

ОЦЕНКА ПОСЛЕДСТВИЙ РЕИНТРОДУКЦИИ РЕЧНОГО БОБРА ДЛЯ АМФИБИЙ МАЛЫХ РЕК

© 2014 Башинский И.В.

Институт проблем экологии и эволюции им А.Н.Северцова РАН,
Москва 119071, ivbash@mail.ru

Поступила в редакцию 24.10.2013

Проведено исследование последствий реинтродукции бобров в долины малых рек для амфибий. Работа проходила на базе заповедников Рдейский, Приокско-Тerrasный и Приволжская лесостепь. Малые реки районов исследования были заселены бобрами в разные годы, в результате чего степень преобразования бобрами долин различалась. Это позволило рассмотреть реакцию амфибий на вселение бобров в разных условиях. Главными факторами воздействия бобров являются изменения ими водного режима и режима освещённости. В результате кормодобывающей и строительной деятельности бобров появляются новые водные объекты, повышается разнообразие местообитаний, улучшается прогрев водоёмов весной во время нереста амфибий. В первую очередь это благоприятно сказывается на успешности размножения массовых видов амфибий – бурых лягушек (*Rana* spp.), серой жабы (*Bufo bufo*). В результате продолжительных бобровых воздействий на долины рек, подавляющее большинство местообитаний, пригодных для размножения амфибий, становится связанным с деятельностью бобров, происходит увеличение видового разнообразия амфибий в пределах долин рек – могут появляться зелёные лягушки (*Pelophylax* spp.), тритоны. Если бобровые популяции молодые или нестабильные, эффект вселения бобров на амфибий остаётся несущественным, в некоторых случаях могут наблюдаться негативные последствия. Фактор изменения водного режима играет положительную роль в основном в крупных прудах, уровень воды которых бобры постоянно поддерживают. Когда же бобры покидают пруды, особенно в весеннее время, – пруды становятся местами массовой гибели икры или личинок.

Ключевые слова: речной бобр, малые реки, амфибии, реинтродукция.

Введение

Исследования воздействия деятельности бобров на водные экосистемы последнее время являются заметным направлением экологической науки. Это обусловлено обширной реинтродукцией речного бобра (*Castor fiber*), проведённой в середине XX в., повсеместным ростом численности данного вида и освоением им множества новых местообитаний. Строительная и кормодобывающая деятельность бобра, который является типичным «ключевым видом» [Paine, 1969; Mills et al., 1993], приводит к существенным изменениям в экосистемах. Образуются новые

ландшафтные единицы (бобровые пруды), меняется состав растительных сообществ, меняется водный режим водоёмов, повышается гетерогенность среды, меняется состав сообществ гидробионтов [Синицын, Русанов, 1989; Woo, Waddington, 1990; Завьялов, 1997; Завьялов, Бобров, 1997; Завьялов, Зуева, 1998; Крылов, Завьялов, 1998; Жгарева, 2001; Крылов, 2002; Завьялов и др., 2005; Копылов и др., 2007; Ulevičius, Janulaitis, 2007; Кацман, 2012]. В свою очередь, из-за долгого отсутствия речного бобра в естественных местообитаниях, а также из-за существенных изменений, произошедших в экосистемах под климатическими

и антропогенными воздействиями, современное восстановление численности речного бобра в пределах родного ареала фактически является новыми инвазиями [Дгебуадзе, 2000].

Амфибии составляют важную часть водных экосистем – значительная часть их жизненного цикла проходит в водоёмах, развитие икры и личинок напрямую зависит от качества и стабильности водоёмов. Таким образом, они одними из первых сталкиваются с последствиями вселения бобров. В целом, немногочисленные исследования этой темы свидетельствуют о том, что деятельность бобров благоприятно влияет на амфибий. В результате запруживания водотоков увеличивается разнообразие местообитаний, образуются пригодные для размножения амфибий стоячие и малопроточные водоёмы. Увеличивается видовое богатство амфибий, биомасса, а также повышается продукция. Наиболее серьёзные исследования по данной теме [Russel et al., 1999; Stevens et al., 2006; Cunningham et al., 2007; Karraker, Gibbs, 2009] проходили в Северной Америке и были посвящены канадскому бобру (*Castor canadensis*) и североамериканским видам амфибий. Однако восстановление численности канадского бобра происходило на фоне остаточных популяций, поэтому экологические эффекты данного процесса совершенно другие.

Из европейских работ стоит отметить немецких исследователей [Dalbeck et al., 2007; Dalbeck, Weinberg, 2009] и работы, проведённые в Литве [Balčiauskas et al., 2001]. Однако, несмотря на схожесть многих выводов, подобные исследования остаются довольно разрозненными и несравнимыми. Не выработаны общие методики и подходы к практическим исследованиям, не сформировался общий взгляд на процесс воздействия бобров на амфибий, поскольку каждая работа, по сути, рассматривает частный случай – некоторые работы ограничиваются одним годом

исследований либо одной конкретной территорией. Кроме того, из-за существенной антропогенной освоенности европейских стран, у западных исследователей мало возможностей сравнивать бобровые местообитания с естественными, незапруженными реками.

В России изучение амфибий в бобровых местообитаниях начато нами [Башинский, 2009, 2012] в 2004 г. в условиях особо охраняемых природных территорий, где сохранилась возможность оценки последствий вселения бобров в естественные местообитания. Помимо основной цели – изучения экологических механизмов воздействия бобров и оценки последствий подобных воздействий для амфибий, перед нашими исследованиями стоят задачи поиска и унификации подходящих методик (изучение трёх стадий размножения, сравнение участков долины), а также географического расширения области исследований. В данной работе мы делаем упор на сравнении разных типов бобровых местообитаний в плане их влияния на видовой состав и успешность размножения амфибий.

Материалы и методы исследований

Результаты нашей работы охватывают исследования в период с 2004 по 2013 г. Исследования проводились в долинах малых рек на территории и в окрестностях государственных заповедников Рдейский (Холмский и Поддорский районы Новгородской области), Приокско-Тerrasный (Серпуховской район Московской области) и Приволжская лесостепь (Колышлейский и Кузнецкий районы Пензенской области) (рис. 1).

В Новгородской области мы исследовали притоки р. Ловать (Невский бассейн), в Московской области – долину притока р. Оки (Волжский бассейн), в Пензенской – верховья р. Суры (Волжский бассейн) и безымянные водотоки долины р. Хопра

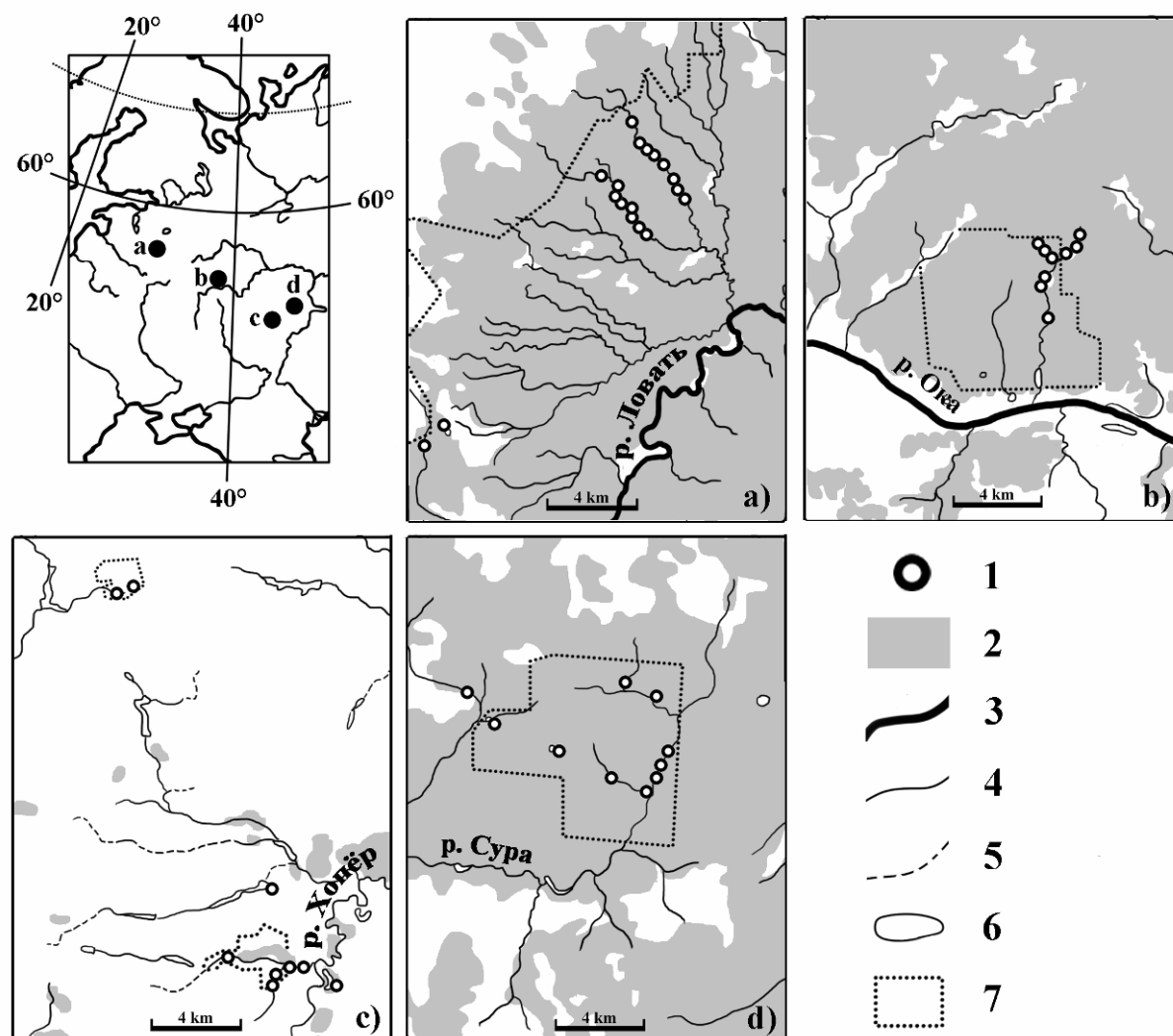


Рис. 1. Места проведения исследований. Условные обозначения: а) Рдейский заповедник, б) Приокско-Террасный заповедник, с) участки «Попереченская степь» (вверху) и «Островцовская лесостепь» (внизу) заповедника Приволжская лесостепь, д) участок «Верховья Суры» заповедника Приволжская лесостепь; 1 – точки проведения исследований, 2 – лесные ландшафты, 3 – крупные реки, 4 – малые реки, 5 – временные водотоки, 6 – стоячие водоёмы, 7 – границы заповедников.

(Донской бассейн). Ширина речных пойм колеблется от 10–15 до 100–150 м, ширина русла – от 0.5 до 15 м, глубина – от 0.1 до 2 м. Долины рек в районе Рдейского заповедника заняты преимущественно елово-липовыми лесами с березой и осиной. В Приокско-Террасном заповеднике изначальная растительность долины представляла собой осинники с ивняком, на данный момент растительные сообщества поймы представлены в основном черноольшанниками [Андреева,

Онипченко, 2012; Завьялов и др., 2012]. На лесном участке «Верховья Суры» заповедника Приволжская лесостепь преобладают также черноольшанники, кроме этого широко представлены заросли черёмухи, на лесостепных участках «Попереченская степь» и «Островцовская лесостепь» – черноольшанники с осиной, ивняки, а также кустарниковые остепнённые луга [Добролюбова и др., 2002].

Бобры заселяли данные территории в разные периоды: в конце 1940-х –

Приокско-Террасный заповедник, в 1970-е – Рдейский заповедник и Приволжскую лесостепь. Некоторые степные водотоки в Пензенской области начали заселяться бобрами лишь в последние годы.

Нами обследовано в общей сложности 46 модельных территорий в долинах 14 малых рек. Модельные территории описывались в долинах малых рек, в пределах бобровых прудов, как действующих, так и брошенных. Кроме этого, для контроля мы обследовали участки малых рек без влияния бобров, некоторые естественные стоячие водоёмы (озёра, старицы крупных рек), водоёмы антропогенного происхождения (искусственные пруды, копани, заболоченные дороги) или с заметным влиянием деятельности человека (водоёмы рядом с полями и населёнными пунктами).

Для наших исследований мы рассматривали не только водные объекты в пределах русла, но и весь пойменный комплекс (старицы, пойменные лужи, временные водоёмы в пределах долины), который в случае заселения бобрами мог превращаться в пруды. Для этого мы выделяли 50-метровые отрезки долины, в пределах которых проводили обследование подходящих для размножения и обитания амфибий местообитаний. Под «местообитанием» понимался водоём или его часть, однородный по абиотическим условиям и обладающий всеми необходимыми условиями для размножения и обитания амфибий [Снакин, 2000]. Это дало возможность сравнения разных участков долины, проведения анализа и построения предположений о характере изменений долин с точки зрения пригодности для амфибий.

Для характеристики каждого местообитания измерялись его размеры, глубина, измерялась температура воды, оценивалась затенённость местообитаний по балльной системе (где 1 – полностью освещённое в

течение дня местообитания, а 5 – полностью затенённое местообитание), давалась краткая характеристика растительного состава, измерялась кислотность воды (рН) и содержание растворённого кислорода (мг/л).

В связи с тем, что бобровые пруды являются нестабильной средой, а также с учётом образа жизни амфибий, исследования проводились несколько раз в год – весной, в период нереста амфибий, летом, в период развития головастиков, а также в период выхода сеголетков на сушу после метаморфоза. Для исследований наиболее массовых видов амфибий (*Rana* spp., *Bufo bufo*), обитающих в долинах малых рек, мы сконцентрировались на изучении характера размножения этих видов. В весеннее время во всех описанных местообитаниях проводился подсчёт кладок икры амфибий, сразу после окончания нереста. Интенсивность размножения оценивалась в баллах (0 – местообитание не используется для нереста, 1 – менее 10 кладок, 2 – 10–20 кладок, 3 – 20–40 кладок, 4 – более 40 кладок). В июне, в середине периода развития головастиков проводились учёты личинок по стандартной методике облова сачком [Хейер и др., 2003]. В каждом местообитании облавливался 1 м² площади водной поверхности. В зависимости от размеров водного местообитания, количество и длина проходов сачка варьировалась. Все головастики после проведения учётов выпускались обратно в водоём.

Результаты учётов головастиков при анализе данных пересчитывались в следующие параметры оценки численности:

1. Плотность – количество головастиков на 1 м² площади местообитания;
2. Численность на местообитание – плотность головастиков, умноженная на площадь местообитания.

Для определения близкородственных видов бурых лягушек (*Rana temporaria* и *Rana arvalis*) часть личинок

отбиралась для последующего определения в камеральных условиях. Определение проводилось по количеству рядов губных зубов [Кузьмин, 1999] с помощью микроскопа. Однако последние исследования изменчивости личинок амфибий [Писанец, Ткаченко, 2005] показывают, что многие диагностические признаки ротового аппарата головастика (форма и количество губных зубов) характеризуются сильной возрастной и, возможно, популяционной изменчивостью. Таким образом, во избежание некорректных оценок характера распределения личинок, в нашей работе приводятся количественные данные на уровне рода *Rana*, а соотношение двух видов даётся отдельной цифрой. Кроме этого, видоспецифичность личиночной стадии остромордой и травяной лягушек оставалась недостаточно изученной до последнего времени, и лишь совсем недавние исследования [Трубецкая, 2013] показали, что личинки двух видов имеют различия в экологических нишах, поведении и механизмах регуляции численности. Тем не менее, на данном этапе наших исследований – оценка и выявление основных факторов воздействий деятельности бобров на амфибий – данные различия не играют существенной роли.

Также было апробирована методика учёта сеголетков после выхода из водоёмов по завершении метаморфоза в бобровых местообитаниях. Для этого были сооружены 12 ловчих линий вдоль основания склона долины малой реки Копейница (Рдейский заповедник), в разных типах местообитаний. Каждая линия представляла собой полиэтиленовый заборчик длиной 6 м и высотой 0.25 м. Заборчик устанавливался с небольшим наклоном в сторону долины реки. Вдоль забора с интервалом 1 м были закопаны 5 ведёрок ёмкостью 1 литр. Проверка ловчих линий проводилась один раз в сутки. Учёты численности выходящих на сушу сеголетков начинали проводить

через 2–3 дня после их первых единичных выходов. Учёты проводились в первой половине июля в 2007–2008 и 2010 гг. Все пойманные сеголетки отпускались. Важно отметить, что данный метод отличался от общепринятых способов подсчёта численности сеголетков амфибий, прежде всего из-за невозможности полностью окружить бобровый пруд заборчиком (из-за плотины, большого количества нор, упавших стволов и общей захлащённости бобровых местообитаний). Таким образом, наш метод позволил сделать лишь качественные оценки успешности метаморфоза. Схожая методика применялась в работе зарубежных коллег [Karraker, Gibbs, 2009], которые также использовали незамкнутые ловчие линии для изучения амфибий в бобровых местообитаниях.

Для исследования остальных видов амфибий мы отмечали наличие/отсутствие вида и наличие/отсутствие размножения в разных местообитаниях. Для учёта взрослых особей зелёных лягушек (*Pelophylax* spp.) нами применялись стандартные методики учёта численности [Динесман, Калецкая, 1952; Гаранин, Панченко, 1987; Хейер и др., 2003] – маршрутные учёты, учёты на точках и на учётных площадках. Данные виды лягушек образуют гибридогенный комплекс (*P. ridibundus*, *P. lessonae* и *P. esculentus*), систематический статус гибридных форм остаётся дискуссионным вопросом [Кузьмин, 2012]. При определении видовой принадлежности мы руководствовались внешними определительными признаками [Кузьмин, 1999] и литературными данными о распространении видов в районах исследований [Закс и др., 2011; Кузьмин, 2012].

Статистическая обработка результатов исследования проводилась при помощи пакетов компьютерных программ Microsoft Excel 2007 и Statistica 7.0.

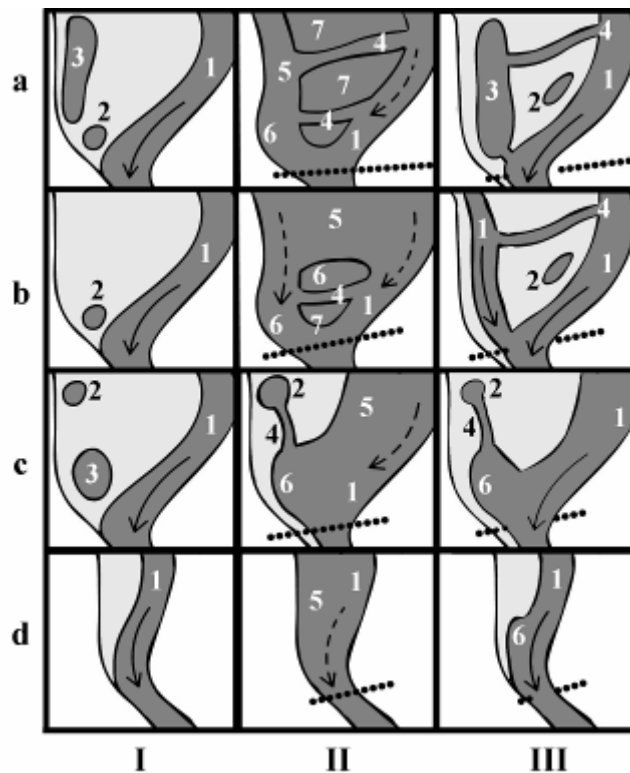


Рис. 2. Схемы расположения местообитаний в пределах 50-метровых участков долин малых рек. Условные обозначения: I – участки долин без следов воздействия бобров, II – бобровые пруды, III – спущенные пруды; а) Рдейский заповедник, б) Приокско-Террасный заповедник, в) Приволжская лесостепь (лесной участок), д) Приволжская лесостепь (лесостепные участки); 1 – русло и водотоки, 2 – мелкие пойменные объекты (менее 20 м²), 3 – крупные пойменные объекты (более 20 м²), 4 – бобровые каналы, 5 – глубоководные части прудов (глубже 30 см), 6 – мелководья и заводи, 7 – затопленные луговины. Пунктирными линиями обозначены бобровые плотины, стрелками – наличие течения (прерывистость означает сезонную проточность).

Результаты и их обсуждение

Все бобровые местообитания в долинах малых рек условно делятся на три типа:

1) затопленные пруды, в которых бобры регулярно ремонтируют плотины, что позволяет сохраняться стабильному уровню воды;

2) спущенные пруды, покинутые бобрами, где плотина размывается паводками, а вода сохраняется лишь в русле и в небольших пойменных водоёмах;

3) местообитания, где деятельность бобров отсутствует или не оказывает никакого воздействия на экосистемы (рис. 2).

В пределах пятидесятиметровых отрезков долин малых рек представлено до 16 подходящих для размножения

амфибий местообитаний в бобровых прудах (сам пруд, заводи, затопленные луговины, бобровые каналы), до 20 – в спущенных прудах (пойменные лужи, углублённые бобрами старицы, бобровые каналы, русловые заводи), и до 10 – на участках без бобров (старицы, русловые заводи). Важно отметить, что количество местообитаний в целом по долине зависит от изначального рельефа, но во всех обследованных долинах малых рек воздействие бобров повышало разнообразие местообитаний.

Большое значение для наших исследований имела продолжительность существования популяций бобров в водных экосистемах, степень изменения ими долин и связанной с этим стабильности местообитаний. Так,

в Приокско-Террасном заповеднике, бобровая популяция достигла полного насыщения ёмкости среды, став по сути «климаксной» популяцией, и численность поселений стабилизировалась [Завьялов и др., 2010]. Вся долина малой реки Таденки представляет собой бобровые местообитания разной степени сохранности, пойма реки изрыта многочисленными каналами, сохранилось большое количество валов старых плотин. Это позволяет сохраняться большому количеству пойменных водоёмов даже после ухода бобров. Каскады плотин не дают размываться в паводки брошенным крупным прудам. На территории Рдейского заповедника бобровая популяция моложе, и в связи с тем, что бобровая популяция не достигла стабильности, бобры постоянно перемещаются в пределах долины, срок жизни поселений не превышает трёх лет, наблюдаются негативные сукцессионные изменения [Завьялов, Лецко, 2011]. В пределах долины сохраняются значительные участки, не затронутые средообразующей деятельностью бобров, широко распространены пойменные водоёмы естественного происхождения. Схожая ситуация наблюдается и в лесной части заповедника Приволжская лесостепь. На степных и лесостепных участках этого заповедника бобры начали заселять водотоки сравнительно недавно, местообитания в большинстве своём недостаточно пригодны для бобров. Пруды имеют небольшие размеры, поселения насчитывают небольшое количество особей бобров, или же заселены молодыми одиночками. Бобры каждую весну покидают пруды, плотины промываются паводками, долины малых рек в весеннее время представляют собой водотоки, непригодные для нереста амфибий. Все эти особенности имеют большое значение для распределения и размножения амфибий.

За время исследований в бобровых прудах обнаружено 7 видов амфибий (табл. 1). Ещё два вида обнаружены

в естественных стоячих водоёмах заповедников.

Активное использование бобровых прудов для размножения обнаружено для трёх видов амфибий – остромордой (*Rana arvalis*) и травяной (*R. temporaria*) лягушек и серой жабы (*Bufo bufo*). Главным преимуществом бобровых местообитаний для данных видов амфибий является лучший прогрев весной в период нереста (рис. 3), что связано со снятием древесного покрова из-за кормодобывающей и строительной деятельности бобров.

Основными местами размножения бурых лягушек являются мелководья затопленных прудов (затопленные луговины, массивы плавающей растительности). Также лягушки массово нерестятся в крупных старицах на участках без влияния деятельности бобров (до 30–40 кладок) и в спущенных бобровых прудах (более 100 кладок). Серая жаба в основном предпочитает для нереста крупные затопленные пруды, а также широкие старицы и рукава рек в спущенных прудах, где высокий уровень воды сохраняется даже после ухода бобров. В целом, доля нерестилищ среди всех местообитаний после вселения бобров увеличивается (рис. 4).

Обращают на себя внимание различия между долинами рек в разных заповедниках. В долине р. Таденки (Приокско-Террасный заповедник), где бобровая популяция имеет возраст более 50 лет, отмечен наиболее существенный эффект деятельности бобров на размножение амфибий. Амфибии в долине реки размножаются исключительно в бобровых местообитаниях, в спущенных прудах кладки икры единичны. В Рдейском заповеднике, заселённом бобрами позже, амфибии используют местообитания разных типов, массовое размножение (более 40 кладок) отмечено как в бобровых прудах, так и на незапруженных участках долины.

Различия между бобровыми реками проявляется и при дальнейшем развитии головастиков (рис. 5).

Таблица 1. Виды амфибий, обнаруженные в районах исследований

Местообитания	Район	<i>L. v.</i>	<i>T. c.</i>	<i>B. b.</i>	<i>P. f.</i>	<i>Bf. bf</i>	<i>Bf. v.</i>	<i>R. t.</i>	<i>R. a.</i>	<i>P. e-c</i>
Затопленные бобровые пруды	Рд	–	–	–	–	(+)	–	(+)	(+)	–
	ПТЗ	+	–	–	–	(+)	–	(+)	(+)	(+) ¹
	ПЛ-л	–	–	–	–	–	–	–	(+)	(+) ²
	ПЛ-лс	–	–	–	–	–	–	–	+	+ ¹
Спущенные бобровые пруды	Рд	(+)	–	–	–	(+)	–	(+)	(+)	–
	ПТЗ	+	+	–	–	–	–	(+)	(+)	+ ¹
	ПЛ-л	–	–	–	–	–	–	–	(+)	–
	ПЛ-лс	–	–	–	–	–	–	–	–	+ ¹
Участки долин малых рек без воздействия бобров	Рд	–	–	–	–	–	–	(+)	(+)	–
	ПТЗ	–	–	–	–	–	–	+	+	+ ¹
	ПЛ-л	–	–	–	–	–	–	–	+	–
	ПЛ-лс	–	–	–	–	–	–	–	+	+ ¹
Естественные стоячие водоёмы	Рд	–	(+)	–	–	–	–	(+)	(+)	(+) ¹
	ПТЗ	–	–	(+)	–	(+)	–	(+)	(+)	(+) ¹
	ПЛ-л	(+)	–	–	–	–	–	–	(+)	+ ²
	ПЛ-лс	–	–	(+)	(+)	–	–	–	(+)	(+) ¹
Антропогенные водоёмы	Рд	–	–	–	–	–	–	(+)	(+)	(+) ¹
	ПТЗ	–	–	–	–	(+)	–	(+)	(+)	(+) ¹
	ПЛ-л	–	–	–	–	–	–	–	(+)	(+) ¹
	ПЛ-лс	–	–	–	–	–	(+)	–	(+)	(+) ¹

Примечания: Рд – Рдейский заповедник, ПТЗ – Приокско-Террасный, ПЛ-л – лесные участки заповедника Приволжская лесостепь, ПЛ-лс – лесостепные участки заповедника Приволжская лесостепь; виды амфибий: *L.v.* – *Lissotriton vulgaris*, *T.c.* – *Triturus cristatus*, *B.b.* – *Bombina bombina*, *P.f.* – *Pelobates fuscus*, *Bf.bf* – *Bufo bufo*, *Bf.v.* – *Bufo viridis*, *R.t.* – *Rana temporaria*, *R.a.* – *Rana arvalis*, *P.e-c.* – *Pelophylax esculentus-complex*: ¹ – *P. lessonae*, ² – *P. ridibundus*; скобками обозначены размножающиеся виды.

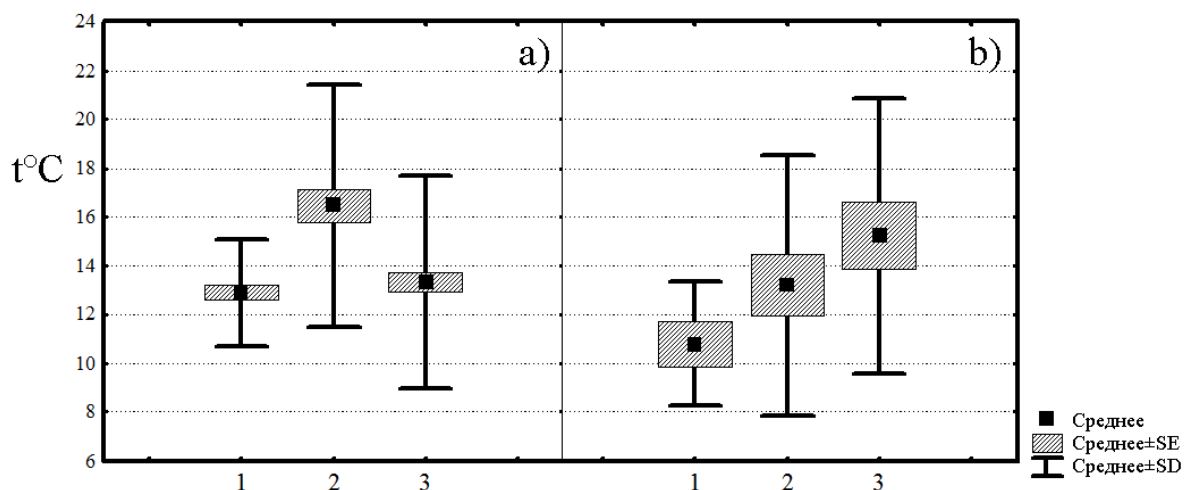


Рис. 3. Температура воды весной в период размножения амфибий в долинах малых рек в окрестностях Рдейского заповедника (а) и в Приокско-Террасном заповеднике (б); 1 – участки без влияния деятельности бобров, незапруженные водотоки, 2 – бобровые пруды, 3 – спущенные бобровые пруды.

Численность головастика бурых лягушек в Рдейском заповеднике максимальна в спущенных бобровых прудах и в старицах на участках без

влияния бобров. Головастики серой жабы распространены по долине относительно равномерно, с преобладанием в бобровых местообитаниях.

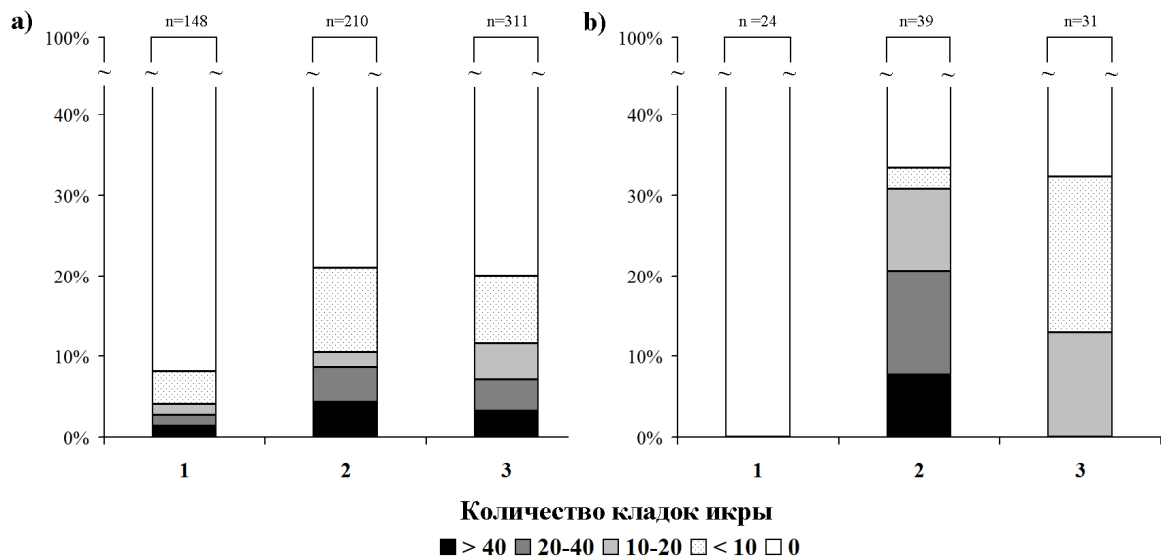


Рис. 4. Доля местообитаний, использовавшихся для размножения амфибиями в долинах малых рек (условные обозначения см. рис. 3).

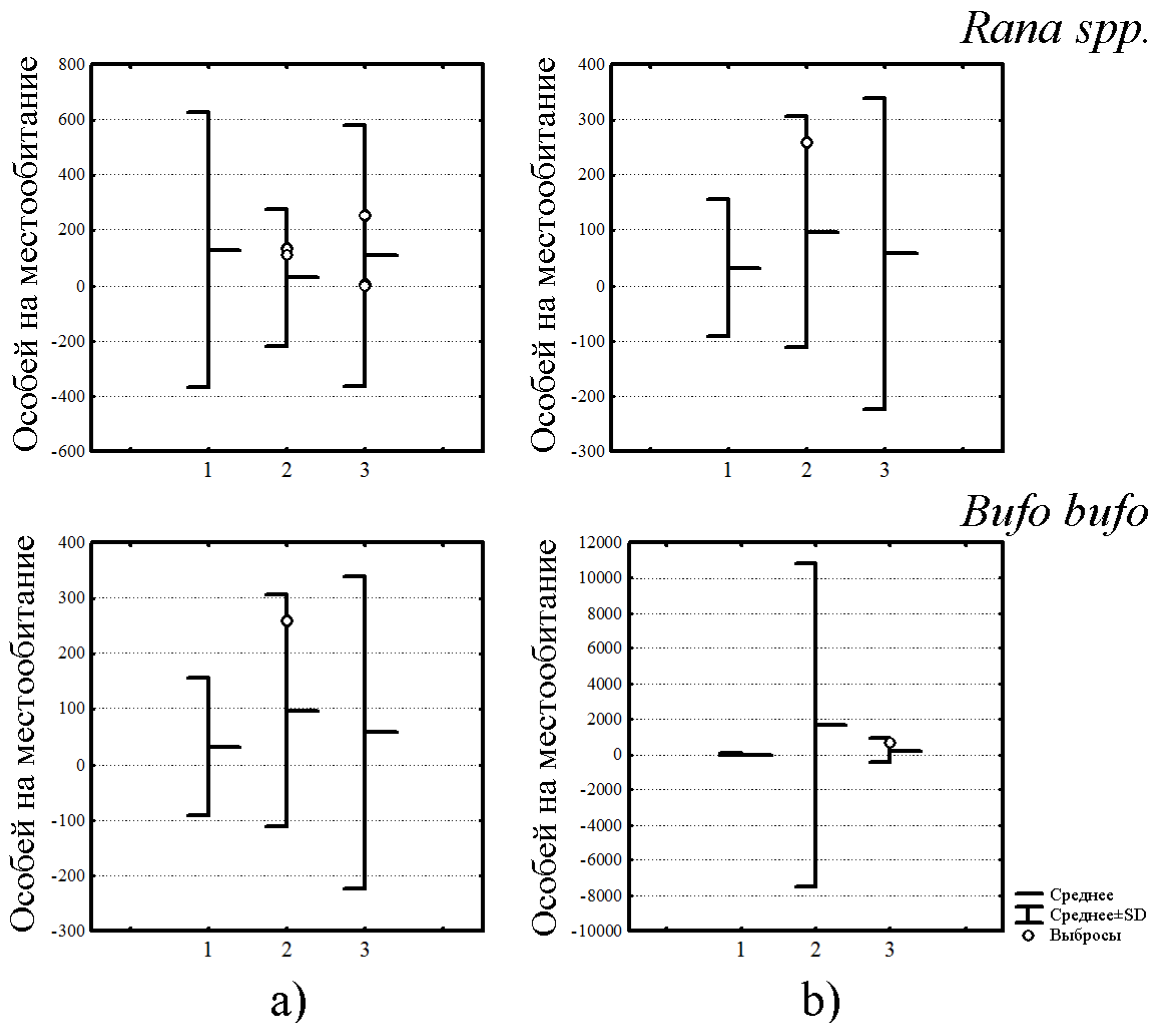


Рис. 5. Численность головастиков амфибий в долинах малых рек (отношение количества головастиков травяной лягушки к количеству головастиков остромордой составляло в Рдейском заповеднике – 5.5, в Приокско-Тerrasном – 0.6). Условные обозначения см. на рис. 3.

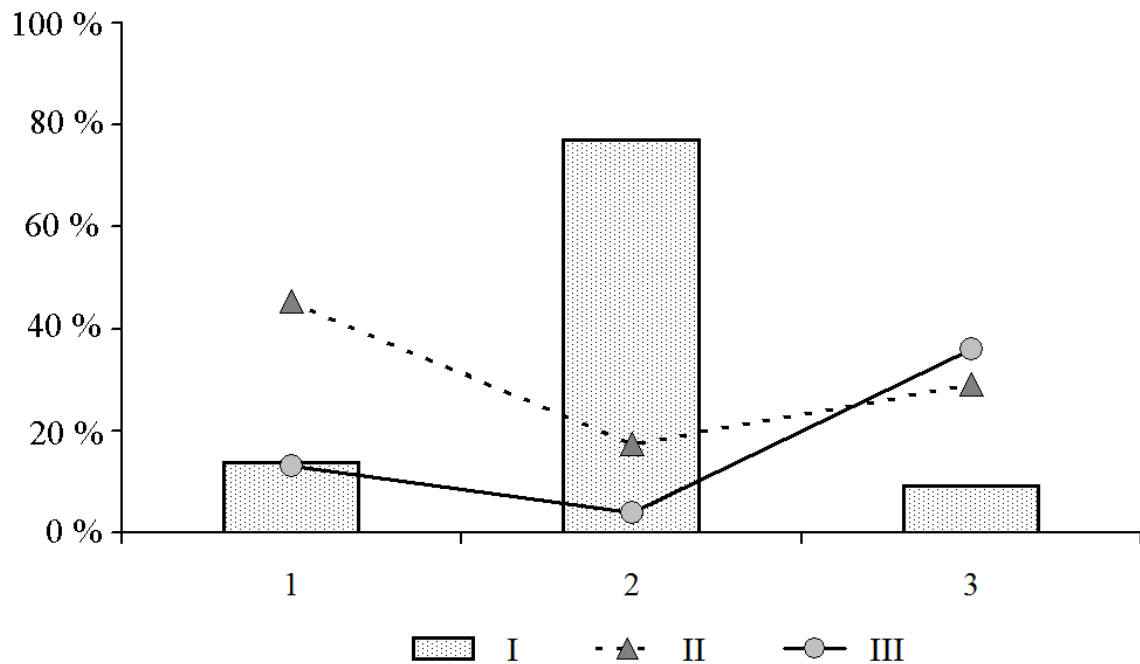


Рис. 6. Факторы успешности метаморфоза амфибий в долинах малых рек. I – доля сеголетков бурых лягушек, выходящих на сушу после окончания метаморфоза (на линию в сутки), от общего числа пойманных сеголетков, II – доля местообитаний, полностью высыхающих в период с конца мая до начала июля, III – доля погибших кладок икры; 1–3 как на рис. 3.

В Приокско-Террасном заповеднике распределение головастиков соответствует распределению нерестилищ – основными местообитаниями для метаморфоза амфибий являются бобровые пруды, в случае с серой жабой – преимущественно затопленные пруды. В данном случае играет роль не столько фактор освещённости, сколько фактор водного режима. Запруживание бобрами водотоков приводит к возникновению новых водных объектов и повышению разнообразия местообитаний, благодаря чему головастики имеют больший выбор подходящих и безопасных местообитаний. Как уже упоминалось выше, в Приокско-Террасном заповеднике из-за большого количества остаточных бобровых местообитаний и валов старых плотин высыхание местообитаний в период после весенних паводков и в летнее время незначительно. Крупные пруды после ухода бобров могут сохранять высокий уровень воды, благодаря каскадам более

мелких прудов. Кроме этого, заросшая черноольшанниками пойма имеет более высокую степень затенённости (2–3 балла). В Рдейском же заповеднике уход бобров может вызывать более серьёзные последствия для размножения амфибий. Значительная часть местообитаний может высыхать в весеннее и летнее время, приводя к гибели икры и головастиков, что сказывается на успешности метаморфоза (рис. 6).

Несмотря на то, что численность головастиков в спущенных прудах и на участках без влияния бобров была больше, чем в затопленных прудах (рис. 5), количество сеголетков максимально именно в затопленных прудах (до 64 особей на ловчую линию в сутки). Стабильный уровень воды, который поддерживается деятельностью бобров, предотвращает высыхание местообитаний летом, также как и промывание в паводки весной, тем самым, предотвращая гибель личинок и икры амфибий. Таким образом, затопленные

бобровые пруды являются важнейшими местами размножения бурых лягушек и серой жабы в долинах малых рек Рдейского и Приокско-Террасного заповедников.

На лесном участке заповедника Приволжская лесостепь остромордые лягушки также размножаются в бобровых прудах, где численность их личинок составляет до 18 особей/м², а в старицах спущенных бобровых прудов и на участках без влияния бобров не превышает 2 особей/м². В степных и лесостепных районах остромордая лягушка распространена вдоль водотоков, однако размножение было отмечено только в крупных старицах, численность головастиков низкая – 1–2 особи/м². В бобровых местообитаниях данный вид встречен лишь в остепнённой балке (участок Попереченская степь), где в затопленной луговине на месте брошенного бобрового пруда были найдены головастики (4 особи/м²). В этом же местообитании был обнаружен нерест зелёной жабы (*Bufo viridis*). Согласно литературным сведениям [Павлов, 1999; Закс и др., 2011], на данном участке заповедника зелёная жаба не отмечалась ранее. Таким образом, можно предположить, что именно созданные бобром местообитания способствовали заселению зелёной жабы и остромордой лягушки. Сам водоток на дне степной балки не является постоянным, других естественных водоёмов в пределах участка не имеется [Добролюбова и др., 2002], что делает территорию в целом непригодной для обитания амфибий. Однако бобры при запруживании данного водотока возводили плотину с помощью имеющейся уже дорожной насыпи, таким образом, заболачивание и образование остаточных водоёмов происходило, в том числе, и благодаря антропогенному воздействию. Учитывая недостаток кормов в степных ландшафтах, а также размеры прудов, можно утверждать, что данные территории заселяются, прежде всего,

молодыми одиночками или небольшими бобровыми семьями. Таким образом, образование крупных и стабильных бобровых поселений в таких условиях невозможно. Соответственно и изменения в населении амфибий после вселения бобров будут происходить лишь благодаря дополнительным факторам – прежде всего, антропогенным.

Активное использование бобровых местообитаний для обитания и нереста, обнаружено также и для комплекса зелёных лягушек *Pelophylax esculentus*. В подавляющем большинстве обследованных бобровых местообитаний данный комплекс представлен прудовой лягушкой (*Pelophylax lessonae*). Озёрная лягушка (*Pelophylax ridibundus*) в районах исследований обитает в основном в антропогенных водоёмах и крупных реках, а также в районе участка «Верховья Суры» заповедника Приволжская лесостепь [Закс и др., 2011]. Прудовые лягушки встречаются в основном в крупных бобровых прудах, предпочитая наиболее освещённые местообитания, зачастую на окраинах лугов, которые имеют антропогенное происхождение. Численность их достигает 6 особей/м² в прибрежной части водоёмов, наиболее многочисленны они в старых бобровых прудах в Приокско-Террасном заповеднике. Важно отметить, что до вселения бобров прудовая лягушка отсутствовала в долине малых рек на этой территории [Перешкольник, Леонтьева, 1989], а с появлением большого количества бобровых прудов широко распространилась по долине.

Размножение зелёных лягушек в бобровых прудах отмечается и для лесного участка «Верховья Суры» заповедника Приволжская лесостепь. Отсутствие размножения данных видов на участках долины, незапруженной бобрами, также может свидетельствовать о том, что бобры оказали влияние на распространение этих амфибий. Об этом также свидетельствует отсутствие зелёных

лягушек в естественных озёрах на прилегающей территории. Однако в районе Рдейского заповедника в долинах большинства малых рек зелёные лягушки не встречаются. Отсутствие этих видов на участках без воздействия бобров связано с общей малопригодностью подобных местообитаний – прежде всего из-за большой затенённости (4–5 баллов). Хорошо освещённые затопленные пруды могли бы стать местами размножений зелёных лягушек, но их отсутствие там может быть связано как с нестабильностью бобровых местообитаний, так и с отдалённостью прудов от основной части популяции (в основном антропогенных водоёмов). Зелёные лягушки размножаются позже бурых, развитие головастика происходит в июле, когда большинство водных местообитаний в долинах уже высыхает.

В долинах степных и лесостепных рек, зелёные лягушки обитают (представлены видом *Pelophylax lessonae*), однако размножаться предпочитают в антропогенных прудах или в крупных старицах. Бобровые пруды слишком нестабильны на данной территории, и в весеннее время, как правило, промываются паводками, что не позволяет амфибиям нереститься. Поэтому и в данном случае, для благоприятного эффекта вселения бобров на амфибий необходимы либо дополнительные факторы, в том числе антропогенные (открытые луга, дорожные насыпи и каналы), либо бобровая популяция должна существовать продолжительное время, чтобы произошло существенное преобразование долины.

Из остальных видов амфибий, в бобровых местообитаниях обнаружено размножение обыкновенного тритона (*Lissotriton vulgaris*) – найдены личинки в углублённой бобрами старице реки Горелка, Рдейский заповедник. Однако особенностью малых рек на данной территории является повышенная кислотность воды (рН 5.3–6), так как

все они питаются крупной болотной системой. Из-за этого, размножение тритона на данной территории приурочено к водоёмам, несвязанным с речной сетью (придорожные каналы, копани), так как вид чувствителен к фактору кислотности [Beebe, 1981, 1983]. Кроме этого, заселение бобров может оказывать негативное воздействие на тритонов из-за снижения уровня растворённого кислорода [Кузьмин, 2012] в крупных затопленных прудах (менее 3 мг/л). Однако, поскольку русловые местообитания изначально непригодны для размножения тритонов, то снижение уровня растворённого кислорода не является существенным фактором для распространения вида по долине.

Обыкновенный и гребенчатый тритоны (*Triturus cristatus*) могут размножаться и в бобровых местообитаниях Приокско-Террасного заповедника, так как взрослые особи этих видов единично встречались в русле, мелководьях и бобровых каналах брошенных прудов. Однако достоверных следов размножения на данный момент не найдено. В долине реки Суры в заповеднике Приволжская лесостепь гребенчатый тритон отсутствует в бобровых прудах, однако активно размножается в лесных озёрах (до 5 личинок/м²). Отсутствие тритонов в р. Сура, также как в долинах рек Рдейского заповедника, может быть связано с распространением хищных видов рыб – в частности щуки и окуня, которые отсутствуют в малых реках Приокско-Террасного заповедника. Воздействие бобров на данные виды рыб незначительно [Дгебуадзе и др., 2009; Осипов, 2011], поэтому и в этом случае вселение бобров для тритонов не будет играть существенной роли.

Ещё два вида амфибий – обыкновенная чесночница (*Pelobates fuscus*) и краснобрюхая жерлянка (*Bombina bombina*) – не встречаются в бобровых местообитаниях, но активно размножаются на прилегающих территориях. Таким образом, в пределах

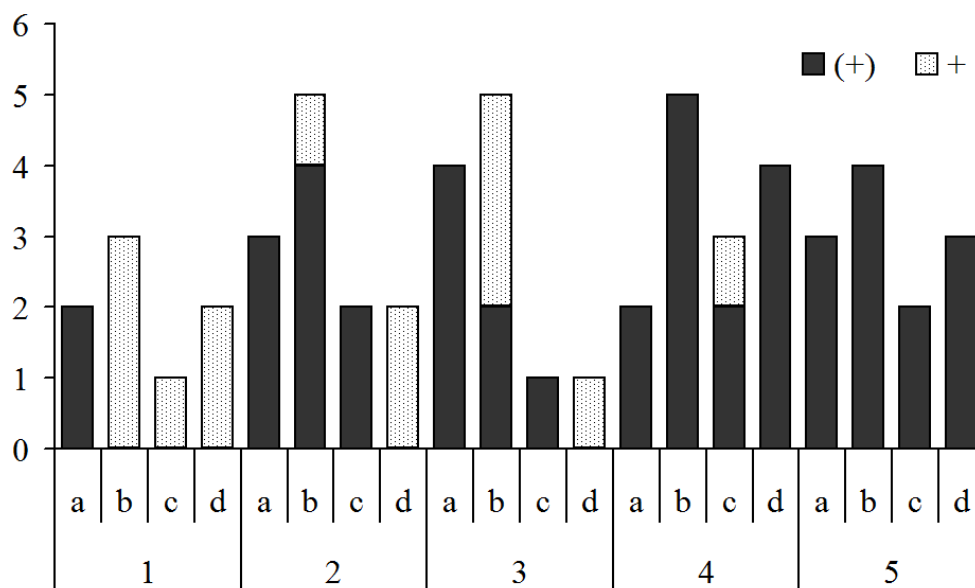


Рис. 7. Количество видов амфибий в разных типах местообитаний. Условные обозначения: 1 – участки без влияния деятельности бобров в пределах долин малых рек, незапруженные водотоки; 2 – бобровые пруды, 3 – спущенные бобровые пруды; 4 – естественные стоячие водоёмы; 5 – антропогенные водоёмы. Заповедники: а) Рдейский, б) Приокско-Террасный, с) Приволжская лесостепь (лесной участок), д) Приволжская лесостепь (лесостепные участки); (+) – виды амфибий, размножающиеся в данных местообитаниях; + – обитающие виды, нерест которых происходит в других местообитаниях.

исследованных районов большинство видов амфибий предпочитает размножаться в естественных водоёмах и водоёмах антропогенного происхождения, что в первую очередь связано с их стабильностью. Таким образом, можно констатировать, что вселение бобров влияет в основном на видовое разнообразие в пределах долин малых рек (рис. 7).

Несмотря на то, что вселение бобров в экосистемы приводит к образованию большого количества новых стоячих и малопроточных водоёмов и повышению гетерогенности среды, в целом это не приводит к изменениям в видовом составе амфибий. Если на прилегающих к долинам рек территориях уже имеется сложившийся выбор кормовых и нерестовых водоёмов, то бобровые местообитания могут привлечь лишь наиболее массовые виды амфибий. В первую очередь бурые лягушки и жабы начинают активно проникать в долины малых рек вслед за появлением новых

бобровых поселений. Быстрое заселение прудов травяной лягушкой наблюдается и в Германии [Dalbeck et al., 2007], где также отмечается наиболее быстрая реакция вида на появление новых местообитаний. Однако появление других видов амфибий в бобровых прудах может происходить лишь после длительного существования бобровых популяций, что соответствует и выводам европейских исследователей [Dalbeck, Weinberg, 2009], показавшим различия видового состава старых и новых бобровых поселений. Ситуацию существенного изменения населения амфибий можно наблюдать в Приокско-Террасном заповеднике, где воздействие средообразующей деятельности бобров имеет многолетнюю историю. Долговременное преобразование долин малых рек может в итоге приводить к тому, что бобровые пруды становятся основными местами обитания и воспроизводства амфибий, а также наиболее разнообразными по видовому

составу амфибий, даже при наличии искусственных и антропогенных водоёмов, что наблюдается и подтверждается в Северной Америке [Cunningham et al., 2007; Karraker, Gibbs, 2009]. На начальных этапах вселения бобров появление в прудах редких и чувствительных к условиям среды видов амфибий практически невозможно. Кроме этого, в таких условиях сохраняется вероятность негативных последствий. Если бобры из-за скудности кормовой базы или антропогенных угроз покидают за короткое время территории, то резкое высыхание прудов может приводить к массовой гибели икры и личинок.

Заключение

Таким образом, можно сделать следующие выводы.

Вселение бобров приводит к появлению большого числа стоячих водоёмов, которые из-за выпадения деревьев хорошо освещены весной, что сразу же повышает привлекательность местообитаний для нереста. Фоновые виды лесных амфибий – бурые лягушки, серая жаба – начинают размножаться преимущественно в бобровых прудах, предпочитая мелководья и затопленные луговины. Если бобры поддерживают высокий уровень воды, то именно в прудах наблюдается наиболее успешное размножение – максимальное число кладок, головастиков и сеголетков, выходящих на сушу после окончания метаморфоза. Если же бобры покидают поселение, то может наблюдаться массовая гибель икры и личинок.

Из-за недостаточного количества кормов бобры могут часто менять свои поселения, плотины могут разрушаться весенними паводками, бобровые пруды будут переходить в разряд заброшенных. В таком случае будет ежегодно меняться и пригодность разных участков долины для успешного размножения амфибий. В некоторых случаях, когда после промывания прудов паводками не остаётся никаких стоячих пойменных водоёмов –

бобровые местообитания становятся абсолютно не подходящими местами для размножения амфибий.

При долговременном воздействии бобров на долины рек, когда бобровые пруды становятся многолетними, или долина почти полностью превращается в комплекс бобровых местообитаний, начинает происходить изменение в видовом составе амфибий, появляются зелёные лягушки, обыкновенный и гребенчатый тритоны. Однако в целом для территории видовое разнообразие амфибий после вселения бобров не меняется. Естественные и антропогенные стоячие водоёмы, благодаря большей стабильности, остаются наиболее предпочтительными местами для размножения и обитания большинства видов амфибий.

Благодарности

Автор выражает благодарность за большую помощь и поддержку в работе Завьялову Н.А., Дгебуадзе Ю.Ю., Осипову В.В., а также руководству заповедников Кроликову В.В. (Рдейский), Кочерге М.Н. (Приокско-Тerrasный), Добролюбову А.Н. (Приволжская лесостепь). Работа выполнена при финансовой поддержке Соглашения № 8051 между МинОбрНауки, РАН и ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН (Разработка технологий оценки рисков и экологических способов контроля инвазий чужеродных видов организмов на территорию Европейской части России) и грантом РФФИ №14-04-31458 мол_а "Оценка последствий реинтродукции речного бобра (*Castor fiber*) для водных экосистем степных рек в условиях особо охраняемых природных территорий".

Литература

Андреева М.В., Онипченко В.Г. Влияние деятельности бобров на динамику черноольшанника // В кн.: Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Тerrasного государственного биосферного

- природного заповедника) / Под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, Н.А. Завьялова, В.Г. Петросяна. М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. С. 108–112.
- Башинский И.В. Влияние средообразующей деятельности речного бобра (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) на население амфибий малых рек // Труды государственного природного заповедника «Рдейский». Великий Новгород. 2009. Вып. 1. С. 135–156.
- Башинский И.В. Оценка влияния речного бобра на размножение амфибий в ПТЗ // В кн.: Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника) / Под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, Н.А. Завьялова, В.Г. Петросяна. М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. С. 100–108.
- Гаранин В.И., Панченко И.М. Методы изучения амфибий в заповедниках // В сб.: Амфибии и рептилии заповедных территорий. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1987. С. 8–25.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы // Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты, 2000. С. 35–50.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Скоморохов М.О., Завьялов Н.А. Предварительные материалы по рыбному населению малой «бобровой реки» Новгородской области // Труды государственного природного заповедника «Рдейский». Великий Новгород. 2009. Вып. 1. С. 173–186.
- Динесман Л.Г., Калецкая М.Л. Методы количественного учёта амфибий и рептилий // В сб.: Методы учёта численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 329–341.
- Добролюбова Т.В., Добролюбов А.Н., Кудрявцев А.Ю., Лебяжинская И.П. Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь»: Физико-географическая характеристика и биологическое разнообразие природных комплексов. Пенза: Мин-во природ. ресурсов, 2002. 91 с.
- Жгарева Н.Н. Развитие фауны зарослей высших водных растений в бобровых прудах и их роль в поддержании биоразнообразия водных экосистем Дарвинского заповедника (Верхняя Волга) // Труды Первого Евро-Американского конгресса по бобру. Казань, 2001. С. 152–157.
- Завьялов Н.А. О влиянии бобровых плотин на почвы Дарвинского заповедника // Проблемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов. Материалы науч.-практ. конф. посвящённой 70-летию Воронежского гос. биосфер. Заповедника. Воронеж, 1997. С. 158–159.
- 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., Альбов С.А., Хляп Л.А., Горяйнова З.И., Петросян В.Г. Детальное описание многолетней динамики численности бобра // В кн.: Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника) / Под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, Н.А. Завьялова, В.Г. Петросяна. М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. С. 26–28.
- Завьялов Н.А., Бобров А.А. Влияние жизнедеятельности бобра на организацию и динамику фитоценозов Дарвинского заповедника // Проблемы сохранения и оценки состояния природных комплексов и объектов. Материалы науч.-практ. конф. посвящённой 70-летию Воронежского гос. биосфер. заповедника. Воронеж, 1997. С. 159–160.

- 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., Лецко И.В. Бобр в Рдейском заповеднике и на сопредельных территориях // В сб.: Исследования бобров в Евразии. Киров: ГНУ ВНИИОЗ им. проф. Б.М.Житкова РАСХН, 2011. Вып. 1. С. 109–114.
- Закс М.М., Симонов Е.П., Ермаков О.А. Распространение земноводных (Amphibia) на территории Пензенской области // Известия ППГУ им. В.Г.Белинского. 2011. № 25. С. 181–190.
- Кацман Е.А. Флора травянистых сосудистых растений местообитаний речного бобра на р. Таденка // В кн.: Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника) / Под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, Н.А. Завьялова, В.Г. Петросяна. М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. С. 117–127.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Косолапова Н.Г., Мыльникова З.М., Минеева Н.М., Романенко А.В., Крылов А.В. Планктонные трофические сети основных биотопов реки // В кн.: Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды / Под ред. А.В. Крылова, А.А. Боброва. М.: Т-во научных изданий КМК., 2007. С. 173–178.
- Крылов А.В. Влияние деятельности бобров как экологического фактора на зоопланктон малых рек // Экология. 2002. № 5. С. 350–357.
- Крылов А.В., Завьялов Н.А. Влияние строительной деятельности бобра (*Castor fiber*) на развитие сообществ зоопланктона малой северной реки (р. Искра, бассейн Рыбинского водохранилища) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. С. 3–7.
- Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во научных изданий КМК, 1999. 298 с.
- Кузьмин С.Л. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. 370 с.
- Осипов В.В. Влияние средообразующей деятельности речного бобра *Castor fiber* на рыбные ассоциации малых рек заповедника «Приволжская лесостепь» // Поволжский экологический журнал. 2011. № 3. С. 278–286.
- Павлов П.В. Рыбы, земноводные и пресмыкающиеся // Биологическое разнообразие и динамика природных процессов в заповеднике «Приволжская лесостепь». Труды государственного заповедника «Приволжская лесостепь». Пенза, 1999. Вып. 1. С. 99–101.
- 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.
- Писанец Е.М., Ткаченко О.В. Материалы по личиночному развитию травяной, *Rana (Rana) arvalis* и остромордой, *Rana (Rana) temporaria* лягушек (Amphibia: Anura) фауны Украины // Матеріали Першої Конференції Українського Герпетологічного Товариства (10–12 жовтня 2005 р.). Київ, 2005. С. 142–147.
- Синицын М.Г., Русанов А.В. Влияние деятельности речного бобра на рельеф долин и русел малых рек Ветлужско-Унженского полесья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94, вып. 5. С. 30–40.
- Снакин В.В. Экология и охрана природы. Словарь-справочник. М.: Academia, 2000. 384 с.
- Трубецкая Е.А. Видоспецифичные особенности личинок *Rana arvalis* и *Rana temporaria* при совместном

- обитании // Успехи современного естествознания. 2013. № 1. С. 46–50.
- Хейер В.Р., Доннелли М.А., Мак Дайермид Р.В., Хэйек Л.-ЭС., Фостер М.С. Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных / Пер. с англ. М.: Т-во научных изданий КМК., 2003. 380 с.
- Balčiauskas L., Balčiauskiene L., Trakimus G. Beaver influence on amphibian breeding in the agrolandscape // The European Beaver in a new millennium. Proceedings of 2nd European Beaver Symposium, 2001. P. 105–112.
- Beebee T.J.C. Habitats of the British amphibians (II): agricultural lowlands and a general discussion of requirements // Biol. Conserv. 1981. V.21. № 2. P. 127–139.
- Beebee T.J.C. Habitat selections by amphibians across an agricultural land-heathland transect in Britain // Biol. Conserv. 1983. V. 27. № 2. P. 111–124.
- Cunningham J.M., Calhoun A.J.K., Glanz W.E. Pond-breeding amphibian species richness and habitat selection in a beaver-modified landscape // Journal of Wildlife Management. 2007. V. 71. P. 2517–2526.
- Dalbeck L., Luscher B., Ohlhof D. Beaver ponds as habitat of amphibian communities in a central European highland // Amphibia-Reptilia. 2007. V. 28. P. 493–501.
- Dalbeck L., Weinberg K. Artificial ponds: a substitute for natural Beaver ponds in a Central European Highland (Eifel, Germany)? // Hydrobiologia. 2009. V. 630. P. 49–62.
- Karraker N.E., Gibbs J.P. Amphibian production in forested landscapes in relation to wetland hydroperiod: A case study of vernal pools and beaver ponds // Biological Conservation. 2009. V. 142. P. 2293–2302.
- Mills L.S., Soule M.E., Doak D.F. The keystone-species concept in ecology and conservation // BioScience. 1993. V. 43. № 4. P. 219–227.
- Paine R T. A note on trophic complexity and community stability // Amer. Naturalist. 1969. V. 103. P. 91–93
- Russel K.R., Moorman C.E., Edwards J.K., Metts B.S., and Guynn Jr D.C. Amphibian and reptile communities associated with beaver (*Castor canadensis*) ponds and unimpounded streams in the Piedmont of South Carolina // Journal of Freshwater Ecology. 1999. V. 14. P. 149–158.
- Stevens C.E., Paszkowski C.A., Scrimgeour G.J. Older is better: beaver ponds on boreal streams as breeding habitat for the wood frog // The Journal of Wildlife Management. 2006. V. 70. № 5. P. 1360–1371.
- Ulevičius A., Janulaitis M. Abundance and species diversity of small mammals on beaver lodges // Ekologija. 2007. V. 53. №. 4. P. 38–43.
- Woo M.K., Waddington J.M. Effect of beaver dams on subarctic wetland hydrology // Arctic. 1990. V. 43. № 3. P. 223–230.

IMPACT ASSESMENT OF BEAVER REINTRODUCTION ON AMPHIBIANS OF SMALL RIVERS

© 2014 Bashinskiy I.V.

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,
Moscow 119071, e-mail: ivbash@mail.ru

Study of impact assessment of beaver reintroduction in valleys of small rivers on amphibians was carried out. The work took place on the territories of the state nature reserves: Rdeyskiy, Prioksko-Terrasny and Privolzhskaya Lesostep. Small rivers of the area under study have been inhabited by beavers in different years, so degree of beavers' impact on valley ecosystems differed. This fact allowed us to study amphibians in different conditions. The main factors of beavers' impact on amphibians were modifications of lighting and water regimes. Loss of trees due to beaver activities had increased lighting that made water heating more intense in spring. Because of damming a lot of standing water bodies appeared and diversity of habitats increased. Those facts were beneficial to spawning and metamorphosis of widespread species of amphibians – *Rana* spp., *Bufo bufo*. After a long-term influence of beaver activities in river valleys, the vast majority of suitable habitats for amphibians became associated with beavers, so species diversity within river valleys was increased, for example *Pelophylax* spp. appeared in beaver ponds. If beaver populations were young or unstable, reintroduction of beavers had small influence on amphibians, and in some cases their impact was negative. Factor of water regime had importance only in large beaver ponds, where beaver dams maintained stable water level. When beavers left ponds, especially in spring – a mass death of eggs and larvae was observed.

Key words: beaver, amphibians, small rivers, reintroduction.