

ОЦЕНКА ДРЕВЕСНО-КУСТАРНИКОВЫХ КОРМОВ РЕЧНОГО БОБРА (*CASTOR FIBER L.*) И ИЗМЕНЕНИЕ СТРАТЕГИИ КОРМОДОБЫВАНИЯ ПРИ ИХ ИСТОЩЕНИИ

© 2014 Горяйнова З.И.¹, Кацман Е.А.¹, Завьялов Н.А.²,
Хляп Л.А.¹, Петросян В.Г.¹

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
119071, Москва, Ленинский проспект, 33, zoyag@yandex.ru

² Государственный природный заповедник «Рдейский»,
175270, Новгородская обл., г. Холм, Челпанова, 27

Поступила в редакцию 2.07.2014

Представлены результаты сравнительного анализа количественных характеристик древесно-кустарниковых кормов в активных и заброшенных поселениях на территории Приокско-Террасного заповедника в бассейне р. Таденка, где бобры обитают более 60 лет. С использованием однофакторного дисперсионного анализа по фактору типа поселения (активные, заброшенные) показано, что многолетнее кормодобывание в поселениях приводит к уменьшению видового богатства ($P=0.068$) древостоя. Представлены различные гипотезы избирательного кормового воздействия бобров на различные ярусы растительного покрова (древостоя, подрост-подлеска). Обсуждаются факты, приводящие к разреживанию и изменению возрастной структуры древостоя и подрост-подлеска. Наблюдается изменение видового состава, сопровождающееся увеличением доли мало поедаемых и непоедаемых видов. Сделан вывод о том, что если при первичном использовании полоса кормодобывания не превышала 50 м, то при многократном использовании поселения и при отсутствии хищников зона кормодобывания расширяется до 165 м. Этот вывод подтверждается на основе точного критерия Фишера ($P=0.005$), χ^2 с поправкой Йетса ($P=0.002$), отношения правдоподобия ($P=0.0002$). При повторных заселениях в ранее использованные поселения с не восстановившимися кормовыми ресурсами в бассейне р. Таденки основным местом заготовки древесно-кустарниковых кормов становится удалённая зона в пределах от 50 до 165 м от берега.

Ключевые слова: речной бобр, кормодобывание, древостой, подлесок, полоса кормодобывания, кормовой ресурс, пресс хищников.

Введение

Широкомасштабное расселение речных бобров (*Castor fiber L.*) на территории Советского Союза началось с 1927 г. [Жарков, 1969; Дёжкин и др., 1986] и было особенно активным в 1950–1970-е гг. В настоящее время бобр стал обычным видом во многих регионах лесной полосы европейской части России, заселив преимущественно малые реки [Речной бобр..., 2012;

Завьялов, 2013]. Результаты его кормодобывающей и строительной деятельности хорошо заметны, и во многих местах его длительного обитания наблюдается переэксплуатация кормовых ресурсов. Изучение возможностей существования бобров в таких условиях, оценка потенциальной ёмкости местообитаний и кормодобывания бобров при разных условиях обеспеченности пищевыми ресурсами является актуальной задачей.

Речной бобр – фитофаг, основу осенне-зимнего рациона которого составляют кора и ветви деревьев и кустарников. Наиболее предпочитаемые виды: осина, тополь, ивы, на севере также используются берёза, рябина, черёмуха [Шилов, 1952; Паровщиков 1961; Дьяков, 1975; Феклистов, 1984; Катаев, Брагин, 1986; Смирнова и др., 2001; Завьялов и др., 2005]. Известно, что для бобров основополагающее значение имеет не только состав древо-стоя, но и его размерные характеристики, а также пространственное распределение стволов поедаемых пород [Rosell et al., 2005; Завьялов, 2013].

Исследования избирательности бобров при кормодобывании показали, что бобры являются фуражирами с центральным местом кормёжки. По мере удаления от этого места кормовое предпочтение определяется не только видом дерева/кустарника, но и его размерами, удалённостью, энергетическими затратами на подгрызание и транспортировку корма к воде [Jenkins, 1980; Pinkowski, 1983; Fryxell, Doucet, 1991 и др.]. Такого рода избирательность в наибольшей мере проявляется в местообитаниях высшего качества, где большая доступность кормовых единиц разных типов создала лучшие возможности для выбора оптимальных кормодобывающих решений [Gallant et al., 2004]. Избирательность бобров не всегда соответствует прогнозам центрального места кормёжки, возможно, что именно доступность и обилие древесно-кустарниковых кормов играют главную роль при их выборе бобрами [Klenner-Fringes, Schröpfer, 2003]. Известно, что использование бобрами своих местообитаний происходит по так называемой «переложной» [Дёжкин и др., 1986] схеме – то есть чередуются периоды обитания и забрасывания. Особенности кормодобывания бобров в повторно заселённых местообитаниях остаются плохо изученными. Цель данного исследования – дать количественную оценку состояния

древесно-кустарниковых кормов бобра и выявить характер их использования при повторном и многократном заселении местообитаний.

Материалы и методы

1. Район и сроки полевых работ, краткая характеристика обследованных бобровых поселений.

Исследования проведены на территории Приокско-Террасного заповедника (ПТЗ) в бассейне р. Таденки. По лесорастительному районированию заповедник расположен в подзоне тенистых широколиственных лесов, а в системе геоботанического районирования – в подтаёжных (хвойно-широколиственных) лесах. В заповеднике преобладают средневозрастные сосняки (40%) и березняки (35%). Из других лесобразующих пород заметную роль играют осина, ель, дуб, липа и чёрная ольха [Атлас..., 2005].

Река Таденка впадает в Оку и имеет протяжённость 8.7 км, из которых 6.5 км находится в заповеднике. Площадь водосборного бассейна – 27.2 км², уклон русла – 8 м/км; питается река как водами атмосферных осадков, так и многочисленными родниками, в засуху заметно мелеет, а на некоторых участках поверхностный сток прекращается полностью [Речной бобр..., 2012].

Начало бобровой популяции на р. Таденке дала пара бобров, выпущенных здесь в 1948 г. [Заблоцкая, 1979]. Период роста численности популяции растянулся примерно на 50 лет, что заметно отличает бобров Таденки от характерного для других бобровых популяций эруптивного типа динамики численности. Крупные хищники в заповеднике практически отсутствовали и на развитие бобровой популяции не влияли. Современная плотность населения относительно высокая – 0.9 поселений/км русла. Для бобров бассейна Таденки характерны высокая степень подвижности поселений,

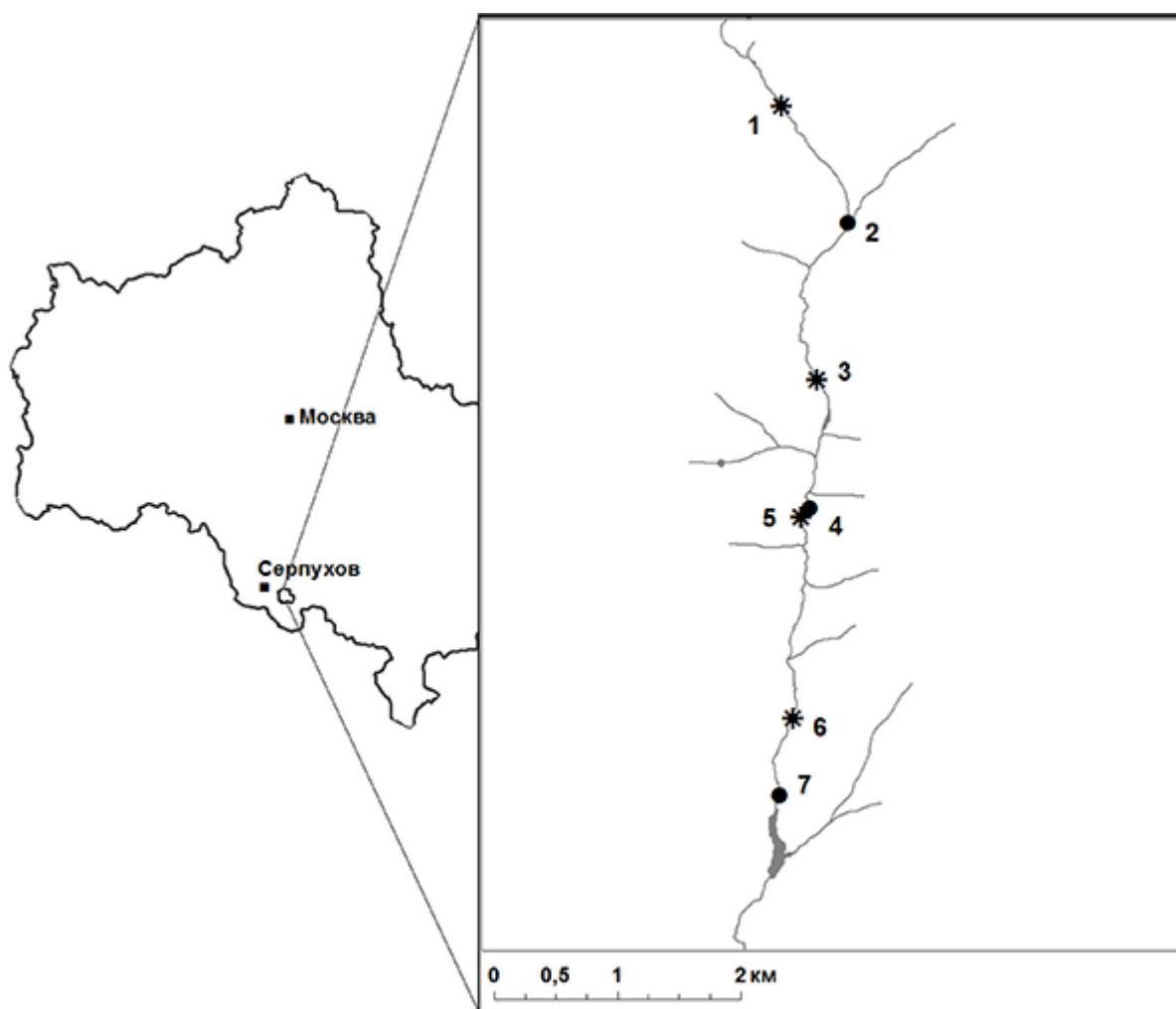


Рис. 1. Район исследований и размещение изученных поселений (звёздочками обозначены жилые поселения, кругами – заброшенные, цифры – номер поселения).

активная строительная деятельность и использование удалённых ресурсов кормов. В 2009 г. средняя длина бобровых троп к подгрызаемым деревьям и кустарникам составила 39.6 ± 23.9 м ($n=28$) [Завьялов и др., 2010; Речной бобр..., 2012]. В настоящее время в бассейне р. Таденки имеются бобровые поселения на разных этапах своей истории – от заброшенных до повторно заселённых. За многие годы русло и прибрежная полоса Таденки и её основных притоков практически повсеместно подверглись преобразующей деятельности бобров. Анализ многолетней динамики численности бобров р. Таденки и прогноз её дальнейшего состояния показали, что в долгосрочной перспективе бобры не исчезнут, их динамика численности стремится к стационарному решению при наличии квазипериодической составляющей, период которой растёт

со временем от 14 до 26 лет [Петросян и др., 2012].

В питании бобров Приокско-Террасного заповедника преобладают древесные корма, роль водных растений меньше, чем в других популяциях, что объясняется слабым развитием водной растительности в реках заповедника [Заблоцкая, 1979]. Недавние исследования выявили низкие показатели биомассы ассоциаций макрофитов как в русле, так и по берегам реки, и практически нулевую степень зарастания водными растениями и водотоков, и прудов бассейна Таденки [Речной бобр..., 2012]. Таким образом, именно древесно-кустарниковая растительность определяет перспективы дальнейшего обитания бобров в бассейне этой реки.

Материалы получены в ходе полевых работ в июне – августе 2010 г. и в мае 2013 г, всего обследовано семь бобровых поселений (рис. 1).

В 2010 г. было исследовано четыре поселения (№№ 2, 3, 4, 7; рис. 1), одно из которых было жилым (поселение № 3), а три – заброшенными. В 2013 г. было обследовано ещё три жилых поселения (№№ 1, 5, 6; рис. 1).

Поселение № 1 расположено на ручье Ниговце (правый приток р. Таденки) в 9-м квартале. В архивных материалах сведений о зимовках здесь бобров не имеется. В зиму 2009/2010 гг. здесь жил бобр одиночка, а в 2012/2013 гг. – зимовала семья из 3–5 бобров.

Поселение № 2 находится в месте впадения Ниговца в Таденку. Здесь в пойме сохранились фрагменты валов многократно перестраиваемых старых плотин. Летом 2010 г., когда была выполнена оценка кормовых запасов, бобры здесь не обитали.

Поселение № 3 расположено в центральной части Таденки на севере квартала 19а. Это одно из немногих поселений, где бобры зимовали 3 года подряд, реконструировав к осени 2009 г. старую плотину. Зимний запас корма состоял из ивняка и имел объём примерно 10 м³. Состояние кормов оценивали здесь после первой зимовки 3–5 бобров. В последующие годы количество бобров в этом поселении увеличилось.

Поселение № 4 находится на границе кварталов 31 и 19а. Трансекты и площадки были заложены на левом берегу. За многолетнюю историю бобры здесь зимовали неоднократно, однако с 2007 по 2013 г. заготовок корма здесь не отмечали.

Поселение № 5 лежит южнее поселения № 4, на севере 31-го квартала. Оценку кормовых запасов проводили на правом берегу реки, где в предшествующую нашим работам зиму (2012/2013 гг.) крупная (более 5 особей) семья бобров заготовливала осины. В 2008–2012 гг. бобры в этом поселении не зимовали, хотя фрагменты старых плотин здесь отмечены.

Поселение № 6 расположено на границе кварталов 37 и 31а. Здесь бобры неоднократно зимовали. Начиная

с 2007 г. мы регистрировали остатки разрушающихся плотин, а с осени 2012 г. здесь осталась на зимовку крупная семья бобров. Состояние кормовых ресурсов оценено весной 2013 г.

Поселение № 7 лежит при впадении р. Таденки в пруд 40-го квартала. Судя по архивным данным, бобры не зимовали в этом поселении порядка 10–15 лет. Состояние древесно-кустарниковых кормов было оценено в июле 2010 г., а в середине августа ниже этой плотины бобрами была построена новая, 20 м в длину и 1 м в высоту. В сентябре она была достроена до 53 м в длину и 1.2 м в высоту. Образовался большой пруд, затопивший старую плотину. Однако зимовали бобры не в нём, а в северной части пруда 40-го квартала.

2. Оценка древесно-кустарниковых кормов в полевых условиях.

Для количественной оценки древесно-кустарниковых кормов применялась методика Джонстон и Наймана [Johnston, Naiman, 1990]. В каждом поселении прокладывали перпендикулярно урезу воды серию трансект длиной от 35 до 160 м – в зависимости от размещения самых дальних бобровых погрызов. Расстояние между трансектами составляло 30 м. На каждой трансекте закладывали два типа круговых площадок с общим центром: на площадке радиусом 5 м (площадь 50 м²) подсчитывали деревья с толщиной стволов больше 10 см, определяя видовую принадлежность и диаметр на высоте бобровых погрызов (30–40 см); на площадке радиусом 1.25 м (площадь 5 м²) регистрировали подрост-подлесок (толщина стволиков от 1 до 10 см). В анализ не включались виды, встреченные в количестве один ствол на площадку или только на одной из площадок. Центр первых площадок на трансекте располагался в 5 м от уреза воды, следующие площадки располагались с интервалом в 15 м. Центры площадок были смещены до 10 м в левую или правую сторону от линии

трансекты. Направление и расстояние для этого выбирали случайным образом.

Дополнительно на каждой площадке регистрировали сваленные бобрами деревья и бобровые погрызы. Оценку древесно-кустарниковых кормов проводили в весенне-летний период, поэтому бобровые погрызы, которые мы называем прошлогодними, характеризуют заготовку и поедание кормов в последний осенне-зимний период. Старым погрызам более 1 года.

В общей сложности была заложена 41 трансекта с 195 площадками радиусом 5 м и столько же – радиусом 1.25 м: в поселении № 1 – 6 трансект и 32 двоянные площадки; в поселении № 2 – 8 трансект и 34 площадки; в поселении № 3 – 8 трансект и 24 площадки; в поселении № 4 – 5 трансект и 18 площадок; в поселении № 5 – 4 трансекты и 36 площадок; в поселении № 6 – 4 трансекты и 30 площадок; в поселении № 7 было заложено 6 трансект и 21 площадка.

По полученным результатам были рассчитаны отдельно для каждого вида древостоя и подрост-подлеска количество стволов на гектар (КС) и суммы площадей сечения на гектар (СПС). Средние для каждого поселения показатели и их стандартная ошибка приведены в таблицах 1, 2, 4, 5.

3. *Определение эффективного запаса древесно-кустарниковых кормов.*

Известно, что различные виды деревьев не одинаковы по пищевой ценности для бобров. Чтобы учесть это при оценке эффективного запаса древесно-кустарниковых кормов нами был введен коэффициент предпочтения бобрами древесно-кустарниковых пород (w). Коэффициент предпочтения был определен с помощью экспертных оценок с учетом анализа долей отдельных видов в рационе питания бобра на основе литературных данных [Шилов, 1952; Паровщиков 1961; Дьяков, 1975; Феклистов, 1984; Катаев, Брагин, 1986, Соловьёв, 1991] и собственных наблюдений. Коэффициент w принимает значения от 0 до 1,

и чем более предпочитаем вид деревьев или кустарников, тем выше значение коэффициента. Значения w распределились следующим образом: осина – 1; ивы, берёза – 0.9; дуб, липа, рябина – 0.6; ольха, вяз, черёмуха – 0.4; крушина – 0.2; ель, сосна – 0.1.

Помимо вида дерева для бобров важны и его размерные характеристики. По мере увеличения размеров увеличивается не только объём потребляемой бобрами коры, но и возрастают затраты на валку дерева, его разделку и транспортировку. Отсюда, по мере увеличения размеров подгрызаемых бобрами деревьев, объём коры (количество корма) увеличивается нелинейно [Aldous, 1938]. В работе Алдоса [Aldous, 1938] приводятся данные автора по степени утилизации бобром осины для различных значений диаметра ствола. Утилизация понимается как изъятие древесных частей с места непосредственного подгрызания, даже если в дальнейшем древесный материал использовался для строительной деятельности, или терялся в процессе транспортировки. На основе данных Алдоса нами была построена функция степени утилизации осины в зависимости от диаметра ствола (рис. 2). Из расчётов были исключены значения утилизации для диаметра 25 и 28 см, так как Алдос рассчитал доступную массу для деревьев этих размеров путём ошибочной экстраполяции данных, на что впоследствии указал Дженкинс [Jenkins, 1980].

Для нахождения зависимости эффективного количества корма от диаметра ствола дерева нами использовалась модель нелинейной регрессии типа:

$$y = \frac{1}{(-2.5042 \cdot 10^{-3} + 0.008\sqrt{X})},$$

где y – степень утилизации (%), X – диаметр ствола (см).

Адекватность этой модели подтверждается следующими статистическими показателями: коэффициент корреляции – 0.96, коэффициент детерминации R –

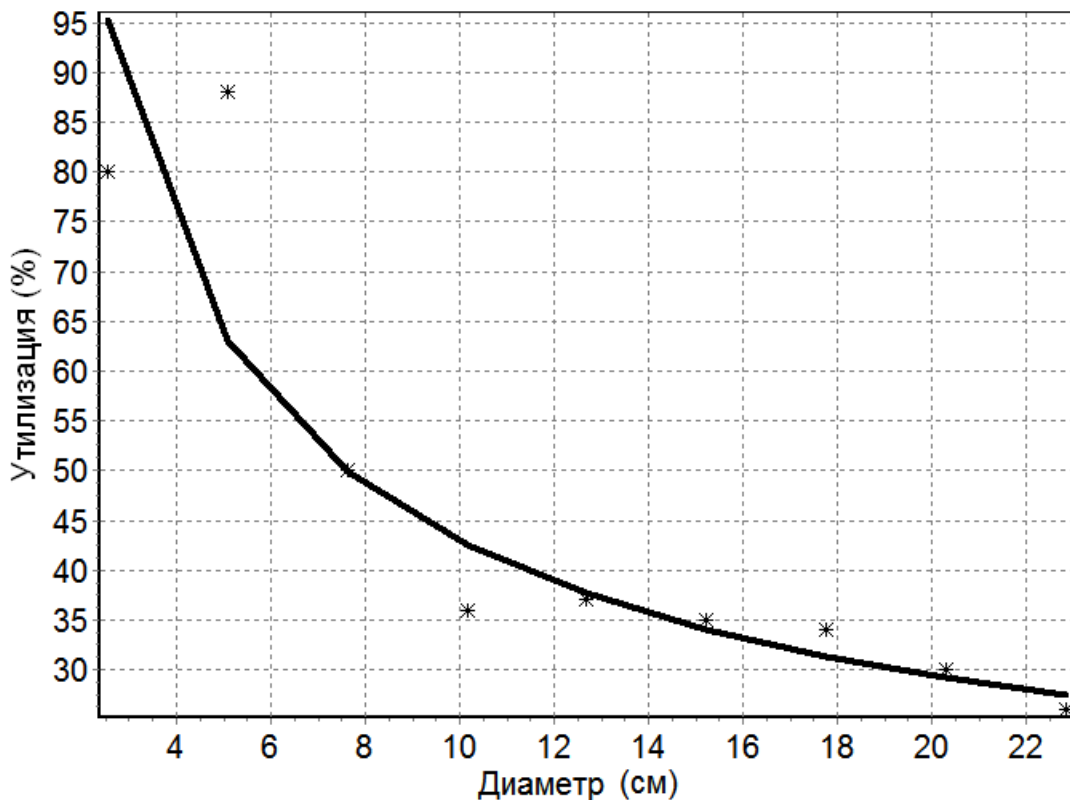


Рис. 2. Кривая зависимости степени утилизации бобром осины, построенная на основе литературных данных [Aldous, 1938; Jenkins, 1980] (звездочки – фактические данные, линия – кривая нелинейной регрессии).

91.76%, статистика Дарбина-Ватсона – 2.04 [Афифи, Эйзен, 1982]. Данная модель имеет ограничение для минимального диаметра ствола в 2.45 см, меньше которого степень утилизации начинает превышать 100%. Для данной работы было принято допущение о том, что для стволов с диаметрами ≤ 2.45 см степень утилизации равна 100%, а также, что рассчитанная зависимость справедлива для всех видов деревьев и кустарников на изучаемой территории.

Кроме того, мы исключили из итоговых подсчетов запасов корма сосны и ели диаметром более 10 см, так как бобры крайне редко подгрызают такие деревья.

Значения суммарного эффективного запаса (E_z) древесно-кустарниковых кормов для каждого поселения складывались из соответствующих значений по всем видам в древостое

и подросте-подлеске с учётом их диаметров, то есть в общем виде суммарный эффективный запас поселения определялся по следующей формуле:

$$E_z = \sum_i^D \sum_j^V n_{ij} w_{ij} y_{ij} z_{ij} + \sum_i^S \sum_j^P m_{ij} w_{ij} y'_{ij} z'_{ij}$$

где n_{ij} , m_{kj} – количество i -го вида с диаметром ствола j древостоя и подросте-подлеска соответственно; w_{ij} – коэффициент предпочтения i -го вида с диаметром ствола j древостоя и подросте-подлеска; y_{ij} , y'_{ij} – степень утилизации предпочтения i -го вида с диаметром ствола j древостоя и подросте-подлеска соответственно; z_{ij} , z'_{ij} – площади сечения i -го вида с диаметром ствола j древостоя и подросте-подлеска соответственно; D , S – количество видов древостоя и подросте-подлеска соответственно; V , P – количество различных групп

диаметров древостоя и подрост-подлеска соответственно.

Итак, суммарный эффективный запас E_z характеризует величину суммарной площади сечения древесно-кустарниковых кормов, которая может использоваться бобрами в каждом из поселений.

Сравнение видового богатства, СПС, КС, эффективных запасов древостоя и подрост-подлеска между поселениями двух типов (жилые, заброшенные) проводилось с использованием метода однофакторного дисперсионного анализа [Афифи, Эйзен, 1982].

4. Методы сравнительного анализа пространственного распределения мест заготовки кормов.

Сравнительный анализ пространственного распределения мест заготовки кормов проводился с помощью точного критерия Фишера, хи-квадрат, хи-квадрат с поправкой Йетса и отношения правдоподобия [Афифи, Эйзен, 1982]. При этом сравнивались 2 зоны (полосы): № 1 – полоса кормодобывания до 50 м от уреза воды и № 2 – полоса кормодобывания, удалённая на 50 м и более от уреза воды.

Результаты

Результаты характеристик древостоя в семи поселениях представлены в таблицах 1 и 2. В этих поселениях были зарегистрированы следующие виды деревьев: осина (*Populus tremula* L.), ивы (*Salix* sp.), берёзы (*Betula pendula* Roth, *Betula pubescens* Ehrh.), дуб (*Quercus robur* L), липа (*Tilia cordata* Mill), ольха чёрная (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.), вяз (*Ulmus laevis* Pall.), черёмуха (*Padus avium* Mill.), ель (*Picea abies* (L.) Karst.), сосна (*Pinus sylvestris* L.). Поскольку тонких отличий в кормовой ценности разных видов ив предшествующими исследованиями не выявлено, несколько видов, встречающихся в пойме р. Таденки, были объединены в одну группу. Таким же образом поступили с двумя встречающимися видами берёз.

Сравнительный анализ видового богатства древостоя жилых и заброшенных поселений на основе однофакторного дисперсионного анализа показывает, что различие между средними значениями по фактору типа поселения (жилыми, 6 ± 1.2 вида и заброшенными, 3.6 ± 1.5 вида) близко к достоверному ($P = 0.068$, рис. 3). Это различие также не отклоняется по критерию Краскела-Уоллиса на уровне значимости $P=0.064$. Самый бедный по составу древостой в заброшенном поселении № 4. Здесь отмечено всего 2 вида. В остальных заброшенных поселениях – по 4 и 5 видов. Разнообразие древостоя в жилых поселениях составляет 5–7 видов. Самый разнообразный древостой (7 видов) отмечен в активных поселениях № 1 и № 5.

Все изученные поселения также характеризуются доминированием в древостое малопоедаемых (ольха, дуб, липа, вяз) или непоедаемых (ель, сосна) видов. Однако, среднее значение в процентах малопоедаемых или непоедаемых пород в заброшенных поселениях (№№ 2, 4, 7) выше, чем в активных (№№ 1, 3, 5, 6), и составляет 85% и 66% соответственно.

Применение однофакторного дисперсионного анализа для сравнения средних значений СПС и КС древостоя по фактору типа поселения (СПС: жилые поселения – 114.2 ± 18.7 ; заброшенные – 120.7 ± 26.1 ; КС: жилые – 1709 ± 443 ; заброшенные – 1428 ± 713) показало, что между ними не существует статистически значимого различия на уровне значимости $P=0.71$ и $P=0.55$ для СПС и КС, соответственно. Результаты этого анализа позволяют сформулировать гипотезу о том, что многолетнее воздействие бобра приводит к сохранению в древостое небольшого количества крупных деревьев (увеличивается СПС и уменьшается КС). Например, поселение № 4 характеризуется минимальным показателем КС (табл. 1), но поскольку в древостое

Таблица 1. Характеристика древостоя (КС) в поселениях (шт/га) *

Порода	Поселение						
	1	2	3	4	5	6	7
Берёза	212±37	594±222	309±912		162±25	518±71	467±76
Липа	806±202	510±90			255±90	159±32	573±172
Ольхачер		446±168	446±83	127±0	191±29	498±108	
Вяз	127±0				127±90		297±170
Дуб	255±127				127±0		297±85
Ива			254±90				
Черёмуха			191±64				
Ель	328±47	309±83		478±272	353±44	364±47	184±43
Сосна	319±51		127±0				
Осина	229±66				170±42	303±99	
Итого	2276±245	1859±306	1329±168	605±363	1386±128	1843±75	1819±249

*Средние значения КС, а также показатели в таблицах 2–6 представлены со стандартной ошибкой среднего

Таблица 2. Средние значения суммы площадей сечения (СПС) древостоя в поселениях (м²/га)

Порода	Поселение						
	1	2	3	4	5	6	7
Берёза	10.5±2.3	21.9±5.7	18.4±4.2		9.6±2.0	24.1±2.9	28.3±4.3
Липа	24.2±6.0	11.0±1.8			18.1±8.9	1.6±0.2	18.1±4.1
Ольха чёрная		35.5±11.6	45.6±13.4	43.8±20.4	11.8±2.5	22.5±8.4	
Вяз	2.6±0.8				12.4±8.8		10.9±4.8
Дуб	5.1±3.4				19.4±5.6		12.1±2.7
Ива			10.1±2.6				
Черёмуха			2.8±1.0				
Ель	12.9±2.9	30.4±11.0		105.9±61.0	23.6±3.9	24.8±3.7	43.9±32.5
Сосна	52.8±8.2		49.5±5.2				
Осина	15.8±4.7				24.7±3.9	13.2±3.6	
Итого	124.1±14.0	99.0±17.4	126.4±17.9	149.7±84.7	119.7±12.3	86.4±4.7	113.3±37.7

преобладали ели более 100 см в диаметре, значение СПС для поселения было максимальным (табл. 2).

Более 80% деревьев во всех поселениях имеют диаметры стволов больше 20 см (табл. 3). Это справедливо и для трёх основных кормовых пород. Осина отсутствует в четырёх из семи поселений, а там, где она есть, представлена деревьями диаметром 23–44 см. Берёза есть во всех поселениях, но также представлена крупными деревьями – 24–30 см в диаметре. Ива была обнаружена только в одном поселении № 3, и её размеры меньше, чем у осины и берёзы – 22 см.

Средние значения доли (табл. 1) малопоедаемых или непоедаемых видов деревьев древостоя для заброшенных поселений №№ 2, 4, 7 составляет 86%. Эти же показатели для активных поселений №№ 1, 3, 5, 6 составляют 63%.

В таблицах 4 и 5 приведены характеристики подроста-подлеска для исследованных поселений. В этом ярусе были отмечены все виды, зарегистрированные и в древостое, кроме осины и сосны. Кроме того, отмечали рябину (*Sorbus aucuparia* L.) и крушину (*Rhamnus cathartica* L.).

Проведённый однофакторный дисперсионный анализ показал

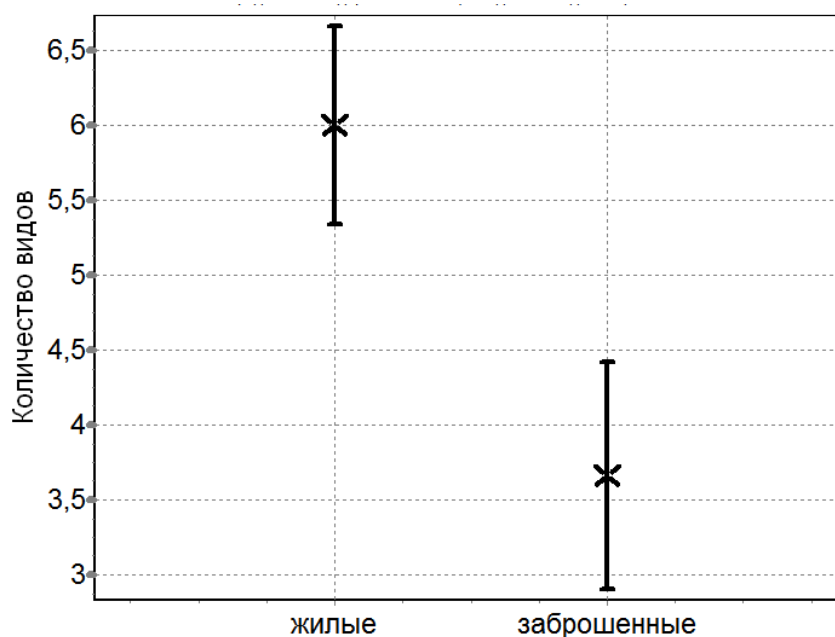


Рис. 3. Среднее значение видового богатства древостоя двух типов поселений (по оси X – тип поселения, по оси Y – количество видов древостоя).

Таблица 3. Средний диаметр стволов деревьев в поселениях (см)

Порода	Поселение						
	1	2	3	4	5	6	7
Берёза	25±9(6)*	24±2(18)	24±3(17)		30±9(10)	24±0.7(57)	27±2(44)
Липа	21±9(6)	15±1(17)			29±17(3)	11±0.6(5)	19±1(36)
Ольха чёрная		31±2(14)	34±2(28)	63±15(5)	31±13(6)	23±1(39)	14±0(4)
Вяз	16±11(4)						19±4(7)
Дуб					43±25(3)		22±3(7)
Ива			22±2(8)				
Черёмуха			14±1(5)				
Ель	23±9(7)	28 ±3(17)		52±3(15)	26±5(27)	26±2(61)	27±4(13)
Сосна	46±15(9)		70±4(4)				
Осина	26±12(5)				44±18(6)	23±1(19)	

*В скобках указан объём выборки.

отсутствие статистически значимых различий между жилыми и заброшенными поселениями по видовому богатству подроста-подлеска (жилые поселения – 3.5 ± 0.8 , заброшенные – 2 ± 0.9 , уровень значимости $P=0.28$). Этот результат на том же уровне значимости подтверждается при сравнении по критерию Краскела-Уоллиса.

Сравнение с помощью дисперсионного анализа средних значений СПС и КС подроста-подлеска по фактору типа поселения (СПС: жилые поселения – 14.6 ± 12.9 , заброшенные – 8.7 ± 5.2 ; КС: жилые – 17577 ± 13330 ,

заброшенные – 17964 ± 9766) также не выявило статистических различий на уровне значимости $P=0.5$ и $P=0.97$ для СПС и КС соответственно. Однако эти результаты показывают, что при одинаковых значениях СПС для активных и заброшенных поселений в последних имеется тенденция к уменьшению среднего размера стволиков подлеска. Возможно, это связано с разнонаправленным результатом воздействия бобров на подрост и подлесок. В заброшенных поселениях идёт восстановление ранее съеденного подроста-подлеска, там

Таблица 4. Среднее количество стволов (КС) подроста-подлеска (шт/га) в поселениях

Порода	Поселение						
	1	2	3	4	5	6	7
Берёза	3397±679		3567±1529				
Липа	6115±4076	16985±9141				3057±1019	18053±6839
Ольха чёрная						4368±1128	
Дуб	4076±2038						
Ива			10599±3554				
Рябина	6485±1284		6114±2038	4755±1358			
Черёмуха	2038±0.0	8153 ±6115	6988±1982				
Ель				3397±1359	3312±1481	2038±0.0	
Крушина		2547±510	4076±2038				
Итого	26187±4288	27686±10431	31345±5362	8152±1921	3312±1481	9463±1656	18053±6839

Таблица 5. Средние суммы площадей сечения (СПС) подроста-подлеска (м²/га) в поселениях

Порода	Поселение						
	1	2	3	4	5	6	7
Берёза	1.9±0.6		3.4±2.4				
Липа	11.5±10.7	11.8±8.2				2.4±0.7	4.9±2.3
Ольха чёрная						1.2±0.4	
Дуб	2.9±1.8						
Ива			9.9±4.1				
Рябина	2.0±0.4		5.4±5.1	6.1±5.6			
Черёмуха	1.5±0.8	2.2±1.3	4.8±2.1				
Ель				0.4±0.3	2.8±1.3	1.9±1.2	
Крушина		0.7±0.1	7.0±4.1				
Итого	19.8±9.2	14.7±8.3	30.5±7.6	6.6±5.6	2.8±1.3	5.4±1.3	4.9±2.3

Таблица 6. Средние значения эффективного запаса древесно-кустарниковых кормов (м²/га)

Поселение	1	2	3	4	5	6	7
эффективный запас	20.4±3.5	16.1±2.4	22.7±3.3	4.9±2.1	14.0±1.7	13.7±1.0	14.7±1.9

преобладают тонкие стволы, в жилых – тонкие стволы уже съедены. Общее количество стволов в подросте-подлеске на фазах восстановления и выедания может и не различаться.

Для всех поселений характерно полное отсутствие в подросте-подлеске осины. Берёза представлена только в двух поселениях. Также нужно отметить, что во многих случаях при проведении полевых исследований были зафиксированы площадки, на

которых подрост-подлесок отсутствовал полностью. В поселении № 5 таких площадок было 44% от общего числа, в поселении № 1 – 38%, в поселении № 6 – 33%.

Полученные данные позволили рассчитать эффективный запас древесно-кустарниковых кормов бобра, выявить различия в количестве и доступности древесных кормов в активных и заброшенных поселениях (табл. 6). Максимальное значение

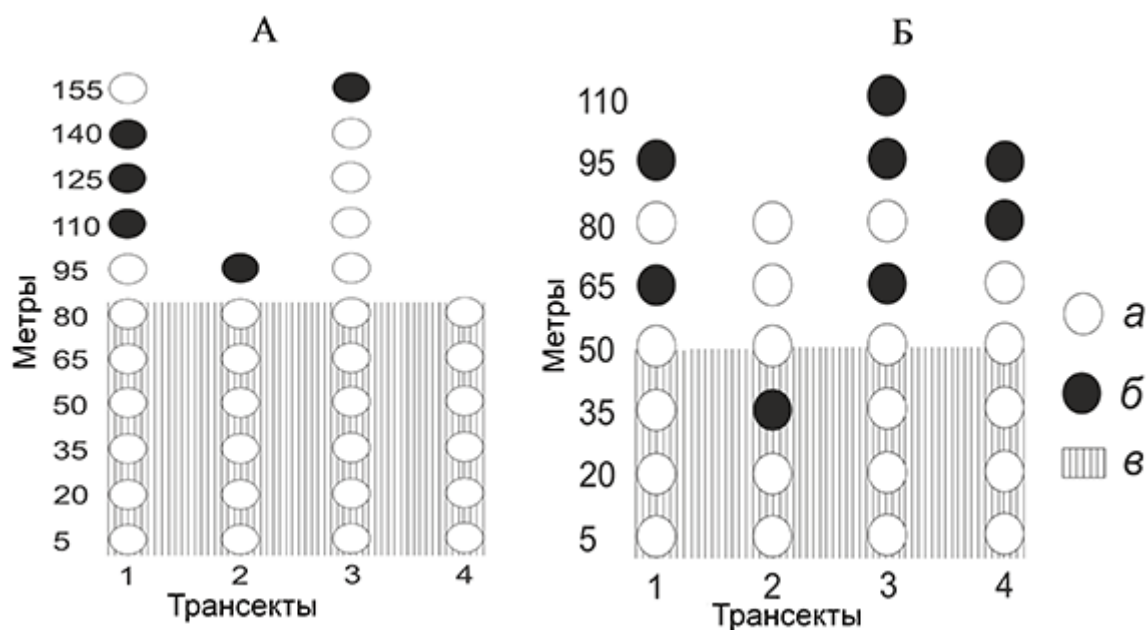


Рис. 4. Схема расположения бобровых погрызов в активных поселениях № 5 (А) и № 6 (Б). а – площадки без прошлогодних бобровых погрызов, б – площадки с прошлогодними погрызами, в – зона старых погрызов.

эффективного запаса наблюдается в активном поселении № 3, где основную долю древесного корма составляет ива. Минимальное значение эффективного запаса было в заброшенном поселении № 4, характеризующемся наиболее разрушенным в результате деятельности бобров древостоем. Тем не менее, статистические тесты (однофакторный дисперсионный анализ) показывают, что различие по эффективному запасу между жилыми и заброшенными поселениями (жилые поселения – 17.7 ± 4.6 , заброшенные – 11.9 ± 6.1) статистически не существенно на уровне значимости $P=0.21$. Хотя из этой оценки видно, что средние значения эффективного запаса древесно-кустарниковых кормов для активных поселений незначительно выше.

В предыдущих публикациях была отмечена широкая полоса кормовой активности бобров в бассейне Таденки [Завьялов и др., 2010; Речной бобр..., 2012]. Настоящее исследование позволило получить количественные оценки и установить закономерности использования удалённых от воды кормовых ресурсов. В пяти из семи поселений ширина полосы старых

бобровых погрызов составляла 35–60 м вдоль берега. В поселении № 1 бобры использовали в основном липу, не далее 30 м от воды, и осину на расстоянии 35–50 м. В поселении № 3 бобры кормились ивой, за которой отходили на расстояние до 50 м. Самые дальние бобровые погрызы были обнаружены в поселениях № 5 и 6 (рис. 4).

В этих поселениях чётко видна зона старых погрызов, оставшихся от предыдущих вселений бобров: шириной 50 м в поселении № 6 и 80 м в поселении № 5. В этой зоне отсутствует осина, но сохранилась берёза. И, тем не менее, вернувшись в 2012 г. в эти поселения, бобры предпочли совершать дальние переходы (от 65 до 160 м от берега пруда) за осиной, игнорируя зачастую более тонкие стволы берёзы, расположенные ближе к берегу. Только на двух площадках в поселении № 6 были отмечены сваленные бобрами берёзы.

Сравнительный анализ показал, что первая (до 50 м) и вторая (50–160 м) зоны статистически достоверно различаются по количеству прошлогодних погрызов (точный критерий Фишера: $P=0.0005$; χ^2 : $P=0.0005$; χ^2 с поправ-

кой Йетса: $P=0.002$; отношение правдоподобия: $P=0.0002$) на уровне значимости $P<0.01$. Таким образом, на примере поселений №№ 5 и 6 можно утверждать, что при повторном заселении участка Таденки с истощённым вблизи воды кормовым ресурсом, основным местом заготовки древесно-кустарниковых кормов стала удалённая вторая зона (полоса).

Обсуждение

Проведённый нами сравнительный анализ показал, что существует близкое к достоверному различие видового разнообразия древостоя в четырёх активных и трёх заброшенных поселениях. Анализ обширного массива литературы по влиянию *Castor fiber* на структуру прибрежных лесов не даёт каких-либо сравнительных данных для наших результатов. Но, исследования по влиянию экологически близкого речному бобру канадского бобра (*Castor canadensis*) на состав и структуру прибрежных лесов Северной Америки дали противоречивые результаты. Донкор и Фрайксил [Donkor, Fryxell, 1999] сравнивая видовое богатство, разнообразие количества стволов (stem density) и суммы площадей сечений (basal areas), пришли к выводу о наличии статистически достоверных различий между 15 жилыми и одним заброшенным поселением. Однако, Бернс и Маллик [Barnes, Mallik, 2001] провели аналогичное исследование на большей выборке. Они сравнивали показатели видового богатства, разнообразия и выровненности лесных сообществ на 8 жилых (заселены менее 5 лет) и 15 заброшенных (из них 7 заброшены менее 12 лет назад, 8 – более 12 лет) поселениях, и на 12 участках, не заселённых бобрами. Результаты этого сравнения не выявили статистически значимых различий, что могло быть связано с большой изменчивостью характеристик участков [Barnes, Mallik, 2001]. Таким образом, ограниченное количество данных пока не позволяет сделать однозначного вывода о том,

может ли фитофагия бобров привести к изменению видового богатства древостоев.

Проведённый нами однофакторный дисперсионный анализ сравнения СПС и КС древостоя активных и заброшенных поселений позволяет выдвинуть гипотезу о том, что избирательное воздействие бобров приводит к разреживанию древостоев за счёт изъятия наиболее предпочитаемых видов и некрупных стволов. Для проверки этой гипотезы необходимы дополнительные исследования.

В подросте-подлеске не отмечено значимого различия видового богатства в жилых и заброшенных поселениях. Анализ данных КС и СПС подросто-подлеска показывает, что в жилых поселениях диаметр стволиков крупнее, чем в заброшенных, что возможно связано с изъятием бобрами наиболее тонких стволиков в жилых поселениях и, наоборот, восстановлением древесно-кустарниковых видов в заброшенных поселениях. В Северном Онтарио в заброшенных поселениях канадского бобра КС кустарников было достоверно меньше, чем на контрольных участках, что авторы объясняют интенсивным изъятием стволиков для корма и строительства плотин [Barnes, Mallik, 2001]. Таким образом, и по подросто-подлеску мы имеем слишком мало данных для сравнений.

В целом, проведённые количественные оценки характеристик древостоя и подросто-подлеска в семи бобровых поселениях демонстрируют различия в состоянии древесно-кустарниковой растительности, характеризующиеся разной степенью её нарушенности в процессе эксплуатации бобрами. Прежде всего, пересчёты показали, что в 50-метровой полосе прибрежных лесов р. Таденки кормовая база бобров сильно истощена многолетней эксплуатацией как в заброшенных, так и во вновь заселяемых активных поселениях. Например, в Дарвинском заповеднике, значения СПС и КС на площадках, исследованных в 1999–2001

гг. [Завьялов и др., 2005], в 2–4 раза больше отмеченных нами значений в ПТЗ. Это говорит о много большей истощённости кормовых ресурсов бобра в последнем. Расширение полосы кормодобывания в Приокско-Террасном заповеднике связано именно с этим явлением.

Осина – наиболее предпочитаемый вид деревьев в кормовом рационе бобра [Шилов, 1952; Дьяков, 1975; Дёжкин и др., 1986], и в первые годы после выпуска бобров на р. Таденке, именно она составляла основу их зимнего корма [Заблоцкая, 1979]. Однако, уже за несколько лет своего обитания бобры использовали здесь всю легкодоступную осину и стали валить берёзу [Речной бобр..., 2012]. Результаты наших полевых исследований показывают, что в настоящий момент осина отсутствует в 30-метровой полосе вдоль русла Таденки и в древостое, и в подросте. Однако дальше от берега осину ещё можно встретить. По-видимому, единственной общей закономерностью влияния бобров обоих видов на прибрежные леса является повсеместное изъятие осины [Дёжкин и др., 1986; Novak, 1987; Barnes, Mallik, 2001 и др.; Завьялов и др., 2005].

Берёза – ещё один из главных древесных кормов бобра, хоть и присутствует в древостое всех поселений, но представлена в основном крупными деревьями диаметром 24–30 см. Известно, что по отношению к берёзе бобры проявляют чётко выраженную размерную избирательность, предпочитая использовать деревья толщиной до 20 см [Семёнов-Тян-Шанский, 1938; Каньшиев, 1983; Завьялов, 2002]. Это может быть связано как с тем, что степень утилизации деревьев с крупными стволами более 20 см значительно ниже, чем у молодых деревьев с диаметрами до 10 см (рис. 2), так и с энергетическими трудностями, которые представляют собой процессы подгрызания и «разделки» крупных берёзовых стволов [Завьялов, 2002].

Таким образом, наличие и сравнительное обилие берёзы в исследованных нами поселениях не является показателем обеспеченности бобров древесными кормами.

Липа довольно многочисленна в поселениях №№ 1, 4 и 7, однако её значение в качестве корма невелико из-за низкой калорийности. Тем не менее, в поселении № 1 этот вид составляет основу древесных кормов, как в древостое, так и в подросте. Переход бобров на питание малопоедаемой ими липой, служит ещё одним свидетельством истощения кормовой базы бобра на р. Таденке.

Подрост-подлесок скуден практически во всех поселениях. Из предпочитаемых кормов значительное количество стволиков берёзы и ивы имеется только в поселении № 3. Во всех остальных поселениях подрост и подлесок представлен или непоедаемыми видами, или поедаемыми видами с количеством стволов, делающим их использование неэффективным. Отсутствие в подросте осины, берёзы и ивы практически на всём протяжении берегов Таденки говорит о том, что древесные корма истощены и восстанавливаются медленно. Возобновляющийся подрост-подлесок, как показывает анализ полученных данных, быстро уничтожается бобрами.

Сравнительный анализ эффективного запаса кормов в активных и заброшенных поселениях также свидетельствует о повсеместном истощении древесной кормовой базы, по крайней мере, в 50-метровой полосе прибрежных лесов. При таких обстоятельствах, основными факторами, определяющими вероятность повторного вселения бобров, становятся наличие адекватных по составу и размерным характеристикам древесно-кустарниковых кормов на удалении более 50 м от берега, и, что может быть более важным, наличие условий для быстрого создания или восстановления инфраструктуры бобровых поселений

(хаток, нор, прудов, троп), позволяющей эти удалённые кормовые ресурсы эксплуатировать.

В трёх заброшенных поселениях в Новгородской области также отмечено отсутствие кормов для бобров в древостое: осины нет, а берёза представлена крупными стволами, потребление которых энергетически затратно. В подросте-подлеске характерно неудовлетворительное возобновление осины, но ива и берёза были представлены большим количеством стволов в двух из трёх поселений. Однако, размерные характеристики (диаметр менее 1 см) делают их потребление неэффективным. Отсюда следует, что повторное заселение покинутых поселений возможно только тогда, когда фитомасса главных кормов сможет компенсировать усилия на их поиск среди малопоедаемых растений [Завьялов, 2012]. Эти выводы перекликаются с нашими результатами.

Помимо повсеместного изъятия осины, существует и вторая общая закономерность влияния фитофагии бобров на прибрежные леса – это наличие чётко выраженного градиента кормодобывания: подавляющая часть сгрызенных бобрами деревьев находится на расстоянии не более 30–50 м от кромки воды [Donkor, Fryxell, 1999; Barnes, Mallik, 2001 и др.; Завьялов и др., 2005]. В качестве вероятных причин, ограничивающих расширение зоны кормодобывания у бобров, называют следующие.

1) У бобров существует определённый стереотип кормодобывающего поведения [Fryxell, 1992].

2) Теоретически бобры могут кормиться и на удалении до 253 м от берега пруда, но практически действуют жёсткие временные и энергетические ограничения и по мере удаления от воды резко падает скорость получения кормов [Belovsky, 1984].

3) Наличие регулирующей роли хищников. При появлении волчьего запаха на тропах частота обнаружения

бобров на этих тропах снижалась на 95% [Severud et al., 2011]. Бобрам приходится выбирать компромиссные решения между стремлением максимально быстрого получения энергии и сведения к минимуму риска подвергнуться нападению хищника [Basey, Jenkins, 1995].

4) Действуют температурные ограничения, связанные с чрезмерным нагреванием (или охлаждением) животных [Barnes, Mallik, 2001].

5) Это результат специфики древесных растений, наклонённых к воде и имеющих больше ветвей, чем растения на удалении от воды [Barnes, Mallik, 2001].

В литературе имеются сведения о дальних наземных переходах бобров за осиной на 60–188 м [Northcott, 1971; Müller-Schwarze, Schulte, 1999; Горшков и др., 2001]. Но, такие случаи немногочисленны и встречаются в двух ситуациях. Прежде всего, в условиях, когда осина не была основой древесно-кустарниковых кормов [Northcott, 1971; Nolet et al., 1994; Горшков и др., 2001]. В таких ситуациях дальние вылазки за осиной могут быть обусловлены получением дефицитных элементов питания и микроэлементов. Во втором варианте, а именно на р. Таденке и в национальном парке Аллегейни [Müller-Schwarze, Schulte, 1999], дальние наземные перемещения бобров отмечены в «климаксных» неэксплуатируемых популяциях, в которых вследствие непрерывного многолетнего обитания произошло заметное истощение кормовой базы, и отсутствуют крупные хищники. Во всех других случаях анализ литературы и собственные наблюдения показывают наличие чётко выраженного градиента кормодобывания бобров, распространяющегося на далее 50 м от воды.

В поселениях, изученных в данном исследовании, бобры обнаружили вдали от берега осину и кормились исключительно ей, оставляя другую кормовую породу – берёзу – практически нетронутой. Осина при

этом была представлена преимущественно крупными (23 см) и очень крупными (44 см) стволами. Кормовая база бобров в данном случае увеличилась не за счёт её восстановления, но за счёт расширения зоны поиска корма.

Недавние исследования показали, что наличие крупных хищников (волка *Canis lupus* и рыси *Lynx lynx*) сдерживает дальность наземных перемещений бобра, радиус его поисковой активности, и в таких условиях зона кормёжки не превышает 30–35 м от берега [Баскин, Новосёлова, 2008; Завьялов и др., 2011; Barnes, Mallik, 2001]. Однако, практически полное отсутствие хищников в ПТЗ позволяет бобрам удаляться за кормом на расстояние от 100 до 165 м.

Сравнение состояния древостоев в жилых и заброшенных поселениях показывает сукцессионные изменения древесно-кустарниковой растительности в ходе эксплуатации бобром своих местообитаний, позволяет прогнозировать как состав и структуру прибрежных лесов, так и характер, и стратегию кормодобывания при повторном заселении бобров. Мы получили количественные оценки кормовых ресурсов бобров, дополняющие результаты предыдущих исследований. К сожалению, немногочисленность работ, содержащих количественные характеристики влияния фитофагии бобров на прибрежные леса, огромный ареал и разнообразные условия местообитаний, заселённых бобрами, затрудняют проведение сколько-нибудь корректных обобщений.

Заключение

Проведённый нами сравнительный анализ количественных характеристик древесно-кустарниковых кормов четырёх активных и трёх заброшенных бобровых поселений на территории Приокско-Террасного заповедника в бассейне р. Таденка позволил выявить ряд закономерностей и сформулировать гипотезы последствий селективного воздействия бобров на прибрежные

лесные сообщества. По-видимому, многолетнее обитание бобров приводит к уменьшению видового богатства древесного яруса за счёт изъятия осины из прибрежных лесов. Для повторного заселения бобры выбирают участки, где видовое разнообразие древесного яруса богаче. Различие видового богатства древостоев в жилых и заброшенных поселениях близко к достоверному при $P=0.068$. Причём уменьшение общего количества видов древостоя в заброшенных поселениях сопровождается увеличением доли малопоедаемых или непоедаемых пород.

Другая важная особенность кормодобывания бобров состоит в том, что в процессе селективного изъятия происходят изменения размерных характеристик древостоев. Наши предварительные оценки позволяют сформулировать следующую гипотезу: кормодобывание приводит к разреживанию древостоя и одновременному увеличению размера (диаметра) оставшихся деревьев. Там, где бобры давно не обитали, может начаться восстановление подроста и подлеска, но вновь поселившиеся бобры быстро их уничтожают.

Вывод о том, что если при первичном использовании поселения полоса кормодобывания не превышала 50 м, то при многократном использовании и при отсутствии хищников зона кормодобывания расширяется до 165 м, подтверждается на основе точного критерия Фишера ($P=0.005$), χ^2 с поправкой Йетса ($P=0.0005$, $P=0.002$) и отношения правдоподобия ($P=0.0002$). Эти оценки позволяют утверждать, что при повторном заселении участка Таденки с истощёнными кормовыми ресурсами вблизи воды (зона № 1) основным местом заготовки древесно-кустарниковых кормов становится удалённая зона № 2.

В целом, проведённые нами исследования демонстрируют высокую экологическую и этологическую пластичность бобра, способность

использовать даже истощённые его предшествующей деятельностью кормовые ресурсы, изменив стратегию кормодобывания. Изученные на примере бобров Приокско-Террасного заповедника закономерности взаимодействия этого животного со средой обитания вскрывают механизмы, обеспечивающие жизнедеятельность бобров даже в тех случаях, когда его существование в прибрежных лесных экосистемах малой реки кажется невозможным.

Благодарности

Авторы благодарят руководство Приокско-Террасного заповедника за помощь в проведении полевых работ, предоставление летописей природы ПТЗ и других архивных материалов. Авторы также выражают глубокую благодарность Румянцеву А.Б. и Альбову С.А. за помощь в проведении полевых работ.

Исследование поддержано грантом РФФИ № 13-04-90807-мол_рф_нр.

Литература

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

Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: подход с использованием ЭВМ. М.: Мир, 1982. 486 с.

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

Горшков Д.Ю., Горшков Ю.А., Истер-Пилчер А.Л., Пилчер Б.К. Особенности питания бобра, реинтродуцированного в Волжско-Камском заповеднике // Труды Первого Евро-Американского конгресса по бобру. Труды Волжско-Камского заповедника. Казань, 2001. Вып. 4. С. 127–139.

Дёжкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.Г. Бобр. М.: Агропромиздат, 1986. 256 с.

Дьяков Ю.В. Бобры европейской части Советского Союза. М.: Моск. рабочий, 1975. 480 с.

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

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

Завьялов Н.А. Избирательное кормодобывание бобра и его влияние на разные типы прибрежных лесов Дарвинского заповедника // Лесоведение. 2002. № 6. С. 43–49.

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

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

Завьялов Н.А., Альбов С.А., Петросян В.Г., Хляп Л.А., Горьянова З.И. Инвазия средообразователя – речного бобра (*Castor fiber* L.) в бассейне реки Таденки (Приокско-Террасный заповедник) // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 3. С. 39–61.

Завьялов Н.А., Желтухин А.С., Кораблёв Н.П. Бобры бассейна р. Тюдьмы (Центрально-Лесной заповедник) – от первых реинтродукций до «идеальной» популяции // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 2011. Т. 116. № 3. С. 12–23.

- 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.
- Каньшиев В.Я. Речной бобр в Ленинградской области // Зоол. журн. 1983. Т. 62. № 4. С. 603–610.
- 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.
- Паровщиков В.Я. Корма речных бобров под Архангельском // Зоол. журн. 1961. Т. 40. № 4. С. 623–624.
- Петросян В.Г., Голубков В.В., Горайнова З.И., Завьялов Н.А., Альбов С.А., Хляп Л.А., Дгебуадзе Ю.Ю. Опыт моделирования динамики численности речного бобра (*Castor fiber*) в бассейне малой реки Таденки притока Оки (Приокско-Террасный заповедник) // Российский журнал биологических инвазий. 2012. № 3. С. 44–60.
- Речной бобр (*Castor fiber* L.) как ключевой вид экосистемы малой реки (на примере Приокско-Террасного государственного биосферного природного заповедника) / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, Н.А. Завьялов, В.Г. Петросян. М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. 152 с.
- Семёнов-Тян-Шанский О.И. Опыт реакклиматизации речного бобра в Лапландском заповеднике // Тр. Лапландского гос. заповедника. 1938. Вып. 1. С. 177–216.
- Смирнова О.В., Турубанова С.А.; Бобровский М.В., Коротков В.Н., Ханина Л.Г. Реконструкция истории лесного пояса Восточной Европы и проблема поддержания биологического разнообразия // Успехи современной биологии. 2001. Т. 121. № 2. С. 144–159.
- Соловьёв В.А. Речной бобр Европейского Северо-Востока. Л.: Изд-во ЛГУ. 1991. 208 с.
- Феклистов П.А. Влияние речного бобра на древесно-кустарниковую растительность в бассейне р. Уфтюги // Лесн. журн. 1984. Вып.6. С. 33–35.
- Шилов И.А. К вопросу о питании речного бобра (*Castor fiber* L.). // Зоологический журнал. 1952. Т. 31, вып. 6. С. 924–931.
- Aldous S.E. Beaver food utilization studies // Jour. Wildlife Management. 1938. V. 2. № 4. P. 215–22.
- Barnes D.M., Mallik A.U. Effect of beaver, *Castor Canadensis*, herbivory on streamside vegetation in Northern Ontario watershed // Canadian Field-Naturalist. 2001. V. 115. № 1. P. 9–21.
- Basey J.M., Jenkins S.H. Influences of predation risk and energy maximization on food selection by beavers (*Castor canadensis*) // Canadian Journal of Zoology. 1995. 73. P. 2197–2208.
- Belovsky G. Summer diet optimization by beaver // The American Midland Naturalist. 1984. V. 111. № 1. P. 209–222.
- Donkor N.D., Fryxell J.M. Impact of beaver foraging on structure of lowland boreal forests of Algonquin Provincial Park, Ontario // Forest Ecology and Management. 1999. V. 118. P. 83–92.
- Fryxell J.M. Space use by beavers in relation to resource abundance // Oikos. 1992. V. 64. P. 474–478.
- Fryxell J.M., Doucet C.M. Provisioning time and central place foraging in beavers // Can. J. Zool. 1991. V. 69. P. 1308–1313.
- Gallant D., Bérubé C.H., Tremblay E., Vasseur L. An extensive study of the foraging ecology of beavers (*Castor canadensis*) in relation to habitat quality // Can. J. Zool. 2004. V. 82. P. 922–933.
- Jenkins S.H. A size-distance relation in food selection by beavers // Ecology. 1980. V. 61(4). P. 740–746.
- Johnston C.A., Naiman R.J. Browse selection by beaver: effects on riparian forest composition // Canad. J. Forest. Res. 1990. V. 20. P. 1036–1043.

- Klenner-Fringes B., Schröpfer R. Selective diversity of woody plants and foraging behavior of *Castor fiber albicus* in a river valley in northwest Germany, five years after the reintroduction // Programme and abstracts of the Third International Beaver Symposium. Arnhem, The Netherlands, 13–15 October 2003. 2003. P. 49–50.
- Müller-Schwarze D., Schulte B.A. Behavioral and ecological characteristics of a “climax” population of beaver (*Castor canadensis*) // Beaver protection, management and utilization in Europe and North America. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 1999. P. 161–177.
- Nolet B.A., Hoekstra A., Ottenheim M.M. Selective foraging on woody species by the beaver *Castor fiber*, and its impact on a riparian willow forest // Biological Conservation. 1994. V. 70. P. 117–128.
- Northcott T.H.A. Feeding habits of beaver in Newfoundland // Oikos. 1971. V. 22. P. 407–410.
- Novak M. Beaver // Wild furbearer management and conservation in North America / Eds: M. Novak, J.A. Baker, M.E. Obbard, B. Malloch. Ontario: Ministry of Natural Resources, 1987. P. 283–312.
- Pinkowski B. Foraging behavior of beaver (*Castor canadensis*) in North Dakota // Journal of Mammalogy. 1983. V. 64. P. 312–314.
- Rosell F., Bozser O., et al. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems // Mammal Rev. 2005. 35. P. 248–76.
- Severud W.J., Belant J. L., Bruggink J.G., Windels S.K. Predator cues reduce American beaver use of foraging trails // Human–Wildlife Interactions. 2011. V. 5. № 2. P. 296–305.

EVALUATION OF TREE-SHRUB FORAGE OF EURASIAN BEAVER (*CASTOR FIBER L.*) AND CHANGES IN FORAGING STRATEGY AFTER FORAGE DEPLETION

© 2014 Goryainova Z.I.¹, Katsman E.A.¹, Zavyalov N.A.²,
Khlyap L.A.¹, Petrosyan V.G.¹

¹ A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia, zoyag@yandex.ru

² Rdeysky State Nature Reserve, Novgorod Region, 175270 Russia

The results of comparative analysis of tree-shrub beaver forage quantitative characteristics for active and abandoned beaver settlements in the basin of Tadenka River, Prioksko-Terrasny Nature Reserve, where beavers inhabit for more than 60 years, are presented. Using one-way ANOVA analysis with the settlement type (active or abandoned) as a factor, it was shown that long-term foraging of beavers in the settlements leads to a decrease in species richness ($P = 0.068$). Different hypotheses of the impact of beaver selective foraging on the forest layers (forest stand, undergrowth) were presented. The factors leading to thinning and changes in the age structure of the forest stand and undergrowth were discussed. The changes in the species composition were observed, which were accompanied by an increase of proportion of minor and uneaten species by beaver. The conclusion was made that while during the first time habitat utilization the foraging zone does not exceed 50 m, when the habitat is utilized repeatedly the foraging extends up to 165 meters in the absence of predators. This conclusion was confirmed using Fisher's exact test ($P = 0.005$), Yates' chi-squared test ($P = 0.002$), Likelihood ratio test ($P = 0.0002$). In case of beaver's repeated utilization of the Tadenka basin settlements with not recovered food resources, a distant zone within 50 to 165 m from the bank becomes the main zone for tree-shrub foraging.

Key words: Eurasian beaver, foraging, forest stand, undergrowth, foraging zone, food resource, predator press.