

ИНВАЗИЯ СРЕДООБРАЗОВАТЕЛЯ – РЕЧНОГО БОБРА (*CASTOR FIBER L.*) В БАССЕЙНЕ Р. ТАДЕНКИ (ПРИОКСКО-ТЕРРАСНЫЙ ЗАПОВЕДНИК)

© 2010 Завьялов Н.А.¹, Альбов С.А.², Петросян В.Г.³, Хляп Л.А.³,
Горайнова З.И.³

¹ Государственный природный заповедник «Рдейский», ул. Челпанова, 27, г. Холм, Новгородской области, 175270; zavyalov_n@mail.ru

² Приокско-Террасный государственный природный биосферный заповедник, Московская обл., Серпуховский р-н, пос. Данки

³ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН

Поступила в редакцию 02.06.2010

Представлены результаты анализа динамики численности речного бобра (*Castor fiber*) в Приокско-Террасном заповеднике и его поселений в бассейне реки Таденки в 1948–2009 гг. Показано, что через 50 лет после реинтродукции бобров количество их поселений стабилизировалось в диапазоне от 9 до 12. Выявлено, что длительный рост количества поселений главным образом связан с изначально неблагоприятными условиями обитания бобров на р. Таденке и последующим увеличением емкости местообитаний в результате строительной деятельности и использования удаленных кормовых ресурсов. Проведенный комплексный анализ размещения поселений, размеров занятых участков, количества плотин в поселениях, особенностей кормодобывания, запасов кормовых ресурсов, а также математическая обработка данных временных рядов и построение модели позволяют утверждать, что население бобров Таденки достигло климаксной стадии своего развития. Дальнейшее развитие бобровой популяции в основном будет зависеть от функциональных факторов (геоморфологических особенностей местности, скорости восстановления кормов в заброшенных местообитаниях, масштабов и скорости развития черноольшаников на заброшенных бобровых поселениях), оказывающих влияния на динамику бобровой популяции в заповеднике.

Ключевые слова: инвазия, речной бобр, численность, математическая модель, прогноз.

Введение

Реинтродукция речного бобра (*Castor fiber*) во многих странах, в том числе и в России – это грандиозный эксперимент, осуществленный в масштабах огромной и разнообразной по природным условиям территории. Судя по восстановлению ареала и увеличению численности речного бобра, этот эксперимент был удачным, но исчерпывающий анализ его результатов до сих пор не проведен. Несмотря на то, что бобр – аборигенный вид, его реинтродукцию столетия спустя после почти полного повсеместного исчезновения скорее «следует

рассматривать как внедрение в сложившийся биоценоз нового для него вида» [Жарков, 1968]. Это положение усиливается и современными условиями, особенно с учетом больших масштабов преобразований экосистем, происходящих в результате климатических и антропогенных воздействий, а также того, что многие из этих преобразований необратимы. «Старый» вид является чужеродным в ранее родной, но измененной экосистеме [Дгебуадзе, 2000]. В Северной Америке восстановление численности канадского бобра (*Castor canadensis*) происходило на фоне

сохранения остаточных популяций. В Южной Америке и Европе, где бобр – инвазивный вид, его экологическая роль, возможно, будет отличаться от той, которую он играет в Северной Америке [Baker, Hill, 2003].

Влияние инвазивных видов на уровне экосистемы может проявиться в изменении доступности и направлений потоков питательных веществ через изменение биогеохимических циклов; потоков энергии – через изменение пищевых сетей; доступности или качества физических ресурсов в экосистеме. Инвазия средообразователей, судя по всему, отличается, так как вызывает изменения существовавших режимов нарушений или появление новых нарушений. Изменения физических характеристик экосистем обычно имеют каскадный эффект, но биотические последствия таких изменений менее изучены, поскольку значительно легче измерить изменения физических особенностей экосистем, чем оценить разнообразные и изменчивые реакции биоты на эти изменения [Crooks, 2002].

Работы по реинтродукции бобров в Европейской части России начались еще в 1930-х гг., но были особенно интенсивны в 1950–1960 гг. Места выпуска, количество выпущенных животных, успешность образования новых популяций подробно описаны [Жарков, 1969]. Однако выпуски бобров на территории заповедников имеют особую ценность потому, что в заповедниках не только хорошо охраняли бобров, но и квалифицированно проводили их учеты, а существующая система долговременного мониторинга позволяет регистрировать многие изменения среды, в том числе и те, которые произошли в результате жизнедеятельности бобров.

К числу заповедников, где популяция бобров имеет долгую историю существования и мониторинга, принадлежит Приокско-Террасный заповедник (ПТЗ). В годы его образования бобров в нем и ближайших

окрестностях не было. Основание популяции дали 2 пары бобров, выпущенных на р. Таденке и на р. Пониковке в 1948 и 1955 гг. соответственно. В последующем поселения бобров стали отмечать практически во всех водотоках заповедника и за его пределами [Заблоцкая, 1979]. В заповеднике большинство бобров сосредоточено в бассейне р. Таденки. По нашим наблюдениям в 2007–2009 гг. там обитало 70–80% общего поголовья бобров заповедника. Анализу развития бобровой популяции на этой речке и посвящена наша работа.

Основные задачи исследования: проследить долговременное развитие бобровой популяции от вселения до наших дней, охарактеризовать современное состояние популяции и оценить его соответствие климаксовой стадии, и дать прогноз возможных дальнейших путей развития.

Материалы и методы

Использованы результаты наших полевых работ 2007–2009 гг. по обследованию 13.4 км водотоков бассейна р. Таденки, во время которого отмечали все бобровые сооружения: плотины, норы, хатки, – и другие результаты их деятельности: тропы, места заготовки корма, элементы биологического сигнального поля. Координаты всех найденных объектов определяли с помощью 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.

Учет бобров на территории всего заповедника проведен по методу Л.С. Лаврова [1952] в сентябре 2007 г., октябре 2008 г. и ноябре 2009 г. Для определения «мощности» поселений мы приняли следующую шкалу: поселение слабое – 1–2 бобра; поселение среднее – 4 бобра; поселение сильное – 6–8 бобров.

Такие оценки являются умеренными для юга таежной зоны [Борисов, 1986].

Многолетние данные по динамике бобров заповедника и количеству поселений в бассейне р. Таденки получены в результате анализа всех доступных нам источников: опубликованных статей, Летописей природы Приокско-Террасного заповедника с 1948 по 2006 г. и неопубликованных отчетов из архива заповедника.

Для выявления основных закономерностей динамики количества поселений в бассейне р. Таденки и численности бобров ПТЗ использовали методы временного анализа. Анализ полученных временных рядов заключался в кратком описании характерных особенностей рядов количества поселений и численности бобров, подборе математических моделей, адекватно описывающих временные ряды, и построении предварительного прогноза, то есть предсказание будущих значений численности и количества поселений бобров на основе прошлых наблюдений. В работе также особое внимание уделено выделению закономерных составляющих временного ряда, зависящих от времени: тренда, сезонных и циклических составляющих, и построению математической модели для описания случайной составляющей. При анализе временных рядов отсутствующие данные о численности и поселениях бобров восстанавливали с помощью специального алгоритма сглаживания, включающего от 3 до 15 точек наблюдений.

Статистическая обработка данных проведена с использованием программного продукта Statgraphics Centurion XV.

Район исследований

Приокско-Террасный заповедник образован в 1945 г. Он расположен на левом берегу р. Оки в Серпуховском районе Московской области. Площадь заповедника – 4945 га. Заповедник расположен в центре Среднерусской возвышенности в пределах южной части Москворецко-Окской морено-эрозионной

равнины. Территория заповедника входит в атлантико-континентальную климатическую область. Среднегодовая температура равна 3.9°C, средняя температура января составляет –10.6°C, июля – +17.7°C. Средняя годовая сумма осадков колеблется в пределах 500–550 мм. Снежный покров устанавливается в начале декабря, сходит в середине апреля. Глубина снежного покрова – 50–55 см.

По лесорастительному районированию территория заповедника отнесена к подзоне теневых широколиственных лесов, а в системе геоботанического районирования – к подтаежной (хвойно-широколиственной) полосе [Атлас..., 2005]. Заповедник занимает пологий южный склон окской долины высотой от 120 до 180 м над уровнем моря. На территории 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]. Почти вся территория занята лесами, преимущественно средневозрастными. Преобладают сосняки (40%) и березняки (35%). Из других лесобразующих пород заметную роль играют осина, ель, дуб, липа и черная ольха. Луга составляют только 1.5% территории заповедника, но с юга (охранная зона) примыкают пойменные приокские луга. Имеется верховое болото и низинные болота. 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].

В северо-западном углу заповедника небольшой участок его границы (около 1 км) проходит по реке Сушке. В нее уже в охранной зоне впадает начинающийся в заповеднике и протекающей по его территории в западном направлении Павлов ручей. Но главные водотоки пересекают заповедник с севера на юг. Это – две лесные речки с системой логов и лощин с ручьями. Одна из них – Пониковка – не доходит до Оки, впадая в карстовую воронку. Другая – Таденка – полого спускается от водораздела к Оке и имеет протяженность 8.7 км, из которых 6.5 км она протекает по заповеднику. Площадь бассейна – 27.2 км². Уклон русла – 8 м/км. В нижнем течении реки, в квартале № 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 река 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 верховий), и Соколов ручей (1.54 км) (левый приток, впадающий в пруд 40 квартала).

Результаты

История и многолетняя 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 бобра в бассейне р. Таденки и численности бобров на всей территории заповедника показаны на рис. 1.

Первые 15 лет количество поселений увеличивалось медленно, несмотря на регулярное размножение бобров (рис. 1А). Этот период характеризуется единичными поселениями бобров на Таденке (не более 4) и свободной сменой участков обитания через 3–5 лет. В этот период 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 г. не позволяют нам 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.

Мы проанализировали и многолетнюю динамику численности бобров, выраженную в количестве особей. В Летописях этот показатель приведен, как правило, для всего заповедника в целом. Однако, учитывая, что большая часть бобрового населения сосредоточена именно в бассейне Таденки, он отражает и динамику численности бобров в бассейне Таденки. В динамике численности бобров заповедника выделяются три периода (рис. 1Б). Первый – с момента выпуска и до конца 1960-х гг. – характеризуется устойчивым ростом численности. С 1968 по 1992 г. численность флуктуирует на высоком уровне – от 27 до 46, в среднем – 38.4 ± 5 . 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.

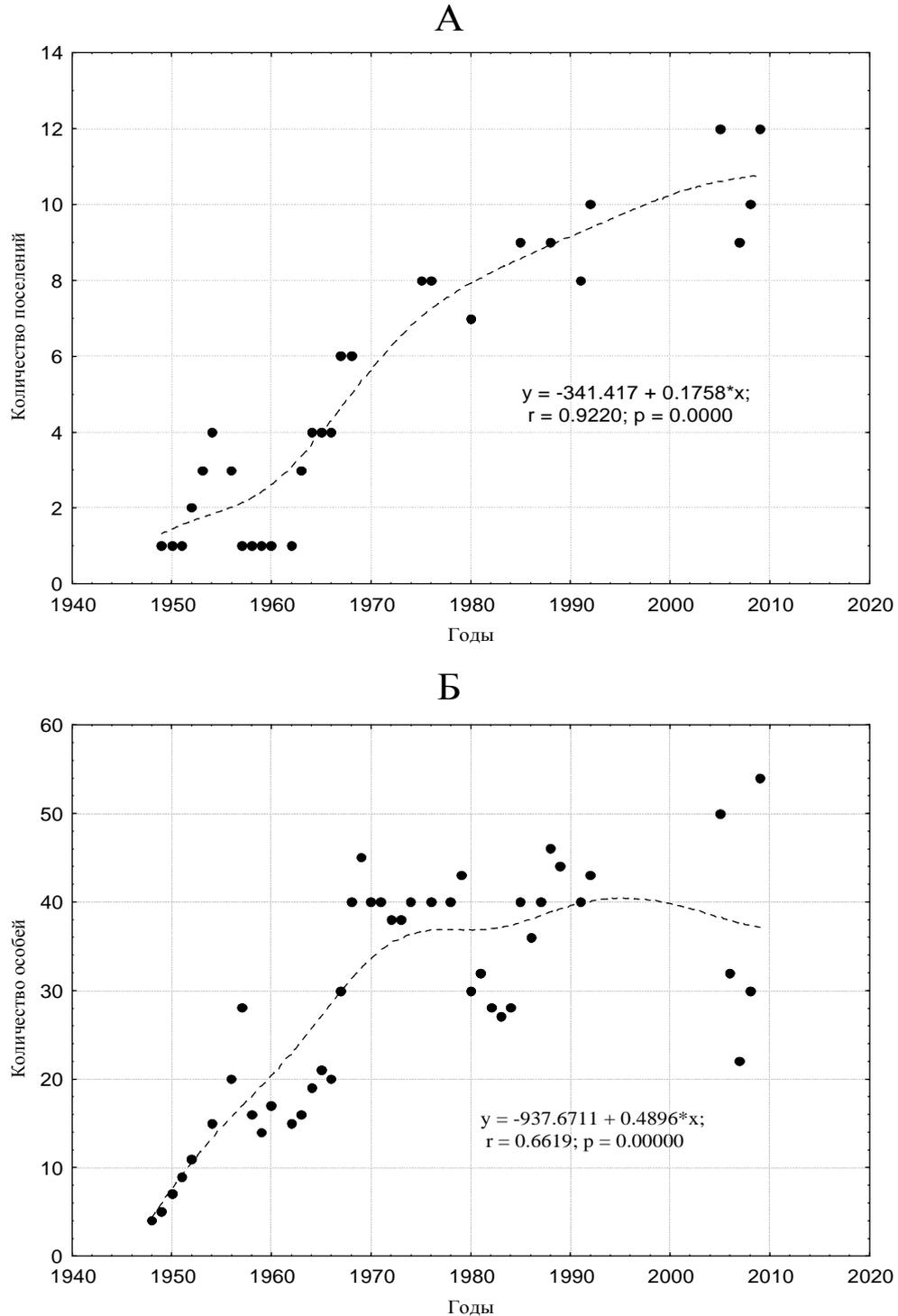


Рис. 1. Динамика количества поселений в бассейне р. Таденки (А) и численности бобров Приокско-Террасного заповедника (Б) за 1948–2009 гг. Точки – фактические данные, пунктиром показана линия тренда, рассчитанная методом наименьших квадратов.

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. начинают возникать новые поселения. Сначала это происходит ежегодно (1952–1954 гг.), но возникшие поселения недолговременны. Вторая волна начинается с 1963 г. 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 Жидовина и Ниговец, бобры впервые поселились в 1963 г. Заселение Соколова ручья произошло между 1976 и 1983 гг. 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. 2.

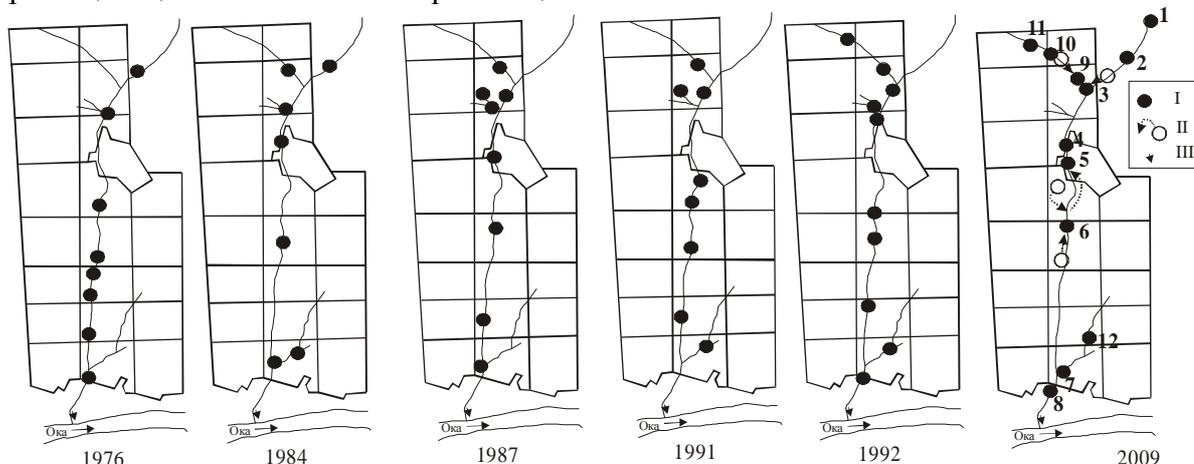


Рис. 2. Размещение поселений бобра в бассейне Таденки с 1976 по 2009 г. Показаны водотоки и квартальная сеть. 1–12 номера поселений соответственно табл. 1. I – места зимовок осенью 2009; II – перемещение некоторых семей от мест зимовок в 2008/2009 гг.; III – направление течения.

Современное состояние популяции.

Краткая характеристика современного бобрового населения бассейна р. Таденки приведена в табл. 1.

Плотность населения составляет 0.9 поселений/км русла или 0.44 поселения/км². Среди 11 поселений, численность которых была оценена, 4 относятся к сильным, 4 – к средним и 3 – к слабым поселениям. Плотины со следами свежего ремонта составляют 40% от всех плотин в поселениях.

Подвижность поселений в бассейне Таденки обусловлена сильным истощением древесно-кустарниковых и бедностью травянистых кормов. Наблюдения только за последние два года показывают, что в той или иной мере перемещались 6 из 11 поселений (рис. 2). 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 интенсивной маркировке. В поселении № 2 бобры в 2009 г. остались на зимовку на новом месте на 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. 2).

Таблица 1. Характеристика поселений в бассейне р. Таденки на ноябрь 2009 г.

№ поселения	Водоток	Размер занятого участка, м	Количество плотин в поселении (со следами свежего ремонта)	Жилище*	Основные корма	Запасы корма, м ³	Особенности кормодобывания	Мощность/ Возраст
1	Таденка, исток реки	300	2(2)	н/о				
2	Таденка, охранный зона	300	6 (6)	п/х	Крупные осины, береза	8.75	Дальние переходы	Сильное
3	Таденка – устье Ниговца	500	12 (7)	х	Крупные осины, береза, ива	4+1	Дальние переходы	Сильное/ Сеголетки, годовики, 2-летки, взрослые
4	Таденка, кв. 20а	300	5 (3)	н	Черемуха, ива, липа		Дальние переходы	Слабое, одиночка
5	Таденка, окр. д. Родники	1200	4 (4)	н	Ива порослевая, черемуха	10	Дальние переходы	Сильное/ Сеголетки, годовики, взрослые
6	Таденка, среднее течение, кв. 31	600	4 (4)	н	Крупные осины и дубы, береза, ива	7.5	Дальние переходы	Сильное/ Сеголетки, годовики, взрослые
7	Таденка, пруд кв. 40	400	нет	н	Ива, черемуха, ольха, береза, липа, макрофиты	8		Среднее/ Сеголетки, взрослые
8	Таденка ниже 40-го кордона	400	3 крупных и множество мелких	п/х	Крупные ивовые деревья, поросль ивы	Есть	Система троп и каналов	Среднее/ Сеголетки, взрослые
9	Ниговец, нижнее течение	400	6 (3)	п/х	Крупные осины, березы	4	Дальние переходы, длинный канал	Среднее/ Годовики, двухлетки, взрослые
10	Ниговец, кв. 9		Много старых	н/о	Ива, береза, липа	Нет		Слабое, одиночка
11	Ниговец, верховья	550	10 (3)	х	Крупные осины, ивы, молодые дубы	Нет		Слабое/ Взрослые
12	Соколов ручей	500	7 (7)	х	Осина, ива	Есть	Дальние переходы	Среднее/ Годовики, взрослые

*Жилище: н – нора, х – хатка, п/х – полухатка, н/о – не обнаружено

Строительная деятельность. Выжить на такой мелкой речке, как Таденка, бобры могли, только постоянно сооружая плотины. В сочетании с подвижностью поселений это приводит к увеличению количества плотин по мере увеличения продолжительности обитания бобров (рис. 3). 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 [Сергеева и др., 1984].

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. 3). 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.

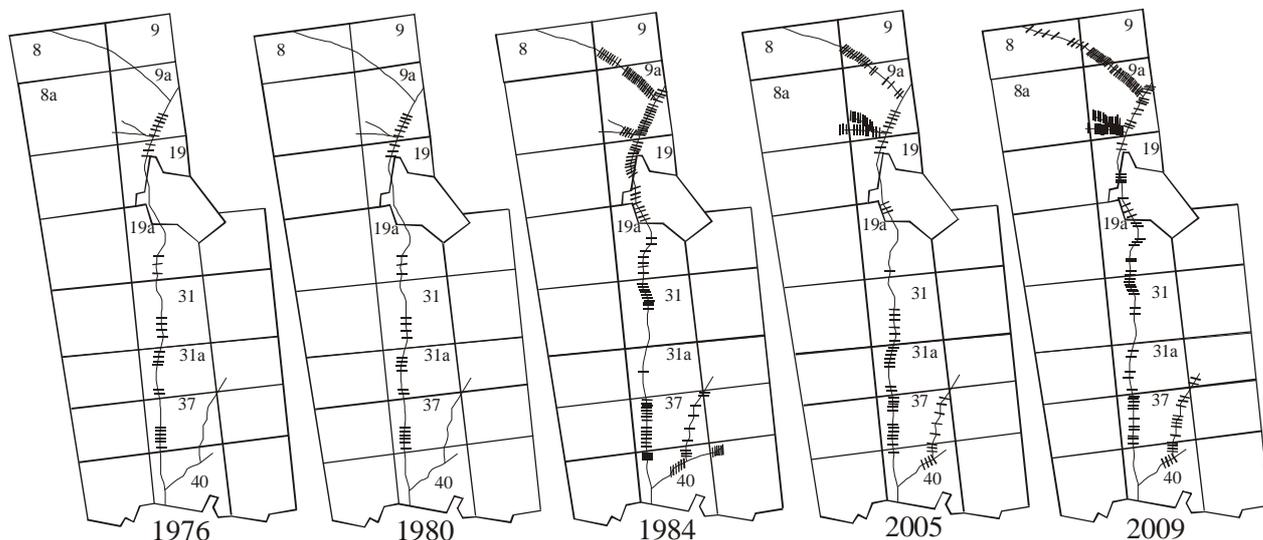


Рис. 3. Размещение бобровых плотин в заповедной части бассейна р. Таденки. 1976 и 1980 гг. – по: Летописям Природы; 1984 г. – по: [Сергеева и др., 1984]; 2005 – по: [Мамонтов, 2005]; 2007–2009 гг. – наши данные (зафиксированы все плотины различные визуально: от действующих до остатков старых разрушенных плотин). 8–40 – номера кварталов заповедника.

Часть плотин разрушается быстро и бесследно, другая часть остается в виде валов в пойме. В бассейне Таденки большинство плотин имеют следы многократных разновозрастных подновлений, то есть после возведения плотина несколько лет эксплуатировалась, затем бобры уходили и на несколько лет забрасывали плотину. Использование валов от старых плотин позволяет бобрам при повторном заселении участка быстро и с

минимальными затратами восстановить длинные плотины (рис. 4).

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, то есть они вытянуты не по длине водотока, а поперек поймы. В результате создается четко выраженный ступенчатый профиль водотока.

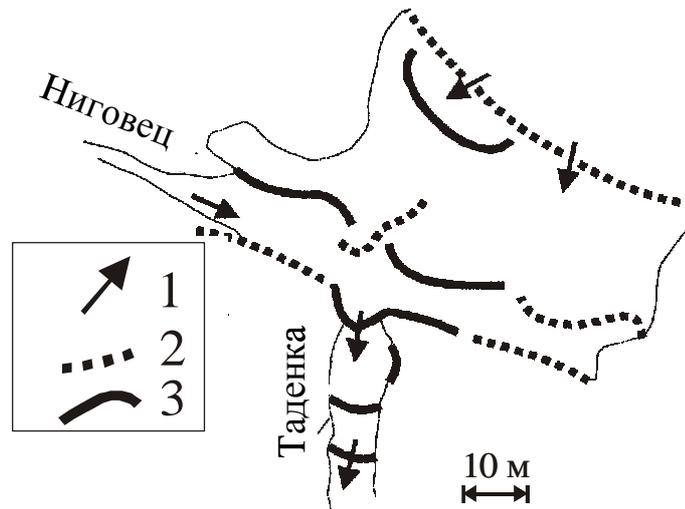


Рис. 4. Использование валов старых плотин помогает бобрам быстро создать новые обширные пруды. Пример в месте слияния р. Таденки и ручья Ниговец. 1 – направление течения, 2 – валы старых плотин, 3 – отремонтированные участки и новые плотины.

Особенности кормодобывания. В питании бобров Приокско-Террасного 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 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.

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 случае – 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. 1). 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 2 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 1–2.

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.

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 1960-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 и пятнистых оленей. Добычу бобров не наблюдали. Не отмечены какие-либо антагонистические отношения между бобром и выдрой, периодически заходящей на Таденку, или между бобром и норкой, также обитающей на этой речке.

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 1958–1959 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]. А.Г. Назаров с соавторами [1979], обследовавшие Таденку в 1969–1970 гг., пишут, что ширина этой реки – 4 м, а глубина – до 1 м.

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 вырубки 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 рек, захламенение 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. Пойма открытая, хорошо освещаемая. Черноольшаники редкие, сомкнутость крон небольшая, образование коблов только началось, они еще совсем небольшие. Нельзя утверждать, что современная пойма сильно захламенена выпавшими от подтопления деревьями. Скорее наоборот, участки засохшего леса встречались только дважды. Видимо, все погибшие от затопления древостои 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. [Атлас..., 2005; рис. 5].

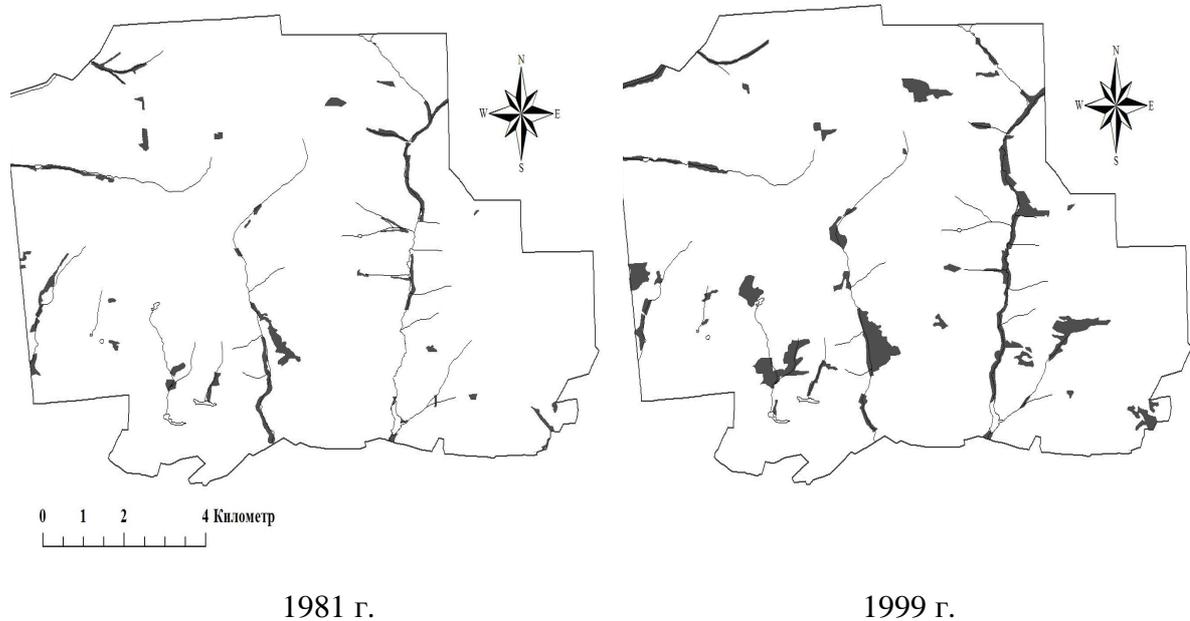


Рис. 5. Участие черной ольхи в древостое на территории Приокско-Террасного заповедника (по данным лесной таксации).

Наличие черной ольхи в древостое показано темно-серым цветом.

Анализ временных рядов и прогноз. Один из важных вопросов, которые возникают при анализе данных временных рядов: является ли последовательность числовых данных временного ряда случайной? Гипотеза о случайном характере изменений во времени числа бобровых поселений в бассейне р. Таденки и численности бобров в заповеднике была проверена с помощью медианного критерия. В нем

определяется число наблюдений ряда, которые выше и ниже медианы, и сравнивается с ожидаемым значением, вычисленным для случайно распределенной величины. Так как в данном случае фактическое число наблюдений статистически достоверно отличалось от ожидаемого (для количества поселений бобров – $P=6.4 \cdot 10^{-11}$, для численности бобра по заповеднику – $P=9.4 \cdot 10^{-10}$), то

гипотеза о случайном распределении во времени данных по бобровым поселениям и численности бобров не подтвердилась. О неслучайном характере временной динамики данных свидетельствуют также результаты анализа автокорреляционных функции. Оценки показали, что существует значимая зависимость между показателями числа бобровых поселений на р. Таденке в соседние моменты времени длительностью до 5 лет. Например, коэффициенты автокорреляции для лагов 1–5 равны 0.9, 0.78, 0.71, 0.67 и 0.65 соответственно. Достаточно высокие оценки автокорреляции первых четырех порядков также выявлены для численности животных по заповеднику (0.89, 0.77, 0.68, 0.60). Постепенное уменьшение коэффициентов автокорреляции от первого порядка до 4 и 5 для двух анализируемых рядов соответственно позволяет говорить о наличии временного тренда для обеих выборок. Дополнительный анализ временных рядов с использованием частных коэффициентов автокорреляции показал, что для адекватного описания динамики изучаемых показателей могут быть использованы авторегрессионные модели первого порядка. Для обеих выборок статистически достоверными (доверительная вероятность 0.95) оказались коэффициенты частной автокорреляции первого порядка – 0.95 (бобровые поселения) и 0.89 (численность бобров в заповеднике).

Для выявления возможной периодичности в характере изменения данных во времени был проведен спектральный анализ с помощью Фурье преобразования временного ряда. Поведение периодограммы с максимальным значением ординаты на частоте $1/62$ года и затем резким снижением значений ординат на последующих частотах позволяет утверждать, что во временной динамике числа бобровых поселений на р. Таденке и бобровой популяции в заповеднике отсутствует циклическая составляющая. Не вызывает сомнений, что значительные

коэффициенты по частоте $1/62$ связаны с высокими значениями частных коэффициентов автокорреляции первого порядка.

Анализ взаимного влияния числа бобровых поселений в бассейне р. Таденки на численность популяции бобра в заповеднике во времени был реализован с использованием коэффициентов кросс-корреляции. В качестве ведущего фактора выбраны данные по числу бобровых поселений. Анализ показал, что существует положительная высокая кросс-корреляция между показателями числа бобровых поселений в бассейне р. Таденки и численностью бобров в заповеднике. Эти показатели говорят о том, что значения численности бобров в заповеднике могут быть использованы для построения прогнозов по количеству поселений в бассейне р. Таденки на период не более 9 лет. В то же время численность бобров в заповеднике положительно связана с количеством бобровых поселений Таденки тремя годами ранее.

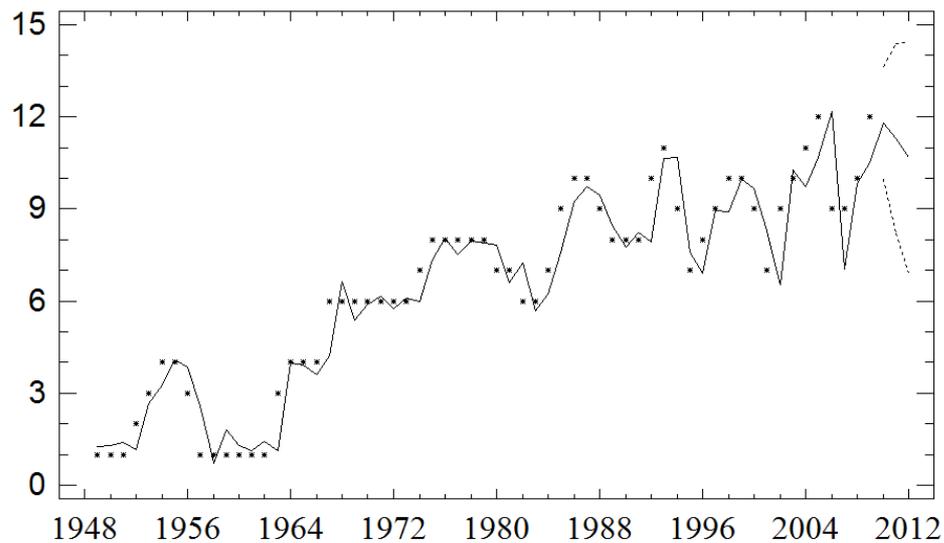
С целью выбора адекватной модели, описывающей динамику бобровых поселений и динамику численности бобров в заповеднике, анализировались пять классов моделей с различными параметрами. После анализа этих моделей с использованием метода наименьших квадратов была выбрана комплексная модель авторегрессии (AR) и скользящего-среднего (MA). Графики комплексной модели авторегрессии-скользящего среднего (ARMA) представлены на рисунке 6.

Анализ остатков на основе коэффициентов автокорреляции показывает, что ошибки, то есть разность фактических и модельных данных можно рассматривать как гауссовский белый шум. На рисунке 7 (А, Б) представлены коэффициенты автокорреляции остатков для двух временных рядов. Из рисунка видно, что все коэффициенты автокорреляции остатков остаются в доверительной трубке, то есть случайная составляющая является белым шумом. Коэффициенты автокорреляции остатков

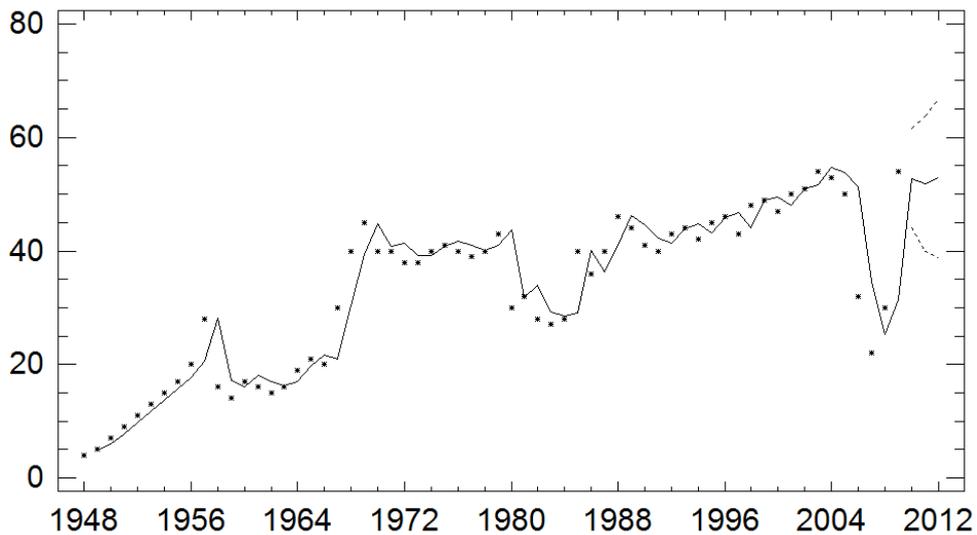
в обоих случаях для выбранных моделей достоверно не отличаются от нуля, что подтверждает пригодность данной модели для описания исследуемых временных рядов.

В обоих случаях прогноз был составлен на пятилетний период с 2010 по 2014 г. Согласно ARMA-модели предполагается дальнейшее уменьшение числа бобровых поселений на р. Таденке до 11.2 в 2011 г., и затем медленное снижение до 10.6 поселений в 2014 г.

Хотя такой прогноз может быть не реализован из-за широкого доверительного интервала, который предполагает возможность либо увеличения числа поселений до 14.6, либо снижения их числа до 6 к концу прогнозного периода. Широкий доверительный интервал означает, что случайная составляющая временной динамики имеет существенное влияние на количество бобровых поселений (табл. 2).



А



Б

Рис. 6. Динамика количества бобровых поселений в бассейне р. Таденки (А) и численности бобров в заповеднике (Б). По оси X — годы мониторинга, по оси Y — А — количество поселений; Б — количество бобров шт.; точки — фактические данные и отсутствующие значения, которые определялись с помощью специального алгоритма сглаживания (см. раздел «Материалы и методы»), линия — комплексная модель авторегрессии-скользящего среднего А — ARMA(1,3); Б — ARMA(1,2), пунктирные линии — 95% доверительная трубка [Тюрин, Макаров, 1998].

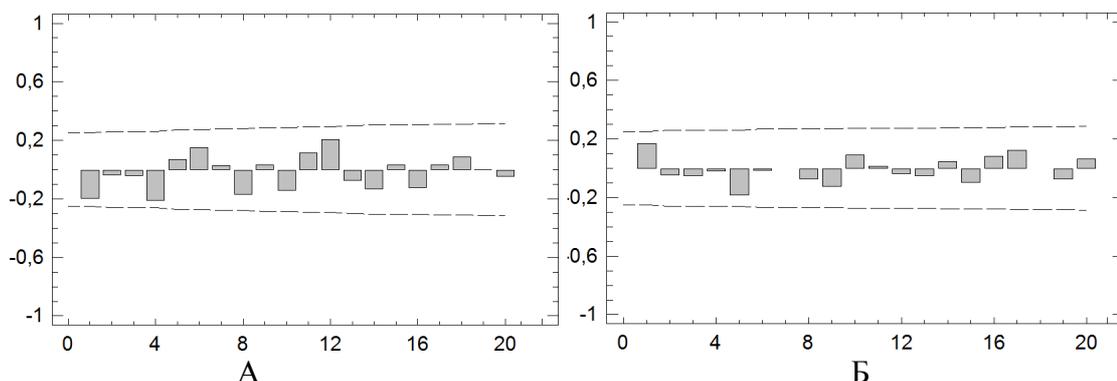


Рис. 7. Остатки автокорреляционных функций временных рядов числа бобровых поселений в бассейне р. Таденки (А) и количества бобров в заповеднике (Б). По оси X – порядок автокорреляции, по оси Y – значения коэффициентов автокорреляции.

Таблица 2. Прогнозные значения количества поселений в бассейне р. Таденки в период 2010–2014 гг.

Годы прогноза	Количество поселений	Нижняя граница 95% доверительного интервала	Верхняя граница 95% доверительного интервала
2010	11.7	9.95	13.6
2011	11.2	8.18	14.3
2012	10.6	6.9	14.4
2013	10.5	6.4	14.5
2014	10.3	6.0	14.6

Прогнозные оценки численности бобров в заповеднике на основе ARMA-модели представлены в таблице 3. Они указывают на то, что, несмотря на уменьшение числа поселений бобров в бассейне р. Таденки, ожидается незначительное увеличение численности

бобров по заповеднику в целом. Модель для динамики численности бобров в заповеднике демонстрирует незначительное увеличение численности популяции на весь прогнозный период до 54.6 особей в 2014 г.

Таблица 3. Прогнозные значения количество бобров в заповеднике в период 2010–2014 гг.

Годы прогноза	Количество бобров	Нижняя граница 95% доверительного интервала	Верхняя граница 95% доверительного интервала
2010	52.8	44.1	61.5
2011	51.9	40	63.8
2012	52.8	38.9	66.9
2013	53.72	37.9	69.6
2014	54.6	37.1	72.1

Обсуждение

В развитии любой бобровой популяции четко выделяются три периода: а) формирование популяции (невысокий прирост, иногда непродолжителен), б) бурный рост популяции, в) стабилизация прироста и

его снижение [Жарков, 1968]. Через 20–25 лет после реинтродукции наблюдается значительное снижение численности и плотности населения [Hartman, 1994; 2003], численность стабилизируется на уровне 17–23% от максимальной [Дворникова, 1987; Busher, 2001].

При выпуске малых групп бобров период нарастания численности до максимальных значений может растянуться до 40 лет [Zurowski, Kasperzyk, 1988; Кораблев, 2005]. Если рассматривать динамику количества поселений в бассейне Таденки, то в этом случае период роста был длинным и растянулся до начала 2000-х гг., примерно на 50 лет. Такой длительный период нарастания количества поселений заметно отличает бобров Таденки от описанного ранее эруптивного типа динамики численности [Дворникова, 1987; Hartman, 1994, 2003; Busher, 2001].

Мнения о событиях, которые разворачиваются после того, когда пройден первый пик численности, противоречивы. М. Новак считает, что нет доказательств цикличности бобровых популяций. Изменения численности происходят только через изменение количества бобров в поселении, тогда как количество поселений в развитых популяциях относительно стабильно [Novak, 1987]. Однако немногочисленные примеры долговременных прямых наблюдений показывают иную картину. Например, на р. Саджхен-Крик (Калифорния, США) бобры были выпущены в 1945 г. За 54 года наблюдений отмечено 2 пика высокой численности: первый был в 1959–1963 гг. – до 18–22 бобров, второй – в 1979 г. – 23 бобра. Спады численности до 1 жилого поселения отмечены в 1969 и 1999 гг. В другой популяции на полуострове Прескотт (Массачусетс, США) бобры были выпущены в 1952 г., и за 47 лет наблюдений отмечался только один подъем численности. В 1975–1983 гг. численность флуктуировала на высоком уровне – 44 поселения и более. Затем последовал спад до 12 поселений в 1988 г., и с 1988 по 1996 г. численность была стабильно низкой – 10–15 поселений. К 1999 г. вновь наметился подъем численности до 18 поселений [Busher, 2001].

В национальном парке Аллегейни (США) в 1937 г. была реинтродуцирована пара бобров, а спустя год в парке уже было 2 семьи. К 1950-м гг. бобры

заселили все пригодные местообитания. В 1973 г. парк населяли уже 37 бобровых семей, которые наносили заметный ущерб лесонасаждениям. В этот же год 93 бобра были отловлены и осталось только 14 семей. Однако после этого популяция ежегодно увеличивалась на 3–4 поселения и к середине 1980-х гг. достигла численности в 60 семей. С тех пор численность флуктурует на уровне 40–60 поселений [Müller-Schwarze, Sun, 2003]. В Воронежском заповеднике после подъема и спада численность стабилизировалась в диапазоне 76–96 поселений. За 40 лет наблюдали изменения количества поселений с периодом около 10 лет, но их никогда не было меньше 76 и больше 96 [Николаев, 1997]. На р. Большой Шежим (Печоро-Илычский заповедник) бобры были интродуцированы в 1938 г. В 1939 г. там было 3 поселения. До 1943 г. численность увеличивалась медленно, затем последовал период быстрого роста, завершившийся пиком в 53 поселения в 1949 г. [Теплов, 1960]. Затем численность снизилась, и в 1980–1985 гг. на этой реке было 24 поселения [Бобрецов и др., 2004]. В Лапландском заповеднике, на северной границе ареала, бобры были интродуцированы в 1934 г. Численность их увеличивалась и достигла максимума в 132 бобра в 1947 г. Затем в течение 20 лет она флуктуировала на уровне 50–87 особей. Но после 1970 г. началось неуклонное снижение численности [Катаев, Брагин, 1986], и сегодня лапландские бобры близки к исчезновению (Г.Д. Катаев, перс. сообщ.). Лимитирующим фактором для бобров на севере стала медленная скорость восстановления древесно-кустарниковых кормов [Катаев, Брагин, 1986].

Сравнение приведенных выше примеров и 60-летний ряд наблюдений по количеству поселений в бассейне Таденки приводит к закономерному вопросу: почему в Таденке до сих пор не сокращается количество поселений, если во многих других популяциях это уже произошло, и за меньший период времени?

Моделирование динамики численности экосистемного инженера (средообразователя) в зависимости от состояния преобразованных им местообитаний показало, что динамика численности бобров больше соответствует так называемой «кооперативной модели», в которой преобразование среды происходит одновременно несколькими особями одного вида. В этом случае медленная скорость восстановления местообитаний будет определять долговременную динамику численности бобров. Согласно этой модели большую часть времени популяция средообразователя должна находиться на уровне стабильно низкой численности, периодически прерываемом небольшими и кратковременными подъемами численности [Gurney, Lawton, 1996]. Однако это моделирование выполнено в условиях острого недостатка данных по некоторым базовым параметрам моделей, так что сами авторы называли его «минималистской карикатурой». Необходимо отметить, что такого рода динамика численности бобров возможна, только если в результате их деятельности формируются преимущественно отрицательные взаимосвязи между населением бобров и преобразованными местообитаниями. Достаточно длительный, более чем 60-летний ряд наблюдений за бобрами в Приокско-Террасном заповеднике, по-видимому, не соответствует и модели Гурней и Лоутона [Gurney, Lawton, 1996]. По всей вероятности, в случае с бобрами на Таденке, подтверждается предположение Хастингса и др. [Hastings et al., 2007] о том, что если изменения среды не имеют преимущественно негативного характера, а средообразователь может сделать субоптимальные местообитания более благоприятными для своего обитания, то повторное заселение может проходить с большей скоростью, чем первичное, и общая картина преобразования местообитаний будет все более сложной.

Специфику динамики численности бобров в бассейне Таденки можно

объяснить следующими причинами. Изначально условия в бассейне Таденки были мало подходящими для бобров: мелкая маловодная река с малым количеством быстро истощившихся кормов. Следовательно, быстрый рост численности в таких условиях был невозможен.

Первый из лимитирующих факторов, с которым сталкивались бобры в бассейне Таденки – маловодность реки. Накопление результатов (последствий) строительной деятельности бобров постепенно привело к увеличению емкости местообитаний. Имеющиеся на каждом километре русла остатки валов плотин позволяют бобрам успешно накапливать необходимое количество воды. Очевидно, что чем старше становилась популяция, тем больше остатков плотин накапливалось в пойме, и тем больше бобры получали новых разнообразных вариантов освоения уже, казалось бы, полностью освоенной реки.

Отсутствие прессы хищников позволило бобрам использовать удаленные ресурсы кормов.

Отмечены факты гибели бобров от самых разнообразных наземных хищников, но и в Старом, и в Новом Свете главный враг бобра – волк (*Canis lupus* L.) [Дьяков, 1975; Novak, 1987]. Отсутствие крупных хищников в ПТЗ 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 Центральном-Лесном заповеднике, в бассейне малой реки Тюдьмы, где бобры обитают при постоянном прессинге крупных хищников, бобровые тропы в 3 раза короче, в среднем – 11 ± 5.4 м ($\pm SD$, $n=31$), а самая длинная тропа – всего 28 м [Завьялов, Желтухин, Кораблев, в печати]. 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. Бобровая популяция р. Таденки развивалась без регулирующего действия хищников, в результате чего бобры могли активно кормиться на значительном удалении от воды. Пресс крупных хищников в ПТЗ мог бы существенно изменить состояние местной бобровой популяции.

Очевидно также, что какой бы интенсивной не была средообразующая деятельность, увеличение количества поселений в бассейне Таденки не может продолжаться бесконечно, и динамика численности показывает, что местная

бобровая популяция приблизилась к уровню полного насыщения имеющейся ёмкости среды. Количество поселений в бассейне Таденки стабилизировалось в диапазоне 9–12, а в численности бобров заповедника намечился спад. Из 11 поселений, «мощность» которых мы смогли определить осенью 2009 г., 4 (40%) крупные. Большая доля крупных поселений характерна для периферии гидрологической сети [Николаев, 1984, 2006; Ulevicius, 1997; Zavyalov, Letsko, 2009] и для популяций, достигших максимума ёмкости среды [Гревцев, 1990; Завьялов, Желтухин, Кораблев, в печати].

На наш взгляд, население бобров Таденки достигло климаксовой стадии или очень близко к ней. Мюллер-Шварце и Шульте [Müller-Schwarze, Schulte, 1999] привели основные характеристики «климаксовой» неэксплуатируемой популяции бобров. Это – саморазвивающаяся популяция, в которой плотность населения соответствует максимальной ёмкости угодий, а образования новых поселений уже не происходит; бобрами заселены все минимально пригодные местообитания; в родительских поселениях остается много половозрелых бобров, не участвующих в размножении, и не имеющих места для создания новых поселений; бобры активно используют в пищу малопривлекательные для них древесные породы и кормятся на большом удалении от воды. Как видно, бобры бассейна Таденки соответствуют всем критериям «климаксовой» популяции, за исключением перехода на питание второстепенными кормами.

Прогноз модели, разработанной для анализа полученного временного ряда количества поселений, также предсказывает сокращение количества поселений в бассейне Таденки при одновременном небольшом увеличении общей численности бобров в ПТЗ.

Дальнейшее развитие бобровой популяции будет зависеть от сочетания регулирующих факторов. Из них можно выделить следующие, на наш взгляд, наиболее важные. Прежде всего, это –

геоморфологические особенности местности, которые определяют предел насыщения ландшафта новыми структурами [Johnston, Naiman, 1990]. Затем, повторно заселяя ранее заброшенные участки, бобры «получают в наследство» не только остатки инфраструктуры (тропы, каналы, жилища, плотины), но и истощенные, лишь частично восстановленные корма, которые не являются предпочитаемыми по породе, размеру, удалению от воды. Прокладывая длинные тропы по берегам Таденки, бобры стремились использовать ранее недоступные ресурсы, поскольку частично восстановленных кормов у кромки воды явно недостаточно для существования поселений. Прямое измерение количества древесных кормов на впервые и повторно заселенных участках Новгородской области показало, что повторно заселенные местообитания имеют в 7.8 раза меньшее количество стволов и фитомассу древесных кормов, чем впервые заселенные [Завьялов, в печати]. Именно поэтому бобры в первые годы обитания на Таденке предпочитали заселять новые местообитания. Двадцатилетние наблюдения в Адирондаке (США) также показали статистически значимое снижение предпочтения восстановленных участков, что прямо указывает на снижение качества таких местообитаний [Wright et al., 2004]. Многолетние наблюдения за канадскими бобрами и их местообитаниями на юге Финляндии показали, что по берегам всех заброшенных прудов доминируют листовенные породы деревьев, потенциально благоприятные для повторного заселения бобров. Однако повторное заселение восстановленных местообитаний происходило в среднем через 9 лет, а период обитания был довольно коротким – в среднем 2.6 года, что объясняется бедностью кормов [Huvönen, Nummi, 2008].

Образование черноольшаников на месте бывших бобровых поселений – вот еще один фактор, который в будущем может привести к сокращению

количества поселений в бассейне Таденки. Развитие черноольшаников на брошенных бобровых прудах отмечено и ранее в заповедниках «Брянский лес» [Евстигнев, Беляков, 1997], Воронежский [Николаев, 1997], Дарвинский [Завьялов и др., 2005]. В условиях заповедника «Брянский лес» примерно к 30–40 годам после заселения бобров ведущая роль в организации растительных сообществ полностью переходит к черной ольхе, которая формирует верхний полог и сдерживает развитие популяций древесных растений и лугово-опушечных трав в нижнем ярусе [Евстигнев, Беляков, 1997]. Следовательно, по мере старения черноольшаников в долине Таденки также следует ожидать сокращения количества доступных древесных кормов. Сокращение емкости угодий вследствие сокращения запасов древесных кормов уже известно на примере северных популяций [Тюрнин, 1983] и бобров в Ильменском заповеднике [Дворникова, 1987]. Даже в высокопродуктивных условиях Воронежского заповедника сукцессионные смены, приводящие к развитию черноольшаников, способствуют сокращению количества поселений [Николаев, 1997]. Представленная выше модель динамики количества поселений в бассейне Таденки и количества бобров в ПТЗ предсказывает значительную роль в динамике случайной составляющей. Какие же случайные (непериодические) факторы могут оказать заметное воздействие на население бобров Таденки и заповедника в целом? Такими факторами могут быть чрезвычайно сильный паводок, заметно превышающий среднемноголетние показатели, сильная засуха, обширный пожар и массовые ветровалы. Кратко остановимся на вероятностях и возможностях каждого из этих событий.

В результате разрушительного паводка может быть полностью обновлена пойма, созданы новые русла, разрушены многие, если не все, плотины. Вероятность возникновения такого

паводка пока невозможно предсказать, из-за почти полного отсутствия данных по динамике уровня воды на таких малых водных объектах, как река Таденка. Однако примеры такого рода паводков имеются в литературе. Например, на одной из малых рек Канады с площадью бассейна 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].

Сильная засуха может повлиять на размещение бобровых поселений. Известно, что засухи являются мощным отрицательным фактором и могут повлиять на несвоевременные переселения бобров, желудочно-кишечные заболевания молодняка, что в конечном итоге приводит к падению численности поголовья [Дьяков, 1975; Кудряшов, 1975].

Обширные пожары и массовые ветровалы – это два масштабных нарушения, которые могут заметно изменить условия обитания бобров. В частности, в результате восстановительных сукцессий, может увеличиться емкость угодий и запасы предпочитаемых древесных кормов [Fryxell, 1997; Завьялов, Желтухин, Кораблев, в печати]. Однако вероятность возникновения таких масштабных нарушений невысока, поскольку в ПТЗ проводится активная борьба с любыми пожарами, а древостой в массе своей средневозрастные [Атлас., 2005] и еще не доросли до состояния перестойных, когда вероятность возникновения ветровалов заметно возрастает [Скворцова и др., 1983].

Заключение

Две пары бобров были реинтродуцированы в бассейне Таденки в 1948 г. Количество поселений медленно увеличивалось в течение 50 лет и только к концу прошлого века стабилизировалось в диапазоне 9–12.

Длительный период увеличения количества поселений заметно отличает бобров Таденки от эруптивной динамики численности бобров других популяций. Специфику динамики численности бобров в бассейне Таденки можно объяснить изначально неблагоприятными условиями района выпуска, при которых быстрый рост численности был невозможен. Накопление результатов строительной деятельности бобров постепенно привело к увеличению емкости местообитаний, а отсутствие крупных хищников позволило использовать удаленные ресурсы кормов.

В настоящее время население бобров Таденки достигло климаксовой стадии своего развития. Дальнейшее развитие бобровой популяции будет зависеть от сочетания регулирующих факторов: геоморфологических особенностей местности, скорости восстановления кормов в заброшенных местообитаниях, масштабов и скорости развития черноольшаников на заброшенных бобровых поселениях.

Используемая нами методика анализа временных рядов является достаточно надежным инструментом для понимания данных многолетнего мониторинга численности бобров в заповеднике и числа бобровых поселений в бассейне Таденки. Численный анализ показал, что наиболее адекватным для описания динамики численности бобров и числа поселений на Таденке является комплексная модель авторегрессии со скользящим-средним. Первый порядок авторегрессии в созданных моделях указывает на то, что существует достаточно высокая зависимость между соседними моментами времени как по числу поселений, так и по численности бобров. Анализ случайной составляющей динамики позволяет утверждать, что ее роль во временной динамике достаточно высока. Проведенный анализ показывает, что численность бобров в целом по заповеднику коррелирует с количеством поселений на Таденке и дальнейшие изменения указанных показателей будут носить асинхронный характер.

Благодарности

Авторы выражают благодарность администрации и сотрудникам Приокско-Террасного государственного биосферного заповедника. Исследование поддержано РФФИ проекты ННИО_а № 09-04-91331 и № 08-04-01224-а, МинОбрнауки № 02.740.11.0867

Литература

Атлас карт Приокско-Террасного заповедника // Под ред. М.В. Бобровского, М.Н. Брынских. Пушино: Биопресс, 2005. 63 с.

Баскин Л.М., Новоселова Н.С. Опасность нападения хищников как один из факторов, влияющих на протяженность пищевых маршрутов бобров (*Castor fiber*) // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 2. С. 226–230.

Бобрецов А.В., Нейфельд Н.Д., Сокольский С.М. и др. Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 2004. 464 с.

Борисов Б.П. Методические указания по учету речного бобра на больших территориях. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1986. 19 с.

Гревцев В.И. Итоги реакклиматизации и перспективы воспроизводства бобра в Вологодской области // В кн.: Интенсификация воспроизводства ресурсов охотничьих животных. Киров, 1990. С. 206–219.

Данилов П.И., Каньшиев В.Я., Федоров Ф.В. Речные бобры Европейского севера России. М.: Наука, 2007. 199 с.

Дворникова Н.П. Динамика популяций и биоценотическая роль речного бобра на Южном Урале. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Свердловск: Институт экологии растений и животных, 1987. 23 с.

Дгебуадзе Ю. Ю. Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы // В кн.: Виды-вселенцы в Европейских морях России / Ред. Г.Г. Матишов и др. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2000. С. 35–50.

Дьяков Ю. В. Бобры Европейской части Советского Союза. М.: Московский рабочий, 1975. 480 с.

Евстигнев О.И., Беляков К.В. Влияние деятельности бобра на динамику растительности малых рек (на примере заповедника «Брянский лес») // Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. Биол. 1997. Т. 102, вып. 6. С. 34–41.

Жарков И.В. Структура и динамика населения млекопитающих на примере бобра / Зоологический институт Академии Наук СССР. Доклад на соиск. уч. ст. доктора биол. наук по совокупности опубликованных работ. Воронеж: Коммуна, 1968. 42 с.

Жарков И.В. Восстановление запасов бобра // В сб.: Труды Воронежского государственного заповедника. Воронеж: Центрально-черноземное изд-во, 1969. Вып. XVI. С. 10–51.

Заблоцкая Л.В. Бобры в мелких левобережных притоках реки Оки // Зоологический журнал. 1955. Т. 34. № 3. С. 679–682.

Заблоцкая Л.В. Интродукция охотничьих зверей и птиц на юге Подмосковья // В кн.: Экосистемы южного Подмосковья / Ред. А.Г. Назаров, Л.В. Заблоцкая. М.: Наука, 1979. С. 198–233.

Заблоцкая Л.В. Приокско-Террасный заповедник // В кн.: Заповедники СССР. Заповедники Европейской части РСФСР. П. М.: Мысль, 1989. С. 30–51.

Завьялов Н.А. О возможном взаимодействии между населением бобров и средой обитания // Предложена к печати в журнал «Лесоведение».

Завьялов Н.А., Желтухин А.С., Кораблев Н.П. Бобры бассейна р. Тюдьмы (Центрально-Лесной заповедник) – от первых реинтродукций до «идеальной» популяции // Предложена к печати в Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. Биол.

Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А. и др. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука, 2005. 186 с.

- Катаев Г.Д., Брагин А.Б. Речные бобры на северном пределе обитания // В сб.: Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР. М., 1986. С. 148–159.
- Кораблев Н.П. Методические рекомендации по учету европейского бобра // В кн.: Методические рекомендации по ведению мониторинга на особо охраняемых природных территориях (на примере Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника). М., 2005. С. 174–184.
- Кудряшов В.С. О факторах, регулирующих движение численности речного бобра в Окском заповеднике // В сб.: Млекопитающие, численность, ее динамика и факторы, их определяющие. Тр. Окского гос. заповедника. Рязань, 1975. Вып. 11. С. 5–124.
- Лавров Л.С. Количественный учет речного бобра методом выявления мощности поселения // В кн.: Методы учета численности и географического распространения наземных позвоночных. М.: Изд-во Академии наук СССР, 1952. С. 148–155.
- Мамонтов Б.С. Инвентаризация поселений бобров в пределах заповедника и охранной зоны в 2005 году. Данки, 2005. 52 с. Архив Приокско-Террасного государственного биосферного заповедника.
- Назаров А.Г., Кожухарь Ю.Н., Перетрухин В.Д. и др. Ландшафтно-геохимические и гидрогеохимические особенности Приокско-Террасного заповедника // В сб.: Экосистемы южного Подмосковья / Ред. А.Г. Назаров, Л.В. Заблоцкая. М.: Наука, 1979. С. 13–52.
- Николаев А.Г. Формы сосуществования бобров и рациональное использование вида // В кн.: Научные основы боброводства. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1984. С. 46–49.
- Николаев А.Г. Многолетняя динамика численности бобров Воронежского биосферного заповедника // В сб.: 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. Дисс. на соиск. уч. ст. доктора биол.наук. М., 2006. 324 с.
- Перешкольник С.Л., Леонтьева О.А. Многолетние наблюдения за изменением герпетофауны Приокско-террасного государственного заповедника // В сб.: Земноводные и пресмыкающиеся Московской области. М.: Наука, 1989. С. 84–96.
- Сергеева О., Ермак Д., Сафонов М. Изучение бобровых поселений на реках Таденке и Пониковке. Приокско-Террасный государственный природный биосферный заповедник. Июнь-июль, ноябрь 1984 г. Рукопись № 225. Архив Приокско-Террасного государственного биосферного заповедника.
- Скворцова Е.Б. Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесная промышленность, 1983. 192 с.
- Теплов В.П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных Печорской тайги // Труды Печоро-Ильчского государственного заповедника. Вып. 8. Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1960. 222 с.
- Тюрин Ю.Н., Макаров А.А. Статистический анализ данных на компьютере. М.: Инфра-М, 1998. 350 с.
- Тюрнин Б.Н. Факторы, определяющие численность речного бобра (*Castor fiber* L.) на Европейском Севере // Экология. 1983. № 6. С. 43–51.
- Baker V.W., Hill E.P. Beaver (*Castor canadensis*) // In: Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation. Second Edition. Baltimore: The John Hopkins University Press, 2003. P. 288–310.
- Basey J.M., Jenkins S.H. Influence of predation risk and energy maximization on

- food selection by beaver (*Castor canadensis*) // Can. J. Zool. 1995. 72. P. 2197–2208.
- Busher P. Long-term demographic patterns of unexploited beaver populations in the United States // In: Proceedings of the First Euro-American Beaver Congress. / Ed. Busher P. and Gorshkov Y. Kazan: Transaction of Volga-Kama National Nature Zapovednik, 2001. P. 39–50.
- Crooks J.A. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasion: the role of ecosystem engineers // Oikos. 2002. 97. P. 153–166.
- Fryxell J.M. Forest diversity in relation to central place foraging by beavers // In: Abstracts of 7th International Theriological Congress, Akapulco, Mexico. 1997. P. 113.
- Gurney W.S., Lawton J.H. The population dynamics of ecosystem engineers // Oikos. 1996. 76. P. 273–283.
- Hartman G. Long-term population development of a reintroduced beaver (*Castor fiber*) population in Sweden // Conservation Biology. 1994. 8(3). P. 713–717.
- Hartman G. Irruptive population development of European beaver (*Castor fiber*) in southwest Sweden // Lutra. 2003. 46(2). P. 103–108.
- Hastings A., Byers J.E., Crooks et al. Ecosystem engineering in space and time // Ecology Letters. 2007. 10. P. 153–164.
- Hyvönen T., Nummi P. Habitat dynamics of beaver *Castor canadensis* at two spatial scales // Wildlife Biology. 2008. 14. P. 302–308.
- Johnston C. A., Naiman R.J. The use of geographic information system to analyze long-term landscape alteration by beaver // Landscape Ecology. 1990. 4(1). P. 5–19.
- 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. 76. P. 1062–1074
- Müller-Schwarze D., Schulte B.A. Behavioral and ecological characteristics of a «climax» population of beaver (*Castor canadensis*) // In: 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. New York: Cornell University Press, 2003. 192 p.
- Novak M. Beaver // In: Wild fur bearer management and conservation in North America. Ontario: Ministry of Natural Resources, 1987. P. 283–312.
- Ulevicius A. Beaver (*Castor fiber*) in Lithuania: formation and some ecological characteristics of the present population. // In: Proceeding of the 1st European beaver symposium, Bratislava. Ed. Pachinger K. Bratislava: Institute of Ecology, Faculty of Natural Science Comenius University, 1997. P. 113–127.
- Wright J.P., Gurney W.S., Jones C.G. Patch dynamics in a landscape modified by ecosystem engineers // Oikos. 2004. 105. P. 336–348.
- Zavyalov N., Letsko I. The some new data about beavers (*Castor fiber*) in Polisto-Lovat' bog system (Northwest Russia) // In: 5th International Beaver Symposium, Dubingiai. Programme, abstracts, participants. Kaunas: Vytautas Magnus University, 2009. P. 75.
- Zurowski W., Kasperzyk B. Effect of reintroduction of european beaver in lowland of the vistula basin // Acta Theriologica. 1988. 33(24). P. 325–338.

INVASION OF ECOSYSTEM ENGINEER – EUROPEAN BEAVER (*CASTOR FIBER* L.) IN THE TADENKA RIVER BASIN (PRIOKSKO-TERRASNYI NATURE RESERVE)

© 2010 Zavyalov N.A.¹, Albov S.A.², Petrosyan V.G.³, Khlyap L.A.³,
Goryaynova Z.I.³

¹ Rdeysky Nature Reserve, Novgorodskaya obl., Cholm, ul. Cheltanova, 27, Russia,
zavyalov_n@mail.ru

² Prioksko-Terrasnyi Biosphere Nature Reserve, Moskovskaya obl., Serpukhovskiy raion,
pos. Danki, Russia,

³ A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia

The results of the analysis of population dynamics of European beaver (*Castor fiber*) in the Prioksko-Terrasnyi Nature Reserve and its settlements in the Tadenka River basin within the period of 1948–2009 are presented. It was demonstrated that after the reintroduction of two couples of beavers in the Tadenka basin in 1948 the number of settlements in 60 years had stabilized in the range from 9 to 12. It was revealed that the increase in the number of settlements in adverse environmental conditions at the time of beavers' reintroduction was due primarily to the increased capacity of the habitats as a result of construction activities and the remote use of forage resources in the absence of large predators. A complex analysis of the chorological distribution of settlements, the sizes of occupied sites, the number of dams in the settlements, peculiarities of foraging, stocks of fodder resources and also processing of time series data allowed to assert that the population of beavers of the Tadenka reached climax stage of development. It was concluded that further development of the beaver population would depend largely on functional factors (geomorphological characteristics of the terrain, the rate of feed recovery in abandoned habitats, the scale and speed of development of black alder (*Alnus glutinosa*) communities in abandoned beaver ponds influencing the dynamics of a beaver population in the reserve.

Key words: invasion, beaver, number dynamic, mathematical model, prediction.