 20 – 30 см; 30 – 40 см; 40 – 50 см; 50 – 60 см. Все подсчитанные погрызы приводили к сопоставимой величине, выражаемой в условной кормовой единице (у.к.е.) по специальным таблицам (Дьяков, 1975а). Автором методики, при помощи многочисленных отловов установлено, что в среднем на одного бобра приходится 60 у.к.е. погрызов. Наличие молодняка текущего года рождения считали установленным, если находили отпечатки задних лап до 12–13 см и следы пары резцов 5–6 мм в осенний период. В каждом поселении подсчитывали и промеряли плотины и каналы, зимние запасы кормов. Размеры занятого бобрами участка определяли по крайним точкам погрызов (Дьяков, 1975а).

Однако эколого-статистический метод не позволяет точно определить границы бобровых поселений при высокой плотности населения, он трудоемок и неэффективен в поселениях на болотистых участках (Соловьев, 1971). Поэтому для точного определения границ бобровых поселений дополнительно проводился весенний учет количества поселений (Кудряшов, 1970). Этот учет основан на том, что зимой, во время оттепелей бобры часто выходят на поверхность и сгрызают растущие поблизости деревья и кустарники. Участки наземной активности в это время минимальны и достаточно удалены друг от друга, что

позволяет точно подсчитать поселения. На наиболее труднодоступных поселениях, где невозможно было провести ни эколого-статистический, ни весенний учеты, проводились промеры отпечатков лап и резцов. Аналогичным методом в сходных условиях Калининской (Тверской) области ранее пользовался В.А. Соловьев (1971).

В 1998–2001 гг. пересчетный коэффициент определяли по числу бобровых поселений, имеющих сеголеток (Борисов, 1986).

Для уточнения количества зверей в поселениях проводили утренние или вечерние наблюдения со скрадка расположенного на высоте 4–5 м над водой. Использовали светосильный бинокль, всего проведено 98 часов наблюдений.

В 1987–2002 гг. учеты бобров на территории Дарвинского заповедника, его охранной зоны и на сопредельных территориях проведены автором. В 1997 г. учет бобров не проводился. Общая схема ежегодных учетов в Дарвинском заповеднике следующая: 10–15 дней в марте-апреле – определение количества поселений и их границ на наиболее плотно заселенных участках. В конце сентября – начале декабря выполнялся основной учет: подсчет количества поселений на всей территории с определением пересчетного коэффициента.

Размещение бобровых поселений и численность бобров за период 1976–1987 гг. приведены по материалам Летописи Природы Дарвинского заповедника (авторы материалов М.Л. Калецкая и Л.Ф. Завьялова). Обработано 405 карточек разовых наблюдений за бобрами зоологической картотеки Дарвинского заповедника за 1976–1996 гг.

Площадь бобровых прудов в ДГЗ определяли как сумму площадей таксационных выделов (или их частей), затопленных водами пруда, для чего их контуры наносили на план лесонасаждений (Балодис, 1990).

На всех остальных территориях для учета бобров применяли метод «выявления мощности поселений» (Лавров, 1952). Принята следующая шкала оценки бобровых поселений: слабое – 1–2 бобра в поселении, среднее – 3–5, сильное – 6–8 зверей. Такие оценки являются умеренными для юга таежной зоны (Борисов, 1986). Для Полистово-Ловатской болотной системы эта шкала была проверена визуальными наблюдениями: в 5 поселениях проведено 59 часов наблюдений.

Общая схема проведения полевых работ состояла из двух наиболее важных периодов: весеннего и осеннего. В конце апреля-первой половине мая, после спада половодья на малых реках и до того как поднимется высокая трава и полностью распустятся листья на деревьях, на протяжении 2–4 недель в поймах исключительно благоприятные условия для картирования и измерения всей созданной бобрами инф-

раструктуры – плотин, нор, каналов, хаток, элементов маркировочного поведения бобров (см. ниже). В это время хорошо заметны не только свежие сооружения, но и остатки давно заброшенных и сильно разрушенных плотин и жилищ, а также легко различимы занятые бобрами норы и хатки. Осенью, в октябре-ноябре, проводили основной учет бобров с определением количества поселений и их «мощности», точного места зимовки и жилища бобров, наличием/отсутствием животных разных возрастных групп (сеголетки, годовики, двухлетки, взрослые), мест заготовки зимних кормов, запасов корма. Летом и зимой, в зависимости от доступности территорий, проводились дополнительные обследования. Например, обследование территории ПЛБС проводили во все сезоны, когда болотная система была проходима: зимой на лыжах и снегоходе, летом и осенью – пешие маршруты.

Начиная с 2003 г. для картирования плотин, хаток, нор, мест заготовки корма, каналов и прочих проявлений жизнедеятельности бобров использовали GPS. Для картографирования и анализа пространственного размещения следов деятельности бобра использована программа OziExplorer. Карты участия черной ольхи в древостое составлены по данным лесоустройств разных лет в среде ArcGIS 9.3.

Определение размеров пятен, измененных деятельностью бобров, проводили в поле с использованием лазерного дальномера Bushell Yardage PRO SPORT 450 или, обходя пятно по периметру с работающим GPS, а затем, вычисляя площадь по треку в программе OziExplorer.

Полевые работы в Полистово-Ловатской болотной системе проводили ежегодно в 2003–2012 гг.; в Приокско-Тerrasном заповеднике ежегодно в 2007–2012 гг.; в бассейне р. Тюдьма (Центрально-Лесной заповедник) в 2007–2008 гг.

Для анализа долговременной динамики численности бобров использовали все доступные источники: опубликованные статьи, книги «Летописи природы» Центрально-Лесного и Приокско-Тerrasного заповедников, неопубликованные отчеты из архивов заповедников, а также личные сообщения сотрудников заповедников.

2.2. Изучение маркировочной деятельности бобров

Детальные наблюдения за маркировочным поведением бобров были выполнены на двух участках: поселение «Изможево» (ДГЗ) и участок р. Редьи (ПЛБС).

Для каждого обследованного участка составляли детальный план масштаба 1:5000, на котором отмечали все заметные элементы ландшафта: каналы, ручьи, отдельные крупные деревья и прочие ори-

ентиры. На план также наносили плотины, хатки, норы, тропы, места заготовки древесно-кустарниковых кормов. При каждом посещении участка проводили описание и картирование всех элементов сигнального поля бобров. Каждый обнаруженный элемент отмечали на местности биркой с номером или номерным кольшком и наносили на план. При обследовании речных русел значительной протяженности, маршрут разбивали на 100-м отрезки, на которых подсчитывали, а при необходимости и картировали все элементы сигнального поля.

2.3. Изучение уровня грунтовых вод и почв

Исследования выполнены на территории ДГЗ совместно со студентами факультета почвоведения МГУ А.Ю. Щербаковой и С.С. Зуевой под руководством Л.О. Карпачевского.

Наблюдения за динамикой хода уровня воды в реке и почвенно-грунтовых вод проводили в 1995–1996 гг. на двух гидрологических профилях в пойме р. Лоши (ДГЗ). Гидрологический профиль из 8 колодцев и водомерного поста был заложен выше бобровой плотины; контрольный профиль из 12 колодцев и водомерного поста – ниже поселения. Выбор участка для контроля проводился по следующим параметрам: контроль должен быть сопоставим по рельефу с берегом бобрового пруда, пригоден для заселения бобрами и постройки плотины. Переселившаяся в октябре бобровая семья выстроила плотину и подтопила контроль, подтвердив правильность выбора стационара. Все профили были оборудованы смотровыми колодцами с металлическими трубами и мелкой сеткой (Программа..., 1974; Базыкина, Роде, 1976) и водомерными рейками (Антимонов, 1950). Рейки были выставлены на обоих профилях в один день и на одной и той же отметке для получения сравнительных результатов. Колодцы располагались поперек речной поймы на расстоянии 3 м один от другого. Профили нивелировали, определяли превышение колодцев относительно друг друга и ноля водомерного поста. Определение уровня почвенно-грунтовых вод проводили хлопущкой; точность измерения до 0.5 см; 1 раз в 5 дней в июне – сентябре 1995–1996 гг. Поскольку профили были заложены в середине 1995 г., то основной объем наблюдений выполнен в 1996 г. Осадки и среднесуточные температуры воздуха приведены по данным метеостанции Дарвинского заповедника.

Отбор проб почв был выполнен на берегах двух бобровых прудов средних размеров (1.5–2 га) и неподтопленном участке поймы в качестве контроля. Обязательными условиями при выборе стационарных участков были следующие: должна быть известна точная дата пост-

ройки плотины и берега пруда не должны быть заболоченными, чтобы в случае усиления гидроморфизма почв можно было выделить “бобровую” составляющую. Таким требованиям отвечали бобровые пруды на реках Искра и Хмелевка. От уреза воды были заложены 3 катены. Первая, длиной 50 м, на р. Хмелевке, выше плотины, которая к моменту отбора проб существовала уже 5 лет. Вторая, длиной 60 м, на р. Искре, выше плотины построенной бобрами год назад. Третья катена, длиной 60 м, также на р. Искре, служила контролем и находилась в 400 м ниже занятого бобрами участка. Участок поймы, где была заложена третья катена, затапливался и подтапливался при высоком уровне водохранилища не более чем на один месяц в году. Катены располагались перпендикулярно руслам рек от гидроморфных почв к автоморфным. Автоморфными почвы названы условно, так как на изучаемой территории практически нет неоглеенных почв. В первой и второй катенах было вскрыто по 4 почвенных разреза, в третьей – 3. Из каждого горизонта были отобраны образцы на влажность и образцы для лабораторных исследований методом усредненных проб.

Лабораторный анализ почвенных образцов сделан для следующих показателей: определение углерода по методу Тюрина (Аринюшкина, 1961); рН водной вытяжки – рН-метром; определение обменной кислотности по методу А.В. Соколова в солевой вытяжке (Карпачевский и др., 1980). Для выявления оглеенного горизонта по шкале Мансела определяли цвет горизонта A_2 , затем образец прокаливался и снова определялся цвет. Определение аморфного железа проведено по Тамму, извлечение железа – оксалатным буферным раствором с рН 3.3. Непосредственно в поле обрабатывали переднюю стенку каждого разреза раствором соли Мора и по характеру распространения закисного железа определяли степень оглеения. Удельную поверхность определяли на газовом хроматографе (Смагин, Смирнов, 1992). Гигроскопическую влажность определяли по методу Николаева.

2.4. Оценка влияния строительной и кормодобывающей деятельности бобра на древесно-кустарниковую растительность

Для анализа влияния строительной и кормодобывающей деятельности бобра на древесно-кустарниковую растительность использована методика Джонсон и Найман (Johnston, Naiman, 1990), с некоторыми изменениями: пробы закладывали непосредственно на трансекте и 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. Центр

каждой площадки на местности обозначался колышком. Все трансекты в каждом отдельном поселении были одинаковой длины (50–70 м) и захватывали самые отдаленные бобровые погрызы. Расстояние между трансектами составляло 50 м. На большой круговой площадке радиусом 4 м (площадью 50 м²) проводили пересчет древостоя (выше 6 м), на малой 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. Показатели для всех пород, присутствующих в древостое (диаметры на уровне груди и на высоте бобровых погрызов), использовали для составления уравнений регрессии, с помощью которых была воссоздана “добобровая” ситуация, т.е. был реконструирован древостой в период до появления бобров. Для реконструкции “добобрового” состояния были выдвинуты два предположения: прирост оставшихся в зоне погрызов нетронутых бобрами деревьев величина небольшая и ей можно пренебречь, отсюда суммы количества стволов и суммы площадей сечений сваленных бобрами деревьев и оставшихся характеризуют “добобровое” состояние древостоя; состав и обилие подроста и подлеска во второй зоне примерно соответствует таковым в первой зоне до начала воздействия бобров. Высоту каждого дерева определяли вышотомером ВН-1. Площадь поперечного сечения ствола считали равной площади круга соответствующего диаметра.

Для учета подроста и подлеска использовали методику К.А. Смирнова (1987). На круговой площадке радиусом 1.25 м проводили сплошной пересчет всех живых стволиков по породам и 12 ступеням высоты (от 0.1 до 6 м) с шагом в 0.5 м. Отмечали бобровые погрызы, повреждения стволиков лосями и зайцами-беляками, а также повреждения от падающих древесных стволов.

В бобровых поселениях, прошедших несколько циклов заселения, характеристику древесно-кустарниковой растительности получали на трансектах. Расстояние между трансектами 20 м. Длина трансекта закладывалась таким образом, чтобы захватить наиболее отдаленные бобровые погрызы от одного борта долины до другого. Каждая трансекта состояла из серии примыкающих друг к другу площадок размером 2×5 м. При пересчетах на каждой площадке отмечали вид дерева или кустарника, измеряли диаметр на высоте 30 см от поверхности

почвы – высоте, характерной для большинства бобровых погрызов. Тонкие стволы, диаметром до 10 см были измерены специально подготовленным шаблоном с шагом 1 см. У стволов толще 10 см измерена длина окружности гибкой мерной лентой, затем по известной формуле рассчитан диаметр. Сухостой и валеж не учитывался. Перечеты были выполнены в июле-августе 2007 г.

Для оценки характера пространственного распределения кормов использовался коэффициент агрегированности (K_A), предложенный А.В. Смуровым (1975). Величина этого коэффициента может быть от нуля, когда пятнистость в распределении отсутствует, до единицы при сильной агрегированности.

2.5. Оценка реакции зоопланктона на средообразующую деятельность бобра

Исследования реакции зоопланктона на проведенные бобрами преобразования среды 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). Дендрограммы построены методом одиночного присоединения.

2.6. Оценка влияния деятельности бобра на население рыб

Исследования влияния деятельности бобра на рыбное население малых рек 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 (длина и набор сетей, время лова) на разных станциях оставалось примерно одинаковым. В 1998 г. кроме сетей применяли металлические мальковые ловушки (типа вершей) с диаметром входного отверстия 15 мм. В 2004–2005 гг. помимо сетей использовали электролов мощностью 300 в с электрическими импульсами от 50 до 95 Гц. В каждом из рассмотренных местообитаний производили от 3 до 9 обловов (лов

производили до тех пор, пока рыбы переставали попадаться). Облов осуществляли при проходах снизу вверх по течению реки. В соответствии с опытом предыдущих исследований (Дгебуадзе и др., 1991, 2007) полагали, что при таком подходе вылавливается 80% всех рыб, обитающих в зоне облова. Небольшие размеры реки и использованная электроустановка, на наш взгляд, позволяют сделать достаточно точные оценки численности рыб длиной более 30 мм.

Всех пойманных рыб определяли и подсчитывали. В случае сетных орудий лова для каждого местообитания рассчитывали относительную плотность рыб на единицу рыболовного усилия (D) по формуле:

$$D = \frac{N/T}{S} \times 100,$$

где N число пойманных экземпляров рыб, T – время экспонирования сетей в часах, S – площадь местообитания в m^2 .

2.7. Статистическая обработка

Статистическую обработку полученных данных проводили с использованием известных руководств по статистике (Плохинский, 1980; Лакин, 1990; Дмитриев, 1995). Применяли регрессионный и корреляционный анализы (параметрический коэффициент корреляции r и непараметрический коэффициент корреляции Спирмена r_s). При сравнении различий, из-за малого объема выборок использовали 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 считали значимыми при $P < 0.05$.

ГЛАВА 3. РАЙОНЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Детальные исследования средообразующей деятельности бобра проводились в 1987–2012 гг. в заповедниках европейской части России – Дарвинском, Рдейском, Центрально-Лесном, Приокско-Тerrasном (рис. 3.1). В это же время с кратковременными экспедиционными выездами были обследованы бобровые местообитания в заповедниках Воронежский, Воронинский, Окский, «Кологривский лес», «Брянский лес», национальном парке «Валдайский».



Рис. 3.1. Районы исследований: 1 – Дарвинский заповедник; 2 – река Латка, Ярославская область; 3 – Полистово-Ловатская болотная система, Рдейский заповедник; 4 – Центрально-Лесной заповедник; 5 – Приокско-Тerrasный заповедник; 6 – заповедник «Брянский лес»; 7 – Воронежский заповедник; 8 – Воронинский заповедник; 9 – Валдайский национальный парк; 10 – заповедник «Кологривский лес»; 11 – Окский заповедник.

3.1. Дарвинский заповедник (ДГЗ)

Полевые работы проведены в 1987–2002 гг. Общая площадь района исследований составляла около 1500 км². Дарвинский заповедник расположен в Ярославской и Вологодской областях, между реками

Мологой и Шексной – в Молого-Шекснинской низине (58°28′–58°50′ с.ш., 37°29′–38°10′ в.д.). Юго-восточный край низины до отметки 102 м н.у.м. затоплен Рыбинским водохранилищем. Площадь заповедника 112673 га, охранной зоны 27026 га.

Рельеф. Плоская слаборассеченная, низменная равнина. Разнообразии в рельеф вносят надпойменные валы реки Мологи и ее притоков, небольшие гривистые и дюнные всхолмления, мелкие плоские западины, часто овальной формы. Гривы вытянуты в северо-западном направлении и имеют длину 0.5–6 км и среднюю высоту 2–3 м (Леонтьев и др., 1957).

Климат. Заповедник находится в северо-западной подобласти атлантико-континентальной лесной климатической области умеренного пояса (Алисов, 1959). Характерны прохладное лето (средняя температура самого теплого месяца +17.4°C) и умеренно морозная зима (средняя температура самого холодного месяца – 12.2°C). Средняя продолжительность зимы 115 дней (за период 1948–1995 гг.), в среднем за зиму отмечается 21 день с оттепелями. Средняя мощность снежного покрова в районе заповедника составляет 50 см в лесу, но может и 100 см. В среднем за год выпадает 522 мм осадков (Летопись природы..., 1995).

Гидрологическая сеть. Самый крупный водоем района исследований – Рыбинское водохранилище. Поэтому важнейшим экологическим фактором является уровенный режим водохранилища. Наблюдаются как сезонные, так и многолетние колебания уровня. Многолетние колебания уровня связаны с 11–13 летними циклами чередования много – и маловодных периодов. Сезонные колебания уровня больше связаны с особенностями эксплуатации водохранилища. Общая картина годовой динамики уровня водохранилища такова: наименьший уровень наблюдается в феврале – марте, в апреле – мае уровень значительно повышается. В конце мая – июне наполнение водохранилища максимально (продолжительность периода высокой воды определяется условиями года), после чего уровень начинает постепенно падать. В августе – сентябре падение уровня ускоряется и продолжается до ледостава. Но и после ледостава уровень в течение всей зимы снижается до минимального. Ежегодный размах колебаний уровня водохранилища достигает 5 м (Рыбинское водохранилище..., 1972).

Помимо водохранилища на Молого-Шекснинском полуострове есть реки, озера, пруды и каналы. Реки Дарвинского заповедника состоят из участков верхнего течения длиной 3–18 км (выше подпора водохранилища), плавно переходящих в длинные извилистые заливы, образовавшиеся на месте речных пойм, затопленных водохранилищем.

Среди болот разбросано более 20 озер. Наиболее крупные озера: Искрецкое – 800 га, Мороцкое – 646 га, Хотавецкое – 106 га. Остальные озера относительно небольшие.

Водоемы антропогенного происхождения – пруды и каналы – довольно многочисленны. На обширной территории междуречья еще в XVIII веке были проведены мелиоративные работы: многочисленные каналы осушали сенокосы, пастбища, леса, соединяли озера, дренировали болота. Со временем каналы затянуло мхом, они во многом утратили свое значение, но остатки некогда разветвленной дренажной сети до сих пор встречаются буквально на каждом шагу. В сельхозугодьях охранной зоны мелиоративные каналы периодически прочищаются и поддерживаются в рабочем состоянии. Пруды есть возле любого населенного пункта, иногда их 3–4, но размеры их не более 0.1–0.5 га.

Почвы. Молого-Шекснинская низина входит в состав Среднерусской провинции дерново-подзолистых почв Центральной таежной лесной области (Афанасьева и др., 1979). Высокая степень заболоченности низины обусловлена равнинным рельефом, близостью водоупорного горизонта, слабо развитой речной сетью, преобладанием количества выпавших осадков над их испарением (Владыченский, 1968), антропогенным воздействием в прошлом – рубки, частые пожары, мелиоративные работы, и в настоящее время – подтоплением со стороны Рыбинского водохранилища. Главнейшей особенностью почв района исследований является повсеместное оглеение нижних горизонтов. На территории заповедника выделено 48 почвенных разностей, объединенных в 6 почвенных групп.

Подзолистые почвы приурочены преимущественно к повышениям прибрежных валов и дюнных всхолмлений под покровом сосновых и смешанных сосново-березовых лесов I–II классов бонитета. Изредка встречаются дерново-подзолистые почвы, почвообразование которых шло когда-то под хвойно-широколиственными лесами с покровом из широколиственного (Ремезов, 1947). Вторично-дерново-подзолистые почвы образовались в условиях длительного сельскохозяйственного использования в прошлом, или же формировались длительное время под покровом естественной травянистой растительности после вырубок и пожаров. В настоящее время на таких площадях произрастают, в основном, сосняки беломошно-зеленомошные I класса бонитета. Подзолисто-болотные почвы приурочены к ровным понижениям средней части территории под покровом сосняков-черничников, достигающих II–III классов бонитета. Торфяные и торфяно-подзолистые почвы наиболее распространены в виде средне- и сильноподзолистых разновидностей. Характерной особенностью этой группы почв является наличие оглеенного горизонта разной мощности с переходом от оглеения до глеевых почв, в зависимости от влияния избыточного увлажнения. В покрове преобладают чернично-сфагновые сосняки и ельники III–V классов бонитета.

Растительность. Молого-Шекснинская низина относится к Валдайско-Онежской подпровинции североευропейской таежной провинции Евразийской таежной (хвойно-лесной) области (Грибова и др., 1980). В настоящее время на территории заповедника выявлено 589 видов сосудистых растений, 148 мохообразных, 66 лишайников и 124 вида грибов (Летопись Природы ..., 1995).

Более 27% территории суши заповедника приходится на открытые болота. Болота заповедника относятся к Восточноевропейской провинции Зоны верховых сосново-сфагновых и низинных травяных болот (Боч, Мазинг, 1979).

Леса в заповеднике приурочены к берегам рек, вершинам древних дюн и песчаным гривам, поднимающимся среди болот. Преобладают сосновые леса (73.5%), ельников значительно меньше (5.2%), на долю березовых лесов приходится 19.6%, осинников 1.3%, черноольшаников – 0.4%. Сосняки V–Vб бонитетов составляют 56.9% площади всех сосновых лесов. Невысок средний бонитет (III.0) березовых и черноольховых насаждений, и только в ельниках, занимающих повышенные места с хорошо дренированными почвами он выше – II,2. Крайне неравномерна и возрастная структура насаждений заповедника: более 60% хвойных насаждений относится к IV и V кл. возраста, более 70% березняков – V–VIII класс возраста. В осинниках 90% насаждений в возрасте 80–110 лет. На территории заповедника выделено 45 типов леса, объединенных в 7 групп типов леса (Леонтьев, 1949). В целом по всем породам леса сфагновой группы составляют 67%. Вместе с долгомошной и топяной группами типов леса насаждения на избыточно увлажненных почвах составляют около 70% покрытой лесом площади заповедника.

Более 20000 га территории заповедника занимает зона временного затопления – периодически затапливаемая и осушаемая прибрежная полоса. Ее ширина от нескольких метров до 3–5 км и длина – в десятки километров. А.М. Леонтьев с соавт. (1957) выделили местообитания растений зоны затопления: мелководья открытых берегов с песчаным подвижным грунтом и постоянным волнобоем почти лишенные растительности; мелководья проливов и заливов, защищенные от волнобоя. Последние наиболее богаты зарослями водных и прибрежных растений. Значительные площади их занимают крупноосочники (*Carex aquatilis*, *C.acuta*, *C.vesicaria*), заросли злаков (*Agrostis* sp., *Alopecurus* sp., *Glyceria* sp. и др.), на наиболее обводненных участках заросли ситняка болотного (*Eleocharis palustris*), частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica*) ежеголовников (*Sparganium* sp.), рдестов (*Potamogeton* sp.).

Ранее выделяемые затопленные леса (Леонтьев и др., 1957), к настоящему времени уже не сохранились, однако по повышенным участкам и мелким островам идет образование молодых лесов из березы,

черной ольхи, осины. 70% этих лесов заболочены. Значительную площадь зоны затопления занимают заросли ивняков (*Salix phylicifolia*, *S.nigricans*, *S.scinerea*, *S.pentandra* и др.).

Завершая характеристику растительности Дарвинского заповедника, нельзя не сказать и об островах затопленных торфяников. Эти острова образовались в результате всплывания затопленных водохранилищем верховых болот. Растительность этих островов довольно разнообразна: встречаются участки с типичными растениями верховых болот, заросли осок, тростника, рогоза, молодые березовые леса, густые заросли ивняков, «окна» открытой воды с пузырчаткой, урутью, рдестами, участки сплави́н с растениями низинных болот. Часть островов то поднимается, то опускается вместе с колебаниями уровня водохранилища, другие закоренились корнями растений и подвергаются периодическому затоплению.

Животный мир. Крупные хищники. Млекопитающие на территории Дарвинского заповедника представлены 44 видами (Летопись Природы..., 1995). Крупные хищники: бурый медведь (*Ursus arctos*), волк (*Canus lupus*), рысь (*Felis lynx*). Численность медведя на территории заповедника составляла в среднем 60 зверей (Калецкая, Тупицына, 1988), но с 1989 г. происходило постепенное снижение численности до 28 особей в 1995 г. (Летопись Природы..., 1995). Зимой на территории заповедника и его охранной зоны держались до 20–25 волков (Калецкая, Тупицына, 1988), однако с начала 1990-х гг. их численность не превышала 6–12 зверей и определялась в основном интенсивным истреблением волков на смежных с заповедником территориях (Летопись Природы..., 1995). Рысь – малочисленна, ежегодно в заповеднике держится 7–8 зверей (Калецкая, Тупицына, 1988).

Птицы представлены 234 видами, пресмыкающиеся – 5 видами, земноводные – 7. В ихтиофауне отмечено 36 видов 6 отрядов (Летопись Природы..., 1995).

3.2 Полистово-Ловатская болотная система (ПЛБС): Рдейский заповедник

Полевые работы проводились в 2003–2009 гг. на площади 1200 км². Район исследований в основном охватывал территорию Рдейского заповедника (57°00′–57°23′ с.ш., 30°34′–30°54′ в.д.) и его охранную зону. Обследованы также прилежащие к заповеднику территории: восточная часть Полистовского заповедника и заболоченные леса по границе Полистово-Ловатской болотной системы.

Государственный природный заповедник «Рдейский» организован в 1994 г. в юго-западной части Новгородской области на площади 36922 га.

Территория заповедника находится в Приильменской низменности и входит в состав обширной Полистово-Ловатской болотной системы.

Большую часть территории заповедника (33352 га) занимает болотный массив. Лесов всего 3570 га. Площадь внутриболотных озёр – 433 га. Охранная зона (4844 га) имеется только на юго-востоке заповедника и включает леса, луга, залежи и окраины болота.

Рельеф равнинный с абсолютными отметками 90–101.1 м н.у.м. Болотный массив относится к водораздельно-склоновым торфяникам. Его общий уклон – к северо-востоку. Реки Ловать, Порусья и Редья текут в этом направлении. Болотный массив многовершинен, что является отражением рельефа его дна и результатом слияния массива из нескольких болот (Богдановской-Гиенэф, 1969). Плоская центральная часть массива возвышается над берегом и окружающими переходными топями. Местность, окружающая ПЛБС на востоке и северо-востоке, куда осуществляется основной сток, более низкая.

Многочисленные минеральные острова не покрыты торфяной залежью. Цепь островов, вытянутых в направлении с юго-запада на северо-восток, находится в юго-восточной части заповедника. На северо-востоке протянулась еще одна гряда. Более низкие части гряд скрыты под торфом. Несколько островов поодиночке разбросанные среди равнины, являются курганообразными песчаными холмами высотой до 10 м и диаметром 25–200 м (Богдановская-Гиенэф, 1969).

Климат территории заповедника умеренно континентальный, характеризуется мягкой зимой и умеренно влажным летом. Зима с частыми (5–9 дней в месяц) оттепелями. Среднемесячная температура января – 8.1°C (абс. мин. – 41°C). Средняя высота снежного покрова 20–30 см (максимально 60 см). Среднемесячная температура июля составляет +17.2°C (абсолютный максимум +35°C). Летом выпадает 40% годового количества осадков преимущественно в виде кратковременных ливней, часто с грозой. Годовая сумма осадков – 685 мм (данные Холмской метеостанции).

Гидрологическая сеть. На территории заповедника крупные реки отсутствуют. В северной части заповедника находятся истоки рек Порусья и Поруси, в северо-восточной – реки Редьи. Большая группа малых лесных рек – притоков реки Ловать – стекает с болота в юго-восточной части заповедника. Это реки Тупичинка, Пахомовка, Климовка, Копейница, Горелка, Близнея. Все эти реки протекают в Холмской котловине. Длина р. Горелки 11 км, р. Копейницы – 12 км. В истоках эти реки имеют неясно выраженную долину и малый уклон русла; в среднем течении форма долины ящикообразная (термин по: Чеботарев, 1964), уклон русла 2.4–2.7 м/км. Густота речной сети в районе исследований 0.84 км/км² (География и геология..., 2002).

Болотные реки И.Д. Богдановская-Гиенэф (1969) относила к трем типам: открытые (с открытым руслом); погребенные (текущие внутри торфяной залежи); подмоховые или «глухие» речки (текущие под моховым покровом). Среди открытых рек особо выделяются остаточные реки – остатки более мощных водотоков, образовавшихся при спуске послеледникового озера. У них хорошо оформленное глубокое русло и медленное течение. Такова река Порусья в средней части своего течения. Все остальные речки на территории заповедника, видимо, относятся к молодым. Руслу у них мелководные, слабо развитые – их ширина 1–2 м, глубина не превышает 1 м. Весной такие речки широко разливаются, размывая свою «пойму». Погребенные речки развились из открытых путем образования сплавнины на поверхности воды. К неглубоко залегающим погребенным речкам с быстрым течением относится большинство речек бассейна оз. Островистое. К глубоко залегающим речкам с медленным течением принадлежит на некоторых участках течения р. Порусья, глубина залегания дна которой 3.5–5.5 м. Подмоховые речки – характерны для сфагновых переходных топей, реже для сфагновых верховых топей и зыбунов. Такие речки представляют собой полосы с зыбким моховым покровом 6–20 м ширины, длиной до 15 км.

Болотные водоемы И.Д. Богдановская-Гиенэф (1969) разделяла на озера, первичные и вторичные озера. Глубина озер 1.5–2 м. В северной части Рдейского заповедника находится наиболее крупное озеро – Чудское (162 га). В центре заповедника есть группа озер – Домшинское (61 га), Островистое (40 га) и Корниловка (15 га). Ещё два относительно крупных озера – Горецкое (26 га) и Роговское (56 га) находятся в южной части заповедника. Первичные (остаточные) озера – остатки прежних озер или водотоков – отличаются от озер своими меньшими размерами. Поперечник их колеблется от 7–8 до нескольких десятков метров, форма разнообразная: округлая, узкая и длинная или неправильно-лапчатая. Вторичные озера образовались в процессе развития торфяника в местах с большим увлажнением и недостаточным стоком. Эти озера узкие, 3–5 м в поперечнике, глубиной 1–3.5 м. В толще торфяника присутствует также большое количество внутризалежной воды в виде погребенных водоемов, водных жил, интрузий и прослоек (Богдановская-Гиенэф, 1969).

Почвы. На основной площади Полистово-Ловатского болотной системы – торфяные болотные почвы. На минеральных окраинах и внутриболотных островах сформировались болотно-подзолистые, торфяно-глеевые и дерново-подзолистые почвы. Залежи торфа отличаются большой мощностью, достигая в северной части 6–8.25 м (Богдановская-Гиенэф, 1969).

Растительность. ПЛБС относится к Ладожско-Ильменско-Западнодвинской провинции широколиственно-хвойных лесов и выпуклых грядово-мочажинных болот (Кац, 1971). Район исследований относится к Заполье-Поддорскому (Полистовскому) геоботаническому району, для которого характерны обширные верховые болота (более 50% площади района) с заболоченными лесами (30–40%) и сельскохозяйственными угодьями (15%) (География и геология..., 2002).

Территория заповедника «Рдейский» располагается в северной части зоны хвойно-широколиственных лесов. Леса минерального побережья, так же как и леса некоторых близких к нему минеральных островов внутри болота, в прошлом многократно вырубались и расчищались под пашни и сенокосы. В настоящее время большинство лесов в охранной зоне и в окрестностях заповедника представлено относительно молодыми лесами. Наиболее распространены елово-мелколиственные и еловые леса. Многие ельники посажены относительно недавно – в 70-е и 80-е гг. прошлого века. В заповеднике к повышенным элементам рельефа в юго-восточной части приурочены участки хвойно-широколиственных и широколиственных лесов. Местами здесь и в охранной зоне сохранились старовозрастные осинники с богатым подростом. На многих островах в составе древостоя преобладают широколиственные породы. В охранной зоне хвойно-широколиственные леса встречаются на относительно хорошо дренированных участках вдоль долин речек Близнея, Горелка, Копейница (Решетникова и др., 2007).

Луга на территории заповедника и в охранной зоне сохранились только на месте бывших деревень и хуторов. Своеобразные заболоченные луга возникают в результате дренажа заброшенных бобровых прудов. Такие луга занимают в охранной зоне заповедника значительную площадь (Решетникова и др., 2007).

Основная площадь Полистово-Ловатской болотной системы представлена пятью комплексами биогеоценозов: сосново-пушицево-сфагновые; сфагновые переходные топи; грядово-мочажинный комплекс; вершинные сосново-сфагновые комплексы; озерно-денудационный комплекс (Богдановская-Гиенэф, 1969).

Болотные озера относительно однообразны по флоре и растительности – здесь встречаются только заросли кубышки (*Nuphar lutea*), тростника (*Phragmites australis*) и рдеста плавающего (*Potamogeton natans*). В озерах озерно-денудационного комплекса иногда встречается кувшинка (*Nymphaea candida*). Флора и растительность небольших речек в охранной зоне богаче – здесь найдены рдесты (*P. alpinus*, *P. berchtoldii* Fieb.) и ежеголовки (*Sparganium glomeratum*, *S. minimum*, *S. simplex*) (Решетникова и др., 2007).

Во флоре заповедника и охранной зоны зарегистрировано 472 вида сосудистых растений (Решетникова и др., 2007) и 89 видов лишайников (Катаева, 2013).

Животный мир. Крупные хищники. В фауне заповедника зарегистрировано 158 видов птиц (Зуева, 2013) и 38 видов млекопитающих. Из крупных хищников в заповеднике ежегодно охотится до 20 волков. В разные годы на территории заповедника и охранной зоны обитало 9–24 медведей и 1–7 рысей (Завьялова, Завьялов, 2013).

3.3. Центрально-Лесной заповедник (ЦЛГЗ)

Полевые работы проведены в 2007–2008 гг. Центрально-Лесной заповедник занимает 24415 га и расположен в юго-западной части Валдайской возвышенности в пределах главного Каспийско-Балтийского водораздела Русской равнины (56°26′–56°39′ с.ш., 32°39′–33°01′ в.д.).

Рельеф. Территория представляет собой типичные моренные ландшафты Верхневолжского региона. В геоморфологическом отношении это слабо всхолмленная водораздельная равнина, слабо расчлененная и заболоченная, с абсолютными отметками высот 230–270 м н.у.м.

Климат. По климатическому районированию Центрально-Лесной заповедник лежит в переходной полосе между западноевропейским и восточноевропейским районами континентальной области умеренного пояса. Средняя многолетняя температура 3,6°C, абсолютный максимум 38°C, абсолютный минимум – 48°C. Среднее многолетнее количество осадков 707 мм (Минаева, Шапошников, 1999).

Гидрологическая сеть. В заповеднике берут начало многочисленные ручьи и реки, относящиеся к бассейну Волги (Тудовка, Жукопа, Тюдьма) и Западной Двины (Межа). Гидросеть плохо разработана: долины узкие, неглубокие (Волков и др., 1988). Ширина русел рек 2,5–20 м, глубина 1–2 м, скорость течения 0,015–1 м/с, средняя плотность гидрографической сети 0,83 км/км².

Река Тюдьма первые 22 км протекает по территории заповедника. В точке пересечения северной границы заповедника Тюдьма имеет площадь водосборного бассейна 114 км², 75% которого расположены на заповедной территории и изъяты из хозяйственной деятельности по меньшей мере с 1960 г. В 1999 г. в пределах среднего течения р. Тюдьма из-за «сухих» гроз возник лесной пожар, в результате которого выгорело 154 га леса по её обоим берегам.

Почвы. На плоской водораздельной равнине заповедника широко распространены покровные суглинки со слабой водопроницаемостью, что способствует избыточному увлажнению почв и развитию поверхностного заболачивания (Волков и др., 1988).

Растительность. Доминирующее положение в структуре растительного покрова занимают коренные еловые леса, представленные целостным массивом (46%). К коренным формациям относятся также сосновые (9%) и черноольховые леса (1%). Олиготрофные и осоковые мезотрофные болота занимают 4% площади заповедника. Производные леса из березы пушистой, осины и ольхи серой (40% территории заповедника) образовались в результате ветровалов, распада перестойных древостоев и отчасти рубок в период ликвидации заповедника в 1951–1961 г. (Структура и продуктивность..., 1973).

Анализ хода формирования флоры и растительности, истории землепользования позволяет с высокой степенью достоверности констатировать, что в течение последних 400 лет большая часть территории лесного массива заповедника была предоставлена процессам естественного развития (Минаева, Шапошников, 1999).

Характерны неустойчивые режимы природной среды и критические погодные ситуации (Минаева, Шапошников, 1999). За последние 30 лет в 1961, 1987 и 1996 гг. отмечены ветра ураганной силы, вызвавшие массовые ветровалы (Карпачевский и др., 1999). В наибольшей степени от них пострадали леса в бассейне р. Тюдьмы (рис. 3.2). Площадь и интенсивность ветровалов увеличиваются по мере старения лесов заповедника (табл. 3.1).

Животный мир. Крупные хищники. В заповеднике обитают 54 вида млекопитающих, 204 вида птиц, 5 видов рептилий, 6 видов амфибий, 18 видов рыб (Позвоночные животные., 1995). Крупные хищники постоянно обитали на территории заповедника. В 1930–40 гг. отмечали лишь единичные заходы волка, в 1940–50 гг. средняя плотность его населения 1.4 ос./100 км²; максимальная, отмеченная в 1970–80 гг., – 3.6 ос./100 км². В последнее десятилетие плотность населения волка составляет в среднем 0.5–0.8 ос./100 км² (Кочетков, 2002, 2007). Средняя плотность населения рыси в 1930–50 гг. составила 5.6 ос./100 км², 1960–80 гг. – 4.0, а в последнее двадцатилетие – 3.0 ос./100 км² (Желтухин, 2002). Средняя многолетняя плотность населения медведя – 5–9 ос./100 км² (Пажетнов, Пажетнов, 2002).

3.4. Приокско-Террасный заповедник (ПТЗ)

Полевые работы выполнены в 2007–2012 гг. Приокско-Террасный государственный природный биосферный заповедник был создан в 1945 г. Заповедник расположен на левом берегу Оки, в Серпуховском районе Московской области (54°51′–54°55′ с.ш., 37°34′–37°41′ в.д.). Площадь заповедника 4945 га.

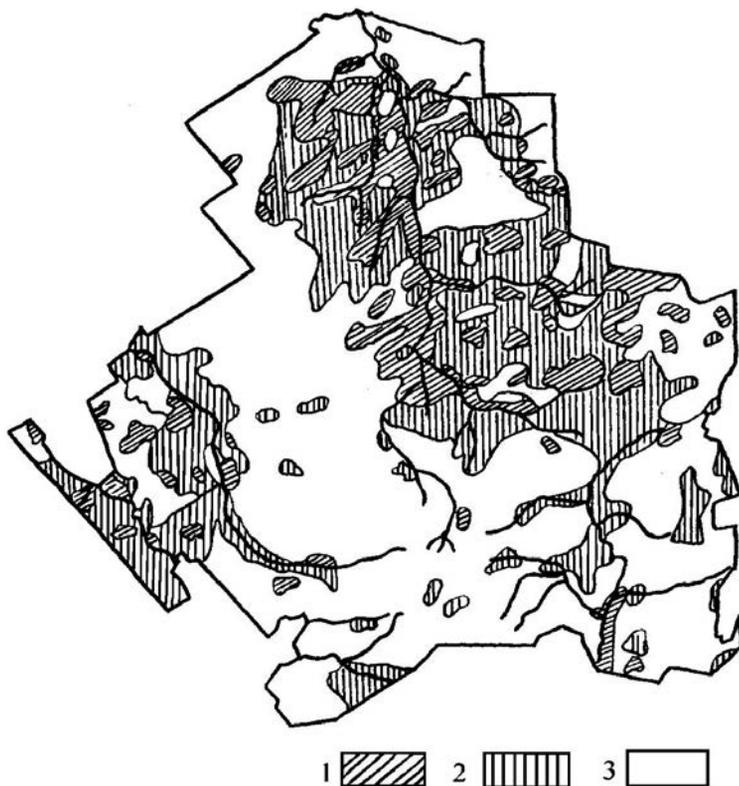


Рис. 3.2. Поврежденность ветровалами лесного массива заповедника на 1990 г. 1 – сильная (повреждено $\geq 51\%$ деревьев); 2 – средняя (повреждено 31–50% деревьев); 3 – слабая степень повреждения и ненарушенные леса (повреждено $< 31\%$ деревьев) (по: Карпачевский и др., 1999).

Таблица 3.1.

Изменение площади ветровалов и среднего возраста ели в 1939–1990 гг. на модельной территории (по: Карпачевский и др., 1999)

Годы	Площадь вывалов, га	% от модельной территории	Средний возраст ели в первом ярусе
1939	14.30	0.30	82.5
1972	180.60	3.85	115.7
1984	326.36	6.68	130.6
1990	2591.06	52.17	116.2

Рельеф. Заповедник расположен в центре Среднерусской возвышенности в пределах южной части Москворецко-Окской морено-эрозионной равнины и занимает пологий южный склон окской долины высотой от 120 до 180 м н.у.м. Выделяют три основных типа ландшафта: нижних террас, верхних террас (центральная часть заповедника) и плакорной водораздельной территории на северной окраине заповедника. Для первого типа характерен бугристо-дюнный рельеф. Ландшафт верхних террас отличается слегка волнистым рельефом и неглубокой овражной сетью. Значительные площади верхних террас заболочены. Водораздельная территория имеет сглаженный рельеф и местами также заболочена (Заблоцкая, 1989). Для территории заповедника характерно проявление карста: как небольшие углубления на начальных стадиях карстовых процессов, так и четко выраженные карстовые воронки. Наиболее крупная карстовая воронка в юго-западной части заповедника, постоянно наполненная водой, образует озерко Воловий глаз (Осипов, 1999). Наиболее дренированы сверхмощные пески первой и второй террас со своеобразными узкими гребневидными золово-эрозионными валами (Атлас..., 2005).

Климат. Территория заповедника входит в атлантико-континентальную климатическую область. Среднегодовая температура воздуха составляет 3,9°C. Средняя максимальная летняя температура воздуха: +17,7°C, средняя минимальная зимняя температура – 10,5°C. Многолетняя средняя годовая сумма осадков 582 мм. Продолжительность безморозного периода более 135 дней. Глубина снежного покрова до 50–55 см.

Гидрологическая сеть на территории заповедника характеризуется речками, озёрами и болотами. В северо-западном углу заповедника небольшой участок его границы (около 1 км) проходит по реке Сушке. Она берет начало в болотистых участках к северу от заповедника за пределами его охранной зоны и впадает в Оку. Общая ее протяженность более 10 км. В нее уже в охранной зоне впадает начинающийся в заповеднике и протекающий по его территории в западном направлении Павлов ручей. Главные водотоки пересекают заповедник с севера на юг. Это – две лесные речки с системой логов и лощин с ручьями. Одна из них – Пониковка длиной около 6 км – берет свое начало в болотистых участках квартала 8а, пересекает южную границу заповедника, но не доходит до Оки, впадая в карстовую воронку близ д. Республика. Другая – Таденка – спускается от водораздела к Оке и имеет протяженность 8,7 км, из которых 6,5 км она протекает по заповеднику. Площадь водосборного бассейна Таденки – 27,2 км². Уклон русла – 8 м/км. В нижнем течении реки, в кв. № 40, имеется пруд длиной 350–400 и шириной до 100 м. Он образовался в результате строительства

в 1975–1977 гг. дамбы через Таденку. Питается река как водами атмосферных осадков, так и многочисленными родниками. В засуху заметно мелеет, а на некоторых участках поверхностный сток прекращается полностью. Наиболее крупные притоки Таденки – ручьи Ниговец (1.85 км) и Жидовина (1.3 км) (правые притоки верхнего течения), и Соколов ручей (1.54 км) (левый приток, впадающий в пруд 40 кв.).

Среди озёр наиболее крупные – Протоцкое и Сионское.

Почвы. Для заповедника характерны дерново-подзолистые почвы. В местах близкого залегания водоупорных горизонтов развиваются оглеенные дерново-слабоподзолистые почвы.

Растительность. В ПТЗ насчитывается более 888 видов сосудистых растений, 79 лишайников, 136 мхов, 22 печеночника и антоцеротовых (база данных ИПЭЭ РАН на портале <http://www.sevin.ru>). По лесорастительному районированию территория заповедника отнесена к подзоне тенистых широколиственных лесов, а в системе геоботанического районирования – к подтаежной (хвойно-широколиственной) полосе (Смирнов, 1958; Атлас..., 2005). Почти вся территория (93% площади заповедника) занята лесами преимущественно средневозрастными. Преобладают сосняки (40%) и березняки (35%). Из других лесообразующих пород заметную роль играют осина, ель, дуб, липа и черная ольха. Луга составляют только 1.5% территории заповедника. Болота – не более 1%, среди них: как низинные, так и верховые. До организации заповедника его территория подвергалась интенсивному антропогенному воздействию (рубки, пастьба скота и др.). Это вместе с высокой экотопической неоднородностью территории определяет высокую мозаичность современного растительного покрова заповедника (Атлас..., 2005).

Животный мир. Крупные хищники. В Приокско-Террасном заповеднике насчитывается 60 видов млекопитающих (Альбов, Хляп, 2009), 144 вида птиц, 5 видов пресмыкающихся, 10 видов земноводных и 8 видов рыб (база данных ИПЭЭ РАН на портале <http://www.sevin.ru>). Из 60 видов млекопитающих, зарегистрированных на территории ПТЗ, 13 видов – вселенцы (Бобров и др., 2008). Из крупных хищников в последние годы появилась рысь, регулярно встречаются бродячие собаки (Альбов, Хляп, 2009).

ГЛАВА 4. СОВРЕМЕННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ РАЗВИТИЯ БОБРОВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ: САМОРАССЕЛЕНИЕ, ОСВОЕНИЕ ПЕССИМАЛЬНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ, МАЛЫХ РЕК И ВОДОРАЗДЕЛОВ, ПОВТОРНОЕ ЗАСЕЛЕНИЕ

Искусственное расселение бобров было особенно активным в 1950-е – 1970-е гг. Тогда на территории б. СССР было расселено более 15 тысяч обыкновенных и более 800 канадских бобров. В последующие годы расселение сократилось до минимума: за 1986–1997 гг. было расселено только 112 животных (Сафонов, Савельев, 2001). В настоящее время поголовье бобра в России стабильно увеличивается за счет самостоятельного расселения бобров на незанятые водоемы и уплотнения сформировавшихся популяций (Гревцев, 2011). Современное заселение незанятых водоемов – это, прежде всего, освоение пессимальных местообитаний. И это – последний этап экстенсивного освоения бобрами своего исторического ареала. После заселения всех пригодных местообитаний, включая пессимальные, водораздельные и удаленные от очагов интродукции, наступает новый этап развития: теперь бобры смогут только повторно заселять ранее заброшенные поселения.

Особенностям экологии бобров, заселяющих начальные звенья гидрографической сети, посвящено чрезвычайно малое количество работ (Николаев, 1984; Rebertus, 1986; Ulevicius, 1997). Отчасти это объясняется общими закономерностями освоения бобрами новых территорий. Первые бобры занимают самые удобные и кормные участки, затем в промежутках между первыми поселениями возникают новые в менее благоприятных местах, наконец, со временем занятыми оказываются все пригодные участки (Жарков, 1968). Освоение пессимальных местообитаний, образование новых очагов обитания на начальных звеньях гидрологической сети и на водораздельных болотах приобрело массовый характер только в последние годы.

Изучение экологии бобров в пессимальных местообитаниях позволяет понять диапазон возможностей бобров по их адаптации к самым разным условиям; диапазон возможностей бобров по изменению среды обитания; определить «ареал средообразующей деятельности» или иными словами, предел возможностей бобров; выявить текущие (кратковременные) и кумулятивные изменения среды; режим создаваемых бобрами нарушений и, в конце концов, позволяет перейти к обсуждению автоциклов бобровых популяций зависящих (если такое возможно) от произведенных предыдущими поколениями изменений местообитаний.

В этой главе вопросы формирования новых колоний за счет саморасселения бобров, освоения ими начальных звеньев гидрографичес-

кой сети и водоразделов обсуждаются на примере заселения бобрами Дарвинского заповедника и Полистово-Ловатской болотной системы.

Расселение бобров и создание многочисленных новых колоний отвлекли внимание исследователей от процессов, происходящих в старых очагах обитания, где бобры были выпущены 60–70 лет назад. Сам факт того, что со временем прирост численности замедляется, запасы доступного корма сокращаются и начинается снижение численности, известен довольно давно (Жарков, 1968). Важно подчеркнуть, что все больше данных указывает на то, что простой циклической смены «заселение – забрасывание – повторное заселение» не получается, процессы идут много более сложные. Для старых колоний характерно полное освоение всех пригодных местообитаний, нарастание численности и плотности населения до максимально возможных значений, запуск механизмов гомеостаза популяций (Кудряшов, 1975), максимальное преобразование среды обитания и реализация возможных обратных связей от преобразованных экосистем к средообразователям – бобрам. Формируются т.н. «климаксные» популяции (Müller-Schwartz, Schulte, 1999). Анализ процессов, характерных для старых колоний проводится на примере бобрового населения рек Таденки (Приокско-Террасный заповедник) и Тюдьмы (Центрально-Лесной заповедник). В обоих случаях для них известна история возникновения и проводился многолетний мониторинг. Обе реки представлены начальными звеньями гидрографической сети и в известной мере представляют собой модели будущего состояния малых рек, постоянно заселенных бобрами и испытывающих на себе все их разнообразное воздействие по преобразованию среды обитания. Если на впервые заселенных территориях мы можем изучить только текущие изменения среды, то старые колонии позволяют оценивать кумулятивные последствия деятельности бобров.

Из вышесказанного следуют задачи этой главы:

Проанализировать особенности формирования новых очагов обитания, экологии и средообразующей деятельности бобров при освоении субоптимальных и пессимальных местообитаний на примере Дарвинского заповедника и Полистово-Ловатской болотной системы.

Проанализировать динамику численности, особенности экологии и средообразующей деятельности в старых колониях на примере рек Таденки (ПТЗ) и Тюдьмы (ЦЛГЗ).

Обсудить возможную долговременную динамику численности бобров в повторно заселенных местообитаниях.

4.1. Заселение бобрами Дарвинского заповедника

История заселения и динамика численности

Обыкновенный бобр, исчезнувший в Молого-Шекснинском междуречье в XVIII веке (Щеголев, 1925), вновь заселил эти места лишь в начале 1970-х гг. Заселение заповедника происходило одновременно с севера (Вологодская обл.) и юга (Тверская обл.). Никаких биотехнических мероприятий (расселение, отлов, подкормка) в самом заповеднике не проводилось. Сопредельные с заповедником территории были заселены бобрами достаточно быстро. Н.А. Евлампиева и др. (1979) отмечали быстрый рост численности бобра по Калининской (Тверской) области. По данным Госохотинспекции, промысел бобра в Ярославской области начался с 1970 г., в Вологодской – с 1969 г. В смежном с заповедником Череповецком районе уже к 1976 г. насчитывалось 47 бобров, а с 1980 г. начался их промысел (Нифанов, 1980).

На территории ДГЗ первые погрызы расселяющихся бобров были отмечены в августе 1976 г. на Мшичинском заливе (рис. 4.1). Через год погрызы бобров появились на берегу оз. Язинского, в Бор-Тимонинском заливе. Бобры здесь прижились, и в 1980 г. в поселении уже были сеголетки. В этом же году появились бобры в северной части заповедника возле кордона Заельник. В 1981 г. их обнаружили на реках Ветке, Лоше, Искре, в 1985 г. – на реках Заблудашке и Понорье и на плавающем торфяном острове в районе Бор-Тимонино. В следующем 1986 г., бобры появились на побережье водохранилища возле п. Борок. Весной и летом 1987 г. уровень водохранилища был очень высоким, что способствовало активному расселению бобров. Они заселили реки Чимсору и Хмелевку, ручьи Вязлый и Ветку. Появились первые поселения на мелиоративных каналах. В 1989 г. к заповеднику отошла часть земель Череповецкого лесхоза с р. Самосоркой, на которых было 2 поселения. В 1991 г. бобров обнаружили на р. Шуйге. Затем в 1992–1994 гг. бобры расселялись в основном по мелководьям водохранилища, в зоне временного затопления. С 1994 по 1996 гг. численность бобров была относительно стабильной: ежегодно регистрировалось 45–50 поселений, в которых насчитывалось около 200 особей (табл. 4.1). Казалось бы, достигнута максимальная емкость угодий, и можно было бы ожидать начала спада численности, однако в последующие 1998–2001 гг. рост численности продолжился. Увеличение количества поселений происходило, прежде всего, за счет разделения некоторых крупных поселений на малых реках и расширения занимаемой территории: бобры заселили зону затопления Рыбинского водохранилища, мелиоративных каналы, пруды. Таким образом, к кон-

цу 2001 г. в районе исследований насчитывалось 91 жилое поселение и 273 бобра (табл. 4.1, рис. 4.1).

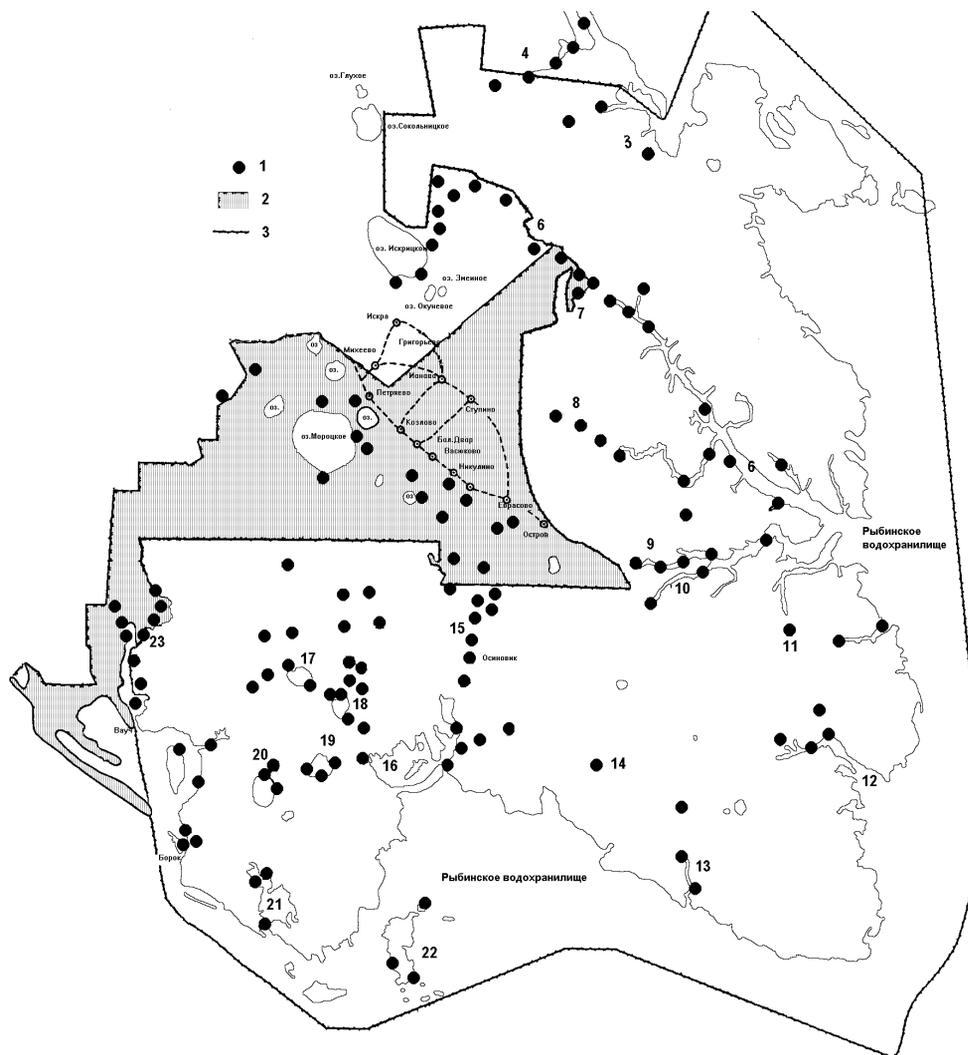


Рис. 4.1. Размещение бобровых поселений в ДГЗ в 1980–2002 гг. Цифрами на рисунке обозначены: 1 – поселения бобров; 2 – охранный зона заповедника; 3 – граница заповедника; 4 – р. Самосорка; 5 – кордон Заельник; 6 – р. Искра; 7 – р. Аньговка; 8 – р. Чимсора; 9 – р. Хмелевка; 10 – р. Островская; 11 – р. Ятвина; 12 – р. Шуйга; 13 – р. Заблудашка; 14 – руч. Кирюхин; 15 – р. Ветка; 16 – Изможевский залив; 17 – оз. Язинское; 18 – оз. Мелковское; 19 – оз. Изможевское; 20 – оз. Хотавецкое; 21 – Мишинский залив; 22 – Бор-Тимонинские торфяники; 23 – р. Лоша. Масштаб в 1 см – 3 км.

Таблица 4.1.

Динамика численности бобров в районе исследований

Годы	Количество жилых поселений на конец года	Количество бобров	Среднее количество бобров в одном поселении (<i>K</i>)	Доля поселений с сеголетками, %
1980	2	-	-	-
1981	2	-	-	-
1982	2	-	-	-
1983	2	-	-	-
1984	2	-	-	-
1985	4	-	-	-
1986	7	15	-	-
1987	12	20	-	-
1988	13	30	-	-
1989	19	50	-	-
1990	20	75	3.8	71
1991	27	96	3.8	65
1992	29	148	5.1	78
1993	38	150	3.9	60
1994	49	203	4.1	81
1995	50	194	3.9	65
1996	45	202	4.5	80
1998	70	245	3.5	53
1999	83	290	3.5	50
2000	90	270	3.0	46
2001	91	273	3.0	36

Примечание: прочерк обозначает отсутствие сведений.

Среднее количество бобров в одном поселении (*K*) было наибольшим в 1992 г., когда на малых реках существовали крупные семьи. После 1996 г. одновременно с увеличением количества поселений наблюдалось и постепенное сокращение величины *K* с 4.5 до 3.0 в 2000–2001 гг. (табл. 4.1). С 1990 по 1996 гг., сеголетки ежегодно регистрировались в 65–81% поселений. После 1998 г. процент поселений с сеголетками сокращался и достиг минимума (36%) в 2001 г. (табл. 4.1).

Возможности для расселения бобров в значительной мере определялись гидрологическим режимом водохранилища: чем он выше и стабильнее, тем шире могли перемещаться бобры. Анализ данных за 1988–1998 гг. показал, что в целом гидрологический режим водохрани-

лица был благоприятным для расселения бобров. Среднегодовой уровень водохранилища был выше среднемноголетних значений в течение 7 лет, ниже – 4 года, при этом значительное отрицательное отклонение от нормы наблюдалось только в 1996 г. (табл. 4.2). Поскольку уровень воды в водохранилище искусственно регулируется, то только в 1992 и 1993 гг. одновременно наблюдались отклонения от нормы, и в количестве выпавших за лето осадков, и в динамике уровня водохранилища. В 1995 и 1996 гг. летом осадков выпадало больше, но уровень водохранилища был меньше средней многолетней нормы, в 1997 г., наоборот, осадков было мало, а уровень высок. Таким образом, несинхронные изменения количества выпадавших за лето осадков и динамики уровня водохранилища создали, в целом, благоприятный для бобров режим⁶.

Таблица 4.2.

Отклонения некоторых климатических характеристик
от среднемноголетних значений за 1988–1998 гг.
(по данным метеостанции Дарвинского заповедника)

	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998
Средняя суточная температура зимы °С	+1.4	+4.1	+3	+2.8	+2.8	+3.3	-0.6	+2.4	+1.2	+1.4	+1
Сумма осадков за зиму, мм	+45.7	+59.8	-7.7	+38.7	+3.9	+48.9	+21.2	+31.1	+5.1	+34.7	+41.5
Число дней с оттепелью	+10	+21	+14	+14	+3	+31	+2	+9	-4	+12	+14
Сумма осадков за лето, мм	+78.2	+77.4	+59.4	+112.0	-102.1	+20.8	-39.0	+47.9	+37.2	-79.8	+192
Среднегодовой уровень водохранилища, м	+0.09	+0.22	+0.90	+0.05	-0.34	+0.17	-0.16	-0.34	-1.10	+0.30	+0.52

Климатические условия также были благоприятными для бобров. За 11 лет только зима 1993–1994 г. была холоднее среднемноголетней (табл. 4.2). Сумма выпадавших за зиму осадков была ниже среднемноголетнего значения только в 1990 г., во все остальные 10 лет осадков выпадало больше нормы. Число дней с оттепелью также только в 1996 г. было меньше среднемноголетнего значения (20 дней), все остальные

⁶ Исключение составил 1999 г., когда и количество выпавших осадков было экстремально мало, и снижение уровня водохранилища очень велико.

годы превышало норму. Особенно показателен в этом отношении 1993 г. – положительное отклонение от нормы составило +31 день. Сумма осадков, выпавших за летний период, была больше нормы в 8 из 11 лет (табл. 4.2).

Таким образом, в период быстрого роста численности бобров в заповеднике и гидрологический режим, и климатические условия были благоприятными для бобров.

Бобровое население ДГЗ постоянно находится в тесной связи и зависимости от состояния бобрового населения на сопредельных с заповедником территориях. Сопредельные территории служат источником мигрантов для освоения заповедника, а полуостровная форма территории заповедника делает ее доступной для вселения бобров с разных сторон. Водохранилище в этом случае выступает основным путем миграции расселяющихся зверей (рис. 4.2). Анализ данных Госохотинспекции по численности бобров в административных районах вокруг Рыбинского водохранилища за 1988–1998 гг. выявил следующую картину.



Рис. 4.2. Административные районы Вологодской и Ярославской областей вокруг Рыбинского водохранилища. 1 – район исследований, 1500 км²); 2 – Весьегонский р-н Тверской обл., 1974 км²; 3 – Череповецкий р-н Вологодской обл., 7195 км²; 4 – Брейтовский р-н Ярославской обл., 2159 км²; 5 – Пошехонский р-н Ярославской обл., 4377 км²; 6 – Рыбинский р-н Ярославской обл., 3248 км²; 7 – Некоузский р-н Ярославской обл., 1954 км².

На западе от заповедника, в Весьегонском районе Тверской области, за 10 лет численность бобров увеличилась более чем в 4 раза: с 26 поселений в 1988 г до 111 в 1997 г. (рис. 4.3, А). С юга заповедник граничит с Брейтовским районом Ярославской области, где также наблюдался менее интенсивный, но устойчивый рост численности (рис. 4.3, А). Увеличение количества бобров на этих территориях объясняется характерной для ряда регионов России потерей интереса к бобру как объекту охоты (Andreyev et al., 1997); наличием значительных площадей ранее мелиорированных лесных земель и сельхозугодий, ныне неэксплуатируемых, зарастающих мелколесьем и заболачивающихся; интенсивной вырубкой лесов, и зарастанием лесосек наиболее предпочтительными для бобров породами.

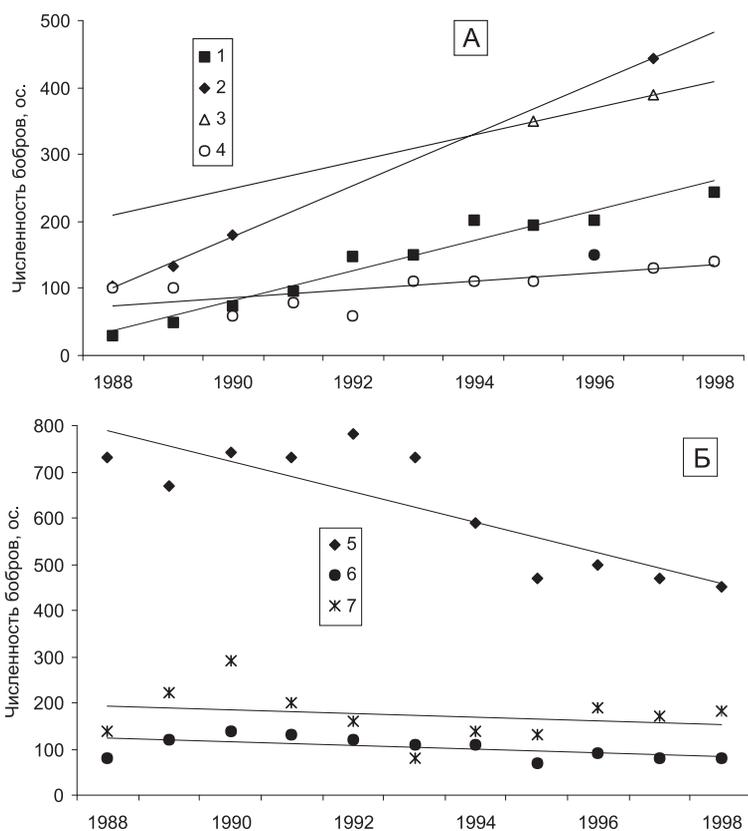


Рис. 4.3. Динамика численности бобров в районе ДГЗ и на сопредельных территориях в 1988–1998 гг. А. 1 – ДГЗ и окрестности; 2 – Весьегонский р-н Тверской обл., 3 – Череповецкий р-н Вологодской обл., 4 – Брейтовский р-н Ярославской обл. Б. 5 – Пошехонский р-н Ярославской обл., 6 – Рыбинский р-н Ярославской обл., 7 – Некоузский р-н Ярославской обл.

С севера заповедник граничит с Череповецким районом Вологодской области (рис. 4.2). В 1976 г. здесь насчитывалось 49 бобров (Нифанов, 1980), в 1995 г. – 349, в 1997 г. – 389 бобров (рис. 4.3, А). На юго-востоке, в Рыбинском и Некоузском районах Ярославской области, численность бобра относительно стабильна (рис. 4.3, Б), тогда как на востоке, в Пошехонском районе Ярославской области, наблюдается её устойчивое снижение (рис. 4.3, Б). Необходимо отметить, что плотность населения бобров в Пошехонском районе все время была наибольшей среди всех сопредельных территорий.

Таким образом, динамика численности бобров Дарвинского заповедника за 11 летний период (1988–1998) отражает общее состояние бобрового населения территорий, примыкающих к Рыбинскому водохранилищу с юга и запада.

Размещение бобровых поселений и основные типы местообитаний

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 размещении бобровых поселений довольно четко просматривается стремление зверей уйти от влияния гидрологического режима водохранилища. В 48 поселениях уровень воды всегда определяется колебаниями гидрологического режима водохранилища, в 29 поселениях – только при максимальном наполнении водохранилища, но в 77 поселениях не оказывал никакого прямого влияния.

Малые реки и ручьи в ДГЗ обладают специфическими особенностями. Истоки большинства малых рек и ручьев находятся в болотах или болотных озерах. После наполнения Рыбинского водохранилища от рек остались незатопленными лишь участки верхнего течения длиной 3–18 км, плавно переходящих в длинные извилистые заливы, образовавшиеся на месте речных долин, затопленных водохранилищем. Все реки и ручьи в разной степени канализованы, пойменные леса были вырублены, а расчищенные участки использовались под сенокосы. После создания водохранилища сенокосы были заброшены и начали зарастать ивняком, березняком, ольшаником. Течение в речках и ручьях медленное, берега в основном пологие, болотистые и достаточно часто русло плавно переходит в пойму с высокими осоковыми кочками, стоящими в воде. Но встречаются и сухие, редко обрывистые берега. Хорошо развита водная и водно-болотная растительность. Все реки и ручьи имеют атмосферное питание, и при отсутствии дождей вода в них сохраняется только в ямах на наиболее глубоких участках, а

водные растения продолжают вегетацию лежа на поверхности торфянистой почвы, обильно насыщенной влагой. На надпойменной террасе растут в основном хвойные леса с примесью осины и березы. Руслу рек сильно меандрируют.

Бобровые поселения занимают в среднем 1300 ± 69 м протяженности русла ($400-3000$ м, $n=92$), и имеют 4–5 (максимум 19) плотин на одно поселение. Для малых реки и ручьев характерно продолжительное (5–16 лет) существование поселений. Первоначально бобры занимали довольно большие участки и регулярно переносили центр своей активности в пределах поселения. Например, в поселении №5.1 на р. Заблудашке бобры впервые появились в 1985 г. До 1988 г. они обитали на слиянии ручьев, где выстроили 2 хатки (рис. 4.4.). Основным кормом здесь были обильные ивняки. После 1988 г. бобры переселились вверх по реке, где возле угольной ямы построили новую хатку и две плотины длиной 124 и 72 м. Образовались пруды площадью 2.9 и 1.0 га. По берегам прудов бобры интенсивно подгрызали осины и молодые березы. Затем выстроили еще две новые плотины длиной 10 и 8 м. В 1992–1993 гг. бобры переместились выше, к истокам реки, где выстроили новую хатку и плотину длиной 82 м. Образовался пруд площадью 1.3 га, в нем бобры прожили 2 года. К 1994 г. по берегам и этого пруда запасы осины были использованы. В 1994–1995 гг. бобры переселились вниз и зимовали в хатке возле «угольной ямы», добывая оставшиеся по берегам осины и березы. В 1996–1998 гг. они снова переместились вниз, к большой плотине, где и выстроили новую хатку на левом берегу, а старую плотину достроили до длины более 200 м. Площадь пруда увеличилась до 4.5–5 га. Теперь старые и новые плотины полностью блокировали сброс воды по руслу, перенаправив ее по бобровым каналам в осиново-березовый лес. Засуха 1999 г. вынудила бобров еще раз переселиться на самый нижний участок поселения, где в ямах сохранилась вода, и восстановились обильные заросли ивняков (рис. 4.4.). Таким образом, бобры оказались в той же части поселения, откуда 10 лет назад начали освоение участка.

При наличии соседних поселений бобры ограничены в своих перемещениях и компенсируют это интенсивной строительной деятельностью. Например, на 14-км участке р. Искры, от истока в озере до зоны затопления, с 1991 по 1999 г. увеличение плотности населения сопровождалось быстрым увеличением количества плотин и прудов (табл. 4.3, рис. 4.5).

Таблица 4.3.

Изменение плотности населения и количества плотин
на 14-км участке верхнего течения р. Искры

Год	Количество			Плотность населения на 1 км речного русла	
	поселений	бобров	плотин	бобров	поселений
1991	4	16	5	1.14	0.28
1995	5	26	28	1.86	0.36
1999	10	36	38	2.57	0.71

Для пойм малых рек характерно быстрое накопление разнообразных бобровых сооружений и последствий их жизнедеятельности. В ДГЗ именно малые реки – это местообитания, в которых бобры демонстрируют все возможные варианты модификации среды обитания и где лучше всего сохраняются последствия этих модификаций.

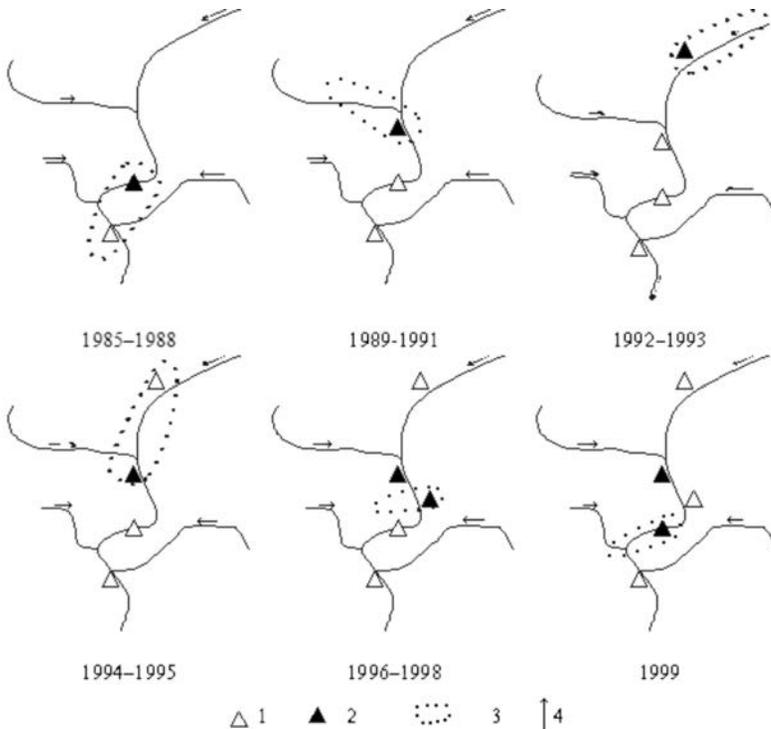


Рис. 4.4. Местные перемещения бобров поселения № 5.1 на р. Заблудашке. Условные обозначения: 1 – хатки нежилые; 2 – хатки жилые; 3 – центр активности поселения; 4 – направление течения. Общая длина занятого бобрами участка 1.5 км.

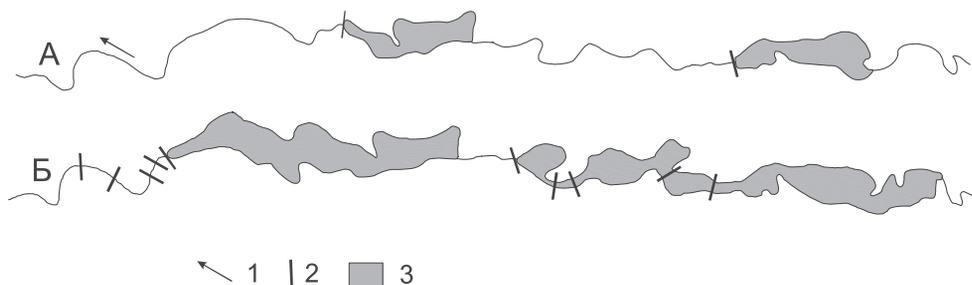


Рис. 4.5. Изменение количества плотин и площади прудов в двух поселениях на р. Искре. Общая длина участка 1930 м. А – участок в 1991 г. Пруды площадью 2.2 га и 2.5 га. Б – участок в 1995 г. Комплексы прудов площадью 10.2 и 7.4 га. 1 – направление течения; 2 – плотины; 3 – пруды.

Зона временного затопления шириной от нескольких десятков метров до 1–3 км. Ее глубина и площадь определяются уровнем водохранилища, ежегодные колебания которого составляют 2–5 м. Большая часть зоны затопления – это мелководья с выровненным волнобоям песчаным или торфянистым дном, обсыхающие к осени. В защищенных от волнобоя заливах под водой сохранились озерные котловины, русла рек и ручьев. Именно в таких местах и селятся бобры. При высоком уровне водохранилища бобрам доступны обширные заросли ивняков и прибрежно-водной растительности, они могут укрыться на коренном берегу и многочисленных лесных островках. При снижении уровня резко изменяются и доступность кормов, и характер растительности по берегам. В табл. 4.4 приведена краткая характеристика прибрежной растительности при разном уровне водохранилища в поселении "Изможево". При высоком уровне воды 83.2% побережья заняты зарослями осоки, тростника и березовыми лесами. При низком уровне протяженность береговой линии увеличивается в 1.6 раза за счет выхода из-под воды ранее затопленных русел. Теперь 92% побережья заняты голыми торфяными или песчаными отмелями, к середине осени покрываемыми земноводными растениями (полевица побегообразующая, рдест злаковый, горец земноводный, ситняг болотный, жерушник земноводный, частуха, омежник и др.) (табл. 4.4).

Размеры поселений в зоне затопления непостоянны. Они зависят от уровня водохранилища и могут занимать от 50 до 3000 м протяженности побережья. Большинство поселений в зоне затопления существует недолго, но быстро заселяется повторно. Это подтверждают данные по Бор-Тимонинскому заливу. За десять лет (1992–2002) здесь несколько раз изменялось не только количество поселений, но и их размещение (рис. 4.6).

Таблица 4.4.

Протяженность (м) и доля (%) растительных сообществ по береговой полосе поселения “Изможево”

Тип растительности	Высокая вода, м (%)	Малая вода, м (%)
Сосняк	21 (0.7)	21 (0.5)
Березняк	1189 (41.6)	–
Черноольшаник	75 (2.6)	25 (0.6)
Заросли ивы	–	29 (0.6)
Заросли тростника	462(16.2)	202 (4.4)
Заросли канареечника	311 (11.0)	55 (1.2)
Заросли осоки	726(25.4)	–
Зарастающий луг	71 (2.5)	42 (0.9)
Оторфованный песок с земноводными растениями	–	1529 (33.4)
Голые торфяные или песчаные берега	–	2675 (58.4)
Итого	2855 (100)	4578 (100)

Реакция бобров на снижение уровня воды в Рыбинском водохранилище, связанное с работой ГЭС, в основном похожа на поведение бобров, которое наблюдал А.М. Волох (1980) на Днепровских водохранилищах. В зоне затопления бобры используют сложные многоярусные норы или несколько жилищ, иногда расположенных одно от другого на расстоянии в сотни метров. По мере изменения уровня перемещаются в наиболее подходящее жилище или в нижний ярус нор. Когда обнажаются входы в норы нижнего яруса, бобры прочищают каналы (до 18 м) от нор к воде и над этим каналом строят защитный козырек из ветвей. Иногда в конце такого канала, около воды сооружали небольшую хатку. Если уровень воды все еще продолжает снижаться, бобры еще раз переселяются ближе к воде, зимуют во временных норах, а остаточные русла рек начинают перегораживать плотинами. Временные норы быстро разрушаются, так как они вырыты в не скрепленных корнями растений песчаных берегах. В 1999 г. во временных норах зимовали бобры в 8 из 38 жилых поселений в зоне затопления. В этом же году в двух поселениях, уже после ледостава, бобры были вынуждены еще раз переселяться в подледные логова.

Подледные логова бобры делают во второй половине зимы, когда снижение уровня водохранилища приводит к оседанию льда на мелководьях. В результате бобры оказываются полностью отрезанными от древесных кормов и перекочевывают на новое место, ближе к курти-

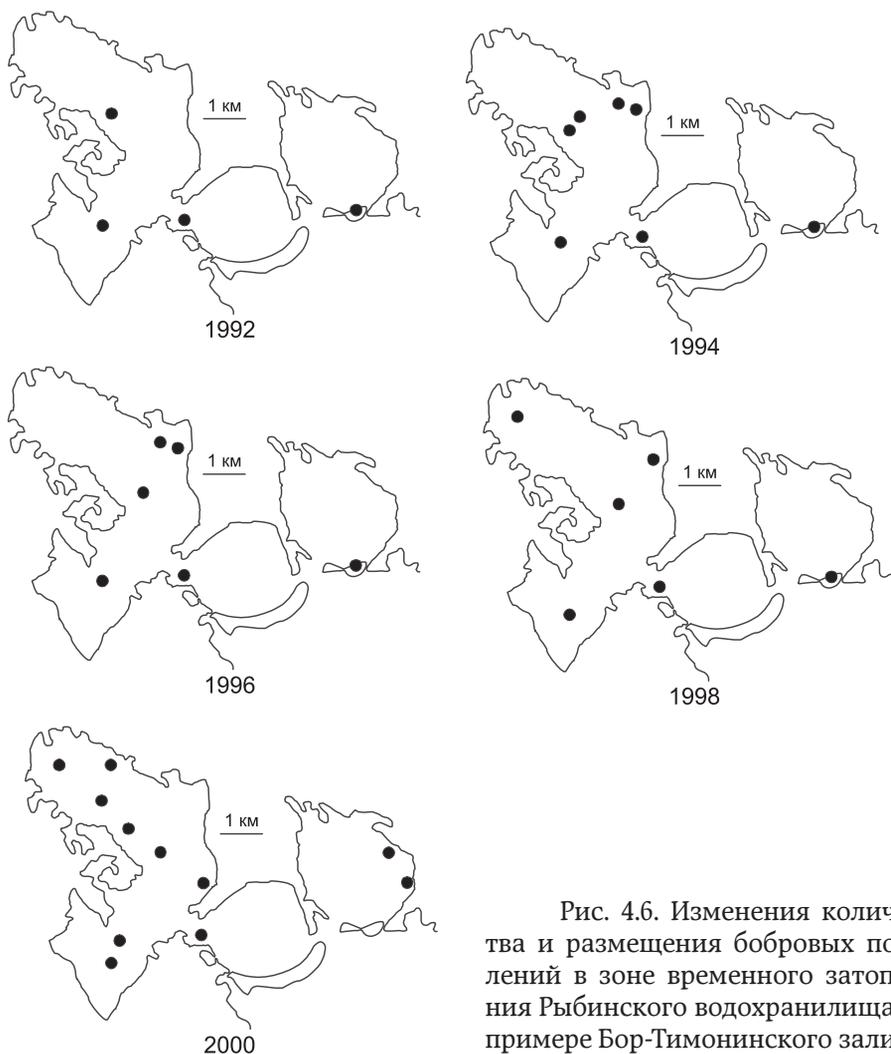


Рис. 4.6. Изменения количества и размещения бобровых поселений в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища на примере Бор-Тимонинского залива.

нам ив или молодых берез. Для создания временного жилища бобры подо льдом выкапывают ходы длиной 3–9 м, заканчивающиеся камерой размерами 55×60×30 см. Камера изнутри выстилается 10–15 см слоем щепы. Такое логово напоминает увеличенное в несколько раз зимнее гнездо полевок, но в отличие от последнего, сделанного из травинки, делается из щепы. Для этого бобры расщепляют вдоль волокон обглоданные березовые и ивовые чурочки длиной 20–25 см.

В зоне затопления бобры не могут влиять на гидрологический режим. Здесь также ограничено количество мест, где бобры могут обитать при низком уровне водохранилища. Поэтому их средообразующая

деятельность сводится к строительству разнообразных жилищ и убежищ, расчистке путей перемещений – троп, туннелей, каналов. Бобры приспособились к обитанию в зоне затопления, изменяя, прежде всего, свое поведение, значительно увеличив мобильность поселений.

Мелиоративные каналы многочисленны на всем Молого-Шекснинском полуострове, но поселений на них относительно немного – 17.3% от общего числа. Одно поселение на мелиоративных каналах в среднем занимает 889 ± 93 м ($400 \div 1500$ м, $n=14$) канала.

Озера, пруды, болота. Среди болот Молого-Шекснинского полуострова разбросано более 20 озер. Самые крупные из них: Искрецкое – 800 га, Мороцкое – 646 га, Хотавецкое – 106 га, остальные относительно небольшие от 2.1–30 га. Бобры обитают только на четырех озерах, занимают 200–800 м побережья, живут в хатках и кормятся ивами и молодыми березами. Остальные озера не пригодны для обитания бобров, так как расположены на верховых болотах и окружены чистыми сосняками.

Заселение прудов возле деревень происходит вследствие увеличившейся плотности населения бобров и засух, вынуждающих животных занимать все минимально пригодные водоемы. Пруды площадью 0.1–0.5 га есть возле каждого населенного пункта. Живут бобры в норах, кормятся ивами, березами, осинкой.

Особенностью поселений на болотах является обилие кормов (ивы и березы) и отсутствие открытой воды. Размеры поселений на болотах 0.02–6 га. Бобры живут в хатках и создают разветвленную сеть каналов. К болотным поселениям относились 2 поселения в предгривных понижениях и 5 поселений на плавающих торфяных островах Рыбинского водохранилища. На территории заповедника самый большой такой плавающий остров площадью 294 га, вне заповедной территории – 72 км² (12×6 км). Некоторые острова уже закрепились корнями деревьев, сели на грунт и не всплывают после резкого повышения уровня воды в водохранилище. Бобры, обитавшие на плавающих торфяных островах, страдали как от высокого уровня водохранилища, когда острова затапливало, так и от низкого, когда острова ложились на грунт и бобры оставались зимовать без воды. В одном из таких поселений, весной 1996 г. все вылазы и тропы были засыпаны толстым слоем торфяной пыли, которую бобры выносили на шкурах, а вдоль троп валялось множество бобровых экскрементов. Все это ясно указывало, что плававший в момент ледостава торфяник затем осел на грунт и бобры на всю зиму лишились доступа к воде.

Бобровый цикл

Поселения, в которых бобры обитали до 4 лет, составляют 62.4% от общего числа случаев ($n=124$), в 48% случаев бобры обитали непрерывно на одном месте 5 и более лет. Средняя продолжительность обитания бобров на малых реках 6.5 ± 0.6 лет, это достоверно больше ($W, P < 0.001$), чем на мелиоративных каналах – 3.5 ± 0.7 года и в зоне затопления – 3.2 ± 0.3 года. Продолжительность периода отсутствия бобров на ранее заселенных участках составляет на мелиоративных каналах 4.6 ± 0.8 , малых реках – 3.3 ± 0.5 , в зоне затопления – 2.7 ± 0.3 года. Стабильное бобровое население отмечается на малых реках и ручьях: 58.3% поселений существуют там 5–16 лет, но повторное заселение быстрее всего происходит в зоне затопления.

Строительная деятельность

Жилища. В 53% обследованных поселений бобры обитали в норах, во всех остальных поселениях (47%) – в хатках и полухатках. Норы бобров относительно короткие и расположены у поверхности почвы. Средняя длина простой норы 3.42 ± 0.60 м ($n=12$), максимальная 7.8 м. Такие норы используются в качестве временных убежищ, их количество достигает 40 на 1000 м берега. Выделяются места концентрации нор – «норовые участки», где бобры устраивают большие, сложные норы и остаются в них на зимовку. Количество входных отверстий нор на норовых участках достигает 27 на 100 м берега.

Песчаные почвы берегов, изрытых бобровыми норами, быстро проваливаются, поэтому над норами бобры сооружают «потолки» из ветвей и грунта, достигающие значительных размеров (3×4 м). Норы без «потолков» встречаются крайне редко. Особенно многочисленны норы в поселениях на мелиоративных каналах, берега которых буквально пронизаны норами.

Среди хаток часто встречаются очень крупные – высотой до 3 м, диаметром основания до 12 м. В поселениях с низкими болотистыми берегами бобры одновременно используют до 5 хаток разного размера и назначения.

Отмечено 8 случаев обитания бобров в норах, вырытых в «угольных ямах» – буграх высотой до 3 м, оставшихся от производства древесного угля в XVI–XVIII в. Четырежды бобры заселяли угольные ямы уже обжитые барсуками. В двух случаях уходили барсуки, в одном – бобры, и только в угольной яме № 2 (кв. 70) три года совместно обитали и те, и другие.

Плотины и пруды. В 101 (63%) из 150 обследованных поселений были плотины. На малых реках и мелиоративных каналах не было плотин только в 3 поселениях. Строительство плотин отмечено в 15 по-

селениях в зоне затопления, в одном – на болоте, в двух – на озерах и в двух – на прудах. Средняя длина одной плотины на малых реках и ручьях 13.5 ± 1.4 м ($n=276$), наибольшая 265 м. Высота плотины от 0.1 до 1.6 м, максимальный перепад воды на одной плотине – 1.6 м. В бобровых поселениях постоянно происходит строительство новых плотин, тогда как старые полностью не разрушаются. Они укрепляются корнями прорастающих на них растений: злаков, осок, тростника. Дают корни и некоторые, уложенные в плотину ивовые ветви. Особенно быстро зарастают плотины, за основу которых бобры используют высокие, до 40–60 см, осоковые кочки, заполняя промежутки между кочками землей и растительными остатками. Длительному сохранению плотин способствует слабый уклон местности, отсутствие разрушительных весенних паводков и нестабильный гидрологический режим. Практически ежегодно, при отсутствии дождей происходит значительное снижение уровня воды в водотоках. В такой ситуации нормальной реакцией бобров является активная строительная деятельность (Барабаш-Никифоров и др., 1961; Крапивный, 1983). Особенно активны были бобры во время засух 1992, 1995, 1999 и 2002 гг., когда были отремонтированы все, даже самые старые и маленькие плотины.

В зоне затопления плотины перегораживают остаточные русла рек, ручьев и канав, сохраняя воду при снижении уровня водохранилища. В одном поселении с плотинами их бывает 1–2, максимально 4. Они невелики по размерам (1–16 м) и малоэффективны, поскольку не скрепленный корнями растений грунт берегов быстро размывается. Эти плотины выстроены из крупных кусков полуразложившейся древесины, обильных в зоне затопления.

Со временем участки бобровых поселений на малых реках и ручьях превращаются в систему малопроточных прудов. Средний размер пруда 3.3 ± 0.57 га ($n=37$), максимальный – около 100 га. Общая площадь прудов в одном бобровом поселении может достигать 14–40 га.

Прочие сооружения бобров. Бобры вырыли многочисленные каналы. Ширина их 40–60 см, реже 1 м, глубина 0.2–1.2 м, длина 2–5 м, но встречаются и очень крупные. Так в пойме р. Искры бобры вырыли 2 канала длиной 130 и 88 м, в пойме р. Аньговки – канал длиной около 100 м, в пойме р. Чимсоры – 244 м, на берегу оз. Хотавецкого длина канала более 300 м. Особенно многочисленны каналы в топких, болотистых верховьях рек и ручьев и на Бор-Тимонинских плавающих торфяных островах. Здесь создается сложная сеть каналов и расчищенных бобрами мелких водоемов, что приводит к образованию пестрого микро- и мезорельефа. Например, на р. Понорье площадь, занятая сложной системой бобровых каналов, составила 15–16 га. На этом участке

погиб сосняк, но по берегам каналов, на валиках вытолкнутого грунта образовались заросли ивы, которыми и кормились бобры.

Заплывая под сплавины, бобры роют в них короткие вертикальные норы, ведущие к поверхности, в результате чего образуются полные воды “окна”. Особенно много таких окон на сплавинах, верхний слой которых скреплен корнями молодых деревьев и кустарников (озера Хотавецкое, Изможевское, Мороцкое, Искрецкое) – до 30 шт. на 100 м протяженности берега.

В зоне затопления бобры роют многочисленные “норы-каналы” длиной 20–24 м, нижняя часть которых представляет собой канал по мелководью, а верхняя – туннель в торфянистом берегу.

В осочниках бобры прогрызают и прочищают между кочек своеобразные “осоковые туннели”. Сверху эти туннели совершенно скрыты высокой до 1.3 м и густой осокой, что позволяет бобрам безопасно отходить от воды на расстояние до 84 м. В одном из поселений зоны затопления насчитывалось 129 м каналов и 108 м «осоковых туннелей». В другом поселении общая протяженность каналов составила 276 м.

Корма и кормодобывание

Основным древесно-кустарниковым кормом бобров в осенне-зимний период служат осина, береза, ива. По мере истощения запасов осины, бобры активнее грызут березняки и ивняки, используют корневища кубышки. Отмечено множество случаев поедания сосновой коры. Бобры обглаживали комлевую часть стволов на высоту до 80 см. В полосе 5–10 м по правому берегу р. Чимсоры на участке протяженностью 5–6 км обглоданы почти все доступные бобрам сосны. По мнению М.Н. Бородиной (1956, с.125) переход бобров на питание сосновой корой связан “с общим однообразием кормов”.

Все места, где бобры готовили древесно-кустарниковые корма, можно условно разделить на две группы. Полоса погрызов – свалены отдельные деревья и кустарники; прибрежная полоса осветляется, но диаметр прорыва древесного полога не превышает высоты древостоя. «Лесосеки» или «вырубки» – размеры образовавшегося прорыва древесного полога больше величины высоты древостоя, значительно изменились условия освещения. В лесоведении подобные структуры называются “окнами” (Погребняк, 1968).

Протяженность полосы погрызов зависит от размеров участка, занятого бобрами, крутизны берегов, гидрологического режима водоема и может иметь форму непрерывной ленты, шириной 10–15 м, либо отдельных отрезков на доступных для бобров берегах реки. Такую картину можно видеть на берегах рек Чимсоры, Заблудашки, Лоши,

Аньговки, Искры. Лесосеки образуются на участках, где в древостое преобладают осина или молодая береза. Средняя площадь лесосеки 0.3 ± 0.17 га ($n=20$), максимальная – 3.5 га.

Зимние запасы корма бобры делают во всех местообитаниях, но ежегодно варьируют как доля семей с запасами, так и размеры запасов (рис. 4.7). Объем заготовленных бобрами кормов – от нескольких ветвей до десятков кубометров. Так, осенью 1999 г. запасы корма имелись в 40 из 77 обследованных поселений. Средний запас составил 18.1 ± 2.4 рыхлых м³, минимальный – около 1, максимальный – 60 м³.

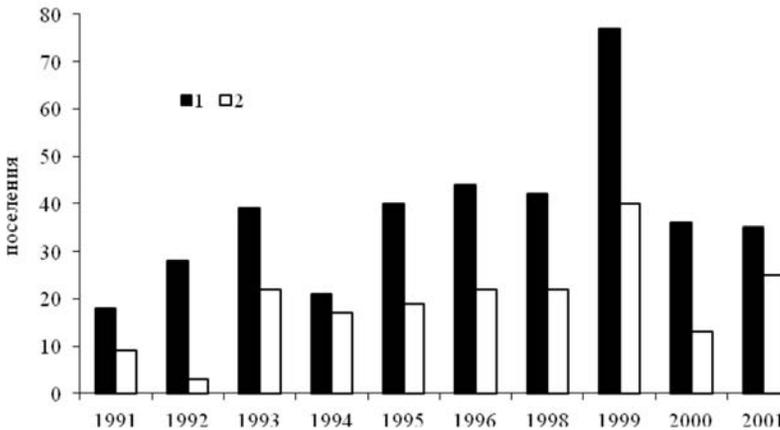


Рис. 4.7. Наличие зимних запасов корма. 1 – количество поселений, обследованных осенью, 2 – поселения с зимними запасами корма.

Крупные хищники и браконьерство

За период с 1978 по 2001 гг. зафиксировано 8 случаев гибели бобров. В трех случаях из них бобры становились жертвами волков. Известны 4 попытки медведя раскопать бобровые жилища, но сами бобры не пострадали. Разрушенные хатки быстро восстанавливались, или бобры переселялись в новое жилище. Достоверно известен один случай гибели бобра от браконьеров. В 4 случаях находили целые скелеты бобров, по которым не удалось установить причину гибели животных.

Многие исследователи бобра отмечают многочисленные случаи браконьерства от скрыто протекающего систематического изъятия отдельных особей (Бородина, 1966), до полного уничтожения целых популяций (Соловьев, 1967). В Дарвинском заповеднике прямое антропогенное воздействие на бобров чаще всего выражалось в разрушении бобровых плотин, затапливавших лесные дороги и тропы (8 случаев).

Изменения местообитаний в результате жизнедеятельности бобров подробно охарактеризованы в главах 6 и 7.

4.2. Заселение бобрами ПЛБС

История заселения и динамика численности

Бобры исчезли на территории Новгородской области в конце XVII – начале XIX столетий (Кеппен, 1902). Первая реинтродукция была проведена в Маловишерском районе, где в 1949–1950 гг. были выпущены 18 бобров. В 1951–1963 гг. еще 140 бобров были выпущены в разных районах Новгородской области. В 1967–1980 гг. в результате работ по внутриобластному расселению были выпущены еще 178 бобров (Никаноров, 1990). Суммарные данные по динамике численности бобров в Новгородской области представлены на рис. 4.8.

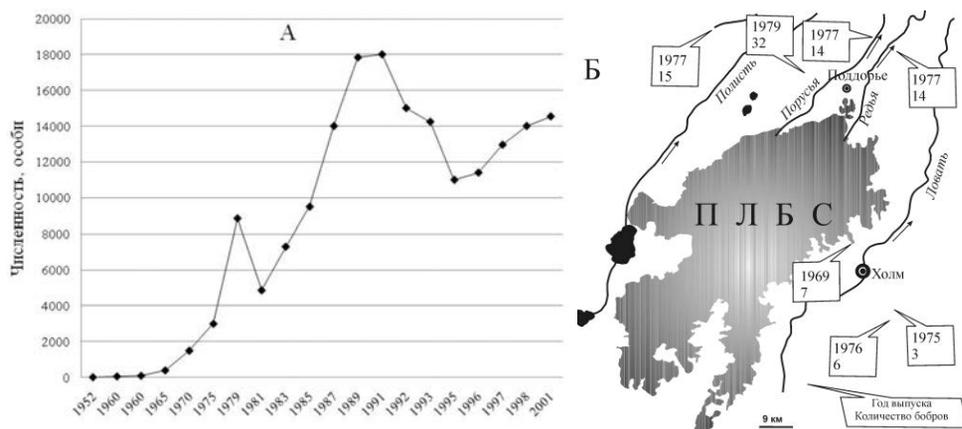


Рис. 4.8. А – Развитие бобровой популяции в Новгородской области (Ресурсы..., 1996; Дойникова, Новикова, 2000; Дьяков, 1975; Жарков, 1961; Москалев и др., 1986; Никаноров, 1990; Борисов, 2000). Б – Места выпусков бобров в окрестностях ПЛБС (Порохов, 2005).

После первых реинтродукций численность бобров увеличивалась медленно. Затем последовал период (1965–1979), когда ежегодно численность увеличивалась на 21–26%. К концу этого периода бобрами были заселены около 80% берегов рек и озер (Никаноров, 1990). В 1981 г. численность сократилась почти вдвое, до 4870 особей (рис. 4.8, А). Второй период увеличения численности начался после 1981 г. и продолжался до 1991 г., когда численность бобров в Новгородской области достигла своего максимума. Необходимо отметить, что с 1981 по 1995 гг. количество выпадавших осадков было больше средних многолетних значений (География и геология..., 2002) и гидрологические условия были благоприятными для расселения бобров. После 1991 г. произошло резкое сокращение численности, и в 1992–2001 гг. численность составляла 11000–15000 бобров.

Легальная добыча бобра увеличивалась со 176 особей в 1978 г. до 1236 в 1987 г., но затем сократилась до 150 в 1998–1999 гг. (Борисов, 2000). В Новгородской области легальная добыча бобров никогда не превышала 10% их численности (Москалев и др., 1986). В начале 1990-х гг. резкое сокращение численности бобров отмечалось на всем Северо-западе России, в том числе в Новгородской области на 40–43% (Ресурсы..., 1996). При этом легальная добыча бобра в масштабах всей страны сократилась в 2.7 раза (Сафонов, Савельев, 2001). В этот период интенсивный нелегальный промысел бобров был главной причиной сокращения численности.

Заселение ПЛБС, по-видимому, началось в начале 1980-х. В 1969–1979 гг. 106 бобров были выпущены в реки, вытекающие из ПЛБС или протекающие в непосредственной близости от болотной системы (Порохов, 2005) (рис. 4.8, Б). Бобры также могли проникнуть в ПЛБС из Псковской области. В 1973–1975 гг. в Локнянском районе Псковской области (южная граница ПЛБС) уже существовало 21 бобровое поселение (Каньшиев, 1978). К началу 1980-х гг. бобры освоили все пригодные для обитания водные системы Псковской области и начали заселять самые малые водотоки – болотные ручьи и каналы лесной мелиорации. В это время наблюдалось слияние отдельных очагов обитания бобров в единую популяцию, в том числе на границе Псковской области с Эстонией и Новгородской областью (Иванов и др., 2006). Следовательно, бобры могли заселить ПЛБС одновременно с разных направлений: с севера, востока и юга.

Современное размещение бобровых поселений и основные типы местообитаний

В 2003–2009 гг. в районе исследований обнаружено 121 поселение. В том числе на внутриболотных водотоках с торфяными берегами – 17, на малых реках с естественной структурой русел – 33, на мелиоративных каналах и канализованных участках малых рек – 63, на внутриболотных озерах – 8 поселений. Пространственное распределение поселений показано на рис. 4.9.

В распределении поселений прослеживается следующая закономерность; редкие поселения разбросаны по внутриболотным водотокам; на границе болота и минерального берега наблюдается концентрация поселений, опоясывающих болотную систему по периметру; малые реки, вытекающие из болотного массива, заселены относительно равномерно.

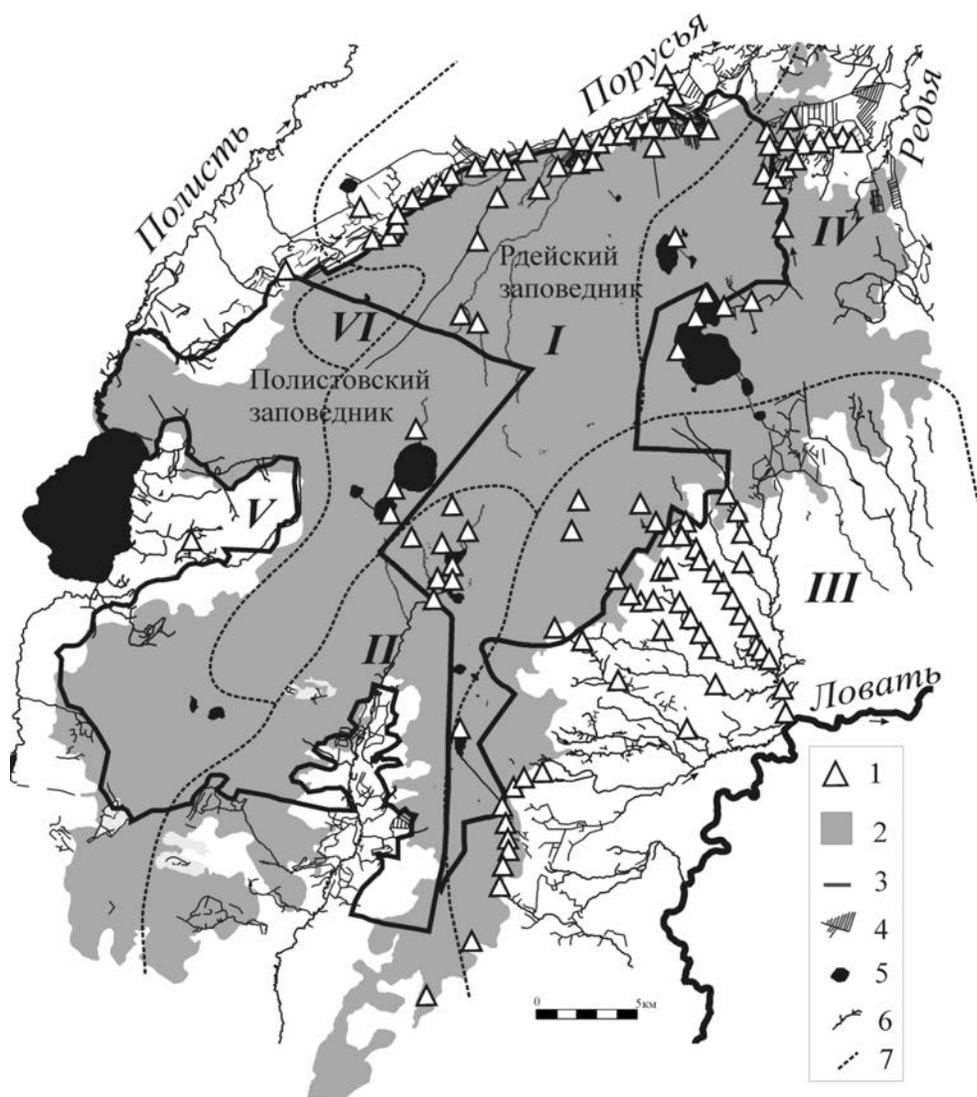


Рис. 4.9. Пространственное распределение бобровых поселений в районе исследований. 1 – бобровые поселения, 2 – Полистово-Ловатская болотная система, 3 – границы заповедников, 4 – мелиоративные каналы, 5 – озера, 6 – реки и ручьи, 7 – примерные границы водосборных бассейнов. I – бассейн р. Порусья; II – бассейн р. Хлавицы; III – реки Холмской котловины; IV – бассейн р. Редья; V – бассейн оз. Полисто и р. Полисти; VI – бессточная котловина вокруг оз. Погорельского.

Внутриболотные водотоки имеют торфяные берега, часто русло перехвачено мхом и функционирует как подмоховая «труба», есть множество «окон» и сплавин (фото 1-3). Русла зимой слабо замерзают или

не замерзают вовсе. Здесь главный древесно-кустарниковый корм для бобров – береза, но большую роль играют и макрофиты: белокрыльник болотный (*Calla palustris*), вахта трехлистная (*Menyanthes trifoliata*), кубышка (*Nufar lutea*), осоки (*Carex* sp.), касатик ложноаирный (*Iris pseudacorus*), тростник (*Pragmites australis*) и сабельник болотный (*Comarum palustre*).

Участки малых рек с естественной структурой. Ненарушенных деятельностью человека малых рек, текущих в минеральных берегах, в районе исследований нет. Однако некоторые участки водотоков сохранили естественную структуру: чередование плесов и перекатов, меандрирование. Прибрежные леса на таких участках подвергались рубкам, были расчищены под пастбища или сенокосы. Обитание без плотин невозможно, а строительство плотин быстро делает эти территории оптимальными местообитаниями для бобров (**фото 4, 5**).

Мелиоративные каналы и мелиорированные малые реки – наиболее распространенные водные объекты в районе исследований. Даже на почти не затронутой мелиорацией территории Рдейского заповедника насчитывается 74 км каналов, тогда как на сопредельных территориях, особенно по краям болотного массива, густота сети каналов очень высока (рис. 4.9). Это каналы лесной и сельскохозяйственной мелиорации разного возраста и разной степени разрушения. Мелиорированные малые реки имеют спрямленное и углубленное русло и отличаются от каналов только наличием сохранившихся фрагментов поймы – остаточных водоемов, стариц. Условия обитания бобров самые разные – от оптимальных до пессимальных (**фото 6**). Но в любом случае их обитание возможно только при сооружении плотин.

Внутриболотные озера малопривлекательны для бобров. Древесных кормов здесь мало, по берегам растут чистые сосняки (**фото 7**). Бобры селились или на местах старых пожарищ, зарастающих березняками, или в истоках и устьях речек и каналов. В таких местах берега сухие, условия для развития древесной растительности лучше, а в руслах рек (каналов) имеются заросли макрофитов.

Бобровый цикл

Средняя продолжительность обитания составила 3.5 ± 0.2 года ($n=101$). Продолжительность обитания 1–4 года отмечена в 69% от общего количества случаев, непрерывное обитание от 5 до 8 лет – в 31% случаев. В 14 поселениях бобры обитали непрерывно 8 лет (весь период наблюдений).

Средняя продолжительность отсутствия бобров 3.3 ± 0.3 года ($n=50$). В 40% случаев поселения были нежилыми 4 года и более, в 60% – они нежилые только 1–3 года.

Плотность населения и «мощность» поселений

В силу специфики района плотность населения невозможно выразить традиционным показателем (количество поселений на километр русла). Но ее можно охарактеризовать как расстояние между двумя ближайшими соседними обитаемыми жилищами (межколониальное расстояние по: Müller-Schwarze, Schulte, 1999).

Например, осенью 2007 г. в районе исследований расстояние до ближайшего жилища составило 1483 ± 762 м ($\pm SD$, $n=55$), тогда как для поселений на северной границе Рдейского заповедника – 1250 ± 605 м ($n=26$), а для остальных поселений – 1691 ± 835 ($n=29$).

Еще один важный показатель – количество бобров в поселении, или «мощность поселения» (Лавров, 1952). В течение всего периода наблюдений ежегодно около трети поселений сильные (по классификации Л.С. Лаврова, 1952) – т.е. состоящие из 6–8 бобров. Например, осенью 2007 г. проведено определение «мощности» 59 поселений; из них 18 (30%) были сильными, 35 (59%) средними, 6 (11%) слабыми.

Анализ данных ситуации 2007 г. показал, что сильные поселения были отмечены в местообитаниях двух типов. Пятнадцать таких поселений находились на заброшенных каналах лесной или сельскохозяйственной мелиорации, берега которых заросли куртинами ив, молодым березняком или осинником с участками разнотравья, а в каналах обильно разросся белокрыльник. Другие три сильные поселения отмечены на редких участках малых рек, где по берегам сохранились осинники, выросшие после рубок 1970-х гг. По-видимому, такие поселения были характерны для малых рек в начале 1980-х гг., когда бобры только начинали заселять район исследований.

Строительная деятельность

Жилища и убежища. В 6 поселениях из 121 жилища бобров не обнаружены. В остальных 115 бобры обитали в хатках и полухатках (102 поселения, 89%), и только в 13 поселениях (11%) – в норах. В 23 поселениях бобры одновременно использовали 2 крупные хатки, в 15 поселениях – 3, в 9 – 4, в 2 – 5 и в одном поселении 6 хаток. В поселениях с несколькими хатками только одна использовалась в качестве основного жилища. Наиболее крупные хатки образовались в поселениях на периферии болотного массива. Например, в поселении В124 в 2003 г. жилище бобров представляло собой две хатки (высотой 1.9 м каждая), соединенные надземным переходом. Общая длина этого сооружения 12 м. В 2006 г. бобры надстроили это жилище до 18 м, и оно состояло из трёх соединенных друг с другом хаток. Ещё через 2 года это жилище уже состояло из 4 куполов и соединяющего их длинного вала из ветвей и грунта. Общая длина жилища превысила 21 м. Дру-

гое крупное жилище 19×6×2 м отмечено в поселении В121. В центре болотного массива и на удалении от него таких крупных жилищ не встречалось (**фото 8-12**).

Плотины и пруды. Плотин не было только в 18 (15%) поселений, во всех остальных 103 (85%) поселениях бобры строили плотины. Всего обнаружено 368 плотин, из которых удалось измерить 257, остальные плотины были старые, разрушающиеся. Средняя длина плотин составила 23.4±6.4 м, наименьшая – 1 м, наибольшая – более 300 м (мода – 4 м). В центре болотного массива плотины, как правило, небольшие, сложены из комков торфа, осоковых кочек и обглоданных веток и разрушаются относительно быстро. На малых реках текущих в минеральных берегах, картина иная.

Закономерности распределения плотин на малых реках, вытекающих из болотной системы, рассмотрим на примере реки Горелки. Эта река протяженностью немногим больше 11 км. На ней отмечены 64 плотины разной степени сохранности: от реликтовых до действующих. На одном километре насчитывается 4–7 плотин, средняя длина которых составляет 29.7 м. Однако плотины распределены по речному континууму неравномерно и заметно различаются по размеру. В верховьях реки, на первом километре, на границе болотного массива отмечены самые длинные плотины (рис. 4.10, А), их средняя длина составляет 102 м. Затем, по мере удаления от болота, средние размеры плотин сокращаются, и уже после 4-го км большие плотины встречаются редко. Одновременно происходит увеличение количества плотин при сокращении их размеров. Это обусловлено увеличением силы паводка, уклона русла, большей врезанностью долины. У бобров остается все меньше возможностей для затопления обширных площадей. На 6–11-ом км размеры плотин соответствуют ширине русла, или же немного превышают его, поэтому такие плотины только поднимают воду в русле.

На 4–9-ом км реки плотины еще многочисленны, но невелики и в отсутствии бобров быстро разрушаются паводками. Тем не менее, плотины все еще играют важную роль в преобразовании поймы. После сооружения плотины, когда русло заблокировано и сброс воды по нему прекращен, водный поток начинает «блуждать» по пойме, формируя новые русла и водоемы. Этому активно способствуют и сами бобры, углубляющие и расчищающие новые потоки. В результате, река быстро промывает новое русло, пруд дренируется. Бобры вынуждены строить новую плотину и снова начинается процесс формирования русла. В итоге пойма оказывается разделенной на множество отдельных хорошо дренированных сегментов, окруженных старыми и новыми руслами или бобровыми каналами (рис. 4.10, Б, В), а протяженность русел

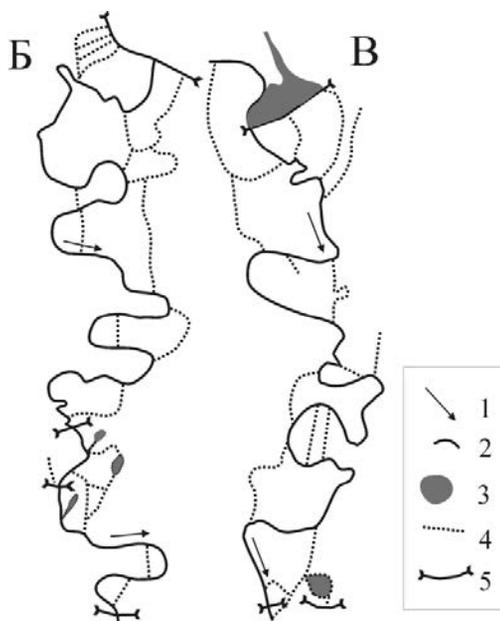
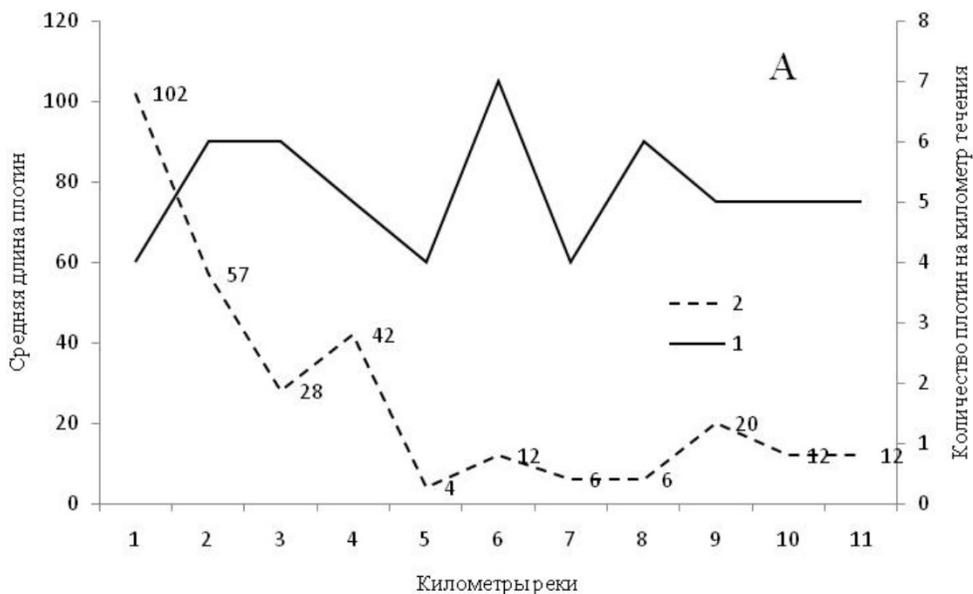


Рис. 4.10. Размещение бобровых плотин на модельных реках ПЛБС. А – Изменение размера и количества плотин на каждом километре р. Горелки от истока (1-й км) к устью. 1 – количество плотин на километр течения, 2 – средняя длина плотин на 1 км течения. Примеры многорусловых систем на участках Б (протяженность 312 м, р. Горелка) и В (протяженность 245 м, р. Копейница). 1 – направление течения, 2 – русло реки, 3 – омуты и бобровые пруды, 4 – новые русла и бобровые каналы, 5 – плотины.

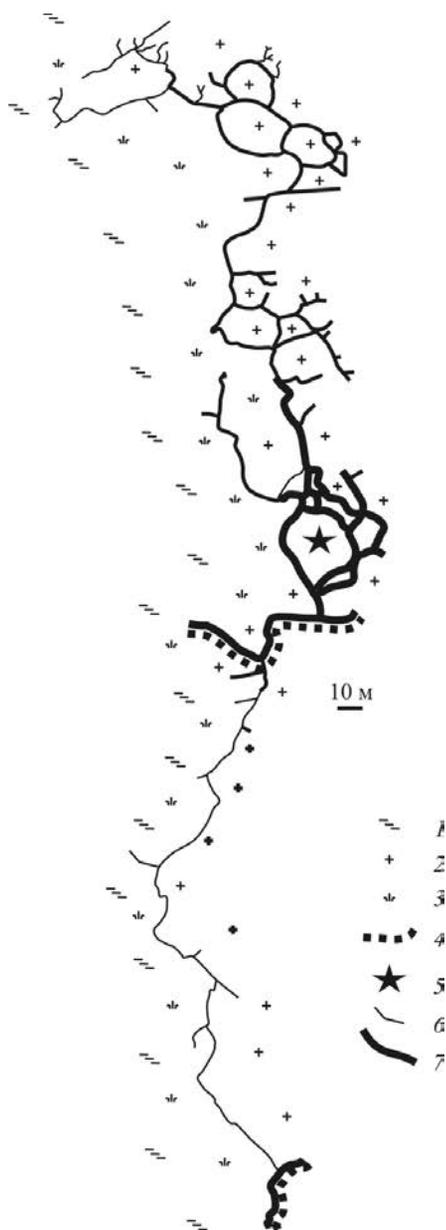


Рис. 4.11. Схема канальной сети крупного бобрового поселения на краю болотного массива. 1 – верховое болото, 2 – черноольшаник, 3 – осочники, 4 – плотины, 5 – хатка, 6 – каналы, 7 – каналы шириной более 1 м.

увеличивается в несколько раз. Если условно 1-й–3-й км реки можно назвать «зоной больших плотин», то 4-й–9-й км – это «зона многоруслых систем» (фото 13-15).

Для нижнего течения малых рек характерны крутые берега и уклон речного русла 6 м/км и более. Здесь было найдено только 4 поселения. Плотины в таких поселениях есть, но они лишь поднимают воду в русле, и эти плотины существуют недолго – они быстро разрушаются после каждого сильного дождя. Аналогичная закономерность наблюдается на других реках, вытекающих из Полистово-Ловатской болотной системы.

Прочие сооружения бобров.

Сеть бобровых каналов хорошо заметна в поймах малых рек вне болотного массива (рис. 4.10, Б) и в поселениях расположенных по краям болотного массива (фото 16-18). Например, в одном из таких поселений (рис. 4.11) на участке длиной 450 м протяженность каналов составляет 1440 м. Если принять минимальные размеры бобрового канала 40 см глубиной и 40 см шириной, то в этом поселении бобры переместили не менее 234 м³ торфа и грунта. Плотины в таких поселениях не образуют обширных прудов, а служат берегом канала. На водотоках внутри болот бобры создают такую же сеть коротких каналов, чередующуюся с руслами водотоков, но тонкие сплавины, не выдерживающие вес человека, не позволяют закартировать сеть каналов. Оценка подобного рода воздей-

твий возможна только с помощью дистанционных методов, например, крупномасштабной аэрофотосъемки.

Бобры используют для перемещений и погребенные под толщей мха участки малых рек, т.н. «торфяные трубы». Если русло на значительном протяжении (сотни метров) погребено толщей мха – тогда они просто протаптывают тропу во мху над руслом (**фото 19**). Но чаще моховой покров не сплошной, а погребенная река представляет собой чередование коротких отрезков открытого русла, заполненных водой окон и отрезков подмоховых «труб». В таких случаях бобры комбинируют наземные тропы на длинных отрезках и передвижения по «трубам», от одного окна к другому подо мхом на расстояние 10–50 м.

Корма и кормодобывание

Осина была основой древесно-кустарниковых кормов на начальном этапе заселения окрестностей ПЛБС. На это указывают многочисленные пни сгрызенных бобрами осин по берегам всех малых рек на расстоянии до 30 м от русла (**фото 20, 21**). Однако к настоящему времени доступные бобрам осины в значительной мере использованы, а запасы древесно-кустарниковых кормов сильно истощены многолетней эксплуатацией. Так в 2006 г. 45 из 105 обследованных поселений были нежилыми с признаками сильного истощения древесно-кустарниковых кормов. Жилых поселений было 60, но только в 4 из них осина была основой древесно-кустарниковых кормов. При этом в центре болотного массива главным кормом для бобров служила береза, а по периферии болотного массива роль березы и ивы примерно одинакова (**фото 22, 23**).

Поедание коры сосен в разной степени отмечено во всех поселениях. В центре болотного массива, в условиях быстрого истощения древесно-кустарниковых кормов, поедание сосновой коры отмечается регулярно и носит массовый характер. Особенно часто это происходит по берегам болотных озер, в поселениях, где имеются заросли водно-болотной растительности, но древесная представлена главным образом угнетенными болотными сосняками. В таких случаях бобры сгрызают сосны и полностью объедают кору и тонкие ветви (**фото 24**). Но и в поселениях с лучшей кормовой базой регулярно отмечается поедание кусочков сосновой коры и смолистой древесины.

Состояние кормовой базы бобров можно считать удовлетворительным только в северной части Рдейского заповедника, где по берегам мелиоративных каналов произрастают густые ивняки и зарастают мелколесьем обширные брошенные сельхозугодья. На южной и восточной границах болотного массива почти все местообитания уже прошли через несколько циклов заселения бобрами и предпочитаемые легкодоступные корма уже использованы.

Зимние запасы древесно-кустарниковых кормов встречались нерегулярно. Так, за 2003–2009 гг. зимние запасы корма были отмечены в 7–25% жилых поселений. Всего известно 55 случаев создания зимних запасов корма (фото 25). При этом большая их часть (62%) была найдена на северной границе заповедника, наиболее богатой кормом, 25% случаев отмечены в реках Холмской котловины и 13% в бассейне р. Редьи. Но ни разу запасы корма не были отмечены в центре болотного массива. Всего удалось измерить объем зимних запасов в 38 случаях. Средний размер запасов составил 18.2 ± 2.5 рыхлых м³, минимальный – 1.5, максимальный – 84 рыхлых м³. Чаще всего встречались запасы корма 12 м³. Необходимо отметить, что реальная доля поселений с запасами корма и размеры запасов могут быть несколько больше, поскольку запас создается постепенно и достигает наибольших размеров к моменту ледостава, но именно в это время большая часть поселений, как в центре, так и по краям болотного массива недоступна для учетов.

Не древесные корма обеспечивают бобрам возможность выжить в центре и по краям болотного массива. Решающую роль в этом играют водно-болотные растения: белокрыльник, сабельник болотный (*Comarum palustre*), кубышка желтая (*Nuphar lutea*), тростник обыкновенный (*Phragmites australis*), осоки (*Carex* sp.), касатик ложноаировый (*Iris pseudacorus*). Например, поселение в истоке р. Хлавицы бобры заселяют непрерывно уже более 20 лет. За последние 8 лет «мощность» поселения несколько раз изменялась, но бобры обитали постоянно. При этом древесно-кустарниковые корма использованы в максимальной возможной степени, оба берега речки лишены какой-либо древесной растительности на расстоянии до 40 м от берега в обе стороны. Уцелевшие жалкие остатки порослевых ив и берез не могут покрыть минимальных потребностей даже одного бобра, но поселение по-прежнему существует. Основу кормов бобров этого поселения составляют водно-болотные растения, а плохо замерзающая река обеспечивает бобрам легкий доступ к корневищам этих растений.

Особенно велико значение водно-болотных растений в питании бобров во вторую половину зимы и в начале весны, до появления первой зелени. Многие водно-болотные растения начинают свою вегетацию еще подо льдом, поэтому в конце зимы незамерзшие участки русел в бобровых поселениях покрыты слоем извлеченных из-под воды и распотрошенных осоковых кочек, корневищ белокрыльника и кубышки желтой. Наиболее интенсивно бобры кормятся кубышкой сразу после спада половодья. В это время на кормовые столики извлекаются десятки или даже сотни корневищ (фото 26).

Изменения местообитаний

Сооружение многочисленных плотин сопровождалось затоплением приболотных и пойменных лесов, их быстрой гибелью и изменениями гидрологического режима болотных водотоков. Кормодобывающая деятельность привела к изъятию из древостоев осины и молодой березы на расстоянии до 30 м от берегов бобровых прудов.

Площади бобровых прудов можно определить только приблизительно, поскольку в районе исследований почти все поселения прошли через несколько циклов заселения-забрасывания и пруды не имеют четких границ. Со временем отдельные пруды объединились в водно-болотные комплексы, поэтому в полевых условиях легче различимы «бобровые пятна» – участки, растительность которых изменена всем комплексом жизнедеятельности бобров. Размеры таких пятен можно определить картированием их границ. Средняя площадь одного такого пятна составляет 11.5 ± 3.0 га ($n=32$). Умножив средний размер пятна на 121 поселение, получим общую площадь измененных бобрами местообитаний 1392 га или 1.16% площади района исследований. Эта оценка несколько завышена поскольку в выборку попали все крупные пятна и ограниченное количество мелких. При увеличении объема выборки и применении дистанционных методов оценки размеров пятен, средний размер пятна будет меньше, а влияние деятельности бобров будет заметно на площади, по-видимому, не превышающей 1% площади района исследований.

На внутриболотных водотоках и озерах резких изменений растительного покрова не произошло. На месте бобровых поселений восстанавливается тот же березняк сфагновый, который был и до вселения бобров, несколько увеличивая свою площадь за счет гибели прибрежных болотных сосняков. В результате интенсивного изъятия бобрами молодого березняка в двух поселениях остались только заросли крушины ломкой, бобрами обычно не поедаемой.

По краю болотного массива, где были самые большие пруды, образовались травяно-осоковые или осоково-сфагновые болота с редким березняком, угнетенными деревьями черной ольхи в центре и «кольцом» молодого березняка по краям бывшего пруда.

В поймах малых рек возможны разные варианты: от т.н. «бобровых лугов» до образования на месте дренированных прудов чистых черноольшаников и смешанных черноольхово-вязово-липовых лесов (фото 27-29).

«Бобровые луга» – это травяно-осоковые болота, образовавшиеся на месте заброшенных бобровых прудов и длительное время находящиеся в необлесенном состоянии (фото 30).

Разные варианты реакции растительности на жизнедеятельность бобров, тем не менее, объединяет то, что ни в одном из них не произошло восстановления древесной растительности настолько полно, чтобы образовался сомкнутый лесной полог. Все бобровые пятна остаются хорошо освещенными. В верховьях малых рек отдельные бобровые пятна сливаются друг с другом и образуются открытые безлесные участки поймы, т.н. «открытые речные коридоры» протяженностью до 3–4 км (**фото 31**). Открытый речной коридор – это объединенный результат деятельности бобров нескольких поселений и нескольких поколений.

Крупные хищники и браконьерство

В 2002–2009 гг. вокруг восточной части болотного массива охотились около 10 волков, как одиночек, так и семейных групп. Из крупных хищников именно волки активно добывают бобров, чаще во второй половине зимы и в начале весны, когда уплотняется снег, и бобры выходят на поверхность для кормежки. Известно 20 случаев охоты волков на бобров. Волки не караулят бобров, скорее берут их «с подхода», когда группой прочесывают края болотного массива. Кроме того, они пытаются добыть бобров, раскапывая их хатки (11 случаев). Хатки, сложенные преимущественно из торфа и мелких обглоданных палок, волки разрывают довольно быстро, однако, ни разу не было отмечено, что в результате этих раскопок были добыты бобры. По-видимому, волкам известно расположение всех бобровых хаток, поскольку они совершают длинные прямолинейные переходы от одной хатки к другой. Другой способ активной охоты волков на бобров отмечен на малых реках после схода паводка, когда бобры активно обследуют и маркируют территории, и идет процесс отселения молодняка. В 2005 г., когда в междуречье рек Горелки и Копейницы был выводок волков, они регулярно патрулировали поймы малых рек и преследовали бобров на мелководьях (**фото 32, 33**).

Рысь обычна в заповеднике и на сопредельных территориях, но немногочисленна. Ежегодно в заповеднике и охранной зоне обитают 1–7 рысей (Завьялова, Завьялов, 2013). Следов охоты рыси на бобра не отмечено.

Вокруг восточной части болотной системы ежегодно отмечается 15–24 медведей (Завьялова, Завьялов, 2013). За 2003–2009 гг. зарегистрировано 7 случаев разрушения медведями бобровых хаток и нор, но гибели самих бобров при этом не отмечено (**фото 34**).

На территории заповедника не отмечено случаев браконьерской добычи бобров. Однако в охранной зоне и на сопредельных территориях бобров периодически отлавливают капканами. В целом, уровень браконьерства невысок, что связано скорее не с охраной территорий, а с нерентабельностью добычи бобра.

4.3. Бобры реки Тюдьмы (Центрально-Лесной заповедник)

История заселения и динамика численности

Подробная информация о первых годах обитания бобров на р. Тюдьме имеется в отчете И.А. и П.Б. Юргенсон (Юргенсон, Юргенсон, 1951). Инициатива выпуска бобров принадлежит бывшему директору Центрально-Лесного заповедника Г.Л. Граве. По его просьбе Л.В. Шапошников провел обследование рек заповедника для оценки их пригодности к выпуску бобров. Из всех обследованных рек Тюдьма считалась худшей из-за скудности водной и прибрежной растительности. Но она протекает в центре заповедника, что и определило её выбор в качестве одного из мест выпуска. 21 сентября 1936 г. 2 самца и 3 самки бобров из Воронежского заповедника были выпущены на р. Тюдьма. В 1937 г. в Тюдьму выпущены еще 4 бобра⁷: самец, самка и два сеголетка. В этом же году 2 бобра были ранены рысью. Летом 1938 г. отмечена настолько сильная засуха, что к 3 июня река пересохла. Бобры пытались строить плотины и копать каналы, но не смогли накопить достаточного количества воды. Обнаружен сеголеток, задавленный рысью. Всего в 1938 г. существовало 2 семейных поселения, в том числе одно с приплодом и 1–2 бобра-одиночки. В следующем 1939 г. вновь была сильная засуха. Но бобры, переселившись ближе к непересыхающему ручью Горбуновка, выстроили плотину и смогли накопить достаточное количество воды, чтобы пережить засуху. Осенью этого года медведь раскопал 3 жилые норы, но сами бобры, по-видимому, не пострадали. Всего обитало 4 взрослых и 2–4 молодых бобра.

Весной 1940 г. медведь вновь раскопал 3 бобровые норы, но о гибели бобров информация отсутствует. В этом году на Тюдьме насчитывалось 4 или 5 поселений. А.А. Аксенов (1960), обследовавший р. Тюдьму в 1940 г., отмечал, что бобры построили плотину высотой 1 м, а на 300 м участке берега из 15 бобровых нор 11 были раскопаны медведем. В 1941 г. на Тюдьме уже было 6 поселений и примерно 19 бобров⁸.

Во время Великой Отечественной войны учеты не проводились, и они были возобновлены в 1946 г. И.Д. Щербаковым. До 1950 г. число поселений не превышало трех.

В первые годы после выпуска наиболее важными негативными для бобров факторами были: подмывание берегов и обрушение нор;

⁷ В.А. Соловьев (1964) на основе анализа архивных данных и опросов работников заповедника указывает, что в 1936 г. на Тюдьме были выпущены 2 бобра, а в 1937 еще 4.

⁸ Расчетные данные авторов отчета. И.А. и П.Б. Юргенсон отмечают рост численности по сравнению с предыдущим годом на 58%, что маловероятно. По данным А.А. Аксенова (1960) в 1940 г. на Тюдьме обитало 28 бобров в 7 поселениях. При этом не уточняется, были ли эти поселения на территории заповедника, или это общая численность на всей реке включая и незаповедный отрезок.

постоянные и резкие колебания уровня воды в реке в результате снеготаяния и дождевых паводков; пересыхание и перемерзание реки; пресс крупных хищников – рыси и медведя. Помимо этих факторов постоянно упоминается и плохое состояние кормовой базы. Благоприятным для бобров фактором был ледостав при высоком осеннем уровне воды, в результате чего зимой образовывалась пустиледка, и бобры могли безопасно перемещаться подо льдом. В целом, условия обитания бобров на р. Тюдьме в первые годы оказались «крайне тяжелыми и неблагоприятными» (Юргенсон, Юргенсон, 1951).

В 1951–1960 гг. заповедник был ликвидирован, и на территории процветал активный браконьерский промысел. Так, если в 1947 г. на всех водоемах заповедника насчитывалось 62 бобра, то к 1958 г. их сохранилось только 15–16. Уже после восстановления заповедника, в 1962 г. на Тюдьме насчитывалось только 2 поселения и не более 10 бобров (Соловьев, 1964).

В 1981–1982 гг. Ю.Н. Ефишин (1983) обследовал 22.5 км русла Тюдьмы в границах заповедника и выполнил бонитировку угодий для бобра. По условиям обитания он выделил 2 участка. Первый протяженностью 10 км представлял верховья реки в густом массиве елового леса. Здесь полностью отсутствовали древесные корма для бобров, русло было мелкое и пересыхающее, берега пологие, поселения бобров отсутствовали. По наблюдениям А.С. Желтухина, проведенным в 1977 г., по берегам верховий Тюдьмы повсеместно произрастали ельники. Это подтверждают и данные лесоустройства 1972 г.: прибрежные леса имели состав 8Е2Б+Ос. и еловый подрост (10Е).

На втором участке протяженностью 12.5 км условия обитания бобров были заметно лучше. Река здесь шире, больше глубина, выше берега, богаче корма. По данным лесоустройства 1972 г. вдоль берегов реки на этом участке преобладали березовые 5Б3Е2Ос+Е и осиновые 7Ос3Б+Е леса. Травянистых кормов (таволга, тростник, крапива) было много. На этом участке обнаружено 5 жилых поселений (рис. 4.12). Расчётная ёмкость угодий для р. Тюдьмы составила 25 бобров, фактическая 20 (Ефишин, 1983⁹). Таким образом, плотность населения бобров на р. Тюдьме к началу 1980-х гг. составила 0.22 поселения/км русла и была близка к максимальной для той ёмкости среды.

По воспоминаниям лесника Н.В. Смирнова первая большая бобровая плотина в верховьях Тюдьмы была отмечена в 1984 г. Она имела около 100 м в длину и подтапливала значительную часть поймы. На берегах располагался небольшой участок осинника (8Ос2Б+Е).

⁹ Ю.Н. Ефишин (1983) принял среднее количество бобров в поселении равным 4.

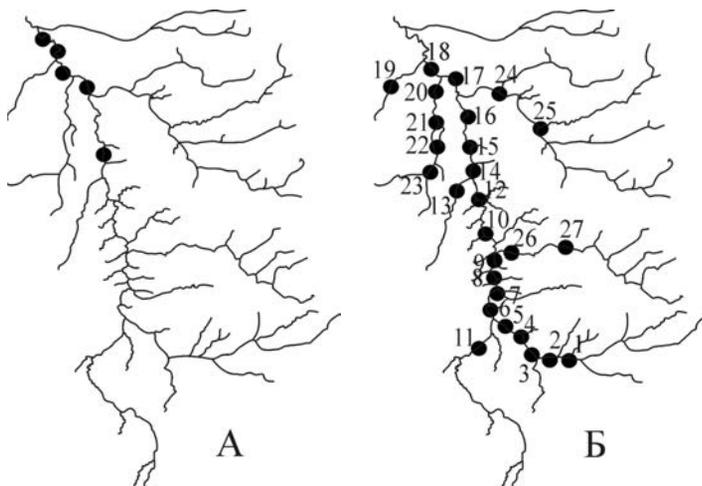


Рис. 4.12. Размещение поселений (черный кружок) в бассейне Тюдьмы. А – в 1981 г. (по: Ефишин, 1983), Б – в 2008 г.

Размещение бобровых поселений, плотность населения и «мощность» поселений

На обследованных в 2007–2008 гг. 29 км водотоков в бассейне Тюдьмы обнаружены 27 жилых и нежилых поселений (табл. 4.5). Бобры заселили весь бассейн Тюдьмы за исключением самых маленьких ручьев (рис. 4.12, Б). 16 поселений было обнаружено в русле Тюдьмы, остальные на впадающих ручьях. Самый маленький из заселённых бобрами ручьев Хвастливец (поселение № 19, рис. 4.12, Б) – шириной 40–60 см, глубиной 5–15 см.

Плотность населения в 2008 г. составила 0.7 поселения/км русла. Среднее расстояние между соседними заселенными жилищами составило 1211 ± 422 м ($\pm SD$, $n=21$). Таким образом, современная плотность населения бобров в бассейне Тюдьмы относительно высокая.

Из 10 обследованных осенью 2007 г. поселений 4 (40%) были сильные, 4 (40%) средние и 2 (20%) слабые. 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.

Строительная деятельность

Жилища и убежища. Бобры чаще обитали в хатках (18 из 27 поселений), реже в норах (8 из 27), в одном случае в полухатке. Только две хатки (в поселениях № 20 и 22) были большого размера, используемые, очевидно, не один год. Остальные были или новые небольшие (высотой 1.0–1.2 м) или новые, выстроенные на широких основаниях старых, давно разрушенных хаток. По-видимому, регулярное разрушение

Таблица 4.5.

Перечень поселений в бассейне р. Тюдьмы, их «мощность»,
главные корма и места их заготовок

№	Поселение	Жилище	Осень 2007	Весна 2008	Осень 2008	Главные корма и места их заго- товки
1	750 м русла в кв. 62–63	хатка	сильное	жилое	–	1, 3
2	350 м русла в кв. 62–63	хатка	среднее	жилое	сильное	1
3	600 м русла в кв. 61–63	полухатка	сильное	нежилое	нежилое	3
4	300 м русла в кв.61,45,46	хатка	слабое	нежил	сильное	1, 3
5	700 м русла в кв. 61–45	хатка	сильное	жилое	нежилое	4, 5
6	500 м русла в кв. 44–45.	хатка	среднее	–	среднее	4,3,1
7	300 м русла в кв. 44–45	не нашли	слабое	–	слабое	1, 3
8	400 м русла в кв. 44–45	не нашли	среднее	–	среднее	1,3
9	650 м в кв. 44–28	хатка	среднее	жилое	среднее	2
10	700 м. в кв. 44–28	хатка	сильное	жилое	среднее	2
11	руч. Мартиновка, кв. 60–61	хатка	–	нежилое	–	
12	кв. 27, 28	нора	–	жилое	сильное	6, 5, 1
13	руч. Горбуновка, кв 27	хатка	–	нежилое	нежил	
14	кв. 27, 15	хатка	–	жилое	среднее	3,5
15	кв. 14, 15, 27	нора	–	жилое	сильное	3,6
16	кв.14,15	нора	–	жилое	сильное	3, 5
17	кв.14,8	нора	–	жилое	сильное	1
18	кв. 1,2	нора	–	жилое	жилое	6, 7
19	руч. Хвастливец, кв. 7,1	хатка	–	жилое	–	3
20	руч. Ванюк, кв.8,14	хатка	–	жилое	сильное	7
21	руч. Ванюк, кв.14	хатка	–	нежилое	слабое	1
22	руч. Ванюк, кв.13,14	хатка	–	жилое	сильное	4,3,5,7
23	руч. Ванюк, кв. 13, 27, 26	хатка	–	жилое	сильное	3,4,7
24	руч. Рябиновец, кв 8,9	хатка	–	жилое	сильное	4, 1
25	руч. Рябиновец, кв. 9,16	нора	–	жил	сильное	3,4
26	руч. Воронец, кв.28,29	хатка	–	жилое	среднее	2, 3
27	руч. Воронец, кв.29–31	хатка	–	жилое	сильное	4

Сокращения: 1 – прибрежные ивняки; 2 – ивняки на гари; 3 – лиственные молодняки на ветровальных окнах; 4 – лиственные молодняки на дренированных старых бобровых прудах; 5 – отдельные крупные деревья осины и березы, сваленные бобрами; 6 – единичные ветровальные крупные осины; 7 – макрофиты (рогоз, кубышка, тростник, белокрыльник).

построек медведями, быстрое истощение кормов и продолжающийся процесс образования новых ветровалов вынуждают бобров к частым локальным перемещениям.

Плотины и пруды. Всего в 2007–2008 гг. в бассейне Тюдьмы обнаружено 197 плотин, из них 90 расположены собственно на русле Тюдьмы, а остальные 107 – на ручьях. В среднем на один километр водотока насчитывалось 6.8 плотин. Из 197 плотин 46 были реликтовыми плотинами, разрушившимися настолько, что не представлялось возможным определить их размеры. Средняя длина остальных плотин составляла 10.7 ± 1.2 м ($n=151$), от 0.5 м до 110 м. Обширные бобровые пруды не характерны для бассейна Тюдьмы. Однако кумулятивное влияние множества небольших плотин и прудов, непосредственно примыкающих друг к другу, привело к образованию в поселениях №№ 1–3, 5, 7, 8, 21–25 «бобровых лугов» шириной от 30 до 300, и длиной от 500 м до 2–3 км (**фото 35, 36**).

Наблюдения 2008 г. показали, что паводки быстро разрушают верхнюю часть плотин, но основание, как правило, не разрушается. Осенняя засуха 2007 г., когда русло местами полностью обсохло, показала, насколько важны плотины для выживания бобров. Позади каждой плотины, в том числе и самой малой, сильно разрушенной, неизменно сохранялось некоторое количество воды. В результате чего бобры, непрерывно ремонтируя плотины, углубляя русло реки и прочищая каналы, могли пережить засуху.

В нижней части Тюдьмы отмечено накопление огромного количества наносов как выше, так и ниже старых плотин (**фото 37**). Иногда количество осажённых наносов настолько велико, что русло заполняется полностью и река начинает разрушать берега, промывая новое русло.

Необходимо отметить, что наряду с многочисленными бобровыми плотинами для бассейна Тюдьмы характерно и наличие множества завалов из мертвых стволов и растительного мусора (**фото 38**).

Корма и кормодобывание

В табл. 4.5. приведена краткая характеристика основных кормов и мест их заготовки. Чаще всего (13 поселений из 25 жилых) бобры использовали древесно-кустарниковые корма на зарастающих листовыми молодняками ветровальных окнах (**фото 39**). Реже – прирусло-вые ивняки, широкое распространение которых в верховьях реки и по ручьям связано с осветлением пойм в результате ветровалов и гибели древесной растительности на акватории бобровых прудов, а также возникновением многоруслых систем, берега которых и заселили ивы. В 7 из 25 поселений кормами бобров были листовые молодняки

на хорошо дренированных участках старых бобровых прудов. Только в 5 поселениях бобры валили крупные деревья осин и берез, но во всех случаях эти деревья были дополнительным кормом, тогда как основу составляли именно молодняки. В 4 поселениях бобры имели обильные корма из макрофитов. Особенно показательно поселение № 20 на ручье Ванюк. На мелководьях обширного старого пруда образовались заросли рогоза площадью 1–1.5 га и бобры активно добывали его корневища и даже создавали зимние запасы из корневищ. В трех поселениях бобры кормились ивняками и листовенными молодняками, активно разрастающимися на зарастающей гари 1999 г. В других трех поселениях бобры крайне редко подгрызали деревья, но активно использовали регулярно сваливаемые ветром крупные осины и березы.

При заготовке древесно-кустарниковых кормов бобры, как правило, не удалялись от берега, их тропы были относительно короткие, в среднем 11.0 ± 5.4 м ($\pm SD$, $n=31$). Осенью 2008 г. зимние запасы корма были обнаружены в 8 из 20 поселений. Размер запасов составлял от 12 до 54 м³.

Изменения местообитаний

Достаточно долго, примерно с 1940 по 1981 г., бобры в бассейне р. Тюдьмы существовали на уровне стабильно низкой численности (не более 5 поселений на весь бассейн). Это количество поселений примерно соответствовало максимальной ёмкости среды того времени (Ефишин, 1983). Впоследствии, в результате и обширных ветровалов, и постепенного накопления различных бобровых сооружений, ёмкость среды значительно увеличилась, и бобры быстро среагировали на это.

Влияние ветровалов на кормообеспеченность бобров двоякое. Во-первых, звери получают доступ к поваленным ветром крупным осинам и березам, растущим на удалении от берега, которые часто падают кроной к воде. Именно так получают древесные корма бобры поселения № 18. Здесь прибрежная полоса бедна кормами после десятилетий непрерывного обитания бобров.

Во-вторых, ветровалы приводят к разрушению лесного полога на значительных территориях. В результате демулационных изменений «ветровальные окна» начинают зарастать молодняком листовенных пород и кустарниками, которые и служат кормом бобрам в большинстве поселений бассейна Тюдьмы. Именно значительное катастрофическое разрушение спелых еловых лесов сделало возможным обитание бобров в верховьях Тюдьмы.

Обширные ветровалы могут временно ограничить и перемещение крупных хищников. Так, данные долговременного мониторинга

показывают, что до возникновения ветровалов рыси имели систему регулярно используемых троп, но после обширных ветровалов, рыси стали избегать таких участков. Прежняя система использования территории восстановилась только спустя 15–17 лет после ветровалов 1990 г. (Желтухин, Желтухин, 2009).

Крупные хищники

Волк, рысь, медведь постоянно населяли бассейн Тюдьмы. Во время учетов, мы не только регулярно отмечали следы, но и постоянно фиксировали интерес хищников к бобрам. Так, в 2008 г. медведь раскапывал бобровые норы в низовьях и хатки в верховьях реки. Весной и осенью 2008 г. отмечены как свежие, так и старые следы волков, идущие по руслу от одного бобрового жилища или вылаза к другому. Только в течение 11 дней октября 2008 г. крупный волк 6 раз проходил вдоль русла Тюдьмы. В 2008 г. из собранных в бассейне Тюдьмы волчьих экскрементов ($n=12$) в 83% случаев зарегистрирована шерсть бобра, а некоторые экскременты целиком состояли из бобровой шерсти. В экскрементах рыси ($n=18$) шерсть бобра отмечена в 25% случаев. По-видимому, некоторые особи волков и рысей начинают специализироваться на добыче бобров.

4.4. Бобры реки Таденки (Приокско-Тerrasный заповедник)

История заселения и динамика численности

В 1948 г. на р. Таденку выпущены 2 пары бобров. Ширина русла реки в местах выпуска была 2–3 м, глубина – 8–12 см. Пойма реки хорошо выражена, заросла осинником, ивняком, развиты пойменные травы. Перед выпуском были вырыты две норы-приемника, и в русле поднят уровень воды искусственными плотинами на 1–1.2 м. Одна пара бобров осталась жить, тогда как другая ушла из заповедника. Бобры на Таденке в первый же год свалили 90 осин диаметром 6–16 см. Первоначально поселение занимало 700 м русла, затем увеличилось до 1200 м. Начиная с 1949 г., у этой пары бобров регулярно был приплод (Заблоцкая, 1955).

Многолетняя динамика количества поселений в бассейне р. Таденки и численности бобров на всей территории заповедника показаны на рис. 4.13.

Первые 15 лет количество поселений увеличивалось медленно, несмотря на регулярное размножение бобров (рис. 4.13, А). Этот период характеризуется единичными поселениями на Таденке (не более 4) и свободной сменой участков обитания через 3–5 лет. Стабильно существовало одно крупное поселение, а новые поселения быстро образовывались и также быстро исчезали. Второй период, начавшийся с 1962–1963 гг., отмечен образованием новых семей и увеличением количества

поселений. В 1970-е гг. в долине Таденки обитает 6–9 семей (Заблоцкая, 1979). Третий период длится с 1980 г. по конец столетия: рост количества поселений замедлился, но все еще продолжается, в бассейне Таденки существует 8–10 поселений. Отсутствие наблюдений за бобрами заповедника с 1993 по 2004 гг. не позволяет датировать начало четвертого периода, отличающегося прекращением роста количества поселений. Судя по всему, годы наших наблюдений, когда в бассейне Таденки насчитывается 9–12 поселений, характеризуют такой период стабилизации (Завьялов и др., 2010, Речной бобр, ..., 2012).

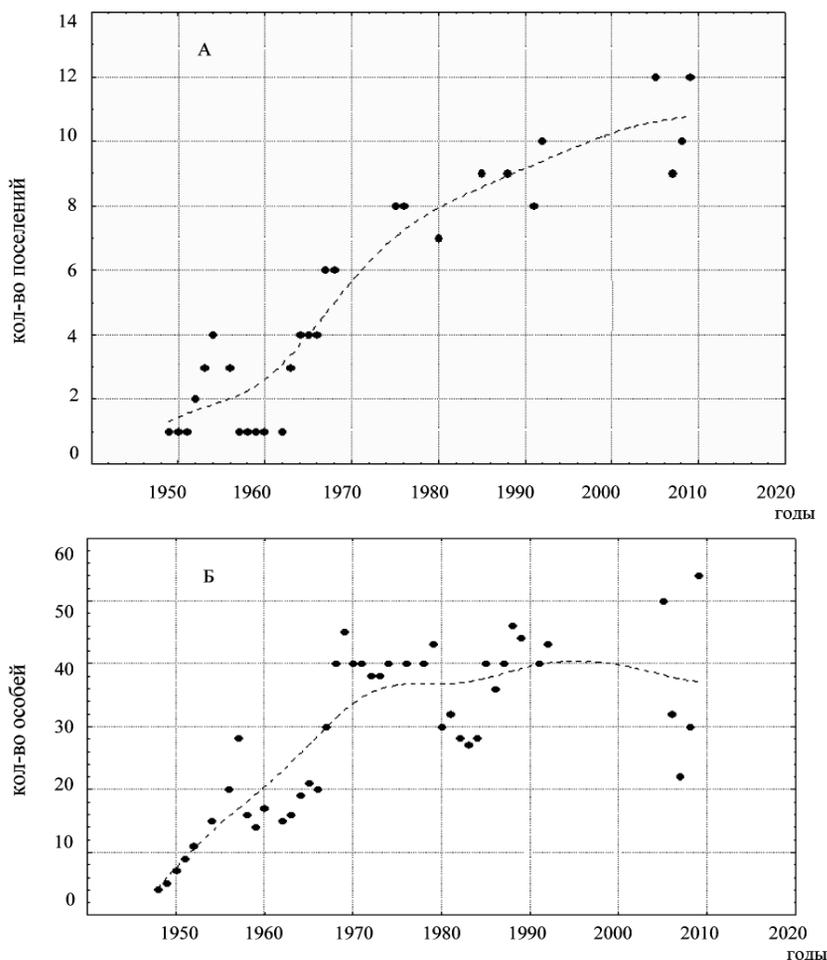


Рис. 4.13. Динамика количества поселений в бассейне р. Таденки (А) и численности бобров Приокско-Террасного заповедника (Б) за 1948–2009 гг. Точки – фактические данные, пунктиром показана линия тренда, рассчитанная методом наименьших квадратов.

Была проанализирована и многолетняя динамика численности бобров, выраженная в количестве особей. В Летописях ПТЗ этот показатель приведен, как правило, для всего заповедника в целом. Однако, учитывая, что большая часть бобрового населения сосредоточена именно в бассейне Таденки (Речной бобр..., 2012), он отражает и динамику численности бобров в бассейне Таденки. В динамике численности бобров заповедника выделяются три периода (рис. 4.12, Б). Первый – с момента выпуска и до конца 1960-х гг. – характеризуется устойчивым ростом численности. С 1968 по 1992 гг. численность флуктуирует на высоком уровне – от 27 до 46, в среднем – 38.4 ± 5 особей. Почти 10-летний перерыв наблюдений, как и в предыдущем случае, не позволяет датировать начало третьего периода, но в последние годы наметилась тенденция снижения численности. Дальнейшие наблюдения покажут насколько устойчиво современное снижение численности. Действительно ли начался новый период развития бобрового населения или же это эпизод в долговременной динамике численности, подобный спаду 1980–1984 гг.

Изменения размещения поселений

После интродукции бобры долго жили на одном месте, переместившись всего на 500 м выше по течению в 1950 г. В этом районе они прожили до 1959 г., когда бобры не стали восстанавливать плотину, разрушенную весенним паводком. С 1952 г. на р. Таденке начинают возникать новые поселения. Сначала это происходит ежегодно (1952–1954 гг.), но возникшие поселения недолговременны. Вторая волна начинается с 1963 г., и возникающие поселения относительно устойчивы.

До начала 1980-х гг. новые и перемещающиеся поселения бобров чаще занимали не использованный ранее участок. Шло освоение не только долины Таденки, но и впадающих в нее ручьев. В квартале 9а, где в Таденку впадают ручьи Жидовина и Ниговец, бобры впервые поселились в 1963 г. Заселение Соколова ручья произошло между 1976 и 1983 г. К 1984 г. все участки были хотя бы однажды заселены, и бобры начали повторно заселять ранее оставленные места. Данные за годы, когда расположение поселений в бассейне Таденки было закартировано, приведены на рис. 4.14.

Современное размещение и характеристика бобровых поселений

Краткая характеристика современного бобрового населения бассейна р. Таденки приведена в табл. 4.6. Плотность населения в 2009 г. составила 0.9 поселений/км русла или 0.44 поселения/км², расстояние до ближайшего соседа 964 ± 683 м ($\pm SD$, $n=11$). Среди 11 поселений, численность которых была оценена, 4 (36%) относят-

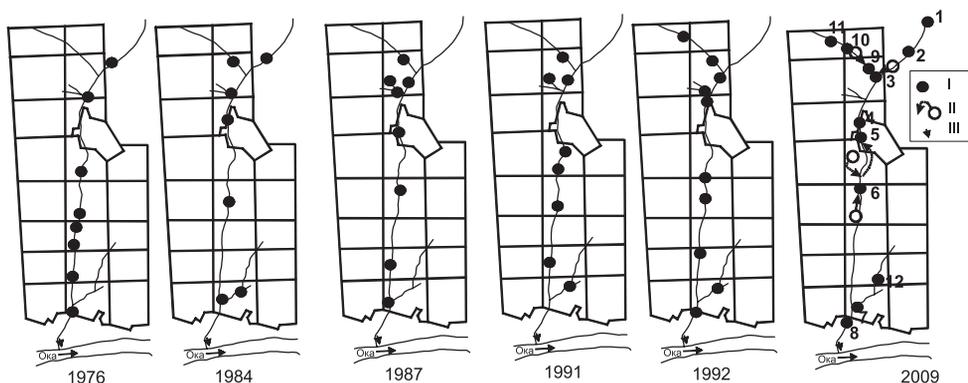


Рис. 4.14. Размещение поселений бобра в бассейне Таденки в 1976–2009 гг. Показаны водотоки и квартальная сеть. 1-12 номера поселений соответствен- но табл. 4.6. I – места зимовок осенью 2009; II – перемещение некоторых семей от мест зимовок в 2008/2009 гг.; III – направление течения.

ся к сильным, 4 (36%) – к средним, и 3 (28%) – к слабым поселениям (табл. 4.6). Плотины со следами свежего ремонта составили 40% от всех плотин в поселениях.

После 2009 г. появилось два новых поселения: № 13 на ручье Жи- довина и № 14 на русле Таденки, ниже устья ручья Ниговец. Последнее поселение просуществовало только одну зиму 2011 г. В 2010 г. коли- чество жилых поселений увеличилось до 13, а в 2011 г. сократилось до 12 (рис. 4.15, табл. 4.7).

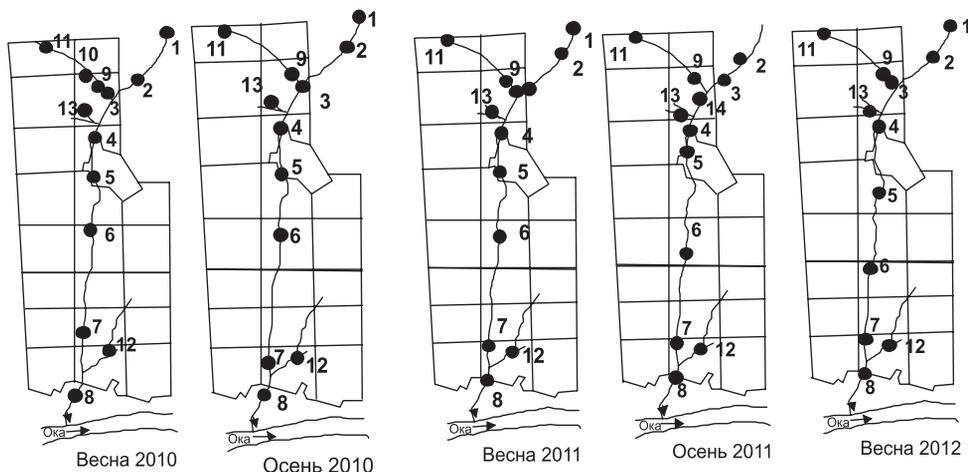


Рис. 4.15. Изменения размещения поселений в бассейне р. Таденки в 2010–2012 гг. Обозначения как на рис. 4.14.

Таблица 4.6.

**Характеристика поселений
в бассейне р. Таденки на ноябрь 2009 г.**

№ поселения	Водоток	Размер занятого участка, м	Кол-во плотин в поселении (со следами свежего ремонта)	Жилище	Основные корма	Запасы корма, м ³	Особенности кормодобывания	Возрастные группы
1	Таденка, исток	300	2(2)	н/о				
2	Таденка, охранная зона	300	6 (6)	п/х	Крупные Ос., Бер.	8.75	ДП	
3	Таденка – устье Ниговца	500	12 (7)	х	Крупные Ос., Бер.	4+1	ДП	Сегол., год., 2-летки, взр.
4	Таденка, кв. 20а	300	5 (3)	н	Чер, И, Лп		ДП	Одиночка
5	Таденка, окр. д. Родники	1200	4 (4)	н	И. порослевая, Чер.	10	ДП	Сегол., год., взр.
6	Таденка, ср. течение, кв. 31	600	4 (4)	н	Крупные Ос, Д, Бер, И.	7.5	ДП	Сегол., год., взр.
7	Таденка, пруд кв. 40	400	нет	н	И, Чер, Бер, Лп., Ол, М	8		Сегол., взр.
8	Таденка ниже 40-го кордона	400	3 крупных и много мелких	п/х	Крупные И., поросль И	Есть	Тропы, каналы	Сегол., взр.
9	Ниговец, нижн. течение	400	6 (3)	п/х	Крупные Ос, Бер.	4	ДП, канал	Год., взр., двухлетки,
10	Ниговец, кв. 9		Много старых	н/о	И., Бер., Лп.	Нет		Одиночка
11	Ниговец, верховья	550	10 (3)	х	Крупные Ос, И, молодые Д	Нет		Взр.
12	Соколов ручей	500	7 (7)	х	Ос, И	Есть	ДП	Год., , взр.

Примечание: н – нора; х – хатка; п/х – полухатка; н/о – не обнаружено; ДП – дальние переходы; Ос – осина; Бер. – береза; И-ива; Чер. – черемуха; Лп. – липа; Д. – дуб; Ол – ольха серая; М – макрофиты; Сегол. – сеголетки; Год. – годовики; Взр. – взрослые.

Таблица 4.7.

Характеристика «мощности» бобровых поселений
в бассейне Таденки в 2009–2011 гг.

№ поселений	2009	2010	2011
1	+	среднее	-
2	сильное	+	среднее
3	сильное	сильное	среднее
4	слабое	слабое	среднее
5	сильное	сильное	сильное
6	сильное	среднее	среднее
7	среднее	среднее	среднее
8	среднее	слабое	среднее
9	среднее	среднее	среднее
10	слабое	-	-
11	слабое	слабое	слабое
12	среднее	слабое	среднее
13	+	слабое	среднее
14			слабое

Примечание: – поселение нежилое, + поселение жилое, но определения «мощности» не удалось провести.

Засуха 2010 г., вызвавшая пересыхание реки и перемещения бобров, значительно повлияла и на структуру населения. В 2010 г. количество «сильных» поселений сократилось до одного, тогда как «слабых» увеличилось до 5 (45%). Но уже в следующем, 2011 г. количество поселений «средних» составило 8 (67%) из 12 (табл. 4.7). Таким образом, восстановление прежней численности и плотности населения в бассейне Таденки произошло относительно быстро.

Сравнительно частая смена мест зимовки бобрами в бассейне Таденки обусловлена сильным истощением древесно-кустарниковых и бедностью травянистых кормов (**фото 40**). Наблюдения за 2008–2009 гг. показывают, что в той или иной мере перемещались 6 из 11 поселений (рис. 4.14). Например, бобры поселения № 9 в 2008–2009 гг. зимовали в среднем течении ручья Ниговец. К осени они сместились ближе к устью ручья. Сюда же переместились и бобры поселения № 3, которые в 2008 г. обитали на Таденке в 200 м выше устья Ниговца. Между поселениями не было буферного участка, и точное расположение границы удалось установить только весной 2010 г. по её интенсивной маркировке. В поселении № 2 бобры в 2009 г. остались на зимовку на новом месте

в 200 м выше места прошлогодней зимовки. Поселение № 4 появилось только поздней осенью, весной и летом этот участок пустовал. В поселении № 5 в 2009 г. бобры летом спустились вниз по течению от места предыдущей зимовки на 1 км, а поздней осенью вновь вернулись в район, где обитали ранее, но зимовать устроились в норах на 500 м выше прошлогоднего жилища. Бобры поселения № 6 в 2009 г. сменили место зимовки, переселившись на 1.2 км выше по течению (рис. 4.14).

Дальнейшие наблюдения (2010–2012 гг.) подтвердили высокую подвижность поселений в бассейне Таденки (рис. 4.15). Всего же, за период 2009–2012 гг. только в 3 поселениях бобры обитали на одном и том же месте, в одних и тех же жилищах. Во всех остальных случаях они перемещались на 200–1500 м (иногда дважды в год), уходили и вновь возвращались (рис. 4.14, 4.15).

Строительная деятельность

Выжить на такой мелкой речке, как Таденка, бобры могли, только постоянно соорудив плотины. В сочетании с подвижностью поселений это приводит к увеличению количества плотин по мере увеличения продолжительности обитания бобров (рис. 4.16). В 1953 г. в бассейне Таденки было всего 3 плотины, а в 1984 г. было обнаружено уже 146 плотин разного состояния, от новых до заброшенных. Средняя длина этих плотин составила 10.57 ± 0.91 м, самая маленькая плотина была длиной 0.75 м., самая большая – 50 м (Завьялов и др., 2010).

Постепенно в бассейне Таденки накопилось большое количество «памятников» деятельности бобров разных поселений и за разное время. В конце 2009 г. нами было обнаружено 179 плотин разной степени сохранности, от старых валов давно разрушенных плотин, до недавно сооруженных (рис. 4.16). Из них в русле Таденки – 87 плотин, Ниговце – 41 плотина, Соколовом ручье – 22 плотины, Жидовине – 29 плотин. Из общего количества найденных плотин 100 удалось измерить. Средняя длина плотины составила 26.0 ± 2.8 м, минимальная – 1 м, максимальная – 103 м. В среднем на 1 км течения на Таденке насчитывали 10 плотин разной степени сохранности, на Ниговце – 22 плотины, на Соколовом ручье – 14 плотин.

Часть плотин разрушается быстро и бесследно, другая часть остается в виде валов в пойме. В бассейне Таденки большинство плотин имеют следы многократных разновозрастных подновлений, т.е. после возведения плотина несколько лет эксплуатировалась, затем бобры уходили и на несколько лет ее забрасывали. Использование валов от старых плотин позволяет бобрам при повторном заселении участка быстро и с минимальными затратами восстановить длинные плотины (рис. 4.17, **фото 41-45**).

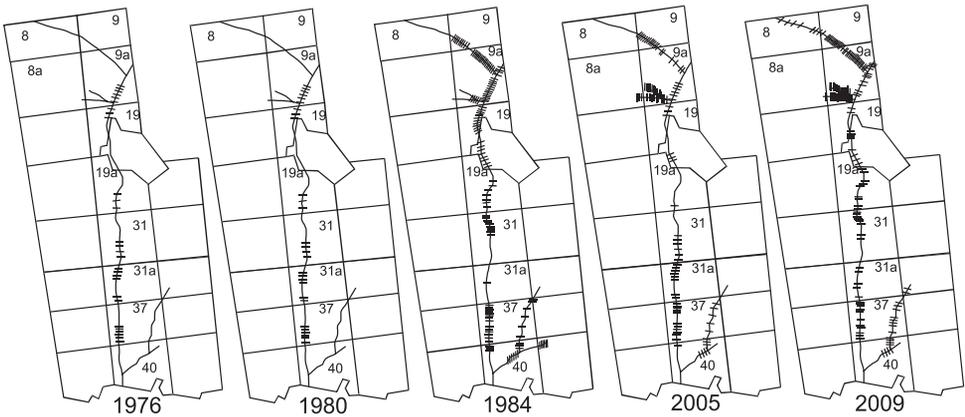


Рис. 4.16. Размещение бобровых плотин в заповедной части бассейна р. Таденки. Отмечены все плотины различимые визуально: от действующих до остатков старых разрушенных плотин. 8–40 – номера кварталов заповедника.

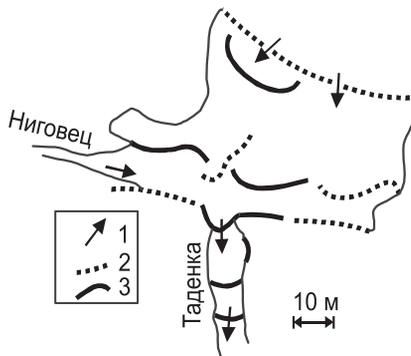


Рис. 4.17. Использование валов старых плотин помогает бобрам быстро создать новые обширные пруды. Пример в месте слияния р. Таденки и ручья Ниговец. 1 – направление течения, 2 – валы старых плотин, 3 – отремонтированные участки и новые плотины.

Плотины расположены на расстоянии 10–50 м одна от другой, и они в большинстве своем высокие. Размеры образовавшихся прудов относительно небольшие. Пруды чаще всего неправильной формы: их длина меньше ширины, т.е. они вытянуты не по длине водотока, а поперек поймы. В результате создается четко выраженный ступенчатый профиль водотока.

Корма и кормодобывание

В питании бобров Приокско-Тerrasного заповедника намного выше удельный вес древесных кормов и значительно ниже роль водных растений, чем в других бобровых популяциях. Эта закономерность

объясняется слабым развитием водной растительности в реках заповедника (Заблоцкая, 1979). Кормовая база бобров на р. Таденке изначально была небогатой. Поэтому в первые годы после выпуска проводили посадки черенков ив и тополей, выкладывали молодые осины для подкормки бобров. Так в 1950–1952 гг. было высажено 5000 черенков ивы. В 1953 г. проведены посадки бальзамического тополя, в 1954 г. высажено 350 ивовых кольев, 250 отпрысков осины и 1330 черенков тополя. В 1958 и 1961 гг. проведены последние посадки черенков ивы в бобровых поселениях. Однако все проведенные биотехнические мероприятия не смогли как-то заметно улучшить кормовую базу. Уже через 4 года после выпуска бобры использовали всю легкодоступную осину и начали кормиться березой. С 1989 г. отмечены первые дальние наземные переходы бобров для заготовки древесных кормов. С 1991 г. наземные переходы бобров увеличились до 50–100 м. В 1962–1963 гг. бобры начали активно строить высокие плотины, создавать обширные пруды, но корма быстро истощались, и с 1970 г. происходит увеличение размеров занятых участков, продолжается активное строительство плотин, увеличивается захламленность берегов (Завьялов и др., 2010).

В русле Таденки отсутствуют кубышка, кувшинка, рогоз, составляющие значительную часть рациона бобров как в летнее, так и в зимнее время. Заросли рогоза имеются только в пруду 40 квартала и в низовье реки (поселения № 7 и 8), а заросли тростника – в верховье и низовье реки (поселения №№ 1 и 8) и в среднем течении Ниговца (поселение № 9).

Обширные заросли ивовых кустарников есть только в поселениях № 5 и 8. В первом случае это – заросли на левом берегу реки на участке с многочисленными родниками, а во втором – в пойменном болотце, прорезанном многочисленными руслами. Во всех остальных поселениях бобры не имеют достаточного количества древесных кормов в прибрежной полосе и вынуждены совершать дальние наземные переходы для их заготовки (табл. 4.6). В 2009 г. средняя длина бобровых троп составила 39.6 ± 23.9 м (\pm SD, $n=28$). 25% троп были длиннее 49 м, а две самых длинных были протяженностью 100 и 109 м. Бобры, удаляясь на столь большое расстояние, не только подгрызали и обгладывали деревья, но и уносили в водоем все ветви и стволы диаметром менее 15 см. На всем протяжении реки по обоим берегам встречаются многочисленные пни от давно сгрызенных бобрами деревьев. Ширина этой полосы со старыми погрызами составляет 40–50 м, поэтому для заготовки необходимого количества корма бобрам нужно пройти большее расстояние. Даже бобры поселения № 5, основу зимних кормов у которых составляет ива, вынуждены были ходить за ней по двум тропам длиной 49 и 50 м. Но все же самые дальние тропы были проложены к

осинам. Необходимо отметить, что длинных троп в одном поселении не бывает много. Обычно их одна – две.

В поселении № 9 бобры в зарослях тростника прокопали канал длиной 170 м. Этот канал расположен перпендикулярно руслу ручья. От канала бобры проложили еще и тропу длиной 23 м до крупных осиновых деревьев. Таким образом, перемещаясь по каналу и далее по тропе, бобры смогли удалиться от русла примерно на 200 м. Это – самый дальний выход на заготовку кормов. Несмотря на такие дальние переходы, бобры все же смогли создать зимние запасы корма. Из 11 поселений, обследованных осенью 2009 г., запасы были в 8, но размер запасов был относительно небольшой, от 1 до 10 м³.

Изменения местообитаний

За десятилетия обитания бобры заметно преобразовали долину Таденки. По описаниям начала 1950-х гг. средняя глубина русла р. Таденки – 15–20 см, средняя ширина – 2–3 м. Дно русла большей частью каменистое, берега песчаные. Водная растительность почти отсутствует. Пойма довольно узкая, на значительной части русла вплотную к урезу воды подступают ельники (Заблоцкая, 1955). В 1958–59 гг. река имела следующие характеристики: течение – 0.1–0.3 м/сек, дно каменистое или илисто-песчаное, глубина везде меньше метра, а чаще меньше полуметра, ширина водного потока не превышает 2 м. Ольха, липа, осина, ель тянулись вдоль русла в виде низкорослой чаши, закрывая водное зеркало (сомкнутость крон – 0.8–1.0) (Перешкольник, Леонтьева, 1989).

Л.В. Заблоцкая (1979) так резюмирует наблюдавшийся в те годы итог средообразующей деятельности бобра в ПТЗ: изменение гидрологического и температурного режимов речек и ручьев, осветление речных долин в результате усыхания древостоя на затопленных участках и вырубki бобрами осинников, накопление аллювия и органических веществ в мелководных бобровых прудах, развитие луговой растительности на месте уничтоженного леса и водной растительности в прудах, изменение контуров коренных берегов, создание микрорельефа на выровненной поверхности пойм лесных речек, захламливание рек выпавшим древостоем и остатками бобровых рубок. Все это привело к преобразованию общего облика речных долин заповедника.

По нашим наблюдениям 2007–2009 гг. в пойме Таденки почти на всем ее протяжении встречаются редкие, в большинстве своем молодые или средневозрастные черноольшаники с полнотой 0.1–0.4. Другие типы леса в пойме представлены лишь отдельными фрагментами (фото 46, 47). Пойма открытая, хорошо освещаемая. Черноольшаники редкие, сомкнутость крон небольшая, образование коблов только на-

чалось, они еще совсем небольшие. Нельзя утверждать, что современная пойма сильно захламлена выпавшими от подтопления деревьями. Скорее наоборот, участки засохшего леса встречались только дважды. Видимо, все погибшие от затопления древостой уже давно выпали, и прошел процесс их фрагментации. Увеличение площадей с участием черной ольхи в древостое хорошо видно и при сравнении материалов лесоустройства 1981 и 1999 гг. (рис. 4.18).

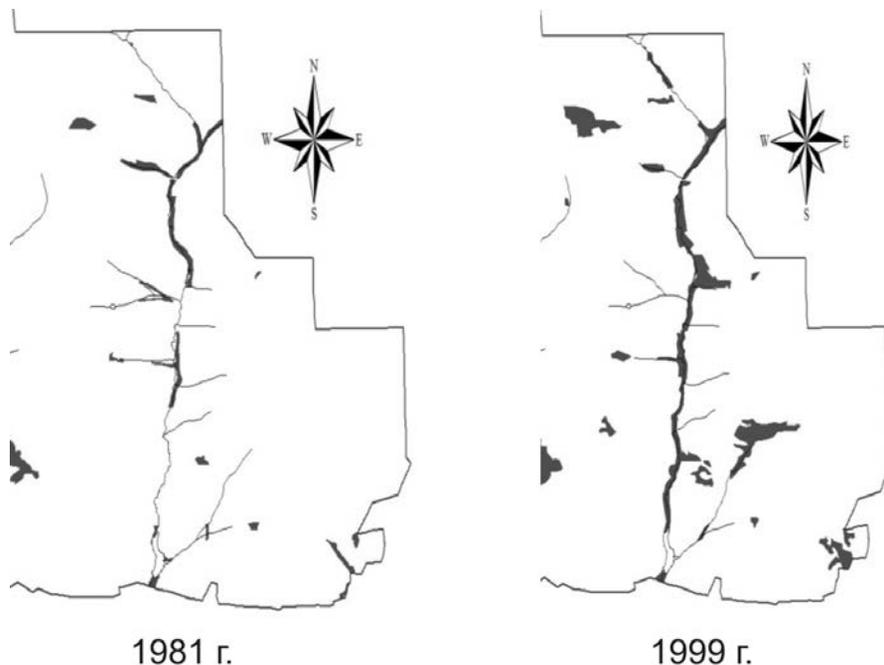


Рис. 4.18. Участие черной ольхи в древостое на территории Приокско-Террасного заповедника (по данным лесной таксации). Наличие черной ольхи в древостое показано темно-серым цветом.

Крупные хищники

Первое упоминание об обитании крупных хищников на территории заповедника (волчий вой в 14 квартале) приходится на 1946 г. Летом 1948 г. в лесах заповедника держалось 2 волчьих выводка, и с этого же года начали проводить отстрел волков. В результате с начала 60-х гг. стали отмечать лишь единичные заходы волков в заповедник, которые с интервалами в несколько лет происходят до настоящего времени. Последний раз крупные следы волка встречены в 2008 г.

На территории заповедника свежие следы рыси впервые отмечены в 1954 г., а затем только в 2003 г. С 2006 г. по настоящее время следы рыси отмечают ежегодно. Предположительно в заповеднике обитают 2 особи.

С 1962 г. на территории заповедника стали появляться бродячие собаки, заходящие в него из близлежащих селений. Несмотря на постоянную борьбу с ними, численность их не снижается. Так в 2008 г. в заповеднике было уничтожено 10 бродячих собак, и примерно такое же количество продолжает в нем обитать.

В заповеднике отмечено нападение всех трех перечисленных видов хищников на косуль (*Capreolus capreolus*) и пятнистых оленей (*Cervus nippon*). Добычу бобров не наблюдали. Не отмечены какие-либо антагонистические отношения между бобром и выдрой (*Lutra lutra*), периодически заходящей на Таденку, или между бобром и норкой (*Neovison vison*), также обитающей на этой речке.

4.5. Обсуждение

При заселении субоптимальных и пессимальных местообитаний бобры демонстрируют высокую степень приспособляемости и пластичности. Они адаптируются к обитанию в самых разных условиях: на побережье равнинных водохранилищ с ежегодными колебаниями уровня воды более 5 м и на плавающих торфяных островах (ДГЗ), пересыхающих и мелководных малых реках и ручьях (Таденка и Тюдьма), на не имеющих минеральных берегов внутриболотных водоемах (ПЛБС).

В новых колониях (ДГЗ, ПЛБС) скорость достижения максимальной емкости угодий примерно вдвое больше, чем в старых (Тюдьма, Таденка) – 25–30 лет против 50. Это наиболее заметные различия новых и старых колоний. На наш взгляд, это связано с тем, что как на Таденка, так и на Тюдьме бобры были выпущены малыми группами в условия далекие от оптимальных. Еще до выпуска было очевидно, что эти речки – не самые благоприятные, тем не менее, бобры были выпущены именно там, поскольку это были реально охраняемые территории. При выпуске малых групп бобров, даже в оптимальных местообитаниях, период нарастания численности до максимальных значений может растянуться до 40 лет (Zugowski, Kasperzyk, 1988), поэтому, неудивительно, что и на Таденке и на Тюдьме период нарастания численности до максимальных значений растянулся на полвека.

Новые колонии возникали за счет расселения бобров. Заселение новых территорий происходило одновременно с разных сторон после того, как на сопредельных территориях численность и плотность населения бобров уже достигли относительно высоких значений. Приток расселяющихся зверей был не только с сопредельных территорий, расселялись звери и из вновь образовавшихся поселений. Интенсивность миграционного потока бобров – это важный показатель для

понимания динамики численности, скорости повторного заселения ранее заброшенных местообитаний (Wright et al., 2004), но в природе этот параметр сложно, а чаще всего и невозможно, оценить непосредственно. Косвенно интенсивность миграционного потока можно измерить через количество вновь образовавшихся и повторно заселенных поселений. Высокая скорость повторного заселения в зоне затопления Рыбинского водохранилища (в среднем период отсутствия 2.7 года) и в ПЛБС (3.3 года) показывают, что интенсивность миграционного потока в обоих случаях была довольно высокой.

Расстояние до ближайшего соседа в качестве характеристики плотности населения чаще применяется для канадского бобра в Северной Америке. Современная плотность населения и в старых (ПТЗ, ЦЛГЗ) и в новых колониях (ПЛБС) оказалась относительно высокой. По-видимому, полученные расстояния до ближайшего соседа (0.96–1.48 км) являются оптимальными для обследованных территорий. Плотность населения бобров не может увеличиваться больше некоторого критического показателя, независимо от обилия кормов, поскольку критическим для бобров ресурсом может быть и пространство. Эта закономерность подтверждается неудачными результатами опыта по искусственному увеличению ёмкости угодий в Воронежском заповеднике: интенсивные работы по посадке кормовых растений способствовали стабилизации численности, но не привели к росту количества поселений (Жарков, 1968). Аналогичная закономерность наблюдалась и на Киевском водохранилище, где при избытке кормовых ресурсов между соседними жилыми хатками устойчиво сохранялось расстояние в 500 м, что свидетельствует о консервативности внутреннего механизма регулирования плотности населения (Легейда, 1992).

Для новых колоний на начальных звеньях гидрографической сети характерна относительно большая (30–40%) доля крупных семей и поселений в которых бобры непрерывно обитают 5 и более лет (31–48%). Эти поселения и составляют ядро популяций. В старых колониях доля крупных поселений так же может быть высокой (36–60%). С одной стороны, это подтверждает наличие благоприятных условий в истоках рек и на ручьях (Николаев, 1984; Николаев, 2006). Например, в Литве, при очень высокой общей плотности населения, более половины поселений – крупные и расположены они преимущественно на реках 1–3 порядков (Ulevicius, 1997). С другой стороны, это также показывает, что численность приближается к максимальной ёмкости среды (Гревцев, 1990; Ulevicius, 1997). Крупные поселения существуют недолго и быстро распадаются, как это видно на примере Таденки или других территорий (Кудряшов, 1975; Гревцев, 1990). В Воронежском заповед-

нике на малых реках и ручьях образуются популяции с депрессивным типом динамики численности. Для них на первых фазах развития характерны наиболее благоприятные для бобров условия существования, быстрое нарастание численности, усложнение пространственной структуры и возрастного состава поселений. Следствием концентрации зверей является истощение запасов кормов и глубокая депрессия численности. В долговременном плане для депрессивных популяций характерны значительные колебания плотности населения по годам и большая разница в плотности заселения угодий (Николаев, 1984). Возможно, что время обследования и Тюдьмы, и Таденки совпало с очередным периодом накопления «лишних» взрослых бобров в родительских поселениях. Подтверждением недолговечности крупных поселений является и отсутствие больших бобровых жилищ в бассейнах Тюдьмы и Таденки по сравнению с огромными хатками непрерывно заселенными крупными бобровыми семьями вокруг ПЛБС.

Еще одна закономерность – это высокая степень подвижности поселений в старых колониях, и особенно на р. Таденке, где бобры переселялись по нескольку раз в год. Столь частые перемещения обусловлены сильным истощением кормов и несовпадением в пространстве летних и зимних кормовых ресурсов. С другой стороны, в бассейне давно обжитой малой реки, где жилища, убежища и остатки плотин многочисленны на каждом километре русла, частые перемещения не требуют значительных усилий для освоения участка; наоборот, они помогают животным быстрее реагировать на любые изменения состояния кормовой базы, например, падение деревьев в результате ветровала.

Во всех случаях освоение субоптимальных и пессимальных местообитаний сопровождалось активной строительной деятельностью, накоплением результатов (памятников) деятельности предыдущих поколений, что приводит к смягчению влияния неблагоприятных биотических и абиотических факторов. Не только в новых, но и в старых очагах обитания бобры продолжают активно изменять среду обитания. Этому можно дать следующее объяснение. При повторном заселении ранее заброшенных участков бобры не могут полностью воспроизвести стратегию освоения участка, применявшуюся прежними обитателями. В отличие от других млекопитающих, например, зеленоядных норников, использующих норы в течение тысячелетий, бобры – это дендрофаги и фитофаги с центральным местом кормежки (см. главу 1). Они не могут на том же месте копировать освоение ресурсов в точности так, как это делали предыдущие поколения. Для бобров это было бы губительно вследствие низкой скорости восстановления древесных кормов, долговременных и не всегда обратимых сукцесси-

онных изменений прибрежных лесов (см. главу 1), а также снижения качества повторно заселяемых местообитаний при отсутствии внешних нарушений растительного покрова (см. главу 7).

Таким образом, при повторном заселении бобрам приходится заново обживать территорию исходя из текущей ситуации с водой, кормами, убежищами, путями перемещений. Унаследованные структуры помогают сделать это с минимальными затратами, как, например, быстрое образование больших прудов с помощью остатков старых плотин на р. Таденке. Данные по старым колониям показывают, что скорость повторного заселения явно выше, чем скорость разрушения созданных бобрами структур, которые непрерывно накапливаются, как во времени, так и в пространстве.

Во всех колониях бобры интенсивно изменяли среду обитания, но из-за характерной для средообразователей контекстной зависимости результатов деятельности, последствия были самые разные. Например, в ПЛБС на месте бобровых прудов образовывались березняки осоковые и сфагновые, различные варианты смешанных лесов с участием черной ольхи, чистые заросли крушины ломкой и безлесные «бобровые луга»; в бассейне Тюдьмы – «бобровые луга» и ветровальные окна разного возраста; в бассейне Таденки – черноольшаники разного возраста и полноты. При этом во всех обследованных территориях часть местообитаний становится надолго непригодной (или малопригодной) для бобров вследствие малого количества древесно-кустарниковых кормов («бобровые луга») или сукцессионных изменений, в результате которых преимущества получают неподаваемые или малоподаваемые породы (см. главу 7). Оставшиеся пригодные местообитания проходят несколько «бобровых циклов» заселения и периодического забрасывания.

Отмечены факты гибели бобров от самых разнообразных наземных хищников, но и в Старом и в Новом Свете главный враг бобра – волк (Дьяков, 1975; Novak, 1987). Отсутствие крупных хищников в бассейне р. Таденки хорошо заметно по протяженности бобровых троп, средняя длина которых составила 39.6 ± 23.9 м. Для сравнения, в неэксплуатируемой «климаксной» популяции в национальном парке Аллегейни (США) средняя длина бобровых троп составила 31.5 м ($n=18$) (Müller-Schwarze, Schulte, 1999). В бассейне р. Тюдьмы, где бобры обитают при постоянном прессинге крупных хищников, средняя длина бобровых троп – 11 ± 5.4 м ($n=31$), а самая длинная тропа – всего 28 м. Ранее Л.М. Баскин и Н.С. Новоселова (2008) показали, что на территориях с высокой плотностью населения волка, 99% бобровых погрызов обнаружены не далее 20 м от кромки воды. При сравнительных исследованиях в Германии

(хищники отсутствуют) 99% бобровых погрызов расположены не далее 45 м от воды, а 90% погрызов – не далее 26 м (Баскин, Новоселова, 2008). П.И. Данилов с соавторами (2007), анализируя влияние крупных хищников на динамику бобровых популяций, пришли к выводу, что даже все хищники, вместе взятые, не могут регулировать численность бобров. Возможно, это так и есть в масштабе обширных территорий, но в бассейнах малых рек регулирующая роль хищников может быть более заметной. Результаты полевых экспериментов показывают, что расстояние, на котором канадский бобр может обнаружить хищника, в среднем – 15.64 ± 6.97 м (от 8.67 до 22.31 м) (Basey, Jenkins, 1995). Следовательно, бобры, отошедшие на 40–50 м от воды, рискуют вообще не обнаружить хищника, оказавшегося между ними и берегом пруда (реки), а у хищника в такой ситуации есть возможность блокировать возвращение бобра к воде. Шансы бобра на спасение в этой ситуации близки к нулю. Хищники, регулярно патрулирующие берега малых рек, сокращают ширину зоны кормодобывания у бобров, изымают удалившихся от воды бобров и могут воздействовать не столько на численность бобров, сколько на доступность кормов, от чего, в свою очередь, может зависеть продолжительность существования поселений. Бобры р. Таденки существуют без регулирующего действия хищников, в результате чего они могли активно кормиться на значительном удалении от воды. Пресс крупных хищников в ПТЗ мог бы существенно изменить состояние местной бобровой колонии. Таким образом, пресс хищников сужает ширину зоны кормодобывания бобров и влияет на бобровое население скорее не прямо, а опосредованно.

Расселение и освоение начальных звеньев гидрографической сети решает одну из важнейших популяционных задач – рассредоточение особей в пространстве. Но какова же будет динамика численности бобров после того, когда будут освоены все местообитания, произойдут все возможные изменения структуры сообществ и система обратных связей между средообразователем и измененной средой сформируется? Иначе говоря, каковы перспективы старых колоний, например, в бассейнах рек Тюдмы и Таденки.

Для оценки перспектив бобрового населения 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 показывает, 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 лет. Модель предсказывает квазипериодическое колебание численности бобров

вокруг равновесной численности, определяемой скоростью восстановления местообитаний (рис. 4.19).

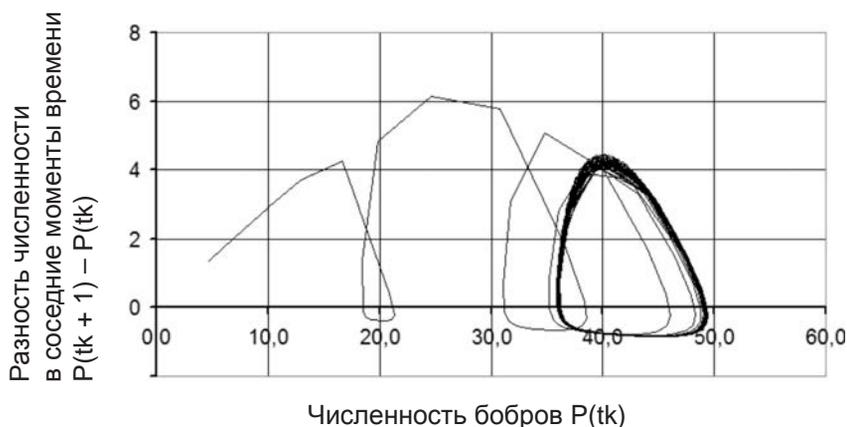


Рис. 4.19. Фазовый портрет динамики численности бобров на р. Таденке (Петросян и др., 2012).

По-видимому, это один из самых оптимальных вариантов развития популяций при отсутствии масштабных внешних нарушений растительности. Модель базируется на ряде важных упрощений и предположений. Закономерности динамики численности получены, в первую очередь, на основании анализа растущей популяции, впервые осваивающей и преобразующей местообитания. Одно из важных упрощений модели состоит в равнозначности (количественной и качественной) восстановленных и впервые освоенных местообитаний, чего практически не наблюдается в природе. Для бобровых местообитаний скорее характерны нелинейные и разнонаправленные сукцессионные смены, возможны как длительные задержки на разных стадиях, так и возврат к предыдущим стадиям или пропуск некоторых стадий сукцессионной последовательности (Remillard et al., 1987). Независимо от интенсивности строительной деятельности во всех повторно заселенных местообитаниях наблюдается настолько плохое возобновление наиболее предпочитаемых кормов (осины), что это позволило отнести бобра к «животным, зависящим от нарушений» (Barnes, Mallik, 2001). Прямое измерение количества и распределения древесно-кустарниковых кормов в брошенных бобровых поселениях также показывает снижение качества местообитаний (см. главу 7), тогда как после пожарные сукцессии способствуют быстрому росту численности бобров (Cunningham et al., 2006). Еще одно важное упрощение модели состоит в том, что бобровые местообитания непременно восстанавливаются до

потенциальных, тогда как многолетние наблюдения показывают, что это не так. Часть местообитаний может стать «бобровыми лугами» и в течение десятилетий не восстановиться до потенциально-пригодных местообитаний (Terwillinger, Pastor, 1999). Например, в хвойно-широколиственных лесах (Онтарио, Канада) даже 50 лет оказалось недостаточным для полного завершения «бобрового цикла», т.е. повторного заселения восстановленных местообитаний (Martell et al., 2006). Наконец, еще одно упрощение – это равнозначность местообитаний в речном континууме, в то время как фактически они неравнозначны уже только по одному показателю – площади водосборного бассейна. Динамика растительности в бобровых местообитаниях определяется, прежде всего, комплексом гидрологических факторов: частотой, степенью и продолжительностью повторного затопления. В свою очередь гидрологические факторы зависят от площади водосбора. Отсюда – бобровые местообитания – это динамичные, сложные, постоянно изменяющиеся во времени и пространстве системы (McMaster, McMaster, 2001).

Несмотря на ряд упрощений, созданная модель позволяет сделать два важных вывода. Во-первых, она показывает, что возможности бобров по преобразованию местообитаний достаточно быстро исчерпываются, примерно к 40–50 годам проявляются все возможные изменения (модификации) которые бобры могут произвести. Это совпадает с оценками Джонсон и Наймана (Johnston, Naiman, 1990a), согласно которым большинство бобровых прудов образуются в первые двадцать лет, а к сорока годам проявляются кумулятивные последствия средообразующей деятельности бобров. Во-вторых, модель показывает, что в отдаленном будущем бобры будут постоянно присутствовать в бассейне Таденки, лишь меняя свою численность. Отсюда следует, что и бобры, и создаваемые ими структуры, и режим нарушений – неотъемлемый постоянный компонент экосистем малых рек.

В отличие от Таденки, бассейн Тюдьмы с его естественной структурой лесов, постоянным наличием крупных хищников, сохранением основных нарушений и отсутствием прямого антропогенного вмешательства представляет модель развития «идеальной» бобровой популяции. Сплошные вывалы леса – это нормальное событие в динамике ельников Центрально-Лесного заповедника (Пукинская, 2007). Следовательно, зарастание старых ветровальных окон неизбежно компенсируется образованием новых.

В бассейне Тюдьмы помимо бобров действуют и другие важные экологические факторы (ветровалы, особо сильные паводки и пр.), которые могут быть в фазе или противофазе с деятельностью бобров. Это может усилить или смягчить формирование системы обратных

связей между бобровым населением и преобразованными им местообитаниями. Главная интрига в исследованиях средообразующей деятельности животных состоит в том, что причина и следствие могут периодически меняться местами. В бассейне Тюдмы такие перемены мест вполне возможны. Если вначале ветровалы способствовали росту численности бобров, то нельзя исключить, что в будущем, по мере увеличения количества плотин и накопления последствий удержания воды и осаждения наносов, могут быть созданы условия, благоприятные для новых, обширных ветровалов. Схема возможных взаимодействий в бассейне Тюдмы приведена на рисунке 4.20. Конечно, это гипотетическая схема, и значимость роли каждого действующего фактора потребует дальнейших количественных оценок.

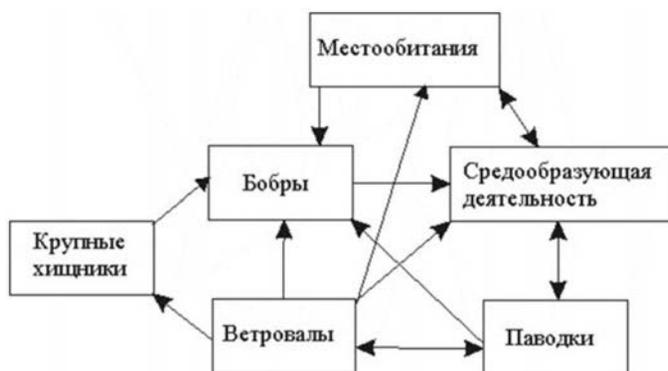


Рис. 4.20. Схема возможных взаимодействий между бобрами, их местообитаниями и главными факторами среды в бассейне р. Тюдмы.

К сожалению, для бассейна Тюдмы нет такого длинного ряда данных по численности, но был выполнен анализ истории формирования бобровой популяции всего Центрально-Лесного заповедника и создана модель динамики численности, хорошо описывающая фактические данные (Korablev et al., 2011; Кораблев и др., 2012) (рис. 4.21).

Медленный рост численности бобров Центрально-Лесного заповедника объясняется недостаточной кормовой базой, выпуском малой партии бобров, экстремальными климатическими явлениями и высокой численностью хищников, но масштабные сукцессии, вызванные ветровалами, способствовали положительной динамике численности (Кораблев и др., 2012). Как видно из рис. 4.21 популяция бобров Центрально-лесного заповедника переходит в стадию флуктуаций на уровне высокой численности. Следовательно, и в бассейне Тюдмы маловероятно значительное сокращение числа поселений. Скорее, их количество стабилизируется на новом, более высоком уровне.

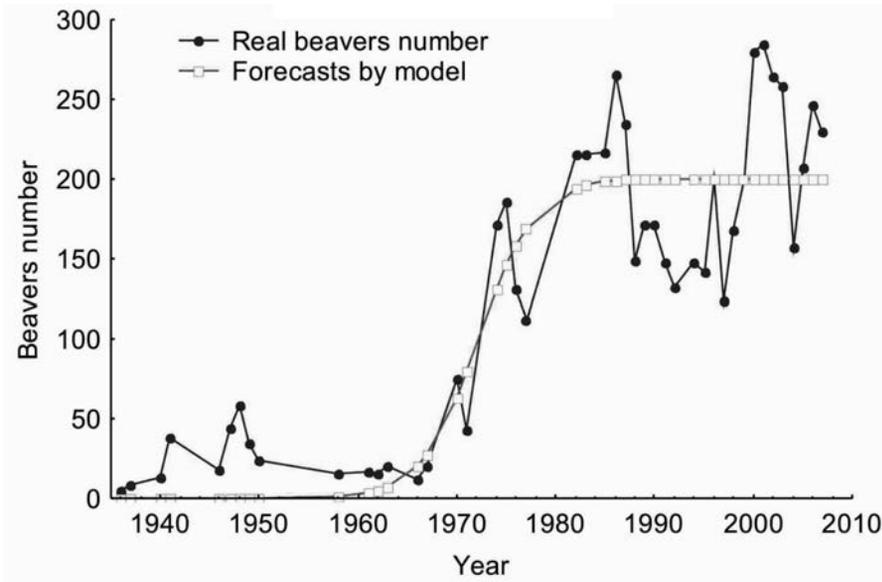


Рис. 4.21. Фактические и модельные оценки численности бобров Центрально-Лесного заповедника (по: Korablev et al., 2011)

4.6. Выводы по главе

При заселении субоптимальных и пессимальных местообитаний бобры демонстрируют высокую степень приспособляемости и пластичности. Образование новых очагов обитания за счет саморасселения бобров происходит относительно быстро, что связано с постоянным притоком животных из уже сформировавшихся популяций. Периодически, в силу большого количества выпадающих осадков, наличия масштабных восстановительных сукцессий после рубок и пожаров на начальных звеньях гидрографической сети создаются условия, способствующие их быстрому заселению бобрами. Затем, вследствие средообразующей деятельности бобров, часть местообитаний преобразуется из пессимальных в оптимальные, образуются крупные, стабильно существующие поселения составляющие ядро новой колонии. Наибольшему преобразованию подвергаются поймы малых рек, в них аккумулируются разного рода бобровые структуры. На первых десяти километрах длины малых рек средообразующая деятельность бобров проявляется заметно, а на первых четырех километрах – наиболее сильно. Высокая плотность населения на малых реках и по краям болотных массивов формируется относительно быстро: за 25–30 лет.

Крупные хищники, по-видимому, прямого значимого влияния на развитие бобровых колоний не оказывают. Их опосредованное вли-

яние выражается в сокращении длины бобровых троп при заготовке зимних кормов и соответственно, сокращении ширины зоны заготовки кормов.

В старых колониях со временем все минимально пригодные для жизни бобров участки проходят через несколько циклов заселения-забрасывания. Активная средообразующая деятельность идет непрерывно, создаваемые бобрами структуры накапливаются быстрее, чем разрушаются. Высока доля крупных поселений, состоящих из 6-8 бобров, однако такие поселения недолговечны. Заметное изменение количества и качества кормов приводит к частым перемещениям поселений сопровождающихся ремонтом старых и сооружением новых структур (плотин, хаток, троп, каналов и пр.). Накопление большого количества плотин помогает бобрам быстро и с минимальными затратами накапливать воду и создавать большие пруды. Часть местообитаний переходит в безлесные «бобровые луга» и становятся надолго непригодными для обитания бобров, возможны и негативные сукцессионные изменения способствующие развитию черноольшаников. Но в целом, бобры приходят к некоторому динамическому равновесию между скоростью восстановления кормов, восприимчивости сообществ к бобровым нарушениям и внешним нарушениям растительного покрова.

Моделирование динамики численности и вербальная модель взаимодействия бобров и их местообитаний показывают, что для малых рек и бобры, и создаваемые ими структуры, и режим нарушений – неотъемлемый постоянный компонент экосистем.

ГЛАВА 5. ФОРМИРОВАНИЕ ВИДОСПЕЦИФИЧНОГО БИОЛОГИЧЕСКОГО СИГНАЛЬНОГО ПОЛЯ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ РЕГУЛИРОВАНИЯ ВНУТРИВИДОВЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ

Бобры, как и все средообразователи, не только производят модификацию местообитаний, но и сами зависят от этих модификаций. Одна из возможных реципрокных связей – 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). Главными функциями БСП являются: 1) организация пространственной активности животных, управление траекторией использования ими территории, с находящимися на ней ресурсами; 2) передача информации в ряду поколений о пространственной структуре популяций и об использовании предшествующими поколениями территории; 3) организация расселения молодых животных; 4) реализации видами занимаемой ими экологической ниши (Никольский, 2013). 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). В БСП выделяют четыре типа модальностей сигналов – топографическую, химическую, акустическую и визуальную. В этом ряду модальности указаны в порядке убывания длительности действия сигнала. Если же говорить о направленности действия сигнала, то больше индивидуальной информации может содержаться в последних трех модальностях. По продолжительности действия самые короткие – акустический и визуальный, и они не могут быть стабильными элементами БСП. Специфика хранения и передачи информации посредством БСП позволяет называть эту информацию “экологическим наследованием” (Никольский, 2014). Соответственно, только сигналы топографической и химической модальности могут участвовать в экологическом наследовании и могут составлять стабильные элементы БСП.

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. Секрет анальных

желез содержит множество информации о видовой и половой принадлежности, родственных связях и индивидуальности (Щенников, 1992; Sun, Muller-Schwarze, 1997, 1998, 1998a). Струя, по-видимому, не несет информации о возрасте (Herr et al., 2006), но характеризует степень родства (Rosell, Bjørkøly, 2002). Хемокоммуникация обеспечивает ориентацию в пространстве, регулирует расселение и размещение особей по территории, образование группировок, поддержание их гомеостаза, а также другие формы внутри – и межвидовых связей (Наумов, 1973).

Ничего не известно о том какую экологическую роль играли БСП бобров в прошлом. На большей части своего исторического ареала бобры были истреблены до того, как были получены детальные знания экологии этого вида. Относительно БСП бобров до сих пор много неясного. Например, непонятно как БСП регулирует (если таковое возможно) территориальные взаимодействия животных, что составляет стабильные элементы сигнального поля? Непонятно может ли информационное насыщение среды обитания в какой-либо мере влиять на масштабы будущих физических преобразований среды.

Отсюда задачи данной главы:

- проанализировать процесс формирования БСП бобров, интенсивности мечения и пространственного размещения запаховых меток на уровне одного отдельного поселения; поселения, имеющего постоянных соседей, и группы поселений на малой реке;
- выявить закономерности многолетней изменчивости интенсивности маркировки территорий бобрами;
- обсудить функциональное значение мечения территории запахом и значение скоплений меток как стабильных элементов БСП.

5.1. Элементы БСП бобров и принятая терминология

Запаховые метки (ЗМ) бобры оставляют как на специально сделанных для этого холмиках из грунта, растительной ветоши, снега, так и на оголенных участках почвы, неровностях грунта, тропях, злаковых или осоковых кочках (**фото 48-49**). Такие холмики обычно высотой 5–15 см, диаметр их основания 10–20 см. Для обнаружения запаха необходимо нагнуться и обнюхать метку с максимально близкого расстояния. Помеченные бобровой струей участки берега также хорошо различимы и визуальны – они более темные, чем окружающая их растительность.

Сигнальные холмики без запаха (СХ) – сооруженные бобрами холмики из ила или песка, на которых запах струи неразличим для человеческого обоняния.

Маркировочные площадки (МП) – площадки на которых бобры сооружают сигнальные холмики и оставляют запаховые метки. Часто это ободранные бобрами участки берега без холмиков, но обильно политые струей (**фото 50-52**). В такой ситуации, различить наличие или отсутствие запаха на каждом конкретном холмике, бугорке или пучке травы не всегда возможно, поскольку пахнет целиком вся площадка. На одной площадке практически невозможно подсчитать количество запаховых меток, не нарушая целостности самих площадок. В таких случаях, проводя их картирование и подсчет сигнальных меток, МП рассматривали как единое целое. К МП относили и те, на которых запах струи не был различим человеческим обонянием, но были хорошо заметны сделанные бобрами сигнальные холмики. Помимо запаха, МП визуально легко отличаются от троп и вылазов бобров своей прямоугольной (почти квадратной) формой и размерами. Размеры таких площадок могут достигать до 4–5 м в ширину и 5–15 м в длину.

Площадки усиленного мечения (ПУМ) – один из наиболее заметных элементов сигнального поля бобров (**фото 53, 54**). Впервые этот термин ввел В.С. Кудряшов (1975), обозначив места максимальной концентрации запаховых меток. На одной такой площадке находится сразу несколько ЗМ или СХ, расположенных не далее 0.5 м друг от друга, максимально отмечено 18 свежих СХ на одной ПУМ. В известной мере МП и ПУМ – синонимы, поскольку нет четких размерных различий между этими двумя элементами.

Закусы или визуальные метки. В.С. Кудряшов (1975, с. 103) дал такое описание визуальных меток: “...бобры оставляют хорошо заметные следы зубов на некоторых деревьях, стоящих поблизости от воды, причем много лет подряд делают это на одних и тех же местах”. О.И. Семёнов-Тян-Шанский (1982, с. 37) связывает появление таких меток с расселением молодняка или освоением новых участков. “На пути они (бобры) оставляют своеобразные метки, засечки, сделанные резцами на стволах деревьев в узловых точках, например, при устье реки, на острове, в зашейке (место истока реки из озера). Без сомнения, он (бобр) оставляет и пахучую метку... но человеку трудно ее обнаружить”.

Таким образом, к визуальным меткам относили все поверхностные, хорошо заметные на более темном фоне ствола погрызы бобров, когда повреждается только кора или верхний слой древесины (это именно аналог затески топором!). Такие меченые деревья бобры даже и не пытаются свалить, хотя легко могут это сделать (**фото 55**). При регулярном обследовании поселения отмечали только вновь появившиеся или подновленные с момента предыдущего обследования визуальные метки. Поскольку вопрос о том являются ли т.н. «визуальные метки» таковыми, остался

нерешенным, то в дальнейшем для обозначения этого явления стали применять нейтральный термин «закус» (Воробьев, 2011). Термин «закус» отражает только характер наносимых бобром повреждений стволов или других объектов, не объясняя мотивов такого поведения.

В случае, если несколько разных меток сконцентрированы в одной точке, образуется комплексный маркировочный пункт. Как правило, это несколько СХ и закусы на ближайших деревьях (**фото 56, 57**).

5.2. Характеристика объектов и результаты

Поселение «Изможево» (ДГЗ)

Подробная характеристика зоны затопления Рыбинского водохранилища как местообитания бобров приведена в разделе 3.1. Бобровое поселение «Изможево» расположено в глубине Бор-Тимонинского залива. Бобры с 1992 г. занимают примерно 1.5-километровый участок, где затоплена часть русла р. Дубны, имеются покрытые лесом острова и русла впадавших в р. Дубну ручьев. Границы этого поселения естественным образом определяются шириной зоны затопления: и выше и ниже занятого бобрами участка зона затопления воронкообразно расширяется. Ближайшее соседнее поселение (500 м от границы поселения «Изможево») в 2001 г. пустовало, другие жилые поселения находились в 1.5–4 км. Необходимо отметить, что поселение «Изможево» расположено на пути возможных перемещений бобров, как расселяющихся вниз по зоне затопления, так и наоборот, приплывающих со стороны водохранилища.

Всего в «Изможево» обнаружено 5 участков с комплексами бобровых нор. Зимой 2000–2001 гг. бобры провели в норах Н1 (рис. 5.2). Затем, весной и летом 2001 г. они обитали в норах Н2, а во вторую половину лета они переселились в норы Н3, где выстроили защитный козырек над входом в норы, сделали зимний запас кормов и прожили зиму 2001–2002 гг. По отпечаткам лап установлено, что в поселении были сеголетки и взрослые бобры.

Поселение «Изможево» было обследовано пешком и на лодке один раз в две недели с 1 мая по 15 октября 2001 г., всего 11 раз. Дополнительно это поселение было обследовано сразу после ледостава 27 октября и 2 ноября 2001. Всего было учтено 41 сигнальный холмик, 125 запаховых и 95 визуальных меток (закусов).

Количество обнаруженных в поселении «Изможево» меток за каждую экскурсию показано на рис. 5.1. Выделяются два пика маркировки территории – весенний (15 мая) и более интенсивный и продолжительный осенний (3–19 сентября). Летом маркировка территории была относительно слабой. Несмотря на совпадение интенсивности маркировки

запахом и увеличение количества закусов, корреляция между ЗМ и закусками оказалась статистически незначимой ($r_s=0.501$, $P=0.113$).

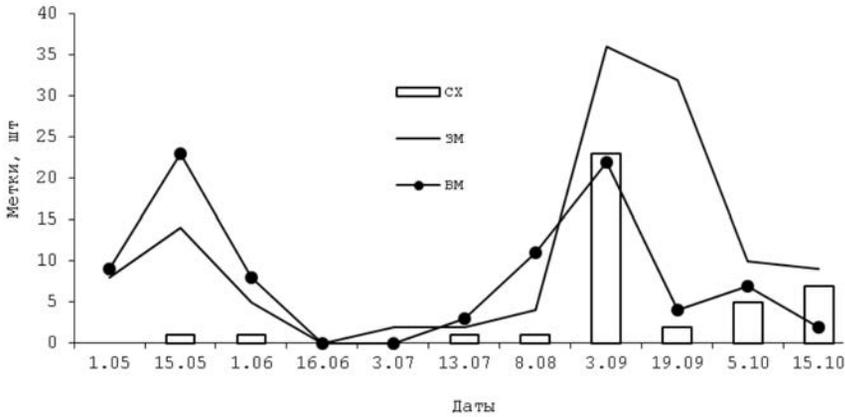


Рис. 5.1. Интенсивность мечения поселения “Изможево”. СХ – сигнальные холмики без запаха, ЗМ – запаховые метки, ВМ – закусы.

Распределение количества ЗМ и закусов по сезонам года приведено в табл. 5.1. Максимальное количество ЗМ было обнаружено осенью, достоверные отличия были только между количеством весенних и летних, летних и осенних ЗМ. Количество закусов, наоборот, было наибольшим весной, но различия между их количеством по сезонам года были статистически недостоверными.

Таблица 5.1.

Сезонные различия количества запаховых меток и закусов (в среднем за одну экскурсию)

Сезон (даты обследования)	Запаховые метки	Закусы
Весна (1.05 – 1.06)	9.0±2.6 <i>M-W z=1.962, P=0.05</i>	13.3±4.8 ns
Лето (16.06 – 8.08)	2.8±0.5 <i>M-W, z=-2.178, P=0.03</i>	5.0±2.3 ns
Осень (3.09 – 15.10)	22.0±7.0	8.8±4.5

Примечание: ns – различия статистически недостоверные.

Количество закусов было примерно одинаковым и во время высокой воды, и при снижении уровня. Различия не были статистически значимыми (табл. 5.2).

72 (57.6%) из 125 обнаруженных ЗМ находились непосредственно возле нор и убежищ. Осенью 22 (17.6%) ЗМ были возле мест заготовки древесно-кустарниковых кормов (М7 на рис. 5.2, Б, В), тогда как на мес-

Таблица 5.2.

Количество запаховых меток и закусов (в среднем за одну экскурсию) при разном заполнении водохранилища

Период	Запаховые метки	Закусы
Высокая вода (1.05 – 13.07)	5.7±1.9	8.2±3.3
	ns	ns
Снижение уровня (8.08 – 15.10)	18.4±6.5	9.2±3.5

Примечание: ns – различия статистически недостоверные.

тах кормежки бобров земноводными растениями в зоне затопления ЗМ и СХ не было. Весной, летом и в начале осени 10 (8%) ЗМ было на путях перемещения зверей – тропах и вылазах. Однако 21 (16.8%) ЗМ не имела какой-либо очевидной связи с убежищами или местами кормежки.

Закусы были обнаружены на 63 объектах (табл. 5.3), причем 79% объектов использовались бобрами для мечения в течение нескольких лет. Из всех помеченных берез бобры полностью перегрызли и использовали для кормежки только одно дерево.

Таблица 5.3.

Объекты, используемые бобрами для оставления закусов в поселении «Изможево»

Порода	Всего объектов	Помечен впервые	Метятся в течение нескольких лет		
			растущие деревья	пни, валеж	всего
Береза	49	8	37	4	41
Осина	2		1	1	2
Ива	1		1		1
Ель	3		2	1	3
Сосна	8	5	3		3
Итого	63(100%)	13(21%)	44 (70%)	6(9%)	50(79%)

Всего было отмечено 95 закусов, однако, только в 10 случаях вместе с ЗМ или СХ. При этом образовывались комплексные маркировочные пункты, в которых закусы были наиболее удалены от уреза воды, а СХ и ЗМ располагались между урезом воды и закусом.

39 (41%) закусов были обнаружены на участках с норами, 52 (55%) – на границах поселения, 4 (4%) – в прочих местах. Однако, с учетом того, что из 5 норových участков 2 (Н1 и Н5, рис. 5.2) тоже находились на границах этого поселения, то доля закусов на границах была еще больше.

Общая картина формирования и изменения сигнального поля бобров (ЗМ+СХ+закусы) показана на рис. 5.2.

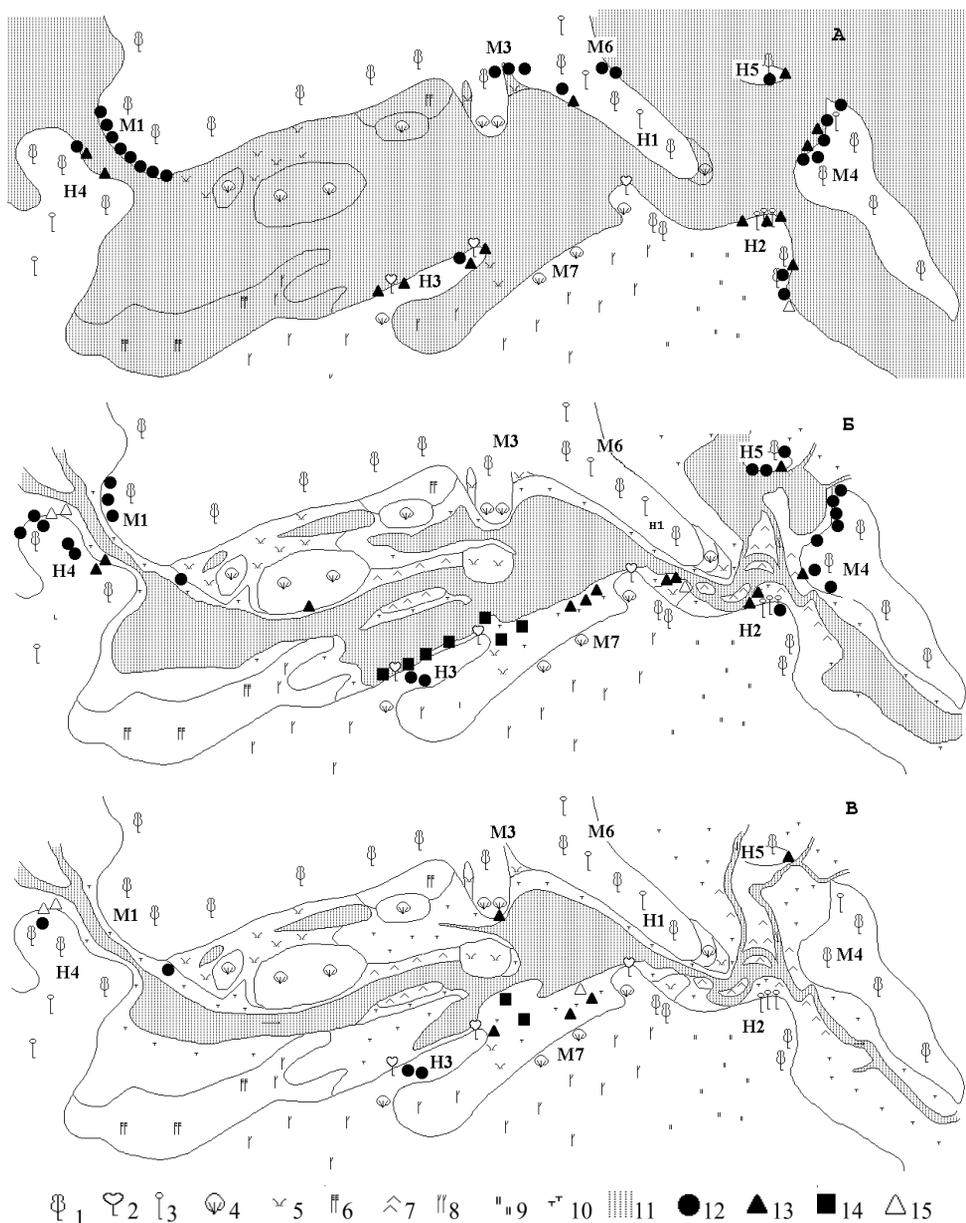


Рис. 5.2. Пространственное распределение бобровых меток при разном уровне водохранилища. А – 15 мая; Б – 3 сентября; В – 19 сентября. 1 – березы, 2 – черная ольха, 3 – сосны, 4 – ивняки, 5 – осочники, 6 – тростники, 7 – земноводные растения, 8 – канареечники, 9 – луговое разнотравье, 10 – голые торфяные или песчаные отмели, 11 – вода, 12 – закусывы, 13 – запаховые метки, 14 – площадки усиленного мечения, 15 – сигнальные холмики без запаха, Н1–Н5 – норовые участки, М1–М7 – маркировочные участки.

Так, на пике весенней маркировки все метки распределены по территории поселения относительно равномерно. Они есть как на границах поселения (М1, Н1, Н5, Н2, М4), так и внутри него (Н1,Н3), а также на путях перемещений бобров используемых ими только при очень высоком уровне воды (М6, М3) (рис. 5.2, А). В размещении закусов весной наблюдалась следующая закономерность: на периферии поселения их было больше, чем в центре. Например, 19 из 23 закусов, обнаруженных 15 мая, располагались именно по границам поселения (рис. 5.2, А). При высоком уровне воды для бобров были доступны деревья в центре поселения, но на них появились только 4 закуса. Отметим, что весной бобры не испытывали дефицита кормов: для них были доступны ивняки, молодые деревья берез и осин. Какого-то определенного места концентрации погрызов не наблюдалось, бобры активно кормились по всей территории поселения, предпочитали грызть тонкие ивовые ветви и не свалили ни одного дерева.

При осеннем снижении уровня воды наибольшая интенсивность маркировки совпала с появлением лишней растительности отмелей и голых берегов (3 сентября) и с продолжением падения уровня, четко выявившем ранее затопленные русла рек и ручьев (19 сентября).

Так, 3 сентября все категории меток еще были на границах поселения, но наиболее интенсивно бобры промаркировали место своей будущей зимовки Н3 и место заготовки зимних кормов – кустарников ивы на М7, т.е. экологический центр поселения (рис. 5.2, Б). Всего на участке Н3-М7 было обнаружено 26 ЗМ и 16 СХ.

19 сентября 31 из 32 обнаруженных ЗМ находились именно в экологическом центре поселения Н3–М7 (рис. 5.2, В).

Однако при дальнейшем падении уровня 5 и 15 октября, когда вода осталась только в руслах, бобры продолжали активно метить место заготовки кормов М7, перестали метить норы Н3, но продолжали посещать и метить дополнительные убежища Н5 и Н2.

В размещении закусов осенью прослеживается та же закономерность, что и весной. Всего осенью (3 сентября – 15 октября) было обнаружено 35 закусов, из них на периферии поселения 22 (65%). Возле активно посещаемых бобрами нор (Н2, Н3, рис. 5.2, Б, В) было отмечено 11 закусов (31%). Особенно показательны данные за 3 сентября. Из 22 закусов на границах поселения были отмечены 18 (82%) (рис. 5.2, Б). Отметим, что в месте главных заготовок зимних кормов М7 закусов не было, но здесь не было и деревьев, на которых бобры могли оставить такие метки. На нижней границе поселения (Н5), где при самом низком уровне водохранилища для бобров были доступны молодые березы и осины, была свалена и объедена бобрами одна из берез, на которой они в течение года несколько раз подновляли закусы.

Сокращение количества закусов осенью происходило на фоне непрерывного снижения уровня водохранилища и «сжимания» района обитания бобров; уменьшалось не только количество закусов, но и количество мест, где бобры могли их оставить. Бобры делали новые или обновляли старые закусывы только до тех пор, пока ширина голых торфяных и песчаных отмелей не превысила 10 м. Когда 3 сентября ширина отмели возле участка М1 составляла менее 9 м, закусывы еще были на березах и на появившемся из-под воды старом еловом пне, который бобры метяют уже несколько лет. Затем, 19 сентября и 5 октября, когда ширина отмели на М1 превысила величину 10 м, подновлялся только закус на пне. Однако 15.10.01 бобры этот пень больше не посещали. Возможно, что десятиметровое расстояние – это предел обнаружения закусывов бобрами.

Наблюдения сразу после ледостава 27 октября, когда промерзли все берега и бобры лишились возможности соорудить холмики, показали, что звери активно перемещались между норами Н3–Н1–Н2–Н5. Это было хорошо заметно по проломам еще тонкого льда. Позже наступило потепление, берега оттаяли, и бобры вновь возобновили маркировку территории. Так, 2 ноября установлено, что к этому времени бобры уже полностью съели созданный ими запас древесно-кустарниковых кормов. Они больше не метили норы Н3, но в районе М7 появились 4 новых СХ возле провалившихся потолков временных бобровых нор. Свежие следы бобров, погрызы кустарников и маркировка были отмечены на Н2. Здесь появились 3 новые ЗМ и 2 СХ.

Река Редья (ПЛБС)

На р. Редья бобры обитают с 1977 г. (Порохов, 2005). В 2003–2012 гг. плотность поселений бобров на 17-км участке р. Редьи, от ее истока до д. Жемчугово составляла 0.3–0.6 пос./км русла. Детальные наблюдения проводили на участке между деревнями Лопастино и Жемчугово на тринадцатом – пятнадцатом километрах русла от истока. Длина учетного участка – 2606 м (рис. 5.3). Ширина русла на этом участке 2–4 м, глубина – 0.5–1.5 м. На левом берегу зарастающие кустарником заброшенные поля дренируются мелиоративными каналами (К1–К17). Правый берег покрыт молодым березовым лесом. С него в русло впадает 7 маленьких ручьев (Р1–Р7) и мелиоративный канал (К18). На участке зарегистрированы 4 бобровые плотины (П1–П4). В 2002–2003 гг. здесь располагалось одно поселение (В44) целиком и примерно половина территории второго поселения (В46). Бобры поселения В44 обитали на левом берегу в норах и хатке выше плотины П1 между каналами К2 и К3 (рис. 5.3). Животные поселения В46 обитали в норах на правом и

левом берегу реки ниже учетного участка. Осенью 2008 г. новое поселение В47 образовалось на границе двух старых поселений. Бобры поселения В47 обитали в норах на правом и левом берегах Редьи на отрезке К12-К14 (рис. 5.3). Весной 2009 г. на учетном участке уже было три поселения. Новое поселение просуществовало 2 года, и было заброшено летом 2010 г. В 2011 и весной 2012 гг. участок, как и раньше, занимали бобры поселений В44 и В46. Весной 2011 г. отмечен экстремально высокий паводок, затопивший все жилища бобров поселения В46 и вынудивший их переселиться во временные убежища.

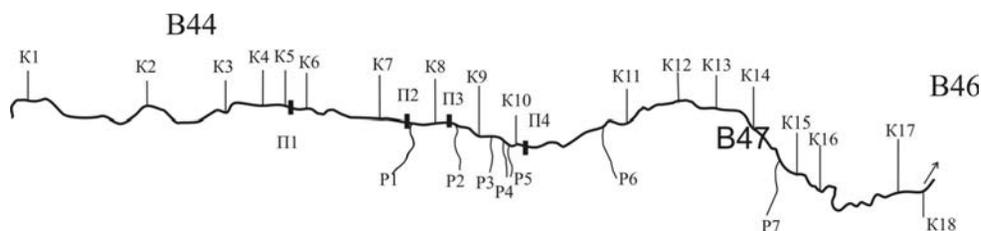


Рис. 5.3. Схема учетного участка р. Редьи и размещения бобровых поселений. Номер каждого поселения показывает расположение экологического центра – места основного жилища. К1-К18 – мелиоративные каналы, Р1-Р7 – ручьи, П1-П4 – плотины. Длина учетного участка 2606 м.

В 2003 г. предварительное обследование участка было проведено 24 июня, 12 сентября и 22 октября. В 2004 г. обследования, сопровождающиеся картированием меток, были выполнены девять раз: 19–20 апреля, 8 мая, 24 мая, 18 июня, 9 июля, 26 августа, 27–28 сентября, 2 октября и 2–3 ноября. Дополнительно участок обследован 6 и 13 апреля и 11 мая 2004 г. 18–20 апреля 2005 г. проведено еще одно картирование. Таким образом, маркировочная деятельность и дендроактивность бобров на участке прослежены от одного половодья до другого. Всего же в 2004–2012 гг. участок обследовали ежегодно (кроме 2007 г.), сразу после спада половодья (начало или середина апреля), летом, а также осенью для учета бобров и определения экологических центров поселений.

Результаты изучения маркировочной деятельности бобров в 2004–2005 гг. приведены в табл. 5.4.

Всего за 2004 г. было обнаружено 112 ЗМ, из которых только 3 (2.7%) находились возле нор и убежищ, 6 (5.4%) располагались в устье ручья и каналов, 37 (33.0%) меток располагались на тропах, 1 метка (0.9%) – возле кормового столика бобров. Однако, большая часть ЗМ – 65 (58%) не имела какой-либо очевидной связи с тропами, убежищами или местами кормежки зверей и располагалась на границе поселений.

80 ЗМ (71%) были зарегистрированы только однажды и больше бобры их не подновляли. В то же время 32 ЗМ (29%) подновляли два и

Таблица 5.4.

Маркировочная деятельность бобров на участке р. Редья

Характер маркировочной деятельности	2004 г.									2005 г.
	19-20 апреля	8 мая	24 мая	18 июня	9 июля	26 августа	27-28 сентября	2 октября	2-3 ноября	18-19 апреля
Всего закусов	84	19	5			20	62	41	64	
подновленных		4	2			1	9	13	24	27
новых	84	13	3			19	51	27	38	
съеден		2					2	1	2	
Всего меток	72	37	22	13	4	27	19	6	3	46
МП	9	5	3				1	2		11
ЗМ	50	18	13	6	2	21	13	2	2	24
СХ	13	14	6	7	2	6	5	2	1	11

более раз, из них 7 меток подновляли 4–7 раз и весной, и осенью. Интересно, что все эти семь меток были на отрезке К14–К15.

Всего за год было обнаружено 235 объектов с закусками бобров (табл. 5.5). Из них были использованы в пищу только 7 деревьев. Закусы сделаны только однажды на 165 объектах, на 56 объектах закусы подновляли два и более раз. Среди объектов с повторными закусками, весной (в мае) были подновлены только 6, осенью (сентябрь–ноябрь) – 50.

Таблица 5.5.

Объекты, используемые бобрами для оставления закусов на р. Редья

Порода	Всего объектов	Помечен впервые	Метятся в течении нескольких лет		
			растущие деревья	пни, валеж	всего
Береза	43	16	27		27
Ива	183	90	76	17	93
Осина	4	1	3	-	3
Ольха серая	3	-	3	-	3
Ольха черная	2	2	-	-	-
Итого	235 (100%)	109 (46%)	109 (47%)	17 (7%)	126 (54%)

Из 235 объектов большая часть (54%) уже имела закусы прежних лет, но 109 объектов (46%) были повреждены впервые. Весной 2005 г. бобры повторно сделали закусы на 27 из 235 объектах с закусками 2004 г.

65 (28%) из 235 объектов с закусками были связаны с местами расположения ЗМ, т.е. располагались не далее 1 м от СХ или края маркировочных площадок.

Распределение меток и закусов по участку

На пике весенней маркировки 19–20 апреля 2004 г. бобры активно метили весь участок, но наиболее активны они были на отрезке К12–К15 – здесь отмечены не только ЗМ и СХ, но и площадки усиленного мечения (рис. 5.4, А). Во время осеннего пика маркировки 24 из 27 меток были расположены на отрезке К13–К15 (рис. 5.4, Б). Весной 2005 г. бобры маркировали весь участок, но снова были наиболее активны на границе К12–К15. Отметим, что произошло некоторое смещение массива меток вверх по течению.

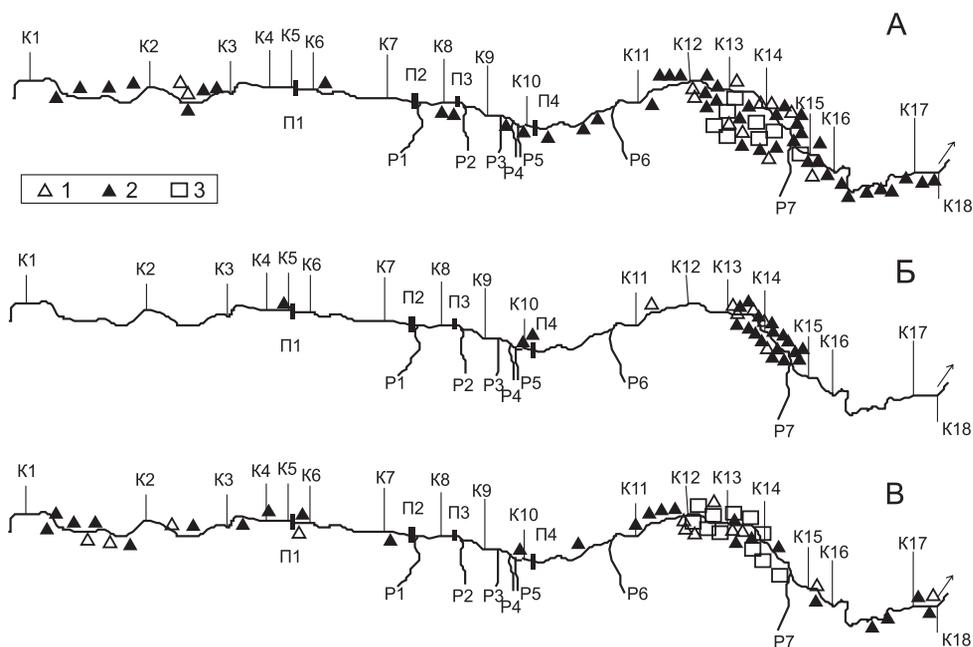


Рис. 5.4. Распределение запаховых меток (1), сигнальных холмиков (2) и маркировочных площадок (3) на участке р. Редья. А – 19–20 апреля 2004 г., Б – 26 августа 2004 г., В – 18–19 апреля 2005 г. К1–К18 – мелиоративные каналы, Р1–Р7 – ручьи, П1–П4 – плотины.

Распределение закусов, в целом, было аналогично распределению ЗМ. На пике весенней маркировки закусы отмечены по всему поселению, но 47 (56%) из 84 закусов располагались на отрезке между каналами К12–К16 (рис. 5.5, А). Осенью, 27–28 сентября, 36 (58%) из 62 закусов располагались на К12–К15 (рис. 5.5, Б). Наконец, весной

2005 г. большинство повторных закусков тоже было сконцентрировано на К13–К15 (рис. 5.5, В).

Как показало картирование мест заготовки древесно-кустарниковых кормов за осень-зиму 2004 г. и весну 2005 г., места заготовки кормов и расположение закусков не совпадали. Основное количество зимних кормов бобры заготовили на отрезке К3–К4, где были интенсивные погрызы и тропы, по которым сгрызенные ивовые ветви доставлялись к воде (рис 5.6). Погрызы на остальной части учетного участка были единичными.

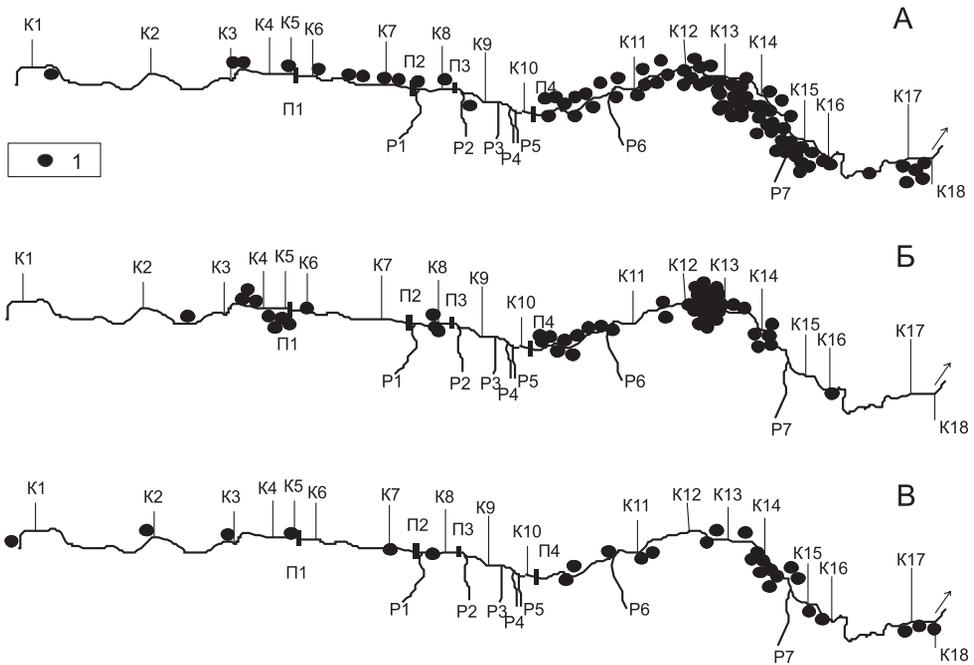


Рис. 5.5. Распределение закусков (1) на участке р. Редья. А – 19 апреля 2004 г., Б – 27 сентября 2004 г., В – 18–19 апреля 2005 г.

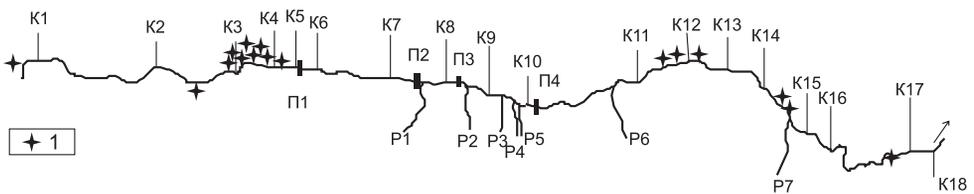


Рис. 5.6. Места заготовок древесно-кустарниковых кормов (1) на р. Редья осенью-зимой 2004 и весной 2005 г.

Многолетняя изменчивость интенсивности маркировки и размещения бобровых меток

Зарегистрирована значительная изменчивость общего количества меток на участке (табл. 5.6). Количество меток снижалось с 82 в 2004 г. до 24 в 2008 г., но в последующем – в 2008–2012 гг. увеличилось и оставалось относительно стабильным – 112–149. Метки распределялись по участку неравномерно, но ежегодно на отрезке между двумя-четырьмя каналами концентрировалось 18–46% меток. Исключение составил 2008 г., когда отсутствовал отрезок с явной концентрацией меток. Интересно отметить, что отрезок с высокой концентрацией меток существовал на одном и том же месте не более двух лет подряд. Степень агрегированности меток была наименьшей в 2008 г., наибольшей – в 2011 г. (табл. 5.6). Не выявлено статистически достоверного роста степени агрегированности меток по мере увеличения их общего количества. Сравнительный анализ распределения меток год от года с помощью критерия χ^2 показал, что ежегодно наблюдались его достоверные изменения. Исключением был период существования поселения В47: распределение меток в 2010 г. фактически повторило таковое в предыдущем 2009 г. (табл. 5.6).

В 2004–2005 гг. бобры поселения В44 готовили древесно-кустарниковые корма, между каналами К3–К5, небольшое количество погрызов было около каналов К12 и на отрезке К14–К15 (рис. 5.3). К 2010–2011 гг. ивняки вдоль русла Редьи были сгрызены, и основным местом заготовки кормов стали берега каналов К3 и К4, часто на удалении от русла реки до 1 км. Аналогично вели себя и бобры поселения В46. В поселении В47 бобры готовили древесно-кустарниковые корма в молодом лесу на правом берегу Редьи.

Старые колонии («климаксные популяции»)

Маркировочную деятельность бобров на р. Тюдьме (ЦЛГЗ) изучали с 28 апреля по 5 мая 2008 г. на участке длиной 11.8 км; на р. Таденке (ПТЗ) – ежегодно в 2009–2012 гг. в конце апреля – начале мая на участке длиной 7.8 км.

На р. Тюдьме характер распределения МП относительно простой: большинство их расположено на границах поселений. Границы выделяются легко по скоплению площадок (рис. 5.7), и сохраняются на тех же местах весной и осенью.

На р. Таденке, при сходной плотности населения, корма истощены сильнее, и бобровые семьи постоянно перемещают центры своей активности, иногда по несколько раз в год. В 2009 г. бобры активно маркировали границы между поселениями № 6 и 7, 5 и 6, слабо маркировали границы между поселениями 1 и 2, 2 и 3, 3 и 5. Но активно маркировали центр поселения № 6 (рис. 5.8).

Таблица 5.6.

Динамика общего количества меток на участке р. Редья
и различия их распределения по сравнению с предыдущим годом

Отрезок между каналами	Годы							
	2004	2005	2006	2008	2009	2010	2011	2012
0 – К1	0	0	0	2	0	1	1	4
К1 – К2	4	8	4	2	12	6	2	8
К2 – К3	5	3	4	4	6	5	2	12
К3 – К4	0	1	3	2	0	0	1	13
К4 – К5	0	2	4	2	4	2	2	1
К5 – К6	0	2	0	3	2	2	0	1
К6 – К7	1	0	1	0	4	2	1	0
К7 – К8	0	1	0	0	9	6	0	2
К8 – К9	3	0	6	2	3	4	2	4
К9 – К10	1	0	0	4	6	5	1	3
К10 – К11	4	5	5	2	32	44	7	3
К11 – К12	2	3	1	1	12	13	44	24
К12 – К13	8	6	2	0	9	6	11	20
К13 – К14	5	14	5	0	7	11	10	19
К14 – К15	38	3	11	0	4	1	10	6
К15 – К16	2	2	9	0	1	7	1	14
К16 – К17	7	2	3	0	3	2	7	6
К17 – К18	2	1	3	0	7	9	10	9
Итого	82	53	61	24	121	126	112	149
Агрегированность: дисперсия/среднее	16.64	4.21	2.82	1.50	7.89	14.00	16.82	6.29
χ^2		46.603	30.219	39.127	50.496	-6.272	51.221	49.579
P		<0.001	<0.05	<0.01	<0.001	ns	<0.001	<0.001

Примечание: номера каналов соответствуют рис. 5.3; ns – различия недостоверны.

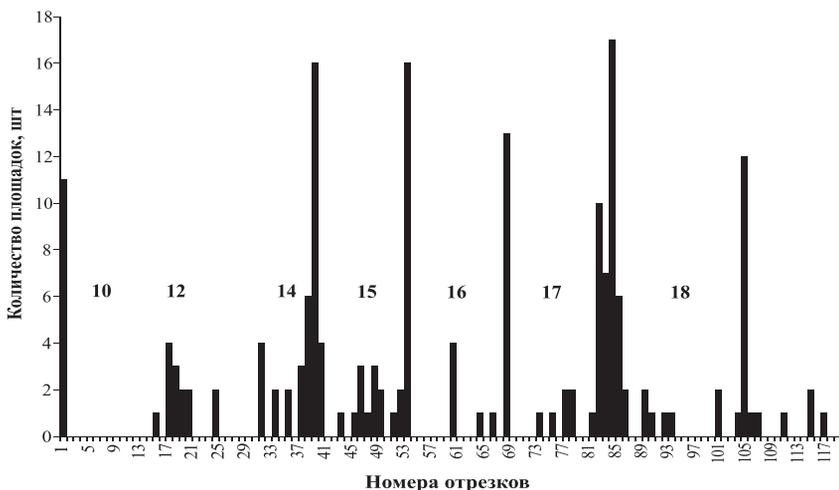


Рис. 5.7. Интенсивность маркировки в нижней части р. Тюдьмы, выраженная в количестве маркировочных площадок на каждом 100-м отрезке русла. Нумерация отрезков по течению реки. 10–18 – центры бобровых поселений согласно табл. 4.5.

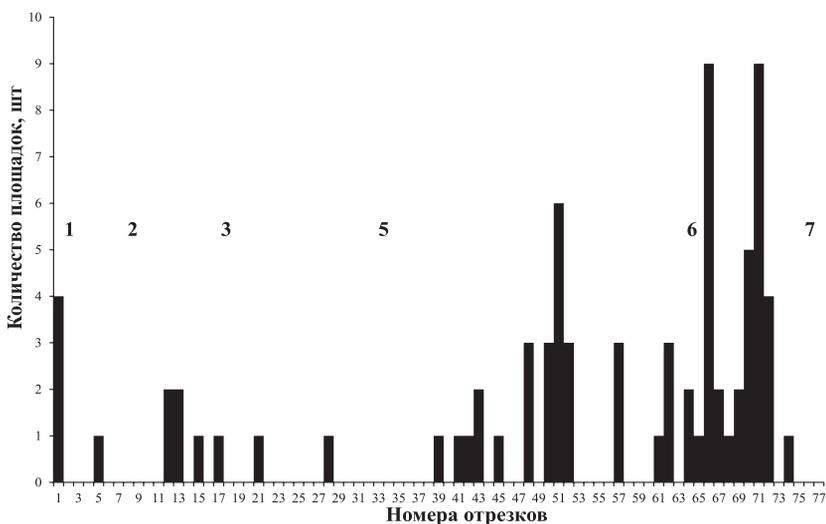


Рис. 5.8. Интенсивность маркировки р. Таденки 24–26 апреля 2009 г. выражена через количество маркировочных площадок на 100 м отрезков русла. Цифры показывают экологические центры поселений, нумерация поселений согласно табл. 4.6.

Подробное изучение маркировочного поведения бобров в течение трех последовательных лет (2010–2012 гг.) выявило сложную и изменчивую структуру маркировки территорий (рис. 5.9). В 2010 г. была зарегистрирована 91 метка. Распределение меток скорее равномерное

(отношение дисперсия/среднее = 0.938). После засухи 2010 г. бобры неоднократно переселялись, в результате весной 2011 г. на том же участке зарегистрированы 215, а весной 2012 г. – 210 меток, расположенных агрегировано (отношение дисперсия/среднее = 3.590 и 3.260). С помощью критерия χ^2 (Плохинский, 1980) показано, что распределения меток в 2010 и 2011 гг. достоверно различались ($\chi^2=26.467$, $P<0.05$), тогда как различия между 2011 и 2012 гг. были недостоверными.

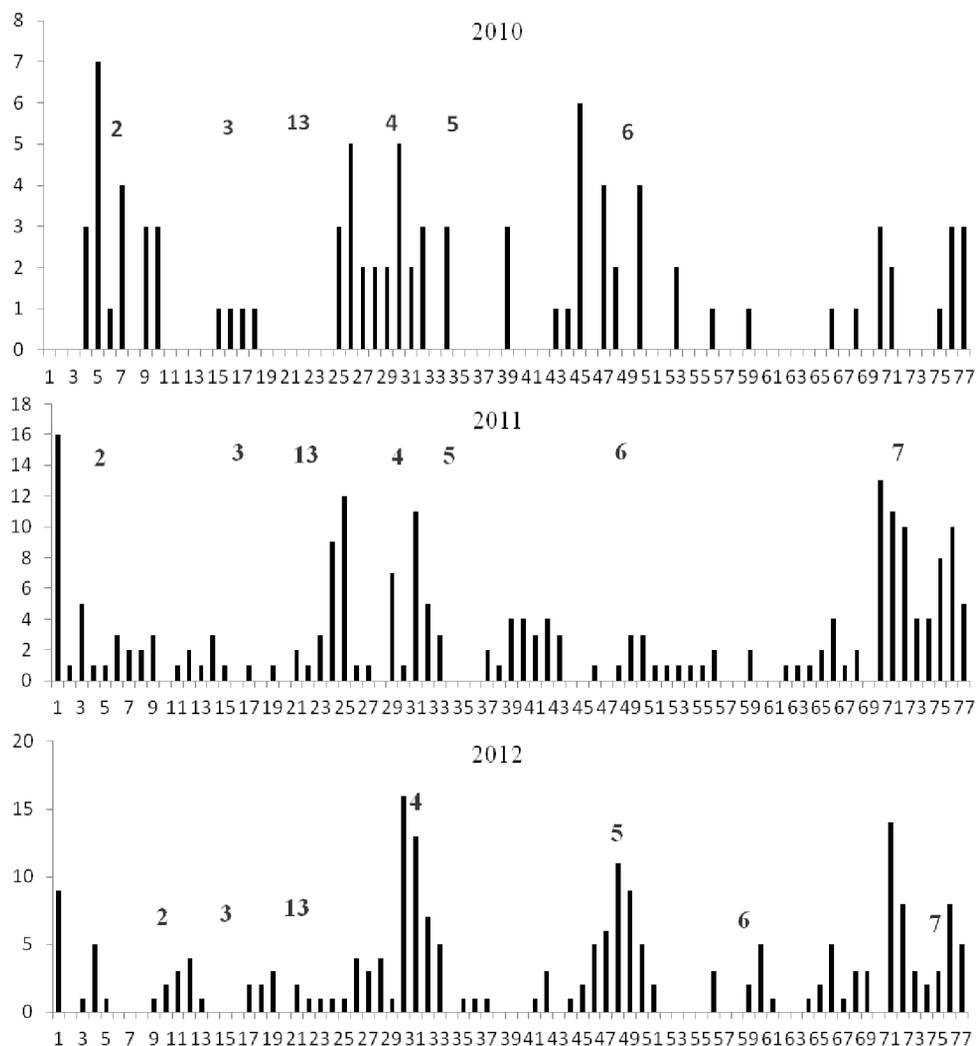


Рис. 5.9. Размещение бобровых меток и обитаемых жилищ на русле Таденки весной 2010–2012 гг. По оси абсцисс – номера 100-м отрезков речного русла, по оси ординат – количество меток. Цифрами обозначены номер и размещение обитаемых жилищ, номер жилища соответствует номеру поселения в табл. 4.7.

В 2010 г. бобры поселения № 2 переместились вверх по течению, что вызвало интенсивную маркировку отрезков 4, 5, 7, 9, 11. Бобры поселения № 3 слабо маркировали свою территорию. В поселении № 4 была интенсивно маркированы верхняя граница (отрезки 25, 26) и центр поселения (отрезок 30). Бобры поселения № 6 весной переместились выше по течению, поэтому наблюдалась концентрация меток на отрезке 45 (верхняя граница) и в центре поселения (отрезки 47 и 50).

В 2011 г. поселение № 2 оставалось на прежнем месте, но приходили и уходили бобры поселения № 1, поэтому наблюдалась концентрация меток на отрезке 1. Остальные территории поселений № 2 и 3 маркировали слабо. В поселении № 4 бобры активно метили верхнюю (отрезки 24 и 25) и нижнюю (отрезок 31) границы и центр (отрезок 29). В поселениях № 5 и 6 метки были равномерно распределены по всем территориям, не образуя скоплений. Бобры поселения № 7 весной переселились вверх по течению и интенсивно метили все поселение (отрезки 70–77).

В 2012 г. поселение № 2 вновь сместилось вниз по течению, что привело к сокращению количества меток на отрезке 1 и не вызвало концентрации меток между поселениями № 2 и 3. В поселении № 4 бобры интенсивно метили центр и нижнюю границу (отрезки 30, 31). Поселение № 5 сместилось вниз на расстояние более 1 км, бобры интенсивно метили ближайшие окрестности новой жилой норы (отрезки 48, 49). Бобры поселения № 6 также сместились вниз, но в целом метили мало. Бобры поселения № 7 также спустились ниже и активно метили только верхнюю границу (отрезок 71).

Таким образом, трехлетние наблюдения на р. Таденке выявили следующие закономерности: (1) в некоторых случаях границы между поселениями слабо маркируются даже при подвижности поселений; (2) при перемещении соседних поселений наиболее интенсивно могут маркироваться как центры поселений, так и их границы; (3) сигнальные холмики и запаховые метки бобров могут встречаться на значительном (до 1 км) удалении от обитаемых жилищ, плотин и прудов.

5.3. Обсуждение

Закусы

Объедание небольших кусочков коры – характерное для бобров поведение, отмечаемое в разных частях ареала (Novak, 1987). В Луизиане (США) бобры чаще обгладывали стоящие деревья, чем валили их (Chabreck, 1956), в Массачусетсе (США) бобры регулярно объедали кору у большого количества растущих деревьев, по-видимому, для оценки

кормовых свойств деревьев (Jenkins, 1978). В отличие от этого, закусы могут появляться на одних и тех же объектах в течение нескольких лет и могут быть связаны с другими элементами сигнального поля бобров (Кудряшов, 1975; Семенов-Тян-Шанский, 1982; Шилов, 1985).

В «Изможево» (ДГЗ) обгладывание коры у сосен (табл. 5.3), по-видимому, относилось именно к кормодобыванию, поскольку поедание кусочков сосновой коры отмечали и другие исследователи. Так, в двух поселениях в бассейне р. Пры бобры повредили кору у 36.6 – 56.9% сосен в прибрежной полосе и потребление сосновой коры, возможно, было связано со скудностью кормов в поселениях (Бородина, 1956). В.С. Кудряшов (1975) в половодье наблюдал двух взрослых бобров, отгрызавших под водой куски смолистой древесины от сосновой валежины и поедавших их без остатка. Г.М. Панов (2004) отмечал массовое поедание коры хвойных в Красноярском крае и в Украинском полестье. Объедание коры имело четко выраженную сезонность (весной и осенью) и отмечалось даже в поселениях с хорошей кормовой базой (Панов, 2004). Но, из обнаруженных в «Изможево» 63 объектов с закусками более половины их были на березах (табл. 5.3), причем на деревьях, используемых многократно в течение нескольких лет. В этом случае кормовая ценность многократно обглоданных, полусохших или уже засохших берез весьма сомнительна.

Выявлены следующие общие закономерности относительно закусов на Редье и в «Изможево»: (1) большая часть объектов используется для оставления закусов в течение нескольких лет, некоторое количество объектов подновляется многократно в течение одного года; (2) в пространстве больше половины закусов расположены на границах поселений; (3) места заготовки древесно-кустарниковых кормов и места концентрации закусов в пространстве не совпадают; (4) от 10.5 до 28% закусов были расположены не далее 1 м от запаховых меток, составляя часть сложных «информационных» центров; (5) объекты, на которых бобры оставляют закусы, крайне редко использовались в пищу – 1 из 63 в «Изможево» и 7 из 253 на р. Редье.

К сожалению, отсутствуют какие-либо четкие критерии позволяющие отличить «метки с повреждением» от начала простой заготовки кормов. Тем не менее, появление закусов (визуальных меток) отражает поисково-исследовательские действия бобров. Поскольку биологическое сигнальное поле это “совокупность специфических и неспецифических изменений среды организмами” (Наумов, 1977, с. 94), то закусы также являются элементом сигнального поля бобров. Однако здесь, по-прежнему, много неясного. Возникает вопрос: является ли «визуальная метка» именно визуальной? Неизвестно, на что именно реагируют боб-

ры: на вид метки или запах поврежденной древесины/коры. Считается, что зрение у бобров слабое (Лавров, 1981). Однако анализ литературы не дает конкретного ответа на вопрос: насколько плохо видят бобры? Даже если они видят на расстоянии до 10–15 м, то этого может быть вполне достаточно для визуального обнаружения закуса.

Закусы могут быть «памятными знаками», но маловероятно, чтобы они несли какую-либо точную информацию, скорее это общий, фоновый знак, что-то типа надписи «бобры здесь живут». Тогда как ЗМ, благодаря сложной химической природе оставляемого сигнала, может быть и точным ориентиром, и источником сведений о поле, возрасте, родстве или социальном статусе оставившего метку животного.

Сезонные изменения количества меток

Наблюдения на р. Редье и в «Изможево» показали наличие двух периодов повышенной маркировочной активности бобров: весеннего и осеннего. Интенсивность маркировочного поведения бобров может быть разной в зависимости от особенностей заселенных водоемов, плотности населения, интенсивности потока мигрантов, сезона (Кудряшов, 1975; Muller-Schwarze, Heckman, 1980; Rosell, Nolet, 1997; Rosell et al., 1998; Müller-Schwarze, Sun, 2003; Baker, Hill, 2003; Ulevicius, Balciauskas, 2000). Наиболее характерно наличие только одного периода интенсивной маркировки – весеннего (Muller-Schwarze, Heckman, 1980; Svendsen, 1980; Nitsche, 1985; Novak, 1987; Klenner-Fringes, 1992, Rosell et al., 1998; Воробьев, 2011). После половодья бобры заново обживают свою территорию (Дьяков, 1975; Кудряшов, 1975), однако в некоторых поселениях количество меток может увеличиться осенью (Дьяков, 1975), и даже зимой (Davis et al., 1994). Наблюдения на р. Редье и в «Изможево» показывают две совершенно разные ситуации. Если на р. Редье наиболее интенсивно бобры метили территорию весной и менее интенсивно осенью, то в «Изможево» наблюдаем прямо противоположную картину – осенью интенсивность мечения была выше, чем весной.

Весенний пик мечения (и на р. Редье, и в «Изможево») вполне объясним необходимостью заново освоить территорию поселения после освобождения от ледового покрова и проинформировать мигрантов о том, что территория занята. В «Изможево» бобры оказались в специфической ситуации, когда “половодье”, т.е. период подъема воды, высокий ее уровень и снижение растянуты на весь вегетационный сезон. ЗМ, прежде всего, затапливаются в половодье; но и при высоком уровне водохранилища, сгонно-нагонные явления, периодически повторяясь, приводят к регулярному заплескиванию или смыванию ЗМ. Тем не менее, бобры территорию осваивают и патрулируют, на что указыва-

ет увеличение количества закусов и их распределение по территории. Поскольку визуальные метки не содержат социальной информации (Рожнов, 1988), то и в случае с бобрами в «Изможево» можно предположить, что закусы скорее были дополнительными (вспомогательными) метками, сужающими район поиска ЗМ. То, что весной закусов больше, чем ЗМ говорит и о разном «времени жизни» меток. Если ЗМ быстро затапливаются и смываются, то закусы сохраняются дольше. С учетом быстро меняющегося уровня режима, когда бобры ежедневно оказываются в новой ситуации, весеннее мечение территории в зоне затопления имеет скорее ориентировочно-исследовательскую функцию, нежели защитную.

Осенняя активизация мечения в «Изможево» обусловлена множеством причин. Осенью уровень воды постоянно падает, нужно выбрать место для зимовки, кроме того, в этот период бобры переключатся с кормежки сочными травянистыми кормами на древесно-кустарниковые. Сформированное весной сигнальное поле бобров к началу сентября оказалось значительно измененным. Учитывая, что именно слух и обоняние – это основные органы чувств бобра (Лавров, 1981), то осушение торфяных и песчаных берегов с характерным сильным запахом стало своеобразным ольфакторным «ударом» стимулировавшим маркировочную активность бобров. Протяженность прибрежной полосы при низком осеннем уровне водохранилища увеличилась почти вдвое – с 2855 до 4578 м (табл. 4.4); изменился и характер перемещения бобров по своему участку. Если при высоком уровне бобры могли активно плавать по всему поселению, то при низком уровне все перемещения ограничены руслами рек и ручьев, где сохранилась вода. Таким образом, осенняя активизация мечения, также была, в первую очередь, реакцией на новизну обстановки.

Помимо вышеперечисленного, возможно и обострение территориальных конфликтов. Наблюдения прежних лет показали, что осенью в зоне затопления наблюдаются достаточно активные перекочевки и одиночных бобров, и целых семей (Завьялов, 1998, 2001). Известно, что расселение молодых может происходить и осенью (Кудряшов, 1975), поэтому для резидентных бобров важно проинформировать потенциальных вселенцев о занятости участка.

Активное осеннее мечение территории может быть стимулировано и раздражителями – появлением из-под воды песчаных или глинистых гребней, бугорков, кочек. Наблюдения Л.С. Лаврова (1960, с. 229) за содержащимися на ферме бобрами показали, что “для того, чтобы заставить бобра выделить струю в сезон, когда она продуцируется, необходим зрительный раздражитель в виде искусственного бугорка, выда-

ющегося на поверхности пола”. При выборе бобрами участка для мечения важную роль играет и структура речного берега – уклон и характер береговой растительности (Klenner-Fringes, Schroepfer, 1997). Осенью, по мере снижения уровня Рыбинского водохранилища, бобры в зоне затопления сталкивались со множеством таких раздражителей.

На р. Редье, в отличие от «Изможево», высота подъема уровня воды в половодье вдвое меньше, а сам период половодья длится всего несколько дней. Весенний пик маркировки здесь вполне предсказуем. Осенний пик маркировки на р. Редье можно объяснить реакцией на новизну обстановки и переходом с летнего питания травянистыми растениями на питание корой деревьев и кустарников. В 20-х числах сентября 2004 г. на р. Редье был дождевой паводок, полностью смывший предыдущие метки, поэтому сразу после паводка бобры стремились восстановить свое сигнальное поле, подтвердить положение границы поселений. Повышенная маркировочная активность осенью может быть обусловлена и обострением конкуренции за корма (Davis et al., 1994). Опыты по прижизненному получению бобровой струи в Воронежском заповеднике показали, что бобры могут активно выделять струю как весной, так и осенью, всего около 7 месяцев в году (Лавров, 1960). Отсюда, в бобровых поселениях можно ожидать повышенную маркировочную активность не только весной, но и осенью.

Пространственное распределение меток

Запаховые метки – это условные сигналы, действующие только в определенных местах. И поскольку создание меток требует довольно высоких затрат времени и энергии, то метки должны быть расположены там, где есть лимитирующие ресурсы и где наиболее высока вероятность их обнаружения чужаками (Gosling, 1990). Распределение меток в пространстве может отражать различные аспекты как взаимоотношений с особями своего вида, так и с особенностями среды обитания. Например, гиены, обитающие в кратере Нгоронгоро, живущие большими кланами на небольших территориях с богатыми кормовыми ресурсами, все метки размещали по границам территории клана. Тогда как гиены в Калахари, живущие маленькими кланами, на больших территориях со скудными кормовыми ресурсами, большинство меток размещали в центре участка обитания (Gorman, 1990). У барсуков, при высокой плотности населения уборные расположены по границам территорий, при низкой плотности – в центре занимаемых участков (Сидорчук, Рожнов, 2010). Подобная контекстная зависимость прослеживается и у бобров.

В «Изможево» пространственное распределение меток значительно различалось по сезонам: весной бобры активно метили всю территорию, осенью – только центр поселения – место зимовки. На р. Редье в разные годы метки распределялись по участку неравномерно: ежегодно на отрезке между двумя-четырьмя каналами концентрировалось 18–46% меток, но остальные метки были распределены по участку относительно равномерно. На р. Тюдьме большинство МП было сконцентрировано на границах поселений, но некоторое количество МП было отмечено и центре поселений. На р. Таденке при переселении бобры маркировали и границы, и центры поселений (поселения № 2 и 6 в 2010 г.; № 7 в 2011 г.; № 5 в 2012 г., рис. 5.10). В одном поселении в один год они могли интенсивно метить только границы поселения, а в другой – именно центр поселения. При этом распределение меток по всему исследованному отрезку реки изменялось от почти равномерного до агрегированного.

На р. Редье большинство меток за 2004–2005 гг. было обнаружено на отрезке К12–К15, длина которого примерно 300 м. Этот отрезок является нижней границей поселения В44 и, соответственно, верхней границей поселения В46. Примечательно, что бобры поселения В44 довольно слабо маркировали окрестности хатки на отрезке К2–К3 и практически не маркировали верхнюю границу поселения. На верхней границе маркировка была неактуальна, поскольку выше этого поселения идет незаселенный бобрами участок заброшенных осоковых лугов без деревьев и кустарников, длиной около двух километров. На нижней границе, наоборот, постоянно присутствовали бобры поселения В46 и интенсивная маркировка границы, по-видимому – результат т.н. «встречного мечения», когда наличие соседей стимулирует активную маркировку с обеих сторон. Претендовать на занятые участки могут не только мигранты, но и оседлые соседние бобры. Соседи – это частный случай чужака, пытающегося проникнуть на занятую территорию, но имеющего более высокий социальный статус – они уже обладают территорией и постоянно присутствуют на границах (Gosling, 1982). Запах соседей знаком территориальным бобрам. Они регулярно контактируют друг с другом через оставление ЗМ на границах поселений. Долговременные взаимоотношения соседей могут быть основаны на взаимном избегании опасных и затратных прямых столкновений, в то время как появление чужого запаха требует от хозяев быстрой агрессивной реакции по защите территории (Rosell, Bjørkøly, 2002). Бобры регулярно контролируют границы и при первой же возможности стремятся расширить их, при этом тактика взаимного избегания эффективно работает лишь при сохранении производителей в соседних поселениях

(Кудряшов, 1975). Очевидно, что для бобров на р. Редье наиболее актуальным было именно поддержание своего статуса, регулярное напоминание о себе на спорной пограничной территории. Отсюда отрезок К12–К15 на р. Редье в 2004–2005 гг. был не только границей двух поселений, но и информационным центром, в котором звери периодически оставляли информацию о себе и получали ее о своих соседях. Наличие таких «коммунальных» центров маркировки, в которых сосредоточены запаховые метки разных особей, отмечали и для других грызунов (Соколов, Громов, 1998).

Анализ литературы также показывает разнообразные варианты пространственного распределения меток. На р. Пра весной бобры маркируют все поселение, но осенью – только основную часть территории, где собираются зимовать (Кудряшов, 1975). В Воронежском заповеднике бобры охраняют и маркируют центры активности семейных групп (Николаев, 1997). На р. Вороне бобры активно маркировали периферию поселений, независимо от положения относительно течения реки и расстояния до соседнего поселения (Емельянов, 2004). На р. Бо (Норвегия) бобры метили именно границы территорий, и на верхней границе было меток больше (Rosell et al., 1998). В национальном парке Бисбош (Голландия) большинство меток было на границах поселений, которые представляли собой полосу шириной около 300 м (Rosell, Nolet, 1997). В Германии на реках Эльба и Мульда бобры наиболее активно маркировали центры поселений, но если два соседних поселения имели общую границу, то наиболее активно бобры метили именно ее (Nitsche, 1985). Свендсен (Svendson, 1980) показал, что участки с высокой концентрацией СХ канадского бобра были на границах поселений, но не все пограничные участки были промаркированы. В дельте р. Макензи (Аляска) СХ расположены по границам поселений, но могут быть и в центре, если бобры построили новую хатку (Aleksiuk, 1968). Таким образом, разнообразие вариантов пространственного распределения бобровых меток показывает, что не существует жесткой структуры размещения меток в поселениях. Пространственное распределение меток отражает различные частные детали взаимодействий бобров и с окружающей их средой, и с особями своего вида.

Многолетняя изменчивость интенсивности маркировки и пространственного распределения меток

Известно, что по мере увеличения продолжительности существования бобровых колоний происходит накопление разнообразных сооружений и их остатков (Барабаш-Никифоров и др., 1961). В 2003 г. одной из причин выбора учетного участка для постоянных наблюдений

ний на р. Редья была относительно простая, хорошо просматриваемая береговая линия. К 2012 г. бобры заметно усложнили ее не только поваленными деревьями, но и многочисленными желобами и тропами.

Известно, что количество запаховых меток увеличивается по мере продолжительности существования поселения (Rosell, Nolet, 1997). Однако на р. Редья прослеживается не просто рост количества меток по мере старения поселений, а сложная структура многолетней маркировки учетного участка. После образования нового поселения В47 количество меток увеличилось почти в два раза: с 82–24 до 121–126. Но и после его исчезновения маркировочная активность не снижалась (табл. 5.6). В 2011 г. экстремально высокий весенний паводок привел к затоплению всех бобровых жилищ, кроме хатки В44. Поэтому, интенсивная послепаводковая маркировка была вполне прогнозируемой. Но в 2012 г. при умеренном паводке бобровые жилища не затапливались, тем не менее, маркировочная активность была выше, чем в любой год предыдущих наблюдений.

Вероятны несколько факторов, определяющих вариации интенсивности маркировки год от года: изменение возрастного состава семьи, увеличение потока расселяющихся молодых особей и увеличение поисковых действий бобров-резидентов. За время существования поселения в семье бобров могут смениться производители, это называют «ремонт» пар (Кудряшов, 1975). Однако для поселений на р. Редье осталось не известным, насколько стабильным в течение девяти лет были состав семей и сохранялись ли постоянные пары производителей. В литературе также отсутствует информация об изменении интенсивности маркировки в случае гибели одного из производителей. Возрастающий поток молодых бобров-мигрантов может значительно увеличить интенсивность маркировки (Ulevicius, Balciauskas, 2000), но этот фактор трудно измерить. На исследованном участке звери сравнительно быстро истощили древесно-кустарниковые корма вдоль русла реки. Активный поиск новых источников корма также мог спровоцировать интенсивную маркировку на учетном участке.

Если увеличение количества меток имеет хотя бы гипотетическое объяснение, то совершенно неясно: с чем связано затухание маркировочной активности на р. Редья в 2005–2008 гг. (табл. 5.6).

Анализ пространственного распределения меток показывает, что между каналами К10–К15 весь период наблюдений сохранялся отрезок с высокой концентрацией меток. Он существовал, хотя год от года смещался то выше по течению реки (2004–2008 гг.), то ниже (2009–2012 гг.). Образование на стыке двух стабильных поселений (В44 и В46) нового поселения (В47) произошло, когда маркировка учетного участка была

наименее интенсивной за весь период наблюдений. Система запаховых меток может быть эффективным регулятором, если действует как «запаховый забор», но последнее чаще опровергают (Butler, Butler, 1979; Svendsen, 1980; Rosell et al., 1998; Sun, Müller-Schwarze, 1998), чем подтверждают (Davis et al., 1994). Искусственные запаховые метки могут препятствовать вселению мигрирующих бобров в пустующие хатки, но повторное предъявление бобрам-резидентам только чужого запаха приводит к быстрому привыканию и затуханию агрессивной реакции (Muller-Schwarze, Heckman, 1980). Если есть только метки, а вероятность прямого контакта невысока, то и нетерриториальные животные могут маркировать, и чужаки могут игнорировать запаховую метку резидента (Gosling, 1990). Отсюда образование нового поселения В47, в то время как маркировочная активность бобров соседних поселений в течение нескольких лет плавно затухала, представляется вполне логичным.

Можно ожидать, что на малой реке, заселенной несколькими соседними поселениями, будет существовать несколько участков с концентрацией меток. Такое отмечено на р. Тюдьме (рис. 5.8). Однако трехлетние наблюдения на р. Таденке показали более сложную картину. На границах поселений были отмечены и постепенное затухание маркировочной активности, и почти полное ее отсутствие, и интенсивно маркируемые участки. Кроме того, при частых перемещениях бобры маркировали и центры поселений.

Разнообразие вариантов распределения меток показывает и разнообразие задач, решаемых в каждом отдельном поселении. В одном случае, необходимо освоить территорию в ежедневно меняющихся условиях («Изможево»), или повторно освоить ее после долгого отсутствия (Таденка), в другом случае – выстроить отношения с соседями (Таденка, Редья).

Функциональная роль мечения

Разнообразие вариантов расположения меток и интенсивности мечения является отражением полифункциональности запаховой маркировки. В. Е. Соколов и В.С. Громов (1998) приводят 11 наиболее вероятных функций запаховой маркировки у млекопитающих – от сигнализации и оповещения о занятости участка до средства распознавания резидента и оценки его статуса.

Территориальная функция маркировочного поведения обычных бобров подробно исследована Ф. Роселлом (Rosell, 2001). По его данным, маркировка запахом играет важную роль в опосредованной защите бобровых территорий; количество запаховых меток имеет значимую положительную корреляцию и с продолжительностью обита-

ния бобров, и с протяженностью облесенных берегов в поселении; резидентные бобры больше метят в местообитаниях лучшего качества и заселенных большее время. Кроме того, бобры могут различать запахи кон – и гетероспецификов, соседей и чужаков (Rosell, 2001)

Известно, что запаховая маркировка территорий имеет множество функций, для наземных грызунов и околотовных хищных млекопитающих наиболее важные функции запаховой маркировки территории это освоение и индивидуализация участка, а также опосредованная коммуникация (Соколов, Громов, 1998; Рожнов, 2011). Поэтому и наши данные следует обсудить, исходя из двух других важных функций запаховой маркировки.

Запаховая маркировка как средство освоения и индивидуализации пространства. Теоретически пространственное распределение меток в пределах участка обитания должно соответствовать уровню активности особи в различных частях участка обитания. Фактически большое количество меток концентрируется в «коммунальных» центрах маркировки, где происходит обмен информацией (Соколов, Громов, 1998).

Для бобров функция запаховой маркировки как средства освоения и индивидуализации участка обитания представляется одной из наиболее очевидных. После разрушения льда и спада половодья происходит резкая перемена условий обитания и образа жизни. В это время бобры заново обживают свою территорию (Дьяков, 1975; Кудряшов, 1975). Снижение уровня Рыбинского водохранилища во второй половине лета и осенью привело к тому, что условия обитания бобров поселения «Изможево» постоянно изменялись. Отсюда и интенсивная маркировка участка обитания осенью, и соответствующее пространственное распределение меток. Бобры на р. Таденке, в случае смены участка обитания, прежде всего, стремились освоить его, на что указывает интенсивная маркировка нового экологического центра поселения. Известно, что новые хозяева территории активно метят ее независимо от сезона (Sun, Müller-Schwarze, 1997). Применение инфракрасного освещения и непрерывной видеосъемки в Дании показали, что бобры на новой территории чаще метят центр поселения и редко границы (Вау, 2001). В двух новых бобровых поселениях, образовавшихся в национальном парке Акадия (шт. Мэн, США), в августе высокая маркировочная активность сохранялась в сентябре и начале октября (Butler, Butler, 1979).

Расположение ЗМ рядом с хатками, норами, плотинами и тропами свидетельствует об их использовании бобрами для ориентирования на своем участке. В «Изможево» 8% ЗМ располагались на бобровых тропах, а 58% меток были сконцентрированы около нор и убежищ. На

р. Редь в 2004–2005 гг. 33% ЗМ располагались на тропах. Долговременные наблюдения на этом же участке показали, что в поселении В44 более половины всех меток ежегодно относительно равномерно распределялись по всему участку, следовательно, могли быть ориентирами при освоении бобрами территории после схода льда и спада половодья. Наличие меток на путях перемещения зверей указывает на то, что они помогают бобрам ориентироваться на своем участке, однако, как было отмечено в обзоре Бейкера и Хилла (Baker, Hill, 2003), это до сих пор не было экспериментально проверено.

Запаховая маркировка как средство опосредованной коммуникации. Для опосредованной коммуникации хищных млекопитающих важно наличие основных и дополнительных меток, оставление меток в местах или на объектах наиболее вероятного обнаружения, «стандартизация» поведения разных особей при оставлении меток, расширение площади, на которой оставлена метка; увеличение времени их действия и частоты оставления/обновления меток (Рожнов, 2011). Множество элементов маркировочного поведения бобров указывает, что запаховая маркировка для них является, в том числе, средством опосредованной коммуникации. Помимо основных (запаховых) меток бобры могут создавать и дополнительные – закусы. Для оставления запаховых меток создаются специальные структуры: сигнальные холмики и маркировочные площадки. Расширение площади, на которой оставляются метки, приводит к образованию «площадок усиленного мечения» (Кудряшов, 1975). Совместная маркировка территории бобрами соседних поселений приводит к формированию информационных центров, приуроченных к границам поселений. На р. Редья такими информационными центрами были следующие отрезки учетного участка К13–К15 в 2004–2006, К9–К10 в 2008, К10–К12 в 2009–2010 и К11–К15 в 2011–2012 гг. Информационный центр в разные годы мог сместиться вверх или вниз по течению, сократиться до одного отрезка (2004 г.) или расшириться до четырех (2012 г.). При всех вариациях маркировки участка, включая образование и исчезновение нового поселения, неизменно сохранялся некоторый отрезок, на котором бобры оставляли информацию о себе или получали ее о соседях. Прямые визуальные наблюдения в национальном парке Акадия (шт. Мэн, США) показывают, насколько важно для бобров оставить индивидуальную информацию: четыре бобра за 30 секунд по очереди поместили один и тот же холмик. При этом каждый следующий зверь обнюхивал холмик, пометившего холмик бобра и только после этого оставлял свою метку (Butler, Butler, 1979).

Интенсивность мечения напрямую зависит от частоты социальных контактов и плотности населения (Кудряшов, 1975; Butler, Butler,

1979; Müller-Schwarze, Heckman, 1980; Svendsen, 1980; Davis et al., 1994). Возможно, что в условиях повышенных взаимодействий бобров из разных поселений чужаки стимулируют резидентов создавать больше меток для укрепления социальных связей внутри поселения (Butler, Butler, 1979). Ю.В. Дьяков (1975, с. 235) предполагал, что “метки служат не только предупреждением чужим бобрам о занятости участка, но и... помогают семье собраться вместе после половодья или обычного летнего рассредоточения...”.

Почему же на р. Редье при увеличении социальных контактов не произошло образования нового скопления меток между поселениями В47 и В46? Данный факт трудно объяснить. Согласно (Svendsen, 1980), разные участки границы бобровых поселений характеризуются качественно различной маркировкой: интенсивно промаркированные бобрами одного поселения и с редкими метками зверей обоих поселений. По-видимому, отношения между животными соседних поселений могут быть более сложными, нежели просто враждебными.

Наиболее вероятной причиной, объясняющей отсутствие скопления меток между поселениями В46 и В47, может быть родство животных. Бобры могут отличать по запаху своих родственников, даже тех с которыми они никогда не встречались, а также могут научить этому своего партнера. Реакция бобров на предъявление им запаховых меток чужаков более сильная, чем на запахи незнакомых родственников (Sun, Müller-Schwarze, 1997). Для бобров также известен феномен *dear enemy*: к вторжению на их территорию знакомых им соседей они относятся более терпимо, чем к вторжению незнакомых чужаков (Rosell, Bjørkøyli, 2002). Поселение В47 могло образоваться в результате отселения молодого бобра из поселения В46. Запахи родственников знакомы соседним бобрам, соответственно, уровень агрессии меньше, и бобры могли поддерживать прямые контакты, не заменяя их опосредованными, через систему запаховых меток.

Аналогичные закономерности отмечены и на р. Таденке. При сближении центров соседних поселений между ними возникал участок с концентрацией меток (например, между поселениями 1–2, 13–4, 4–5, 5–6 в 2010 г., рис. 5.9). При стабильном расположении центров поселений маркировочная активность постепенно снижалась (например, между поселениями № 13 и 4 в 2012 г. и между поселениями № 5 и 6 в 2011 г., рис. 5.9). Но между некоторыми поселениями бобры проявляли крайне низкую маркировочную активность (например, между поселениями № 2 и 3). Особенно примечателен отрезок реки между поселениями № 3 и 13. Именно этот отрезок бобры метили менее всего, несмотря на то, что осенью 2011 г. на нем появилось и просуществовало до вес-

ны 2012 года новое поселение № 14 (рис. 5.9). Предположение Батлер и Батлер (Butler, Butler, 1979) об увеличении маркировки для укрепления внутрисемейных связей, представляется логичным. Данные по Таденке показывают, что информационные центры могут создаваться как для опосредованной коммуникации с соседями, так и для коммуникаций внутри поселения.

Стабильные элементы БСП

Производимые бобрами изменения среды обитания и создание системы запаховых меток относятся к элементам БСП. Сигнальное поле складывается из стабильных структур (элементов), на которые накладываются варьирующие (Никольский, 2003). К стабильным элементам или «долгоживущим сигналам» Е.А. Ванисова и А.А. Никольский (2012) относят норы, тропы, скопления помета, запаховые и визуальные метки. Является ли скопление меток на границе бобровых поселений стабильным элементом их сигнального поля, действующим в ряду поколений? Девятилетние наблюдения на р. Редье показали, что привязка информационного центра к конкретному месту была относительно кратковременной. Весь период бобры поселения В44 постоянно обитали на одном участке, но информационный центр перемещался вверх и вниз по течению реки, становился компактным, или расширялся до нескольких отрезков. Следовательно, не приходится ожидать постоянства локализации таких скоплений меток в пространстве, тем более в ряду поколений. Наши наблюдения и на Редье и на Таденке показали, что информационные центры, создаваемые бобрами, действительны только в пределах одного годового цикла. После каждого паводка, уничтожающего запахи прежних меток, меняющего геоморфологию поймы, происходит формирование нового скопления меток. Что же в таком случае будет «матрицей стабильных элементов», действующей в ряду поколений? Вероятно, это инфраструктура поселения (жилища, плотины, тропы, туннели, каналы), оставшаяся от предыдущих поколений, т.е. сооружения, которые могут существовать несколько «бобровых циклов».

Согласно концепции БСП новые поколения животных воспроизводят пространственную структуру популяций своих предшественников, осваивают территорию с имеющимися на ней ресурсами так, как ее осваивали предыдущие поколения (Никольский, 2003). В отличие от других млекопитающих, например, зеленоядных норников, использующих норы в течение тысячелетий, бобры – это дендрофаги и фитофаги с центральным местом кормежки (Завьялов, 2008). Они не могут на том же месте копировать освоение ресурсов в точности так, как это

делали предыдущие поколения. Для бобров 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 (глава 7). Поэтому подвижность поселений, в том числе их границ, представляется вполне логичной. Например, на Ньюфаундленде после экспериментального облова 14 поселений, весь участок был вновь заселен бобрами. Несмотря на то, что сохранились хатки и плотины от прежних хозяев, а корма не были истощены, границы новых поселений отличались от тех, что были до отлова (Bergerud, Miller, 1977). Наблюдения В.С. Кудряшова (1975) в Окском заповеднике также показывают, что в бобровых популяциях происходит постоянный процесс «перекраивания» территорий: в одних случаях бобры пытаются расширить свой участок за счет оттеснения соседей, в других случаях новые поселения возникают на территории уже существующих.

Накопление «памятников» деятельности прежних поколений животных дает больше новых вариантов освоения при повторном заселении местообитаний. Например, на р. Таденке с течением времени отмечено накопление большого количества плотин. Если в 1953 г. здесь было только 3 плотины, то в 1984 г. – 146, а в 2009 г. – 179. При повторном заселении участка бобры быстро воссоздавали плотины, образующие большие пруды, что позволяло использовать удаленные кормовые ресурсы. На р. Тюдьме интенсивная строительная деятельность бобров была одним из факторов, способствовавших увеличению емкости угодий по мере старения колонии. Таким образом, долговременные элементы БСП увеличивают диапазон возможностей популяций бобров для адаптации в быстро меняющихся условиях.

5.4. Выводы по главе

Оставляя разнообразные метки, бобры формируют особую сигнальную среду (биологическое сигнальное поле), имеющую не столько материальное, сколько информационное, прежде всего, внутрипопуляционное значение.

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 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 многообразие конкретных ситуаций взаимодействия бобров и с окружающей средой, и с особями своего вида.

Интенсивность мечения бобрами своей территории демонстрирует значительную межгодовую изменчивость. Образование нового поселения приводит к росту количества меток. 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 его площадь может меняться. Информационный центр может быть важен и для внутрисемейных коммуникаций бобров, особенно при частых переселениях.

Информационный центр не является стабильным элементом БСП бобров, т.к. его строгая локализация сохраняется только в течение одного годового цикла. Стабильными элементами могут быть структуры, существующие несколько циклов заселения – норы, хатки, плотины, тропы. Они увеличивают диапазон возможностей для адаптаций бобров в быстро меняющихся условиях.

ГЛАВА 6. ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ БОБРА КАК ФАКТОР ПОЧВООБРАЗОВАНИЯ

Изменения гидрологического режима почв вокруг бобровых прудов – это самый масштабный результат средообразующей деятельности бобров. Именно измененный гидрологический режим почв и последующая смена растительности очерчивает размеры «бобровых пятен» (Johnston, Naiman, 1987, 1990a; Remillard et al., 1987).

Исследования влияния бобровых плотин на грунтовые воды дали противоречивые результаты. Так, по мнению Ву и Ваддингтона (Woo, Waddington, 1990) бобровые плотины в субарктических ветландах незначительно влияли на грунтовые воды. Но на малой реке в Канаде бобровая плотина увеличила поступление влаги из русла в почвы, глубину насыщения влагой прибрежных почв, сделала их анаэробными, создала гидравлический градиент по направлению от речного русла (Hill, Duval, 2009). В системе лесной мелиорации после сооружения бобровой плотины, наиболее подтопленными (глубина грунтовых вод – 4.8... – 8.1 см) оказались прилегающие к каналу территории, тогда как межканавье почти не испытывало влияния подтопления от бобровой плотины (глубина грунтовых вод – 26...-41 см) (Вомперский, Ерофеев, 2005). После разрушения плотин восстановление прежних режимов грунтовых вод, в зависимости от особенностей рельефа и проницаемости почв и грунтов, может происходить как быстро (Westbrook et al., 2006), так и довольно медленно (Zahner, 2001).

Исследования влияния деятельности бобров на почвенный покров немногочисленны. Для грунтовых вод в почвах 7 осушенных бобровых прудов (Висконсин, США), подвергавшихся затоплению в течение 5–11 лет, были характерны дефицит кислорода и низкий окислительно-восстановительный потенциал. Затопление почв создало условия для развития анаэробных микроорганизмов, метаболиты которых токсичны для других форм жизни. Накопление в почвах Fe^{2+} привело к фиксации фосфора в недоступной для растений форме. Вселение древесных растений на осушенные бобровые пруды задерживалось на несколько лет, пока не улучшится дренаж почвы, изменится ее химический состав и создадутся условия для развития микоризообразующих грибов (Wilde et al., 1950).

В национальном парке Вояджерс (США) затопление и подтопление обширных территорий бобрами привели к увеличению толщины горизонта A_0 до 15 см, увеличению в нем содержания кальция, магния и сульфатов на 82–169%, общего фосфора на 43%, общего азота, нитрата и аммония на 72–295%. Содержание азота в доступной для расте-

ний форме увеличилось на 208 и 295%. Главный результат деятельности бобров – аккумуляция, доступность и перемещения ионов и питательных веществ через изменение гидрологического режима почв (Naiman et al., 1994). Дальнейшие исследования в этом же парке показали, что по морфологическим характеристикам обследованные почвы были характерными для региона, за исключением одного типа почвы образовавшегося на границе бывшего бобрового пруда. Дисперсионный анализ показал, что различия в химических характеристиках почв были обусловлены различиями влажности, материнской породы и их взаимодействиями (Johnston et al., 1995). Таким образом, контекстная зависимость результатов средообразующей деятельности бобров прослеживается и в почвах.

На глубоких озерных глинах по берегам 16 бобровых прудов в Онтарио (Канада) отбор проб проводился на расстоянии до 60 м от берега. Анализировались влажность почв, P, K, Mg, pH. Но по мере удаления от пруда закономерно изменялась только влажность почвы, оказывающая значимое влияние на распределение и возобновление древесно-кустарниковых растений (Donkor, Fryxell, 2000). В Ветлужско-Унженском полесье строительная деятельность бобров усилила процессы оглеения и торфонакопления, создала условия для образования водно-болотных фитоценозов (Синицын, Русанов, 1989). Заболачивание, незначительное понижение значений pH, увеличение содержания органического углерода отмечено в осушенной почве бывшей бобровой запруды в Южной Карелии (Сидорова, Федоров, 2007).

В целом, степень изученности вопроса явно не соответствует огромному масштабу воздействия средообразующей деятельности бобра на процессы почвообразования. 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.

6.1. Влияние бобровых плотин на ход уровня воды малой реки и динамику почвенно-грунтовых вод

Контроль. Ход уровня воды (УВ) на водомерном посту р. Лоши в 1996 г. определялся количеством выпадающих осадков (рис. 6.1; $r=0.530$; $P<0.05$), что закономерно, учитывая отсутствие других источников водного питания рек Дарвинского заповедника. В июле – сентябре наблюдалось 3 пика подъема воды: в конце июня, середине июля и середине сентября (рис. 6.1). В эти моменты высота подъема воды находилась в

линейной зависимости от количества выпадающих осадков, что выразалось уравнением регрессии $y=0.988+0.379x$ (июнь-август). Быстро происходило и снижение УВ; в целом урванный режим реки был достаточно динамичен: $Cv=45.7\%$ (табл. 6.1).

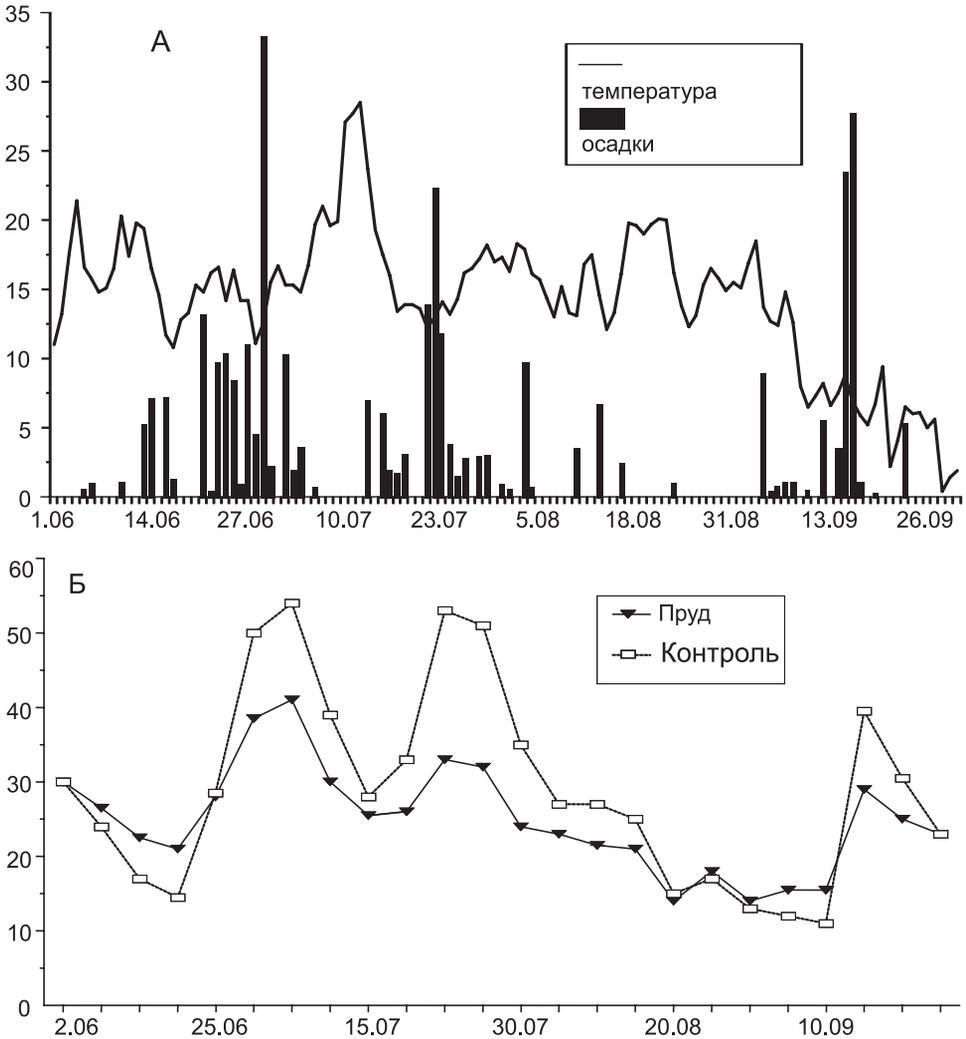


Рис. 6.1. Среднесуточная температура воздуха, осадки и ход уровня воды р. Лоши по результатам наблюдений на водомерных постах. А – температура и осадки; Б – ход уровня воды. По оси абсцисс – даты наблюдений, по оси ординат – отметки водомерного поста.

Ход уровня воды на контроле имел наибольший размах колебаний – 43 см. Учитывая, что средние показатели уровня воды на обоих водомерных постах практически не отличались, показательна та-

кая характеристика как мода. Только на контроле, где не было препятствий для стока воды, мода была значительно меньше среднего (табл. 6.1). Априори предполагалось, что с увеличением среднесуточных температур воздуха возрастет испарение, сократится сток с водосборного бассейна и понизится УВ. Однако корреляция между ходом среднесуточных температур и УВ оказалась низкой ($r=-0.093$) и статистически недостоверной.

Таблица 6.1.

Результаты наблюдений на гидрологических профилях

		1995 г.	Пруд	Контроль
УГВ, см от поверхности почвы	минимум от поверхности почвы		19.75	60.20
	максимум от поверхности почвы		63.88	97.00
	среднее за период наблюдений		45.01±4.99	84.77±4.09
	размах колебаний		44.13	36.80
	коэффициент вариации C_v , %		14.50	33.20
1996 г.				
Водомерный пост	минимум		14.00	11.00
	максимум		41.00	54.00
	среднее за период наблюдений		24.90 ± 1.45	29.04 ± 2.71
	мода		30.00	17.00
	размах колебаний		27.00	43.00
	коэффициент вариации %		29.60	45.70
УГВ см от поверхности почвы	минимум от поверхности почвы		5.81	20.50
	максимум от поверхности почвы		40.50	78.46
	среднее за период наблюдений		23.03 ± 2.09	52.22 ± 3.72
	размах колебаний		34.69	57.96
	коэффициент вариации C_v ,%		44.70	34.30

Уровень грунтовых вод (УГВ), в среднем за вегетационный сезон 1996 г. находился на глубине 52 см и не поднимался выше 20 см от поверхности почвы. В засушливом 1995 г. в августе – сентябре грунтовые воды находились в среднем на глубине 85 см от поверхности почвы, не поднимались выше 60.2 см от поверхности, однако C_v и в 1995 и в 1996 г. был практически тот же – 33.2 и 34.3% (табл. 6.1). Стабильное положение грунтовых вод в засушливый год характерно для легких песчаных почв флювиогляциальных равнин (Зайдельман, 1974). В 1996 г. УГВ положительно коррелировал с ходом УВ в реке ($r=0.950$; $P<0.001$). Высокая корреляция наблюдалась и с количеством выпадающих осадков ($r=0.646$; $P<0.01$). К.А.Кудинов и Т.М. Дидковская (1974) для количест-

венной характеристики действия подпора Рыбинского водохранилища использовали корреляцию между ходом УГВ и его превышением над водохранилищем. Они исходили из того, что снижение этого показателя ведет к затруднению грунтового стока и тем самым препятствует понижению уровня грунтовых вод, и наоборот, большая величина превышения способствует усиленному грунтовому стоку и ускоренному падению УГВ. Применительно к р. Лоше были получены следующие результаты: грунтовые воды на контроле имели слабый наклон к руслу, и только в периоды длительного отсутствия дождей, когда легкие почвы подвержены сильному иссушению, уровень воды в русле был выше грунтовых вод и наблюдалась инфильтрация речной воды в почву (9 случаев из 24 наблюдений, рис. 6.2).

Бобровый пруд. Ход УВ, также как и на контроле, определялся количеством выпадающих осадков ($r=0.517$; $P<0.05$). Однако пруд отличался более стабильным гидрологическим режимом. Так, размах колебаний УВ в пруду был минимальным – 27 см (табл. 6.1), мода практически совпадает со средним значением. Пики подъема УВ были значительно сглажены (рис. 6.1). C_v УВ оказался ниже, чем на реке – 29.6% (табл. 6.1), связь с ходом среднесуточных температур также недостоверна ($r=-0.007$; $P=0.753$). Возможно, что отсутствие зависимости между изменением УВ пруда и температурой воздуха не выявлено из-за слишком большого разрыва между измерениями (5 дней). УГВ также положительно коррелировал и с ходом УВ в пруду ($r=0.935$; $P<0.001$) и с количеством выпадающих осадков ($r=0.578$; $P<0.01$). До начала наблюдений было выдвинуто предположение о том, что работа бобровой плотины должна привести к подъему УГВ, их застою, либо замедлению стока в водоем. Предположение подтвердилось. Действительно, УГВ имел наименьший размах колебаний – 34.7 см, не поднимался выше 5.8 см от поверхности почвы, но и не опускался ниже 41 (табл. 6.1).

Изменилось и направление стока грунтовых вод. Бобровый пруд, благодаря постройке плотины оказался приподнятым над уровнем грунтовых вод поймы и служил источником инфильтрации речной воды в почву на протяжении всего периода наблюдений (рис. 6.2). Известно (Карпачевский, 1993), что в этом случае в почвах устанавливается выпотной гидрологический горизонт, характеризующийся приносом воды и растворенных в ней веществ в вышерасположенные слои почвы.

Из вышеизложенного можно сделать следующий вывод: на подтопленном бобрами участке значительно возросла вероятность полного обводнения почвенного профиля как за счет поступления влаги с дождями, так и за счет фильтрации вод пруда.

6.2. Изменения физико-химических свойств почв под влиянием подтопления

Изуучавшиеся почвы имели, в среднем, кислую реакцию с рН водной вытяжки в пределах 3.35–7.05 (табл. 6.2). В ряду от гидроморфных почв к автоморфным наблюдается некоторый сдвиг значений рН к более кислым практически в каждом горизонте. При этом на первой катене достаточно четко можно выделить три зоны: почти нейтральных значений – от уреза воды до 7 м, резкого изменения значений рН до кислых – от 7 до 25 м, и третья – постепенного изменения значений до среднекислых. Такая же, но менее яркая закономерность прослеживается и во второй катене. В почвах же контроля значения рН изменяются очень постепенно до более кислых.

Степень оглеения по характеру распределения закисного железа также уменьшается от гидроморфных почв к автоморфным (на первой катене от 65 до 11% в третьем разрезе). При этом в гидроморфной глеевой почве контроля степень оглеения значительно меньше, чем в таких же почвах, находящихся под влиянием подтопления (40–16%, табл. 6.3).

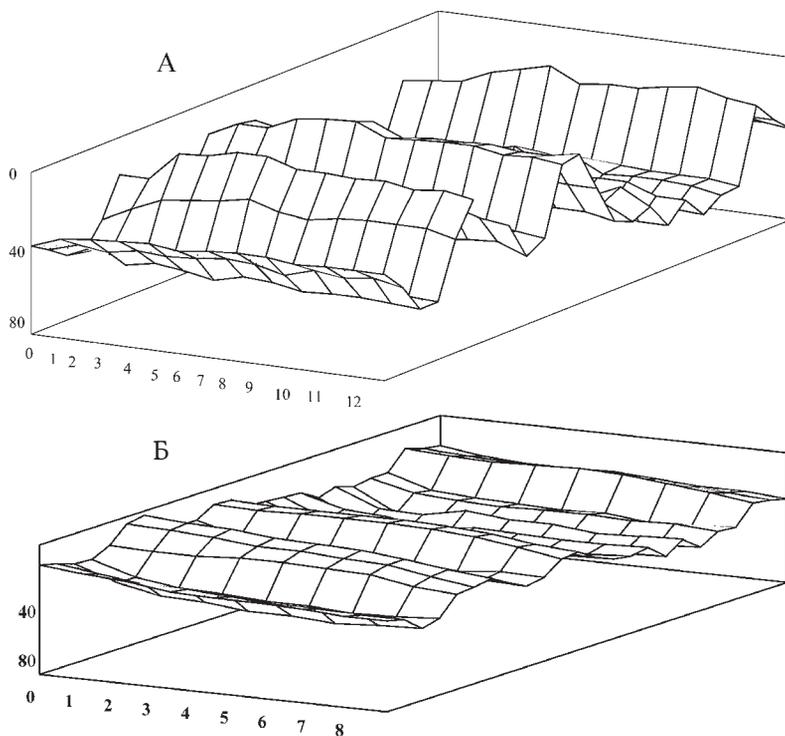


Рис. 6.2. Динамика почвенно-грунтовых вод в июне – сентябре 1996 г. А – контроль; Б – берег бобрового пруда. По оси ординат размах колебаний в см, по оси абсцисс – 0 – водомерный пост; 1-12 – номера колодцев.

Таблица 6.2.

Характеристики почв на катенах в 1992 и 1994 гг.

Разрез	Горизонт	Органическое вещество, %		pH		Ге аморфное мкг/мл		Al поглощенный мг*экв/100 г.п.		Удельная поровая порозность, м ² /г	Гигроскопическая влажность, %
		1992	1994	1992	1994	1992	1994	1992	1994		
Катена I, бобровая плотина действует 5 лет в 1992 г. и 7 лет в 1994 г.											
1	A ₁			5.97		15.8					
	A _{1g}	26.23	3.30	5.12	5.50	18.3	10.6	4.50	0.08	86.17	6.7
	A _{2g}			5.11							
	G			5.49		7.9		0.50		25.29	
	B _g		0.30	6.27	6.10	22.5	9.9	0.00	0.90	13.95	1.5
2	At	8.39	4.00	5.30	5.30	9.3	11.6	0.25	0.50	100.71	10.2
	B _{1g}		0.50	6.68	5.70	4.9	4.4	0.25		28.14	
	B ₂			6.32		3.2		0.03	0.03	13.68	1.7
3	A ₁	2.78	2.70	4.06	3.40	2.5	8.2	3.29	4.50	100.26	9.5
	A ₂		0.40	4.67	4.00	1.7	15.0	0.75	1.80	54.20	2.6
	G			6.54		7.2		0.00		3.63	
	B			7.05		3.0		0.005		19.24	
4	A ₁	0.18	0.50	4.73	4.4	3.0		2.51	0.8	17.67	3.1
	B ₂		0.10	4.33	4.7	13.3		0.003	3.4	45.34	6.1
Катена II, бобровая плотина действует 1 год в 1992 г. и 3 года в 1994 г.											
1	A ₁	16.94	6.90	4.23	4.00	15.2	21.6	3.10	0.70	6.41	11.2
	G		1.30	4.46	4.30	6.5	18.2	0.01	0.80	17.22	3.2
	B _g		0.02	4.88	5.00	16.5	9.9	0.003		8.70	0.9
2	A _{1t}	11.02	4.20	3.69	3.50	10.8	22.3	0.51	5.00	31.08	12.9
	(A ₁ A ₂) _g		0.90	4.34		21.0		0.02	2.20	22.64	1.9
	A _{2g}		0.3	4.81	4.60	3.0	15.4	0.25		12.25	
	B			5.29	4.30	6.8		0.00	0.40	8.38	1.7
3	A ₁	16.23	3.1	3.64	3.30	4.9	16.7	1.52	3.20		4.4
	A ₁ A ₂			4.33		5.3		0.01		11.93	
	A ₂		0.5	4.91	4.10	2.1	18.7	0.03	1.80	10.73	1.9
	B			5.37		3.5		0.003		12.44	
	G			4.98		9.0		0.51		18.54	
4	A ₁	0.96		4.42		2.1		0.01		18.97	
	A ₂			4.29		1.0		0.76		4.73	
	B			5.09		5.3		0.50		12.85	
	G			6.10		4.6		0.51		27.04	

Разрез	Горизонт	Органическое вещество, %		pH		Fe аморфное мкг/мл		Al поглощенный мг*экв/100 г.п.		Удельная поровая поверхность, м ² /г	Гигроскопическая влажность, %
		1992	1994	1992	1994	1992	1994	1992	1994		
Катена III, контроль.											
1	T			4.16		5.1					
	A ₁	3.37		4.27		4.3		0.50		6.30	
	G			5.10		2.4		0.003		8.73	
2	A ₁	1.76		4.22		10.8		1.78		23.16	
	A ₁ A ₂			4.65		9.7		0.005		16.78	
	B			4.80		5.7		0.25		18.49	
	B _g			5.17		13.0		0.25		17.87	
3	A ₁			3.35		1.7					
	A ₁	22.45		3.77		6.8		7.33		30.94	
	A ₂			4.41		1.0		0.50		5.86	
	B _f			4.87		2.1		0.008		14.10	
	B _g			5.45		4.3		0.25		8.44	

Таблица 6.3

Степень оглеения почвы на катенах в 1992 г.

Катена	Разрез	Степень оглеения (по содержанию закисного Fe, %)
I, плотина действует 5 лет	1	65.06
	2	13.50
	3	10.87
II, плотина действует 1 год	1	80.00
	2	35.64
	3	17.33
	4	12.50
III, контроль	1	39.58
	2	18.67
	3	15.84

6.3. Обсуждение

Практически везде гумусовый горизонт был оторфован, поэтому в нем определялось содержание не гумуса, а органического вещества. Уменьшение последнего по мере удаления от реки прослеживается до-

статочно хорошо: 26.23–0.18% на первой, 16.94–0.96% на второй катене, и на контроле, наоборот, 3.37–22.45% (табл. 6.2).

Содержание аморфного железа закономерно уменьшается в ряду от гидроморфных почв к автоморфным во всех горизонтах (табл. 6.2). Максимальная аккумуляция аморфного железа происходит в оглеенном горизонте В. При этом также достаточно четко выделяются три зоны: первая – высоких значений содержания железа (первые разрезы I и II катен); вторая – резкого изменения показателей (вторые разрезы I и II катен) и третья – постепенного выравнивания содержания аморфного железа (третьи и четвертые разрезы I и II катен). На контроле (III катена) такого четкого деления не наблюдается.

Количество обменного алюминия изменяется во всех катенах только в гумусовом горизонте. В нижележащих горизонтах его содержание в ряду от гидроморфных почв к автоморфным практически не изменяется (табл. 6.2). Как и в случае с аморфным железом, на катенах, приуроченных к плотинам, уменьшается количество обменного алюминия в верхнем горизонте (по мере удаления от воды), и также выделяются три зоны с разным характером изменений (табл. 6.2).

Довольно интересна взаимосвязь между удельной поверхностью и оглеением. Если гранулометрический состав становится легче книзу, то часто оглеен весь почвенный профиль (разрез 1 в катенах I и II). Глубокое оглеение и отсутствие его приурочено к почвам, утяжеляющимся книзу (автоморфные почвы) (катена I, разрез 4; катена II, разрезы 3 и 4; катена III, разрезы 2 и 3). Если есть “тяжелые” прослойки в середине профиля, то они наиболее оглеенные (разрез 2, II катены в сравнении с разрезами 1 и 3). При этом наблюдается зависимость между продолжительностью подтопления бобровыми прудами и облегчением глеевого горизонта в таких почвах. В профилях автоморфных почв в оглеенных горизонтах значения удельной поверхности сходны. Иная ситуация в профилях гидроморфных почв. Если на I и II катенах механический состав облегчается вниз по профилю, то на контроле наблюдаем прямо противоположное (разрезы 1 всех катен, табл. 6.2).

В 1994 г. отбор проб на I и II катенах был проведен повторно. При этом на I катене плотина не только сохранилась, но и увеличилась в размерах (соответственно, подтопление действовало уже 7 лет), на II катене плотина была на 1/3 высоты разрушена паводком, но ниже по течению бобры выстроили целый каскад плотин (соответственно, подтопление действовало уже 3 года).

По-прежнему почвы имели кислую реакцию 3.3–6.1 (табл. 6.2). При этом выделенные ранее 3 зоны изменения значений рН сохранились, отмечено некоторое подкисление полугидроморфных и автоморфных почв обеих катен.

На обеих катенах отмечено снижение содержания органического вещества в гумусовом горизонте, наиболее сильное на II катене (табл. 6.2).

Изменился характер распределения аморфного железа и обменного алюминия. На I катене в гидроморфной почве первого разреза содержание аморфного железа в горизонте A_1 снизилось с 18.3 до 10.6 мкг×мл⁻¹ и в горизонте В – с 22.5 до 9.9 мкг×мл⁻¹. На II катене, наоборот, в гидроморфной почве первого разреза содержание железа увеличилось в горизонте A_1 с 15.2 до 21.6 мкг×мл⁻¹, в горизонте A_2 – с 6.5 до 18.2 мкг×мл⁻¹. Но в горизонте В снизилось с 16.5 до 9.9 мкг×мл⁻¹. Во всех других разрезах обеих катен в горизонтах A_1 , A_2 , В содержание железа увеличилось.

В гидроморфных почвах обеих катен снизилось содержание обменного алюминия в гумусовом горизонте, но несколько увеличилось в горизонте A_2 -В (на I катене – с 0 до 0.9 мг×100 г почвы в горизонте В, на II катене – с 0 до 0.3). Но в полугидроморфных почвах обеих катен наблюдается увеличение содержания алюминия не только в горизонте A_1 , но и в нижележащих горизонтах, например в третьем разрезе катены I в горизонте A_2 с 0.75 до 1.80 мг×экв×100 г⁻¹, а на II катене – с 0.03 до 1.80 мг×экв×100 г⁻¹.

Удельная поверхность в 1994 г. не определялась, но была определена гигроскопическая влажность. В изменении величины гигроскопической влажности отмечается следующая закономерность: во всех горизонтах I и II катен величина гигроскопической влажности вниз по профилю снижается. Кроме того, в горизонте A_1 максимальные величины гигроскопической влажности отмечены в середине катен (вторые разрезы), а в горизонтах A_2 -В отмечается увеличение величины гигроскопической влажности по мере удаления от воды.

Известно, что именно распределение железа и алюминия определяет наиболее важные морфогенетические особенности легких заболачивающихся почв (Зайдельман, 1974). Снижение содержания, как аморфного железа, так и обменного алюминия в 1 разрезе I катены можно объяснить процессами оглеения в условиях застойного водного режима и выносом этих элементов с грунтовыми водами. По мере усиления оглеения увеличивается вначале вынос аморфного железа, а затем и алюминия, на песках увеличение оглеения сопровождается облегчением субстрата (Зайдельман, Нарокова, 1978). Иной характер имеет оглеение в условиях промывного режима. Л.В. Яковлева (1968) сформулировала основные закономерности изменения физических и химических характеристик почв Дарвинского заповедника, подтопленных Рыбинским водохранилищем. Согласно ее данным при увеличении продолжительности (интенсивности) подтопления водохра-

нилищем происходит утяжеление механического состава: возрастает содержание фракций ила и пыли, ухудшается водопроницаемость (до $<1 \text{ мм} \times \text{мин}^{-1}$). В сильнооглеенных и глеевых почвах возможно оглинение, образование вторичных глинных минералов, увеличивается влагоемкость, создаются условия благоприятные для миграций не только железа, но и алюминия. В сильнооглеенных почвах нет резкой границы в профиле по содержанию подвижного алюминия, он имеется по всему профилю в значительных количествах; увеличивается содержание подвижных форм закисного железа, характер его распределения по профилю говорит о подтягивании железа в перегнойно-аккумулятивный горизонт с восходящими токами воды, что связано с повышением уровня грунтовых вод: почвы капиллярно насыщены влагой до поверхности. Именно такой, но менее ярко выраженный процесс наблюдается и в подтопленных бобрами почвах. Доказательством тому служит увеличение концентрации железа и алюминия особенно в верхних горизонтах полугидроморфных почв. Рассмотрим распределение обменного алюминия в изучаемых почвах.

Известно, что изменения содержания алюминия наиболее заметны при оглеении в условиях проточного режима и при смещении показателя рН в более кислую сторону (Зайдельман, Нарокова, 1978). В то же время миграция алюминия с боковым стоком будет определяться как интенсивностью стока, так и механическим составом грунтов. Содержание алюминия в исследованных почвах имело высокую положительную корреляцию с величиной гигроскопической влажности ($r=0.626$; $P=0.009$), и отрицательную с рН ($r=-0.701$; $P=0.003$), хотя сами эти величины между собой не связаны ($r=0.3516$; $P=0.179$). Известно, что величина гигроскопической влажности зависит от механического состава почв и содержания углерода. Наиболее “тяжелыми” (по показателям удельной поверхности) были гумусовые горизонты вторых разрезов обеих катен, и концентрация алюминия увеличилась именно в полугидроморфных почвах, где чередовались периоды полного обводнения во время выпадения дождей, инфильтрация вод от бобровой плотины и периодического (хотя и кратковременного) иссушения верхнего горизонта почвы. По-видимому, основное влияние бобровых плотин на изучавшиеся почвы состоит в стабильном избыточном обводнении почв на расстоянии 10–15 м и увеличении частоты (и соответственно интенсивности) периодического избыточного обводнения в полосе 10–40 м. Смена этих режимов будет определять распределение аморфного железа и обменного алюминия. Именно этим можно объяснить разницу гидроморфных почв I и II катен, которые ранее были очень похожи. Разными режимами увлажнения объясняется и наличие трех зон изменения показателей рН, обменного алюминия и аморфного железа.

6.4. Выводы по главе

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. Вокруг бобровых прудов в почвах формируется выпотной гидрологический горизонт.

Бобровые 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 прудами 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

Бобр – облигатный фитофаг, использующий в пищу более 300 видов растений. Основу осенне-зимних кормов бобра составляют кора и ветви деревьев и кустарников. Наиболее предпочитаемые породы – это осина, тополя, ивы (Дьяков, 1975), на севере основное значение приобретают ивы, береза, рябина, черемуха (Шилов, 1952; Паровщиков, 1961; Феклистов, 1984; Катаев, Брагин, 1986).

Трофическое воздействие бобров оставляет глубокий след в растительных сообществах, поскольку только 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). Исследования трофического воздействия бобров на состав и структуру прибрежных лесов в основном посвящены характеристике изымаемой бобрами растительности. Однако фитофаги могут влиять на экосистемы не только тем, что и как много они съедят, но также и тем, что они не будут есть (Pastor, Naiman, 1992), они могут изменить жизненные формы, химизм, видовой состав растений, косвенно затронуть множество других организмов и влиять на структуру сообществ (Martinsen et al., 1998). 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).

Помимо прямого трофического воздействия, бобры оказывают масштабное воздействие на растительный покров через сооружение плотин, образование прудов, изменение гидрологического режима почв (Remillard et al., 1987; Naiman et al., 1994; Huvönen, Nummi, 2008). Повторно заселяя ранее брошенные местообитания, бобры сталкиваются со всем комплексом последствий средообразующей деятельности предыдущих поколений. Анализ показывает, что многие стороны этих взаимодействий остаются практически неизученными, в том числе: условия, при которых средообразующая деятельность проявляется в максимальной степени (Power et al., 1996); влияние измененной среды на самого средообразователя (Wright, Jones, 2006); влияние изменчивости абиотической среды на средообразующую деятельность (Hastings et al., 2007). Силу и характер обратной связи между бобрами и измененными ими же местообитаниями можно оценить на основании анализа древесно-кустарниковой растительности в брошенных поселениях, или прошедших несколько циклов заселения.

Полученные данные показывают, что в большинстве популяций отмечается эруптивный характер динамики численности (Катаев, Брагин, 1986; Дворникова, 1987; Теплов, 1960; Бобрецов и др., 2004; Busher, 2001; Hartman, 1994, 2003). Через 20–25 лет после начала реинтродукции бобров и роста численности происходит ее снижение с последующей стабилизацией на уровне 17–23% от максимальной. Предполагается, что это связано со снижением доступности качественных кормов со временем (Hartman, 2003). Будущая динамика бобровых популяций может быть тесно связана с лесными сукцессиями в бобровых пятнах (Huvönen, Nummi, 2008). Но крайне скудны данные по составу и интенсивности потребления бобрами древесно-кустарниковых кормов при повторном заселении местообитаний; скорости восстановления кормов в таких местообитаниях; нет данных по критическому количеству корма, при котором обитание бобров еще возможно (Завьялов, 2011).

Задачи данной главы следующие:

– выявить основные закономерности изменения структуры прибрежных лесов под влиянием деятельности бобра. В чем состоит специфика производимых бобрами нарушений? Чем они отличаются, если отличаются, от нарушений сходного масштаба, но иной природы, например, от разрушений древостоев в результате ветровала?

– как деятельность бобра повлияла на ход сукцессий и условия возобновления его главных кормовых пород?

– проанализировать состояние кормовой базы бобров в поселениях, несколько раз прошедших через повторное заселение бобрами.

– обсудить связь динамики бобровых популяций с состоянием древесно-кустарниковых кормов в бобровых пятнах.

7.1. Модельные поселения

Поселения, впервые заселенные бобрами

Анализ воздействия строительной и кормодобывающей деятельности бобров на прибрежные леса в поселениях, заселенных впервые, выполнен на примере 3 поселений Дарвинского заповедника. По уменьшению богатства и увеличению увлажненности почв поселения образуют следующий ряд: в осиннике липовом – в березняке-осиннике зеленомошно-черничном – в березняке травяно-сфагновом.

Поселение в осиннике липовом

Поселение расположено в 161–162 кварталах ДГЗ. Построенная бобрами плотина образовала пруд площадью 6.5 га. На правом берегу пруда осинник липовый 7Ос2Б1Е+Лп,Рб, средняя высота древостоя 23 м; на левом – ельник-черничник 4Е4Ос2Б+С, средняя высота 20–21 м,

и небольшой участок старовозрастного редкоствольного осинника. Осинник липовый входит в группу сложных лесов, произрастающих на дерново-слабо – и среднеподзолистых среднеоглеенных пылевато-песчаных почвах – наиболее богатых в заповеднике (Ремезов, 1955; Успенская, 1968).

Это поселение проверяли ежегодно с момента первого появления бобров в 1986 г. В 1990 г. бобры выстроили плотину, размеры которой впоследствии увеличились до 61 м, а погрызы осин постепенно распространились на расстояние до 30–40 м от воды. После 1993 г., бобры на правом берегу реки только объедали упавшие от ветролома ранее частично подгрызенные деревья. В 1989–1991 и 1993 гг. в поселении насчитывалось не менее 6 бобров, в 1992 и 1994 гг. – по 4, т.е. это поселение было немного крупнее среднего. С 1999 г. поселение было нежилым, а к 2001 г. произошло частичное разрушение плотины и понижение уровня воды в пруду.

В 1990–1994 гг. осина всегда была главной кормовой породой бобров, составляя 87–97% от общего количества погрызов. В это же время на берегах пруда постоянно держались лоси, которые кормились на сваленных бобрами осинах, потребляя до 70–75% всей осиновой коры.

Перечеты по единой методике были выполнены в 1999 и 2001 гг. Перпендикулярно береговой линии были заложены 12 трансект и 84 сдвоенные площадки: на правом берегу – 7 трансект и 49 площадок, на левом – 5 трансект и 35 площадок. На правом берегу пруда были выделены две зоны. В первую попали все площадки с бобровыми погрызами и находящиеся между ними площадки без погрызов (всего 27 площадок), во вторую – 22 площадки без погрызов (рис. 7.1, А). На левом берегу пруда погрызов было меньше, площадки с погрызами располагались в основном вдоль расчищенной бобрами ложбины (рис. 7.1, Б); здесь зон с погрызами не выделяли.

Поселение в березняке-осиннике зеленомошно-черничном

Поселение на р. Ятвине (кв. 248, ДГЗ) существует с 1993 г. Бобры выстроили плотину длиной 54 м, образовавшую пруд площадью 10.4 га. В поселении есть две четко выраженные “бобровые лесосеки” и полоса погрызов по обоим берегам пруда. Лоси слабо объедали поваленные бобрами осины. Отбор проб был проведен на правом берегу пруда. Состав насаждения 4Б4Ос1С1Е, возраст 50 лет, бонитет I, березняк-осинник зеленомошно-черничный, тип условий местопроизрастания ВЗ, полнота 0.8, запас живого древостоя $220 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$ (Проект организации..., 1991). Высота древостоя 20–26, в среднем 22 м. Ель входит в состав первого яруса древостоя, а также формирует нечетко выраженный второй

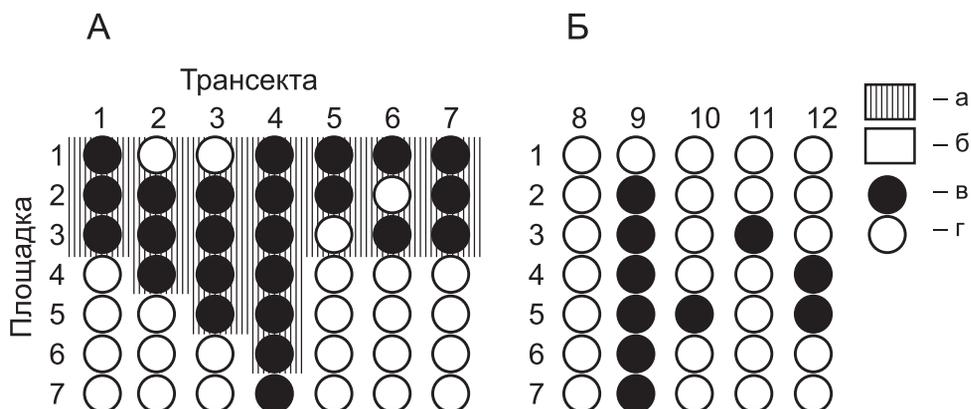


Рис. 7.1. Схема расположения пробных площадок в 161-162 кварталах ДГЗ: А – правый берег пруда, Б – левый берег пруда; а – зона погрызов (первая), б – зона без погрызов (вторая), в – площадки с бобровыми погрызами, г – площадки без погрызов.

ярус высотой 8–18 м. По оценке А.А. Корчагина и М.В. Сеняниновой-Корчагиной (1957) березняк-осинник зеленомошно-черничный – это временный тип леса, возникший в результате рубок и пожаров на месте ельников-зеленомошников. Этот участок занимает среднее положение, как по условиям увлажнения, так и по богатству почвы элементами питания растений (Ремезов, 1955).

Перпендикулярно береговой линии р. Ятвины 2001 г. были заложены 9 трансект, 54 большие круговые площадки для перечета древостоя и 162¹⁰ малые для перечета подроста и подлеска. Были выделены первая зона (с погрызами) – 26 больших площадок, и вторая – без погрызов, 28 больших площадок (рис. 7.2).

Поселение в березняке травяно-сфагновом

Поселение расположено в истоке р. Искры возле озера Искрецкого (квартал 20, охранный зона ДГЗ). Бобры обитают с 1990 г. и занимают 800 м верхнего течения реки. Периодически они строили плотины, которые только поддерживали уровень воды в русле. Здесь главным и единственным древесно-кустарниковым кормом бобров служит береза. На правом берегу речки березняк травяно-сфагновый занимает полосу шириной до 15–30 м, левый берег представляет собой типичное верховое болото с сосняком сфагновым. Ранее березняк выгорал и подвергался рубкам. Высота древостоя 11–14 м. Состав 10Б+С. Поскольку дре-

¹⁰ Увеличение количества малых круговых площадок было обусловлено куртинным расположением подроста и подлеска.

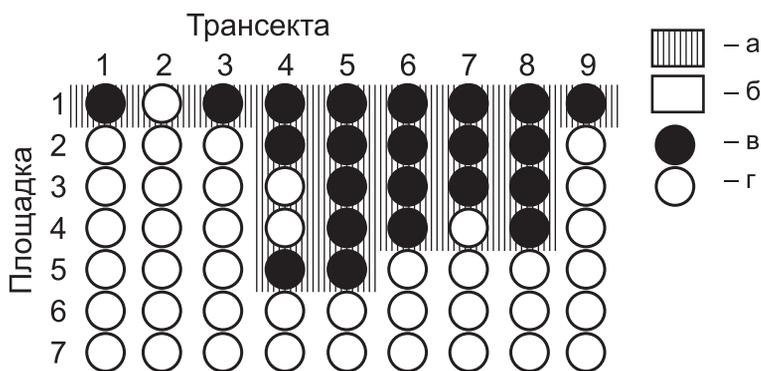


Рис. 7.2. Схема расположения пробных площадок в поселении на р. Ятвине в березняке-осиннике зеленомошно-черничном: а – зона погрызов (первая), б – зона без погрызов (вторая), в – площадки с бобровыми погрызами, г – площадки без погрызов.

востой представлен относительно невысокими и тонкими стволами, то пришлось сократить расстояние между трансектами до 30 м и ввести другой формальный критерий разделения древостоя и подроста/подлеска: к древостою относили все стволы диаметром >4 см на высоте бобровых погрызов (30–40 см над землей), к подросту и подлеску – <4 см. Этот участок занимает крайнее положение по условиям увлажнения и среднее (между черноольшаниками и сфагновыми сосняками) по богатству элементами питания (Ремезов, 1955). В 2000 г. здесь были заложены 21 трансекта длиной 20 м и на них 37 сдвоенных круговых площадок (то есть в каждой точке – одна большая и одна маленькая).

Заброшенные поселения, прошедшие ранее несколько циклов заселения и забрасывания

Исследования проведены в 2007 г. в бассейнах малых рек Горелки и Копейницы – притоков р. Ловать (ПЛБС). В среднем и нижнем течении рек в руслах отсутствуют макрофиты (кубышка, кувшинка, рогоз и пр.), которые могли бы быть дополнительным кормом бобров. Существование поселений целиком зависит от наличия и обилия древесно-кустарниковых кормов. В верхнем течении, в непосредственной близости к болотному массиву, есть обильные заросли белокрыльника, и в жилых поселениях бобры им активно кормятся.

Для анализа были выбраны 3 поселения, из которых бобры ушли ввиду явного истощения кормов. В каждом заброшенном поселении были заложены серии трансект: от левой бровки долины, по склонам и дну долины до правой бровки. Предварительные наблюдения показа-

ли, что на этих реках между бровками долин расположено 95–97% пней от погрызов бобров за предыдущие годы. 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.

Поселение В35

Расположено в верхнем течении р. Копейницы, имеет площадь водосбора 5 км². По опросным сведениям, бобры обитали здесь с конца 1980-х. Они выстроили несколько плотин, позади самой большой из них длиной 300 м образовался пруд, молодой осиново-березовый лес был подтоплен и выпал в «пятне» радиусом 400 м. С 2002 г. и по настоящее время поселение нежилое, плотина разрушена в русловой части, пруд дренирован (**фото 58**).

В поселении В35 бровка долины не выражена, поэтому начало и конец каждой трансекты находились в лесу, не разрушенном подтоплением от бобровой плотины. Границы «бобрового пятна» были довольно четкими и легко различимы на местности.

Поселение В326

Расположено в среднем течении р. Горелки, имеет площадь водосбора 20 км², нежилое с 2004 г. Судя по обилию жилищ и плотин разного возраста и разной степени разрушения, это поселение бобры оставляли и вновь заселяли несколько раз. Многочисленны пни ранее сгрызенных осин. Четыре высокие плотины, длиной от 6 до 17 м создавали один обширный пруд, но все плотины ежегодно повреждались паводком. С 2005 г. пруд дренирован (**фото 59**). Много засохших от подтопления и подгрызания деревьев. Ложе спущенного пруда прорезано вновь образовавшимися новыми речными руслами и многочисленными бобровыми каналами, образовавшими многоруслую систему характерную для долин многих малых рек, заселенных бобрами (Синицын, Русанов, 1990; Woo, Waddington, 1990).

Поселение В334

Расположено в среднем течении р. Копейницы, имеет площадь водосбора 19 км². Три плотины длиной 5, 60 и 63 м создавали комплекс смыкающихся между собой прудов. В 2004–2005 гг. бобры еще жили в этом поселении, в 2006–2007 гг. оно было нежилое. Плотины начали разрушаться сразу, как только бобры ушли, и в 2007 г. пруды обсохли полностью. Ложе спущенных прудов так же изрезано многочисленными новыми руслами и бобровыми каналами (**фото 60**).

7.2. Результаты

Изменения структуры прибрежных лесов за первый период все-ления бобров

Осинник липовый

Древостой, правый берег, первая зона

Сравнение “добобровой” ситуации и результатов перечета 1999 г. показало, что к 1999 г. в древостое общее количество стволов (КС) сократилось на 24%, а сумма площадей сечений (СПС) на 45% ($W, P < 0.001$) (табл. 7.1). Все эти изменения произошли из-за избирательного вывала бобрами осины. Так, КС осины сократилось в 4.5 раза ($W, P < 0.001$), а СПС в 4.9 раза ($W, P < 0.001$) (табл. 7.1). Средний диаметр сваленных бобрами осин составил 29.80 ± 1.17 см ($n=35$), минимальный – 15 см, максимальный – 54 см. Средний диаметр нетронутых осин в первой зоне 20.93 ± 1.88 см ($n=14$), во второй зоне – 27.09 ± 1.17 см ($n=34$). Не было статистически значимых различий среднего диаметра сгрызенных и нетронутых бобрами осин ($W, P = 0.107$).

Оставшиеся в первой зоне березы имели средний диаметр 24.05 ± 2.34 см ($n=21$).

Из оставшихся в первой зоне деревьев первого яруса у 40% осин и 24% берез бобры повредили кору и древесину, но сами деревья не свалили. Помимо этого, у 14% берез, 25% елей и 17% лип были повреждения от падавших осиновых стволов, а у 25% елей отмечены повреждения коры лосем.

Сухостой в 1999 г. в первой зоне составлял 29% от СПС живого, но уже нарушенного бобрами древостоя, или 16% от т.н. “добобрового состояния” (табл. 7.1).

Таблица 7.1.

Изменения основных характеристик древостоя (КС в шт./га, СПС в м²/га) на правом берегу в первой зоне (27 площадок)

Порода	П-р	Живой древостой			Сухостой	
		До бобров	1999 г.	2001 г.	1999 г.	2001 г.
Осина	КС	333±51	74±32*	44±22	67±26	37±19
	СПС	24.39±3.86	5.36±2.34*	3.62±1.92	1.58±0.60	1.23±0.63
Береза	КС	156±53	156±53	81±31	96±43	141±57
	СПС	7.92±2.83	7.92±2.83	3.26±1.30	3.07±1.45	6.36±2.50
Ель	КС	385±79	385±79	370±76	89±47	81±32
	СПС	7.33±1.67	7.33±1.67	7.51±1.71	1.90±1.18	1.81±1.14
Липа	КС	222±68	215±68	252±71		
	СПС	2.50±0.81	2.46±0.82	2.53±0.81		
Всего	КС	1111±137	844±115	785±107	267±75	267±78
	СПС	42.31±4.53	23.24±3.63*	16.95±3.09	6.73±3.07	9.43±2.82

Примечания: П-р – параметр, * – различия достоверны при $P < 0.001$.

Второй переучет показал, что спустя 3 года после ухода бобров, в первой зоне по-прежнему продолжался процесс выпадения из древостоя осины и березы. КС осины сократилось на 41% по сравнению с предыдущим переучетом или в 7.6 раза по сравнению с «добобровой» ситуацией, а СПС сократилась в 6.7 раза. По березе при втором переучете отмечено сокращение КС на 48% по сравнению с предыдущим переучетом или в 1.9 раза по сравнению с «добобровой» ситуацией (табл. 7.1). После ухода бобров выпадали как частично поврежденные бобрами деревья, так и нетронутые. К 2001 г. выпало 70% осин категории «частично погрызенных». Но, несмотря на обилие повреждений, КС ели сократилось только на 4%, тогда как ее СПС увеличилась на 3%. Продолжалось увеличение и КС, и СПС липы.

Изменилась структура сухостоя. Увеличился как абсолютный (с 6.73 до 9.43 м²га⁻¹), так и относительный (до 56% от СПС живого древостоя) показатель СПС. В 2001 г. в сухостое и по КС, и по СПС доминировала береза (табл. 7.1).

Таким образом, в первой зоне в результате выпадения осин и берез вследствие как прямого вывала деревьев бобрами, так и последующего разрушения «расстроенного» древостоя происходит увеличение доли неподаваемых бобрами пород (ели и липы), которые ранее занимали в ценозе подчиненное положение (рис. 7.3, А–В).

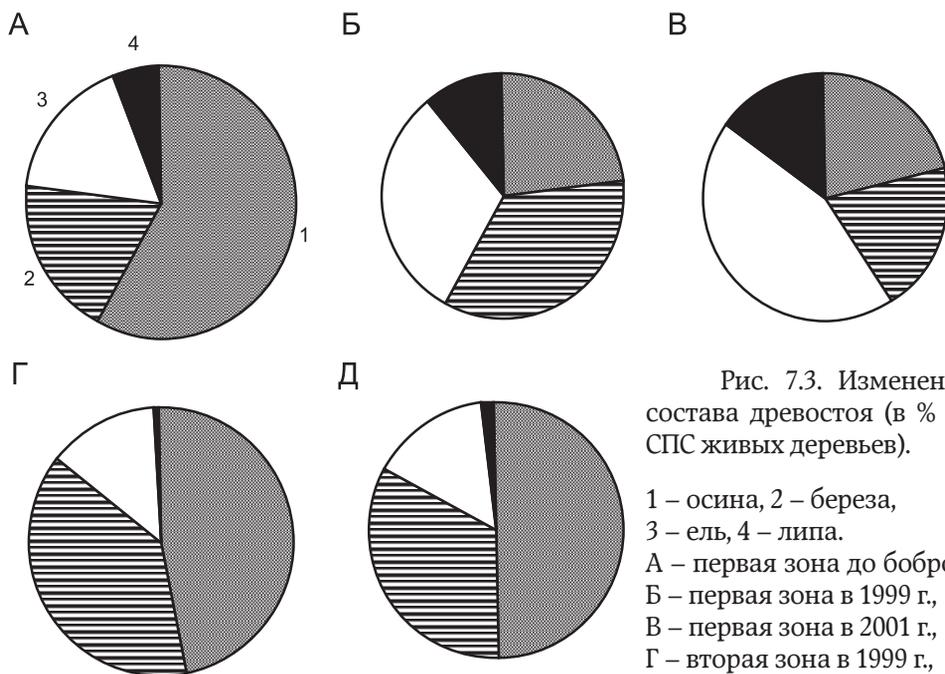


Рис. 7.3. Изменение состава древостоя (в % от СПС живых деревьев).

1 – осина, 2 – береза,
3 – ель, 4 – липа.
А – первая зона до бобров,
Б – первая зона в 1999 г.,
В – первая зона в 2001 г.,
Г – вторая зона в 1999 г.,
Д – вторая зона в 2001 г.

Древостой, правый берег, вторая зона

Во второй зоне, лишенной бобровых погрызов, изменения в древостое происходили намного медленнее, чем в первой. Так, с 1999 по 2001 г. КС осины сократилось на 9%, березы на 23%. Как и в первой зоне, наблюдается быстрый переход ели и липы из подроста в древостой (табл. 7.2), но пока явных изменений состава древостоя не произошло (рис. 7.3, Г, Д).

Таблица 7.2.

Изменения основных характеристик древостоя (КС в шт./га, СПС в м²/га) на правом берегу во второй зоне (22 площадки)

Порода	П-р	Живой древостой		Сухостой	
		1999 г.	2001 г.	1999 г.	2001 г.
Осина	КС	309±60	282±57	73±25	36±21
	СПС	18.87±3.86	18.78±4.11	1.86±0.83	1.06±0.65
Береза	КС	364±83	282±72	118±36	61±41
	СПС	15.98±4.39	12.85±3.08	2.60±0.89	1.83±0.84
Ель	КС	336±77	482±82	55±23	64±28
	СПС	5.50±1.50	6.04±1.41	0.73±0.36	0.84±0.38
Липа	КС	36±21	81±34	Нет	Нет
	СПС	0.28±0.17	0.49±0.21		
Всего	КС	1045±121	1127±125	246±37	191±52
	СПС	40.63±3.85	38.16±3.69	5.19±0.83	3.72±1.03

Примечание: П-р – параметр.

Сухостоя во второй зоне было относительно немного как по абсолютному показателю (табл. 7.2), так и по относительному (13% от СПС живого древостоя в 1999 г. и 10% в 2001).

Таким образом, в условиях ненарушенного первого яруса, основные характеристики древостоя изменились слабо.

Левый берег, древостой

На левом берегу пруда осины в древостое было меньше, чем на правом. К 1999 г. из-за избирательного вывала бобрами КС и СПС осины сократились на 58 и 52%, а всего древостоя на 11 и 22% (табл. 7.3). Средний диаметр сгрызенных бобрами осин на левом берегу составил 39.67 ± 3.73 см ($n=9$), минимальный – 22, максимальный – 51 см. Средний диаметр оставшихся – 40.80 ± 6.84 см ($n=5$). Различия средних диаметров сваленных бобрами осин на левом и правом берегах достоверны ($W, P=0.03$). Средний диаметр берез в прибрежной полосе левого берега – 32.23 ± 2.34 см ($n=13$).

Таблица 7.3.

Изменения основных характеристик древостоя (КС в шт./га, СПС в м²/га)
на левом берегу (35 площадок)

Порода	П-р	Живой древостой			Сухостой	
		До бобров	1999	2001	1999	2001
Осина	КС	80±29	34±17	23±14	34±15	29±15
	СПС	10.87±3.83	5.19±2.55	3.92±2.24	4.91±2.47	4.59±2.37
Береза	КС	74±20	74±20	34±15	80±29	91±31
	СПС	6.43±2.21	6.43±2.21	3.71±1.87	4.45±1.70	5.41±1.92
Ель	КС	257±53	257±53	229±52	314±55	183±42
	СПС	6.71±1.73	6.71±1.73	6.29±1.71	6.91±1.33	3.73±1.09
Всего	КС	440±79	394±67	303±63	446±75	309±61
	СПС	25.58±5.55	19.90±4.02	15.25±3.56	16.93±3.37	13.96±3.15

Примечание: П-р – параметр.

На левом берегу важным фактором оказалось подтопление почв водами бобрового пруда. Уже к 1999 г. СПС сухостоя составила 85% таковой живого древостоя. До 1999 г. в сухостое и по КС, и по СПС преобладала ель, представленная на левом берегу в основном молодыми деревьями. Второй переучет показал, что после ухода бобров и частичного разрушения плотины, процесс усыхания и распада древостоя ускорился. Прежде всего, происходило сокращение КС осины и березы на 31 и 54% и менее интенсивное выпадение ели (табл. 7.3). Изменилась и структура сухостоя. Сухостой быстро выпадал: КС сократилось на 31%, СПС на 18%, но его относительный показатель увеличился до 92%. По-прежнему наиболее многочисленной породой в сухостое осталась ель, но по СПС теперь доминировала береза (табл. 7.3).

Таким образом, на левом берегу не трофическое воздействие бобров, а сильное подтопление почв оказало решающее воздействие на изменение структуры древостоя. Быстрое усыхание древостоя и его распад начались сразу же после сооружения плотины и продолжались после ухода бобров и частичного дренирования участка.

Подрост и подлесок, правый берег, первая зона

В 1999 г. наиболее обильными были липа, рябина, осина и смородинка колосковая. В 2001 г. отмечено увеличение КС подроста и подлеска на 15% ($W, P=0.054$) (табл. 7.4). При этом произошла и смена доминантов: в 2001 г. наиболее многочисленными были липа, рябина, черная ольха и береза. Отметим, что КС березы увеличилось в 1.9 раза, а черной ольхи – в 2.4 раза. Однако увеличение КС черной ольхи происходило только в 15-м полосе вокруг пруда, а березы на расстоянии до 25 м.

КС рябины, осины, ели увеличилось на 8, 16 и 20% соответственно. КС липы, крушины и черемухи почти не изменилось, а все остальные породы были немногочисленными, что не позволяет сделать каких-либо однозначных выводов.

В первой зоне в 1999 г. лоси повредили 22% стволиков подроста и подлеска, в 2001 г. – 16% (табл. 7.4).

Таблица 7.4.

Характеристика подроста и подлеска первой зоны (27 площадок)

Порода	1999		2001	
	стволиков на 1 га	повреждено лосем, %	стволиков на 1 га	повреждено лосем, %
Липа	9111±3200	нет	8741±3147	нет
Рябина	3704±1044	66	4000±1135	63.0
Смородина колоск.	2074±1857	нет	1556±1410	нет
Осина	1852±640	57.7	2148±747	34.5
Береза	1259±502	нет	2370±834	6.3
Ольха черная	1259±586	17.7	2963±1132	нет
Черемуха	741±429	70	667±465	44.4
Крушина	370±214	60	370±214	20
Ель	370±186	40	444±163	нет
Жимолость	222±222	нет	444±444	нет
Роза коричная	74±74	нет	269±296	нет
Ива козья	74±74	нет	444±308	нет
Итого	21259±3756	22.0	24443±3315	15.5

Подрост и подлесок, правый берег, вторая зона

В условиях ненарушенного лесного полога второй зоны доминантами в подросте и подлеске как в 1999, так и в 2001 гг. оставались осина, липа, рябина, ель (табл. 7.5). Общее КС к 2001 г. сократилось на 10% ($W, P=0.057$). Это сокращение произошло, прежде всего, за счет осины (на 23%) и ели (на 12%). Береза, крушина, жимолость немногочисленны, что не позволяет сделать однозначных выводов об изменении их численности.

Во второй зоне в 1999 г. лоси повредили 17% стволиков всех пород, в 2001 г. – 30% (табл. 7.5).

Таким образом, в условиях ненарушенного бобром лесного полога в подросте наблюдается некоторое сокращение общего количества стволиков, но их относительное обилие остается неизменным. В нарушенной бобрами первой зоне, подроста и подлеска меньше, чем во второй, однако, наблюдается увеличение количества стволиков подроста, особенно – березы и черной ольхи.

Таблица 7.5.

Характеристика подроста и подлеска второй зоны (22 площадки)

Порода	1999		2001	
	стволиков на 1 га	повреждено лосем, %	стволиков на 1 га	повреждено лосем, %
Осина	13091±4474	18.8	10091±3179	61.3
Липа	10273±2202	1.8	9909±4832	0
Рябина	8000±2202	40.9	8364±2544	38.0
Ель	3182±1066	Нет	2818±839	Нет
Жимолость	364±364	Нет	272±272	Нет
Крушина	182±125	50	273±199	66.7
Волчье лыко	91±91	Нет	0	Нет
Береза	0	0	91±91	Нет
Итого	35182±5629	17.1	31818±5581	30.0

Подрост и подлесок, левый берег

В 1999 г. наиболее обильными породами подроста и подлеска на левом берегу были береза, рябина, осина и крушина (табл. 7.6). При повторном пересчете 2001 г. отмечено увеличение общего КС на 46% ($W, P=0.086$) (табл. 7.6). На 12% сократилось КС рябины, на 19% – осины, на 30% ели, но, более чем вдвое увеличилось КС березы ($W, P<0.05$), в 3 раза – черной ольхи ($W, P=0.05$), более чем в 2 раза – ивы. Наиболее многочисленными в 2001 г. были береза, рябина, осина и черная ольха.

На левом берегу в 1999 г. лоси повредили 28% стволиков подроста и подлеска, в 2001 г. – 17% (табл. 7.6).

Отметим, что береза и черная ольха, быстро увеличивающие свою численность, встречаются уже на всем протяжении трансект (рис. 7.4).

Таким образом, и на левом берегу условия развития подроста тоже достаточно сложные. С одной стороны, продолжается распад первого яруса обусловленный, главным образом, подтоплением почв водами бобрового пруда, с другой стороны, сохраняются постоянная трофическая нагрузка лосей. Увеличение общего КС подроста сопровождается сокращением КС рябины, осины, ели и значительным увеличением КС березы, черной ольхи, ив.

Березняк-осинник зеленомошно-черничный Древостой

Характеристика живого древостоя в поселении на р. Ятвина приведена в табл. 7.7. Сухостоя в первой зоне было 384 ± 93 шт.га⁻¹ и его СПС составила 5.58 ± 1.31 м².га⁻¹, во второй – 193 ± 35 шт.га⁻¹ и 3.17 ± 0.78 м².га⁻¹; по обоим показателям различия между зонами не были достоверными.

Таблица 7.6.

Характеристика подроста и подлеска на левом берегу (35 площадок)

Порода	1999		2001	
	стволиков на 1 га	повреждено лосем, %	стволиков на 1 га	повреждено лосем, %
Береза	6857±1836	7	15257±3936*	4
Рябина	5886±2569	52	5200±2358	43
Осина	3543±935	34	2857±697	52
Крушина	1200±435	24	1257±385	14
Ольха черная	743±385	8	2286±720*	нет
Ель	971±311	нет	686±317	нет
Ива sp.	629±383	50-86	1371±400	33-50
Смородина черная	57±57	нет	114±114	нет
Ольха серая	57±57	нет	0	нет
Итого	19943±3301	28.0	29028±4428	17

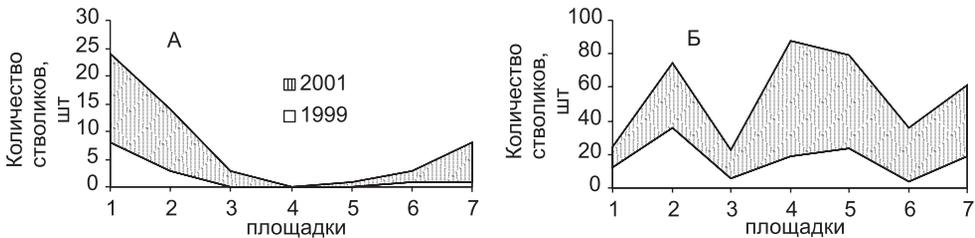
Примечание: * – различия достоверны при $P < 0.05$.

Рис. 7.4. Изменение обилия черной ольхи (А) и березы (Б) в 1999 и 2001 г. по мере удаления от уреза воды (по всем трансектам левого берега).

После семи лет кормодобывающей деятельности бобров густота древостоя сократилась на 21% (или на 354 шт.·га⁻¹, в том числе на 315 осин и 39 берез). Осина изымалась наиболее интенсивно: ее КС и СПС сократились вдвое (табл. 7.7). Изъятие березы было менее интенсивным: число деревьев на 1 га сократилась на 11%, а СПС только на 5%.

Средний диаметр сгрызенных бобрами осин в первой зоне составил 25.46±1.19 см, минимальный – 12.0 см, максимальный 46.0 см ($n=39$). Из оставшихся в древостое первой зоны осин 67% относятся к категории частично поврежденных бобрами. Их средний диаметр 23.46±1.32 см ($n=26$). Средний диаметр нетронутых бобрами осин в первой зоне составил 24.75±2.09 см ($n=12$). Различия между этими тремя группами осин не были значимыми.

Таблица 7.7

Основные характеристики живого древостоя поселения на р. Ятвина:
 зона с бобровыми погрызами (первая) – 26 площадок,
 зона без погрызов (вторая) – 28 площадок.

Порода	Зона 1, до бобров (реконструкция)	Зона 1, после бобров	Зона 2
КС – стволов на 1 га			
Осина	592±86	277±63*	250±74
Береза	354±107	315±99	393±98
Ель	723±87	723±87	700±82
Сосна	39±16	39±16	86±35
Итого	1708±110	1354±114**	1429±99
СПС – сумма площадей сечений, м ² /га			
Осина	30.68±4.29	14.12±3.07*	14.26±3.20
Береза	10.22±3.11	9.72±3.08	13.54±3.51
Ель	16.11±3.20	16.11±3.20	15.56±3.02
Сосна	3.94±1.63	3.94±1.63	4.74±1.82
Итого	60.95±4.73	43.89±4.38**	46.3±3.79

*Различия достоверны при $P < 0.01$. ** Различия достоверны при $P < 0.001$.

Средний диаметр сгрызенных бобрами берез в первой зоне составил 11.5 ± 1.50 см ($n=2$). К категории частично поврежденных относится 24% из оставшихся в древостое берез со средним диаметром 18.43 ± 3.21 см ($n=7$). Нетронутые бобрами березы были немного толще 18.60 ± 1.69 см ($n=30$), но различия были недостоверными.

Другие (не бобровые) повреждения деревьев были немногочисленны: в первой зоне лоси повредили кору у 3% елей, и еще у 15% елей кора была ободрана падавшими древесными стволами; во второй зоне отмечено только повреждение лосями коры у 2% елей.

Таким образом, интенсивная трофическая деятельность бобров в березняке-осиннике привела к сокращению густоты древостоя, повреждению большинства оставшихся осинных деревьев, изменению состава древостоя – осина больше не является преобладающей породой.

Подрост и подлесок

Видовой состав подроста и подлеска в обеих зонах был примерно одинаков (табл. 7.8). В первой зоне подрост и подлесок были гуще, чем во второй, но эти различия не были достоверными (табл. 7.8). В первой зоне в подросте было достоверно ($W, P < 0.001$) больше осины, во второй

зоне отсутствовала береза, но было достоверно ($W, P < 0.001$) больше ели. Прочих пород было несколько больше во второй зоне, но эти различия не были значимыми (табл. 7.8).

Таблица 7.8.

Характеристика подроста и подлеска (стволиков на 1 га) и интенсивности его повреждения фитофагами (% от общего числа учтенных стволиков) в поселении на р. Ятвина

Порода	Зона 1 (78 площадок)			Зона 2 (84 площадки)		
	Всего на 1 га	Повреждены, %		Всего на 1 га	Повреждены, %	
		лосем	зайцем		лосем	зайцем
Осина	11539±1853	27.1	1.8	3667±547*	20.1	0.6
Береза	3026±1948	0.8	Нет	0		
Ель	2026±362	1.3	>>	4786±518*	Нет	Нет
Рябина	2846±787	26.1	0.9	3881±665	25.2	0.6
Черемуха	179±98	11.4	Нет	833±303	Нет	Нет
Можжевельник	51±51	Нет	>>	71±53	>>	>>
Итого	19667±2578	19.9	1.2	13238±1167	14.0	1.0

*Различия достоверны при $P < 0.001$.

В первой зоне от подтопления водами пруда погибло некоторое количество елей, растущих по кромке воды или по микропонижениям, но в полосе шириной до 10 м стала активно заселяться береза. Отметим, что многочисленные в первой зоне осины представлены стволами высотой не более 1 м, березы – до 0.5 м, и только ель в подросте представлена всем спектром высот.

Бобры подрост и подлесок не повреждали, несмотря на то, что осина была довольно многочисленна. Интенсивность повреждений подроста и подлеска зайцем-беляком очень мала и примерно одинакова в обеих зонах (табл. 7.8).

Таким образом, в подросте первой зоны, по сравнению со второй, отмечается быстрое увеличение КС осины и вселение березы.

Березняк травяно-сфагновый Древостой

Характеристика живого древостоя в бобровом поселении на р. Искре приведена в табл. 7.9. Сухостоя было учтено довольно много: 1730 ± 232 шт.га⁻¹ и его СПС составила 14.68 ± 2.04 м².га⁻¹. Так же, как и в живом древостое, в сухостое преобладала береза.

Таблица 7.9.

Характеристика живого древостоя в бобровом поселении на р. Искре

Порода	До бобров	После бобров
Число стволов на 1 га		
Береза	5351±304	3449±260*
Сосна	43±21	43±21
Итого	5394±300	3492±257*
Сумма площадей сечений, м ² /га		
Береза	35.22±2.27	25.41±1.89*
Сосна	0.66±0.36	0.66±0.36
Итого	35.88±2.19	26.07±1.82*

* Различия достоверны при $P < 0.001$.

В результате деятельности бобров произошло достоверное сокращение общей густоты древостоя на 35% (1902 шт.·га⁻¹) и суммы площадей сечений на 27% (табл. 7.9). Все изменения произошли исключительно за счет березы, сосну бобры не валили. Из оставшихся в древостое берез 38% деревьев относятся к категории частично поврежденных бобрами. Среди сухостоя 40% берез также были частично повреждены бобрами, то есть засохли уже после того, как их повредили бобры. Значительная густота древостоя и примерно равная удаленность берез от кромки воды (не далее 20 м) позволят сравнить распределение по ступеням толщины всех берез древостоя и деревьев, сваленных бобрами (табл. 7.10).

Результаты такого сравнения показывают, что бобры были избирательны ($\chi^2 = 17.457$; $P < 0.05$) по отношению к размерам подгрызаемых берез: они явно предпочитали более тонкие деревья диаметром до 7 см и менее охотно грызли деревья толще 10 см (табл. 7.10).

Подрост и подлесок

Характеристика подроста и подлеска приведена в табл. 7.11. Трофическое воздействие бобров привело к достоверному (W , $P < 0.01$) сокращению густоты подроста, что произошло вследствие подгрызания бобрами березы. Еще 12% стволиков березы относятся к категории “частично поврежденных” бобрами. Ива была немногочисленна, но ее активно объедали лоси (67% от общего количества стволиков). Зайцы объели только 1% берез в подросте.

Крушина входит в список кормовых растений бобра, но столь редко употребляется в пищу, что ее можно и не считать кормовым объектом (Шилов, 1952).

Таким образом, интенсивная трофическая деятельность бобров в березняке травяно-сфагновом привела к избирательному изъятию

Таблица 7.10.

Распределение деревьев березы по ступеням толщины
(в %% от общего числа) в поселении на р. Искре

Ступени толщины, см	Полностью сгрызенные (n=352)	Все деревья до бобров (n=990)
≤5	14.49	9.09
6	28.97	18.79
7	15.06	12.32
8	12.22	13.64
9	6.53	8.69
10	8.52	12.83
11	3.98	6.16
12	4.83	7.68
13	2.27	4.75
≥14	3.13	6.05

Таблица 7.11

Характеристика подроста и подлеска
в бобровом поселении на р. Искре

Порода	Число стволиков на 1 га	
	до бобров	после бобров
Береза	10108±1804	8811±1771*
Ива	162±91	162±91
Крушина	4973±1122	4973±1122
Сосна	432±330	432±330
Итого	15676±2398	14378±2363*

*Различия достоверны при $P < 0.01$.

более тонких деревьев, увеличению количества сухостоя и изъятию некоторого количества стволиков березы в подросте.

Состояние кормовой базы бобров в поселениях, прошедших несколько циклов заселения и забрасывания

Древостой

Результаты перечета для древостоя (стволы более 10 см) приведены в табл. 7.12. Древостои всех трех поселений различаются по количеству стволов (КС) более чем в 4 раза, а по сумме площадей сечений (СПС) – более чем в 6 раз.

Самый бедный и наиболее разрушенный древостой отмечен в поселении В35: здесь остались только относительно некрупные

(табл. 7.13) деревья черной ольхи и березы. В поселении В326 древостой сложен 7 видами, из которых самые многочисленные: липа и ель (табл. 7.12), – представлены относительно молодыми деревьями (табл. 7.13). Ольха черная и береза представлены крупными деревьями (табл. 7.13), оставшимися от первоначального древостоя, ныне разрушенного бобрами.

Таблица 7.12.

Характеристика древостоя (КС в шт./га, СПС в м²/га)
в брошенных поселениях, прошедших несколько циклов заселения

Порода	Поселение В334		Поселение В326		Поселение В35	
	КС	СПС	КС	СПС	КС	СПС
Береза	87±32	4.74±2.12	54±23	5.92±2.63	20±9	0.37±0.18
Ольха черная	76±22	5.91±2.04	23±13	1.52±1.01	76±25	2.74±0.93
Липа	201±48	7.34±2.14	78±32	3.68±1.59		
Ель	33±15	2.46±1.33	78±26	2.09±0.83		
Клен	11±8	0.66±0.59	8±8	0.10±0.10		
Вяз	5±5	0.33±0.33				
Ольха серая	5±5	0.11±0.11				
Рябина			8±8	0.09±0.09		
Осина					4±4	0.46±0.46
Итого	418±70	21.55±3.90	248±61	13.40±3.83	100±29	3.56±1.05

Таблица 7.13

Средний диаметр (в см) ±SE (n)
многочисленных деревьев толще 10 см

Порода	Поселение В334	Поселение В326	Поселение В35
Береза	25±2 (16)	36±4 (7)	15±2 (5)
Ольха черная	30±2 (14)	32±6 (4)	19±3 (10)
Ель	29±5 (6)	17±2 (10)	
Липа	20±2 (37)	23±3 (10)	

В поселении В334 древостой наиболее богат как по количеству слагающих его видов, так и по КС и СПС. При этом самая многочисленная порода – липа представлена некрупными молодыми деревьями, а оставшиеся от прежнего древостоя береза, ольха черная и ель представлены относительно крупными деревьями (табл. 7.13).

При разном составе древостоя и разной степени его разрушения все три поселения объединяет полное отсутствие древесных кормов

бобров: осина практически отсутствует (но пни сгрызенных бобрами осин многочисленны во всех поселениях!), а береза представлена крупными деревьями.

Подрост и подлесок

Характеристика подроста-подлеска (стволы меньше 10 см) приведена в табл. 7.14.

Таблица 7.14.

Характеристика подроста-подлеска (диаметр менее 10 см),
КС в шт./га, СПС в м²/га

Порода	Поселение В334		Поселение В326		Поселение В35	
	КС	СПС	КС	СПС	КС	СПС
Береза	810±195	0.43±0.14	1636±342	0.53±0.12	3434±265	2.89±0.27
Ива	14516±2471	1.63±0.25	403±148	0.09±0.04	2614±420	0.54±0.09
Лещина	1467±351	0.55±0.16	1558±435	0.51±0.16		
Клен	1217±207	0.45±0.09	450±157	0.30±0.15		
Ольха черная	1179±216	0.88±0.16	1736±323	1.33±0.28	378±79	0.38±0.09
Ольха серая	277±206	0.02±0.02	674±206	0.36±0.12	193±68	0.13±0.07
Крушина	98±56	0.04±0.03			759±152	0.17±0.04
Липа	2418±371	2.32±0.44	1713±472	0.59±0.16	72±50	0.01±0.00
Вяз	364±151	0.08±0.02	1605±291	0.25±0.06		
Дуб	130±100	0.01±0.01	225±210	0.02±0.02	32±32	0.00±0.00
Ель	359±88	0.39±0.11	364±124	0.62±0.24	40±19	0.02±0.01
Жимолость	402±157	0.05±0.02	388±199	0.05±0.03		
Калина	54±37	0.01±0.01	39±28	0.00±0.00		
Осина	33±13	0.00±0.00	16±11	0.00±0.00	88±33	0.05±0.03
Рябина	152±41	0.05±0.02	426±126	0.19±0.09	40±17	0.02±0.01
Смородина черная	11±11	0.00±0.00	70±46	0.01±0.00	32±23	0.00±0.00
Черемуха	11±11	0.00±0.00	54±35	0.02±0.01		
Ясень	16±12	0.00±0.00				
Сосна					8±6	0.00±0.00
Яблоня					24±24	0.00±0.00
Итого	23516±2452	6.91±0.59	11357±1035	4.88±0.53	7715±609	4.22±0.35

Все три поселения различаются как по составу, так и по обилию тонких стволов. Меньше всего пород (14) и наименьшее КС отмечено в поселении В35. Больше всего пород (18) – в поселении В334. Различия по КС в 3 раза, по СПС – в 1.6 раза.

Для главных кормов бобра во всех трех обследованных поселениях нужно отметить чрезвычайно малое количество стволиков осины (16–88 шт./га, табл. 7.14), тогда как две другие главные породы – ива и береза – более многочисленны. В поселении В35 они составляют 80% от общего КС и 82% от СПС, в поселении В326 – 18 и 13%, в поселении В334 – 65 и 30% соответственно. И ива, и береза представлены, главным образом, тонкими стволиками диаметром менее 1 см. Так, в поселении В334 89% стволиков ивы, в поселениях В326 – 76% и В35 – 37% стволиков березы диаметром до 1 см.

При этом, если для всего яруса подроста-подлеска характерны относительно невысокие значения коэффициента агрегированности K_A , то ива и береза крайне неравномерно распределены в пространстве и имеют высокие показатели коэффициента агрегированности (табл. 7.15).

Таблица 7.15.

Коэффициенты агрегированности ($K_A \pm SE$) общего количества стволиков, ивы и березы в подросте и подлеске

№ поселения	K_A общий	K_A ива	K_A береза
В334	0.15±0.03	0.57±0.04	0.83±0.03
В326	0.07±0.02	0.86±0.03	0.67±0.04
В35	0.20±0.03	0.67±0.03	0.31±0.03

Таким образом, при меньшем КС и меньшей СПС в поселении В35 доля предпочитаемых кормов больше, кроме того, они равномернее распределены по поселению и представлены более толстыми стволами.

7.3. Обсуждение

Интенсивность и избирательность потребления бобрами древесно-кустарниковых кормов в период первого заселения

Представленные материалы характеризуют разные по возрасту, составу и местоположению древостои под воздействием жизнедеятельности бобров. На правом берегу пруда в кв. 161-162, на р. Ятвина и на р. Искре бобры воздействовали на прибрежные леса главным образом через кормодобывание. На левом берегу пруда в кв. 161-162 главным фактором, определившим изменения структуры древостоев, было подтопление водами бобрового пруда. Наконец в трех брошенных поселениях ПЛБС охарактеризовано конечное состояние древостоев, подвергшихся воздействию бобров в течение нескольких циклов заселения.

Наиболее сильное влияние кормодобывания бобров проявилось в тех насаждениях, где в древостое преобладала осина. Чем больше была

доля осины, тем интенсивнее ее использовали бобры. В кв. 161-162 за 5 лет активного кормодобывания СПС древостоев вокруг всего пруда сократилась на 26%, а на р. Ятвине за 7 лет – на 38%. Эти данные вполне согласуются с результатами, полученными на двух бобровых прудах в Миннесоте, где в течение 4 и 6 лет кормодобывания произошло сокращение СПС на 20 и 43% (Johnston, Naiman, 1990), но меньше чем на озере Щучьем, где за 7 лет обитания бобров от осины осталось только 16% ее первоначального запаса (Соловьев, 1991). Скорость потребления осины бобрами зависит и от количества бобров в поселении, и от запасов осины: чем больше запас, тем интенсивнее он расходуется. Ежегодно бобры могут изымать до 13.0–27.7% доступного им общего запаса древостоя в осиннике (Дворников, Дворникова, 1986; Соловьев, 1991). Предпочтение осины бобрами настолько велико, что его можно считать не только видовым, но и родовым признаком (Соловьев, 1991). Однако, «осиновая фаза» в жизни бобрового поселения кратковременна и переходяща. Сочетание «бобр+осина» неизбежно приводит к исчезновению последней (Hall, 1960). Быстрое разрушение осиновых древостоев обусловлено не только тем, что осина наиболее предпочитаемый корм, но и невысокой эффективностью использования сваленных деревьев, в среднем 27.3% (Бородина, 1956). От деревьев диаметром более 20 см используется менее 30% коры, при этом, чем больше диаметр дерева, тем меньше коры используется (Aldous, 1938). Аналогичные результаты получены и в Ильменском заповеднике: в насаждениях с доминированием осины в отход уходило в 6.1 раза больше биомассы, чем потреблялось в пищу (Дворников, Дворникова, 1986).

Средний диаметр сгрызенных осин в бобровых поселениях ДГЗ составил: на правом берегу пруда в кв. 161-162 – 29.80 ± 1.17 см ($n=35$); на левом берегу того же пруда – 39.67 ± 3.73 см ($n=9$); в березняке-осиннике – 25.46 ± 1.19 см, ($n=39$). То есть это были деревья с относительно небольшим количеством реально доступного корма, что вынуждало бобров постоянно подгрызать новые деревья и приводило к быстрому истощению имеющихся запасов осины и разрушению древостоев. Примечательно, что размерной избирательности бобров по отношению к диаметру сгрызенных осин не проявилось: средний диаметр сгрызенных деревьев не отличался от такового оставшихся.

Наконец, в 3 брошенных поселениях ПЛБС, прошедших несколько циклов заселения, степень разрушения древостоя была самой разной (табл. 7.12), но все поселения объединяло отсутствие осины в древостое. Быстрое изъятие осины из древостоев в бобровых поселениях характерно для всего ареала обоих видов бобров (Бородина, 1960; Дворников, Дворникова, 1986; Соловьев, 1991; Hall, 1960; Barnes, Mallik, 2001).

Береза занимает в рационе бобров особое место. Удельный вес березы более заметен в питании бобров северных популяций (Дьяков, 1975), но и в средней полосе, при отсутствии осины, береза играет первостепенную роль в осенне-зимнем питании бобров (Соловьев, 1964). В трех обследованных поселениях ДГЗ бобры демонстрировали четко выраженную размерную избирательность по отношению к березе. Так, в квартале 162 они совсем не валили берез из-за их крупных размеров. В первой зоне правого берега средний диаметр берез был 24.05 ± 2.34 , на левом берегу – 32.23 ± 2.34 см. В березняке-осиннике неподгрызенные бобрами березы были толще (средний диаметр 18.60 ± 1.69 см), чем частично поврежденные (18.43 ± 3.21) или сгрызенные (11.50 ± 1.50). Однако эти различия еще не были достоверными. И, наконец, на р. Искре, в березняке травяно-сфагновом, бобры оказывали статистически значимое предпочтение березам с диаметром ствола до 7 см и менее охотно грызли березы толще 10 см (табл. 7.10). По данным других авторов бобры также предпочитают более тонкие березы. Так, в Лапландском заповеднике 95% сгрызенных бобрами берез были диаметром до 20 см (Семенов-Тянь-Шанский, 1938), а по другим данным 81% сгрызенных берез были толщиной 2–6 см (Катаев, Брагин, 1986). Если пересчитать данные В.Я. Каньшиева (1983), то и в его случае бобры в Ленинградской области оказывали предпочтение березам с толщиной ствола 12 см и менее (χ^2 , $P < 0.001$). Калорийность коры березы (по содержанию переваримой энергии в ккал/кг) даже выше, чем осиневой коры (Зарипов, Юшина, 1976). Но, по-видимому, сам процесс подгрызания и «разделки» крупных березовых стволов требует столь больших энергетических затрат, что бобры предпочитают валить более тонкие. Затраты времени на заготовку корма являются важным фактором определяющим избирательность бобров по отношению к размеру стволов (Fruхell, Doucet, 1991).

За 10 лет непрерывного обитания бобров в березняке травяно-сфагновом отмечено достоверное (W , $P < 0.001$) сокращение густоты древостоя на 35% и СПС на 27%, что меньше, чем в древостоях с участием осины. Скорость потребления бобрами березы зависит от ряда факторов. В пересчете на одного бобра в березняках изымается и потребляется меньше древесно-веточных кормов, чем в осинниках; неиспользуемая масса кормов в березняках ниже, чем в осинниках и в среднем составляет 13.6% от количества изъятых бобрами кормов; в поселениях с развитой водно-болотной растительностью древесно-веточных кормов потребляется меньше (Дворников, Дворникова, 1986). Непрерывное десятилетнее обитание бобров в березняке травяно-сфагновом стало возможным в силу удачного сочетания двух важных факторов: густого березового древостоя, представленного

молодыми деревьями оптимального размера, и хорошо развитой водно-болотной растительности.

Бобры – фитофаги с центральным местом кормежки по мере удаления от которого кормовое предпочтение определяется не только видом дерева или кустарника, но и его размерами, удаленностью, энергетическими затратами на подгрызание и транспортировку корма к воде (Jenkins, 1980; Pinkowski, 1983; Fryxell, Doucet, 1991; McGinley, Whitham 1985). Взаимосвязь «размер-расстояние» может быть разной для разных пород, а избирательность бобров может изменяться по сезонам года, поселениям, разным участкам в пределах одного пруда (Jenkins, 1975, 1980). Бобры, по мере удаления от воды, могли предпочитать более мелкие стволы в насаждениях с более крупными деревьями (Jenkins, 1980; Pinkowski, 1983); не оказывать какого-либо предпочтения размерам подгрызаемых деревьев (Belovsky, 1984; Klenner-Fringes, Schröpfer, 2000); предпочитать более крупные стволы в насаждениях из тонких стволов (McGinley, Whitham, 1985; Gallant et al., 2004; Haarberg, Rosell, 2006) или предпочитать деревья среднего размера (Raffel et al., 2009). По мере удаления от воды бобры могли быть более избирательными в отношении видов (Pinkowski, 1983; Gallant et al., 2004; Raffel et al., 2009), предпочтение могло не изменяться (Haarberg, Rosell, 2006) или варьировать в зависимости от удаления от кромки воды (Raffel et al., 2009).

Наши данные по осине в осиннике липовом и березняке-осиннике показывают только предпочтение осины, но не показывают избирательности по размерам подгрызаемых деревьев или по их удалению от воды. Сходное отмечено и для канадского бобра в Калифорнии (Hall, 1960). Наши данные по березе, показывают явное предпочтение более тонких стволов.

Изменчивая структура избирательности бобров есть отражение адаптивных возможностей этих животных. Бобрам приходится заселять самые разные водоемы, с разным составом древесно-кустарниковых кормов, разными размерными характеристиками деревьев, степенью концентрации и удаленности от воды. Кроме того, поселения могут значительно отличаться и по запасу, и по видовому составу другого важного корма – травянистой водной и прибрежной растительности. К тому же бобрам приходится заселять местообитания повторно, после нескольких циклов заселения, а их возможности изменения среды обитания быстро исчерпываются. Не имея возможности переселиться на незанятые участки, или преобразовать уже заселенные, 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.

Тем не менее, во всем многообразии вариантов кормодобывающего поведения бобров и вариантов ответа прибрежных местообитаний, две закономерности прослеживаются довольно отчетливо. Во-первых, почти полностью и относительно быстро истребляется осина. Во-вторых, существует четко выраженный градиент кормодобывания, который выражается в том, что подавляющая часть сгрызенных бобрами деревьев находится на расстоянии не более 30-50 м от кромки воды.

Существует несколько причин, по которым бобры не могут расширить зону заготовки кормов.

1) У бобров существует определенный стереотип кормодобывающего поведения (Fryxell, 1992).

2) Действуют жесткие временные и энергетические ограничения, и по мере удаления от воды резко падает скорость получения кормов (Belovski, 1984).

3) Проявляется регулирующая роль хищников. При появлении волчьего запаха на тропах частота появления бобров на этих тропах снижалась на 95% (Severud et al., 2011). Бобрам приходится выбирать компромиссные решения между стремлением максимально быстрого получения энергии и сведения к минимуму риска подвергнуться нападению хищника (Basey, Jenkins, 1995).

4) Действуют температурные ограничения, связанные с чрезмерным нагреванием (или охлаждением) животных (Barnes, Mallik, 2001).

5) Это результат специфики древесных растений, наклоненных к воде и имеющих больше ветвей, чем растения на удалении от воды (Barnes, Mallik, 2001).

В литературе встречаются сведения о дальних наземных переходах бобров за осиной на 60–188 м (Northcott, 1971; Müller-Schwarze, Schulte, 1999; Горшков и др., 2001). Но, такие случаи немногочисленны и встречаются в двух ситуациях. Прежде всего, в условиях, когда осина не была основой древесно-кустарниковых кормов (Northcott, 1971; Nolet et al., 1994; Горшков и др., 2001). В таких ситуациях дальние вылазки за осиной могут быть обусловлены получением дефицитных элементов питания и микроэлементов. Во втором варианте, а именно на р. Таденке (см. главу 4) и в национальном парке Аллегейни (Müller-Schwarze, Schulte, 1999) дальние наземные перемещения бобров отмечены в «климаксных» неэксплуатируемых популяциях (старых колониях), которые вследствие непрерывного многолетнего обитания заметно истощили кормовую базу, а крупные хищники отсутствуют. Во всех других случаях анализ литературы и собственные наблюдения показывают наличие четко выраженного градиента кормодобывания бобров распространяющегося на далее 50 м от воды.

Влияние подтопления на структуру древостоев

Затопление и подтопление прибрежных лесов – гораздо более важный фактор, влияющий на структуру прибрежных лесов, нежели кормодобывание (Remillard et al., 1987; Нувönen, Nummi, 2008). Однако масштабы затопления и подтопления и реакция растительности зависят от стадии развития бобровых популяции и проявляются в полной мере уже после достижения максимальных значений численности и плотности населения (Broschart et al., 1989; Johnson, Naiman, 1990a; Naiman et al., 1994; Host, Meysembourg, 2008). Поэтому, во время первого цикла заселения реакция растительности заметна не во всех подтопленных лесах. В 3 поселениях ДГЗ затопление и подтопление ярко прослеживалось на левом берегу пруда в квартале 161-162. Здесь наблюдался и распад древостоя, и увеличение абсолютного и относительно количества сухостоя (табл. 7.3). Усыхание древостоя левого берега происходило в соответствии с общими закономерностями вторичного заболачивания лесов: “... процесс вторичного разрушения древостоя при прогрессивном заболачивании вначале характеризуется усыханием значительного количества угнетенных, преимущественно мелких деревьев, а затем – усыханием большинства деревьев во всех ступенях толщины, при полной гибели более крупных деревьев. Дольше всех остаются живыми деревья тонкомерных и средних ступеней толщины” (Вомперский, 1968, с. 119). Если вначале на левом берегу активнее усыхали тонкомерные ели, то затем наблюдалось активное усыхание и выпадение крупных деревьев осины и березы (табл. 7.3). В Финляндии, разрушение подтопленных и затопленных канадскими бобрами прибрежных лесов происходило аналогично (Нувönen, Nummi, 2008).

Взаимодействия с конкурентами

Основные конкуренты бобров – мышевидные, копытные, зайцы, ондатра (Дежкин и др., 1986; Jenkins, Busher, 1979). Из копытных самым главным является лось. Лосята объедают до 80% коры подгрызенных бобрами осин, в результате сваленные деревья теряют всякую ценность для бобров. Бобровые местообитания также излюбленные места жировок лосей, где они не только поедают кору и листья деревьев и кустарников, но и водные растения (Данилов и др., 2007). Концентрация лосей в местах бобровых «рубков» приводит к изъятию в результате кормодобывания до 35.5% годовичного прироста молодняков. Лось, используя осиновые молодняки на бобровых «вырубках» нарушает естественное возобновление предпочитаемых бобрами кормов (Дворников, Дворникова, 1986). На обследованных трех поселениях ДГЗ наиболее заметным было влияние лосей в квартале 161-162. Здесь лосята не только регулярно

объедали кору у сваленных бобрами осин, они постоянно находились в бобровом поселении и оказали заметное влияние не только на подрост и подлесок, но и на древостой. Половина елей в древостое первой зоны были повреждены или падавшими осиновыми стволами, или лосями. Лося сильнее всего повреждают ель в лучших условиях произрастания, выбирают лучшие экземпляры, и максимальное количество повреждений приходится на деревья диаметром 12–16 см (Смирнов, 1987). То есть интенсивное повреждение лосями елей в первой зоне процесс закономерный. Это подтверждают и эксперименты по частичной или полной вырубке лиственных пород с сохранением тонкомера и подраста ели. После проведения таких рубок лося наносят елям особенно сильные повреждения, несмотря на обилие поваленных осиновых стволов. Через поврежденные участки коры проникают насекомые-вредители, происходит заражение комлевой и стволовыми гнилями, нарушается механическая прочность древесины, чему способствуют насекомые и дятлы, и, в результате, при сильных ветрах ели ломаются в области погрыза (Смирнов, 1987). Таким образом, на «бобровой лесосеке» в осиннике липовом некоторое (пока статистически незначимое) сокращение КС елей в первой зоне уже наблюдается и можно ожидать их дальнейшего выпадения. В подросте и подлеске на обоих берегах пруда лося объедали до 30% стволиков.

В поселении на р. Ятвине, в березняке осиннике, лося повреждали до 19% стволиков подроста и подлеска. Наиболее сильно от них страдали осина (повреждено 27.8% стволиков) и рябина (26.1%). В березняке травяно-сфагновом лося интенсивно повреждали (67%) только немногочисленные ивы.

Таким образом, бобры, регулярно подгрызая осины, создавали «кормовое пятно» привлекавшее лося которые, в свою очередь оказывали заметное влияние на состояние подроста и подлеска в бобровых поселениях. При высоких плотностях населения конкуренция со стороны копытных, как показывают результаты некоторых североамериканских исследований, может быть причиной глубокой депрессии численности бобровых популяций (Ripple, Beschta, 2011).

Второй важный конкурент бобра – заяц-беляк (*Lepus timidus*). В условиях северной тайги зайцы могут повреждать до 47% подроста и кустарников в бобровых местообитаниях (Данилов и др., 2007). Но в березняке-осиннике и березняке травяно-сфагновом в ДГЗ роль зайцев как конкурентов бобра была относительно слабой – они повредили не более 2% стволиков в подросте и подлеске.

Сукцессионные изменения обусловленные деятельностью бобров после первого цикла обитания

Сукцессионные последствия деятельности бобров во многом зависят от характеристик прибрежных лесов. Чем больше доля осины, тем быстрее и сильнее бобры изымают ее из состава древостоя. На обследованных объектах наибольшая доля осины была в осиннике липовом в квартале 161-162. Здесь, образованный бобрами прорыв лесного полога относительно большой – 3.5 га. Прорывы лесного полога, размеры которых больше величины высоты древостоя, относятся к большим «окнам» и смена растительности в таких прорывах происходит достаточно сложно (Георгиевский, 1992). После бобров остался «расстроенный» древостой, в котором было много поврежденных деревьев и продолжалось разрушение первого яруса. Кормодобывающая деятельность бобров ускорила процесс смены осины и березы подрастающими елями и липами. Это особенно заметно при сравнении изменений породного состава в первой и второй зонах (рис. 7.3). Во второй зоне процесс смены осины и березы тоже происходит, но скоростью его намного меньше, чем в первой.

Осинник липовый – это временный тип леса, возникший в результате рубок на месте коренных сложных еловых лесов (Корчагин, Сенининова-Корчагина, 1957). Основные процессы, происходящие в сложных лесах Дарвинского заповедника, подробно рассмотрел В.С. Писанов (1995, 1996). За 45-летний период наблюдений произошло значительное изменение состава древостоя. Доля основных лесообразующих пород ели и осины снизилась, а липа вышла в первый ярус. Относительная полнота снизилась с 1–1.31 до 0.7–0.44, произошло изреживание древостоев, сокращение запаса живого древостоя и увеличение запаса валежа. Прервался кругооборот поколений ели и осины, в подлеске отмечено абсолютное господство липы и вытеснение других пород. В результате, сформировались новые для заповедника елово-липовые леса.

Лесное сообщество, образовавшееся в результате деятельности бобров на правом берегу пруда квартала 161-162 вполне соответствует этой характеристике: в первом ярусе наряду с елью появляется липа и участие пород примерно равное. Таким образом, наблюдается значительное ускорение смены пород: бобры за несколько лет сделали то, на что требуются десятилетия.

В березняке-осиннике меньше доля осины в составе древостоя, меньше интенсивность ее изъятия, размер образовавшегося прорыва и слабее подтопление. Сухостой составляет только 12% от суммы площадей сечений живого древостоя в первой зоне и 9% во второй, следовательно, резкого ухудшения гидрорежима почв пока не произошло.

Образованный прорыв лесного полога березняка-осинника зеленомошно-черничного по своим размерам близок к среднему размеру ветровальных окон в южнотаежных ельниках (0,35 га). Развитие растительности в таких окнах зависит от количества и состояния елового подроста. Если ели довольно много, и она в хорошем состоянии, то уже к 40 годам ель обычно обгоняет лиственные породы (Георгиевский, 1992). До появления бобров ель была доминантом по численности в первой зоне, но по СПС осина превосходила ель почти вдвое (табл. 7.7). После того, как бобры вдвое сократили количество осин в древостое, ель стала доминантом и по СПС. Очевидно, что выпадение осины из древостоя будет продолжаться, даже без дальнейшего подгрызания деревьев бобрами. Об этом свидетельствует высокая доля частично поврежденных бобрами осин – 67%. Некоторое количество наиболее тонких берез также может быть свалено бобрами. Учитывая, что доля елей с повреждениями ствола от падавших осиновых стволов (11,24%) и поврежденных лосями (2,25%) относительно невелики, можно сделать вывод о том, что в результате избирательного изъятия бобрами осины, очевидные преимущества уже получила ель. Таким образом, и в березняке-осиннике бобры ускорили смену пород, но при этом не действовали как ключевой вид, поскольку преимущества получила ель. Ель со временем и без вмешательства бобров стала бы доминантом в древостое. Березняк-осинник – это временный тип леса, возникший на месте ельников-зеленомошников после рубок и пожаров (Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957).

В березняке травяно-сфагновом трофическая деятельность бобров была интенсивной и выражалась она в избирательном изъятии более тонких деревьев. В конечном итоге сформируется березовый древостой с энергетически-невыгодными для бобров размерными характеристиками. При этом какого-либо вытеснения березы другой породой ожидать не приходится, поскольку в этих условиях из древесных пород способна расти только береза. Таким образом, помимо ускорения или замедления сукцессий (см. главу 1) существует еще один вариант возможных сукцессий, вызванных кормодобывающей деятельностью бобров, когда смены сообществ не происходит, но сменяются возрастные или размерные группы прежних видов. Это наблюдается в бедных условиях, где суровость среды перекрывает межвидовую конкуренцию. Помимо березняка травяно-сфагнового в ДГЗ, аналогичная закономерность отмечена в некоторых болотных поселениях Рдейского заповедника (глава 4), и на Огненной Земле, леса которой состоят всего из трех видов деревьев одного рода. На участках с разрушенным бобрами лесным пологом, но не подверженным затоплению, сукцессии приводили к восстановлению коренных сообществ (Anderson et al., 2009).

Лесовозобновление в бобровых поселениях первого цикла

В березняке травяно-сфагновом бобры активно подгрызали подрост березы. Но это не повлияло на соотношение пород: в подлеске береза осталась явным доминантом, на втором месте – крушина (табл. 7.11). В специфичных условиях березняка травяно-сфагнового нет другой древесной породы, которая могла бы получить значимые преимущества в результате деятельности бобров. Смены в этом местообитании будут происходить не между разными древесными породами или типами леса, а между возрастными группами все той же березы.

В березняке-осиннике бобры значительно изменили условия освещения, в результате наблюдается быстрая реакция видов-эксплерентов: увеличение более чем в три раза числа стволиков осины и появление семян березы (табл. 7.8). Но в долгосрочной перспективе из основных лесобразующих пород хорошие перспективы только у ели, поскольку на ранних стадиях роста лиственные породы, многократно повреждаемые лосями, быстро теряют прирост в высоту. Медленно растущие ели в таком случае получают преимущество перед лиственными породами, кроме того, для ели создается оптимальный световой режим (Смирнов, 1987). Образованный бобрами прорыв лесного полога березняка-осинника по своим размерам близок к среднему размеру ветровальных окон в южнотаежных ельниках (0.35 га). Развитие растительности в таких окнах зависит от количества и состояния елового подростка, если ели довольно много и она в хорошем состоянии, то уже к 40 годам ель обгонит лиственные породы (Георгиевский, 1992). На бобровой «вырубке» в березняке-осиннике развитие древесно-кустарниковой растительности происходит именно по такому сценарию.

На правом берегу пруда в квартале 161-162, во второй зоне, в условиях относительно не нарушенного лесного полога осинника липового значимых изменений в подросте и подлеске за два последовательных перечета не отмечено. Наиболее многочисленными были осина, липа, рябина, ель. Осина и рябина находится под постоянным «контролем» лосей, тогда как ель лоси не повреждали, а повреждения липы отмечены только в 1999 г. и в небольшом количестве – 1.8% (табл. 7.4). Под пологом древостоя трофическое воздействие лосей не ведет к смене доминантов нижнего яруса и к сукцессионным процессам, характерным для вырубок (Смирнов, 1987).

В нарушенном бобрами осиннике липовом, в первой зоне, видовой состав подростка и подлеска оказался богаче, чем во второй: 12 видов против 7. В свою очередь, во второй зоне подрост и подлесок был достоверно ($W, P < 0.05$) гуще. В первой зоне было достоверно ($W, P < 0.001$) меньше елей и осины. Это несколько неожиданно, учи-

тывая то обстоятельство, что образовавшийся прорыв лесного полога был довольно большой – 3,5 га и можно было ожидать увеличения количества стволиков светолюбивых пород. Прямое трофическое воздействие бобров оказалось минимальным: они повредили только 2% стволиков липы. Наиболее вероятное объяснение сокращения численности рябины, осины и елей в первой зоне по сравнению со второй – это трофическая деятельность лосей. Регулярно сваливаемые бобрами осины первого яруса создали своего рода “кормовое пятно” где и концентрировались лоси, которые активно обглаживали сваленные бобрами осины, объедали и вытаптывали подрост. При разрушении первого яруса древостоя количество повреждений лосем побегов подроста ели может возрасти с 1–2% до 64%, причем, хорошо растущие экземпляры повреждаются сильнее, а отставшие в росте деревья чаще всего остаются неповрежденными (Смирнов, 1987). Перечет 1999 г. показал, что 40% елей в подлеске на бобровой «вырубке» были повреждены лосем. В дальнейшем, после того, как бобры перестали валить осины, воздействие лосей на подрост и подлесок не ослабло, но стало более равномерным, фоновым. Можно было бы ожидать и увеличения численности не поедаемых лосем пород, например, липы, однако, этого тоже не произошло. Возможно, что сказалась конкуренция с травянистой растительностью. В неморальных ельниках Центрально-Лесного заповедника бурное развитие травяно-кустарничкового покрова наблюдалось как в свежих (1–5 лет), так и в зарастающих окнах (6–10 лет). При этом общее проективное покрытие травяно-кустарничковых растений доходило до 90–100%, а заметное уменьшение покрытия наблюдалось только после 40-летнего возраста окна (Георгиевский, 1992). «В южно-таежной зоне, при ограниченном числе древесных пород, полного видового замещения не происходит, но для вырубок здесь обычен вариант с сокращением площади, занятой древесно-кустарниковыми породами и с частичным замещением их травянистой растительностью» (Смирнов, 1987, с. 50). На бобровой «вырубке» в квартале 161-162 также отмечено активное разрастание крупнотравья, что наряду с трофическим воздействием лосей и стало причиной значительного сокращения обилия подроста и подлеска по сравнению со второй зоной.

При сравнении яруса подроста-подлеска первой и второй зон видно большее видовое разнообразие первой. Подобная закономерность отмечена и в других местах. Максимальное видовое разнообразие древесно-кустарниковых растений по берегам 15 бобровых прудов в Канаде отмечено на промежуточном расстоянии (25 м) зоны заготовки кормов бобрами. По мере удаления от берега пруда на 40–60 м видовое разнообразие снижалось. Эта закономерность связана с наличием гра-

диента интенсивности кормодобывания у бобров и градиента влажности, убывающих по мере удаления от пруда (Donkor, Fryxell, 2000). Под действием бобровых плотин по берегам прудов в почвах устанавливается выпотной гидрологической режим, характеризующийся привнесением воды и растворенных в ней веществ в вышерасположенный слой почвы (см. главу 6). Активное вселение черной ольхи также подтверждает наличие такого режима в почвах по берегам пруда в квартале 161-162. На правом, более высоком берегу, обилие черной ольхи в 20-м прибрежной полосе увеличилось вдвое (табл. 7.5), тогда как на левом, где подтопленном более интенсивно, за два последовательных перечета обилие ольхи увеличилось в 3 раза (табл. 7.6) и теперь она отмечается на всем протяжении трансект – 70 м (рис. 7.3). Черная ольха экогенетически связана с текучими и выклинивающимися водами (Кузьмичев, 1992), поэтому, активное заселение ею берегов бобровых прудов вполне закономерно. Таким образом, данные по осиннику липовому также показывают, что одно только улучшение освещенности вследствие кормодобывающей деятельности бобров недостаточно для успешного возобновления предпочитаемых бобрами пород.

На левом берегу, в условиях сильного подтопления почв и активного выпадения древостоя первого яруса происходят столь же быстрые изменения в подросте и подлеске. Прежде всего, быстро увеличивают обилие черная ольха, береза, ива (рис. 7.3). При этом черной ольхи больше вблизи кромки воды, а березы на некотором удалении. Количество стволиков рябины, осины, ели только за 2 года сократилось на 12–30% (табл. 7.6), и, по-видимому, будет сокращаться в дальнейшем. Таким образом, на левом берегу наблюдается разрушение ранее существовавшего сообщества и образование нового – молодого черноольхово-березового леса. В прошлом черноольшаники были широко распространены в Молого-Шекснинском междуречье и представлены двумя экологическими группами: топяные, с большей и продолжительной обводненностью, и травяные, обводненные только весной (Корчагин, Сенянинова-Корчагина, 1957). К сожалению, современные данные не позволяют прогнозировать какой именно вариант черноольшаника образуется на левом берегу пруда в квартале 161-162.

Состояние кормовой базы в брошенных бобровых поселениях, прошедших несколько циклов заселения

В подросте-подлеске для всех трех обследованных брошенных поселений характерно неудовлетворительное возобновление осины. Но другие главные кормовые породы (ива и береза) доминируют по КС в двух из трех обследованных поселений. Кроме того, в пос. В326 и

В334 также обильны и второстепенные (замещающие) корма. Однако, несмотря на свое обилие, главные корма представлены в большинстве своем тонкими стволиками диаметром до 1 см. Известно, что ивовые стволики диаметром до 1 см характеризуются наилучшим соотношением корм/древесина (Baker, Cade, 1995). Однако в насаждениях из тонких стволов бобры оказывают предпочтение более толстым (McGinley, Whitham, 1985), что объясняется большей нетто эффективностью поиска и разделки более крупных стволов (Fryxell, Doucet, 1991). Следовательно, одно лишь обилие главных кормовых пород – условие явно недостаточное для повторного вселения бобров.

В пос. В326 доля главных кормовых пород наименьшая – 18% от общего КС. Ива и береза в этом поселении имеют относительно высокие показатели K_A (0.86-0.67). Но здесь относительно обильны малопоедаемые бобрами липа, черная ольха, вяз (табл. 7.14). Известно, что скорость и уровень потребления кормовой растительности зависят от ее доступности для животных, которая в свою очередь определяется, в том числе и структурой растительного покрова, в частности долей не кормовой фитомассы (Абатуров, 2005). В поселении В326 преобладают малопоедаемые породы, следовательно, здесь не только мала фитомасса главных кормов, но и добавляется необходимость поиска главных кормов среди малопоедаемых растений. Отсюда, бобры смогут заселить это поселение только тогда, когда фитомасса главных кормов сможет компенсировать и дополнительные затраты на поиск корма.

Поселение В35 дольше заброшено бобрами, и растительность имела больше времени на восстановление. Результаты перечета показывают, что при повторном вселении бобров главным кормом будет береза. Достаточно ли той фитомассы и того КС березы для полного восстановления местообитания? Для сравнения, СПС березы (для подроста и древостоя вместе) в поселении В35 составила всего $3.26 \text{ м}^2\text{га}^{-1}$, что примерно в 7.8 раза меньше, чем осталось после первого цикла вселения бобров в березняке травяно-сфагновом на р. Искре. Береза в поселении В35 относительно равномерно распределена по всему ложу бывшего пруда, на что указывает относительно невысокое значение K_A для березы – 0.31.

Поселение В334 занимает промежуточное положение между вариантом с относительно обильными кормами, спрятанными в зарослях малопоедаемых и непоедаемых растений (В326), и вариантом с кормами рассеянными на значительной территории (В35).

Успешность возобновления древесно-кустарниковых кормов в брошенных поселениях будет зависеть не столько от локальных условий местообитаний, сколько от частоты их повторного заселения боб-

рами. При существующей частоте повторного заселения, когда только в 40% случаев поселения были нежилыми 4 года и более, а в 60% они были нежилыми только 1–3 года (раздел 4.2), очевидно, что в большинстве поселений полное восстановление кормов просто не успевает произойти. Отсюда следует, что местообитания с частично восстановленными кормами, по-видимому, будут наиболее распространенными в сформировавшихся колониях и качество таких частично восстановленных местообитаний будет хуже, чем впервые заселенных после долгого отсутствия бобров. Двадцатилетние наблюдения в Адирондаке (США) показали статистически значимое снижение предпочтения восстановленных участков, что прямо указывает на снижение качества таких местообитаний (Wright et al., 2004). Образование бобровых лугов, которые могут находиться в необлесенном состоянии десятилетия (Terwillinger, Pastor, 1999) – это тоже показатель снижения качества местообитаний.

Зависимость успешности лесовозобновления в бобровых пятнах от частоты повторного заселения бобров хорошо заметна на примере северных территорий с их медленной скоростью роста деревьев. Так, на севере Финляндии кратковременное воздействие бобров может изменить структуру и породный состав прибрежных лесов в выгодную для бобров сторону, но высокая плотность населения бобров и длительный период восстановления растительности могут привести и к необратимым изменениям (Hувönen, Nummi, 2008). В условиях северной тайги Лапландии поврежденный бобрами приречный березняк восстанавливается в течение 80 лет, и такие места имеют даже специальное название в языке местных жителей (Катаев, 2011).

По-видимому, главным отличием действий ключевых видов от абиотических факторов является концентрация производимых ключевыми видами нарушений с уникальной частотой их повторения (Kotliar, 2000). Поэтому только первое вселение бобров и разрушение древостоя с преобладанием осины вполне корректно можно сравнивать с ветровалом. Все последующие многократные заселения, когда накладываются друг на друга последствия каждого нового заселения, и все это происходит на фоне изменений гидрологического режима в русле и почвах, делают участок «импульсно-стабильным», когда скорость возникновения новых импульсов (заселений) значительно больше скорости сукцессий.

Вслед за изменениями структуры растительности в бобровых пятнах, меняется и структура кормодобывания в старых колониях:

– Основу рациона теперь составляют доступные, а не предпочитаемые корма (Haarberg, Rosell, 2006; Baskin et al., 2011).

– Основное количество корма по-прежнему заготавливается не далее 20 м от кромки воды (Баскин, Новоселова, 2008; Haarberg, Rosell, 2006), исключение составляют только бобры на р. Таденке (см. главу 4).

– Основу древесных кормов составляют тонкие стволы диаметром до 10 см (Haarberg, Rosell, 2006; Baskin et al., 2011). Отсюда, большое значение будут иметь диаметр стволов и концентрация кормов в пространстве.

– Увеличивается частота повторных нарушений (подвижности поселений) при скудности кормов (Николаев, 1997; Нувönen, Nummi, 2008; глава 4).

Нужно отметить и важные детали экологии и биологии бобров, указывающие на их адаптацию к обитанию при малой плотности населения и скудной кормовой базе.

– Размеры поселений изменяются в зависимости от концентрации кормов. При истощении кормов повсеместно отмечается увеличение размеров поселений (см. главу 1).

– Бобры имеют развитую систему коммуникаций, благодаря которой могут быстро получать информацию о появлении освободившихся участков (см. главу 5);

– Размер эффективной величины жизнеспособной и минимальной бобровой популяции составляет всего 3–10 особей, при этом сохраняется значительный запас генетической изменчивости (Милишников, 2004). Следовательно, бобры могут длительный период сохраняться на минимальном уровне численности.

– Снижение количества поселений. При долговременных неблагоприятных изменениях растительного покрова сохраняются только поселения, составляющие популяционное ядро. Эти поселения являются поставщиками мигрантов для заселения временных местообитаний – пятен с раннесукцессионной древесной растительностью образовавшихся в результате разного рода нарушений (Slough, Sadler, 1976; Jenkins, Busher, 1979). Моделирование динамики численности бобров Центрально-Лесного заповедника (Кораблев и др., 2012) показало наличие двух возможных равновесных состояний численности в 10 и 193 особи. Таким образом, при неблагоприятных условиях численность может снизиться до 10 особей, а при благоприятных возрасти до 193. Моделирование динамики численности бобров в бассейне р. Таденки предсказывает спад до 35 и подъем до 50 особей в течение 30 лет (Петросян и др., 2012). Примечательно, что в обоих случаях, даже при неблагоприятных условиях, в долгосрочной перспективе бобры никогда не исчезают из речных систем.

7.4. Выводы по главе

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 явное предпочтение оказывается более тонким столам. В результате кормодобывающей деятельности бобров образуются прорывы лесного полога разного размера. Лесовозобновление в таких прорывах определяется их размерами, особенностями местообитаний и трофической нагрузкой лосей.

Кормодобывающая деятельность бобров может ускорить сукцессии прибрежных лесов или привести к смене разных возрастных групп деревьев. Бобры избирательно используют древесно-кустарниковые корма, однако, эта избирательность сложная и изменчивая, в результате и ответ растительных сообществ может быть разным даже в пределах берегов одного бобрового пруда. Общим остается только повсеместное изъятие осины из прибрежных древостоев и наличие градиента кормодобывания обычно не превышающего 50 м.

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

Для поселений, прошедших через 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 успешности лесовосстановления 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. Каждое следующее поколение бобров вынуждено заселять местообитания с частично восстановленными кормами.

Бобры адаптированы к обитанию при малой численности и скудной кормовой базе. Когда возможности для изменения среды обитания исчерпаны, а неиспользованных территорий уже не осталось, бобры могут выжить в таких местообитаниях, изменяя свое поведение.

ГЛАВА 8. РЕАКЦИЯ ДРУГИХ ОРГАНИЗМОВ НА ПРОВЕДЕННЫЕ БОБРАМИ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ СРЕДЫ

Для оценки биотических последствий от произведенных бобрами изменений среды очень важен выбор организмов-индикаторов. В обзоре Ф. Роселла с соавторами (Rosell et al., 2005) обсуждается реакция на произведенные бобрами изменения среды самых разных групп организмов: водных и наземных беспозвоночных, рыб, амфибий, рептилий, птиц, полуводных и наземных млекопитающих. Перечень взаимодействующих с бобром организмов составляет десятки видов, что создает явно завышенное представление о роли бобров в экосистемах. Завышение количества взаимодействующих видов при отсутствии критериев зависимости, по-видимому, характерно для работ по ключевым видам. Так, Котляр с соавторами (Kotliar et al., 1999) проанализировали взаимодействия ключевых видов – луговых собачек (*Gynomys* sp.) и зависимых видов. Из упоминавшихся в литературе 208 зависимых видов только 9 имели количественные доказательства зависимости. Сокращение количества реально зависимых видов с 208 до 9 не ставит под сомнение ключевой статус луговых собачек, но делает его более понятным (Kotliar et al., 1999). По-видимому, аналогичная ситуация и с взаимодействующими с бобрами видами.

Главные изменения, связанные с деятельностью бобров, это увеличение обводненности территории и режима освещения. Основу пищевых сетей в бобровых местообитаниях составляют организмы, питающиеся детритом и погибшей в результате затопления растительности (Nummi, 2011). Следовательно, и ответную реакцию на воздействие бобров надо искать в соответствующих конечных звеньях пищевых цепей и среди организмов, которым для обитания или реализации полного жизненного цикла нужна водная среда; это должны быть виды, реакцию которых можно измерить количественно; это виды для которых масштаб произведенных бобрами преобразований достаточен для постоянного обитания или завершения жизненного цикла. Таковыми организмами будут в первую очередь беспозвоночные (планктон, бентос), а из позвоночных животных – рыбы и амфибии.

Задачи данной главы следующие:

- на примере зоопланктона малых рек проанализировать самые ранние этапы воздействия бобров, когда еще не очевидны изменения в почвах или растительности;
- на примере рыбного населения малых рек проанализировать результаты многолетнего бобрового воздействия;
- обсудить общие закономерности реакции зависимых видов на средообразующую деятельность бобров.

8.1. Зоопланктон

Река Искра (ДГЗ), ранние этапы воздействия бобров

Рассмотрим последовательные изменения, прошедшие в сообществах планктона р. Искры от появления первых устойчивых бобровых плотин, до того момента, когда активная строительная деятельность бобров превратила реку

в систему прудов. Исток реки находится в оз. Искрецком. Длина реки – 29 км. Станции отбора проб располагались следующим образом: 1 – в озере; 2 – в истоке реки; 3 – в 3 км от истока; 4 – в 6 км; 5 – в 10 км; 6 – в 13 км; 7 – в 13.5 км; 8 – в 14 км; 9 – в 15 км; 10 – в 15.5 км (рис. 8.1).

Представленные данные относятся к осеннему периоду – сезону, результирующему развитие планктонных сообществ в течение вегетационного периода.

Бобры заселили реку в 1981 г., но до 1991 г. их попытки строительства плотин были неудачными. В 1991 г. на Искре обитали 3 бобровых семьи и одиночка в верхнем течении. Большую часть года река была хорошо проточной системой. Бобры начали строить плотины во второй половине лета – начале осени. Было возведено 5 плотин, но реально влияли на гидрологический режим реки только 2: плотина между станциями 6 и 7, где образовался пруд площадью 2.2 га (рис. 8.1, Б) и плотина между станциями 9 и 10, где пруд имел площадь 2.5 га.

Численность и биомасса организмов животного планкто-

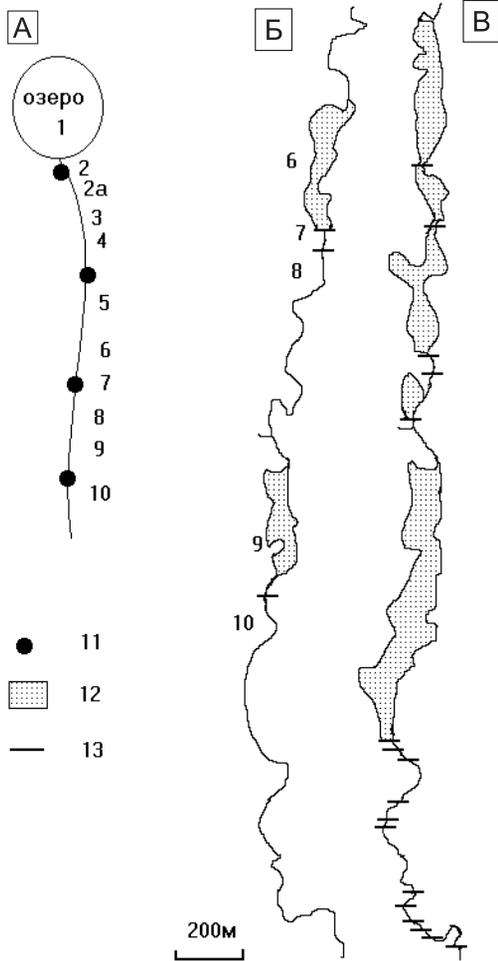


Рис. 8.1. Расположение бобровых поселений и станций отбора проб на оз. Искрецком и р. Искре. А – расположение поселений и станций отбора проб; Б – участок станций 6–10 в 1991 г.; В – тоже в 1995 г.; 1–10 – номера станций, 11– бобровые поселения, 12 – пруды, 13 – плотины.

на снижались от истока в озере к ст. 5, что определялось трансформацией развитого планктона в условиях проточности по мере удаления от эвтрофного оз. Искрецкого (табл. 8.1). По скорости течения станции 2 и 5 относились к участкам с медленным течением воды (скорость течения менее 0.2 м/сек), а станции 3 и 4 – с быстрым (скорость течения более 0.3 м/сек).

На ст. 6 – участке, находящемся в зоне влияния бобров, по сравнению с участком, расположенном выше, численность организмов зоопланктона увеличивалась в 3.9 раза, биомасса – в 4.3 раза, количество видов – на 4. Ниже по течению, на станциях 7 и 8, регистрировалось снижение численности и биомассы. На ст. 9 – в бобровом пруду, количество видов вновь увеличилось на 4, биомасса – в 1.4 раза. Наиболее всего планктон страдал на ст. 10 при прохождении через новую плотину, где вода еще не промыла нового русла и стекала по траве: здесь отмечен лишь 1 из 11 видов, зафиксированных на предыдущей станции, численность сократилась в 28 раз, биомасса – в 35.1.

По уровню биоценотического сходства исследованных участков реки, выделялись три группы станций: А – станции, зоопланктон которых находился в стрессовых условиях проточности; В – станции, зоопланктон которых испытывал влияние жизнедеятельности бобров; С – станции в озере и в истоке реки (рис. 8.2).

Уровень сходства между группами станций был достаточно высоким (более 50%), что определялось высоким уровнем проточности.

Всего было отмечено 22 вида планктеров, из которых 10 – Rotifera, 2 – Copepoda и 10 – Cladocera. Среди доминирующих видов на трех группах станций отмечались *Chydorus sphaericus* и *Pleuroxus trigonellus*. В озере, наряду с ними, доминировал *Eudiaptomus gracilis*. На участках влияния жизнедеятельности бобров доминирующий комплекс включал большее число видов и к перечисленным выше добавлялись *Acroperus harpae* и *Alona rectangula*. На этих участках происходило увеличение индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера и снижение степени доминирования одного вида, регистрируемого по индексу Бергера-Паркера (табл. 8.1).

К 1995 г. расположение бобровых семей на реке практически не изменилось, но количество плотин увеличилось до 28, все они стали выше и длиннее. Проточный речной участок между станциями 2 и 3 превратился в два пруда площадью 0.3 и 0.6 га (пробы зоопланктона отбирались на пруду 0.6 га – ст. 2а). Наиболее масштабные изменения произошли на станциях 6–8 (рис. 8.1, В). Площадь старого пруда увеличилась до 3.8 га, образовалось 3 новых пруда. Произошло слияние отдельных прудов в единый прудово-болотный комплекс площадью 7.4 га.

Таблица 8.1

Основные характеристики развития зоопланктона исследованного участка р. Искры.

Характеристики	Год	Станции отбора проб										
		1	2	2а	3	4	5	6	7	8	9	10
Количество видов	1991	11	12		10	9	6	10	7	7	11	1
	1995	8	7	8	8	2	3	14			12	
Численность, тыс.экз./м ³	1991	65.63	37.5		17.68	3.92	1.22	1.85	0.48	0.85	0.7	0.025
	1995	71.52	16.52	18.92	5.04	0.16	0.32	2.24			6.24	
Биомасса, г/м ³	1991	5.29	1.57		0.27	0.04	0.012	0.024	0.011	0.005	0.008	0.0002
	1995	0.83	0.16	0.41	0.08	0.02	0.004	0.22			0.11	
H _n	1991	1.89	2.35		1.29	0.79	1.07	1.93	2.23	1.84	2.59	0.00
	1995	0.74	0.80	1.92	2.49	0.81	1.29	3.54			2.53	
H _b	1991	1.20	1.88		2.20	0.42	1.13	1.80	2.05	2.20	2.40	0.00
	1995	1.45	1.11	1.81	2.74	0.31	1.27	1.82			2.83	
d _n	1991	1.67	2.38		1.26	1.12	1.22	1.85	2.11	1.70	2.00	1.00
	1995	1.17	1.14	1.69	3.15	1.33	1.60	4.66			2.22	
d _b	1991	1.40	1.81		2.14	1.23	1.33	2.40	2.76	2.44	2.50	1.00
	1995	1.51	1.27	1.56	3.68	1.06	1.72	1.64			2.56	

Примечание: H_n – индекс Шеннона-Уивера по численности, H_b – он же по биомассе; d_n – индекс Бергера-Паркера по численности, d_b – он же по биомассе.

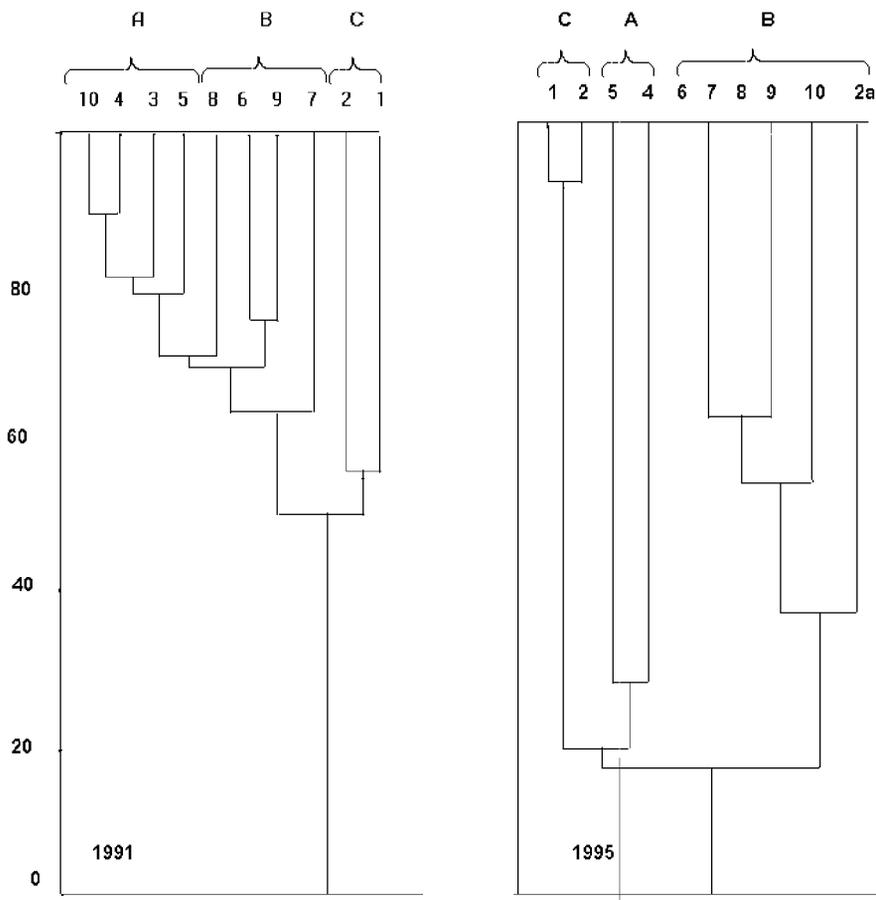


Рис. 8.2. Дендрограмма уровней биоценотического сходства зоопланктона на станциях р. Искры в 1991 и 1995 гг. А – станции, зоопланктон которых находился в стрессовых условиях проточности; В – станции под влиянием жизнедеятельности бобров; С – станции в озере и в истоке реки; 1–10 номера станций отбора проб.

Аналогичные изменения произошли на станциях 9–10. Площадь пруда увеличилась до 10.2 га. Чтобы сдерживать огромную массу воды, бобры выстроили каскад из 11 плотин ниже этого пруда. Разница уровней между прудом станций 9–10 и незарегулированным участком ниже составляла 2.5–3.0 м.

Преобразования участков реки бобрами сказались и на развитии сообществ планктона. В истоке реки так же, как и в 1991 г., происходило сокращение величин численности и биомассы в 4.3 и 5.0 раз соответственно. Далее, вниз по течению, этот процесс нарушался прудом, созданным бобрами между станциями 2 и 3 (станция 2а). Здесь про-

исходило увеличение численности в 1.2 раза, а биомассы – в 2.5 раза (табл. 8.1). На станциях 3 и 4, как и ранее, наблюдалось сокращение количественного развития планктона. Но замедление скорости течения на этих участках и преобразование их в участки с медленным течением (скорости течения менее 0.2 м/сек), способствовало меньшей инерции обеднения фауны. Так, на станции 5 в отличие от 1991 г., численность, биомасса и количество видов возрастали по сравнению с расположенным выше участком. Еще больше эти показатели возросли в пруду станции 6, объединившим в себе участки станций 7 и 8: в 7.0 раз – численность, в 47.3 раза – биомасса и на 10 – количество видов. На станции 9, оказавшейся в одном пруду со станцией 10, численность зоопланктеров в 2.8 раза превышала численность на станции, расположенной выше пруда, но биомасса была ниже в 2.0 раза.

На основе анализа уровней биоценотического сходства выделялись три участка: А – речные станции наибольшей удаленности от мест влияния жизнедеятельности бобров; В – станции, зоопланктон которых испытывал влияние бобров; С – станции в озере и в истоке реки. По сравнению с 1991 г. наблюдалась большая обособленность и специфичность этих групп участков.

Станция 3, испытывающая влияние нового пруда (ст. 2а) и станция 10, оказавшаяся в одном пруду со станцией 9, входили в группу В. Наиболее своеобразный зоопланктоноценоз среди этой группы станций, имела станция 2а, расположенная близко к истоку (рис. 8.2).

Всего было отмечено 23 вида организмов животного планктона, из которых 7 – коловратки, 3 – веслоногие и 13 – ветвистоусые ракообразные. В отличие от 1991 г., доминирующий комплекс видов для каждой группы станций был более специфичный. Так, на станциях, не испытывающих влияния бобров (группы А и С), доминировали *Chydorus sphaericus*, *Pleuroxus striatus*, *Alona rectangula*. На участках группы В доминировали *Synchaeta pectinata*, *Polyarthra vulgaris*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia affinis*. По биомассе ведущее положение здесь занимали *Simocephalus vetulus*, *Sida crystallina*, *Polyphemus pediculus*.

Как и в 1991 г., на участках подверженных влиянию жизнедеятельности бобров, регистрировалось увеличение индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера, уменьшение степени доминирования одного вида (табл. 8.1). Число видов, обнаруженных на бобровых прудах, превышало число видов на участках, не подверженных влиянию средообразователя. Кроме этого, в отличие от 1991 г., количество видов зоопланктона здесь было большим, чем в озере (табл. 8.1).

Реки Земля и Чимсора – каскады плотин стабильно работают
Изучались р. Земля на территории заповедника «Брянский лес» и р. Чимсора на территории ДГЗ. Исследования проводились в сентябре 1995 г. Кроме материалов осенней съемки, для анализа были привлечены данные весенне-летних сезонов 1994 г., полученные на р. Чимсоре. Всего отобрано и обработано 35 проб.

Река Земля, приток р. Неруссы 1-го порядка, длиной около 18 км. Ширина поймы в среднем течении 75–750 м, ширина русла в среднем течении 1–2 м, глубина – 0.2–0.5 м. Река имеет атмосферное питание, нестабильный гидрологический режим, долина слабо выработанная, пологая. Бобры обитают в пойме Неруссы с 1947 г. (Жарков, 1969). Осенью 1995 г. на реке было учтено 7 бобровых поселений. Одно поселение от другого отделялись 1-3-километровыми буферными участками, на которых не было отмечено никаких следов прежнего обитания бобров. Всего на реке обнаружена 51 плотина, что говорит о высокой строительной активности бобров. Длина плотин от 2–4 до 70–120 м. Бобровые плотины на р. Земля – это плоские земляные валы с перегнившими остатками древесины. Воды бобровых прудов заливают участки поймы. Материал собирали на 10 станциях: ст.1 – контрольный (не преобразованный бобрами) участок в верхнем течении реки, станции 2-4 – каскад прудов в верхнем течении реки, станции 5-9 – каскад прудов в среднем течении реки (ст.7 – заброшенный бобрами участок реки, станции 8-9 – редко посещаемые бобрами пруды), ст.10 – единственный бобровый пруд в нижнем течении реки.

В зоопланктоне р. Земли осенью 1995 г. зарегистрировано 34 вида: 18 – Rotifera, 5 – Copepoda и 11 – Cladocera. По численности и биомассе доминировали *Daphnia longispina*, *Ceriodaphnia affinis*, по численности в число доминантов входили *Polyarthra vulgaris*, *Mytilina mucronata*, *Synchaeta pectinata*, *Conochilus unicornis*, по биомассе в доминантном комплексе присутствовал *Simocephalus vetulus*.

Снижение показателей индекса разнообразия Шеннона, рассчитанного по биомассе, свидетельствовало о высокой степени доминирования одного вида (это была *Daphnia longispina*) на эксплуатируемых бобрами участках реки (ст. 2,3,5,6, 10) (табл. 8.2).

Наименьшие величины числа видов регистрировались на самой верхней станции реки, не занятой бобрами – 4 вида и на станции 7 – 1 вид, где на поверхности воды наблюдался толстый (5–10 см) слой творожистообразной смеси цвета ржавого железа. Количество видов на участках бобровых поселений снижалось от верхнего течения к нижнему с 22 до 9. Но снижалось оно неравномерно: на верхнем пруду каждого бобрового поселения, число видов зоопланктеров достигало

максимальных величин. Это отмечалось во всех поселениях верхнего, среднего и нижнего течений (рис. 8.3, А).

Таблица 8.2.

Показатели видового разнообразия зоопланктона исследованных рек

Река	Станция	Видовое разнообразие			
		индекс Шеннона-Уивера		индекс Бергера – Паркера	
		по численности	по биомассе	по численности	по биомассе
Земля	1	1.02	0.97	1.77	1.34
	2	3.01	0.41	2.69	1.07
	3	2.57	0.83	3.87	1.20
	4	2.82	1.36	3.61	1.52
	5	1.87	0.02	1.52	1.003
	6	1.24	0.30	1.86	1.05
	7	0.02	0.00	1.01	1.00
	8	2.82	0.73	2.74	1.14
	9	1.77	0.50	1.80	1.09
	10	1.44	0.05	1.43	1.005
Чимсора	1	0.98	0.001	1.32	1.001
	2	2.80	1.92	3.06	2.20
	3	2.41	1.07	73	1.23
	4	2.20	2.14	2.43	2.57

Численность зоопланктона различных участков колебалась от единичных экземпляров на м³ на станции 7 до 95 тыс. экз./м³ на станции 10. В общем потоке зарегистрировано три скачка: в верхних прудах участков верхнего (ст. 2), среднего (ст. 5) и нижнего течения (ст. 10) (рис. 8.3, В). В отличие от изменения количества видов на этих станциях, численность организмов увеличивалась вниз по течению и достигала максимума на последней станции, расположенной в устьевой области реки. На участках, активно эксплуатируемых бобрами, доминировали представители Cladocera (от 55.5 до 95.6% от общей численности). На станциях, посещаемых бобрами, но расположенных выше либо ниже основного пруда, численность Cladocera была примерно одного уровня с численностью Rotifera. На участках, не испытывающих влияния бобров, роль Cladocera была минимальной (от 0.1 до 8.7%), а ведущее положение занимали коловратки (42.0–56.5%).

Основу сообществ планктона по биомассе составляли ветвистоусые ракообразные (от 83.5 до 99.8% от общей). Однако на самом верхнем участке реки, не испытывающем влияния жизнедеятельности бобров, ведущее

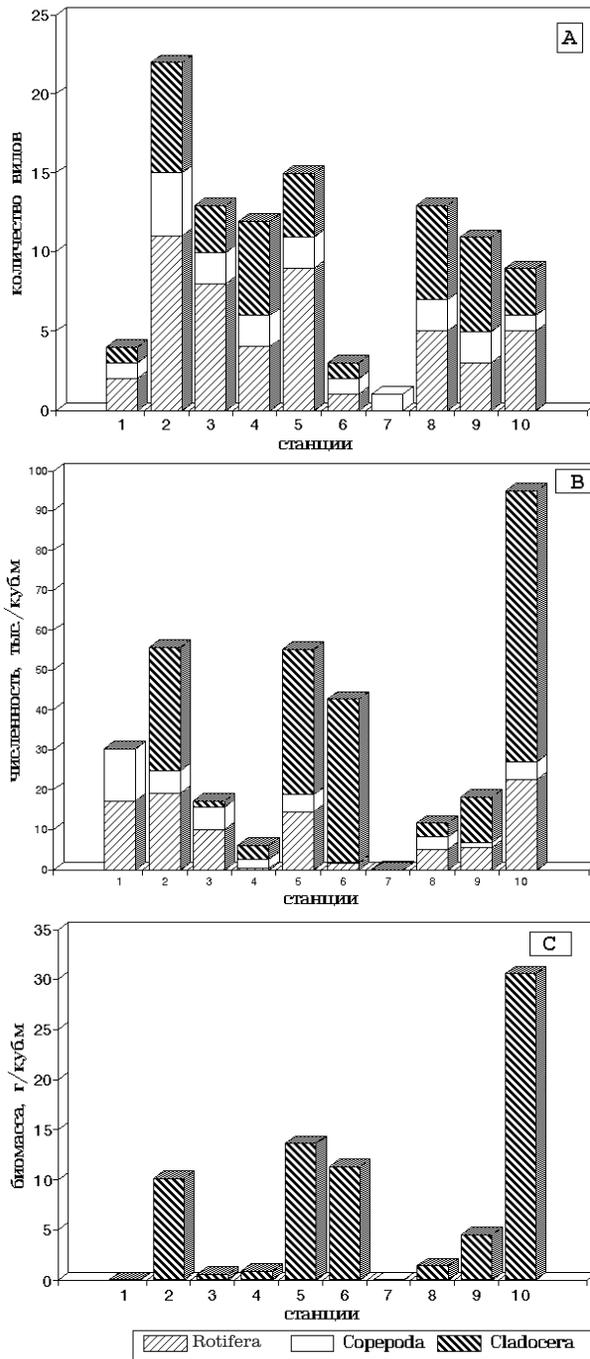


Рис. 8.3. Основные количественные характеристики развития зоопланктона на различных участках р. Земли : А – количество видов, В – численность, С – биомасса. По оси абсцисс – номера станций отбора проб.

положение занимали науплиальные и копепоидитные стадии развития Cyclopoidea (74.9% от общей биомассы). Пространственное распределение биомассы в континууме реки повторяло распределение численности, увеличиваясь вниз по течению до 30.6 г/м³ на последней станции и давая подъемы на верхних прудах верхнего и среднего течения реки (рис. 8.3, С).

В планктоне р. Земли отмечено 8 экологических групп зоопланктеров. На участках влияния жизнедеятельности бобров главную роль играли представители планктонных первичных фильтраторов (от 40.1 до 95.6%). Необходимо отметить: чем активнее эксплуатировался пруд бобрами, тем большей была степень доминирования первичных фильтраторов. Кроме них в доминирующий комплекс экологических групп входили плавающе-ползающие коловратки вертикационного типа питания, науплиальные и копепоидитные стадии развития циклопов, а также организмы, способные вести прикрепленный к субстрату и плавающий образ жизни. В планктоне участка выше влияния бобров (ст.1) ведущее положение занимали плавающие коловратки-эврифаги и ювенильные стадии развития Cyclopoidea (рис. 8.4, А).

Река Чимсора впадает в Рыбинское водохранилище. Длина 12.3 км, ширина поймы 50–300 м, ширина русла 2–5 м, глубина 0.7–2 м. Питается водами атмосферных осадков. Бобры обитают на реке с 1987 г. В четырех поселениях выстроено 22 плотины. Границы между поселениями смазаны: пруды соседних поселений сливаются друг с другом, образуя непрерывный каскад от верховьев реки до зоны выклинивания подпора речных вод водохранилищем. Плотины в большинстве своем короткие (4–5 м) сложены из многочисленных ветвей, огрызков стволов, плохо промазаны грунтом. Вода сочится через плотины и сверху и снизу. В отличие от р. Земли, русло р. Чимсоры хорошо врезано и большинство прудов не затапливает пойму, а лишь поднимает уровень воды в русле. Отбор проб проводили на 4 станциях, расположенных в верхнем (ст.1), среднем (ст.2) и нижнем (ст.3) течении реки и в зоне подпора речных вод Рыбинским водохранилищем (ст.4).

Осенний комплекс зоопланктона р. Чимсоры состоял из 17 видов, из которых на долю коловраток приходилось 5, на долю веслоногих – 3 и на долю ветвистоусых – 9 видов. По численности и биомассе доминировали *Daphnia longispina*, *Ceriodaphnia affinis*, а также науплиусы и копепоидиты Cyclopoidea; по численности доминировала *Polyarthra vulgaris*; по биомассе – *Simocephalus vetulus*, *Polyphemus pediculus*.

Максимальное количество видов (11) было отмечено на станции 3, минимальное (8 видов) – на станции 1 (рис. 8.5, А). Величины индексов видового разнообразия снижались в прудах активной жизнедеятельности бобров (станции 1 и 3), где происходило увеличение степени доминирования одного вида – *Daphnia longispina* (табл. 8.2).

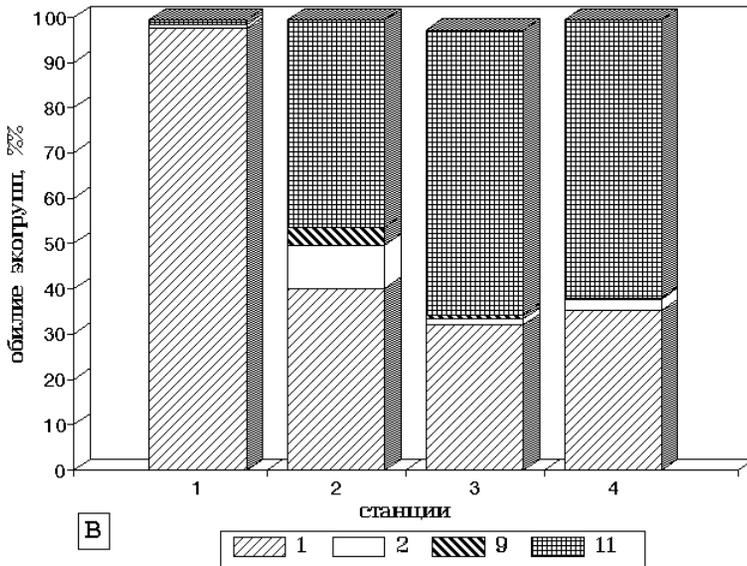
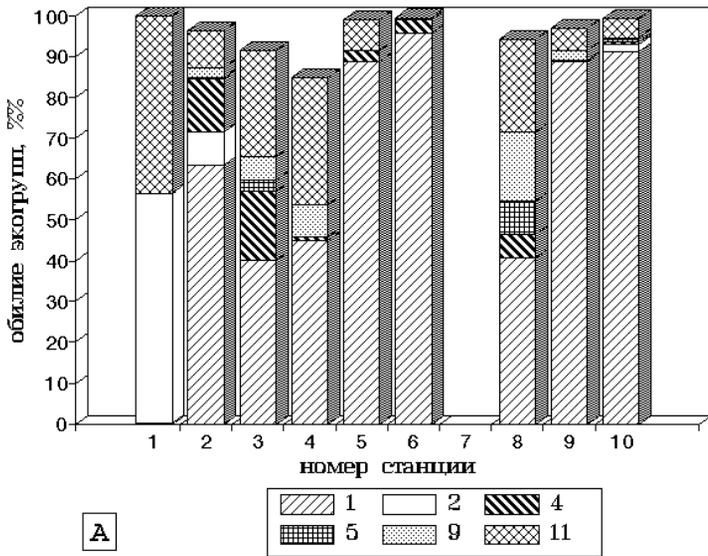


Рис. 8.4. Обилие на р. Земля (А) и р. Чимсора (В) зоопланктов, принадлежащих различным экологическим группам: 1 – плавание/первичная фильтрация, вертикация; 2 – плавание/эврифаги; 4 – плавание+ползание/фильтрация+всасывание; 5 – ползание+плавание/вторичная фильтрация; 9 – плавание+прикрепление к субстрату/первичная фильтрация; 11 – науплиальные и копепоидные стадии развития *Cyclopoidea*.

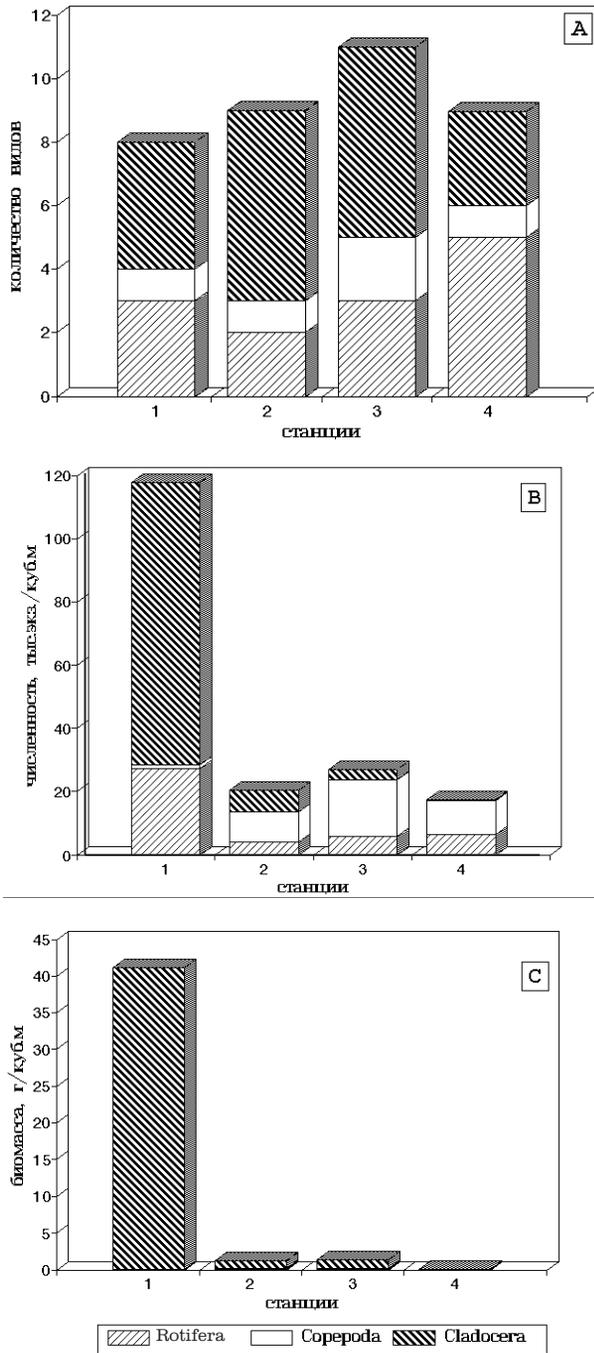


Рис. 8.5. Основные количественные характеристики развития зоопланктона на различных участках р. Чимсоры осенью 1995 г. А – количество видов, В – численность, С – биомасса. По оси абсцисс – номера станций отбора проб.

Максимальная численность зоопланктона регистрировалась на верхнем пруду и превышала численность на остальных участках в среднем в 5.5 раз. Ведущей группой по численности на верхнем участке были ветвистоусые (75.6% от общей). Вниз по течению их роль уменьшалась и минимума достигала на последней станции (1.3 % от общей), но возрастала роль веслоногих ракообразных (до 46.0–65.0% от общей) за счет науплиальных и копеподитных стадий развития (рис. 8.5, В).

Наибольшая биомасса отмечалась также на ст. 1, а на участках расположенных ниже происходило ее резкое сокращение: в среднем в 32 раза на станциях 2 и 3, и в 329 раз – на ст. 4. Основу биомассы на всех участках составляли Cladocera (рис. 8.5, С).

В планктоне было отмечено 8 экологических групп, среди которых доминировали представители двух: плавающих первичных фильтраторов и науплиальных и копеподитных стадий развития циклопов. При этом необходимо отметить, что вниз по течению роль первой группы сокращалась (рис. 8.4, В).

Эффект такого распределения сообщества в системе р. Чимсо-ры наблюдался нами и ранее: в весенне-летний сезон 1994 г. Разница заключалась в том, что и по количеству видов первенствовал верхний пруд. Численность и биомасса зоопланктона станции 4 превышала показатели развития на станции 3, что вполне может объясняться нахождением этого участка в гидрологическом подпоре при высоком уровне водохранилища (табл. 8.3).

Таблица 8.3.

Основные характеристики развития зоопланктона р. Чимсо-ры весной и летом 1994 г.

Показатели	1		2		3		4	
	весна	лето	весна	лето	весна	лето	весна	лето
Количество видов	10	19	8	12	6	8	5	7
Численность, тыс.экз./м ³	41.5	130.1	2.7	47.9	0.6	0.6	2.6	1.7
Биомасса, г/м ³	0.2	5.9	0.03	1.6	0.008	0.003	0.01	0.1
Видовое разнообразие:								
H _n	1.4	2.3	2.1	2.2	2.4	2.6	0.9	1.6
H _b	1.9	2.4	2.0	2.8	2.1	2.7	1.6	2.1
d _n	2.2	2.2	2.2	2.0	3.0	2.4	1.2	0.9
d _b	1.9	3.5	4.0	2.5	2.6	4.5	1.8	3.5

Примечание: H_n – индекс Шеннона-Уивера по численности, H_b – он же по биомассе; d_n – индекс Бергера-Паркера по численности, d_b – он же по биомассе.

Роль весеннего половодья и дождевых паводков в развитии зоопланктона бобровых прудов

Особенностью любого нарушения, как экологического феномена, является его предсказуемость (Rech et al., 1988). Поэтому, половодье можно рассматривать как нарушение только тогда, когда превышены (в ту или другую сторону) нормальные сезонные вариации уровня реки. В 1996 г. в ДГЗ наблюдалось почти полное отсутствие половодья – наиболее мощного, циклически повторяющегося события и, в частности для зоопланктона, являющегося стартовым моментом сезонной сукцессии. После него, с началом прогрева воды и заселения биотопов пионерными видами, происходят процессы закономерного, направленного развития зоопланктона в зависимости от действующих факторов. Кроме этого, в июле 1996 г. был мощный дождевой паводок. Этот раздел посвящен обсуждению роли весеннего половодья и дождевых паводков в развитии зоопланктона бобровых прудов.

Пробы отбирались в периоды гидрологической весны, лета и осени на бобровых прудах рек Чимсоры, Лоши и Искры, эксплуатируемых бобрами в течение 4-х и более лет. Всего проанализировано 125 проб.

Основные характеристики сообществ зоопланктона представлены в таблицах (табл. 8.4; 8.5).

В конце периода гидрологической весны 1996 г. средние величины численности и биомассы организмов планктона были больше в среднем в 10 и 55 раз соответственно, чем в аналогичный период наблюдений 1993–1995 гг. (табл. 8.4). При этом по численности доля веслоногих ракообразных была меньше (34.6% против 59.7%), а относительное обилие ветвистоусых больше (26.4% против 11.2%). По биомассе достоверные отличия зарегистрированы для коловраток и веслоногих: в 1996 г. доля коловраток составила 32.9 % против 3.4% в 1993–1995 гг., а доля веслоногих – 29.7% против 58.7% (табл. 8.4). По количеству видов достоверных отличий не наблюдалось (табл. 8.4). Различной оказалась и трофическая структура планктона. В 1993–1995 гг. ведущее положение занимали представители плавающих первичных фильтраторов и коловраток вертикационного типа питания; в 1996 г. доминировали ползающе-плавающие вторичные фильтраторы и плавающе-ползающие коловратки вертикационного типа питания, а уровень развития планктонных первичных фильтраторов и коловраток вертикационного типа питания был значительно меньше (табл. 8.5). Среди доминирующих видов отмечены: в 1993–1995 гг. – *Kellicottia longispina*, *Conochilus unicornis*, *Chydorus sphaericus*, *Daphnia longispina*, ювенильные стадии развития Copepoda; в 1996 г. – *Trichotria truncata*, *Keratella cochlearis*, *Keratella*

Таблица 8.4.

Основные показатели
структурной организации сообществ зоопланктона

		Весна		Лето		Осень	
		1993-1995	1996	1993-1995	1996	1993-1995	1996
Кол-во видов	I	1.3±0.5	4.0±2.6	4.2±0.9	2.0±1.7	3.3±1.5	4.3±0.5
	II	1.6±1.1	1.0	2.2±1.2	2.3±1.5	1.3±0.5	1.6±1.1
	III	3.3±0.5	2.3±0.5	8.0±2.4	3.6±2.0	3.6±1.8	4.6±2.8
	Σ	6.2±1.5	7.3±2.5	14.4±3.60	7.9±3.2	8.2±0.5	10.5±4.6
Численность	I, %	29.1±8.3	38.9±5.4	3.9±1.1	5.1±2.8	44.9±11.2*	91.8±7.4
	II, %	59.7±10.1	34.6±6.2*	24.1±3.5	52.2±10.5*	3.6±1.4	3.1±2.2
	III, %	11.2±5.1	26.4±6.8*	71.8±8.2	42.6±4.3*	51.5±8.4*	5.1±1.2
	Σ, тыс. экз./м ³	2.6±0.2	36.2±2.1*	48.7±1.7	1.7±0.5*	84.5±7.4	73.9±5.0
Биомасса	I, %	3.4±1.1	32.9±10.2*	0.1±0.002	0.1±0.001	17.9±9.1	59.3±6.6*
	II, %	58.7±11.4	29.7±7.3*	8.3±4.5	36.1±3.2*	13.0±5.1	2.6±1.4*
	III, %	40.2±8.4	37.3±4.3	91.6±4.1	63.6±3.8*	69.1±8.3	37.9±4.2*
	Σ, г/м ³	0.02±0.01	1.57±0.7*	2.1±0.6	0.02±0.008*	14.2±3.3	0.87±0.5*
n	25	15	25	20	20	20	20

Примечание: I – коловратки; II – веслоногие ракообразные; III – ветвистоусые ракообразные; * – достоверные отличия ($P < 0.05$).

quadrata, *Polyarthra vulgaris*, *Pleuroxus trigonellus*, ювенильные стадии развития *Copepoda*.

В период летней межени 1996 г. численность и биомасса организмов животного планктона были меньше в среднем в 28.5 и 100.6 раз соответственно, чем в аналогичный период предыдущих лет исследований. При этом доля веслоногих ракообразных в общей численности возрастала, а ветвистоусых ракообразных, как по численности, так и по биомассе – уменьшалась (табл. 8.4). В сообществах планктона бобровых прудов в 1996 г., по сравнению с данными за предыдущие годы, доля представителей плавающих первичных фильтраторов и коловраток вертикационного типа питания достоверно отличалась и была меньше почти в 10 раз (табл. 8.5). Общее число видов и, в частности, число видов ветвистоусых в 1996 г. было меньше (табл. 8.4). Среди доминирующих видов в 1993–1995 гг. отмечены: *Synchaeta pectinata*, *Bosmina*

Таблица 8.5

Относительное обилие (доля от общей численности) основных экологических групп зоопланктеров

Год	1	2	3	4	5	6
Весна						
1993-95	66.5±27.7*	1.9±1.4	0.5±0.4*	7.2±6.9*	0.2±0.1*	17.3±9.9
1996	16.1±5.5	29.4±28.2	10.9±4.1	33.3±16.4	0.5±0.1	13.2±4.8
Лето						
1993-95	45.1±7.7*	5.1±4.9	1.4±1.0	17.9±15.2	0.03±0.008*	16.4±8.8
1996	14.9±5.9	4.3±0.3	4.6±2.5	46.28±25.8	6.6±4.3	23.6 ±13.6
Осень						
1993-95	40.7±28.1	40.9±25.9	0.7±0.2	2.8±1.9	1.0±0.6	10.7±6.3
1996	56.3±21.4	21.1±18.4	3.2±2.9	8.3±7.4	2.3±1.2	8.8±5.4

Примечание: 1 – плавание/первичная фильтрация, вертикация; 2 – плавание/эврифаги; 3 – плавание+ползание/вертикация; 4 – ползание+плавание/вторичная фильтрация; 5 – ползание+плавание/эврифаги, собиратели; 6 – смешанная группа ювенильных стадий развития Cyclopoidea. * – достоверные отличия.

coregoni, *Daphnia longispina*, *Scapholeberis mucronata*, *Simocephalus vetulus*; в 1996 г. – *Chydorus spchaericus*, *P.truncatus*, *Bosmina longirostris*, *Eucyclops macrurus*, *Lecane luna*.

В осенний период 1996 г. численность организмов животного планктона не отличалась от численности в 1993–1995 гг., но биомасса была меньше в 16.2 раза (табл. 8.4). Доля коловраток в общей численности и биомассе сообщества была больше в 2.0 и 33.0 раз соответственно, чем в предыдущие годы, а доля кладоцер меньше – в 10.0 и в 1.8 раз. Достоверных отличий в трофической структуре, как и по количеству видов, не регистрировалось (табл. 8.4, 8.5). Доминировали в 1993–1995 гг. *Daphnia longispina*, *Synchaeta pectinata*, *Polyphemus pediculus*, ювенильные стадии развития циклопов; в 1996 г. – *Keratella quadrata*, *Synchaeta pectinata*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus spchaericus*, *Eucyclops macrurus*.

Заключение по разделу

Благодаря бобровым нарушениям, мы наблюдали изменения в развитии зоопланктона реки Искры, как по течению от истока вниз, так и с увеличением продолжительности и масштабов воздействия бобров. При освоении реки бобрами в сферу их деятельности вовле-

кались все новые и новые участки. Это способствовало исчезновению зон с быстрым течением и появлению новых прудовых структур со своеобразным гидрологическим режимом. При этом менялся и гидрoхимический режим участка: начиналось накопление органики, изменялись биогеохимические циклы (Francis et al., 1985; Ford, Naiman, 1988; Naiman et al., 1986), с продуктами метаболизма бобров в воду попадали дополнительные органические и биогенные вещества (Легейда, Сергиенко, 1981; Dodds, Castenholz, 1988). Кроме того, нельзя игнорировать и “отцеживающей” (для зоопланктона) роли самих бобровых плотин (Никаноров и др., 1987). Все это сказалось на характере развития планктона – в бобровых прудах он 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. На начальных этапах освоения бобрами реки, имеются места, где наблюдается массовая гибель планктона – при переносе через недавно построенные плотины. Но с течением времени река или промывает себе новое русло, либо бобры создают каскад плотин, сглаживающий перепады скоростей течения.

Со временем малые реки превращаются в каскады бобровых прудов, уровень развития планктона в которых определяется жизнедеятельностью бобров, положением прудов в речном континууме и проточностью. Особенно хорошо это видно на примере р. Земли, где наблюдается трехзвенная система обособления: пруд – каскад прудов в границах одного поселения – участки верхнего, среднего и нижнего течений. Если сравнивать между собой структуры одного порядка, например верхние пруды каждого поселения, то наименьшие количественные показатели 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, прежде всего, с создаваемой плотинной механической преградой, препятствующей стоку питательных элементов, поступающих с водосбора.

Слияние отдельных прудов в один вытянутый “суперпруд”, превращение реки в цепь водоемов со стоячей водой, как это отмечалось на р. Чимсоре, перекрывает эффект развития зоопланктона в континууме реки и на первый план выступает фактор нарушения – деятельность бобров. Т.е. деление реки на верхнее, среднее и нижнее течение становится как бы подсистемой бобрового нарушения. Как видно, боб-

ры, выступая в роли главного агента нарушений на малых реках, способствуют созданию специфичных сообществ зоопланктона в пределах каждого отдельного пруда, каскада прудов и комбинаций каскадов разных поселений.

Однако в ответе на изменения условий обитания в результате деятельности бобров даже такой быстро реагирующей группы организмов, как планктон, существует контекстная зависимость. 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. привело к значительной перестройке планктонного сообщества. В частности, уже в период гидрологической весны регистрировались высокие показатели численности и биомассы, возрастало относительное обилие коловраток и ветвистоусых ракообразных, что более характерно для реакции зоопланктона на антропогенное эвтрофирование озер (Андронникова, 1996) и рек (Крылов, 1996). К летней межени в сообществе наметились черты деградации по сравнению с аналогичным периодом 1993–1995 гг., выражающиеся в снижении количества организмов и в уменьшении доли Cladocera, несмотря на фенологический период их массового развития. Такие процессы более характерны для антропогенно эвтрофируемых участков рек (Крылов, 1996). В осенний период, после дождевых паводков в конце лета – начале осени, количественное развитие зоопланктона было меньше, чем в предыдущие годы исследований, регистрировалось увеличение доли Rotifera и снижение доли Cladocera. С одной стороны это характерно для сообществ, развивающихся в эвтрофных условиях (Андронникова, 1996; Крылов, 1996), но с другой, – это может быть и реакцией на увеличение проточности прудов, связанной с дождевыми паводками. Разобраться в этом поможет анализ относительного обилия экологических групп зоопланктеров. Группа плавающих первичных фильтраторов и коловраток вертикационного типа питания служит индикатором начального этапа реакции зоопланктона на эвтрофирование. Высокое относительное обилие этой группы организмов характерно для весны. К началу лета доминирующее положение занимают ползающе-плавающие вторичные фильтраторы и плавающе-ползающие коловратки (Крылов, 1996). В удобряемых рыбоводных прудах, прудах-отстойниках, представители последней группы преобладают в течение короткого промежутка времени – в начале лета, а затем быстро сменяются представителями третьего тро-

фического уровня – плавающими и ползающе-плавающими хищниками и эврифагами (Молотков, Свирский, 1975). В бобровых прудах роль группы первичных фильтраторов и коловраток вертикационного типа питания возрастает с увеличением сроков обитания бобров и зоопланктеры этой группы входят в состав доминирующего комплекса в течение всего вегетационного периода (Крылов, 1996). В 1996 г. относительное обилие группы плавающих первичных фильтраторов и коловраток вертикационного типа питания в бобровых прудах было достоверно меньше весной и летом по сравнению с предыдущими годами. С уменьшением обилия этой экологической группы возрастала роль групп, характерных для антропогенно-загрязненных участков рек: в весенний период – ползающе-плавающих вторичных фильтраторов и плавающих эврифагов; летом – вторичных фильтраторов и плавающе-ползающих коловраток вертикационного типа питания и ползающе-плавающих эврифагов. Причина такого явления, возможно, в том, что при эвтрофировании увеличивается относительный размер пищи, добываемой с поверхности субстрата (Чуйков, 1981; 1995). Таким образом, при отсутствии весеннего половодья, развитие зоопланктона бобровых прудов идет по сценарию реакции на антропогенное загрязнение.

Однако повышение проточности малых рек связано не только с весенним половодьем, но и с дождевыми паводками. Паводки выполняют основную роль в поддержании определенной степени упорядоченности лотических экосистем (Богатов, 1994; Minshall, 1988). Именно благодаря дождевым паводкам относительное обилие представителей плавающих первичных фильтраторов и коловраток вертикационного типа питания в период гидрологической осени 1996 г. не отличалось от аналогичных сроков предыдущих лет исследований. Поэтому можно заключить, что уменьшение по сравнению с 1993–1995 гг. количественных показателей развития зоопланктона было связано в большей степени с усилением проточности, а летние и осенние дождевые паводки способствовали самоочищению бобровых прудов.

Таким образом, даже для такой быстро реагирующей группы организмов, как зоопланктон, существует контекстная зависимость их ответа на результаты средообразующей деятельности бобров. Развитие планктона в бобровых прудах определяется не только интенсивностью строительной деятельности бобров и ходом сезонной сукцессии, но и положением пруда относительно речного континуума, а также положением пруда в каскаде прудов, наличием/отсутствием весеннего или дождевого паводка и проточностью прудов.

8.2. Рыбы

Воздействие бобров на рыбное население неоднозначно. В обзоре Коллена и Гибсона (Collen, Gibson, 2001) приведены как положительные для рыбного населения последствия жизнедеятельности бобров, так и отрицательные. Положительные последствия включают:

- создание местообитаний для крупных рыб;
 - дебрис бобровых хаток, плотин и зимних запасов корма может быть благоприятным субстратом для нереста некоторых видов рыб;
 - плотины стабилизируют гидрологический режим, способствуют снижению эрозии, что может быть выгодно для продукции беспозвоночных и рыб;
 - плотины стабилизируют и повышают температуру воды;
 - накапливаются седименты, в прудах возрастает содержание грубой, мелкой и растворенной органики, что дает корм беспозвоночным через грибную и микробную пищевые цепи;
 - может снизиться кислотность и иммобилизоваться Al;
 - плотины аккумулируют органический детрит, который служит субстратом для беспозвоночных, последние сами являются кормом для рыб ниже по течению;
 - пруды выступают в качестве рефугиумов при пересыхании рек.
- Отрицательные последствия:
- плотины препятствуют миграциям рыб;
 - потепление воды может быть нежелательным для холодолюбивых рыб;

- нерестовые участки могут быть затоплены или заилены;
- создаются местообитания для крупных хищников (в т.ч. и млекопитающих) которые могут оказать негативное влияние на рыбное население.

Бобры создают водоемы с большим объемом воды в верховьях рек, сохраняют глубокие заводи от пересыхания, увеличивают разнообразие местообитаний, в результате чего увеличиваются видовое богатство, обилие и продукция рыб (Hanson, Campbell, 1963). Бобры могут создавать новые местообитания рыб на болотах (Ray et al., 2004). Бобровые плотины, препятствуя миграции рыб, оказывают значительное влияние на их видовое богатство, выровненность, биомассу и продукцию (Mitchell, Gunjak, 2007). Изменяя местообитания, бобры вмешиваются в конкурентные отношения между рыбами (Hägglung, Sjöberg, 1999). Бобровые плотины влияют на успешность воспроизводства, расселение и трофические взаимодействия рыб (Schlosser, 1998), пруды действуют как репродуктивный «источник» для некоторых видов рыб

и вместе с расходом воды (определяет проницаемость границ между сообществами) критически важны для последующего обилия и состава рыбного населения в речной системе (Schlosser, 1995). Влияние бобров на рыбное население имеет четко выраженную контекстную зависимость – оно сильно зависит от возраста пруда и его положения в водосборном бассейне. Положительное влияние бобров на рыбное население требует наличия пространственной и временной динамики создания и забрасывания прудов (Snodgrass, Meff, 1998). Нельзя не отметить, что подавляющее большинство работ по влиянию деятельности бобра на рыбное население рек выполнены в Северной Америке, при этом основное внимание уделялось влиянию бобровых плотин на изменение условий обитания и перемещения рыб на предгорных реках.

К сожалению, информация о влиянии бобров на рыбное население малых рек Европы крайне скудная (Hägglung, Sjöberg, 1999; Halley, Lamberg, 2001; Sjöberg, Hägglung, 2011). И слабая ихтиологическая изученность малых равнинных рек, и острый недостаток данных по влиянию бобров на ихтиофауну делают чрезвычайно сложным прогнозирование изменений в составе рыбного населения малых рек после вселения бобров.

Малые реки Дарвинского заповедника

Исследования проводились в 1996 – 1998 гг. на территории ДГЗ и его охранной зоны. Основная часть проб была взята на малых реках, притоках Рыбинского водохранилища – Заблудашке и Лоше (рис. 8.6, 8.7).

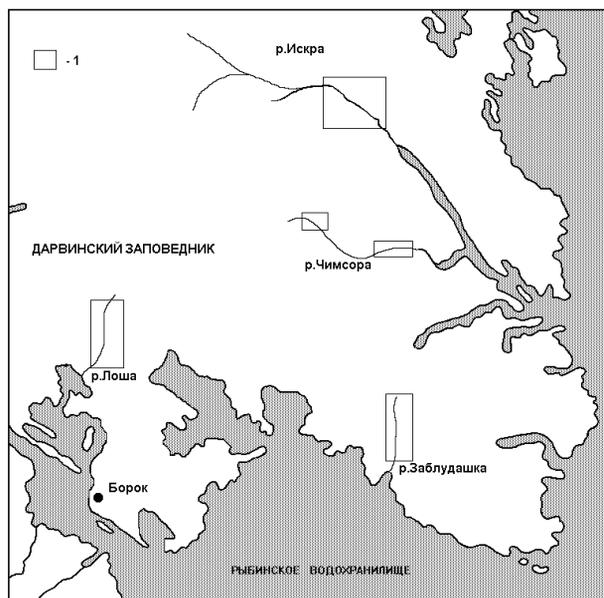


Рис. 8.6. Схема района исследований. 1 – места отбора проб

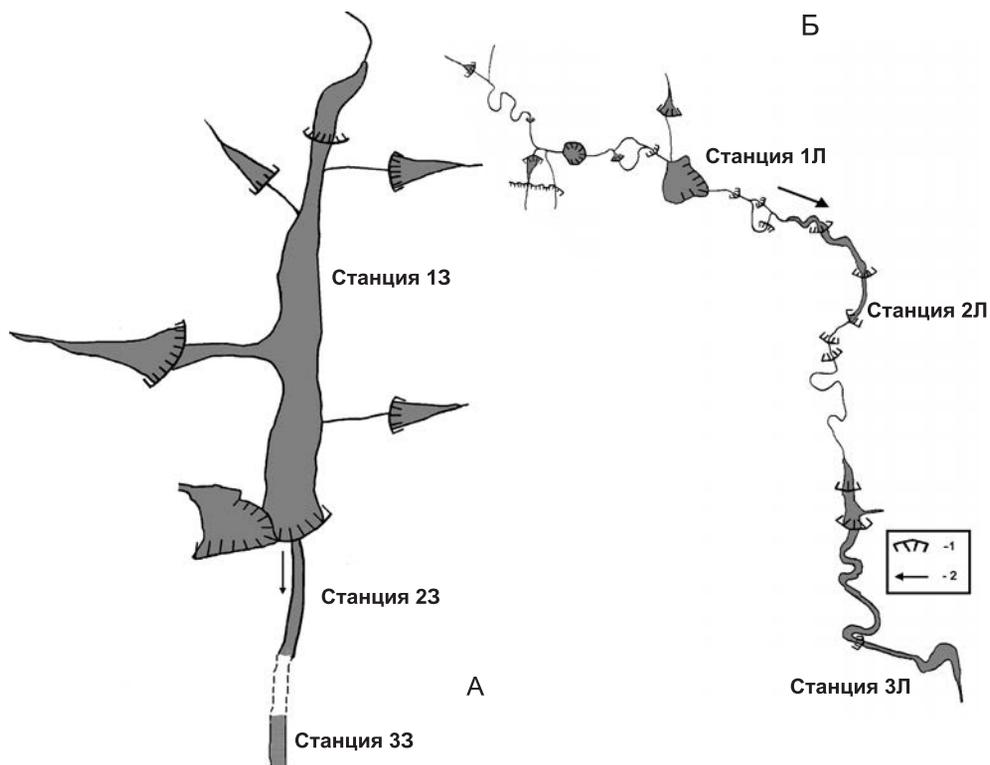


Рис. 8.7. Схема расположения станций отбора проб на реках Заблудашке (А) и Лоше (Б). 1 – бобровые плотины, 2 – направление течения.

В 1996 г. небольшие предварительные исследования распределения рыб были проведены на других “бобровых” реках Дарвинского заповедника – Искре и Чимсоре (рис. 8.6). Выбор станций, на которых проводились наблюдения, определялся главным образом временем воздействия бобров на конкретный участок.

Река Заблудашка имеет длину 5.5 км. Исток реки находится в верховом болоте. Уклон русла составляет 0.4 м на 1 км течения. Ширина поймы 20–50 м, ширина русла 2–12 м, глубина 0.7–2.0 м. Бобры обитают на реке с 1987 г. Пробы на р. Заблудашке отбирали в 1997 и 1998 гг. на трех станциях (рис. 8.7). Берега пруда станции 13 захламлены усохшими от подтопления и обглоданными бобрами стволами деревьев, много сухостоя и на акватории пруда. На станции 23 до 50% площади занимает водно-болотная растительность, слабопроточная черноольховая топь. На станции 33 около русла черноольшаник и заросли осок, около 50% поверхности воды покрывают листья кубышки. Другие характеристики станций на р. Заблудашка даны в табл. 8.6.

Таблица 8.6.

Характеристики станций отбора проб в 1996-1998 гг.
на реках Заблудашке и Лоше

Река	№ станции	Положение	Активность бобров	Протяженность исследованного участка, м	Ширина, м	Глубина, м	Скорость течения, м/с
Заблудашка	13	Среднее течение	Пруд 2.9 га, постоянно обитают с 1987 г.	170	30-60	1.0-1.5	0
	23	Среднее течение	Вне современной активности, ниже ст. 13	50	3-10	0.2-1.5	0.04
	33	Нижнее течение	Ниже всех бобровых плотин и прудов	60	2-3	0.7-1.5	0.05
Лоша	1Л	Верхнее течение	Старый бобровый пруд был жилым с 1982 по 1987 г.	100	6-60	0.6-2.0	0
	2Л	Среднее течение	Молодой пруд, в котором бобры периодически активны во время исследований	70	5-12	0.6-1.5	0.05
	3Л	Нижнее течение	Ниже всех бобровых плотин и прудов	100	1.5-15	1.5-2.0	0.05

Река Лоша длиной 5.3 км. Вытекает из верхового болота. Уклон русла составляет 1.0 м на 1 км течения. Ширина поймы 40–300 м, ширина русла 2–12 м, глубина 0.6–2.0 м. Бобры обитают на реке с 1982 г. Пробы собирали в июне 1996 г. и в июле 1997–1998 гг. В данном разделе рассматриваются результаты исследований на двух станциях, представляющих собой бобровые пруды разного возраста и сукцессионного состояния, а также на контрольном участке, расположенном ниже всех плотин и прудов (рис. 8.7). Станция 1Л представляла собой остаточный водоем (более 5 га) от обмелевшего старого пруда. Большая часть акватории уже очистилась от сухостоя, вокруг сформировалось “кольцо” черноольхово-березовых молодняков. Участок, где располага-

лась станция 2Л, бобры заселяли с 1991 по 1994 г., в период исследования этот пруд находился вне экологического “ядра” поселения, но до 1997 г. бобры периодически ремонтировали плотину. Другие характеристики станций даны в табл. 8.6.

Некоторые характеристики воды на разных участках р. Лоши приведены на рис. 8.8.

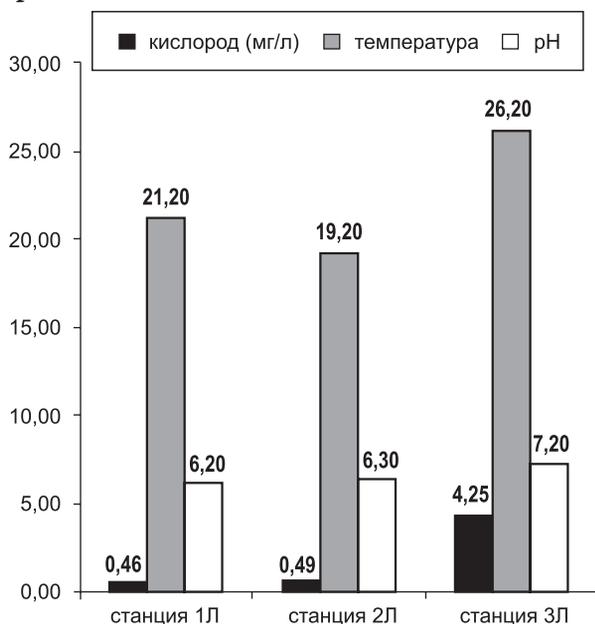


Рис. 8.8. Некоторые характеристики воды – растворенный кислород (мг/л), температура (в °С), pH на трех станциях отбора проб на р. Лоша в июле 2002 г.

В результате исследования “бобровых” рек Дарвинского заповедника было обнаружено 11 видов рыб (табл. 8.7). Различия в составе рыбного населения в разных реках были невелики, за исключением таких видов как лещ, синец и чехонь, которые были отмечены лишь в низовьях р. Лоша (все три вида) и в относительно крупных реках Искра и Чимсора (лещ и синец). Скорее всего, эти виды не являются типичными обитателями малых рек и заходят в низовья из Рыбинского водохранилища. Все виды рыб, обнаруженные в “бобровых” реках, отмечались в Дарвинском заповеднике ранее (Зеленецкий, 1988).

Анализ распределения рыб по отдельным станциям показал, что разнообразие ассоциаций рыб тесно связано с этапом сукцессии, на котором находится биотоп, подверженный влиянию средообразующей деятельности бобров.

В наибольшей степени данные тенденции подтверждают материалы из р. Лоши. Пробы на ст. 1Л, которая является примером “само-

Таблица 8.7.

Состав рыбного населения в “бобровых” реках
Дарвинского заповедника (июнь-июль 1996–1998 гг.)

Виды рыб	Реки			
	Лоша	Заблудашка	Искра	Чимсора
Плотва <i>Rutilus rutilus</i>	+	–	+	+
Язь <i>Leuciscus idus</i>	+	+	+	+
Золотой карась <i>Carassius carassius</i>	+	+	–	–
Лещ <i>Abramis brama</i>	+	–	+	–
Синец <i>Abramis ballerus</i>	+	–	+	+
Густера <i>Blicca bjoerna</i>	+	–	–	–
Чехонь <i>Pelecus cultratus</i>	+	–	–	–
Вьюн <i>Misgurnus fossilis</i>	+	+	–	–
Щука <i>Esox lucius</i>	+	+	–	–
Окунь <i>Perca fluviatilis</i>	+	+	+	+
Ерш <i>Gymnocephalus cernuus</i>	+	–	+	–

го старого бобрового пруда”, демонстрируют самый высокий уровень разнообразия, численности и биомассы рыб по сравнению с другими участками реки (рис. 8.9, 8.10).

Пруд на ст. 1Л уже прошел все этапы от затопленного бобрами участка леса до вполне сформированного водоема озерного типа. По всей видимости, остатки затопленной бобрами древесины прошли большинство стадий своего разложения и уже не оказывают отрицательного для рыб воздействия на химический состав и кормовую базу. Кроме того, при частичном дренировании пруда в результате разрушения гребня плотины, некоторая часть сухостоя осталась либо на самой кромке воды, либо вообще вне водоема в его настоящих границах.

Пруд ст. 2Л более молодой, гораздо меньше размером, поэтому воздействие бобров здесь сказывается сильнее. Биомасса выловленных рыб и их численность здесь гораздо ниже (рис. 8.10), состав рыбного населения был не столь разнообразным, как на станции 1Л (рис. 8.9). Характерно и то, что в “молодом” пруду встречались, главным образом, особи таких малочувствительных к недостатку кислорода и химическим загрязнениям видов как вьюн и окунь.

На ст. 3Л, которая представляет собой участок р. Лоши ниже всех бобровых плотин и прудов, разнообразие рыб тоже было небольшим (рис. 8.9).

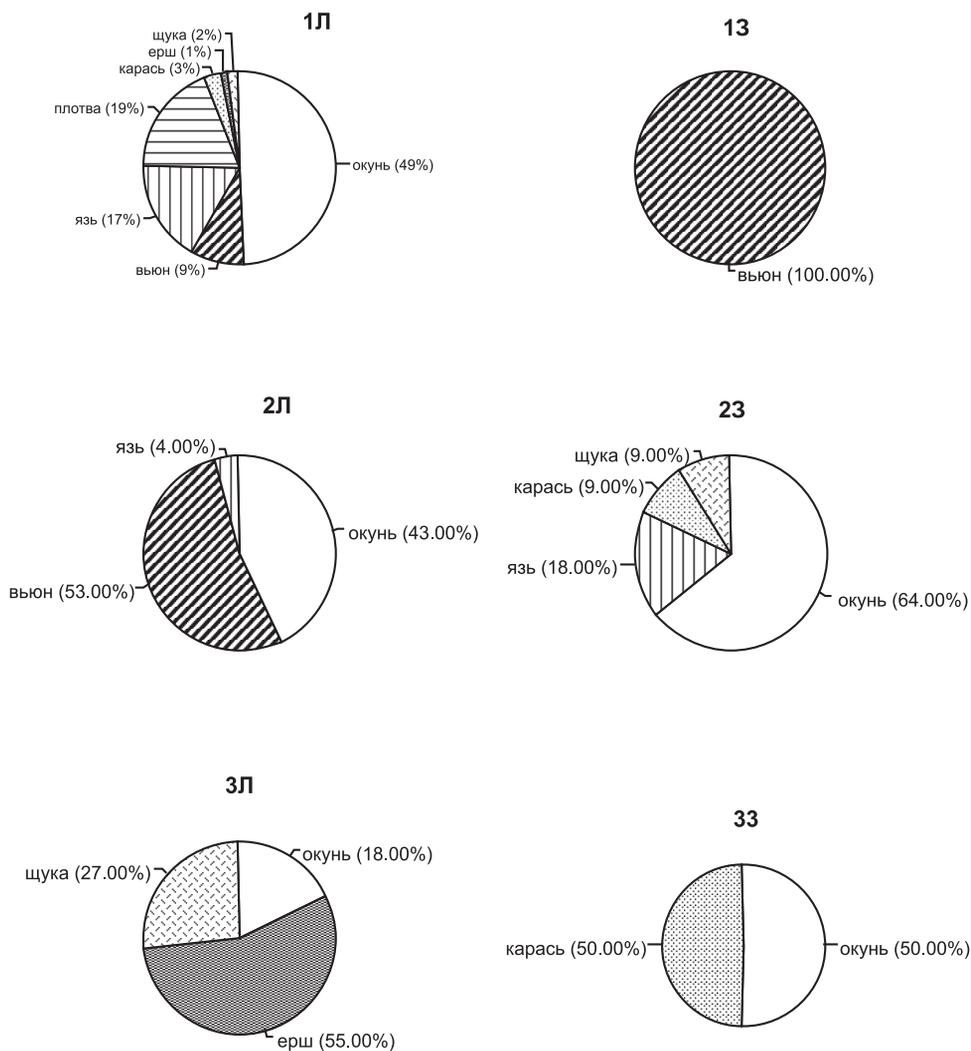


Рис. 8.9. Видовой состав ассоциаций рыб на реках Лоше (данные 1996–1998 гг.) и Заблудашке (данные 1997–1998 гг.).

Результаты, полученные на р. Заблудашке, в значительной степени совпадают с данными из р. Лоша. Отличие состоит в том, что здесь нет “старого” бобрового пруда, который соответствовал бы ст. 1Л. Станция 13 на р. Заблудашке, несмотря на свой довольно большой абсолютный возраст (9 лет) находится на стадии “молодого” пруда и близка к ст. 2Л. Бобры, постоянно наращивая плотины, затопливая новые участки, добавляя новые стволы в водоем, тормозят процесс “старения” этого пруда. Здесь за все время был пойман лишь один экземпляр вьюна (рис. 8.9, 8.11).

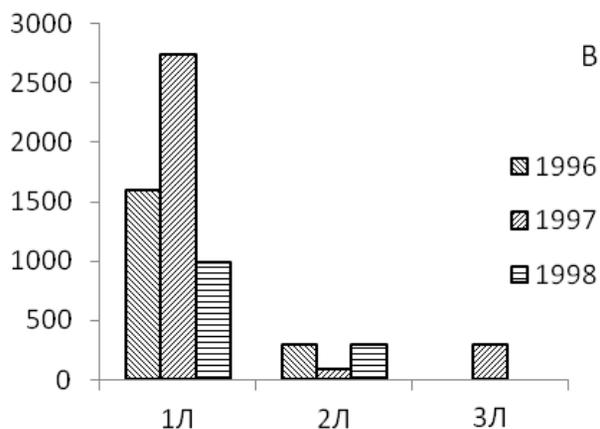
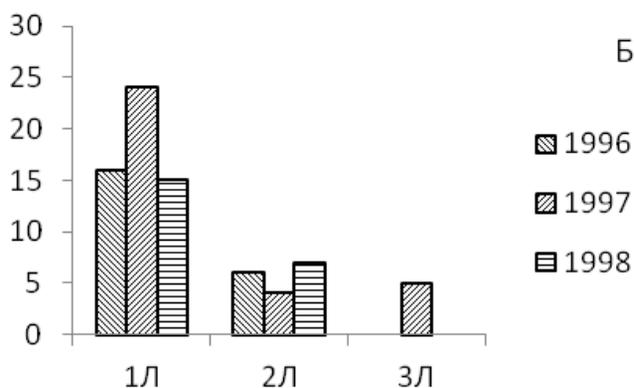
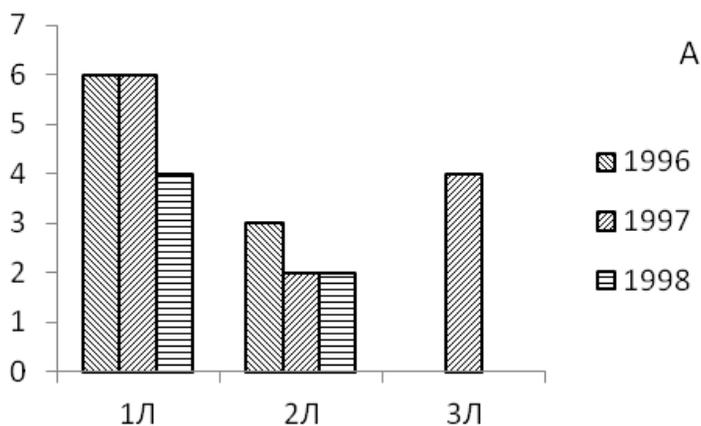


Рис. 8.10. Динамика рыбного населения на трех станциях р. Лоши в разные годы. А – число видов; Б – численность (экз. на единицу рыболовного усилия в сутки); В – биомасса (г на единицу рыболовного усилия в сутки).

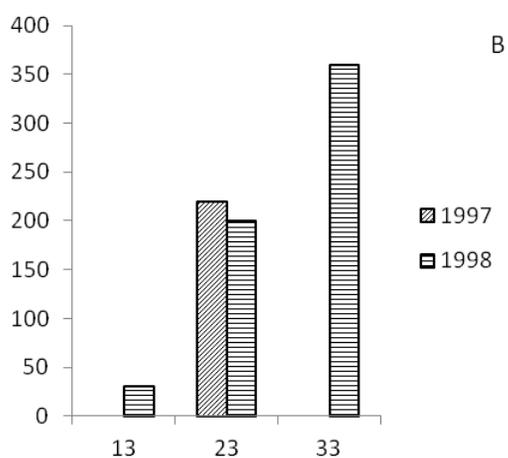
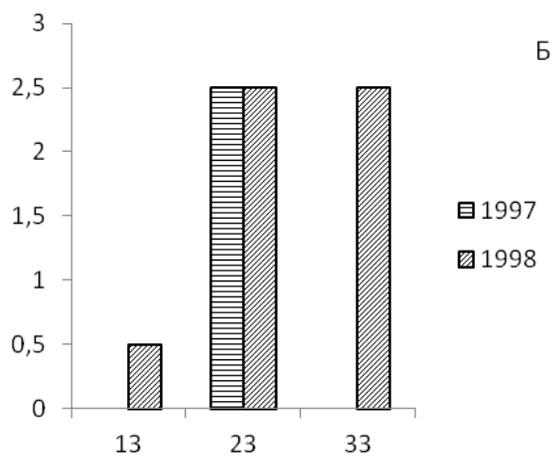
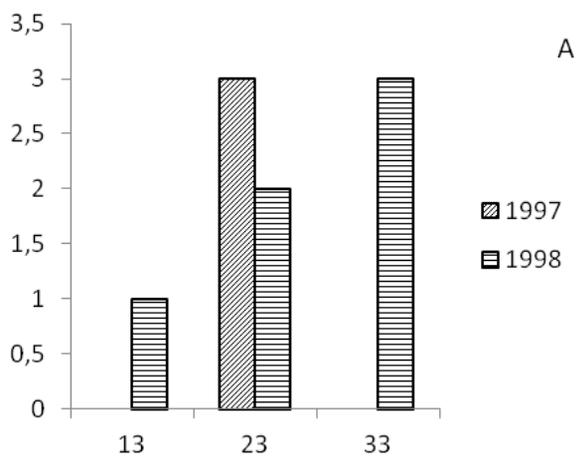


Рис. 8.11. Динамика рыбного населения на трех станциях р. Заблудашки в разные годы. Условные обозначения те же, что и на рис. 8.10.

На ст. 23 рыбное население было более разнообразно (рис. 8.9). Соответственно, станции 13 и 23 различаются и по численности и по биомассе рыб (рис. 8.11). Как и на р. Лоша, ниже участков реки, заселенных бобрами, наблюдалось некоторое снижение разнообразия (рис. 8.9).

Река Горелка (ПЛБС)

Исследования проводились в июне-июле 2004 г. и июле 2005 г. на территории Рдейского заповедника и его охранной зоны. Пробы брали на разных участках малой р. Горелки – притоке р. Ловать. Длина этой реки 11 км, ширина поймы колеблется от 2–3 м до нескольких сотен метров, ширина русла от 0.5 до 15.0 м, глубина от 0.3 м на перекатах до 3.0 м в ямах. Скорость течения варьировала от 0.01 м/с на ямах до 0.65 – на перекатах.

Выбор станций определялся главным образом характером распределения бобровых поселений и особенностями характерных для малых рек местообитаний. Отбор проб проводился на бобровых прудах и на участках русла р. Горелки с типичным для многих малых рек набором местообитаний: перекат, яма (пруд), тихий плес на которых бобры не обитали. Незаселенные бобрами участки находились ниже по течению от бобровых прудов. Пробы брали в каждом из этих местообитаний. Основные характеристики станций представлены в табл. 8.8.

Таблица 8.8.

Описание мест взятия проб рыб в р. Горелка

№ станции	Характер местообитания	Длина, м	Ширина, м	Глубина, м	Средняя скорость течения, м/с	Характер дна и берегов
С бобрами						
1	Старый бобровый пруд	25.0	7.0	1.2	0.00	На дне – отмершая водная растительность; по берегам – луг и сухостойные деревья.
2	Брошенный бобровый пруд	20.0	2.0	1.4	0.01	На дне – отмершая водная растительность; по берегам – заболоченный луг, в 5-10 м черноольшаник.
3	Брошенный бобровый пруд	26.5	5.0	1.5	0.01	На дне – глина, песок, отмершая водная растительность; по берегам – лиственный лес: береза, орешник, липа, черная ольха, вяз.

4	Вновь заселенный бобровый пруд	23.0	5.0-6.4	0.0	0.0	На дне – песок, отмершая водная растительность, ил; по берегам – смешанный елово-лиственный лес.
Без бобров						
5	Тихий плес	20.0	3.0	0.4-0.7	0.1.	На дне – камни (50%), песок (40%), ил (10%); по берегам – смешанный лес.
6	Тихий плес	11.0	5.0-6.0	0.3-0.7	0.3	На дне – камни диаметром 0.5-0.7 м (40%), песок (50%), ил (10%); по берегам – редкие деревья, папоротник.
7	Пережат	3.2	5.0	0.15-0.20	0.45	На дне – камни диаметром 0.7-1.0 м (70%), песок (30%); по берегам – редкие деревья, папоротник.
8	Пережат	3,5	5,5	0.1-0.2	0.6	На дне – камни (80%), песок (20%); по берегам – редкие деревья, папоротник.
9	Тихий плес	9.5	4.0	0.2	0.22	На дне – камни диаметром 0.2-0.5 м (90%), песок (10%); по берегам – липовый лес (левый берег), вяз, папоротник (правый берег).
10	Тихий плес	5.0	5.5	0.55	0.11	На дне – камни диаметром 0.5-1.0 м (90%), песок (10%); по берегам – березовый лес (левый берег), вяз, папоротник (правый берег).
11	Яма	5.5	2.8	0.4	0.03	На дне – камни диаметром 0.3-0.5 м (20%), песок (80%); по берегам – лиственный лес (вяз, лещина, папоротник).
12	Тихий плес	12.5	5.0	0.4-0.6	0.01	На дне – камни (40%), песок (60%); по берегам – смешанный лес, папоротник.
13	Тихий плес	6.0	3.0	0.25	0.25	На дне – галька (90%), песок (10%); по берегам – смешанный лес, папоротник.
14	Яма под пережатом	7.5	6.6	0.6-0.8	0.0	На дне – камни диаметром 0.4-1.0 м (40%), песок (60%); по берегам – смешанный лес.
15	Яма под пережатом	1.0	1.1	0.2	0.0	На дне – галька (90%), песок (10%); по берегам – смешанный лес.
16	Яма под пережатом	3.0	2.0	0.7	0.0	На дне – галька (90%), песок (10%); по берегам – смешанный лес.
17	Тихий плес	3.0	3.0	0.4	0.0	На дне – галька (90%), песок (10%); по берегам – смешанный лес.
18	Тихий плес	3.0	5.0	0.3	0.4	На дне – камни (40%), песок (60%); по берегам – смешанный лес, папоротник.

Состав рыбного населения

В результате проведенных исследований в р. Горелка было обнаружено 9 видов рыб (табл. 8.9). Анализ распределения рыб по отдельным участкам реки показал, что их разнообразие тесно связано со средообразующей деятельностью бобров. Большинство из обитающих в Горелке видов рыб избегают бобровые пруды.

Таблица 8.9.

Состав рыбного населения р. Горелка

Виды рыб	участки реки	
	с бобрами	без бобров
Обыкновенная щука <i>Esox lucius</i>	+	+
Елец <i>Leuciscus leuciscus</i>	+	+
Голавль <i>Leuciscus cephalus</i>	-	+
Уклейка <i>Alburnus alburnus</i>	-	+
Пескарь <i>Gobio gobio</i>	-	+
Усатый голец <i>Barbatula barbatula</i>	-	+
Ёрш <i>Gymnocephalus cernuus</i>	-	+
Окунь <i>Perca fluviatilis</i>	-	+
Налим <i>Lota lota</i>	-	+

В бобровых прудах из двух обитающих там видов рыб преобладала обыкновенная щука (рис. 8.12). Это были небольшие особи (максимальная стандартная длина – 30.9 см и масса 318 г).

Участки реки не заселенные бобрами характеризовались высоким видовым разнообразием рыбного населения. При этом соотношение разных видов в уловах существенно варьировало по местообитаниям и годам (рис. 8.13–8.15).

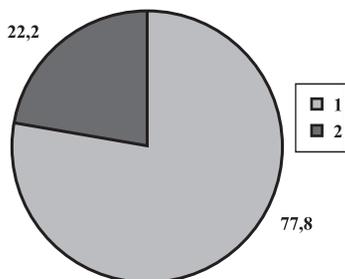


Рис. 8.12. Соотношение видов рыб в бобровых прудах р. Горелка в % (пробы 2004 г). 1 – щука, 2 – елец. Всего поймано 9 экз. рыб.

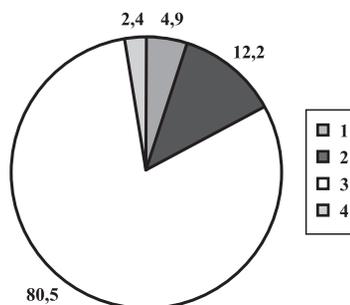


Рис. 8.13. Соотношение видов рыб в местообитаниях «тихий плес» (n=6) на участках без бобров р. Горелка (пробы 2004 г). 1 – щука, 2 – елец, 3 – голавль, 4 – пескарь. Всего пойман 41 экз. рыб.

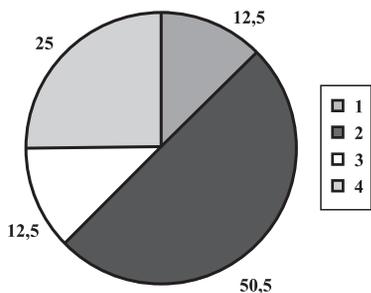


Рис. 8.14. Соотношение видов рыб в местообитаниях «тихий плес» (n=4) на участках без бобров р. Горелка (пробы 2005 г.). 1 – щука, 2 – елец, 3 – голавль, 4 – ёрш. Всего поймано 8 экз. рыб.

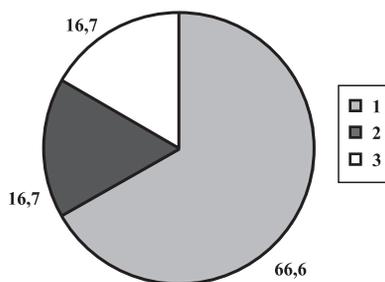


Рис. 8.15. Соотношение видов рыб в местообитаниях «яма (пруд)» (n=3) на участках без бобров р. Горелка (пробы 2004 г.). 1 – уклейка, 2 – елец, 3 – усатый голец. Всего поймано 12 экз. рыб.

На перекатах (всего обследовано 3 таких местообитания в 2004 г. и 2 – в 2005 г.) встречался только усатый голец (поймано 29 экз.). На ямах разнообразие рыб было небольшим, но при явном доминировании одного вида – уклейки (рис. 8.15).

В 2005 г. лов проводился только на одной из ям участка вне зоны обитания бобров. Рыба в ней не была обнаружена.

Численность рыб

Сопоставление величин относительной плотности рыб на единицу рыболовного усилия (D), полученных по данным сетных уловов на станциях 1–5, показало существенные различия между участками реки с бобрами и без бобров (табл. 8.10).

Таблица 8.10.

Относительная плотность рыб на единицу рыболовного усилия (D) в р. Горелка (экз./час/м²)

Период отлова	Участок реки с бобрами	Участок реки без бобров
Июнь 2004 г.	0.033	не обследовали
Июль 2004 г.	0.001	0.380
Июнь 2005 г.	0 (обследованы станции 3 и 4)	0.170

При более точных оценках численности рыб с применением электроловильной установки пробы удалось взять только в местообитаниях, расположенных вне зоны деятельности бобров (ст. 6–18, рис. 8.16). На участках реки, подверженных средообразующей деятельности бобров (ст. 1–3) рыбу, несмотря на многочисленные попытки (4–5 прохо-

дов) поймать не удалось, возможно, из-за низкой ее плотности и ранее произведенного отлова сетями.

В 2004 г. плотность рыбного населения в разных местообитаниях существенно не различались. На следующий год отмечена низкая плотность в тихих плесах, высокая – на перекатах и отсутствие рыб в ямах (рис. 8.16). Возможно, это связано с различиями в количестве изученных в разные годы местообитаний: в 2004 г. оценки численности проводили в 5 тихих плесах, 3 перекатах и 3 ямах; в 2005 г. рассмотрено 3 тихих плеса, 2 переката и одна яма.

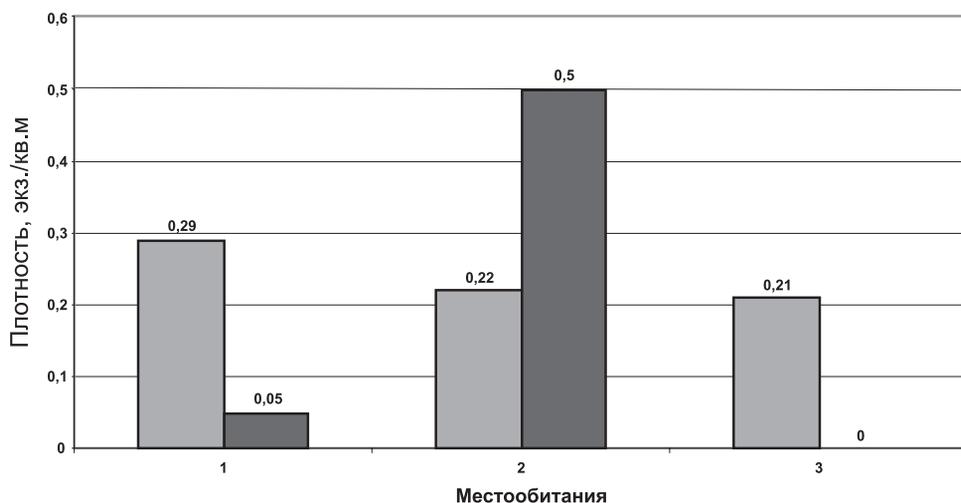


Рис. 8.16. Плотность рыб в разных местообитаниях участка р. Горелки вне зоны обитания бобров. 1 – тихий плес, 2 – перекат, 3 – яма. Левый столбец – 2004 г., правый – 2005.

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

Приведенные выше материалы и результаты исследований на малых реках Дарвинского заповедника (Дгебуадзе и др., 2000; Крылов, 2005; Завьялов и др., 2005) позволяют выделить следующие стадии развития экосистем бобровых прудов на равнинных реках:

– бобровый пруд, населенный бобрами, характеризующийся стоячей водой с низким уровнем растворенного кислорода, высоким содержанием питательных веществ, загрязнением, вызванным древесными остатками. В таком пруду растительный покров не сформирован, число видов растений – мало. Наблюдается высокая численность и биомасса зоопланктона; низкое разнообразие, численность и биомасса зообентоса и рыб (возраст пруда, обычно, 2–5 лет);

– бобровый пруд, в котором бобры не живут, но периодически навешают и чинят плотину; характеризуется примерно такими же условиями, что и пруд с бобрами, но периодически обладает большей проточностью и, как следствие, более высоким содержанием растворенного кислорода; характеризуется более структурированной и богатой растительностью, более высокими уровнями разнообразия и биомассы зообентоса и рыб (возраст пруда, обычно, 5–7 лет);

– пруд без бобров («старый бобровый пруд»), характеризующийся стоячей водой, большим количеством детрита, более низким, чем пруд с бобрами уровнем загрязнения древесными остатками. В таком пруду выражена водно-болотная растительность с наибольшим видовым разнообразием. Наблюдается высокая численность и биомасса зоопланктона, относительно высокое разнообразие, численность и биомасса зообентоса и рыб, существенно изменяется видовой состав и картина пищевой сети (возраст пруда, обычно, более 10 лет).

Сравнение рыбного населения «бобровых рек» Дарвинского заповедника, р. Латки (Ярославская обл.) и рек, еще не затронутых бобровыми преобразованиями (Николаев, Куделин, 1985; Dgebuadze, Zavyalov, 2011), а также данных по питанию рыб (Дгебуадзе и др., 2007), изменений, происходящих в сообществах бентоса и планктона (Дгебуадзе и др., 2001; Завьялов и др., 2005; Крылов, 2005), позволяет создать схему пищевых сетей рыб, населяющих малые реки бассейна Верхней Волги, и показать возможное влияние бобров на эти сети (рис. 8.17). В целом, после вселения бобров существенно изменяется трофическая структура сообществ. Многие виды рыб (голавль, укляя, налим) исчезают из-за изменившихся условий среды, другие виды (прежде всего детритофаги) находят в бобровых прудах вполне благоприятные условия.

Данные по р. Горелке подтверждают вышеприведенные закономерности и для малых рек бассейна Балтийского моря. Новые данные В.В. Осипова (2011) также указывают, что после образования бобровых прудов на р. Сура (Пензенская область, заповедник «Приволжская лесостепь») снизилось видовое разнообразие и численность рыб реофильного комплекса и создались предпосылки для развития рыб лимнофильного комплекса. Тем не менее, все вышесказанное не означает, что деятельность бобров создает однозначно неблагоприятные условия для рыбного населения. Исследования на всех перечисленных малых реках (Лоша, Заблудашка, Латка, Горелка, Сура) проводились спустя примерно 20–30 лет после вселения бобров. Полученные результаты относятся к самому первому, начальному этапу преобразования малых рек и не характеризуют всего разнообразия местообитаний, созданных жизнедеятельностью бобров. В европейской части России среднее время формирования бобровой популяции составляет

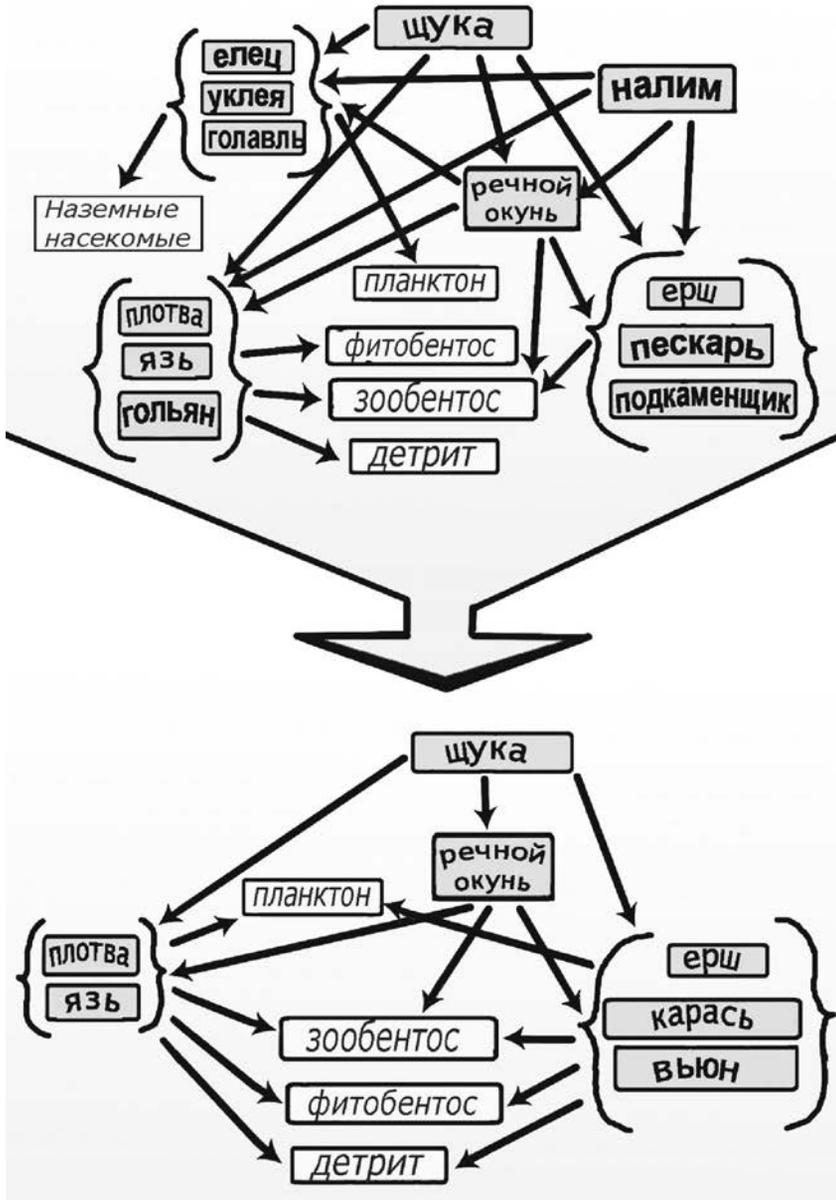


Рис. 8.17. Схема пищевых сетей рыб, населяющих малые реки бассейна Верхней Волги. Вверху – малая река не заселенная бобрами. Рыбоядные виды – щука, окунь, налиим; виды, питающиеся планктоном и наземными насекомыми (елец, укляя, голавль); эврифаги (плотва, язь, голяян); бентофаги (ерш, пескарь, подкаменщик). Внизу – малая река заселенная бобрами. Изменилось не только количество экологических групп рыб, но и состав групп, и питание рыб.

около 30 лет (Зарипов и др., 1978), тогда как максимальное преобразование местообитаний происходит через 50 лет после вселения бобров (Johnston, Naiman, 1990a). На первом этапе в водоемы поступает большое количество свежей древесины, поэтому, несмотря на накопление больших объемов воды, условия для рыбного населения могут быть неблагоприятными. Кроме того, свежестроенные плотины могут препятствовать перемещениям рыб, что уже показано в работах североамериканских исследователей (Schlosser, 1995; Mitchell, Gunjak, 2007). Однако и динамика кормовых ресурсов, и особенности кормодобывания не позволяет бобрам обитать на одном месте неопределенно долго (см. главу 7). Поэтому, по мере увеличения продолжительности обитания бобров будут появляться новые местообитания – разрушающиеся и уже разрушенные плотины и постепенно дренируемые или осушенные пруды. Разрушение бобровой плотины – фактор для рыбного населения малых рек столь же важный, как и сооружение новой (Sjöberg, Hägglund, 2011). Снодграсс и Мифф (Snodgrass, Meff, 1998) подчеркивали, что положительное влияние деятельности бобров на рыбное население сохраняется только в случае, если сохраняется естественная динамика местообитаний – т.е. идет непрерывный процесс создания новых и разрушения старых плотин и прудов. Долговременная динамика кормовых ресурсов бобров (см. главу 7) также, по-видимому, такова, что массовое поступление свежей древесины в водоемы возможно лишь при заселении бобрами новых территорий после их долгого отсутствия. В случае же постоянного обитания бобров поступление древесины в водоемы резко замедляется. Отсюда следует, что в сформировавшихся колониях («климаксных популяциях»), когда масштабные преобразования уже пришли в некоторое динамическое равновесие с другими факторами среды, условия обитания рыб могут быть более благоприятными, чем при первоначальном освоении водоема бобрами. Не следует также забывать, что с момента отступления последних ледников в Европе и бобры, и рыбы в малых реках эволюционировали вместе (Sjöberg, Hägglund, 2011). Поэтому, преобразования бобрами малых рек, какими бы негативными эти последствия нам не казались, исходя из современных кратковременных оценок, все же есть естественный фактор динамики водных и прибрежных экосистем.

Средообразующая деятельность бобров, как и других экосистемных инженеров (ключевых видов) имеет сильную контекстную зависимость. Роль бобров может изменяться от определяющей до незначительной в зависимости от плотности населения бобров, восприимчивости окружающей среды, включая биоту, к бобровым преобразованиям, выбранного пространственного и временного масштаба оценки. Например, долговременные исследования экологических последствий

инвазии канадского бобра в Южную Америку привели Андерсона с соавторами (Anderson et al., 2009, стр. 47) к выводу, что «более важно понять экологию нативных экосистем, чем экологию самих инвазийный бобров». Колен и Гибсон (Collen, Gibson, 2001) в обзоре влияния деятельности бобров на рыб многократно подчеркивали контекстную зависимость такого влияния и невозможность выработки единой стратегии управления бобрами. Степень влияния вселившихся бобров зависит как от первичных (до-бобровых) условий, так и от обитающих видов рыб. Отсюда, польза или вред бобров для рыбного населения будут изменяться на каждом конкретном участке, и каждый конкретный участок требует разработки соответствующего менеджмента (Collen, Gibson, 2001). В условиях европейской части России, при общей чрезвычайно слабой изученности малых рек, влияние деятельности бобра на рыбное население еще многие годы будет оставаться одним из перспективных направлений исследований.

8.4. Выводы по главе

Зоопланктон бобровых прудов отличается повышенными количественными и качественными показателями развития и большим видовым разнообразием. С увеличением продолжительности воздействия бобров меняется состав доминирующих видов: ведущее положение занимают виды озерно-прудового и фитофильного комплексов. Но и для зоопланктона их зависимость от средообразующей деятельности бобров имеет существенный контекстный аспект. Развитие планктона в бобровых прудах определяется не только интенсивностью деятельности бобров и ходом сезонной сукцессии, но и положением пруда относительно речного континуума, каскада прудов, состояния плотин, наличием/отсутствием весеннего или дождевого паводка и проточностью прудов.

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 бобровом пруду, находящемся на поздней стадии сукцессии. В бобровых прудах на малых реках сукцессионные процессы происходят довольно быстро. Пищевые сети рек, не заселенных бобрами, более сложны, чем пищевые сети бобровых рек.

Слабая изученность малых рек, контекстное влияние средообразующей деятельности и относительная «молодость» большинства бобровых популяций пока не позволяют сделать значимых обобщений по реакции зависимых водных организмов на произведенные бобрами изменения среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, бобры вернулись на наши реки. Возвращение бобра означает не только восстановление ранее исчезнувшего вида, но и внедрение новых разнообразных форм воздействия бобров на среду обитания, накопление результатов этих модификаций, иными словами создание специфического «бобрового режима» малых рек. Огромное количество публикаций по различным аспектам средообразующей деятельности бобров обоих видов издано за последние 15–20 лет, и многие исследования в этом направлении продолжаются. Обилие публикаций и противоречивость полученных результатов, на первый взгляд, представляются суммой интересных прецедентов, из которых не следует явных закономерностей. Однако и вышеприведенные материалы, и анализ литературных данных показывают, что 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 так, в силу восстановившегося обширного ареала бобров, разнообразия заселяемых ими местообитаний, различной плотности населения и продолжительности обитания, разной восприимчивости сообществ к воздействию бобров. Это *контекстная зависимость*, из которой следует многообразие результатов деятельности бобров и многообразие реакций сообществ, подвергшихся таким воздействиям. Поэтому противоречивость получаемых результатов закономерна.

Бобры воздействуют практически на все компоненты среды: биотические и абиотические, водные и прибрежные. Специфический режим создаваемых бобрами нарушений определяется частотой повторного заселения: разовое заселение и длительный период восстановления или же регулярное относительно частое заселение, которое может привести сообщество в состояние динамического равновесия. Для большинства поселений характерно чередование периодов обитания бобров (1-10 лет) с периодами их отсутствия.

Для малых рек, на которых обитают бобры, характерно наличие градиентов интенсивности кормодобывания и увлажнения по поперечному профилю речной долины и прерывистость речного континуума на бобровых плотинах, формирование ступенчатого продольного профиля реки. Ширина зоны кормодобывания у бобров редко превышает 30-50 м и определяется стереотипом кормодобывающего поведения, жесткими временными и энергетическими ограничениями, влияющими на скорость поступления кормов, наличием хищников и температурных ог-

раничений. Прерывистость речного континуума бобровыми плотинами наиболее показательна в реакции зоопланктона, распределение которого не соответствует концепции речного континуума, но хорошо описывается положениями концепции «динамики пятен» (Крылов, 2005).

Присутствие бобров приводит к увеличению обводненности территорий, усложнению рисунка речной сети, накоплению больших объемов воды, созданию условий для развития водно-болотной растительности. Изменение гидрологического режима почв на обширных территориях вокруг прудов создает «бобровые пятна», очерчивает «ареал средообразующей деятельности¹¹» бобров для каждого водосбора. Бобровые плотины стабилизируют ход уровня воды при дождевых паводках, повышают уровень и сокращают размах колебаний почвенно-грунтовых вод, меняют направление их стока, вокруг прудов в почвах формируется выпотной гидрологический горизонт. 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 существования плотин, со временем гидроморфизм почв усиливается.

Избирательность при использовании древесных кормов оказалась 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, подвергшихся влиянию деятельности бобров. Общим для всех поселений является только повсеместное изъятие осины из прибрежных древостоев и градиент интенсивности кормодобывания в полосе, не превышающей обычно 50 м.

Для бобров характерна 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

¹¹ по (Работнов, 1978)

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», при этом используют/модернизируют оставшиеся от предыдущих обитателей структуры.

Воздействие бобров на окружающую среду имеет кумулятивный характер, отражающийся в накоплении «памятников» деятельности прежних поколений. В старых популяциях со временем все минимально пригодные для жизни бобров участки проходят через несколько циклов заселения-забрасывания. 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 (плотин, хаток, троп, каналов и пр.). Накопление большого количества плотин помогает бобрам быстро и с минимальными затратами накапливать воду и создавать большие пруды. Часть местообитаний переходит в безлесные «бобровые луга» и становятся надолго непригодными для обитания бобров, возможны и негативные сукцессионные изменения способствующие развитию черноольшаников. 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. Избирательное кормодобывание бобров может ускорить, замедлить сукцессии или привести к восстановлению прежних сообществ, изменяя только возрастные или размерные характеристики древостоя. 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. Для этих пятен характерны увеличение обводненности и быстрая гибель древесной растительности; образование и длительное существование сообществ с гидрофильной травянистой растительностью; нелинейные и разнонаправленные смены внутри пятна; длительный период восстановления лесной растительности в зависимости от условия дренажа, частоты повторных затоплений, положения пятна относительно биома и водораздела, наличия банка семян, наличия/отсутствия других масштабных нарушений лесной растительности.

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». Для поселений, прошедших через несколько циклов заселения, характерно отсутствие осины в расstroенных бобрами древостоях, тогда как береза представлена крупными деревьями невыгодными для их использования в качестве корма. В брошенных поселениях неудовлетворительно возобновляется только осина, остальные породы, как предпочитаемые, так и неподаемые возобновляются хорошо, но восстановления прежних объемов кормов при существующей частоте повторного заселения не происходит.

Средообразующая деятельность бобров характеризуется сложными взаимодействиями с другими факторами, действующими в бассейне малой реки, наличием ограничений по изменению среды обитания. Бобры имеют уникальные возможности по преобразованию среды обитания, но их влияние в большинстве случаев распространяется примерно на 3% территорий. Возможности бобров по преобразованию местообитаний достаточно быстро исчерпываются, примерно к 40–50 годам после вселения бобров проявляются все возможные изменения (модификации) которые они могут произвести. Модель динамики численности бобров (Завьялов и др., 2010) предсказывает значительную роль случайной составляющей. 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 повторно заселяемых местообитаниях качество кормов хуже, но имеется унаследованная от предыдущих поколений инфраструктура, позволяющая бобрам сглаживать действие других факторов среды. В целом отрицательные обратные связи между бобрами и измененными ими местообитаниями не настолько сильны, чтобы сделать местообитания полностью непригодными для обитания бобров, тогда как сами бобры достаточно пластичны, чтобы изменить не только среду, но и свое по-

ведение. Бобры адаптированы к существованию при малой численности и скудной кормовой базе. 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 свое поведение.

Перспективным направлением будущих исследований средообразующей деятельности бобров, по нашему мнению, являются именно комплексные исследования, объединяющие экосистемный инжиниринг и фитофагию. Именно экосистемный инжиниринг, поскольку в рамках этой концепции учитываются физические изменения среды инженером. 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. 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.

SUMMARY

Zavyalov N.A. Ecosystem engineering of the beaver (*Castor fiber* L.) in the forest zone of European part of Russia / Proceeding of State Nature Reserve Rdeysky. V.3. Velikiy Novgorod, 2015. – 320 p.

INTRODUCTION

The aim of this book is a complex evaluation of the beaver's role as an ecosystem engineer in ecosystems of small rivers in the phases of number increase and at achievement of maximal values of the beaver number and population density.

CHAPTER 1. BEAVERS (*CASTOR FIBER*, *C. CANADENSIS*) – ECOSYSTEM ENGINEERS AND PHYTOPHAGES: LITERATURE REVIEW

CHAPTER 2. METHODS OF DATA COLLECTION AND PROCESSING.

CHAPTER 3. RESEARCH REGION

The studies were carried out in 1987-2012 in reserves of European part of Russia – Darvinskiy, Rdeysky, Central-Forest, and Prioksko-Terrasny ones.

CHAPTER 4. MODERN TRENDS OF THE BEAVER POPULATION DEVELOPMENT: EXPANSION, SETTLEMENT IN PESSIMAL ECOTOPES, SMALL RIVERS AND WANTERSHEDS, REINVASION

Under moving into suboptimal and pessimal ecotopes, the beavers demonstrate a high degree of adaptability and plasticity. Formation of new populations due to expansion of beavers is going on rather quickly because of constant inflow of animals from populations already formed. Periodically, by virtue of a great amount of falling precipitation, the presence of scaled progressive successions after cuts and fires at the initial units of hydrographic network, the conditions, which favor their rapid settling by beavers, are formed. Then, due to beaver activity, a part of ecotopes transforms from pessimal into optimal ones, and the big, stably existing colonies, which form the core of a new population, are created. The high-water beds of small rivers are subjected to the greatest transformation, and different kinds of beaver structures are accumulated in them. Within the first ten kilometers of a small river length, ecosystem engineering activity of beavers becomes markedly apparent, and within the first four kilometers it becomes most intensely. High density of populations on small rivers, along the edges of bogs is forming relatively rapidly – in 25 to 30 years. Big predators don't make a significant influence on development of beaver populations.

With time in old populations all minimally suitable for beaver habitats undergo several cycles of settling – leaving. Transformation of habitat goes continually, created by beaver structures are stored faster than destroyed. The part of large, consisting of 6-8 beavers colonies is high, but such settlements are not long-lived. Noticeable change of quantity and quality of forage leads

to frequent migrations of beavers followed by repairing of old structures and creation of the new ones. Accumulation of a big quantity of dams helps beavers quickly and with minimal expense to store the water and create large ponds. On the whole, the beavers come to some dynamic equilibrium between the rate of forage reconstitution, susceptibility of communities to disturbance caused by beavers, and outward damages of vegetation.

Modeling of number dynamics and analysis of beavers interaction with their ecotopes shows that for small rivers both beavers and created by them structures as well as disturbance regimen are an inherent constant component of ecosystems.

CHAPTER 5. FORMATION OF SPECIES-SPECIFIC BIOLOGICAL SIGNAL FIELD AND ITS SIGNIFICANCE FOR REGULATION OF INTRASPECIFIC RELATIONS

Bites (damages of tree bark) are elements of signal field of beavers, they don't carry any precise information and more likely are a background sign analogous to inscription "beavers live here". Bites are auxiliary marks and in line with olfactory marks constitute complex informative points.

Intensity of marking the territory by beavers demonstrates a considerable variability from year to year. Formation of a new settlement leads to an increase in the quantity of marks. It was registered a decrease in the quantity of marks under stable boundaries between adjacent colonies, the fact, for which an explanation wasn't found.

Against the background of variations in marking intensity it was annually registered an area with high concentration of marks. This area serves as information center, where beavers leave information about themselves and obtain it about their neighbors. Localization of information center on the spot is not strictly fixed, it can be moved in the space and its square also can be changed. Information center may be important also for intra-family communications of beavers especially under frequent migrations.

Localization of information center is maintained only during one-year cycle and is not a stable element of signal field of beavers. Stable elements can be structures which exist several cycles of settling – paths, burrows, lodges, dams. They increase the scope of possibilities for beaver adaptations in quickly changing conditions.

CHAPTER 6. VITAL ACTIVITY OF BEAVER AS A FACTOR OF SOIL FORMATION

Beaver dams on small rivers stabilize the course of water level under rain high water, increase the level and shorten amplitude of fluctuations of soil and ground waters, change the direction of their flow. Over the whole vegetation period the beaver ponds serves as a source of infiltration of water into the soil.

Beaver ponds are the sources of local impoundment of soils at a distance up to 40 meters, but the impounding regimen is different. At a distance up to 10-15 meters from the banks of a pond this is a stable excessive irrigation of soils;

at a distance of 10-40 meters it constitutes a mutual action of impoundment and periodical moistening by atmosphere precipitation.

Soil impoundment by beaver dams influence actively on the change of soil features already in the first years of dam existence. In the course of time hydro-morphism of soils is strengthening, which is manifested in an increase of amorphous iron and exchange aluminum content, and in the change of pH values.

CHAPTER 7. INFLUENCE OF TROPHIC AND BUILDING ACTIVITY OF BEAVERS ON VEGETATION COVER

During the first cycle of settling the beavers quickly and intensely withdraw aspen from riverside forests, regardless of the size of trees. Birch is used with similar intensity, but evident preference is observed for thinner stems. As a result of foraging activity of beavers the various in size gaps of forest canopy are formed. Forest regeneration in such gaps is determined by its size, peculiarities of ecotopes and trophic load of moose.

Foraging activity of beavers may accelerate successions of riparian forests or lead to a change of different age groups of trees. Beavers use selectively arboreal-shrubby forage, however, this selectivity is complex and variable, and as a result an answer of vegetable communities may be different even within the sides of the same beaver pond. Only an omnipresent removal of aspen from riparian forest stands and a presence of a gradient of foraging more frequently not exceeding 50 meters is a common thing for all areas.

Flooding and impounding of riparian forest stands by the waters of beaver ponds leads to a rapid destruction of the stands, but most completely it manifests itself at achievement of maximal values of the number and population density of beavers.

For the colonies, undergone several cycles of settling, an absence of aspen in damaged by beaver stands is characteristic, while a birch is represented by well-grown trees not profitable for their use as forage. Habitation of beavers in such colonies depends on success in forest restoration in "beaver patches". In abandoned habitats only aspen is regenerated poorly, the rest species, both preferable and not eatable, are renewing well, but reconstitution of the former forage volumes under existing frequency of resettling doesn't occur. Every next generation of beavers is reluctant to settle ecotopes with partially regenerated food supplies.

Beavers are adapted to habitation at a low number and under a scant food supply. When possibilities for the change of habitat are exhausted, and unused territories are not already remained, the beavers may survive in such ecotopes by changing their behavior.

CHAPTER 8. REACTION OF OTHER ORGANISMS ON EXECUTED BY BEAVERS TRANSFORMATIONS OF ENVIRONMENT

Zooplankton of beaver ponds differ by elevated quantitative and qualitative indices of development and greater species diversity. With increase of beaver impact duration, a composition of dominating species changes: the leading

position is occupied by the species of lake-pond and phytophilous complexes. Development of plankton in beaver ponds is determined not only by intensity of beaver activity and course of seasonal succession, but also localization of pond in relation to river continuum, pond cascade, state of dams, presence or absence of the spring or rain flood and flowage of ponds.

Diversity, number and biomass of fish on areas subjected to beaver engineering activity is on the whole lower than on unchanged ones. High indices of diversity and fish biomass are registered only in the beaver pond being in the late stage of succession. Food networks of rivers not inhabiting by beavers are more complicated than food networks of beaver rivers.

CONCLUSION

No one from modern concepts of environment formation can characterize, explain and predict sufficiently the results of beaver activity. This is so thanks to enormous range of beavers, variability of settling by them ecotopes, different density of populations, duration of habitation, different susceptibility of communities to beaver influence. This is *a contextual dependence*, from which the variety of beaver activity results and diversity of reactions of communities undergone such influences follows. Therefore, discrepancy of results obtained is appropriate.

Specific regimen created by beaver disturbances is determined by the frequency of resettlement: one-time settling and durable period of renewal or regular relatively frequent settling which can lead a community into a state of dynamic equilibrium. For most colonies alternation of habitation periods (1 to 10 years) of beavers with the periods of their absence is inherent.

The presence of gradients of foraging intensity and moistening along lateral profile of river valley and intermittence of the river continuum on beaver dams, formation of stepped longitudinal river profile is observed. The width of foraging zone in beavers seldom exceeds 30-50 m and is determined by stereotype of foraging behavior, strict temporal and energy limitations influencing the rate of feeding stuffs income, the presence of predators and temperature restrictions. Intermittence of river continuum by beaver dams is extremely significant in reaction of zooplankton; the distribution is well-described by statements of concept of "patch dynamics" (Krylov, 2005).

Increase in impoundment of territories, complication of the pattern of river network, accumulation of large quantities of water, creation of conditions for development of water and bog vegetation are seen. The change of hydrologic regime of soils on spacious territories around ponds creates "beaver patches". Over the whole vegetation period beaver ponds serve as a source of water infiltration into the soil. Soil impoundment by beaver dams makes an active influence on the change of soil qualities already in the first years of dam existence, with time the hydromorphism of soils is only strengthening.

Selectivity at the use of wood forage proved to be complicated, changeable and badly predicted. Not only species composition, but size characteristics of

stands, dislocation of forage units in space, and quality of ecotopes turned out to be important. From variability of foraging solutions of beavers, a marked variability of composition and structure of riparian forests influenced by beaver activity also results. The common trait for all colonies is only omnipresent removal of aspen from riparian stands and the presence of gradient of foraging intensity, more often not exceeding 50 meters.

Non-repeatability of the strategies of the resources using at resettling is inherent. Beavers are not able to copy using of the resources at the same place and at the same manner as previous generations did. It would be fatal for them due to a low rate of wood supply renewal, long-time and not always reversible succession changes of riparian forests, and also lowering of the quality of resettled ecotopes under absence of outer damage of vegetation cover. Therefore, in every new cycle of settling the beavers transform environment for their needs, but use/modernize the structures left after previous inhabitants.

Cumulative character of action is seen in accumulation of "monuments" of action of previous generations. With time in old populations all minimally suitable habitats go through several cycles of settling-abandoning. Energetic ecosystem engineering activity goes on uninterruptedly, created by beavers structures are accumulated rapider than destroyed. Noticeable change in the quality and quantity of forage leads to frequent migrations of beavers, followed by repairing of old and creation of new structures. Accumulation of a great amount of dams helps beavers quickly and with minimal expenses to store water and create large ponds. A part of ecotopes transforms into forest-free "beaver meadows", and negative succession changes favoring a development of black alder forests are also possible. On the whole, beavers come to some dynamic equilibrium between the rate of forage renewal, susceptibility of communities to beaver disturbances and outer damage of vegetable cover.

Multidirectional mode and incompleteness of successions in "beaver patches" favor ecotone formation in ecotopes. Selective foraging of beavers may accelerate, slow down successions or lead to reconstitution of previous communities by changing only the age or size characteristics of forest stand. Long-term influence of beavers on vegetation is expressed in creation of "beaver patches", the quantity and square of which increase as far as beaver number grows. By the moment of achievement of maximal values in beaver number the quantity and square of patches have stabilized. Beaver activity act as a releasing mechanism of "beaver patches" formation, but then the speed and direction of succession inside the patches is determined by other factors.

The future of beaver populations depends on success in restoration of arboreal-shrubby foods in "beaver patches". For colonies undergone several cycles of settling an absence of aspen in disturbed by beavers stands is characteristic, while birch is presented by big trees not profitable for their use as a food. In abandoned settlements only aspen is renewed poorly, the rest species, both preferable and not eatable are renewing well, but restora-

tion of the previous volumes of forage under existing frequency of resettling doesn't occur.

Complicated interactions with other factors working in the basin of a small river, the presence of limitations in transformation of the habitat are stated. Beavers have unique possibilities in transformation of habitat, but their influence in most cases spreads approximately onto 3% of territories. The possibilities of beavers on habitat transformation are exhausted rather rapidly, approximately by 40-50 years after beaver settling all possible changes (modifications) which they can induce become apparent. Important casual (non-periodical) factors for beavers may be extremely strong flood, markedly exceeding average long-term indices, fierce drought, spreading fires or mass windfalls. These factors may be in phase or antiphase with beaver activity, they can strengthen or attenuate formation of the system of feedbacks between beavers and ecotopes transformed by them.

Number dynamics modeling and analysis of interaction between beavers and their forage resources show that for small rivers both beavers and created by them structures as well as disturbance regime are an integral constant component of ecosystems. On the whole, the negative feedbacks between beavers and changed by them ecotopes are not so strong for making an ecotope uninhabitable completely for beavers, while the beavers themselves are plastic enough for changing not only the environment, but also their behavior. Beavers adapt to habitation at low number and under scanty food supply. When possibilities for changing of habitat are drained, and unused territories are not remained, beavers can survive in such ecotopes by lowering the population density, increasing their mobility and changing their behavior.

A prospective direction of future research in ecosystem engineering activity of beavers, in our opinion, is a complex research combining ecosystem engineering and phytophagy. This is especially important in the case with beavers, when resettling of ecotopes and shifting of activity centers, cumulative character of influence and complicated interactions with other environmental factors make an evaluation of reaction of dependent species extremely complex and ambiguous. And only for one species the reaction on executed by beaver changes of habitation are possible to monitor and explain unequivocally. These are beavers themselves, changing the environment and dependent on these changes. Both ecosystem engineering and phytophagy are the results of entire ecological process, understanding of which may explain importance of such kind of interactions in ecosystems.



Фото 1. Бобровое поселение в центре Полистово-Ловатской болотной системы. Рдейский заповедник 13.08.2013.



Фото 2. Бобровое поселение на «окнах» подмоховой речки. Северная часть Рдейского заповедника 25.09.2013.



Фото 3. Нежилое бобровое поселение на открытой части русла внутриболотного водотока. Северная часть Рдейского заповедника 03.08.2007.



Фото 4. Жилое поселение и бобровая плотина на р. Копейнице. 03.04.2007.



Фото 5. Новая бобровая плотина на р. Горелке 06.11.2011.



Фото 6. Перекрытые бобровыми плотинами мелиоративные каналы быстро выходят из строя. Северная граница Рдейского заповедника 16.10.2013.



Фото 7. Бобровая хатка на берегу оз. Чудского. Рдейский заповедник 02.10.2013.



Фото 8. Огромные бобровые хатки чаще всего встречаются по границам болотной системы. Пруд в северной части Рдейского заповедника 05.11.2013.



Фото 9. Сложное жилище, выстроенное на основе старой плотины. Восточная граница Полистово-Ловатской болотной системы 14.11.2013.



Фото 10. Бобровая хатка высотой 3,5 м. Река Близная, Рдейский заповедник 18.06.2007.



Фото 11. Хатка длиной 21 м. Северная граница Рдейского заповедника 19.07.2007.



Фото 12. Поселение в топи вокруг острова Осинная Грива. Рдейский заповедник 27.05.2008.



Фото 13. Длинные плотины, сооруженные бобрами на пересечении ручьев и старых лесовозных дорог. Охранная зона Рдейского заповедника 13.11.2014.



Фото 14. Поселение на границе болотного массива и минеральной почвы. Восточная часть Рдейского заповедника 19.04.2007.



Фото 15. Самые большие плотины создаются на первых 3 километрах русел рек и ручьев после их выхода из болотного массива. Охранная зона Рдейского заповедника 11.05.2006.



Фото 16. Бобровые каналы на р. Хлавице. Рдейский заповедник 27.05.2011



Фото 17. Система бобровых каналов в топи на границе болотной системы и суходола. Охранная зона Рдейского заповедника 26.05.2011.



Фото 18. Бобровое поселение в топи на границе болотного массива хорошо заметно по усыхающему древостою. Рдейский заповедник 14.09.2011.



Фото 19. Бобровая тропа протяженностью более 200 м на верховом болоте. Окрестности озера Глубокое, Рдейский заповедник 13.04.2015.



Фото 20. Пни сгрызенных бобрами осин многочисленны по берегам рек и ручьев. Рдейский заповедник 07.11.2011.



Фото 21. Только в некоторых поселениях осина составляет основу древесно-кустарниковых кормов, тогда как в большинстве поселений запасы осины давно использованы. Охранная зона Рдейского заповедника 29.05.2012.



Фото 22. В центре и по краям болотного массива береза служит для бобров главным древесно-кустарниковым кормом. Рдейский заповедник 01.02.2008.



Фото 23. По краям болотного массива бобры охотно поедают кору ивы, даже если для этого приходится забираться по стволу старого дерева на высоту более 2 м. Восточная граница Полистово-Ловатской болотной системы 14.03.2012.



Фото 24. Во всех поселениях отмечено поедание сосновой коры; в центре болотного массива оно носит массовый характер. Озеро Роговское, Рдейский заповедник 11.11.2014.



Фото 25. Зимний запас корма. Река Горелка, Рдейский заповедник 08.11.2007.



Фото 26. Корневища кубышки желтой, вытащенные и объединенные бобрами. Река Редья, Рдейский заповедник 08.04.2008.



Фото 27. «Бобровый луг» на р. Редье. Восточная граница Рдейского заповедника 15.06.2011.



Фото 28. Нежилое поселение с дренированным прудом. Река Копейница, охранная зона Рдейского заповедника 18.07.2011.



Фото 29. Брошенный бобровый пруд на р. Горелке. Древоостой уже выпал, но «бобровый луг» еще не образовался. Охранная зона Рдейского заповедника 05.11.2011.



Фото 30. «Бобровый луг» на р. Копейнице. Охранная зона Рдейского заповедника 11.06.2014.



Фото 31. Открытый речной коридор – результат работы нескольких поселений и поколений бобров. Река Горелка, охранная зона Рдейского заповедника 05.11.2011.



Фото 32. Из всех крупных хищников, обитающих в восточной части Полистово-Ловатского болотного массива, только волки успешно добывают бобров. Рдейский заповедник 19.04.2007.



Фото 33. От добытого волками бобра осталось только содержимое желудка – осиновая кора. Охранная зона Рдейского заповедника 15.11.2010.



Фото 34. Бобровая хатка, разломанная медведем. Рдейский заповедник 13.08.2013.



Фото 35. Река Тюдьма, брошенное поселение. Центрально-Лесной заповедник 26.09.2007.



Фото 36. Открытый речной коридор руч. Вонюк. Центрально-Лесной заповедник 01.05.2008.



Фото 37. Старая бобровая плотина с осажденными наносами выше и ниже нее. Река Тюдьма, Центрально-Лесной заповедник 04.05.2008.



Фото 38. Многочисленные завалы встречаются на всем протяжении р. Тюдьмы в границах Центрально-Лесного заповедника. 27.09.2007.



Фото 39. В бассейне р. Тюдьмы молодняки на ветровальных «окнах» стали для бобров основным местом заготовки древесно-кустарниковых кормов. Центрально-Лесной заповедник 02.05.2008.



Фото 40. По берегам р. Таденки древесно-кустарниковые корма сильно истощены в результате их многолетней эксплуатации бобрами. Приокско-Террасный заповедник 30.04.2010.



Фото 41. После паводка на р. Таденке разрушилась бобровая плотина и обнажилось ложе пруда. Приокско-Террасный заповедник 13.05.2011.



Фото 42. Каскад бобровых плотин на ручье Жидовина. Приокско-Террасный заповедник 10.05.2012.



Фото 43. Паводок на р. Таденке чаще всего разрушает только русловую часть плотины. Приокско-Тerrasный заповедник 24.04.2009.



Фото 44. Новый пруд в среднем течении р. Таденки. Приокско-Тerrasный заповедник 02.05.2010.



Фото 45. Внерусловые части плотин могут сохраняться в течение длительного времени. Река Таденка, Приокско-Террасный заповедник 03.05.2010.



Фото 46. Многолетнее обитание бобров на р. Таденке создало условия благоприятные для развития черноольшаников. Приокско-Террасный заповедник 15.08.2007.



Фото 47. Последний фрагмент приручьевого ельника, не затронутого жизнедеятельностью бобров на р. Таденке. Приокско-Террасный заповедник 16.08.2007.



Фото 48. Запаховая метка бобра на снегу. На переднем плане – следы рыси, подходившей к этой метке и перешедшей речку по валежу. Рдейский заповедник 05.02.2008.



Фото 49. Сигнальный холмик бобра. Река Тюдьма, Центрально-Лесной заповедник 01.05.2008.



Фото 50. Маркировочные площадки. Иванцевская речка 24.10.2012.



Фото 51. Маркировочная площадка. Река Копейница 03.04.2007.



Фото 52. Маркировочная площадка в устье ручья Вонюк. В центре площадки – злаковая кочка, на которой бобры оставляют запаховые метки. Центрально-Лесной заповедник 26.10.2008.



Фото 53. Площадка усиленного мечения. Река Ильд, Ярославская область
30.10.2007.



Фото 54. Площадка усиленного мечения. Река Редья 07.09.2011.



Фото 55. Старые и новый закусы. Река Редья 14.04.2010.



Фото 56. Маркировочная площадка и свежие закусы на осине. Река Копейница 14.06.2008.



Фото 57. Маркировочная площадка, используемая в течение нескольких лет. Рдейский заповедник 23.07.2008.



Фото 58. Поселение В35 на р. Горелке. Рдейский заповедник 14.06.2007.



Фото 59. Поселение В326 на р. Горелке. 06.06.2007.



Фото 60. Поселение В334 на р. Копейнице 12.07.2007.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абатуров Б.Д. Важнейшие особенности взаимодействия животных-фитофагов и растительности в наземных экосистемах // Растительные животные в биогеоценозах суши: Материалы Всесоюзного совещания (Валдай, 3–6 июня 1984 г.). – М.: Наука, 1986. – С. 7-12.

Абатуров Б.Д. Кормовые ресурсы, обеспеченность пищей и жизнеспособность популяций растительноядных млекопитающих // Зоол. ж. – 2005. – Том 84. – № 10. – С. 1251-1271.

Абатуров Б.Д. Млекопитающие как компонент экосистем (на примере растительноядных млекопитающих в полупустыне). – М.: Наука, 1984. – 286 с.

Аксенов А.А. Речной бобр в Нелидовском и Жарковском районах Калининской области // Научные труды Калининского отделения МОИП. – 1960. – № 2. – С. 7-13.

Алейников А.А. Современное состояние популяции бобра европейского и его средообразующая деятельность в заповеднике «Брянский лес и его охранной зоне» // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы: Материалы IV Международного симпозиума (18-22 сентября 2006 г., Петрозаводск, Республика Карелия, Россия). – Петрозаводск, 2007. – С. 16-24.

Алисов В.П. Принципы климатического районирования СССР // Изв. АН СССР. Сер. геогр. – 1959. – № 6. – С. 118-125.

Альбов С.А., Хляп Л.А. Мониторинг видового разнообразия млекопитающих Приокско-террасного биосферного заповедника // Актуальные вопросы в области охраны природной среды (Информационный сборник ФГУ «Всероссийский научно-исследовательский институт охраны природы»). – М.: ФГУ «ВНИИприроды», 2009. – С. 110-115.

Андронникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. – СПб.: Наука, 1996. – 189 с.

Антимонов Н.А. Исследования малых рек. – Л.: Гидрометеиздат, 1950. – 128 с.

Аринушкина Е.Н. Руководство по химическому анализу почв. – М.: Изд-во МГУ, 1961. – 490 с.

Атлас карт Приокско-Террасного заповедника / Под ред. М.В. Бобровского, М.Н. Брынских. – Пущино: Биопресс, 2005. – 63 с.

Афанасьева Т.В., Василенко В.И., Терешина Т.В., Шеремет Б.В. Почвы СССР – М.: Мысль, 1979. – 380 с.

Базыкина Г.С., Роде А.А. Методы изучения водного режима почв // Принципы организации и методы стационарного изучения почв. – М.: Наука, 1976. – С. 95-198.

Балодис М.М. Бобр. Биология и место в природно-хозяйственном комплексе республики. – Рига: Зинатне, 1990. – 270 с.

Барабаш-Никифоров И.И. Бобр и выхухоль как компоненты водно-берегового комплекса. – Воронеж, 1950. – 107 с.

Барабаш-Никифоров И.И., Дежкин В.В., Дьяков Ю.В. Бобры бассейна Дона. Экология и вопросы хозяйства (монографический очерк) // Труды Хоперского гос. заповедника. – Вып. V. – Воронежское кн. изд-во, 1961. – С. 5-115.

Баскин Л.М., Новоселова Н.С. Опасность нападения хищников как один из факторов, влияющих на протяженность пищевых маршрутов бобров (*Castor fiber*) // Зоологический журнал. – 2008. – Том 87. – № 2. – С. 226-230.

Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюл. МОИП. Сер. биол. – 1951. – Том 56. – № 5. – С. 3-30.

Бобрецов А.В., Нейфельд Н.Д., Сокольский С.М., Теплов В.В., Теплова В.П. Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника. – Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 2004. – 464 с.

Бобров В.В., Альбов С.А., Хляп Л.А. Оценка влияния чужеродных видов млекопитающих на естественные экосистемы на примере Приокско-Террасного биосферного резервата // Экология. – 2008. – № 4. – С. 307-314.

Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 232 с.

Богатов В.В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 1994. – 218 с.

Богдановская-Гиэнеф И.Д. Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа на примере Полистово-Ловатского массива. – Л.: Наука, 1969. – 188 с.

Бондарев Л.Г. Аккумуляция древесного аллювия и человек // Вестн. Моск. Ун-та. Сер. 5. География. – 1985. – № 4. – С. 45-50.

Борисов Б.П. Методические указания по учету речного бобра на больших территориях / ЦНИЛ Главохоты РСФСР. – М., 1986. – 19 с.

Борисов Б.П. Бобр // Состояние охотничьих ресурсов в Российской Федерации в 2008-2010 гг. Информационно-аналитические материалы / Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсоведение, рациональное использование). – Выпуск 9. – М.: Физическая культура, 2011. – С. 86-90.

Борисов Б.П. Бобр // Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации. Информационно-аналитические материалы. – Москва, 2000. – С. 81-84.

Бородина М.Н. Результаты и перспективы расселения речного бобра в бассейне реки Оки // Сборник материалов по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. – М.: изд-во Мин-ва с/х СССР, 1956. – С. 95-136.

Бородина М.Н. Материалы к изучению динамики мокшанской бобровой популяции // Труды Мордовского гос. заповедника. – Вып. 3. – Саранск: Мордовское кн. изд-во, 1966. – С. 5-38.

Бородина М.Н. О методах хозяйственного использования речного бобра в связи с особенностями его экологии // Труды Окского гос. заповедника. – Вып. 3. – Вологодское кн. изд-во, 1960. – С. 41-76.

Боч М.С., Мазинг В.В. Экосистемы болот СССР. – Л.: Наука, 1979. – 186 с.

Вайнштейн Б.А. Об оценке сходства между биоценозами // Биология, морфология и систематика водных организмов. – Л., Наука, 1976. – С. 156-164.

Ванисова Е.А., Никольский А.А. Биологическое сигнальное поле млекопитающих (к 110-летию со дня рождения профессора Н.П. Наумова) // Журнал общей биологии. – 2012. – Том 73. – № 6. – С. 403-417.

Владыченский С.А. Почвенно-мелиоративная характеристика прибрежной территории Рыбинского водохранилища // Труды Дарвинского гос. заповедника. – Вып. IX. – Сев. – Зап. кн. изд-во, 1968. – С. 182-215.

Волков В.А., Литкенс Е.С., Шапошников Е.С. Центральнo-лесной заповедник // Заповедники СССР. Заповедники Европейской части РСФСР / Ред. В.Е. Соколов, Е.Е. Сыроечковский. – Ч.1. – М.: Мысль, 1988. – С. 184-205.

Волох А.М. Строительная деятельность бобров в зоне влияния Кременчугской и Каневской ГЭС на Днепре // Хозяйственная деятельность и охотничья фауна. – Том II. – Киров, 1980. – С. 76-77.

Вомперский С.Э. Биологические основы лесосушения. Рост древостоев в связи с факторами среды осушаемых торфяных почв. – М.: Наука, 1968. – 312 с.

Вомперский С.Э., Ерофеев А.Е. Влияние поселений бобра на осушенные каналы и мелиорированные насаждения // Лесоведение. – 2005. – №6. – С. 64-72.

Воробьев И.И. Некоторые особенности маркировочного поведения и дендроактивности бобра (*Castor fiber* L.) на реке Вороне (Тамбовская область) // Исследования бобров в Евразии: сборник научных трудов / ГНУ ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова РАСХН. – Вып.1. – Киров, 2011. – С. 99-107.

География и геология Новгородской области. – Великий Новгород: изд-во НовГУ им. Ярослава Мудрого, 2002. – 308 с.

Георгиевский А.Б. Фаза окон в коренных еловых лесах южной тайги // Бот. журн. – 1992. – Том 77. – №6. – С. 52-62.

Горшков Д.Ю., Горшков Ю.А., Истер-Пилчер А.Л., Пилчер Б.К. Особенности питания бобра, реинтродуцированного в Волжско-Камском заповеднике // Тр. Первого Евро-Американского конгресса по бобру. Труды Волжско-Камского заповедника. – Вып. 4. – Казань, 2001. – С. 127-139.

Горышина Т.К. Экология растений. – М.: Высш. Школа, 1979. – 368 с.

Гревцев В.И. Итоги реаклиматизации и перспективы воспроизводства бобра в Вологодской области // Интенсификация воспроизводства ресурсов охотничьих животных. – Киров, 1990. – С. 206-219.

Гревцев В.И. Ресурсы бобров в России: современные тенденции и региональные проблемы использования // Исследования бобров в Евразии. – Вып. 1. – Киров: Альфа-Ком, 2011. – С. 35-39.

Грибова С.А., Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Растительность Европейской части СССР. – Л.: Наука, 1980. – 236 с.

Данилов П.И., Каньшиев В.Я., Федоров Ф.В. Речные бобры Европейского севера России. – Москва: Наука, 2007. – 199 с.

Данилов П.И. Состояние резервата канадского бобра в Карельской АССР и его перспективы // Труды Воронежского гос. заповедника. – Вып. XXI. – Т. 1. – Воронеж: Центр.-Черноземн. кн. изд-во, 1975. – С. 105-113.

Дворников М.Г., Дворникова Н.П. Взаимосвязи промысловых млекопитающих с растительным покровом в лесных экосистемах Южного Урала: Препринт. – Свердловск, 1986. – 71 с.

Дворникова Н.П. Динамика популяций и биоценотическая роль речного бобра на Южном Урале: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Дворникова Нина Петровна. – Свердловск, 1987. – 23 с.

Дгебуадзе Ю.Ю., Завьялов Н.А., Крылов А.В., Иванов В.К. Сезонное распределение рыб в «бобровых реках» Дарвинского государственного заповедника // Тр. Первого Евро-Американского конгресса по бобру. Труды Волжско-Камского заповедника. – Вып.4. – Казань, 2001. – С. 140-151.

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. / Ред. Д.С. Павлов, М.И. Шатуновский. – М., 2000. – С. 84-91

Дгебуадзе Ю.Ю., Слынько Ю.В., Кияшко В.И. Рыбноенаселение // Экосистемамалой реки в меняющихся условиях среды. – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2007. – С. 268-279.

Дгебуадзе Ю.Ю., Кясминас В.А., Дулмаа А., Ермохин В.Я. Численность и биомасса рыб двух малых рек Монголии // Вопросы ихтиологии. – 1991. – Т. 31. – №4. – С. 674-677.

Дежкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.Г. Бобр. – М.: Агропромиздат, 1986. – 256 с.

Дмитриев Е.А. Математическая статистика в почвоведении. – М.: Изд-во МГУ, 1995. – 320 с.

Дойникова О.Ю., Новикова Н.А. Реакклиматизация и расселение бобров на территории Новгородской области во второй половине XX века // Социальные и экологические проблемы Балтийского региона: Материалы Общественно-научной конференции (Псков, 2–4 ноября 2000 г.). / Тез. докл. – Псков, 2000. – С. 143-144.

Дьяков Ю.В. Бобры Европейской части Советского Союза. – М.: Моск. Рабочий, 1975. – 480 с.

Дьяков Ю.В. Методы и техника количественного учета речных бобров // Тр. Воронежского гос. заповедника. – Вып. XXI. – Т. I. – Воронеж: Центр.-Черноземн. кн. изд-во, 1975а. – С. 160-175.

Евлампиева Н.А., Снегирев В.В., Томашевский К.Е. Современное состояние популяции бобра Калининской области // Охрана природы Верхневолжья. – Калинин, 1979. – С. 19-22.

Емельянов А.В. Популяционная экология обыкновенного бобра (*Castor fiber* L.) в средней части бассейна р. Ворона: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Емельянов Алексей Валерьевич. – Саратов, 2004. – 21 с.

Ефишин Ю.Н. Распространение и численность бобра в Центрально-Лесном государственном заповеднике и его охранной зоне / Дипломная работа. Калининский государственный университет. Химико-биологический факультет, кафедра зоологии. – Калинин, 1983. – 39 с.

Жарков И.В. Итоги расселения речных бобров в целях восстановления их запасов и ареала в СССР. Сообщение 2. Современная численность, размещение и перс-

пективы использования бобров в РСФСР // Труды Воронежского гос. заповедника. – Вып. XII. – Воронеж, 1961. – С. 18-20.

Жарков И.В. Итоги расселения речных бобров в СССР // Труды Воронежского государственного заповедника. – Вып. XVI. – Воронеж: Центрально-Черноземное кн. изд-во, 1969. – С. 10-51.

Жарков И.В. Структура и динамика населения млекопитающих на примере бобра в СССР. Дис. ... д-ра биол. наук по совокупности опубликованных работ – 1968. – 42 с.

Жарков И.В., Соколов В.Е. Речной бобр (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) в СССР // Acta Theriologica. – 1967. – Vol. XII. – № 3. – Р. 27-46.

Желтухин А.С., Желтухин С.А. Постоянные переходы-лазы рысей и многолетняя динамика их использования в общей сети перемещений // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы научной конференции 9–12 ноября 2009 г. Черноголовка. – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2009. – С. 23.

Желтухин А.С. Состояние популяционной группировки рыси в Центрально-Лесном заповеднике // Состояние популяций крупных хищных млекопитающих в заповедниках России. Бюллетень научно-методического центра по изучению крупных хищных млекопитающих в заповедниках России. – Вып. 2. – Москва, 2002. – С. 29-40.

Заблоцкая Л.В. Бобры в мелких левобережных притоках реки Оки // Зоологический журнал. – 1955. Том 34. – № 3. – С. 679-682.

Заблоцкая Л.В. Интродукция охотничьих зверей и птиц на юге Подмоскovie // Экосистемы южного Подмоскovie. / Ред. А.Г. Назаров, Л.В. Заблоцкая. – М.: Наука, 1979. – С. 198-233.

Заблоцкая Л.В. Приокско-Террасный заповедник // Заповедники СССР. Заповедники Европейской части РСФСР II. – М.: Мысль, 1989. С. 30–51.

Завьялов Н.А. Анализ состояния кормовой базы бобров в поселениях прошедших через несколько циклов заселения // Поволжский экологический журнал. – 2012а. – № 2. – С. 196-207.

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

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

Завьялов Н.А., Желтухин А.С., Кораблев Н.П. Бобры бассейна р. Тюдьмы (Центрально-Лесной заповедник) – от первых реинтродукций до «идеальной» популяции // Бюллетень МОИП. Отдел биол. – 2011. – Том 116. – № 3. – С. 12-23.

Завьялов Н.А., Зуева С.С. Влияние бобровых плотин на почвенный покров (на примере Дарвинского заповедника) // Лесоведение. – 1998. – № 5. – С. 38-47.

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

Завьялов Н.А. Заселение, динамика численности и экология бобра в Дарвинском заповеднике // Бюллетень Моск. Общ-ва Испыт. Природы. Отд. Биол. – 1998. – Том 103. – Вып. 3. – С. 10-15.

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.

Завьялов Н.А. Особенности экологии бобров (*Castor fiber*), заселяющих водоразделы и начальные звенья гидрографической сети // Зоологический журнал. – 2012. – Том 91. – № 4. – С. 464-474

Завьялов Н.А., Лецко И.В. Речной бобр (*Castor fiber* L.) в Рдейском заповеднике и на сопредельных территориях // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общества). Материалы Международного совещания. – Москва: Т-во научных изданий КМК, 2008. – С. 157.

Завьялов Н.А. Современное состояние и численность речного бобра (*Castor fiber* L.) в Дарвинском заповеднике и на сопредельных территориях / Н.А. Завьялов // Труды Первого Евро-Американского конгресса по бобру. Труды Волжско-Камского заповедника. – Вып. 4. – Казань, 2001. – С. 68-76.

Завьялов Н.А. Средообразующая деятельность бобров: новые работы и гипотезы // Исследования бобров в Евразии: сборник научных трудов. / ГНУ ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова РАСХН. – Вып. 1. – Киров, 2011. – С. 47-60.

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.

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

Зайдельман Ф.Р. Гидрологический режим почв Нечерноземной зоны. – Л.: Гидрометеиздат, 1985. – 328 с.

Зайдельман Ф.Р., Нарокова Р.П. Глееобразование при застойном и промывном режимах в условиях лабораторного моделирования // Почвоведение. – 1978. – № 3. – С. 42-53.

Зайдельман Ф.Р. Подзоло – и глееобразование. – М.: Наука, 1974. – 208 с.

Залетаев В.С. Жизнь в пустыне (географо-биогеоценотические и экологические проблемы). – М.: Мысль, 1976. – 271 с.

Зарипов Р.З., Юшина Н.Г. К изучению питания речного бобра в Марийской АССР // Труды Воронежского гос. заповедника. – Вып. XXI. – Т. II. – Воронеж: Центрально-Черноземное кн. изд-во, 1976. – С. 84–88.

Зарипов Р.З., Юшина Н.Г., Каюмов Р.И., Ключкова С.А. Ресурсы, состояние популяции и прогноз численности речного бобра в Марийской АССР // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир. – Вып. 5. – Казань, 1978. – С. 65-78.

Зеленецкий Н.М. Рыбы // Фауна Дарвинского заповедника. Флора и фауна заповедников СССР. – М., 1988. – С. 21–25.

Зуева Н.В. Птицы Рдейского заповедника (аннотированный список). // Труды государственного природного заповедника «Рдейский». – Вып. 2. – Великий Новгород, 2013. – С. 46-68.

Иванов С.Ю., Мусатов В.Ю., Фетисов С.А. История и итоги реакклиматизации речного бобра *Castor fiber* L. в российской части бассейна Псковско-Чудского озера (Мониторинг численности и распространения вида в 1950–1990-х годах и оценка его современного состояния) // Природа Псковского края. – 2006. – Вып. 21. – С. 3-58.

Калецкая М.Л., Тупицина Л.Ф. Млекопитающие // Фауна Дарвинского заповедника. Флора и фауна заповедников СССР. – М., 1988. – С. 58-64.

Каньшиев В.Я. Речной бобр (*Castor fiber*) в Ленинградской области // Зоологический журнал. – 1983. – Том LXII. – № 4. – С. 603-610.

Каньшиев В.Я. Современный ареал, численность и хозяйственное использование бобров (*Castor fiber* L. и *Castor canadensis* Kuhl.) на Северо-Западе СССР // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-запада СССР. – Петрозаводск, 1978. – С. 160-166.

Карпачевский Л.О., Кураева Е.Н., Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С. Демутационные процессы в нарушенных сплошными ветровалами еловых лесах // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. / Под ред. О.В. Смирновой, Е.С. Шапошникова. – Санкт-Петербург, Русское ботаническое общество, 1999. – С. 380-387.

Карпачевский Л.О., Воронин А.Д., Дмитриев Е.А., Строганова М.Н., Шоба С.А. Почвенно – биоценологические исследования в лесных биоценозах. – М.: Изд-во МГУ, 1980. – 160 с.

Карпачевский Л.О. Экологическое почвоведение. – М.: Изд-во МГУ, 1993. – 184 с.

Катаев Г.Д., Брагин А.Б. Речные бобры на северном пределе обитания // Эко-системы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР. Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. – М., 1986. С. 148-159.

Катаев Г.Д. Бобры *Castor fiber* на северной периферии ареала (Кольский полуостров) // Бюллетень Моск. Общ-ва Испыт. Природы. Отд. Биол. – 2011. – Том 116. – Вып. 3. – С. 3-11.

Катаева О.А. К изучению лишайников Рдейского заповедника // Труды государственного природного заповедника «Рдейский». – Вып. 2. – Великий Новгород, 2013. – С. 4-17.

Кац Н. Я. Болота Земного шара. – М., 1971. – 294 с.

Кеппен Ф.П. О прежнем и нынешнем распространении бобров в пределах России // Журнал Министерства народного просвещения. – Часть СССХХХХI. – СПб.: Сенатская типография, 1902. – С. 330-368.

Киселев И.А. Методы исследования планктона // Жизнь пресных вод. – Том 4. – Ч.1. –М. – Л., 1956. – С. 183-265.

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 Централь-

но-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Динамика многолетних процессов в экосистемах Центрально-Лесного заповедника. / Под редакцией А.С. Желтухина. – Вып. 6. – Великие Луки, 2012. – С. 257-271.

Корчагин А.А., Сенянинова-Корчагина М.В. Леса Молого-Шекснинского междуречья // Труды Дарвинского гос. заповедника. – Вып. 4. – Вологда, 1957. – С. 291-402.

Кочетков В.В. Динамика структуры популяции волка в фазе роста численности при антропогенном прессе: особенности и закономерности // Известия РАН. Серия биологическая. – 2007. – № 2. – С. 229-238.

Кочетков В.В. Мониторинг популяционной группировки волка // Состояние популяций крупных хищных млекопитающих в заповедниках России. Бюллетень научно-методического центра по изучению крупных хищных млекопитающих в заповедниках России. – Вып. 2.– Москва, 2002. – С. 68-82.

Крапивный А.П. К вопросу о лабильности и индикаторных формах строительного стереотипа поведения бобров в Белоруссии. – М., 1983. – Деп. в ВИНТИ 17.03.87. № 1391-83ДЕП.

Крылов А.В. Зоопланктон малых рек в условиях различной антропогенной нагрузки: автореф. дис.... канд. биол. наук: 03.00.18 / Крылов Александр Витальевич. – Борок, 1996. – 26 с.

Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек. – М.: Наука, 2005. – 263 с.

Крылов А.В., Чертопруд М.В. О I Всероссийской школе-конференции «Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана» // Поволжский экологический журнал. – 2009. – № 2. – С. 176-180.

Кудинов К.А., Дидковская Т.М. Влияние Рыбинского водохранилища на уровень почвенно-грунтовых вод // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Труды Дарвинского гос. заповедника. – Вып. XII. – Часть III. – Вологда, 1974. – С. 196-231.

Кудряшов В.С. Опыт весеннего учета бобров // Труды IX Международного конгресса биологов – охотоведов. – М., 1970. – С. 383-389.

Кудряшов В.С. О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // Млекопитающие, численность, ее динамика и факторы, их определяющие. Труды Окского гос. заповедника. – Вып. XI. – Рязань, 1975. – С. 5-124.

Кузьмичев А.И. Гигрофильная флора юго-запада Русской равнины и ее генезис. – СПб.: Гидрометеоздат, 1992. – 215 с.

Лавров Л.С. Бобры Палеарктики. – Воронеж: изд-во ВГУ, 1981. – 272 с.

Лавров Л.С. Количественный учет речного бобра методом выявления мощности поселения // Методы учета численности и географического распространения наземных позвоночных. – М.: Изд-во Академии наук СССР, 1952. – С. 148-155.

Лавров Л.С. Прижизненное получение бобровой струи // Труды Воронежского гос. заповедника. – Вып. IX. – Воронеж: Изд-во Воронежского университета, 1960. – С. 227-232.

Лавров Л.С. Современное состояние запасов речного бобра и перспективы ведения бобрового хозяйства в СССР // Труды Воронежского государственного заповедника. – Вып. XXI. –Т. 1.– Воронеж: Центр.-Черноземн. кн. изд-во, 1975. – С. 4-17.

Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Наука, 1991. – 352 с.

Легейда И.С., Сергиенко А.И. О влиянии метаболитов бобра на буферные свойства воды и физико-химическое состояние поверхностных вод // Эколого-морфологические особенности животных и среда их обитания. – Киев, 1981. – С. 35-38.

Легейда И.С. Среодообразующая деятельность бобров и охрана прибрежных биогеоценозов Украины: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 11.00.11 / Легейда Иван Серафимович. – М., 1992. – 15 с.

Леонтьев А.М. Основные закономерности распространения растительности Молого – Шекснинского междуречья до образования Рыбинского водохранилища // Труды Дарвинского гос. заповедника на Рыбинском водохранилище. – М., 1949. – С. 9-32.

Леонтьев А.М., Успенская А.А., Куражковский Л.Н., Кутова Т.Н. Растительность и почвы // Дарвинский заповедник. –Вологда, 1957. – С. 20-68.

Летопись Природы Дарвинского заповедника за 1995 г.: отчет по НИР. – Борок: Дарвинский государственный заповедник, 1995. – 280 с.

Милишников А.Н. Популяционно-генетическая структура бобровых сообществ (*Castor fiber* L., 1758) и оценка эффективной репродуктивной величины N_e элементарной популяции // Генетика. – 2004. – Том 40. – № 7. – С. 949-960.

Минаева Т.Ю., Шапошников Е.С. Характеристика региона и природные условия территории заповедника // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия. – Под ред. О.В. Смирновой, Е.С. Шапошникова. – Санкт-Петербург, Русское ботаническое общество, 1999. –С. 296-299.

Млекопитающие России: систематико-географический справочник. Павлинов В.Я., Лисовский А.А. (ред). М.: Т-во научн. изданий КМК, 2012. –604 с.

Молотков В.Е., Свирский В.Г. Экологическая сукцессия, видовое разнообразие в сообществах зоопланктона прудовых экосистем в связи с эвтрофикацией // Моделирование биологических сообществ. – Владивосток, 1975. – С. 54-61.

Москалев В., Туманов И., Никаноров А. Расселение пушных зверей // Охота и охотничье хозяйство. – 1986. – № 11. – С. 18-20.

Наумов Н.П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. – М., 1977. – С. 93-110.

Наумов Н.П. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журнал общей биологии. – 1973. – Том XXXIV. – № 6. – С. 808-817.

Никаноров А.С. Итоги акклиматизации и особенности хозяйственного использования бобров // Охотничьи звери и птицы бассейна Ладоги (Ресурсы, хозяйственное освоение и охрана). – Киров, 1990. – С. 62-69.

Никаноров Н.А., Погребов И.Б., Рябова В.Н. Распределение зоопланктона в водотоке, заселенном бобров *Castor fiber* // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. – 1987. – Вып. 3. – №17. – С. 102-105.

Николаев А.Г. Формы сосуществования бобров и рациональное использование вида // Научные основы боброводства. – Воронеж: изд-во ВГУ, 1984. – С. 46-49.

Николаев А.Г. Многолетняя динамика численности бобров Воронежского биосферного заповедника // Развитие природных комплексов Усмань-Воронежских лесов на заповедной и антропогенной территориях. Труды Воронежского биосферного государственного заповедника. – Воронеж: Биомик, 1997. – С. 81–98.

Николаев В.И. Закономерности динамики сообществ наземных позвоночных торфяных болот Центральной России и стратегия их сохранения: дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.08, 03.00.16 / Николаев Валерий Иванович. – М., 2006. – 363 с.

Николаев С.А., Куделин В.М. Ихтиоценозы малых рек Ярославской области // Биоценология рек и озер Волжского бассейна. – Под ред. Л.А. Жакова. – Ярославль, 1985. – С. 61-70.

Никольский А.А. Концепция биологического сигнального поля как раздел общей экологии // Биологическое сигнальное поле млекопитающих: коллективная монография / Под ред. А.А. Никольского, В.В. Рожнова. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. – С. 7-11.

Никольский А.А. Экологические аспекты концепции биологического сигнального поля млекопитающих // Зоологический журнал. – 2003. – Том 82. – № 4. – С. 443–449.

Никольский А.А. Экологическое наследование в биологическом сигнальном поле млекопитающих // Экология. – 2014. – № 1. – С. 70–73.

Нифанов Н.А. Современное распределение и численность бобров по административным районам Вологодской области // Принципы рационального планирования и пути интенсификации использования бобра. – Воронеж, 1980. – С. 17-19.

Осипов В. В. Влияние средообразующей деятельности речного бобра *Castor fiber* L. на рыбные ассоциации малых рек заповедника «Приволжская лесостепь» // Поволжский экологический журнал. – 2011. – № 3. – С. 378-385.

Осипов И.Н. Топонимика Приокско-Террасного заповедника. – Пущино, 1999. – 43 с.

Пажетнов В.С., Пажетнов С.В. Бурый медведь Западного Валдая // Состояние популяций крупных хищных млекопитающих в заповедниках России. Бюллетень научно-методического центра по изучению крупных хищных млекопитающих в заповедниках России. – Вып.2. –Москва, 2002. – С. 148-160.

Панов Г. Значення хвойних порід у живленні бобрів (*Castor fiber*) за умов Красноярського краю та Українського полісся // Вісник Львів Ун-ту. Серія біологічна. – 2004. Вып. 38. – С. 143-146.

Панов Г.М. Бобры. – Киев: Урожай, 1990. – 173 с.

Папченков В.Г. Особенности растительного покрова малых рек // Экосистемы малых рек: биоразнообразии, экология, охрана. Лекции и материалы докла-

дов 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. 30-37.

Паровщиков В. Я. Корма речных бобров под Архангельском // Зоологический журнал. – 1961. – Том XL. – № 4. – С. 623-624.

Перешкольник С.Л., Леонтьева О.А. Многолетние наблюдения за изменением герпетофауны Приокско-террасного государственного заповедника // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. – М.: Наука, 1989. С. 84–96.

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.

Писанов В.С. Ельники сложные в условиях влияния водохранилища // Лесной журнал. – 1995. – № 2-3. – С. 19-22.

Писанов В.С. Изучение и уточнение характера и последствий антропогенных воздействий на экосистемы заповедника и их отдельные компоненты: отчет по НИР за 1991-1995 гг. – Борок: Дарвинский государственный заповедник, 1996. 122 с.

Плохинский Н.А. Алгоритмы биометрии. – М.: изд-во Московского университета, 1980. – 150 с.

Погребняк П.С. Общее лесоводство. – М.: Колос, 1968. – 440 с.

Позвоночные животные Центрально-Лесного заповедника. Флора и фауна заповедников. Вып.59. – М., 1995. –45 с.

Порохов А.А. Бобры Приильменской низменности: состояние ресурсов и постчернобыльская экология. – Киров, 2005. – 131 с.

Программа и методика биогеоценотических исследований / Отв. ред. Н.В. Дылис. – М.: Наука, 1974. – 403 с.

Проект организации и развития лесного хозяйства Дарвинского госзаповедника Управления заповедного дела Министерства экологии и природных ресурсов Российской Федерации. 1991. Т. 3. Захаринское лесничество. Кн. 2.

Пукинская М.Ю. Индикационные признаки условий формирования еловых древостоев в Центрально-Лесном заповеднике // Заповедники России и устойчивое развитие. Материалы конференции. Труды Центрально-лесного государственного природного биосферного заповедника. – Вып. 5. – Великие Луки, 2007. – С. 310-315.

Работнов Т.А. Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1978. – 384 с.

Ремезов Н.П. Влияние подтопления на лесорастительные свойства почв: отчет по НИР. – Борок: Дарвинский государственный заповедник, 1947. – 121 с.

Ремезов Н.П. Зависимость междупочвенными условиями местопроизрастания и типами леса на примере Молого-Шекснинского полевья // Почвоведение. – 1955. – № 8. – С. 26-37.

Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного запо-

ведника) /ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Завьялов Н.А., Петросян В.Г. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. – 150 с.

Ресурсы основных видов охотничьих животных и охотничьи угодья России (1991–1995 гг.). – М.: Изд-во ЦНИЛ, 1996. – 225 с.

Решетникова Н.М., Королькова Е.О., Зуева Н.В. Сосудистые растения Рдейского заповедника: (Аннотированный список видов). Флора и фауна заповедников. – Вып. 111. – Великий Новгород, 2007. – 89 с.

Рожнов В. В. Опосредованная хемокоммуникация в социальном поведении млекопитающих. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – 288 с.

Рожнов В.В. Маркировочное поведение млекопитающих // Итоги науки и техн. ВИНТИ Сер. Зоология позвоночных. – М., 1988. – Т. 15. – С. 152-211.

Рыбинское водохранилище и его жизнь /Под ред. Б.С.Кузина и Б.К.Штегмана. – Л.: Наука, 1972. – 364 с.

Сафонов В.Г., Савельев А.П. Бобры стран Содружества: ресурсы, транслокации, промысел // Труды Первого Евро-Американского конгресса по бобру. Труды Волжско-Камского заповедника. – Вып.4. – Казань, 2001. –С. 27-38.

Семенов-Тянь-Шанский О.И. Звери Мурманской области. – Мурманское кн. изд-во, 1982. – 176 с.

Семенов-Тянь-Шанский О.И. Опыт реакклиматизации речного бобра в Лапландском заповеднике // Тр. Лапландского заповедника. – Вып. 1. – М., 1938. – С. 177-214.

Сидорова В.А., Федоров Ф.В. Влияние бобров на вариабельность свойств почв Южной Карелии // Геостатистика и география почв. – М.: Наука, 2007. – С. 92-108.

Сидорчук Н.В., Рожнов В.В. Европейский барсук в Дарвинском заповеднике. Традиционные и новые методы в изучении экологии и поведения норных хищников. – М.: КМК, 2010. –122 с.

Синицын М.Г. Анализ средообразующей деятельности и оценка местообитаний речного бобра с использованием дистанционных методов (На примере Ветлужско-унженского полесья): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 11.00.11 / Синицын Максим Григорьевич. – М., 1994. – 26 с.

Синицын М.Г., Русанов А.В. Влияние деятельности речного бобра на рельеф долин и русел малых рек Ветлужско-Унженского полесья // Геоморфология. – 1990. – № 1. – С. 85-91.

Синицын М.Г., Русанов А.В. Воздействие речного бобра на фитоценозы и почвы долин малых рек Ветлужско-Унженского полесья // Бюлл. Моск. О-ва Испыт. Природы. Отд. биол. – 1989. – Том 94. – № 5. – С. 30-40.

Смагин А.В., Смирнов Г.В. Газохроматографический метод определения удельной поверхности в почвах // Физика почв и проблемы экологии. – М.: Изд-во МГУ, 1992.

Смирнов К.А. Роль лося в биоценозах южной тайги. – М.: Наука, 1987. – 113 с.

Смирнов П.А. Флора Приокско-террасного государственного заповедника // Труды Приокско-Террасного заповедника – Вып. 2. – М., 1958. – 246 с.

Смирнова О.В. Теоретические представления биогеоценологии и популяционной экологии // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. – Кн.1. – Отв. ред. О.В. Смирнова. – М.: Наука, 2004. – С. 16-25.

Смуров А.В. Новый тип пространственного распределения и его применение в экологических исследованиях // Зоологический журнал. – 1975. – Том LIV. – № 2. – С. 283-289.

Соколов В.Е., Громов В.С. Запаховая маркировка территории у песчанок (Mammalia, Rodentia) / – М., 1998. – 216 с.

Соколов В.Е., Филонов К.П., Нухимовская Ю.Д., Шадрин Г.Д. Экология заповедных территорий России. – М.: Янус-К, 1997. – 576 с.

Соловьев В.А. Заметки по биологии речного бобра в Калининской области // Калининский гос. пед. институт. Ученые записки. – Том 31, кафедра зоологии. – Калинин, 1964. – С. 123-135.

Соловьев В.А. Количественный учет бобра методом измерений ширины следа резца на древесных погрызах // Ученые записки Рязанского гос. пед. ин-та, зоология. – Том 105. – Рязань, 1971. – С. 110-125.

Соловьев В.А. Речной бобр Валдайской возвышенности и Верхневолжских низин: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Соловьев Владимир Анатольевич – М., 1967. – 20 с.

Соловьев В.А. Речной бобр Европейского Северо-Востока. – Л., Изд-во ЛГУ, 1991. – 208 с.

Стебаев И.В., Пивоварова Ж.Ф., Смоляков Б.С., Неделькина С.В. Общая биогеосистемная экология. – Новосибирск: ВО «Наука». Сибирская издательская фирма, 1993. – 288 с.

Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги / Отв. редактор В.Г. Карпов. – Л.: Наука, 1973. – 311 с.

Сукачев В.Н. Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). – Л.-М.: Книга, 1928. – 232 с.

Теплов В.П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных Печорской тайги // Труды Печоро-Илычского государственного заповедника. – Вып. VIII. – Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1960. – 222 с.

Тиунов А.В. Метабиоз в почвенной системе: влияние дождевых червей на структуру и функционирование почвенной биоты: дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.16 / Тиунов Алексей Владимирович. – М., 2007. – 284 с.

Толкачев В.И., Саутин В.Т. Бобры в Белорусском Полесье. – Минск: Университетское, 1988. – 87 с.

Тюрюканов А.Н. О чем говорят и молчат почвы. – М.: Агропромиздат, 1990. – 224 с.

Успенская А.А. Материалы к изучению почвенного покрова основных типов лесов Дарвинского государственного заповедника // Тр. Дарвинского гос. заповедника. – Вып. 9. – Вологда, 1968. – С. 123-181.

Фадеев Е.В. Влияние обитания речных бобров на окружающую среду // Труды Воронежского гос. заповедника. – Вып. XXI. – Т. 2. – Воронеж: Центр.-Черноземн. кн. изд-во, 1976. – С. 112-116.

Федоров Ф.В., Каньшиев В.Я. Канадский бобр (*Castor canadensis* Kuhl.) в заповеднике «Костомукшский»: состояние популяции, роль в биоценозах и сфере хозяйственной деятельности человека // Материалы III Междунар. Симпоз. «Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы» (16-20 июня 2002 г., Сортавала). – Петрозаводск, 2003. – С. 65-69.

Феклистов П.А. Влияние речного бобра на древесно-кустарниковую растительность в бассейне р. Уфтюги // Лесной журнал. – 1984. – № 6. – С. 33-35.

Чеботарев А.И. Гидрологический словарь. – Л.: Гидрометеорологическое изд-во, 1964. – 222 с.

Чуйков Ю.С. Зоопланктон Северного Прикаспия и Северного Каспия в условиях изменения уровня моря и антропогенных воздействий: дис. д-ра биол. наук в форме научн. докл.: 03.00.18 / Чуйков Юрий Сергеевич. – СПб., 1995. – 73 с.

Чуйков Ю.С. Экология массовых видов планктонных беспозвоночных в водоемах, находящихся под влиянием колониальных поселений птиц: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Чуйков Юрий Сергеевич. – М., 1982. – 21 с.

Чуйков Ю.С. Методы экологического анализа и структуры сообществ водных беспозвоночных // Экология. – 1981. – №3. – С. 71-77.

Шилов И.А. К вопросу о питании речного бобра (*Castor fiber* L) // Зоологический журнал. – 1952. – Том 31. – № 6. – С. 924-931.

Шилов И.А. Физиологическая экология животных. – М.: Высшая школа, 1985. – 328 с.

Шилов И.А. Экология. – М.: Высшая школа, 2001. – 512 с.

Щеголев В.Н. Фауна, биология и экономическое значение млекопитающих Череповецкой губернии. Тр. о-ва по изучению Череповецкого края. – Череповец, 1925. – 37 с.

Щенников Г.Н. Морфология и функциональное значение анальных желез обыкновенного бобра: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Щенников Георгий Николаевич. – М., 1992. – 22 с.

Юргенсон И.А., Юргенсон П.Б. Экологический обзор млекопитающих Центрально-Лесного заповедника и его окрестностей (Итоги за 1931–1950 гг.): отчет по НИР. – Центрально-Лесной заповедник, 1951. – Рукопись № Р-73. – 352 с.

Язан Ю.П. Классификация бобровых угодий бассейна Верхней Печоры // Труды Печоро-Ильчского государственного заповедника. – Вып. VII. – Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1959. – С. 241-267.

Яковлева Л.В. Почвенные процессы во вторично-дерново-подзолистых почвах берегов Рыбинского водохранилища // Труды Дарвинского гос. заповедника. – Вып. IX. – Сев.-Зап. книжн. изд-во, 1968. – С. 267-304.

Янута Г.Г. Закономерности формирования видового разнообразия куньих (Mustelidae) и экологической емкости их местообитаний в долинах малых водотоков Беларуси под воздействием строительной деятельности бобра (*Castor*

fiber): автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Янута Григорий Григорьевич – Минск, 2007. – 20 с.

Ясинский С.В. Формирование гидрологического режима водосборов малых равнинных рек: автореф. дисс. ... д-ра геогр. наук: 25.00.27 / Ясинский Сергей Владимирович. – М., 2009. – 52 с.

Aldous S.E. Beaver food utilization study // J. Wildl. Managem. – 1938. – Vol. 2. – № 4. – P. 215-222.

Aleksiuk M. Scent-mound communication, territoriality, and population regulation in beaver (*Castor canadensis*) // J. Mamm. – 1968. – Vol. 49. – № 4. – P. 759-762.

Anderson C.B. Do introduced North American beaver *Castor Canadensis* engineer differently in southern South America? An overview with implications for restoration // Mammal Rev. – 2009. – Vol. 39. – № 1. – P. 33-52.

Andreyev M.N., Makaryuschenko V.V., Saveljev A.P. Beaver fur of Russia: situation of recent years // Abstract of lectures and posters. 1. European Beaver Symposium. – Bratislava, Slovakia, 1997. 15–19 September. – 1997. – P. 1.

Baker B.W., Cade B.S. Predicting biomass of beaver food from willow stem diameters // Journal of Range Management. – 1995. – Vol. 48. – P. 322-326.

Baker B.W., Hill E.P. Beaver (*Castor canadensis*) // G.A. Feldhamer, B.C. Thompson, J.A. Chapman, editors. Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation. – Second Edition. – The John Hopkins University Press, 2003. – P. 288-310.

Barnes W.J. The effects of beaver in riverbank forest succession // Can. J. Bot. – 1988. – Vol. 66. – P. 40-44.

Barnes D.M., Mallik A.U. Effect of beaver, *Castor canadensis*, herbivory on streamside vegetation in Northern Ontario watershed // Canadian Field-Naturalist. – 2001. – Vol. 115. – № 1. – P. 9-21.

Barnes D.M., Mallik A.U. Habitat factors influencing beaver dam establishment in a Northern Ontario watershed // J. Wildl. Manage. – 1997. – Vol. 61. – № 4. – P. 1371-1377.

Basey J.M., Jenkins S.H. Influence of predation risk and energy maximization on food selection by beaver (*Castor canadensis*) // Can. J. Zool. – 1995. – Vol. 72. – P. 2197-2208.

Baskin L.M., Baryseva S.L., Ermolaeva E.Z. Reintroductions of beavers in the southern taiga of Central Eastern Russia // Restoring the European Beaver: 50 years of experience / Edited by G. Sjöberg and J.P. Boll. – Sofia-Moskow: Pensoft, 2011. – P. 113-126.

Bau L. Behavioral ecology of reintroduced beavers (*Castor fiber*) in Klosterheden State Forest, Denmark (Электронный ресурс). – 2001. – Режим доступа: <http://www.naturstyrelsen.dk/NR/rdonlyres/CCB2F98D-8543-4BD4-B776-2FB7E8E1FA08/0/Castorfiber.pdf>

Beier P., Barrett R. Beaver habitat use and impact in Truckee River basin, California // J. Wildl. Manage. – 1987. – Vol. 51. – № 4. – P. 794-799.

Belovsky G. Summer diet optimization by beaver // The American Midland Naturalist. – 1984. – Vol. 111. – № 1. P. 209-222.

Bergerud A.T. Miller D.R. Population dynamics of Newfoundland beaver // Can. J. Zool. – 1977. – Vol. 55. – P. 1480-1492.

Broschart M.R., Johnston C.A., Naiman R.J. Predicting beaver colony density in boreal landscapes // J. Wildl. Managem. – 1989. – Vol. 53. – № 4. – P. 929-934.

Busher P.E. Population density, colony composition, and local movement in two Sierra Nevada beaver populations // J. Mamm. – 1983. – V. 64. – № 2. – P. 314-318.

Busher P. Long-term demographic patterns of unexploited beaver populations in the United States // Труды Первого Евро-Американского конгресса по бобру. Труды Волжско-Камского заповедника. – Вып. 4. – Казань, 2001. – С. 39-50.

Butler D.R., Malanson G.P. Sedimentation rates and patterns in beaver ponds in a mountain environment // Geomorphology. – 1995. – Vol. 13. – P. 255-269.

Butler D.R., Malanson G.P. The geomorphic influence of beaver dams and failures of beaver dams // Geomorphology. – 2005. – Vol. 71. P. 48-60.

Butler R.G., Butler L.A. Toward a functional interpretation of scent marking in beaver (*Castor canadensis*) // Behavioral and Neural Biology. – 1979. – V. 26. – P. 442-454.

Caddington K.K., Hastings A. Invasive engineers // Ecological modelling. – 2004. – Vol. 178. – P. 335-347

Chabreck R.H. Beaver-forest relationships in St. Tammany Parish, Louisiana // J. Wildlife Manage. – 1956. – Vol. 22. – № 2. – P. 179-183.

Collen P., Gibson R.J. The general ecology of beavers (*Castor* spp.), as related to their influence on stream ecosystems and riparian habitats, and subsequent effects on fish – a review // Reviews in Fish Biology and Fishery. – 2001. – Vol. 10. – P. 439-461.

Correll D.L., Jordan T.E., Weller D.E. Beaver pond biogeochemical effects of the Maryland Coastal Plain // Biogeochemistry. – 2000. – Vol. 49. – P. 217-239.

Crain C.M., Bertness M.D. Ecosystem engineering across environmental gradients: implications for conservation and management // BioScience. – 2006. – Vol.56. – № 3. – P. 211-218.

Crooks J.A. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasion: the role of ecosystem engineers // Oikos. – 2002. – Vol. 97. P. 153-166.

Cunningham, J.M., Calhoun A.J.K., Glanz W.E. Patterns of beaver colonization and wetland change in Acadia National Park // Northeastern Naturalist. – 2006. – V.13. – №4. – P. 583-596.

Czech A., Schwab G. Introduction // The beaver in a new millennium. Proceedings of 2nd European Beaver Symposium, 27-30 Sept. 2000. Białowieża, Poland / Carpathian heritage Society, Kraków. – 2001. – P. 5-6.

Davis J.R., Guinn D.C., Gatlin G.W. Territorial behavior of beaver in the Piedmont of South Carolina // Proc. Annu. Conf. Southeast. Assoc. Fish and Wildl. Agencies. – 1994. – Vol. 48. – P. 152-161.

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.

Dodds W.R., Castenholz R.W. The nitrogen budget of an oligotrophic cold water pond // Arch. Hydrobiol. Suppl. – 1988. – Vol. 79.– №4. – P. 343-362.

Donkor N.D., Fryxell J.M. Impact of beaver foraging on structure of lowland boreal forests of Algonquin Provincial Park, Ontario // Forest Ecology and Management. – 1999. – Vol. 118. P. 83-92.

Donkor N.T., Frixell J.M. Lowland boreal forest characterization in Algonquin Provincial Park relative to beaver (*Castor canadensis*) foraging and edaphic factors // Plant Ecology. – 2000. – Vol. 148. – P. 1-12.

Doucet C.M., Fryxell J.M. The effect of nutritional quality on forage preference by beaver // Oikos. – 1993. – Vol. 76. – P. 201-208.

Ford T.E., Naiman R.J. Alteration of carbon cycling by beaver: Methane evasion rates from boreal forest streams and rivers // Canadian Journal of Zoology. – 1988. – Vol. 66. – P. 529-533.

Francis M.M., Naiman R.J., Melillo J.M. Nitrogen fixation in subarctic streams influenced by beaver (*Castor canadensis*) // Hydrobiology. – 1985. – Vol. 121. – P. 474-478.

Fryxell J.M. Forest diversity in relation to central place foraging by beavers // Abstracts of 7th International Theriological Congress, Akapulco, Mexico. – 1997. – P. 113.

Fryxell J.M. Habitat suitability and source-sink dynamics of beavers // Journal of Animal Ecology. – 2001. – Vol.70. – P. 310-316.

Fryxell J.M., Doucet C.M. Provisioning time and central place foraging in beavers // Can. J. Zool. – 1991. – Vol. 69. – P. 1308-1313.

Fryxell J.M., Vamosi S.M., Walton R.A., Doucet C.M. Retention time and functional response of beavers // Oikos. – 1994. – Vol. 71. – P. 207-214.

Fryxell J.M. Space use by beavers in relation to resource abundance // Oikos. – 1992. – Vol.64. P. 474-478.

Gallant D., Bérubé C.H., Tremblay E., Vasseur L. An extensive study of the foraging ecology of beavers (*Castor canadensis*) in relation to habitat quality // Can. J. Zool. – 2004. – Vol. 82. – P. 922-933.

Gill D. The evolution of a discrete beaver habitat // The Canadian Field-Naturalist. – 1972. – Vol. 86. – № 3. – P. 233-239.

Gorman M.L. Scent marking strategies in mammals // Revue suisse Zool. – 1990. – Vol. 97. – №1. – P. 3-29.

Gorshkov D. It is possible to use beaver building activity to reduce lake sedimentation? // Lutra. – 2003. – Vol. 46. – № 2. – P. 189-196.

Gosling L.M. A reassessment of the function of scent marking in territories // Z. Tierpsychol. – 1982. – Vol. 60. – P. 89-118.

Gosling L.M. Scent marking by resource holders: alternative mechanisms for advertising the costs of competition // Chemical signal in vertebrates 5. – Oxford University Press. – 1990. – P. 315-328.

Gurnell A.M. Analysis of the effects of beaver dam-building activities on local hydrology // Scottish Natural Heritage Review. – 1997. – № 85. – P. 73.

Gurney W.S., Lawton J.H. The population dynamics of ecosystem engineers // Oikos. – 1996. – Vol. 76. – P. 273-283.

Haarberg O., Rosell F. Selective foraging on woody plant species by the Eurasian beaver (*Castor fiber*) in Telemark, Norway // Journal of Zoology. – 2006. – Vol. 270. – P. 201-208.

Hall J.G. Willow and aspen in the ecology of beaver on Sagen Creek, California // Ecology. – 1960. – Vol. 41. – № 3. – P. 484-494.

Halley D.J., Rosell F. Population and distribution of European beavers (*Castor fiber*) // Lutra. – 2003. – Vol. 46. – № 2. – P. 91-101.

Halley D.J., Lamberg A. Populations of juvenile salmon and trout in relation to beaver damming of a spawning stream // The European Beaver in a New Millennium. Proceedings of 2nd European Beaver Symposium, Bialowieza, Poland / A. Czech, G. Schwab (eds) / Carpathian Heritage Society. Kraków, Poland. – 2001. – P. 122-127.

Hanson W.D., Campbell R.S. The effects of pools size and beaver activity on distribution and abundance of warm-water fishes in North Missouri streams // The American Midland Naturalist. – 1963. – Vol. 69. – № 1. – P. 136-149.

Hartman G. Habitat selection by European beaver (*Castor fiber*) colonizing a boreal landscape // J. Zool. Lond. – 1996. – Vol. 240. – P. 317-325.

Hartman G., Törnlov S. Influence of watercourse depth and width on dam-building behaviour by Eurasian beaver (*Castor fiber*) // Journal of Zoology. – 2006. – Vol. 286. – P. 127-131.

Hartman G. Irruptive population development of European beaver (*Castor fiber*) in southwest Sweden // Lutra. – 2003. – Vol. 46. – № 2. – P. 103-108.

Hartman G. Long-term population development of a reintroduced beaver (*Castor fiber*) population in Sweden // Conservation Biology. – 1994. – Vol. 8. – № 3. – P. 713-717.

Hastings A., Byers J.E., Crooks J.A., Cuddington K., Jones C.G., Lambrinos J.G., Talley T., Wilson W.G. Ecosystem engineering in space and time // Ecology Letters. – 2007. – Vol. 10. – P. 153-164.

Heidecke D., Schumacher A. Population development of the beaver (*Castor fiber albus*) in Sachsen-Anhalt, Germany // Proceeding of the 1.European beaver symposium, Bratislava, Slovakia, September 15 to 19, 1997 / Edited by K.Pachinger / Institute of Ecology, Faculty of Natural Science Comenius University, Bratislava, Slovakia.– 1997. – P. 47-55.

Herr J., Müller-Schwarze D., Rosell F. Resident beaver (*Castor canadensis*) do not discriminate between castoreum scent marks from simulated adult and subadult male intruders // Can. J. Zool. – 2006. – Vol. 84. – P. 615-622.

Hill A.R., Duval T.P. Beaver dams along an agricultural stream in southern Ontario, Kanada: their impact on riparian zone hydrology and nitrogen chemistry (Электронный ресурс) // Hydrological Processes. – 2009. – Режим доступа: DOI:10.1002/hup.7249.

Hillman G.R. Flood wave attenuation by a wetland following a beaver dam failure on a second order boreal stream // Wetlands. – 1998. – Vol. 18. – №1. – P. 21-34.

Hood G., Beyley S. Beaver (*Castor canadensis*) mitigate the effects of climate on the area of open water in boreal wetlands in western Canada (Электронный ресурс) // Bi-

ological Conservation. – 2008. – Vol. 141. – P. 556-567. – Режим доступа: DOI:10.1016/j.biocon.2007.12.03

Host G., Meusembourg P. A comparison of recent and historic landscape changes by beaver activity in Voyageurs National Park, 1927-2005. Final report to National Park Service. Great Lakes Northern Cooperative Ecosystem Studies Unit. Great Lakes Network. (Draft 09.23.08) (Электронный ресурс) – 2008. – Режим доступа: <http://gisdata.nrri.umn.edu/compare/GP/VOYA%Beaver%20Final%20Report%20Text%20and%20Figure%/209-23-08.pdf>

Howard R., Larson J.S. A stream habitat classification system for beaver // J. Wildl. Managem. – 1985. – Vol. 49. – P. 19-25.

Hyvönen T., Nummi P. Habitat dynamics of beaver *Castor canadensis* at two spatial scales // Wildl. Biol. – 2008. – Vol.14. – P. 302-308.

Hägglung Å., Sjöberg G. Effect of beaver dams on the fish fauna of forest streams // Forest Ecology and Management. – 1999. – Vol. 115. – P. 259-266.

Härkönen S. Forest damage caused by Canadian beaver (*Castor canadensis*) in South Savo, Finland // Silva Fenn. – 1999. – Vol. 33. – № 4. P. 247-259.

Ives R. The beaver-meadows complex // Journal of Geomorphology. – 1942. № 5. – P. 191-203.

Jakes A.F., Snodgrass J.W., Burger J. *Castor canadensis* (beaver) impoundment associated with geomorphology of southeastern streams // Southeastern Naturalist. – 2007. – Vol. 6. – № 2. – P. 271-282.

Jarema S.I., Samson J., McGill B. J., Humphries M.M. Variation in abundance across a species' range predicts climate change responses in the range interior will exceed those at the edge: a case study with North American beaver (Электронный ресурс) // Global Change Biology. – 2009. – Vol. 15. – P. 508-522. – Режим доступа: DOI: 10.1111/j.1365-2486.2008.01732.x

Jenkins S.H. A size-distance relation in food selection by beavers // Ecology. 1980. – Vol. 64. – № 4. – P. 740-746.

Jenkins S.H., Busher P.E. *Castor canadensis* // Mammalian Species. – 1979. – Vol. 120. – P. 1-8.

Jenkins S.H. Food selection by beavers. A multidimensional contingency table analysis // Oecologia (Berl.). – 1975. – Vol. 21. – P. 157-173.

Jenkins S.H. Food selection by beavers: sampling behavior // Breviora. – 1978. – Vol. 447. – P. 1-6.

John S., Klein A. Beaver pond development and its hydrogeomorphic and sedimentary impact on the Jossa floodplain in Germany // Lutra. – 2003. – Vol. 46. – № 2. – P. 183-188.

Johnston C.A., Naiman R.J. Boundary dynamics at the aquatic-terrestrial interface: the influence of beaver and geomorphology // Landscape Ecology. – 1987. – № 1. – P. 47-57.

Johnston C.A., Naiman R.J. Browse selection by beaver: effects on riparian forest composition // Can. J. For. Res. – 1990. – Vol. 20. – P. 1036-1043.

Johnston C.A., Naiman R.J. The use of geographic information system to analyze long-term landscape alteration by beaver // Landscape Ecology. – 1990a. – Vol. 4. – № 1. – P. 5-19.

Johnston C. A., Pinay G., Arens C., Naiman R.J. Influence of soil properties on the biogeochemistry of a beaver meadow hydrosequence // Soil Sci. Soc. Am. J. – 1995. – Vol. 59. – P. 1789-1799.

Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // Oikos. – 1994. – Vol. 69. – P. 373-386

Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers // Ecology. – 1997. – Vol. 78. № 7. – P. 1946-1957.

Klenner-Fringes B. Revitalisation of river banks by the beaver (*Castor fiber albus* Matschie, 1907) – a research project // Semiaquatische Säugetiere. Wiss. Beitr. Univ. Halle. – 1992. – P. 141-153.

Klenner-Fringes B., Schröpfer R. Selective diversity of woody plants and foraging behavior of *Castor fiber albus* in a river valley in northwest Germany, five years after the reintroduction // Programme and abstracts of the Third International Beaver Symposium. Arnhem, The Netherlands, 13-15 October 2003. – 2003. – P. 49-50.

Klenner-Fringes B., Schröpfer R. Species diversity of woody plants and the foraging behaviour of *Castor fiber albus* in a river valley of Northwest Germany // Zeitschr. Säugetierkd. – 2000. – Vol. 65. – P. 24-25.

Klenner-Fringes B., Schroepfer R. The significance of riverbank-structure for scent mounding in *Castor fiber albus* Matschie 1907 // Zeitschr.f. Säugetierkunde 62, Kurzfassungen Vortr.u.Poster, 71. Jahrestagung DGS. – Jena, 1997. – P. 25

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. – Vol. 17. – № 1. – P. 136-147.

Kotliar N.B. Application of the new keystone-species concept to prairie dogs: how well does it work? // Conservation Biology. – 2000. – Vol. 14. – № 6. – P. 1715-1721.

Kotliar N.B., Baker B.W., Whicker A.D., Plumb G. A critical review of assumptions about the prairie dog as a keystone species // Environmental Management. – 1999. – Vol. 24. – № 2. – P. 177-192.

La Page C., Keddy P.A. Reserve of buried seeds in beaver ponds // Wetlands. – 1998. – Vol. 18. – № 2. – P. 242-248.

Lisarradle M. 2008. Presence and ecology of beaver in Terra del Fuego, Argentina (Электронный ресурс) // Proceeding of the International Workshop for Beaver Control in Patagonia. Digital Edition. Wildlife Conservation Society – Chile. – 2008. – P. 14-23. – Режим доступа: <http://www.karukinkanatural.cl/Karukinka/restoration.htm>

Lizarradle M., Escobar J., Deferrari G. Invader species in Argentina: a review about beaver (*Castor canadensis*) population on Terra del Fuego ecosystem // Interciencia. – 2004. – Vol. 29. – № 7. – P. 352-356.

Martell K.A., Foot A.L., Cumming S.G. Riparian disturbance due to beaver (*Castor canadensis*) in Alberta's boreal mixedwood forests: implications for management // Ecoscience. – 2006. – Vol. 13. – № 2. – P. 164-171.

Martinsen G.D., Driebe E.M., Whitham T.G. Indirect interactions mediated by changing plant chemistry: beaver browsing benefits beetles // Ecology. – 1998. – Vol. 79. – № 1. – P. 192-200.

McComb W., Sedell J.R., Buchholz T.D. Dam-site selection by beavers in Eastern Oregon basin // Great Basin Naturalist. – 1990. – Vol. 50. № 3. – P. 273-281.

McDowell D.M., Naiman R.J. Structure and function of benthic invertebrate stream community as influenced by beaver (*Castor canadensis*) // Oecologia (Berlin). – 1986. – Vol. 68. – P. 481-489.

McGinley M.A., Whitham T.G. Central place foraging by beavers (*Castor canadensis*): a test of foraging predictions and the impact of selective feeding on the growth form of cottonwoods (*Populus fremontii*) // Oecologia (Berlin). – 1985. – Vol. 66. – P. 558-562.

McMaster R.T., McMaster N.D. Composition, structure, and dynamics of vegetation in fifteen beaver-impacted wetlands in Western Massachusetts // Rhodora. – 2001. – Vol. 103. – № 915. – P. 293-320.

Minshall G.W. Stream ecosystem theory: a global perspective // J.N. Am. Benthol. Soc. – 1988. – Vol. 7. – № 4. – P. 263-288.

Mitchell S.C., Gunjak R.A. Stream flow, salmon and beaver dams: roles in the structuring of stream fish communities within an anadromous salmon dominated stream // J. Animal Ecology. – 2007. – Vol. 76. – P. 1062-1074.

Mitshell C.C., Niering W.A. Vegetation change in a topogenic bog follow beaver flooding // Bulletin of the Torrey Botanical Club. – 1993. – Vol. 120. – № 2. – P. 136-147.

Müller-Schwarze D., Heckman S. The social role of scent marking in beaver (*Castor canadensis*) // J. of Chemical Ecology. – 1980. – Vol. 6. – № 1. – P. 81-95.

Müller-Schwarze D., Schulte B. A. Behavioral and ecological characteristics of a “climax” population of beaver (*Castor canadensis*) // Beaver protection, management and utilization in Europe and North America. – New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 1999. – P. 161-177.

Müller-Schwarze D., Sun L. The beaver. Natural History of a wetlands engineer. – Ithaca and London: Comstock Publishing Associates, a division of Cornell University Press, 2003. – 192 p.

Naiman R.J., Johnson C.A., Kelley J.C. Alteration of North America streams by beaver // BioScience. – 1988. – Vol. 38. – № 1. – P. 753-762.

Naiman R., Pinay G., Johnston C., Pastor J. Beaver influence on the long-term biogeochemical characteristics of boreal forest drainage networks // Ecology. – 1994. – Vol. 74. – № 4. – P. 905-921.

Naiman R.J., Melillo J.M., Hobbie J.E. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*) // Ecology. – 1986. – Vol. 67. – № 5. – P. 1254-1269.

Nitsche K.A. Reviermarkierung beim Elbebiber (*Castor fiber albicus*) // Mitt. Zool. Ges. Braunau. – 1985. – № 4. – P. 259-273.

Nolet B.A., Hoekstra A., Ottenheim M.M. Selective foraging on woody species by the beaver *Castor fiber*, and its impact on a riparian willow forest // Biological Conservation. – 1994. – Vol. 70. – P. 117-128.

Nolet B.A., Rosell F. Territoriality and time budgets in beavers during sequential settlement // Can. J. Zool. – 1994. – Vol. 72. – P. 1227-1237.

Northcott T.H.A. Feeding habits of beaver in Newfoundland // Oikos. – 1971. – Vol. 22. – P. 407-410.

Novak M. Beaver // Wild furbearer management and conservation in North America / Ministry of Natural Resources Ontario / Editors: M. Novak, J.A. Baker, M.E. Obbard, B. Malloch. – 1987. – P. 283-312.

Nummi P. Keystone effect of beaver on other animals // Restoring the European Beaver: 50 years of experience / Edited by G. Sjöberg and J.P. Boll. – Sofia-Moskow: Pensoft, 2011. – P. 221-228.

Pain R.T. A note on trophic complexity and community stability // Amer. Natur. – 1969. – Vol. 103. – P. 91-93.

Parker M. Beaver, water quality, and riparian systems // Proceedings of Wyoming Water 1986 and Streamside Zone Conference/ Wyoming Water Research center and UW Agricultural Extension Service, University of Wyoming, Casper, USA./ J.Brosz , J.D. Rodgers (eds.). – 1986. – P. 88-94.

Parker H., Haugen A., Kristinsen Ø., Myrum E., Kosling R., Rosell F. Landscape use and economic value of Eurasian beaver (*Castor fiber*) on a large forest in Southern Norway // Труды Первого Евро-Американского конгресса по бобру. Труды Волжско-Камского заповедника. – Вып. 4. – Казань, 2001. – P. 77-95.

Pastor J., Naiman R.J. Selective foraging and ecosystem processes in boreal forests // The American Naturalist. – 1992. – Vol. 139. – № 4. – P. 690-705.

Persico L., Meyer G. Holocene beaver damming, fluvial geomorphology, and climate in Yellowstone National Park, Wyoming (Электронный ресурс) // Quaternary Research. – 2009. – Vol. 71. – P. 340-353. – Режим доступа: DOI:10.1016/j.yqres.2008.09.07

Pinkowski B. Foraging behavior of beavers (*Castor canadensis*) in North Dakota // J. Mammal. – 1983. – Vol. 64. – № 2. – P. 312-314.

Pollock M.M., Beechie T.J., Jordan C.E. Geomorphic change upstream of beaver dams in Bridge Creek, an ancient Columbia River basin, eastern Oregon (Электронный ресурс) // Earth Surface Processes and Landforms. – 2007. – Vol. 32. – P. 1174-1185. – Режим доступа: DOI:10.1002/esp.1553.

Pollock M.M., Heim M., Werner D. Hydrologic and geomorphic effects of beaver dams and their influence on fishes // American Fisheries Society Symposium. – 2003. – Vol. 37. – P. 213-233.

Pollock M.M., Pess G.R., Beechie T.Y. The importance of beaver ponds to goho salmon production in Stillaguamish river basin, Washington, USA // North American Journal of Fishery Management. – 2004. – Vol. 24. – P. 749-760.

Polvi L.E., Wohl E. The beaver-meadow complex revisited – the role of beavers in post-glacial floodplain development (Электронный ресурс) // Earth surface process and landforms. – 2012. – Vol. 37. – P. 332-346. – Режим доступа: DOI:10.1002/esp.2261.

Power M.E., Tilman D., Estes J.A., Menge B.A., Bond W.J., Scott Mills L., Dayly G., Castilla J.C., Lubcenko J., Paine R. Challenges in quest for keystones // BioScience. – 1996. – Vol. 45. – №8. – P. 609-620.

Pringle C.M., Naiman R.J., Bretschko G., Karr J.R., Oswood M.W., Webster J.R., Welcomme R.L., Winterbourn M.J. Patch dynamics in lotic systems: the stream as a mosaic // J. N. Am. Benthol. Soc. – 1988. – Vol. 7. – № 4. – P. 503-524.

Pupininkas S. The state of the beaver (*Castor fiber*) population and characteristics of beaver sites in Eastern Lithuania // Acta Zoologica Lituonica. – 1999. – Vol. 9. – № 1. – P. 20-26.

Raffel T.R., Smith N., Cortright C., Gatz A.J. Central place foraging by beaver (*Castor canadensis*) in a complex lake habitat (Электронный ресурс) // Am. Midl. Nat. – 2009. – Vol. 162. – № 1. – P. 62-72. – Режим доступа: <http://www.bioone.org/doi/full/10.1674/0003-0031-162.1.62>

Ray H.L., Ray A.W., Rebertus A.J. 2004. Rapid establishment of fish in isolated peat-land beaver ponds // Wetlands. – Vol. 24. – № 2. – P. 399-405.

Rebertus A. J. Bogs as beaver habitat in North-Central Minnesota // The American Midland Naturalist. – 1986. – Vol. 116. – № 2. – P. 240-245.

Rech V.N., Brown A.V., Covich A.P., Gurtz M.E., Li H.W., Minshall G.W., Reice S.R., Sheldon A.L., Wallace B., Wissmar R.C. The role of disturbance in stream ecology // Journal of the North American Benthological Society. – 1988. – Vol. 7. – № 4. – P. 433-455.

Remillard M.M., Gruending G.K., Bogucki D.J. Disturbance by beaver (*Castor canadensis* Kuhl) and increased landscape heterogeneity // Ecology studies. Landscape heterogeneity and disturbance. – 1987. – Vol. 64. – P. 104-121.

Ripple W.J., Beschta R.L. Trophic cascades in Yellowstone: The first 15 years after wolf reintroduction // Biological Conservation. – 2011. – Vol. 145. – P. 205-213.

Rosell F. The function of scent marking in beaver (*Castor fiber*) territorial defence (Электронный ресурс) // Dr. scient. thesis / Department of Zoology / Norwegian University of Science and Technology (NTNU) / Trondheim. – 2001. – 54 p. – Режим доступа: [9Hhttps://teora.hit.no/bitstream/handle/2282/799/Main_thesis.pdf?sequence=12](https://teora.hit.no/bitstream/handle/2282/799/Main_thesis.pdf?sequence=12)

Rosell F., Bergan F., Parker H. Scent-marking in Eurasian beaver (*Castor fiber*) as a means of territory defense // J. of Chemical Ecology. – 1998. – Vol. 24. – № 2. – P. 207-219.

Rosell F., Bjørkøly T. A test of the enemy phenomenon in the European beaver // Animal Behaviour. – 2002. – Vol. 63. – P. 1073-1078.

Rosell F., Borzér O., Collen P., Parker H. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems // Mammal Review. – 2005. – Vol. 35. – № 3,4. – P. 248-276.

Rosell F., Nolet B.A. Factors affecting scent marking behavior in Eurasian beaver (*Castor fiber*) // J. of Chemical Ecology. – 1997. – Vol. 23. – №3. – P. 673-689.

Ruedemann R., Schoemaker W. Beaver dams as geological agents // Science. – 1938. – Vol. 88. – P. 523-525.

Rutten M.G. Flat-bottomed glacial valleys, braided rivers and the beaver // Geologie en Mijnbouw. – 1967. – Vol. 46. – P. 356-360.

Schlosser I.J. Dispersal, boundary processes, and trophic-level interactions in streams adjacent to beaver ponds // Ecology. – 1995. – Vol. 76. – № 3. – P. 908-925.

Schlosser I.J. Fish recruitment, dispersal, and trophic interactions in a heterogeneous lotic environment // *Oecologia*. – 1998. – Vol. 113. – P. 260-268.

Scott Mills L., Soulé M.E., Doak D.E. The keystone-species concept in ecology and conservation // *BioScience*. – 1993. – Vol. 43. – № 4. – P. 219-224.

Severud W.J., Belant J.L., Bruggink J.G., Windels S.K. Predator cues reduce American beaver use of foraging trails // *Human–Wildlife Interactions*. – 2011. – Vol. 5. – № 2. – P. 296-305.

Sjöberg G., Hägglung Å. Beaver dams and fish fauna in forest streams – a three-year study // *Restoring the European Beaver: 50 years of experience* / Edited by G. Sjöberg and J.P. Boll. – Sofia-Moskow: Pensoft, 2011. – P. 255-268.

Skinner Q.D., Speck J.E., Smith M., Adams J.C. Stream water quality as influenced by beaver within grazing systems in Wyoming // *J. Range Managem.* – 1984. – Vol. 37. – № 2. – P. 142-146.

Slough B. G., Sadlier R.M.F.S. A land capability classification system for beaver (*Castor canadensis* Kuhl) // *Can. J. Zool.* – 1977. – Vol. 55. – P. 1324-1335.

Snodgrass J.W. Temporal and spatial dynamics of beaver-created patches as influenced by management practices in a south-eastern North American landscape // *Journal of Applied Ecology*. – 1997. – Vol. 34. – P. 1043-1056.

Snodgrass J.W., Miff G.K. Influence of beavers on stream fish assemblages: effects of pond age and watershed position // *Ecology*. – 1998. – Vol. 79. – № 3. – P. 928-942.

Sturtevant B. A model of wetland vegetation dynamics in simulated beaver impoundments // *Ecological Modelling*. – 1998. – Vol. 112. P. 195-225.

Sun L., Müller-Schwarze D. Anal gland secretion codes for family membership in the beaver // *Behav. Ecol. Sociobiol.* – 1998a. – Vol. 44. – P. 199-208.

Sun L., Müller-Schwarze D. Anal gland secretion codes for relatedness in beaver, *Castor canadensis* // *Ethology*. – 1998. – Vol. 104. – P. 917-927.

Sun L., Müller-Schwarze D. Sibling recognition in the beaver: A field test for phenotype matching // *Animal Behaviour*. – 1997. – Vol. 54. – № 3. – P. 493-502.

Suzuki N., McComb W. Habitat classification models for beavers (*Castor canadensis*) in the streams of Central Oregon coast range // *Northwest Science*. – 1998. – Vol. 78. – № 2. – P. 102-110.

Svendsen G.E. Patterns of scent-mounding in a population of beaver (*Castor canadensis*) // *Journal of Chemical Ecology*. – 1980. – Vol. 6. – № 1. – P. 133-148.

Terwillinger J., Pastor J. Small mammals, ectomycorrhizae, and conifer succession in beaver meadows // *Oikos*. – 1999. – Vol. 85. – P. 83-94.

Toretti L. Beaver engineering and zoogeomorphological alterations to large fen landscapes in northern Michigan and Minnesota. M.S. Thesis. – Northern Michigan University, Marquette, MI, USA. – 2002. – 98 p.

Ulevicius A. Beaver (*Castor fiber*) in Lithuania: formation and some ecological characteristics of the present population // *Proceeding of the 1.European beaver symposium, Bratislava, Slovakia, September 15 to 19, 1997.* / Edited by K. Pachinger. / Institute of Ecology, Faculty of Natural Science Comenius University, Bratislava, Slovakia. – 1997. – P. 113-127.

Ulevicius A., Balciauskas L. Scent marking intensity of beaver (*Castor fiber*) along rivers of different sizes // Z. Saugetierkunde. – 2000. – Vol. 65. – P. 286-292.

Westbrook C.J., Cooper D.J., Baker B.W. Beaver assisted river formation (Электронный ресурс) // River Research and Applications. – 2010. – Режим доступа: DOI:10.1002/rra.1359.

Westbroook C.J., Cooper D.J., Baker B.W. Beaver dams and overbank floods influence groundwater – surface water interactions of a Rocky Mountain riparian area (Электронный ресурс) // Water Resource Research. – 2006. Vol. 42. – W06404. – Режим доступа: DOI:10.1029/2005WR004560.

Wilde S.A., Youngberg C.T., Hovind H.H. Changes in composition of ground water, soil fertility, and forest produced by the construction and removal of beaver dams // J. Wildl. Managem. – 1950. – Vol. 14. – № 2. – P. 123-128.

Voigt D.R., Kolenosky G.B., Pimlott D.H. Changes in summer foods of wolves in central Ontario // J. Wildl. Managem. – 1976. – Vol. 40. – P. 663-668.

Woo M.K., Waddington J.M. Effect of beaver dams on subarctic wetland hydrology // Arctic. – 1990. – Vol. 43. – № 3. – P. 223-230.

Wright J.P., Jones C.G. The concept of organisms as ecosystem engineers the years on: progress, limitation, and challenges // BioScience. – 2006. – Vol. 56. – № 3. – P. 203-209.

Wright J.P., Gurney W.S., Jones C.G. Patch dynamics in a landscape modified by ecosystem engineers // Oikos. – 2004. – Vol. 105. – P. 336-348.

Wright J.P., Jones C.G. Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale richness from primary productivity // Ecology. – 2004. – Vol. 85. – P. 2071-2081.

Zahner V. Dam building by beaver (*Castor fiber*) and its impact on forest stands in South Germany // Труды Первого Евро-Американского конгресса по бобру. Труды Волжско-Камского заповедника. Вып. 4. – Казань, 2001. – С. 119-126.

Zurowski W., Kasperzyk B. Effect of reintroduction of European beaver in lowland of the Vistula basin // Acta Theriologica. – 1988. – Vol. 33. – № 24. – P. 325-338.

Николай Александрович ЗАВЬЯЛОВ

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

**Труды Государственного
природного заповедника «Рдейский»**

Выпуск 3

Подписано в печать 23.07.2015.
Формат 70×100 1/16. Объем 26 усл. печ. л.
Заказ № 919. Тираж 400 экз.

Отпечатано: ООО «Типография «Виконт»,
Великий Новгород, ул. Береговая, д. 48, к. 2,
тел. 8 (8162) 677894, e-mail: vicont@novgorod.net